

J. STABROWSKA

O PRYSWAJANIU AZOTANÓW I SOLI AMONOWYCH PRZEZ ROŚLINY

Zagadnieniem przyswajania azotu przez rośliny zajmowano się już od bardzo dawna. Przede wszystkim poszukiwano związków azotu najkorzystniejszych dla rośliny. Poglądy zmieniały się w bardzo szerokich granicach, zanim utrwalilo się przekonanie, że należy brać pod uwagę tylko sole amonowe i azotany.

Wprawdzie doświadczenia założone metodą aseptycznych kultur wykazały, że związki organiczne azotowe, np. niektóre aminokwasy i amidy, mogą być przyswajane przez rośliny, lecz pobieranie ich odbywa się bardzo powoli; dlatego też rozwijające się tu rośliny rosną znacznie słabiej niż rośliny otrzymujące azotany i sole amonowe. Nieliczne tylko związki azotowe organiczne, jak np. asparagina i mocznik są przyswajane przez rośliny równie szybko i łatwo jak związki azotowe mineralne. Zupełnie nieprzyswajalne są białka i niektóre aminy, jak hydroksylamina czy benzyloamina. Praktycznie rośliny wyższe nie korzystają ze związków azotowych organicznych, ponieważ ich silni konkurenci — drobnoustroje gleby — zużywają te składniki pokarmowe, które dla nich są nie tylko pokarmem azotowym, lecz i pokarmem węglowym. Można zatem wnioskować, że mineralne związki azotu są dla roślin bezwzględnie lepszym źródłem tego pierwiastka niż związki organiczne, i że azot zawarty w nawozach organicznych jest użytkowany tylko wówczas, gdy skutek działalności mikroorganizmów glebowych zostanie przekształcony w formę nieorganiczną.

Zagadnienie, która forma związków mineralnych azotu, amonowa czy azotanowa, jest odpowiedniejsza przy odżywianiu roślin, było różnie rozstrzygane.

Początkowe badania nad przyswajalnością soli amonowych i azotanów przez rośliny dawały różne wyniki, zależne od warunków stosowania tych związków. W kulturach glebowych i piaskowych sole amonowe były dobrym źródłem azotu (Liebig 1846, Boussingault 1957, Pitsch 1896), natomiast w kulturach wodnych działały one na rośliny trująco (Rautenberg i Kühne 1864). Z soli amonowych rośliny intensywniej pobierały jon amonowy, a pozostała reszta kwasowa wchodząc w reakcję z wodą zakwaszała silnie podłoże, w wyniku czego rośliny ginęły. W przypadku zastosowania w kulturach wodnych węglanu amonu następowało zbyt silne zalkalizowanie środowiska i rośliny także nie rozwijały się (Beyer 1867). Stosowane wówczas sole azotanowe w większości przypadków dawały lepszy efekt ze względu na ich fizjologicznie zasadowy charakter. Wyszło wtedy wniosek, że odpowiedniejszymi związkami azotu są azotany, a sole

amonowe są dostępne dla roślin dopiero po utlenieniu w procesie nityfikacji. W powyższych badaniach nie brano pod uwagę wpływu odczynu środowiska na pobieranie soli amonowych. W 1898 r. Mazé przeprowadził doświadczenia porównawcze z azotanami i solami amonowymi z uwzględnieniem warunków zewnętrznych i wykazał, że jednym z czynników decydujących przy pobieraniu azotu amonowego przez rośliny jest odczyn pożywki. Następnie obszerne badania Priansznikowa (1951) wykazały, że obie formy azotu mineralnego mogą być równoważącym pokarmem dla rośliny, lecz natężenie pobierania jonu azotanowego lub jonu amonowego jest zjawiskiem złożonym, zależnym od szeregu czynników zewnętrznych. Również gatunek i stan rozwoju rośliny decyduje o tym, która forma związku azotowego jest korzystniejsza dla niej (Gerlach i Vogel 1905, Treboux 1904, Krüger 1905, Hutchinson i Miller 1909).

Przemiany azotowe w roślinie

Pobrane przez roślinę jony amonowe czy jony azotanowe zostaje zużyte dla syntezy białka. Jon amonowy zostaje bezpośrednio wykorzystany, ponieważ przy syntezie białka wyjściowym związkiem azotu jest amoniak. Natomiast pobrane przez roślinę jony azotanowe musi ulec uprzednio redukcji. Warunkiem intensywnego wykorzystania jonów amonowych jest zasobność rośliny w cukrowce. Kosztem węglowodanów odbywa się synteza szkieletów bezazotowych, w które zostaje wbudowany amoniak. Pod działaniem odpowiednich enzymów zachodzi reakcja aminowania głównie między kwasami ketoglutarynowym i szczawiooocowym a amoniakiem. Istnieją dane przemawiające za tym, że również kwas pirogronowy może przyłączać amoniak. Kwas pirogronowy jest przejściowym produktem tak tlenowego (oddychanie tlenowe), jak i beztlenowego (fermentacja) spalania cukru. Zaś kwasy szczawiooocowy, jak i ketoglutarynowy powstają w toku dalszej przemiany kwasu pirogronowego w procesie tlenowego spalania cukru (cykl kwasów dwu- i trójkarboksylowych).

Ilość węglowodanów u roślin jest zależna od intensywności i czasu trwania fotosyntezy oraz od spalania węglowodanów w procesie oddychania.

W ciemności u etiolowanych siewek ilość szkieletów ketokwasowych staje się ograniczona i nie wystarcza do wiązania jonów amonowych, które wtedy nagromadzają się w ilościach szkodliwych dla rośliny (Chibnal 1939, Vickery i wsp. 1940, Władimirov 1945). W warunkach niedostatecznego oświetlenia (np. w ziemi) i przy dużym stężeniu amoniaku w podłożu występują objawy toksyczności nawet u roślin o obfitym zapasie cukrowców, natomiast objaw ten nie występuje w miesiącach letnich (Mevius i Engel 1928, 1930).

