

УДК 581.133.8

ОСОБЕННОСТИ ПОГЛОЩЕНИЯ ИОНОВ РАСТЕНИЯМИ КУКУРУЗЫ ИЗ РАСТВОРОВ СОЛЕЙ ВЫСОКОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ

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

(Кафедра физиологии растений)

Исследовалось поглощение ионов NO_3^- , K^+ , Ca^{2+} растениями кукурузы из высокосолевых растворов с различным значением рН. Установлено, что при концентрации раствора 20 мМ (по NO_3^-) зависимость поглощения ионов нитрата от катионного состава среды значительно меньше, чем при концентрации 3 мМ. Вместе с тем усиливается влияние рН раствора на скорость этого процесса. Предполагается, что регуляция интенсивности поглощения NO_3^- при разных концентрациях растворов осуществляется за счет разных механизмов поглощения ионов нитрата. Более значительное поглощение калия из солевых растворов с рН 5,6 объясняется большей метаболической потребностью в нем растений в этих условиях.

Максимальная поглощательная активность корней для калия и кальция сдвинута во времени, что, вероятно, обусловлено деятельностью регуляторной системы поглощения, направленной на создание оптимального ионного баланса.

Азотный обмен растений является уникальным процессом, обеспечивающим в конечном итоге реализацию генетической информации через образование аминокислот и включение их в белковую молекулу.

Процесс первичного поглощения минерального азота — это один из наиболее ответственных физиологических этапов азотного обмена, который во многом определяет формирование урожая сельскохозяйственных культур и его качества. Несомненно, что поглощение элементов минерального питания должно находиться под контролем регуляторных систем, на которые могут оказывать влияние внешние факторы, такие как рН раствора, его концентрация, катионный состав среды.

Изучение воздействия этих факторов на поглощающую активность корневых систем способствует пониманию механизмов поглощения, что в конечном итоге обеспечит возможность целенаправленной регуляции данного процесса. К настоящему времени проведено достаточно много исследований в этом направлении [7, 15 и др]. Вместе с тем имеющиеся в литературе сведения нередко противоречивы, а часто и противоположны, что, вероятно, обусловлено различиями в методических подходах, задачах и объектах исследований. Так, в опытах [13, 16] установлено, что с увеличением концентрации внешнего раствора усиливается активное поглощение ионов растениями. Поглощение ионов нитрата во многом определяется катионным составом корнеобитаемой среды, а также соотношением отдельных катионов в растворе [3, 7]. Выявлено положительное влияние ионов калия на поглощение нитратного азота [4, 9], причем оно во многом определяется концентрацией нитратов в питательной среде [4]. Существенное значение для определения скорости поглощения ионов нитрата и катионов имеет и рН исследуемых растворов. И хотя во многих экспериментах показано, что катионы лучше поглощаются при более высоких рН, а анионы — при более низких [7, 18], ответ на этот вопрос не всегда может быть однозначным [1, 5].

При работе с высокосолевыми растворами следует помнить, что возрастание концентрации внешнего раствора требует определенной перестройки систем саморегуляции, обеспечивающей поглощение ионов в нужном для растений количестве. В литературе же имеется

очень мало работ по изучению поглощения из растворов с высокой концентрацией ионов. Вместе с тем все возрастающее применение минеральных удобрений требует именно такой постановки вопроса.

Методика

Кукурузу (*Zea mays*) гибрид Буковинский 3-ТВ выращивали в контролируемых условиях Лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии. В эксперименте использовали 30-дневные растения, выращенные в водной культуре на питательной смеси Арнона — Хогленда при интенсивности света 15 клк (лампы ДРЛФ-400) при 16-часовом фотопериоде. Температуру воздуха 20 ± 1 °С поддерживали круглосуточно. Питательный раствор меняли каждую неделю, pH раствора доводили ежедневно до 5,6. Исследовали суточное поглощение ионов из 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 2 значениях pH — 5,6 и 7,2. Концентрация растворов — 20 мМ (по NO_3^-). Перед началом эксперимента растения с целью их адаптации на 0,5 ч помещали на опытные растворы.

Поглощение ионов определяли по уменьшению их концентрации в растворах. Начиная с 6 ч утра через каждые 4 ч растения пересаживали на новый опытный раствор, что давало возможность проследить кинетику изучаемого процесса. Биологическая повторность опыта 4-кратная. Нитратный азот в растворах определяли колориметрически [10], калий — на пламенном фотометре, кальций — на атомно-абсорбционном анализаторе.

