

ПОГЛОЩЕНИЕ ИОНОВ РАСТЕНИЯМИ КУКУРУЗЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КАТИОННОГО СОСТАВА И pH СОЛЕВОГО РАСТВОРА

М. Ф. КОСТЮКОВИЧ, М. Н. КОНДРАТЬЕВ, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ

(Кафедра физиологии растений)

В условиях водной культуры изучалось поглощение нитрата и катионов растениями кукурузы из низкосолевых (3 мМ по NO_3^-) растворов с pH 5,6 и 7,2. Установлено, что при данной концентрации раствора поглощение нитратов кукурузой в большей мере определяется катионным составом раствора, чем его pH. Не найдено взаимосвязи между поглощением ионов калия и нитрата, однако выявлено, что поглощение ионов нитрата осуществляется лучше из раствора, содержащего калий. Повышение pH раствора сказывается на взаимовлиянии катионов при их поглощении.

Исследования возможной связи при поглощении растениями ионов нитрата и аммония, с одной стороны, и катионов — с другой, начались еще в период изучения Д. Н. Прянишниковым и его учениками физиологической характеристики аммиачных и нитратных солей как источников азота для растения [6, 9]. В этот же период было сформулировано положение о том, что катионы лучше поглощаются при нейтральной, а анионы — при кислой реакции среды. Однако, как показали дальнейшие исследования, границы оптимальной концентрации для поглощения ионов вообще и анионов в особенности могут значительно сдвигаться в зависимости от условий выращивания, катионного состава корнеобитаемой среды, биологических особенностей объекта, интервала pH [1, 10, 12].

В настоящее время большое внимание исследователей привлекают вопросы о возможной связи между ионами нитрата и калия при их поглощении растениями. Обсуждая возможность наличия такой связи, многие из них исходят из предположения, что эти ионы являются сопутствующими при их поглощении и ксилемном транспорте в надземные органы [16, 17]. Исходя из представлений о движущих силах ионного транспорта [2] существование такой связи представляется весьма вероятным. Однако в ряде работ эта посылка не нашла экспериментального подтверждения [5, 14]. Следовательно, вопрос о наличии или отсутствии связи между ионами NO_3^- и K^+ при их поглощении остается открытым.

Изучению поглощения ионов из низкосолевых растворов посвящено достаточно большое число работ. Вместе с тем полученные данные часто противоречивы. По-видимому, это объясняется тем, что при проведении экспериментов авторы использовали разные биологические объекты, растения разного возраста. Многие исследования выполнялись на водорослях, отделенных корневых системах или специализированных тканях. Поэтому чтобы систематизировать имеющиеся результаты, необходимо было изучить влияние факторов среды на процессы поглощения ионов у достаточно взрослых интактных растений.

Методика

Исследования проводили на 30-дневных растениях кукурузы (*Zea mays*) гибрид Буквинский 3-ТВ в контролируемых условиях Лаборатории физиологии растений ТСХА. Опытные растения выращивали в водной культуре на питательной смеси Арнона—Хогленда при интенсивности света 15 клк (лампы ДРЛФ-400) и 16-часовом фотопериоде. Температуру воздуха 20 ± 1 °C поддерживали круглосуточно. Питательный раствор заменяли каждую неделю, pH раствора доводили ежедневно до 5,6. Исследо-

вали суточное поглощение ионов из следующих моно-, ди- и трехсолевого растворов: 1 — KNO_3 ; 2 — $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 3 — $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 4 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 5 — $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 6 — $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 7 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ при pH 5,6 и 7,2.

Перед началом эксперимента растения с целью адаптации на 0,5 ч помещали в опытные растворы.