Jeżeli w przemianie materii w roślinie chwilowo zabraknie kwasów organicznych, koniecznych do wiązania amoniaku, wtedy kwasy asparaginowy i glutaminowy reagują z amoniakiem i powstają odpowiednie amidy — asparagina i glutamina. Reakcje te, jak też i synteza białka, zachodzą przy udziale wysokoenergetycznych związków kwasu fosforowego — ATP lub ADP. Synteza tych amidów zabezpiecza

roślinę przed trującym działaniem nadmiaru amoniaku. W warunkach sprzyjających, gdy roślina rozporządza większą ilością cukrowców, amoniak zmagazynowany w amidach może być wtórnie uwolniony podczas hydrolizy i następnie wykorzystany do syntezy aminokwasów. Jednak przy całkowitym i długotrwałym braku węglowodanów dalsza przeróbka jonu amonowego na amidy zostaje zahamowana, przy czym gromadzący się amoniak może spowodować zatrucie rośliny; nagromadzenie azotanów jest znacznie mniej niebezpieczne.

Badania Sideris (1946) zgodnie z wynikami Prianisznikowa i Schulowa (1910) wykazały, że niedostatek węglowodanów w wegetatywnych organach roślin ogranicza w większej mierze syntezę białka i wzrost roślin rosnących na pożywce amonowej niż rosnących na pożywce azotanowej. Rośliny z kultur azotanowych zawierają dużo azotu azotanowego, mało azotu wolnych aminokwasów i amidów, natomiast dużo azotu peptydów i polipeptydów. Rośliny z kultur azotanowych zawierają także więcej kwasów organicznych, szczególnie kwasu szczawowego i cytrynowego w porównaniu do roślin hodowanych na solach amonowych (Pucher i wsp. 1947). Zaś u roślin odznaczających się kwaśnym sokiem komórkowym, rosnących na pożywce amonowej gromadzi się większa ilość soli amonowych kwasu szczawowego i jabłkowego (Ruhland i Wetzel 1926, 1927, 1929, Kultscher 1932).

W badaniach Hamnera (1940) zanotowano korelację między intensywnością oddychania a ilością węglowodanów zapasowych. Im większy był zapas węglowodanów, tym większa była intensywność oddychania. Autor ten pracował nad pomidorami i pszenicą, które rosły w kulturach wodnych w warunkach sprzyjających znacznemu gromadzeniu się węglowodanów. Określając ilość wytworzonego dwutlenku węgla po każdorazowym dodaniu azotanu do roztworu, stwierdzał on zawsze wzrost wydzielonego dwutlenku węgla. W pewnych przypadkach zaobserwował on trzykrotne zwiększenie się szybkości oddychania roślin, którym podano azotany, w porównaniu z roślinami bez dodatku azotanów.

W komórkach *Chlorella vulgaris* hodowanych na azotanach i na solach amonowych przy przyswajaniu obu form azotu stwierdzono wyraźne zwiększenie się natężenia oddychania, przy czym na azotanach glon ten oddychał nieco silniej niż na solach amonowych. Zawartość węglowodanów w komórkach zmniejszyła się przy tym wybitnie przy odżywianiu amonowym (Syrett 1956).

Badania Gumińskiego i współpracowników (1957) nad przemianą gazową korzeni wykazały także, że w doświadczeniach krótkotrwałych kukurydza i pomidory intensywniej oddychają w obecności azotanów aniżeli w obecności soli amonowych. Poza tym korzenie kukurydzy zasobne w węglowodany odznaczają się o wiele silniej wyrażoną zdolnością do oddychania beztlenowego, aniżeli korzenie pomidorów, ubogie w te związki. Z chwilą przeniesienia siewek pomidorów do pożywki pozbawionej tlenu i nie zawierającej azotanów, korzenie pomidorów przestają wydzielać dwutlenek węgla, natomiast w obecności azotanów wydzielanie dwutlenku węgla nie zmniejsza się. Przeciwnie, korzenie kukurydzy nie ujawniły

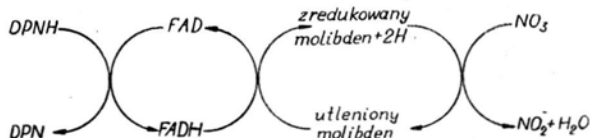
spadku intensywności oddychania w warunkach silnego ograniczenia tlenu w roztworze w ciągu trzech dni.

U roślin wyższych i glonów redukcja azotanów jest ściśle związana z oddychaniem i fotosyntezą. Energia potrzebna do redukcji azotanów wywala się przy utlenianiu węglowodanów podczas oddychania i w procesie fotolizy wody w czasie fotosyntezy. Pobrany przez rośliny kwas azotowy ulega redukcji kosztem wodoru węglowodanów, które, oddając wodór, same utleniają się do kwasów organicznych; reakcje powyższe mają zatem charakter reakcji oksydoredukcyjnych. Następuje pewnego rodzaju przeładunek energii z węglowodanów, które, utleniając się przez odwodorowanie do kwasów, tracą część energii na korzyść kwasu azotowego, który z kolei redukując się przyjętym wodorem przyjmuje ładunek energii. (Tolmach 1951, Vishniac i Ochoa 1951). Do redukcji azotanów może także służyć wodór z fotolizy.

Według S. H. Eckersona (1924) stopniowa redukcja w komórce przechodzi od azotanów przez azotyny i następnie przez amoniak do azotu amonowego, który reaguje z ketokwasami wytworzonymi z węglowodanów. Podobne przekształcenie azotanów i zanik węglowodanów stwierdzono w korzeniach i tkankach spichrzowych narcyza. W toku dalszych badań zaobserwowano w procesie redukcji azotanów występowanie jeszcze dwóch dodatkowych etapów pośrednich (Chibnal 1939). Redukcja przebiegałaby w następującej kolejności: azotany \rightarrow azotyny \rightarrow kwas podazotowy \rightarrow hydroksylamina \rightarrow amoniak.