Результаты

При поглощении ионов нитрата из высокосолевых растворов так же, как и из растворов с низкой концентрацией солей — 3 мМ [6], проявлялась регуляторная деятельность корневой системы, о чем можно судить по ритмичности поглощения NO_3^- (рис. 1). Вместе с тем увеличение концентрации раствора вносило свои коррективы в кинетику поглощения ионов нитрата. В этой связи следует отметить более плавный характер хода кинетических кривых поглощения, что, по-видимому, обуславливалось высоким «подпором» внешней концентрации.

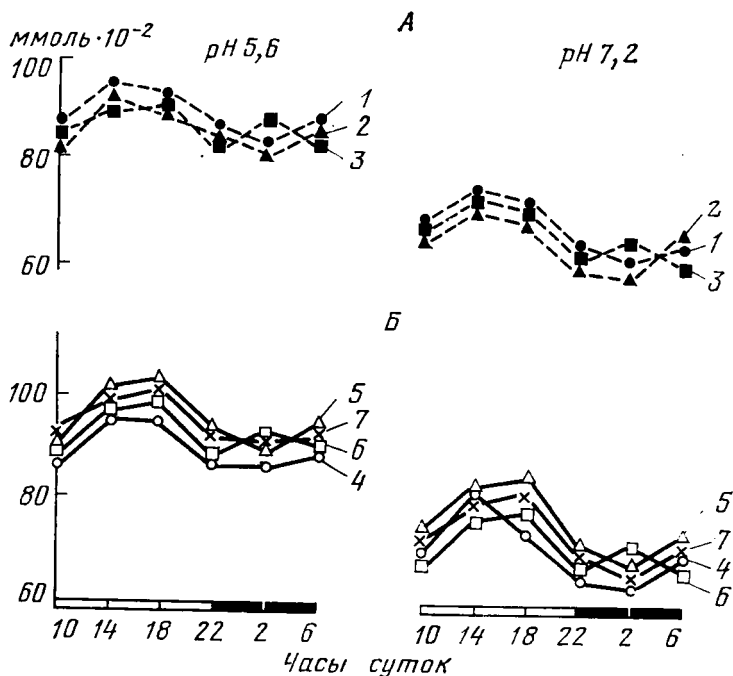


Рис. 1. Поглощение NO_3^- из высокосолевых растворов 30-дневными растениями (в расчете на 2 растения).

А — односолевые; Б — ди- и трехсолевой растворы; 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 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$.

Кинетические кривые поглощения ионов NO_3^- из моносолевых растворов KNO_3 и $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ при pH 5,6 характеризовались 2 максимумами, приходящимися на 14 ч светового периода и 6 ч темного периода. В случае магнийсодержащего раствора время между максимальной поглотительной активностью корней в дневной и ночной периоды суток сократилось и максимальная поглотительная активность корней в ночное время приходилась на 2 ч. Аналогичная картина поглощения

NO_3^- наблюдалась и при pH 7,2.

Сопоставление интенсивности поглощения ионов нитрата из моносолевых растворов с различным составом катионов показало, что скорость поглощения NO_3^- из раствора KNO_3 ниже, чем из $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Вместе с тем различия в скорости поглощения NO_3^- из моносолевых растворов разного катионного состава невелики.

Кинетика поглощения ионов нитрата из ди- и трехсолевого растворов при обоих pH была схожей с таковой для моносолевых растворов. Однако поглощение ионов нитрата в дневной период из большинства растворов оказалось более растянутым во времени и максимум поглощения приходился на 18 ч светового периода. В ночное время максимум поглотительной активности корней наблюдался к 6 ч, за исключением варианта $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, в котором ночной максимум поглощения NO_3^- отмечался к 2 ч.

При сравнении интенсивности поглощения ионов нитрата из моносолевых растворов и из ди- и трехсолевого растворов установлено, что скорость поглощения нитрата из более сбалансированных растворов выше, чем из моносолевых. Сопоставление же скорости поглощения NO_3^- из растворов разного катионного состава показало некоторое преимущество поглощения ионов нитрата из раствора $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ и снижение интенсивности этого процесса в случае раствора $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Вместе с тем необходимо отметить, что различия в скорости поглощения NO_3^- из ди- и трехсолевого растворов, как и в вариантах с моносолевыми растворами, несущественны.