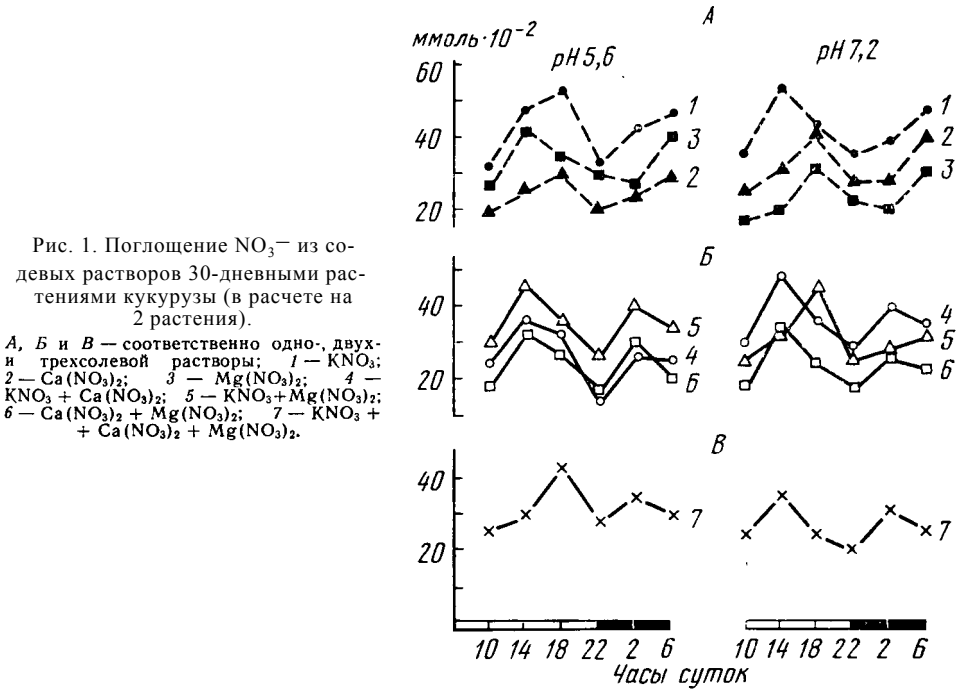
Поглощение ионов определяли по уменьшению их содержания в растворах. Начи-

ная с 6 ч утра через каждые 4 ч опытный раствор заменяли, что давало возможность проследить кинетику изучаемого процесса. Биологическая повторность опыта 4-крат-

ная. Нитратный азот в растворах определяли колориметрическим методом [13], калий — на пламенном фотометре, кальций — на атомно-абсорбционном анализаторе.

Результаты

В процессе поглощения ионов корнями 30-дневных растений кукурузы наблюдалось варьирование времени проявления максимумов и минимумов зависимости от катионного состава экспериментального раствора, что является результатом активной поглотительной деятельности корневых систем. Сравнение времени проявления максимальной и ми-



нимальной активности дает возможность проследить реакцию корневых систем растений на изменение изучаемых факторов.

При относительно невысокой концентрации раствора (3 мМ по NO_3^-) и pH 5,6 наиболее интенсивное поглощение ионов нитрата из моносолевых растворов было в варианте KNO_3 (рис. 1). Из раствора $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ скорость его поглощения оказалась значительно ниже. Причем менялось и время наступления максимума поглощения нитрата, т. е. ритмичность этого процесса нарушалась. Минимальная интенсивность поглощения нитрата наблюдалась из раствора $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$.

Сопоставляя профили поглощения нитрата из моносолевых растворов при разных pH, можно отметить, что со снижением концентрации протонов с $25 \text{ мг} \cdot \text{ион} / \text{л} \cdot 10^{-4}$ (pH 5,6) до $0,63 \text{ мг} \cdot \text{ион} / \text{л} \cdot 10^{-4}$ (pH 7,2) менялись как профиль кинетических кривых поглощения NO_3^- из растворов разного катионного состава, так и интенсивность этого процесса. Так, при увеличении pH снижалось поглощение нитрата из магнийсодержащего раствора; оно повышалось, если сопутствующим катионом был кальций. Вместе с тем в обоих случаях менялось время проявления максимумов при изменении pH раствора. Усиление поглощения нитрата из кальцийсодержащего раствора при снижении концентрации ионов H^+ , возможно, объясняется тем, что ионы кальция лучше поглощаются из раствора с низкой концентрацией H^+ и в отличие от магния способствуют транспорту нитрата в растение [18]. При поглощении нитрата из раствора KNO_3 изменение pH

корнеобитаемой среды в большей мере отражалось на ритмичности этого процесса и в меньшей степени на его интенсивности.

Таким образом, в зависимости от рН исследуемого раствора разные катионы неодинаково влияют на поглощение нитрата растениями. В связи с этим встает вопрос, как отразится одновременное присутствие нескольких катионов на поглощение NO_3 .