Proces redukcji azotanów jest katalizowany przez mikroelement molibden. Dodatek tego pierwiastka zwiększa intensywność przyswajania azotu przez kukurydzę w kulturach azotanowych (Mulder 1948, Woolfe 1954, Stabrowska 1959). Z liści soi wyizolowano aktywną reduktazę azotanową, w skład której wchodzi molibden. Grupą prostetyczną tego enzymu jest dwunukleotyd flawinoadenilowy. Reduktaza azotanowa jest zatem enzymem molibdeno-flawoproteinowym. Aktywność jej jest hamowana przez cyjanek potasu, azydek sodu, tiomocznik i etylo-ksantynian potasu (Evans i wsp. 1953, 1954).

Wyizolowanie czystej reduktazy azotanowej pozwoliło na wykazanie przebiegu redukcji azotanów do azotynów w roślinach wyższych i grzybach. W reakcji tej jako donator wodoru bierze udział zredukowany nukleotyd pirydynowy (DPNH lub TPNH). Molibden spełnia rolę reduktora. Flawinę i molibden według Nicholas i Nasona (1954), jako tranzytoryczne przenośniki elektronów można przedstawić następująco:



Tworzenie się różnych pośrednich nieorganicznych związków, zawierających azot, w żywych organizmach jest ściśle związane z właściwą asymilacją azotanów. Ba-

danie ich napotyka na bardzo duże trudności. W normalnych warunkach wiele pośrednich produktów asymilacji azotanów nie występuje w dużych ilościach. Gromadzenie się tych substancji w analitycznie uchwytne ilościach w komórkach roślin lub w środowisku kultury mikroorganizmów jest w dużym stopniu zależne od gatunku organizmu i od warunków badań.

Pierwszym produktem redukcji azotanów są azotyny. Jednak wykazanie obecności azotynów w roślinie natrafia na ogromne trudności. Kwas azotawy jest bardzo czynny nie tylko dlatego, że bardzo szybko zostaje dalej zredukowany, ale też i dlatego, że nie jest trwały w cytoplazmie, szczególnie przy odczynie kwaśnym. Nie jest zatem prawdopodobne, aby azotyny mogły gromadzić się w większej ilości w komórce. Najłatwiej można wykazać azotyny w kulturach jednokomórkowych organizmów, gdy pośrednie produkty reakcji przechodzą do pożywki, gdzie kwas azotawy jest już związkiem trwałym.

Badania Mothesa (1938) zgodnie z wcześniejszymi analogicznymi badaniami Kostyczewa i Tswetkowskiej (1920) wykazały powstawanie azotynów w procesie asymilacji azotanów przez *Aspergillus* i *Mucor* w warunkach beztlenowych i przy braku węglowodanów. Azotyny zbierają się wewnątrz grzybni i nie są trwałe.

U roślin wyższych, bogatych w węglowodany, nie stwierdzono azotynów. Brak cukrowców w roślinie przeszkadza dalszej asymilacji pośrednich produktów redukcji azotanów i powoduje gromadzenie się azotynów. Na podstawie licznych badań azotyny zostały stwierdzone w etiolowanych liściach bzu i wyki (Dittrich 1931) i u owsa w warunkach ograniczenia tlenu w podłożu (Pirschle 1931). Nagromadzenie się dużych ilości azotynów działa toksycznie na roślinę.

Kwas podazotowy jest produktem bardzo nietrwałym i praktycznie nie udało się wykazać jego obecności w roślinie.

Dane o istnieniu hydroksylaminy i oksymów odnoszą się przeważnie do mikroorganizmów, ponieważ jest łatwo przeprowadzić różne reakcje dotyczące przemiany materii właśnie z pomocą tych jednokomórkowych organizmów.

Co do występowania hydroksylaminy zdania są różne, często nawet sprzeczne. Jedni badacze, do których należy także Blom (1926, 1928), wykazali powstawanie hydroksylaminy i oksymu w surowych kulturach bakterii glebowych hodowanych na azotanach. Występowanie tego pośredniego produktu redukcji azotanów zostało potwierdzone przez innych badaczy w czystych kulturach różnych bakterii, jak *E. coli*, *B. subtilis*, *B. vulgaris*, *B. ramosus* (Lindsey i Rhines 1932) oraz *Azotobacter* (Aso i wsp. 1939). Zanotowano także gromadzenie się hydroksylaminy i oksymów przy asymilacji azotanów i azotynów przez pewne mutanty *Neurospora* (Silver i McElroy 1954).

Nie znaleziono zaś hydroksylaminy w kulturach różnych grzybów (Kostyczewa i Tswetkowskiej 1920), ani w komórkach *Chlorella*. Glon ten asymiluje azot azotanowy, azotynowy, purynowy, aminowy, lecz nie asymiluje hydroksylaminy ani w środowisku alkalicznym, ani też kwaśnym. Hydroksylamina działa na glony toksycznie (Ludwig 1938).

Amoniak w mniejszej lub większej ilości znajduje się w roślinie bez dostarczenia go z zewnątrz. Pochodzi on z dezaminacji aminokwasów (przez proteolizę). Jednak Iwanowa (1934) wykazała, że w korzeniach bawełny amoniak powstaje przy redukcji azotanów, ale tylko wtedy, gdy nie przebiega asymilacja dwutlenku węgla, przy czym amoniak wydziela się poprzez zdrowe korzenie, szczególnie w środowisku kwaśnym. Natomiast Mevius i Engel (1928, 1929) uważają, że wydzielanie się amoniaku jest reakcją nekrobiotyczną lub powodowaną przez bakterie.

