

УДК 581.144.2

ИЗМЕНЕНИЕ ПОГЛОТИТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КОРНЕЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА ПОСЛЕ РЕЗКОГО ПОВЫШЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИТАТЕЛЬНЫХ СОЛЕЙ В РАСТВОРЕ

П. К. БЕХЕРА, М. Н. КОНДРАТЬЕВ, Е. Е. КРАСТИНА

(Кафедра физиологии растений)

Кинетика поглощения ионов растениями подсолнечника в течение суток после повышения (в 4—5 раз) концентрации солей в питательной смеси существенно изменяется. У опытных растений по сравнению с контрольными интенсивность поглощения кальция и магния увеличивается в течение всей экспозиции, фосфора — только в первые 4 ч, калия — уменьшается, нитрата — сначала увеличивается, а затем уменьшается в одних световых условиях и уменьшается в течение всей экспозиции в других. В статье анализируется зависимость характера изменений (стимуляция, торможение) от исходного уровня поглощения отдельных макроэлементов растениями.

Изучение реакции корней на резкое изменение концентрации солей в питательной среде представляет интерес как для установления возможных сдвигов поглотительной функции этих органов при корневых подкормках растений минеральными удобрениями, так и для познания явлений саморегуляции указанной функции. В настоящее время биологическое саморегулирование рассматривается как основополагающее теоретическое направление для разработки приемов управления физиологической деятельностью растений [13].

Интенсивность поглощения ионов растениями имеет обычно прямую корреляцию с их концентрацией в среде, если варьирование последней не выходит за определенные пределы, неодинаковые для разных ионов и растительных объектов. Например, такой тип корреляции установлен при определении поглощения нитрата растениями ячменя в диапазоне его концентрации 1—10 [5] или 10—20 ммоль [23], пшеницы — 1—3 ммоль [14, 18], кукурузы — 1,5—10 ммоль [6]. Прямолинейная зависимость между поглощением ионов аммония и их концентрацией в среде отмечалась у сои в пределах 0,2—0,8 [21], у кукурузы — 1—12 ммоль [6, 7]. При варьировании концентрации ионов аммония от 0,8 до 3,6 ммоль поглощение их растениями сои было одинаковым [21], а от 1 до 10 ммоль — обратно пропорциональным их концентрации у растений ячменя [19]. Поглощение калия и кальция у пихты увеличивалось линейно по мере повышения концентрации этих элементов в среде только до уровня 1 мг/л, затем выходило на плато и не изменялось до концентрации соответственно 4 и 6 мг/л [17]. У ячменя поглощение калия снижалось при увеличении его концентрации в среде с 0,04 до 0,08 ммоль [20]. Естественно, в случае сильного варьирования концентрации ионов наблюдается криволинейная корреляция между этим фактором и скоростью поглощения ионов [14].

О проявлении саморегуляции минерального питания интактных растений свидетельствует факт, что влияние концентрации солей на поглотительную деятельность корней ослабляется во времени [5, 9, 12], с возрастом растений [11]. В некоторых случаях увеличение экспозиции приводит к смене типа корреляции [9]. Это указывает на то, что реакцию корней на рассматриваемый фактор необходимо определять не при одной экспозиции, а во времени. Однако следует учитывать возможность проявления эндогенных ритмов поглощения ионов растениями при длительных экспозициях — от нескольких часов до суток и более [2].

В этих случаях возрастает и роль световых условий выращивания растений [9].

Целью нашей работы было изучить изменение поглотительной функции корней подсолнечника в течение суток после резкого повышения концентрации некоторых или всех солей в питательной смеси. Для этого сравнивалась кинетика поглощения макроэлементов опытными и контрольными растениями, выращенными в разных условиях освещения.