Поглощение нитрата из ди- и трисолевого растворов, так же как и из односолевых, носило ритмичный характер. Причем следует заметить, что максимумы поглощения NO_3 в дневное время во всех случаях были значительно выше ночных максимумов (рис. 1). Следует также отметить, что при рН 5,6 максимумы поглощения нитрата из всех дисолевых растворов в дневные и ночные часы совпадали и приходились соответственно на 14 и 2 ч. Наибольшая же интенсивность поглощения нитрата была из дисолевого раствора, содержащего катионы калия и магния. При дополнительном введении катиона кальция (трехсолевой раствор) снижалась скорость этого процесса, что приводило к смещению дневного максимума на более позднее время. Из растворов $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ скорость поглощения нитрата при рН 5,6 была близкой и снижалась еще существеннее.

Уменьшение концентрации протонов (рН 7,2) не отражалось на ритмичности поглощения нитрата из дисолевых растворов $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ и $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Вместе с тем при данном рН интенсивности поглощения нитрата из последнего раствора была наибольшей. Следовательно, исходя из полученных нами данных о скорости поглощения NO_3 из раствора $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ при двух уровнях рН и данных М. Н. Игнатовской [3] и И. И. Колосова [4] о различном характере влияния кальция на поглощение нитрата становится очевидным, что при интерпретации результатов в каждом отдельном случае необходимо исходить из конкретных экспериментальных условий.

Снижение концентрации ионов H^+ в растворе $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ больше отражалось на ритмичности поглощения нитрата, чем на его интенсивности, которая при обоих рН оставалась примерно одинаковой. Характер поглощения нитрата из трехсолевого раствора при разных значениях рН был аналогичным.

Сравнивая кинетические кривые поглощения калия из растворов разного катионного состава, можно отметить, что интенсивность, а также ритмичность этого процесса в значительной мере зависят от катионного состава среды. Вместе с тем следует иметь в виду, что выравнивание концентраций растворов по NO_3 не дает возможности иметь одинаковые концентрации отдельных катионов во всех растворах. Так, у дисолевых растворов концентрация отдельных катионов была в 2 раза меньше, чем у моносолевых, у трехсолевых — в 3 раза меньше. Это не могло не оказывать влияния на их поглощение. Особенно заметным влияние концентрации отдельных катионов на поглощение было в первые 4 ч эксперимента. В этом случае интенсивность поглощения катионов почти всегда соответствовала их концентрации в растворе. В дальнейшем влияние концентрации отдельных катионов в растворах чаще сглаживалось и поглощение, по-видимому, в большей мере определялось потребностью в них растений.

В условиях высокой концентрации ионов H^+ наиболее интенсивное поглощение калия растениями осуществлялось из раствора $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ (рис. 2). Суммарное же его поглощение из моносолевого раствора было на 13 % ниже. Кроме того, если в первом случае максимум поглощения калия проявлялся уже к 14 ч и поглотительная деятельность корневой системы отличалась большей стабильностью во времени, то во втором случае максимум поглощения в дневной период был растянут во времени, а в ночные часы поглощение калия снижалось почти вдвое.

В случаях одновременного присутствия в растворе калия и кальция, а также всех трех катионов интенсивность поглощения калия была

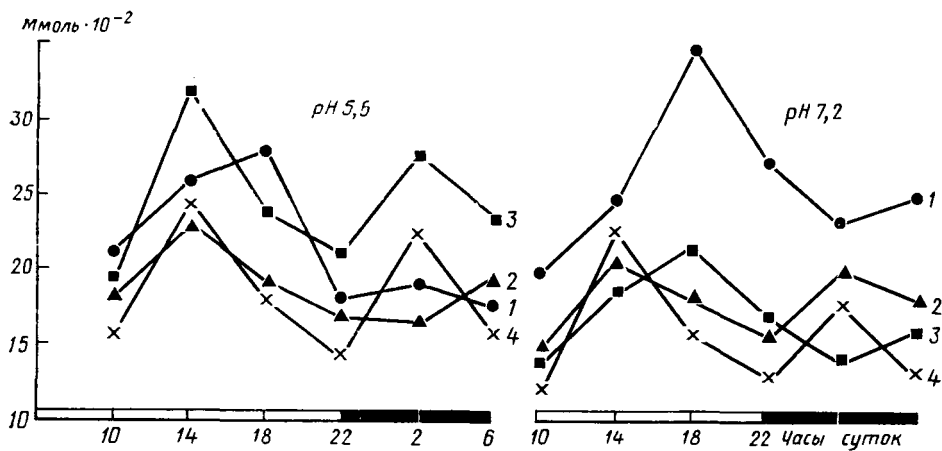


Рис. 2. Кинетика поглощения К из солевых растворов (в расчете на 2 растения).