Trudne do rozstrzygnięcia jest zagadnienie, gdzie odbywa się redukcja i asymilacja azotanów. Zdania są tu podzielone. Jedni przyjmują, że asymilacja azotanów odbywa się tam, gdzie się one gromadzą, inni natomiast uważają, że tam, gdzie jest ich najmniej, wskazując przy tym na liście. Trudno jest dokładnie stwierdzić miejsce asymilacji azotanów, ponieważ mogą one być przenoszone, a więc niekoniernie miejsce gromadzenia musi być miejscem asymilacji azotanów.

U drzew, z wyjątkiem grabu i bzu czarnego, roślin typowo gromadzących azotany, ilość azotanów jest największa w korzeniach, a następnie maleje w pędzie i najniższą wartość osiąga w liściach. Większa ilość azotanów w liściach występuje tylko po bardzo silnym nawożeniu azotanami. Podobne rozmieszczenie azotanów znaleziono w ananasie.

Zgodnie z rozmieszczeniem azotanów doświadczenia przeprowadzone przez Nightingale (1937), Shive i Stahla (1927) wykazały, że u drzew asymilacja azotanów odbywa się wyłącznie w korzeniach, a części nadziemne, łącznie z liśćmi, żyją heterotroficznie pod względem azotu. Nagromadzone związki azotowe w korzeniach zostają na wiosnę z sokiem komórkowym odprowadzone do pozostałych części roślin.

U niektórych roślin zielonych najwięcej azotanów znajduje się w łodydze i ogonku liściowym (np. w łodydze pomidorów, szarłatu, w ogonku liściowym dyni, tytoniu, a u buraka w głównym nerwie liścia). W pszenicy azotany są rozmieszczone nierównomiernie; najwięcej może występować albo w łodydze, albo w liściach lub w korzeniach, zależnie od czynników zewnętrznych. Zawartość azotanów w roślinie waha się w bardzo szerokich granicach. Czasem ilość azotanów wzrasta z wiekiem rośliny.

Niektórzy badacze przyjmują, że redukcja azotanów odbywa się na zewnątrz korzenia, a dopiero produkt redukcji jest pobierany przez roślinę. Pogląd ten opiera się na badaniach Kostyczewa i Tswetkowsy (1920), którzy stwierdzili, że asymilacja azotanów przez grzybnię *Aspergillus* odbywa się wprost na powierzchni strzępek, nie w ich wnętrzu, a produkty redukcji azotanów dostają się do podłoża. Stara pożywka czasem redukuje azotany przy odczynie alkalicznym. Wymiana jonów między korzeniem a podłożem jest słabsza niż między pożywką a grzybnią. Fizjologicznie korzenie i grzybnia są równorzędne: pod względem azotu są autotroficzne, pod względem węgla zaś heterotroficzne. Clark i Shive (1934), opierając się na doświadczeniach z korzeniami pomidorów, doszli do wniosku, że asymilacja azotanów odbywa się w cytoplazmie blisko zewnętrznej powierzchni, możli-

wie w bezpośrednim kontakcie ze środowiskiem; z tego powodu wpływają na nią czynniki zewnętrzne podłoża.

Burström (1939, 1943) bardzo szczegółowo badał ilościowy rozkład asymilacji azotanów u pszenicy przez porównanie ich zużycia w całej roślinie, w liściach i korzeniach izolowanych. Rozdzielenie liści i korzeni tylko bardzo nieznacznie narusza asymilację azotanów. Asymilacja azotanów przez izolowane liście była mniej więcej równa ilości zasymilowanej przez korzenie i wynosiła zwykle 40—50% ilości pobranych azotanów. Autor ten zanotował także, że szybkość przyswajania azotanów zależy w dużym stopniu od oświetlenia. Im lepsze oświetlenie, tym szybsza asymilacja azotanów. Przy miernym odżywianiu rośliny azotem azotanowym nie następuje jego transport do liści, co wskazuje na możliwość całkowitej jego redukcji już w tkankach korzeni i następnie syntezy pierwszych azotowych związków organicznych już w parenchymie korzeniowej. Dalsza synteza białek, zarówno konstytucyjnych jak i zapasowych, odbywa się w poszczególnych komórkach innych tkanek rośliny. Dalsze wyniki badań Burströma (1945) nad fotosyntezą wskazują na powstawanie pierwszych połączeń związków białka w liściach już przy pierwszych etapach reakcji fotosyntezy.

Zależność przyswajania azotu amonowego i azotanowego od gatunku i fazy rozwoju rośliny

Różne gatunki roślin różnią się intensywnością asymilacji azotu azotanowego czy azotu amonowego i zdolnością do optymalnego zużytkowania obu tych związków. Trudno jest wyodrębnić rośliny przyswajające wyłącznie jon amonowy lub jon azotanowy, ponieważ wiele roślin może pobierać zarówno azot azotanowy, jak i azot amonowy, szczególnie z podłoża zawierającego azotan amonu.

Jako kryterium, co dla rośliny jest korzystniejsze: czy sole amonowe, czy azotany, często przyjmuje się fakt gromadzenia ich w tkankach i nieszkodliwość ich dla rośliny. Jednakże to, że roślina pobiera i gromadzi więcej azotanów niż amoniaku nie świadczy jeszcze, że azotan jest dla niej korzystniejszy, jak to wykazano dla komosy białej, dawniej zaliczanej do grupy roślin wybitnie azotanolubnych. Okazało się, że roślina ta tylko w bardzo słabym stopniu korzysta z azotanów, przedkładając nad nie sole amonowe (H. Marthaler 1937). Pobrany amoniak zwykle ulega dalszej przeróbce i wchodzi w skład związków organicznych; nagromadzenie go jest szkodliwe dla rośliny, gdy tymczasem azotany mogą być gromadzone bez szkody dla rośliny i w liściach wielu roślin można stwierdzić ich obecność. Rośliny mogą gromadzić azotany z powodu słabej zdolności ich redukcji, i co za tym idzie, i asymilacji.