Методика

Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) сорта Одесский 63 выращивали в контролируемых условиях или в вегетационном домике Лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии. В первом случае источниками света были люминесцентные лампы ЛБЦ-30. Свет от ламп направлялся сверху вниз (опыт 1) или с трех сторон (опыт 2), его интенсивность составляла 38—40 Вт/м², продолжительность — 16 ч при предварительном выращивании растений, 16 и 24 ч во время определения кинетики поглощения ионов контрольными и опытными растениями. Температура воздуха около растений поддерживалась постоянной (20 °С). В летнее время опыты 3 и 4 проводили в вегетационном домике при естественных условиях.

Проростки подсолнечника в фазе семядольных листьев высаживали по одному в литровый сосуд с питательной смесью Кнопа, концентрация солей в которой соответствовала 0,2 н. Через неделю ее увеличивали до 0,5 н. Смену растворов проводили через 7 дней, корректировку pH — через день (до 5,4 — 5,6). Продолжительность предварительного выращивания растений составляла 17 — 35 дней, считая от дня высадки проростков в сосуды.

В опытах 1—3 определяли влияние на изучаемый процесс резкого повышения в

растворе концентрации только азотнокислых солей К и Са (в 5 раз). В контрольном и опытном растворах соответственно концентрация нитрата составляла 4,25 и 21,25 ммолья, калия — 1,75 и 4,75 ммолья (с учетом фосфата и хлорида калия, концентрация которых не менялась), кальция — 1,75 и 8,75 ммолья. В опыте 4 концентрацию всех солей повышали в 4 раза (с 0,5 до 2,0 н.). В опытах 1 и 4 для анализа поглотительной функции корней использовали растения двух возрастов, в опытах 2 и 3 — одного. Фазы развития этих растений будут указаны при рассмотрении результатов.

Поглощение ионов учитывали по изменению их содержания в растворах, которые меняли с интервалом 4 ч. Биологическая повторность была 5-кратной. В растворах определяли нитрат ионселективным электродом ЭМ-NO₃-01, калий — на пламенном фотометре, кальций и магний — на атомном абсорбционном спектрофотометре, фосфор — по модифицированному методу Кирсанова (с аскорбиновой кислотой). Результаты подвергали статистическому анализу, разницу между вариантами оценивали по критерию Стьюдента. В таблицах наличие существенной разницы между контрольным и опытными вариантами при 95 % уровне вероятности обозначено звездочкой.

Результаты

При повышении концентрации азотнокислых солей в растворе поглощение ионов нитрата опытными растениями отличалось от контроля. Характер этих отличий у растений разных опытов был неодинаковым. В опыте 1 четко выявлялись стимуляция, а затем торможение поглощения нитрата. У молодых растений (фаза 8 листьев) стимуляция характеризовалась наличием максимума в первые 4 ч, а у взрослых (фаза 18 листьев) — ее одинаковым уровнем и продолжительным периодом (12 ч). При фотопериоде 16 ч у молодых растений в фазу торможения не только ослаблялось поглощение нитрата по сравнению с контролем, но он даже выделялся в раствор в первую половину темного периода. При непрерывном освещении фаза торможения была выражена слабее (рис. 1).

В опыте 2 в течение всей экспозиции поглощение NH₄раТа растениями уступало контролю, но торможение этого процесса в первые часы было незначительным, а затем усиливалось (рис. 2, *вверху*). Такой же характер изменений был и у поглощения К опытными растениями (рис. 2, *внизу*). Следовательно, для этого опыта, в отличие от предыдущего, не характерна первая фаза изменения поглощения нитрата после повышения концентрации солей в растворе — фаза стимуляции. Это могло быть связано с тем, что растения опыта 2 находились в лучших условиях освещения (трехстороннее вместо одностороннего) и поэтому обладали значительно более высокой скоростью поглощения нитрата (рис. 1, 2). А как известно, физиологические функции тем слабее сти-

мулируются, но сильнее подавляются, чем выше их исходный уровень [24].

Для подтверждения указанного предположения был проведен опыт 3 при естественном освещении. В этом случае создаются лучшие условия для функциональной активности корней, чем при искусственном освещении.