1 — KNO_3 ; 2 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 3 — $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 4 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{KNO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$.

ниже, чем из растворов KNO_3 и $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$. Скорость поглощения калия из последних растворов была примерно одинаковой. Вместе с тем поглощение калия из трехсолевого раствора имело ночной максимум.

При снижении концентрации ионов H^+ в корнеобитаемой среде поглощение калия из магнийсодержащего раствора снижалось и максимумы его поглощения из растворов $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ сдвигались во времени. В целом уровень интенсивности поглощения калия при pH 7,2 по сравнению с pH 5,6 менялся незначительно. Однако при pH 7,2 отмечалось усиление его поглощения из моносолевого раствора KNO_3 и суммарное суточное поглощение было на 18 % больше, чем при pH 5,6. Возможно, это объясняется тем, что при повышенной концентрации H^+ в среде усиливается конкуренция между ионами K^+ и H^+ за места входа в клетки корня.

В связи с тем что в литературе широко дискутируется вопрос, имеется ли связь между ионами K^+ и $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ при их поглощении [15], одной из целей настоящей работы была попытка определить возможность наличия такой связи путем сопоставления профилей кинетических кривых, характеризующих поглощение этих ионов из экспериментальных растворов. Полученные нами данные не дают основания судить о наличии четкой связи между поглощением этих ионов (рис. 1, 2). В большинстве случаев кривые поглощения калия и нитрата различались как по характеру расположения, так и по абсолютным значениям.

Интенсивность поглощения кальция из растворов с pH 5,6 в дневной период закономерно возрастала и достигала максимума к 18 ч. При этом отмечалось четкое концентрационное распределение отдельных кривых поглощения (рис. 3). В ночной период время проявления максимумов поглощения кальция зависело от катионного состава корнеобитаемой среды. Наибольшая скорость поглощения кальция при pH 5,6 была из моносолевого раствора $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Введение же в раствор любого из катионов приводило к ее снижению. Причем наибольшая конкуренция в условиях высокой концентрации протонов водорода проявлялась между ионами кальция и магния, о чем свидетельствует снижение интенсивности поглощения первого из раствора $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$.

При уменьшении концентрации ионов H^+ менялись как профиль кривых поглощения кальция, так и его интенсивность. В частности, поглощение кальция из всех исследуемых растворов как в дневное, так и в ночное время было меньше растянуто во времени. Изменялась и скорость поглощения кальция из отдельных растворов. При этом наблю-

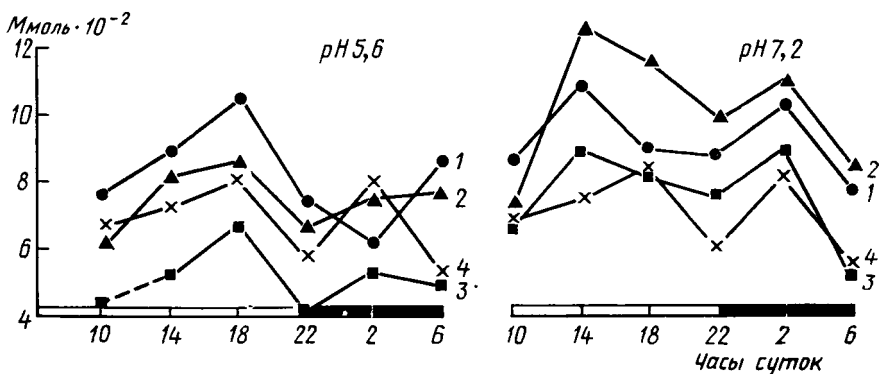


Рис. 3. Кинетика поглощения Ca из солевых растворов (в расчете на 2 растения).

1 — $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 2 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 3 — $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 4 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$.

дался эффект синергизма между ионами кальция и калия, что отмечалось и другими исследователями [7]. Наименее интенсивно поглощался кальций из трехсолевого раствора, что, с одной стороны, объясняется минимальной концентрацией кальция в этом растворе, с другой — конкуренцией ионов K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} за места адсорбции на поверхности корня. В целом при pH 7,2 суммарное суточное поглощение кальция из всех растворов было выше, чем при pH 5,6.