Jednak cały szereg grzybów, dużo gatunków drożdży, nieco bakterii i bezbarwne wiciowce rozwijają się dobrze na solach amonowych. Również niektóre rośliny wyższe przyswajają jon amonowy wyraźnie lepiej niż jon azotanowy, np. brzoskwinia (*Sideris* i wsp. 1937), młody ryż (Bonner 1946). Natomiast inne rośliny absorbują i przyswajają azot azotanowy wybitnie intensywniej niż azot

amonowy, np. ananas (Stewart i wsp. 1925), jęczmień (Arnon 1937), owies (Arenz 1941), żyto (Kappen i Weinhues 1942) i pszenica (Burström 1939, 1943).

Green i Wilson (1953), pracując nad różnymi szczepami *Azobacter*, wyróżnili szczepy przyswajające azotany, szczepy gromadzące azotyny i szczepy niezdolne do asymilacji azotanów.

Intensywność przyswajania azotanów zależy od fazy rozwoju rośliny: zwykle słabsza jest w młodych siewkach i zwiększa się w późniejszych okresach rozwoju. Badania Sessiona i Shive (1933) oraz Stahla i Shive'a (1927, 1933) wykazały, że intensywność pobierania azotanów u owsa jest najniższa we wczesnym okresie wzrostu, następnie zwiększa się, osiągając maksimum w czasie kwitnienia, i później znowu spada. Przeciwnie — intensywność pobierania azotu amonowego jest największa we wczesnych okresach rozwoju i spada z wiekiem rośliny. Także młode pomidory (Clark i Shive (1934), jak również młoda kukurydza (Chandler 1952) intensywniej pobierają jon amonowy niż jon azotanowy, natomiast stare rośliny zachowują się odwrotnie. Rośliny uprawiane na azotanie amonowym we wczesnym okresie rozwoju pobierają z podobną intensywnością jon amonowy co i jon azotanowy, w późniejszym zaś okresie rozwoju pochłaniają one szybciej azot azotanowy niż azot amonowy.

Prianisznikow (1951) polemizując z wynikami prac Naftela (1931) oraz Stahla i Shive'a (1933) uważa, że intensywność przyswajania jonów amonowych lub jonów azotanowych przez rośliny można wyjaśnić raczej poziomem soli w pożywce, szczególnie soli azotanowych, niż przez etap rozwojowy rośliny. Według Prianisznikowa zmniejszona ilość jonów wapnia i duża zawartość jonów SO_4 w pożywce były przyczyną zmiany natężenia pobierania azotu azotanowego i azotu amonowego.

Badania Dittricha (1931) zaś wykazały, że różne rośliny i różne organy tej samej rośliny mogą różnić się stopniem aktywności reduktazy azotanowej. Według tego autora intensywność reduktazy azotanowej zależy od okresu rozwoju organów rośliny. Młode tkanki posiadają najaktywniejszą reduktazę azotanową.

Zależność przyswajania soli amonowych i azotanów przez rośliny od czynników zewnętrznych

Sole amonowe i azotany w optymalnych warunkach są mniej więcej w jednakowym stopniu przyswajalne przez rośliny. Jednak natężenie pobierania i przyswajania jonu amonowego czy jonu azotanowego w dużym stopniu zależy od czynników zewnętrznych, takich jak np. odczyn pożywki, skład jonowy pożywki, natlenienie pożywki i inne.

a) Odczyn pożywki.

Stwierdzono, że odczyn pożywki może mieć zasadniczy wpływ na mineralne odżywianie się rośliny. Odczyn pożywki wywiera duży wpływ na przyswajanie poszczególnych związków mineralnych, których stopień rozpuszczalności zależy

od określonych pH pożywki. Odczyny kwaśne stymulują pobieranie anionów, zasadowe natomiast — kationów. Intensywniejsze wykorzystanie formy amonowej uwarunkowane zatem jest odczynem podłoża obojętnym lub słabo kwaśnym (pH 6.0—7.0), przy odczynie kwaśnym zaś (pH 4.0—5.0) pobierana jest raczej forma azotanowa. Przy tym liczne badania wykazały, że rośliny korzystają z azotu azotanowego w środowisku o szerszym zasięgu pH pożywki niż z azotu amonowego (Mevius 1928, 1930, Pirschle 1929, 1931). Wiąże się to z ich charakterem fizjologicznym. Sole azotanowe są w większości przypadków korzystniejszą formą z uwagi na ich fizjologicznie zasadowy charakter. W normalnych warunkach wyjątek stanowi azotan amonu, z którego rośliny mogą pobierać w równoważnych ilościach zarówno jon amonowy, jak i jon azotanowy. W wyższej temperaturze według Strebeyki (1932) fizjologiczna reakcja azotanu amonu staje się bardziej zasadowa i jon azotanowy zostaje szybciej pobierany w porównaniu do jonu amonowego. Natomiast sole amonowe o reszcie kwasowej innych kwasów działają z reguły kwaśno ze względu na intensywniejsze pobieranie jonu amonowego (Nightingale 1937, Prianisznikow 1951).