Следовательно, катионный состав раствора высокой концентрации оказывал незначительное влияние на интенсивность поглощения NO_3^- . При изменении pH раствора не проявлялась специфичность действия отдельных катионов и их сочетаний, и ход кинетических кривых поглощения NO_3^- при обоих значениях pH был практически одинаковым, что не характерно для низкосолевых растворов [6]. Однако если сравнить интенсивность поглощения ионов нитрата при pH 5,6 и 7,2, то совершенно очевидно, что снижение концентрации ионов H^+ приводит к существенному снижению скорости поглощения NO_3^- из изучаемых растворов. Так, суммарное суточное поглощение NO_3^- из раствора $\text{KNO}_3 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ при pH 7,2 было на 22 % ниже, чем при pH 5,6, а из трехсолевого раствора — на 24 % ниже.

Поскольку поглощение NO_3^- из низкосолевых растворов не зависит от уровня pH [6], представляет интерес проследить изменения во времени концентрации ионов H^+ в высокосолевых и низкосолевых растворах (рис. 2).

Кривые изменения концентрации ионов H^+ в низкосолевых растворах (3 мМ) при обоих pH стремятся к среднему между их высоким (25 г-ион $\text{л} \cdot 10^{-4}$) и низким (0,5 г-ион $\text{H}^+/\text{л} \cdot 10^{-4}$) значениями, что, вероятно, является следствием процесса саморегуляции, направленного на создание лучших условий для обеспечения растений минеральным азотом. При поглощении ионов из высокосолевых растворов (20 мМ) возможности увеличения концентрации ионов H^+ при pH 7,2, по-видимому, ограничены, что и является сдерживающим фактором поглощения ионов нитрата.

Поглощение катионов. В условиях более высокой концентрации исследуемого раствора усиливалось поглощение катионов

растениями кукурузы (рис. 3, А, Б), что отмечают и другие авторы [2]. Однако, как и в случае низкосолевых растворов, суммарное поглощение каждого катиона было ниже, чем поглощение нитрата.

Кинетические кривые поглощения калия (рис. 3, Б) при обоих рН, как и поглощения нитрата (рис. 1, А и Б), имели двухвершинный характер. Однако интенсивность поглощения калия из отдельных растворов в отличие от поглощения нитрата в большей мере зависела от катионного состава корнеобитаемой среды. Так, при рН 5,6 максимумы скорости поглощения калия из трехсолевого раствора приходились на 14 и 2 ч. Исключение же кальция из раствора привело к снижению поглощения калия и вызвало смещение максимума поглощения в темновой период на 6 ч

утра. еще менее интенсивно поглощался калий из моносолевого раствора. Кроме того, в этом случае пик активности этого процесса в дневной период также сместился на более позднее время (рис. 3).

Присутствие в дисолевого раствора катионов кальция, по-видимому, тормозит поглощение калия. В результате суммарное суточное поглощение в этом варианте составляло лишь 73 % к таковому в случае трехсолевого раствора.

Сопоставление кинетических кривых, характеризующих поглощение катионов K^+ и Ca^{2+} (рис. 3, 4), показало, что снижение интенсивности этого процесса для одного из катионов во времени приводит к усилению поглощения другого и наоборот.

Кроме того, поглощение кальция из трехсолевого раствора идет менее интенсивно, чем из дисолевого раствора, содержащего калий и кальций (рис. 4). Это является подтверждением регуляторной деятельности корневых систем, направленной на оптимальное обеспечение растений катионами.

При снижении рН высокосолевых растворов кинетика поглощения калия практически не изменялась, в то же время ход кинетических кривых его поглощения из низкосолевых растворов с различным составом катионов в значительной мере изменялся при изменении величины рН раствора (рис. 3). Вместе с тем общий уровень интенсивности поглощения калия из высокосолевых растворов был гораздо ниже при рН 7,2. По-видимому, это можно объяснить следующим: во-первых, увеличение концентрации протонов в растворе привело к возрастанию конкуренции между катионами, во-вторых, с уси-

