

УДК 581.111

ПОГЛОЩЕНИЕ И ТРАНСПОРТ АЗОТА С ПАСОКОЙ У ПОДСОЛНЕЧНИКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГУСТОТЫ СТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ

А. Н. ИЛЬИН, М. Н. КОНДРАТЬЕВ, Е. Е. КРАСТИНА
(Кафедра физиологии растений)

Модельные опыты в контролируемых условиях показали, что загущение растений способствует усилению транспорта воды, калия, нитратного азота, аминокислот и амидов с пасокой подсолнечника (при расчете на 1 г сухой массы корней); особенно сильно увеличивается ксилемный транспорт нитратного азота (в 5—10 раз), что следует учитывать при выращивании подсолнечника в кормовых целях. Предполагается, что усиление ксилемного транспорта аминокислот при взаимном затенении растений связано с активизацией фермента первичной ассимиляции аммония глутаматдегидрогеназы, которая вызвана обеднением корней сахарами вследствие ослабления фотосинтеза и притока ассимилятов к ним.

Внутрипопуляционные отношения, как правило, носят остроконкурентный характер и наиболее типичны для большинства сельскохозяйственных культур. Поэтому исследованиям действия плотности популяции на урожай и качество продуктов растениеводства традиционно уделяется большое внимание [8, 9, 20, 25]. В настоящее время полученные многочисленные данные о влиянии густоты стояния растений на продуктивность посева, структуру биомассы и другие показатели. Установлен факт усиленного накопления в биомассе загущенных растений калия и других макроэлементов [2, 5, 8, 18]. Однако физиологические основы этого явления изучены недостаточно. Так, в литературе имеется крайне мало данных о влиянии загущения на поглощение растениями минерального азота и других питательных элементов [2, 3]. Практически отсутствуют сведения о влиянии этого фактора на ассимиляцию азота и транспорт азотистых и других соединений с пасокой растений.

В условиях загущения при постоянно нарастающей конкуренции за свет и элементы минерального питания у растений, вероятно, должны проявляться определенные адаптации, которые не могут не отразиться на процессах поглощения и дальнего транспорта основных элементов минерального питания. Именно изменения характера этих процессов, по-видимому, обуславливают накопление некоторых ионов в надземных частях загущенных растений. В связи с этим в задачу наших исследований входило выяснение возникающих при загущении изменений поглощения и транспорта азота и калия у молодых растений подсолнечника.

Известно, что у подсолнечника при наличии в среде нитратов последние являются основной транспортной формой азота [12, 14]. Представляло интерес определить и содержание аминокислот в пасоке, что позволяет судить о зависимости синтетической активности корней подсолнечника от густоты стояния растений.

Методика

Опыты проводились в лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии в факторостатных условиях внешней среды. Объектом исследований был подсолнечник *Helianthus annuus* L. сорта Одесский 63. Растения выращивали в вод-

ной культуре на питательной смеси Кнопа с добавлением микроэлементов (Fe, Cu, Zn, Mn, B). В течение первой недели концентрация солей питательного раствора составляла 0,2 н., в дальнейшем — 0,5 н. Смену растворов проводили через 7 дн,

корректировку рН (до 5,6) — 1 раз в 3 дня. Температура воздуха составляла 20°C круглосуточно, длина дня 16 ч. Источником света служили люминесцентные лампы ЛБЦ-30, направление светового потока сверху вниз, облученность растений 14 клк.

Семена подсолнечника проращивали во влажном песке до полного разворачивания семядольных листьев и появления первой пары настоящих листьев у проростков, затем проростки высаживали на питательный раствор. Количество растений на один 3-литровый сосуд составляло 1 (контроль), 2 и 4. Возраст растений отсчитывали с момента их посадки в сосуды. В вариантах с повышенным количеством растений в сосуде загущение создавалось, кроме того, путем увеличения числа сосудов на единице площади в 4—5 раз. Влияние ценотического взаимодействия растений на изучаемые процессы определяли в опыте 1 в 2 срока (через 24 и 31 день), в опыте 2 — в 1 срок (в возрасте 30 дней). В опыте 1 исследовали поглощение воды, нитрата и калия из питательного раствора, для чего растения помещали на све-

жеприготовленный раствор в начале светового периода. Время поглощения — 4 ч.