Dla zapewnienia normalnego rozwoju korzeni hodowanych roślin ważne jest utrzymanie kwasoty pożywki na poziomie optymalnym dla danego gatunku. Optymalne stężenie jonów wodorowych pożywki bądź z azotanami, bądź z solami amonowymi będzie osiągnięte wtedy, gdy jon amonowy lub jon azotanowy zostanie nie tylko pobrany i zgromadzony w tkankach roślinnych, ale także przyswojony przez rośliny. Optymalny odczyn pożywki z azotanami i pożywki z solami amonowymi bywa przeważnie różny. Według Prianisznikowa (1951) np., aby uzyskać najwyższy plon buraka hodowanego na pożywkach z azotanami względnie z solami amonowymi, należy w pierwszym przypadku utrzymać pH pożywki na poziomie 5.0—5.5, a w drugim na poziomie obojętnym (pH 7.0). Tiedjens (1934) zauważył, że pomidory z pożywki z siarczanem amonu o pH 4.0—5.0 pobierają jedynie jon amonowy, jednak go nie przyswajają; w tkankach roślinnych nagromadza się amoniak, który działa toksycznie i pomidory giną. Zalkalizowanie pożywki do pH 7.0—8.0 wpływa korzystnie na wzrost pomidorów. Arrington i Shive (1936) zgodnie z wcześniejszymi wynikami Clarka i Shive'a (1934) wykazali, że młode pomidory pobierają prawie trzykrotnie więcej azotu amonowego przy pH 7.0 niż przy pH 4.0. Nie stwierdzono natomiast tak dużych różnic w przypadku pobierania azotu azotanowego. Pomidory starsze są mniej wrażliwe na zmianę stężenia jonów wodorowych.

Arnon (1937) obserwował zmiany wzrostowe jęczmienia na azotanach lub na solach amonowych w zależności od odczynu pożywki i pory roku. Wzrost jęczmienia przy pH 6.0 na solach amonowych był znacznie lepszy na wiosnę niż w jesieni. Odwrotnie, roślina ta na azotanach, przy tym samym pH , rosła wybitnie lepiej w jesieni niż na wiosnę. Bez względu na porę roku i rodzaj pożywki jęczmień zawsze słabo rósł w środowisku silnie kwaśnym (pH 4.0).

Pratt i Fong (1940) prowadzili obserwacje nad *Chlorella* dodając do pożywki azot azotanowy lub azot amonowy. Głony pobierały szybciej jon amonowy niż

jon azotanowy, jednakże wzrost ich był bujniejszy na azotanach niż na solach amonowych. Słabszy wzrost glonów na solach amonowych jest spowodowany występującą przy zakwaszeniu podłoża toksycznością jonów wodorowych.

Wskutek nierównomiernego pobierania anionów i kationów przez korzeń odczyn pożywki może ulec niepożądanym zmianom. Optymalną kwasotę przywraca się przez dodatek kwasów lub zasad z punktu widzenia odżywczego obojętnych (HCl lub NaOH). Można przynajmniej częściowo zapobiec zmianom kwasowości przez zaopatrzenie podłoża zarówno w azot amonowy, jak i azot azotanowy (S. F. Trelease i H. M. Trelease 1935). Zastosowanie stałego przepływu pożywki pozwala uzyskać najlepszą stabilizację stężenia jonów wodorowych.

b). Skład jonowy pożywki

Skład i stężenie nieazotowych związków pożywki wpływają na zdolność rośliny do absorpcji i asymilacji tak azotu amonowego, jak i azotu azotanowego. Skład pożywki azotanowej i amonowej powinien być różny.

Przy odżywianiu roślin jonem amonowym szczególnie duże znaczenie odgrywają jony wapnia. Zwiększając stężenie wapnia w pożywce amonowej można polepszyć nie tylko wzrost roślin, lecz także rozszerzyć zakres *pH* sprzyjający dobremu wzrostowi.

Obszerne badania Prianisznikowa (1951) zgodnie z analogicznymi doświadczeniami Dikussara (1930) wykonane na kulturach wodnych buraka, kukurydzy i owsa wykazały, że na lepsze pobieranie jonu amonowego z pożywki z siarczanem amonu wpływa obfitsza dawka wapnia. Z drugiej strony wyjaśniono, że pobieranie azotanów jest intensywniejsze w obecności szybko pobieranych kationów, np. potasu (Nightingale 1948, McCalla i Woodford 1948).

Mangan jest również niezbędny dla roślin rosnących tak na pożywce amonowej, jak i na pożywce azotanowej. D. J. Arnon (1937) stwierdził wyraźną poprawę we wzroście siewek jęczmienia po dodaniu drobnych ilości manganu i miedzi do pożywki amonowej nie przewietrzanej. Metalom tym autor przypisuje działanie katalityczne w procesach oksydoredukcyjnych w roślinie. Badania Lundegardha (1939) wykazały, że mangan wywiera duży wpływ na oddychanie roślin. Prowadzone w tym samym czasie badania Burströma (1939) wyjaśniły, że mangan silnie wpływa na asymilację azotanów przez korzenie pszenicy, żelazo natomiast tego rodzaju wpływu nie wykazało. Autor przypuszcza, że bezpośrednim katalizatorem w procesie pochłaniania azotanów jest mangan, a nie żelazo. Według Szkolnika i Abduraszitowa (1958) mangan zwiększa syntezę i przemieszczanie się monozacharoz i intensywność oddychania u kukurydzy w doświadczeniach polowych. Badania Poskuty (1961) stwierdziły, że mangan i miedź zwiększają intensywność procesów oksydoredukcyjnych i powodują wzrost zawartości cukrów rozpuszczalnych w roślinie. Poza tym wykazano, że mangan i miedź stymulują pobieranie azotu amonowego przez rośliny w warunkach niedostatecznego natlenienia pożywki. H. J. Hewitt i współpracownicy (1949) przypuszczają, że mangan jest potrzebny przy syntezie aminokwasów.

Przy niedostatku molibdenu na pożywce azotanowej obserwuje się w kulturach kukurydzy chlorozę; objaw ten nie występuje na pożywce amonowej. Dodatek molibdenu usuwa objawy chlorozy, jak również zwiększa intensywność pobierania azotu przez kukurydzę w kulturach azotanowych (Johnson i wsp. 1952, Mulder 1948, Stabrowska 1959). Molibden wchodzi w skład reduktazy azotanowej i jest czynny w procesie redukcji azotanów (Woolfe 1954, Evans i Nason 1953).