Растения помещали на контрольный и опытный растворы в 8 ч утра 5 июня. Поглощение ионов определялось до 12 ч 6 июня с интервалом

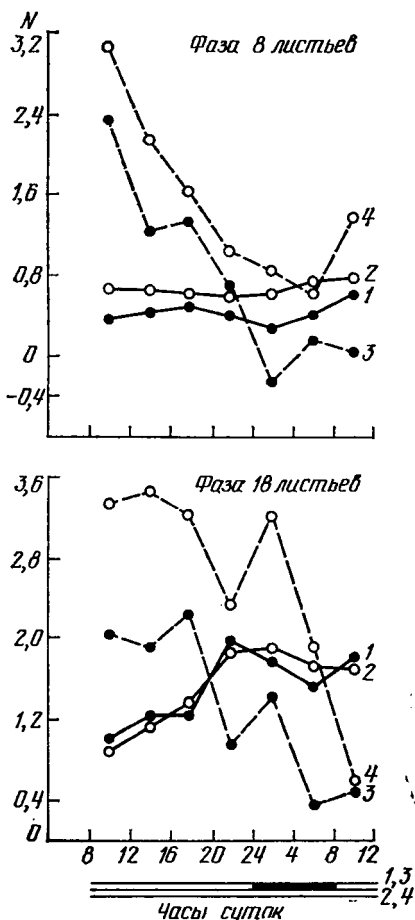


Рис. 1. Кинетика поглощения азота молодыми (вверху) и взрослыми растениями подсолнечника из питательных растворов (ммоль на растение) при концентрации солей нитрата 4,25 ммоль (1 и 2) и 21,25 ммоль (3 и 4).

1 и 3 — фотопериод 16 ч; 2 и 4 — непрерывный свет.

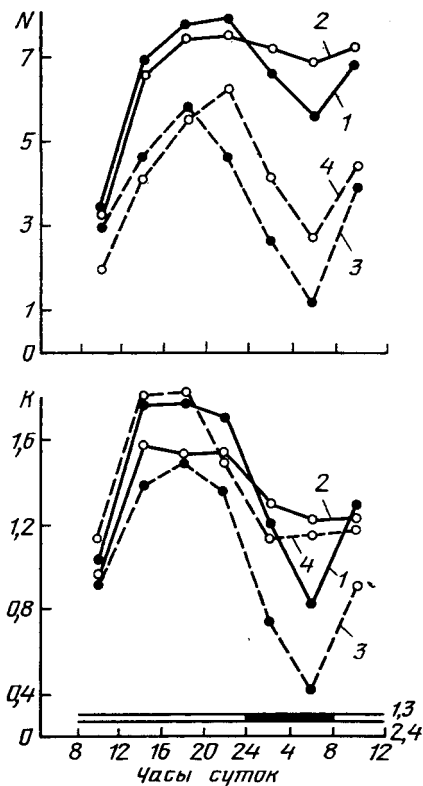


Рис. 2. Кинетика поглощения азота (вверху) и калия (ммоль на растение).

Обозначения те же, что на рис. 1

4 ч. Уровень поглощения нитрата контрольными растениями был таким же высоким, как и в опыте 2. В течение всей экспозиции, начиная с первых часов, опытные растения сильно уступали контрольным по интенсивности поглощения нитрата и калия (рис. 3). Таким образом, наше предположение подтвердилось.

Поглощение кальция определяли у взрослых растений опыта 1 (фаза 18 листьев) и опыта 2 (фаза 11 листьев). В обоих случаях опытные растения положительно реагировали на повышение концентрации кальция в питательном растворе. Они характеризовались более высокой интенсивностью поглощения этого элемента, чем контрольные, в первые 12—16 ч экспозиции (световой период) и в конце темного пе-

риода (табл. 1). следовательно, различия в характере изменения поглощения нитрата опытными растениями (двухфазная и однофазная реакции в опытах 1 и 2 соответственно) не отразились на сдвигах в поглощении ими кальция. Кстати, следует отметить, что в обоих случаях контрольные растения имели сходный уровень поглощения последнего.