Для изучения транспорта ионов использовали метод сбора пасоки. Пасоку собирали в первые 2 ч после срезания надземной части растений. В полученном ксилемном экссудате определяли концентрацию и общее содержание исследуемых ионов. У растений всех вариантов устанавливали объем выделенной пасоки, содержание в ней нитратного азота и калия, а в опыте 2 — и содержание аминокислот. Все показатели рассчитывали на 1 растение и на 1 г сухой массы корней.

Содержание калия в питательном растворе и пасоке определяли на пламенном фотометре «Flapho-40», аминокислот — на аминокислотном автоанализаторе «Биотроник», нитратного азота — по методу Каталду и Шрадера, для чего к 0,2 мл пробы добавляли 0,8 мл 5 % раствора салициловой кислоты в концентрированной серной кислоте и после 20-минутного окрашивания приливали 19 мл 8 % NaOH. Фотоколориметрирование проводили на фотоэлектроколориметре «Спекол» при длине волны 410 нм.

Результаты

Полученные нами данные о накоплении биомассы, поглощении воды и питательных веществ подсолнечником в основном согласуются с результатами предшествующих опытов [2].

Растения, выращенные в условиях загущения, были подвержены четко выраженному, прогрессирующему во времени ценотическому взаимодействию. Это проявлялось в изменении структуры надземной части (сокращение площади листьев, удлинение стеблей и черешков), в значительном торможении накопления сухой массы (табл. 1). У опытных растений по сравнению с контрольными увеличивалась доля стебля в общей сухой массе растения и уменьшалась доля корней (табл. 1). Это свидетельствует, с одной стороны, о взаимном затенении опытных растений, вызывающем так называемый эффект этиоляции — усиленный рост стебля в высоту, и с другой — о недостаточном уровне минерального питания загущенных растений, так как только в этом случае значительно снижается доля корней в общей сухой массе [2]. Веро-

Т а б л и ц а 1

Накопление сухой массы у подсолнечника

Количество растений на сосуд	Листья	Стебель	Корни	Все растение, г	Листья	Стебель	Корни
	г на растение				% ко всему растению		
Опыт 1, 24-дневные растения							
1	3,92	0,85	1,46	6,23	62,9	13,7	23,4
2	1,96	0,57	0,66	3,19	61,4	17,9	20,7
4	1,19	0,45	0,40	2,04	58,3	22,1	19,6
Опыт 1, 31-дневные растения							
1	8,56	2,39	2,95	13,90	61,6	17,2	21,2
2	3,47	1,39	1,06	5,92	58,6	23,5	17,9
4	1,80	1,05	0,58	3,43	52,5	30,6	16,9
Опыт 2, 30-дневные растения							
1	5,69	2,66	2,36	10,71	53,2	24,8	22,0
2	2,44	1,60	0,90	4,94	49,4	32,4	18,2
4	1,58	1,10	0,54	3,22	49,0	34,2	16,8

Т а б л и ц а 2

Поглощение подсолнечником воды, нитрата и калия

Количество растений на сосуд	Вода, мл		NO ³ ммоль		K ⁺ , мкмоль	
	1	2	1	2	1	2
	24-дневные растения					
1	118	112	1,99	1,89	139	134
2	58*	117	0,98*	2,02	66*	141
4	36*	117	0,59*	1,95	48*	162
31-дневные растения						
1	210	102	4,44	2,19	196	96
2	92*	122*	1,56*	2,10	130	177*
4	45*	105	0,82*	1,91	56*	129

Примечание. Здесь и в последующих таблицах 1 — в расчете на растение, 2 — на 1 г сухой массы корней; звездочкой обозначено наличие существенной разницы с контролем при P=0,95 и выше.

тениями при слабом загущении (2 растения на сосуд) во 2-й срок определения (табл. 2).

Очевидно, повышенное содержание общего азота и калия в надземных частях загущенных растений, о котором упоминалось в работе [5], определяется активизацией транспорта этих элементов питания из корня в побег по мере увеличения густоты стояния растений. Для подтверждения этого предположения нами проводились сбор и анализ пасоки. В результате установлено устойчивое сокращение объема выделяемой пасоки одним растением по мере увеличения их числа в сосуде. Пересчет объема выделенной пасоки на 1 г корней показал, что если у более молодых растений (опыт 1) достоверная разница между вариантами отсутствует, то у растений в возрасте 1 мес (опыт 1—2-й срок и опыт 2) она существенна. Причем минимальные значения получены в контрольном варианте. Следовательно, в этот срок при загущении растений транспорт корнями воды даже усиливается (табл. 3).