Nightingale (1948) wykazał, że pobieranie azotanów jest uzależnione od poziomu fosforu w pożywce. Sideris i Young (1946) stwierdzili, że wysoka zawartość fosforu w pożywce wobec niskiej zawartości azotanów spowodowała silną obniżkę plonu ananasów.

Duże, lecz nie toksyczne stężenie chlorków w pożywce obniża pobieranie azotanów przez rośliny (Kretschmer i wsp. 1953). Zaobserwowano spadek zawartości azotu w tytoniu rosnącym na pożywce azotanowej o dużym stężeniu chlorków (Hoagland i Arnon 1941). Z badań Niklewskiego i Wojciechowskiego (1938) wynika, że związki próchniczne wywierają dodatni wpływ na pobieranie jonów amonowych.

c) Natlenienie pożywki

Dla zapewnienia oddychania niezbędnego dla normalnego rozwoju i funkcjonowania korzenia konieczne jest zaopatrzenie pożywki w tlen. Wietrzenie pożywki wpływa także na pobieranie i asymilację tak jonów amonowych, jak i jonów azotanowych.

Arnon (1937) przeprowadził doświadczenie z jęczmieniem w kulturach wodnych przy stałym i kontrolowanym pH 6.0 i stwierdził wyraźną poprawę we wzroście siewek jęczmienia przy przewietrzaniu roztworów zawierających sole amonowe. Przewietrzanie pożywek azotanowych dało mniejszy efekt. Doświadczenia Haasa (1937) wykazały, że drzewa pomarańczowe, rosnące na stale nawadnianym czarnoziemiu, zginęły po 16 miesiącach, po nawożeniu dużymi dawkami siarczanu amonu, natomiast drzewa rosnące w podobnych warunkach, lecz nawożone azotanem wapnia, nie zginęły i dobrze rosły.

W literaturze wyniki odnoszące się do wpływu tlenu na asymilację azotanów są rozbieżne. Hamujące działanie tlenu na asymilację jonów azotanowych zostało stwierdzone u *Escherichia coli* (Stickland 1931) oraz u *Chlorella* (Warburg i E. Negelein 1920). Według Eckersona (1924) tlen stymuluje asymilację azotu azotanowego tak w całych tkankach, jak i w wyciągu z tkanek roślinnych. Natomiast Nance (1948,) zgodnie z wynikami Burströma (1945) utrzymuje, że tlen wpływa korzystnie na asymilację azotanów tylko w macerowanych korzeniach pszenicy.

Istnieją dane zwracające uwagę na fakt, że w warunkach słabego przewietrzania azotany działają lepiej niż sole amonowe, ponieważ tlen azotanów może częściowo złagodzić niedobór tlenu w podłożu. Badanie Gumińskiego i współpracowników (1957) nad przemianą gazową korzeni wykazały, że w doświadczeniach krótkotrwałych kukurydza, pszenica i pomidory intensywniej oddychają w obecności

azotanów aniżeli w obecności soli amonowych. Według tych badaczy korzenie kukurydzy nie ujawniły spadku intensywności oddychania w warunkach silnego ograniczenia tlenu w roztworze. Natomiast pomidory wykazały w tych warunkach silny spadek intensywności oddychania, ale tylko wówczas, gdy azot podany był w formie amonowej; w wypadku zastosowania azotu w formie azotanowej spadek intensywności oddychania przy braku tlenu nie następował. Stabrowska (1959) przeprowadziła badania nad wzrostem roślin na azotanach względnie na solach amonowych w zależności od stopnia natlenienia podłoża i wykazała, że pomidory są o wiele wrażliwsze niż kukurydza na niedostatek tlenu, jak również formę azotu.

Badania Poskuty (1960) potwierdziły wyniki doświadczeń Arnona (1937) oraz Gumińskiego i współpracowników (1957) o możliwości kompensacji niedoboru tlenu przez azotany.

Azotany mogą kompensować niedostatek tlenu w podłożu w doświadczeniach krótkotrwałych (Gumiński i wsp. 1957), nie mogą zaś w doświadczeniach długotrwałych (Stabrowska 1959).

Dotychczasowe wyniki badań nasuwają następujące uogólnienia:

Sole amonowe i azotany w ich optymalnych warunkach są mniej więcej w jednakowym stopniu przyswajane przez rośliny. Niemniej jednak należy zaznaczyć, że wpływ czynników zewnętrznych i wewnętrznych znacznie silniej zaznacza się przy odżywianiu roślin solami amonowymi niż azotanami.

Przeważnie rośliny korzystają z azotu amonowego w środowisku o węższym zakresie *pH* pożywki niż z azotu azotanowego.

Niedostatek tlenu w podłożu o wiele silniej ogranicza przyswajanie jonu amonowego niż jonu azotanowego.

Warunkiem intensywnego przyswajania jonów amonowych jest zasobność rośliny w cukrowce. Przy braku węglowodanów nagromadza się amoniak w ilościach szkodliwych dla rośliny. Nagromadzenie azotanów jest mniej szkodliwe.

Zakład Fizjologii Roślin im. Emila Godlewskiego we Wrocławiu

LITERATURA

1. Arenz B., 1941, Beitrag zur physiologischen Auswirkung von Ammoniak und Nitratstickstoff. *Biochem. Z.* 308, 196.
2. Arnon D. J., 1937. Ammonium and nitrate nitrogen nutrition of barley at different seasons in relation to hydrogen-ion concentration, manganese, copper and oxygen supply. *Soil Sci.* 44, 91—113.
3. Arrington L. B. and J. W. Shive, 1936. Oxygen and carbon dioxide content of culture solutions in relation to cation and anion nitrogen absorption by tomato plants. *Soil Sci.* 42, 341—356.
4. Aso, K., Migita M. and Ihda T., 1939. The metabolism of nitrogen utilization by *Azotobacter*. *Soil Sci.* 48, 1—8.
5. Beyer A., 1867. Über die Keimung der gelben Lupine. *Landwirtsch. Versuchsstat.* 9, 186.
6. Boussingault J. B., 1957. Izbrannyje proizwiedienia po fizjologii rastieni i agrochimi. *Sielchozizdat. Moskwa* (tłumaczenie ros. z franc.).