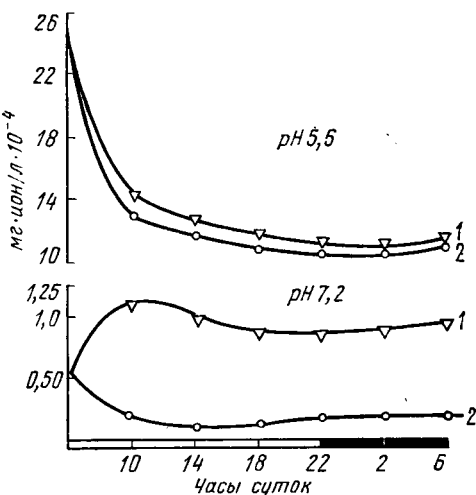


Рис. 2. Изменение концентрации ионов H^+ в растворах с различной концентрацией ионов нитрата.

1 — 3 мМ; 2 — 20 мМ.

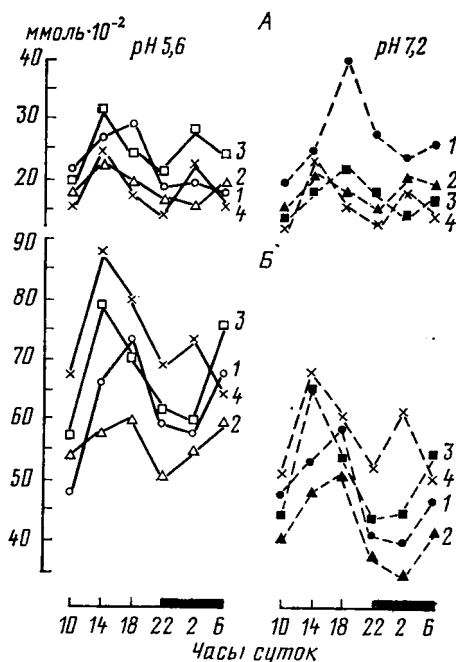


Рис. 3. Кинетика поглощения K^+ из солевых растворов (в расчете на 2 растения)

А — 3 мМ; Б — 20 мМ; 1 — KNO_3 ; 2 — $KNO_3 + Ca(NO_3)_2$; 3 — $KNO_3 + Mg(NO_3)_2$.

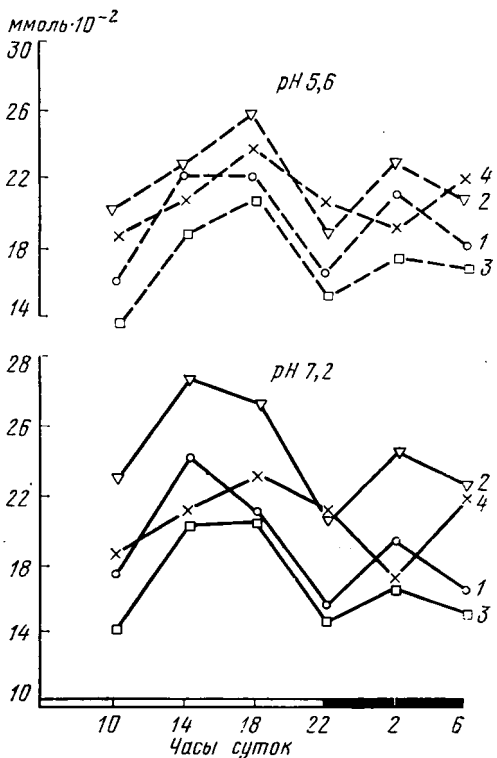


Рис. 4. Кинетика поглощения Ca^{2+} из высокосолевых растворов (в расчете на 2 растения).

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 — $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{Mg}(\text{NO}_3)_2$.

При совместном присутствии в растворе двухвалентных катионов кальция и магния поглощение первого было значительно слабее, чем из моносолевого раствора. Это, по утверждению многих авторов, является результатом сильного антагонистического взаимодействия между данными катионами [12]. Вместе с тем введение в раствор калия снижало ингибирующий эффект магния, и поглощение кальция в этом случае шло интенсивнее, чем из моносолевого раствора $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$.

Снижение концентрации ионов H^+ (рН 7,2) в растворе практически не отразилось на кинетике поглощения кальция, и характер кривых, отражающих данные процессы, при обоих рН был очень схожим. При сопоставлении кривых поглощения ионов нитрата и кальция не установлено взаимосвязи между этими процессами.