О транспорте азота из корней в надземную часть растений подсолнечника можно судить по выделению нитрата с пасокой. В 1-й срок данный показатель в расчете на растение при загущении был значительно меньше, чем в контроле, а в расчете на 1 г корней оказался одинаковым. Но во 2-й срок у опытных растений он был заметно выше при обоих способах расчета. Особенно значительные различия наблюдались при пересчете на 1 г корней (увеличение выделения нитрата в 5—10 раз по сравнению с контролем).

Выделение с пасокой ионов калия в зависимости от загущения растений подсолнечника в целом было аналогичным выделению нитрата, но различия между вариантами оказались менее выраженными (табл. 3). Представляет интерес корреляция между транспортом с пасокой нитрата и калия у месячных растений в расчете на 1 г корней (опыты 1, 2). Эти данные хорошо согласуются с представлениями Бен-Циони [10] о транспорте ионов нитрата и калия.

Нельзя не обратить внимания на тот факт, что при сохранении общих закономерностей реакции на загущение между результатами опытов 1 и 2 имеется некоторое расхождение. Несмотря на практически одинаковые возраст растений (30 и 31 день) и условия их выращивания, в опыте 1 (февраль — март 1986 г.) ценотическое влияние наиболее сильно отразилось как на ростовых процессах, так и на транспорте с пасокой воды, нитрата и калия в максимально загущенном варианте — 4 растения на сосуд, тогда как в опыте 2 (ноябрь — декабрь

ятно, частая смена питательного раствора снимала возможный дефицит элементов минерального питания у загущенных растений, что следует учитывать при интерпретации данных о поглощении и транспорте в них азота и калия.

Естественно, загущение подсолнечника, вызывающее уменьшение биомассы растений, способствовало снижению поглощения воды, нитрата и калия в расчете на растение. Это снижение оказывалось тем заметнее, чем сильнее была степень загущения или продолжительнее ценотическое взаимодействие растений (табл. 2). Однако удельная поглощательная активность корней (в расчете на 1 г сухой массы) у опытных растений не уступала контролю или даже превышала его. Последнее имело место при изучении поглощения воды и калия опытными растениями при изучении погло-

Объем и состав пасоки подсолнечника

Количество растений на сосуд	Объем пасоки, мл		N —NO ₃ мкмоль		K, мкмоль	
	1	2	1	2	1	2
Опыт 1, 24-дневные растения						
1	2,3	1,6	73,0	51,5	33,7	23,7
2	0,9*	1,3	29,8*	39,9	15,1*	21,0
4	0,7*	1,7	27,4*	54,4	11,3*	22,6
Опыт 1, 31-дневные растения						
1	2,2	0,8	11,1	3,9	26,6	9,1
2	1,1*	1,0	22,9*	22,2*	14,2*	13,2*
4	1,1*	1,4*	33,5*	38,7*	15,0*	17,3*
Опыт 2, 30-дневные растения						
1	1,6	0,7	22,1	9,2	7,0	3,0
2	1,4	1,6*	75,1*	85,6*	13,1*	14,9*
4	0,8*	1,2*	28,7	48,4*	5,9	10,1*

1986 г.) оно проявилось сильнее в промежуточном варианте — 2 растения на сосуд. Это, вероятно, связано с сезонной периодичностью жизненно важных функций растительного организма [1].

Нитрат является основной транспортной формой азота в подсолнечнике. Исходя из этого, а также из полученных нами данных об усилении удельной поглотительной активности корней и активизации подачи нитрата с пасоккой при загущении, можно было бы ожидать существенного понижения транспорта восстановленных форм азота, в частности аминокислот и амидов. Тем не менее анализ показал достоверное усиление транспорта аминокислот с ксилемным соком при повышении загущенности (табл. 4). Суммарная подача аминокислот из корня в надземную часть на 1 растение снижалась с увеличением загущенности. Однако в пересчете на 1 г сухих корней при максимальном загущении растений она увеличивалась почти в 2 раза по сравнению с контролем.