Сопоставляя кинетические кривые поглощения магния, можно отметить, что во всех случаях максимумы и минимумы поглотительной активности корней при pH 5,6 совпадают во времени (рис. 4). Вместе с

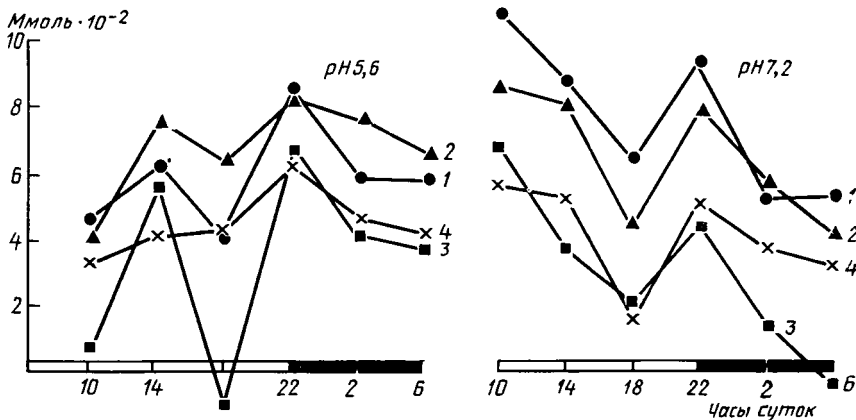


Рис. 4. Кинетика поглощения Mg из солевых растворов (в расчете на 2 растения).

1 — $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 2 — $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 3 — $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$; 4 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$.

тем интенсивность его поглощения в значительной мере определялась катионным составом среды. В частности, имел место синергический эффект между калием и магнием, в результате чего поглощение последнего из раствора $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ происходило более интенсивно, чем из других дисолевых растворов. В вариантах без калия суммарное суточное поглощение магния снижалось. Причем это проявлялось сильнее, когда в растворе присутствовали катионы кальция и магния, что можно объяснить сильными конкурентными взаимоотношениями между этой парой ионов при их поглощении.

Снижение концентрации ионов водорода во всех вариантах приводило к сдвигу первого максимума поглощения магния на более ран-

нее время (рис. 4). При этом наиболее интенсивно поглощение осуществлялось из моносолевого раствора $Mg(NO_3)_2$, что объясняется более высокой, чем в других случаях, концентрацией магния в среде. Введение же в раствор катионов калия, кальция или калия и кальция одновременно приводило к снижению скорости этого процесса. Наименьшее поглощение магния при pH 7,2 было из раствора $Ca(NO_3)_2 + Mg(NO_3)_2$.

Сравнение общей направленности поглощения магния из всех растворов во времени показало, что при pH 5,6 интенсивность поглощения возрастала от начала к концу эксперимента. При pH 7,2 имела место обратная тенденция.

При оценке регуляторной деятельности корневых систем растений представляет интерес сопоставление кинетических кривых, отражающих поглощение кальция и магния при разных pH (рис. 3, 4). В обоих случаях максимум поглощения магния был сдвинут на более раннее время. Это можно объяснить стремлением регуляторной системы растений к разобщению во времени поглощения этих катионов в связи с их сильной конкуренцией при поглощении [8].

Обсуждение результатов

Полученные результаты показывают, что при сравнительно низкой концентрации растворов проявляется регулярная деятельность корневых систем, о чем свидетельствует наличие ритмичности поглощения ионов растениями кукурузы. Причем регуляторное действие осуществлялось одинаково хорошо как при pH 5,6, так и при pH 7,2.

Сопоставление интенсивности поглощения нитрата при разных pH раствора позволило установить, что увеличение pH раствора до 7,2 не вызывало подавления этого процесса, как это принято считать [9]. Иными словами, при невысокой концентрации раствора поглотительная деятельность корней направлена на более полное обеспечение потребности растений в азотном питании и не зависит от pH раствора. Вместе с тем с повышением pH раствора катионы по-разному влияли на интенсивность поглощения нитрата. Таким образом, поглощение нитрата из низкосолевых растворов в большей мере определялось катионным составом среды, в то время как pH раствора практически не влиял на интенсивность этого процесса.

Немаловажным с точки зрения возможной связи между ионами K^+ и NO_3^- является тот факт, что при обоих pH интенсивность поглощения нитрата из калийсодержащего раствора была максимальной. Несмотря на то что анализ кинетических кривых не указывает на наличие взаимосвязи между этими ионами, усиленное поглощение NO_3^- в присутствии калия все же дает основание положительно относиться к возможному наличию такой связи. На наш взгляд, в данном случае следует учитывать и возрастные особенности растений. По-видимому, у взрослых растений с уже сформировавшимся ионным статусом поглощение нитрата определяется не только наличием калия в среде, но и его эндогенным пулом [11].