Обсуждение

При высокой концентрации солевых растворов сохраняется регуляторная функция корневой системы, направленная на создание оптимального анионно-катионного баланса в растении, о чем свидетельствует ритмичность поглощения ионов в отдельные промежутки времени.

Вместе с тем в поглощении ионов нитрата и катионов из высокосолевых растворов проявляется определенная специфика. Так, в случае низкосолевых растворов при увеличении рН проявлялось специфичное влияние катионного состава на поглощение ионов нитрата, но это не отражалось на общем уровне интенсивности поглощения анионов [6]. При высокой концентрации солей она снижалась, хотя профили кривых, отражающих этот процесс, при обоих рН оставались одинаковыми. Следовательно, при высокой концентрации солей зависимость поглощения нитрата от катионного состава среды сни-

лением поглощения ионов нитрата в этих условиях (рис. 1) возросла метаболическая потребность растений в калии.

Решая вопрос о возможности взаимосвязи между ионами нитрата и калия при их поглощении [14], мы сравнили профили кинетических кривых поглощения из соответствующих растворов. При обоих значениях рН показано отсутствие коррелятивной связи при поглощении этих ионов, что, возможно, обуславливается возрастными особенностями растений.

Судя по кинетическим кривым поглощения кальция из высокосолевых растворов, наиболее интенсивно этот процесс шел в варианте $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ при обоих рН (рис. 4), что, по-видимому, объясняется положительным влиянием калия на поглощение кальция [11]. Вместе с тем поглощение калия в этом случае существенно снижалось (рис. 3). Дополнительное введение катиона магния в раствор снижало поглощение кальция. Кроме того, отмечался сдвиг максимума его поглощения в темновой период на 6 ч утра.

жается, однако возрастает влияние рН. Иными словами, при избыточной концентрации ионов NO_3^- в питательной среде и повышенном рН регуляция поглощения ионов нитрата направлена на ограничение их поступления в растения. В этом случае проявляется классическая зависимость поглощения анионов от рН [7].

Исходя из теории энергозависимого поглощения ионов, осуществляемого протонными помпами [17, 20], и кинетики изменения рН растворов, можно предположить, что различия в интенсивности поглощения NO_3^- при разных рН в случае высокосолевых растворов и отсутствие таковых в случае низкосолевых растворов обуславливались характером обмена между клетками корня и внешней средой. В связи с этим вероятны следующие механизмы поглощения ионов нитрата в условиях низкосолевых и высокосолевых растворов. Поскольку концентрация ионов H^+ у низкосолевых растворов при обоих значениях рН стремится к среднему между их высоким (25 г-ион/л) и низким (0,5 г-ион/л) значениями, то это, по-видимому, можно рассматривать как один из механизмов саморегуляции при поглощении NO_3^- . Вероятно, при рН 5,6 имеет место $\text{NO}_3^- \leftrightarrow \text{OH}^-$ обмен, а при рН 7,2 большое значение имеют котранспорт NO_3^- и обмен катионов на ион H^+ . Впрочем, не исключено и чистое выделение ионов H^+ в раствор. При поглощении ионов из высокосолевых растворов вследствие высокой концентрации ионов NO_3^- в обоих случаях, видимо, происходил преимущественно $\text{NO}_3^- \leftrightarrow \text{OH}^-$ обмен и концентрация ионов H^+ как при рН 5,6, так и при рН 7,2 снижалась. В результате при рН 7,2 создавались еще менее благоприятные условия для поглощения NO_3^- , что и сказывалось на интенсивности этого процесса. Любопытным является тот факт, что в условиях высокосолевых растворов поглощение калия при рН 7,2 ниже, чем при рН 5,6, что, казалось бы, противоречит логике поглощения катионов [7]. Это, по-видимому, можно объяснить, сопоставив поглощение ионов нитрата и калия. Поскольку поглощение NO_3^- при низком рН было существенно выше, чем при высоком, то, вероятно, за счет усиленного поступления калия обеспечивается электронейтральность клеток и создаются благоприятные условия для протекания процессов, связанных с ассимиляцией минеральной формы азота [19]. Отсутствие же коррелятивной связи между поглощением этих ионов специфично для достаточно взрослых растений, у которых поглощение ионов нитрата обуславливается не только наличием калия в среде, но и его ранне сформированным эндогенным пулом [8].