Таким образом, снижение доли корней в общей массе растения при загущении вызывает не только активизацию поглотительной и транспортной функций корней, но и усиливает их синтетическую активность. На последнее указывают данные о выделении с пасоккой первичных аминокислот и амидов, основных аминокислот и аминокислот с разветвленной цепью в расчете на 1 г сухих корней.

Обсуждение

Полученные результаты подтверждают установленные ранее факты усиления во времени ценогического взаимодействия растений, проявляющегося в замедлении накопления биомассы, изменении ее структуры, уменьшении доли корней в общей массе растения, а также выравнивания удельной поглотительной активности корней загущенных растений до уровня контроля [2, 4, 6, 7].

Т а б л и ц а 4

Транспорт аминокислот (АК) с пасоккой подсолнечника (мкмоль). Опыт 2, 30-дневные растения

Количество растений на сосуд	Выделено АК, всего		Амиды + первичные АК		Основные АК		АК с разветвленной цепью	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	39,4	14,2	30,2	10,9	1,8	0,6	2,8	1,0
2	24,4*	24,5*	18,1*	18,0	1,5	1,5	2,0	2,0*
4	16,5*	27,2*	11,9*	19,5*	1,0	1,6*	1,4	2,2*

В делем данные опытов можно рассматривать как объяснение неоднократно приводимых в литературе сведений о накоплении калия в листьях и стеблях растений при загущении [5, 23]. В 2—3 раза более активное по сравнению с контролем поступление калия как на единицу массы корней, так и на единицу площади, занимаемой растениями, должно способствовать увеличению накопления этого элемента питания в побегах подсолнечника. Однако, как отмечается в работе [18], увеличение густоты стояния растений может приводить к увеличению концентрации в тканях растений не только калия, но и других элементов, в нашем случае — нитратного азота. В зависимости от степени ценотического влияния количество транспортируемого с пасоккой нитрата даже на каждое отдельное растение в вариантах с загущением в 1,3—3,0 раза превышало контроль, а в расчете на 1 г сухих корней разница между вариантами возрастала в 5—10 раз. Это, в свою очередь, не могло не сказаться на содержании нитратов в листьях и стеблях подсолнечника.

Хорошо известно, что по мере увеличения густоты стеблестоя продуктивность посева (на единицу площади) сначала увеличивается, а затем уменьшается [8]. Таким образом, возможны ситуации, когда увеличение нормы высева на фоне высокого уровня обеспеченности растений азотом не приводит к увеличению урожая зеленой массы, но качество ее при этом резко падает из-за избыточного накопления нитратов. Кроме того, степень загущенности необходимо учитывать при диагностике обеспеченности растений элементами минерального питания, особенно если она не сочетается с почвенной диагностикой. В противном случае анализ не позволяет получить объективной картины.

Для объяснения механизмов, ответственных за усиление дальнего транспорта нитрата при взаимном затенении растений, необходимо проведение модельных опытов по выявлению влияния условий освещения на этот процесс.

Большой интерес представляет, на наш взгляд, обнаруженный эффект усиления синтетической активности корней в условиях повышенной загущенности растений. Для его объяснения вряд ли достаточно ссылки на усиление функциональной активности органа с уменьшением его размеров. Исходя из литературных данных, наиболее вероятной причиной усиленного транспорта аминокислот в побег следует считать повышение ферментативной активности ассимиляции азота в корнях загущенных растений, в частности такого важного фермента первичной ассимиляции аммония, как глутаматдегидрогеназа (ГДГ).

Известно, что недостаток освещенности растений вызывает существенную активизацию ГДГ [13, 16]. Загущение растений приводит к ослаблению интенсивности фотосинтеза, что не может не отражаться на оттоке ассимилятов из надземной части в корневую систему и на обеспеченности последней углеводами. Сахара же не только подавляют аминирующую активность ГДГ [19], но и репрессируют ее синтез в корнях [21, 22], как это было показано на горохе. Дефицит сахаров, связанный с ослаблением их притока, усугубляется активизацией дыхания корней. Образующаяся при этом АТФ, которая также ингибирует активность ГДГ [11, 15, 24], быстро расходуется ввиду повышенной поглотительной и транспортной деятельности корня. Следовательно, в корнях растений в условиях загущения содержание растворимых сахаров и АТФ, обычно репрессирующих синтез ГДГ и ее активность, существенно снижается. Указанное может являться причиной увеличения аминирующей активности ГДГ, а значит, и синтеза, глутамата, что в конечном счете может привести к усилению образования и выделения с пасоккой аминокислот и амидов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зайцева М. Г., Зубкова Н. К. Сезонная периодичность функциональной активности митохондрий корней пшени-