Сравнение изменений поглощения калия и кальция опытными растениями (опыт 2) показывает, что характер их был противоположным: поглощение К угнеталось, Са — стимулировалось.

В связи с этим представляет интерес факт, что у подсолнечника общий уровень поглощения К значительно выше, чем Са.

В опытах 1—3 варьировала только концентрация нитратов калия и кальция в питательном растворе, что вызывало сдвиг соотношения между отдельными макроэлементами. Поэтому представляло интерес изучить реакцию растений на повышение концентрации всех солей в растворе. Это было осуществлено в опыте 4. Кинетику поглощения всех макроэлементов подсолнечником из растворов с концентрацией солей 0,5 и 2,0 н. смеси Кнопа исследовали на растениях, выращенных в вегетационном домике. Анализ проводили через 18 (1-й) и 23 дня (2-й срок после высадки проростков на сосуды). Варьирование концентрации солей было только во время экспозиции.

Опытные растения имели пониженную скорость поглощения нитрата и калия по сравнению с контролем в течение всей экспозиции (1-й срок) или спустя несколько часов от ее начала (табл. 2). В оба срока у них сильнее тормозилось поглощение нитрата, чем калия (как и в опыте 3). Поглощение фосфора опытными растениями превышало контроль в первые часы экспозиции, затем различия между вариантами становились незначительными ($P \leq 0,95$). Следовательно, повышение концентрации фосфора в растворе вызывало только кратковременную стимуляцию его поглощения, причем эта стимуляция не сопровождалась дальнейшим ослаблением процесса (табл. 2).

Поглощение кальция опытными растениями, как и в предыдущих опытах, усиливалось. Одновременно повышалась и интенсивность поглощения магния (табл. 3). Таким образом, у опытных растений сдвигалось соотношение между поглощением

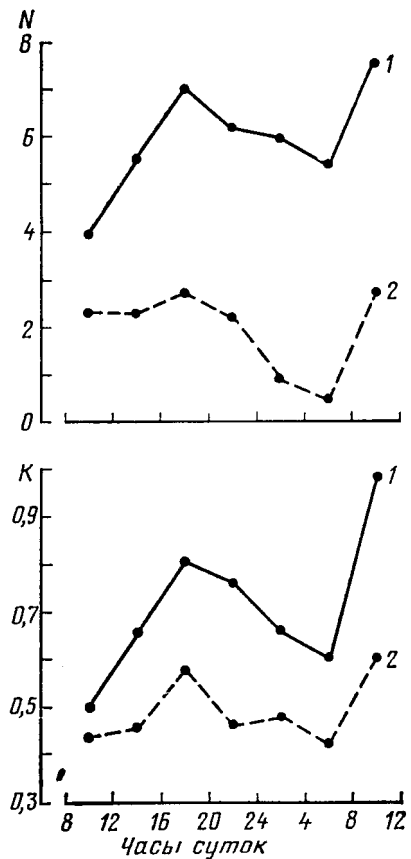


Рис. 3. Кинетика поглощения азота (вверху) и калия (ммоль на растение) при естественном свете. 1 и 2 — соответственно концентрации солей нитрата 4,25 и 21,25 ммоль.

Таблица 1
Кинетика поглощения кальция (ммоль на 1 растение за 4 ч) растениями из контрольного (1) и опытного (2) растворов при фотопериоде 16 ч.