Что касается взаимоотношения между калием и кальцием, то следует, пожалуй, обратить внимание на то, что максимум поглощительной активности корней для одного из этих катионов сдвинут во времени по отношению к другому. Следовательно, можно отметить, с одной стороны, наличие определенных конкурентных взаимоотношений между K^+ и Ca^{2+} при их поглощении, с другой — наличие регуляторной функции поглощительной системы растений при обеспечении внутриклеточного ионного баланса в условиях высокосолевого раствора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев С. С., Алехина Н. Д. Поглощение нитратной и аммонийной форм азота растениями кукурузы при разных рН питательной среды. — Физиология растений, 1967, № 4, вып. 1, с. 130—135. — 2. Вахмистров Д. Б. Участие выделения в саморегуляции накопления калия растениями ячменя при изменении концентрации наружного раствора. — Физиология растений, 1968, т. 15, вып. 5, с. 865—875. — 3. Гунари И. И., Игнатъевская М. А., Петров-Спиридонов А. Е. Поглощение проростками ячменя нитратов и аммония из азотнокислого аммония при варьировании катионного состава среды. — Докл. ТСХА, 1970, вып. 160, с. 136—141. — 4. Игнатъевская М. А. Взаимодействие ионов аммония, калия, кальция и нитратов при их поглощении проростками ячменя и вики. — Автореф. канд. дис. М., 1970. — 5. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф., Третьяков Н. Н. Поглощение нитрата и катионов растениями кукурузы из раствора с низкой концентра-

- цией ионов водорода. — *Агрохимия*, 1984, № 6, с. 53—60. — **6.** Костюкович М. Ф. Поглощение нитрата и катионов кукурузой при варьировании факторов внешней среды. — Автореф. канд. дис. М., 1986. — **7.** Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. — **8.** Bassionni N., Кономова Е. — *Plant Soil*, 1973, vol. 35, N 2, p. 299—301. — **9.** Bange G. G., Тромп I, Henkes S. — *Acta Bot. Neerl.*, 1965, vol. 14, N 1, p. 116—131. — **10.** Cotaldo D. A., Horoon M., Schrader L. E. a. o. — *Commun., Soil. Sci. Plant Anal.*, 1975, vol. 6, N 1, p. 71—80. — **11.** Davidian J. C., Saleac L. — *C. R. Acad. Sci.*, 1978, vol. 288, N 2, p. 197—200. — **12.** Fageria N. K. — *Act. Biol. Scien. Hung.*, 1974, vol. 25, p. 127—129. — **13.** Fugua B. D., Leggett J. E., Sims J. L. — *Can. J. Plant Sci.*, 1974, vol. 54, N 1, p. 167—174. — **14.** Kirkby E. H., Knight A. N. — *Plant. Physiol.*, 1977, vol. 60, N 3, p. 349—353. — **15.** Minoli P. L. — *Soil Science. Soc. Amer. Proc.*, 1968, vol. 32, N 5, p. 692—698. — **16.** Olam'Z., Berczi A. — *Physiol. Plant*, 1984, vol. 60, N 1, p. 81—85. — **17.** Pitman M. G., Mertz S. M., Graves J. S. a. o. — *Plant Physiol.* 1970, vol. 47, p. 76—80. — **18.** Singh R. P., Menta P., Srivastava H. S. — *Physiol. Plant*, 1984, vol. 60, N 2, p. 119—124. — **19.** Walter G. — *Fartsehr. Landwirt.*, 1985, Bd. 63, N 7, S. 6—7. — **20.** Zabala Maria de Gracia. — *Plant Physiol.*, 1985, vol. 77, N 1, p. 69—73.

Статья поступила 10 мая 1988 г.

SUMMARY

Absorption of NO_3^- , K^+ , Ca^{2+} ions from high-saline solutions with different pH values by corn plants was studied. It is found that relationship between nitrate ion absorption and cation composition of medium is much lower with concentration solution being 20 mM (by NO_3^-) than with concentration 3 mM. At the same time the effect of pH on the rate of the process is intensified. It is supposed that the intensity of NO_3^- absorption at different concentration of the solutions is regulated by different mechanisms of nitrate ions absorption. Higher potassium absorption from salt solutions with pH 5.6 is due to higher metabolic requirements by plants for this element under such conditions. Maximum adsorptive activity of roots for potassium and calcium are shifted in time, which may be due to activity of adsorptive regulatory system programmed for making optimal ion balance.