цы. — Физиология растений, 1987, т. 34, вып. 2, с. 286—291.—2. Крастина Е. Е. Минеральное питание подсолнечника

при ценоотическом взаимодействии растений — Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 95—103. — 3. Крастина Е. Е. Изменение удельной поглощающей активности корней подсолнечника при ослаблении ценоотического взаимодействия растений. — Изв. ТСХА, 1985, в. 1, с. 97—105. — 4. Куперман И. А. Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. — Новосибирск: Наука, 1972, — 5. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Калийное питание яровой пшеницы и кукурузы в зависимости от условий освещения. — Агрохимия, 1984, № 3, с. 18—26. — 6. Мурей И. А. Скорость роста растений в посевах при их загущении. — Физиология растений, 1974, т. 21, вып. 6, с. 1265—1275. — 7. Мурей И. А., Ничипорович А. А. Зависимость общего сухого веса растений посевов от величины ценоотического действия (математическое описание действия загущенности в посевах). — Физиология растений, 1974, т. 21, вып. 1, с. 12—27. — 8. Синяги И. И. Площади питания растений. — М.: Россельхозиздат, 1975. — 9. Alessi J., Power J. F., Zimmerman D. C. — Agron. J., 1977, vol. 69, p. 465—469. — 10. Ben Zioni A., Vaadia Y., Lips S. H. — Physiol. Plant., 1971, vol. 24, p. 288—290. — 11. Davies D. D., Teixeira A. N. — Phytochemistry, 1975, vol. 14, N 3, p. 647—656. — 12. Hocking P. J., Steer

B. T. — Ann. Bot., 1983, vol. 51, p. 787—799. — 13. Jacobi G., Klemme B., Kraff G., Postius Ch. — Biochem. und Physiol. Pflanz., 1975, vol. 168, N 1—4, p. 247—256. — 14. Kaiser J. J., Lewis O. A. M. — New Phytol., 1980, vol. 85, p. 235—241. — 15. King J., Wu Y.-F. W. — Phytochemistry, 1971, vol. 10, N 5, p. 915—924. — 16. Lauriere C., Weisman N., Daussant J. — Physiol. Plant., 1981, vol. 52, N 1, p. 151—155. — 17. Massey J. H. — Agron. J., 1971, vol. 63, p. 137—138. — 18. Munson R. D., Nelson W. L. — Soil Testing a. Plant Analysis. Madison, Wisconsin, 1973, p. 223. — 19. Ratajczak L., Ratajczak W., Muzurowa M. — Physiol. Plant., 1981, vol. 51, N 3, p. 392—404. — 20. Robinson R. G. e. a. — Mise. Rep. 141, Agric. Exp. Stn., Univ. Minnesota, 1976. — 21. Sahuika J., Gaudinova A., Hadacova V. — Z. Pflanzenphysiol., 1975, vol. 75, N 5, p. 392—404. — 22. Sahuika J., Liska L. — Biol. Plant., 1978, vol. 20, N 6, p. 446—452. — 23. Smid A. E., Peaslee D. E. — Agron. J., 1976, vol. 68, N 6, p. 904. — 24. Takahashi J., Fuzuhashi K. — Plant and Cell Physiol., 1980, vol. 21, N 6, p. 1067—1075. — 25. Zubriski J. C., Zimmerman D. C. — Agron. J., 1974, vol. 66, p. 798—801.

Статья поступила 30 мая 1987 г.

SUMMARY

Sunflower *Helianthus annuus* L. was grown in water culture on Knop's nutrient mixture. The thickness of stand in experimental plants is two and four times as high as in control. It is shown that higher thickness of stand results in more intensive xylem transport of water, potassium, nitrate, amino acids and amides in sunflower (calculated per 1 g of root dry mass); xylem transport of amino acids under mutual plant shading is supposed to be connected with higher activity of glutamate dehydrogenase enzyme.