Часы суток	Световые условия	Опыт 1		Опыт 2	
		1	2	1	2
08—12	Свет	25	175	30	113
12—16	»	52	185	53	87
16—20	»	77	185	49	96
20—24	»	107	162	47	78
00—04	Темнота	85	185	48	71
04—08	»	50	142	28	83
08—12	Свет	92	150	57	79
Всего за 28 ч		488	1183	312	607

Кинетика поглощения азота, калия (ммоль) и фосфора (мкмоль) подсолнечником из растворов нормальной (1) и повышенной (2) концентрации солей

Часы суток	N		K		P	
	1	2	1	2	1	2
1-й срок						
08—12	1,71	0,29*	0,29	0,12*	13	38*
12—16	2,79	0,24*	0,43	0,16*	20	29
16—20	2,74	0,20*	0,38	0,13*	14	15
20—24	2,51	0,13*	0,37	0,14*	15	19
00—04	0,94	0,09*	0,27	0,09*	12	13
04—08	0,31	0,07*	0,26	0,06*	9	16
08—12	2,75	0,13*	0,44	0,14*	12	14
За 28 ч	13,75	1,15*	2,44	0,84*	95	144
2-й срок						
08—12	0,87	0,42	0,38	0,22	28	50*
12—16	3,70	0,40*	0,58	0,36	29	42
16—20	3,40	0,32*	0,58	0,26*	26	31
20—24	3,32	0,27*	0,41	0,18*	22	25
00—04	2,81	0,23*	0,37	0,20*	21	17
04—08	2,28	0,17*	0,26	0,13*	22	16
08—12	0,73	0,13*	0,20	0,12*	13	15
За 28 ч	17,11	1,94*	2,78	1,47*	161	196

одно- и двухвалентных катионов в пользу последних.

Для более полной характеристики поглотительной функции корней мы определяли также поглощение воды растениями по изменению объема раствора за 4 ч. Результаты показали отсутствие существенных различий между опытными и контрольными растениями по скорости этого процесса (табл. 3).

Следует указать, что поглощение воды подсолнечником определялось и во всех предыдущих опытах. Результаты были такими же, как и в опыте 4. Опытные и контрольные растения не различались как по интенсивности, так и по суточной ритмичности поглощения воды.

Таблица 3

Поглощение кальция, магния и воды растениями из растворов нормальной (1) и повышенной (2) концентрации солей

Часы суток	1-й срок		2-й срок	
	1	2	1	2
Поглощение кальция, мкмоль				
08—12	53	88	85	180*
12—16	75	144*	95	145*
16—20	88	148*	92	132*
20—24	88	187*	90	145*
00—04	48	100*	82	127*
04—08	68	99	72	120*
08—12	62	213*	70	112*
За 28 ч	482	979*	586	961*
Поглощение воды, мл на растение				
08—12	18,5	21,9	24,2	28,2
12—16	12,4	14,0	46,8	46,5
16—20	2,4	3,9	15,0	14,4
20—24	4,4	4,5	3,8	2,0
00—04	0	0	0	0
04—08	3,4	2,5	3,1	3,0
08—12	12,3	16,9	6,4	4,3
За 28 ч	53,4	63,7	99,3	98,3

Обсуждение результатов

Полученные данные показали наличие определенной закономерности в изменении поглотительной функции корней подсолнечника в первые сутки после повышения концентрации солей в среде. Степень и направленность этих изменений (стимуляция или подавление) в значительной мере определялись уровнем поглощения отдельных макроэлементов контрольными растениями, с которыми сравнивались опытные растения. Интенсивность поглощения отдельных макроэлементов (в молярных единицах) контрольными растениями имела следующий ряд: нитрат>калий>кальций и магний>фосфор. У опытных растений по сравнению с контролем сильно

подавлялось поглощение нитрата, слабее — калия, тогда как в течение всей экспозиции стимулировалось поглощение кальция и магния, в первые ее часы — фосфора. Так как для этих растений исходным следует считать уровень поглощения в контроле, то можно заключить, что при высоком исходном уровне поглощения указанное воздействие тормозило его, а при низком — стимулировало.

Исключением, не нарушающим, а подтверждающим эту закономерность, являются данные о двухфазном изменении поглощения нитрата опытными растениями в условиях одностороннего искусственного освещения (опыт 1). В контроле этого опыта наблюдался значительно более низкий уровень поглощения нитрата, чем в остальных опытах. Видимо, это обусловило то, что сначала у опытных растений стимулировалось поглощение этого элемента, но затем стимуляция ослаблялась сменялась на торможение процесса (рис. 1).