При сопоставлении кинетики поглощения нитрата с поглощением кальция и магния можно также отметить отсутствие коррелятивной связи при поглощении этих ионов.

В целом интенсивность поглощения нитрата выше, чем поглощение любого из изучаемых катионов, что объясняется большей метаболической потребностью растений в азоте.

Уровень pH раствора мало влиял на общую интенсивность поглощения катионов. Однако в зависимости от их сочетания в растворе повышения pH приводило к перераспределению интенсивности поглощения катионов. В частности, возрастала конкуренция между двухвалентными катионами, о чем можно судить по снижению их поглощения. В литературе также немало противоречивых данных о взаимовлиянии калия и кальция. В одних случаях имеет место синергизм при их поглощении [7], в других — антагонизм [8]. Однако, как показал наш эксперимент,

это в значительной мере зависит от концентрации ионов H^+ . В целом следует заметить, что при оценке полученных данных о взаимовлиянии отдельных ионов друг на друга следует исходить из конкретных экспериментальных условий.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев С. С., Алехина Н. Д. Поглощение нитратной и аммонийной форм азота растениями кукурузы при разных значениях pH питательной среды. — Физиология растений, 1967, вып. 14, № 1, с. 130—135. — 2. Воробьев Л. Н. Регулирование мембранного транспорта в растениях. — Итоги науки и техники, сер. физиология растений. М., 1980, т. 4, с. 5—77. — 3. Игнатьевская М. Н. Взаимодействие ионов аммония, калия, кальция и нитратов при их поглощении проростками ячменя и вики. — Автореф. канд. дис. М., 1970. — 4. Колосов И. И. О механизме поглощения ионов корневыми системами растений. — Изв. АН СССР, отд. биол. наук, 1945, № 5, с. 529—545. — 5. Кондратьев М. Н., Костюков и ч. М. Ф., Третьяков Н. Н. Поглощение нитрата и катионов растениями кукурузы из раствора с низкой концентрацией ионов водорода. — Агрохимия, 1984, № 6, с. 53—60. — 6. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1945. — 7. Пандей М. Влияние концентрации кальция, магния и калия на накопление катионов растений. — Автореф. канд. дис. М., 1972. — 8. Петров-Спиридонов А. Е. Рост растений и распределение катионов по их органам на фоне высокой концентрации питательных солей при варьировании $K : Ca$ в среде. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 6, с. 6—15. — 9. Туркова Н. С. Влияние соотношения калия и кальция в питательном растворе на поглощение растениями нитратных и аммонийных ионов. — Докл. ТСХА, 1945, вып. 2, с. 102—105. — 10. Alam S. M. — Agronomic, 1984, vol. 4, N 4, p. 361—365. — 11. Bassioni N., Колюмова Е. — Plant Soil, 1973, vol. 35, N 2, p. 299—301. — 12. Becking J. H. — Acta Bot. Neerl., 1956, vol. 5, N 1, p. 2—75. — 13. Cotland D. A., Horroon M., Schroder L. E. a. o. — Commun. Soil Sci. Plant Anal., 1975, vol. 6, N 1, p. 71—80. — 14. Frost W. B., Blevins D. G., Barnett N. M. — Plant Physiol., 1978, vol. 61, N 3, p. 323—326. — 15. Kirkby E. A., Knight A. H. — Plant Physiol., 1977, vol. 60, N 3, p. 349—353. — 16. Kirkby E. A., Mengel K. — Plant Physiol., 1967, vol. 42, N 1, p. 6—14. — 17. Minotti P. L. — Science Soc. Amer. Proc., 1968, vol. 32, N 5, p. 692—698. — 18. Morgan M. A., Jackson W. A., Volk R. Y., — Plant Physiol., 1972, vol. 50, p. 485—490.

Статья поступила 7 января 1988 г.

SUMMARY

Nitrate and cation uptake by corn plants from low-saline (3 mM/l in NO_3^-) solutions with 5.6 pH and 7.2 pH was studied in water culture. It is found that with such concentration of the solution the uptake of nitrates, by corn is more dependent on cation composition of the solution than on its pH. No interconnection has been found between the uptake of potassium ions and nitrate ions, but it is noted that the uptake of nitrate ion is better accomplished from the solution containing potassium. Variation in pH of the solution results in variation in mutual effect of cations under their uptake: in certain cases effect of synergism is observed, in other cases — that of antagonism.