Установленная закономерность является частным проявлением общебиологического закона начальной величины. Согласно данному закону ответная реакция физиологической функции на внешнее воздействие зависит от начального уровня функции. Чем выше этот уровень, тем труднее вызвать стимуляцию и легче — подавление функциональной активности. За определенными пределами начального уровня наступает изменение знака ответной реакции. Например, стимулирующее воздействие при более низком уровне функции вызывает подавление функциональной активности [24]. Зависимость ответной реакции от начальной величины функции обнаружена в опытах как с животными, так и растительными объектами [10, 15]. Предполагается, что указанное изменение знака реакции лежит в основе эндогенной ритмичности с коротким периодом, а также двух- и многофазности изменений интенсивности физиологических процессов под влиянием внешних воздействий [24]. В опытах с растениями такой характер изменений был отмечен при изучении фотосинтеза [1, 25], темнового дыхания [16], транспорта воды [10, 22], вязкости протоплазмы клеток [4], сверхслабого свечения тканей [8] и поглощения ионов питательных солей интактными растениями [6, 9].

Большой интерес представляют данные, полученные в опыте с кукурузой. В первые сутки после повышения концентрации азотнокислых солей в питательном растворе сначала стимулировалось, а затем подавлялось поглощение растениями нитрата и калия. Но после адаптации опытных растений к этим условиям в течение 3 сут интенсивность поглощения указанных элементов стабилизировалась на уровне, несколько превышающим контроль [9]. Следовательно, адаптация осуществляется по принципу саморегулирующих систем. Физиологические функции, относящиеся к таким системам, после отклонения от нормы под влиянием внешнего (или внутреннего) воздействия возвращаются к прежнему или новому стационарному состоянию не постепенно, а путем изменений активности колебательного характера; этот периодически или аperiodически затухающий колебательный процесс называют переходным [3].

В связи с вышесказанным мы рассматриваем одно- или двухфазные изменения поглощения ионов растениями в первые сутки после резкого повышения концентрации солей в среде как переходный процесс адаптации растений к этому фактору. Однако, как показали наши исследования, конкретная характеристика переходного процесса в поглощении ионов растениями может иметь отличительные черты при разных световых условиях и для отдельных элементов минерального питания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беликов П. С., Мелехов Е. И. Реактивация фотосинтеза в условиях действия и последствий супероптимальных температур. — Физиол. раст., 1980, т. 27,

вып. 4, с. 855—861. — 2. Бехера П. К., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Поглощающая активность корневой системы растений подсолнечника при разной длине

- фотопериода. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 5, с. 100—106. — 3. Дришель Г. Динамика регулирования вегетативных функций. — В сб.: Процессы регулирования в биологии. М.: ИЛ, 1960, с. 125—157. — 4. Жолкевич В. Н., Григорьева М. Н. Двухфазный характер изменений вязкости протоплазмы растительных клеток в условиях водного дефицита. — Докл. АН СССР, 1971, т. 196, № 3, с. 717—718. — 5. Игнатьевская М. А. Взаимодействие ионов аммония, калия, кальция и нитратов при их поглощении проростками ячменя и вики. — Автореф. канд. дис. М., 1970. — 6. Кондратьев М. Н., Аладина О. Н. Избирательность поглощения аммония и нитрата кукурузой при адаптации к разным температурам. — В сб.: Проблемы химиз. и мелиор. почв. М.: ТСХА, 1981, с. 59—63. — 7. Кондратьев М. Н., Карсункина Н. П., Третьяков Н. Н. Реакция молодых растений кукурузы на концентрацию аммония в питательной среде. — В сб.: Морфо-физиолог. основы устойчивости растений. М.: ТСХА, 1985, с. 62—69. — 8. Корецкая Т. Ф., Веселовский В. А., Погосьян С. И., Жолкевич В. Н. Сверхслабое свечение корней при обезвоживании. — Физиол. раст., 1970, т. 17, вып. 4, с. 776—780. — 9. Костюкович М. Ф. Поглощение нитрата и катионов кукурузой при варьировании факторов внешней среды. — Автореф. канд. дис. М., 1986. — 10. Крастина Е. Е., Гунар И. И. Влияние теплового раздражения на выделение пасоки корнями подсолнечника. — Изв. ТСХА, 1964, вып. 3, с. 71—81. — 11. Крастина Е. Е., Менесес С., Кондратьев М. Н. Поглощение томатами ионов нитрата и аммония при разной концентрации азотнокислого аммония в питательном растворе. — Изв. ТСХА, 1980, вып. 6, с. 9—16. — 12. Крастина Е. Е., Редди Б. П., Кондратьев М. Н. Су-
- точные изменения поглощения нитрата и активности нитратредуктазы в корнях подсолнечника. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 6, с. 98—102. — 13. Курсанов А. Л. Проблема биологического саморегулирования и физиология растений. — Физиол. раст., 1972, т. 19, вып. 5, с. 906—911. — 14. Осмоловская Н. Г., Батов А. Ю., Разумова Н. А., Шевцов Ю. И., Максимов Г. Б. Зависимость скорости поглощения растениями ионов калия и нитрата от их концентрации в питательной среде — РЖ Физиол. раст., 1981, № 11, реф. 212 — 15. Розенталь Д. Л., Трошин А. С. Новые данные о субстанционных изменениях при повреждении и возбуждении клеток. — Цитология, 1963, т. 5, № 4, с. 365—378. — 16. Семихатова О. А., Лепина Г. Д., Юдина О. С., Иванова Т. И. Реакция темнового газообмена листьев на высокую температуру. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 6, с. 814—824. — 17. Bledsoe C. S., Rains D. W. — Can. J. For. Res., 1981, vol. 11, N 4, p. 812—816 — 18. Blondel A.-M., Blanc D. — C. R. Acad. Sc. Paris, 1973, T. 277, Serie p. 1325—1327. — 19. Dejaegere R., Michotte M., Neirinx L., a.o — Bull. Soc. roy. bot. Belg., 1976, vol. 109 N 2, p. 239—248. — 20. Hiatt A. J. — Plant Physiol., 1970, vol. 45, N 4, p. 408—410. — 21. Joseph R. A., Tang Van Hai, Lambert J. — Physiol. Plant., 1975, vol. 34, N 4, p. 321—325. — 22. Micher R. — Ber. Dtsch. bot. Ges., 1972, Bd. 85. H. 5—6, S. 203—208. — 23. Rao K. P./ Rains D. W. — Plant Physiol., 1976 vol. 57, N 1, p. 51—58. — 24. Wilder J — Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1962, vol. 98, Art 4 p. 1211—1220. — 25. Wool del S. R. G. Mooney H. A. — Ann. Bot., 1970, vol. 34. N 134, p. 117—121.

Статья поступила 13 октября 1986.

SUMMARY

The kinetics of absorption of macroelements by sunflower plants (*Helianthus annuus* L.) was analysed during the period of 28 hrs., after increasing the concentrations of KNO_3 and $Ca(NO_3)_2$ five times or the entire Knop's solution concentration up to four times. The increase in the concentration of solutions showed different effects on the absorption of macroelements. The rate of absorption of Ca and Mg was increasing in comparison with the control during the entire period, and that of P was increasing during the first 4 hrs. and then equalised with the control. On the contrary the rate of absorption of K was decreasing during the entire period. The NO_3^- adsorption differed depending upon the light conditions, i. e., either there was a sudden decrease or a stimulation at the beginning and then a decrease. The dependance of all these changes on the initial value of the rate of absorption of macroelements by sunflower plants is discussed.