7. Burström H., 1939. Über die Schwermetallkatalyse der Nitratassimilation. *Planta (Berl.)* 29, 292—305.
8. — 1940. Die Rolle des Mangans bei der Nitratassimilation. *Planta (Berl.)* 30, 129—150.
9. — 1943. Photosynthesis and assimilation of nitrate by wheat leaves. *Ann. Agric. Coll., Sweden* 11, 1—50.
10. — 1945. The nitrate nutrition of plants. *Ann. Agric. Coll., Sweden* 13, 1.
11. Blom J., 1926. Empfindliche und spezifische Reaktionen auf Nitrat und Hydroxylamin. *Ber. deutsch. chem. Ges.* 59, 121—135.
12. — 1928. Zum Nachweis von Hydroxylamin. *Biochem. Z.* 194, 385—391.
13. Bonner J., 1946. The role of organic matter, especially manure, in the nutrition of rice. *Bot. Gaz.* 108, 267—279.
14. Clark H. E., and Shive J. W., 1934. a. The influence of the *pH* of a culture solution on the rates of absorption of ammonium and nitrate nitrogen by the tomato plant. *Soil Sci.* 37, 203—225.
15. Chandler W. F., 1952. Sources of nitrogen for corn. *N. Carolina Agricult. Exper. Stat. Techn. Bull.* 96, 1—22.
16. Chibnall A. C., 1939. Protein metabolism in the plant. New Haven: Yale University Press.
17. Dittrich W., 1931. Zur Physiologie des Nitratumsatzes in höheren Pflanzen (unter besonderer Berücksichtigung der Nitratseicherung). *Planta (Berl.)* 12, 69—119.
18. Dikussar I. G., 1930. Die Wirkung des Ammoniumsulfats und des Salpeters auf die Entwicklung von Zuckerrübe und Mais in Abhängigkeit von der chemischen Zusammensetzung der Nährlösung. *Landwirtsch. Jb.* 72, 79—104.
19. Eckerson S. H., 1924. Protein synthesis by plants. I. Nitrate reduktion. *Bot. Gaz.* 77, 377—390.
20. Evans H. J., and Nason A., 1953. Pyridine nucleotide-nitrate reduktase from extracts of higher plants. *Plant Physiol.* 28, 233—254.
21. Gerlach M. and J. Vogel, 1905. Ammoniakstickstoff als Pflanzennährstoff. *Centralbl. f. Bakt. Abt. II.* 14, 124—138.
22. Gumiński S., Czerwiński W., Unger E. i Skrabka H., 1957. Badania nad oddychaniem korzeni. Część II (Wpływ niektórych związków mineralnych). *Acta Soc. Bot. Pol.*, 26, 3, 631—645.
23. Green M., and Wilson P. W., 1953. Utilisation of nitrate nitrogen by *Azotobacter*. *J. Gen. Microbiol.* 9, 89—96.
24. Hutchinson H. B., and Miller N. H. J., 1909. Direct assimilation of ammonium salts by plants. *J. Agricult. Sci.* 3, 179—194.
25. Hamner C. L., 1940. Growth responses of Biloxi soybeans to variations in relative concentrations of phosphate and nitrate in the nutrient solution. *Bot. Gaz.* 101, 637—649.
26. Haas A. R. C., 1937. Nitrogen fertilization and aeration (of citrus trees). *Calif. Citrograph* 22, 286, 332—333.
27. Hewitt E. J., Jones E. W. and Williams A. H., 1949. Relation of molybdenum and manganese to the free amino acid content of cauliflower. *Nature (Lond.)* 163, 681—682.
28. Hoagland, D. R., and Arnon D. I., 1941. Physiological aspects of nutrients for plant growth. *Soil Sci.* 51, 431—444.
29. Iwanova V. S., 1934. Utilisation of ammonia nitrogen by cotton. *Soil Sci.* 3, 77—103.
30. Johnson C., Pearson G. and Stout P., 1952. *Plant a Soil*, Haga 4, 178.
31. Krüger W., 1905. Über die Bedeutung der Nitrifikation für die Kulturpflanzen. *Landwirtsch. Jb.* 34, 761—782.
32. Kultscher M., 1932. Die biologische NH_3 -Entgiftung in höheren Pflanzen in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration des Zellsaftes. *Planta (Berl.)* 17, 699—757.
33. Kostytschew S., u. Tswetkowa E., 1920. Über die Veratmung der Nitrate in organische Stickstoffverbindungen durch Schimmelpilze. *Z. Physiol. Chem.* 111, 171.
34. Kappen H., u. Wienhues W., 1942. Über die Aufnahme des Stickstoffs der Ammoniumsalze und der Nitrate durch Keimpflanzen. I. *Mitt. Bodenkd. u. Pflanzenernähr.* 27, 311.

35. Kossowicz A., 1914. Über das Verhalten von Hefen und Schimmelpilzen zu Nitraten. *Bioch. Z.* 67, 400.
36. Kretschmer A. E., Toth S. J. and Bear F. E., 1953. Effect of chloride and sulphate ions on nutrient ion absorption by plants. *Soil Sci.* 76, 193—199.
37. Liebig J., 1846. *Liebigs Ann.* 57, 127.
38. Lindsey G. A., and Rhines C. M., 1932. The production of hydroxylamine by the reduction of nitrates and nitrites by various pure cultures of bacteria. *J. Bacter.* 24, 489—492.
39. Ludwig C. A., 1938. Availability of different forms of nitrogen to a green alga. *Amer. J. Bot.* 25, 448—458.
40. Lundegardh H., 1939. Mangan als katalysator der Pflanzenatmung. *Planta* 29: 419—426.
41. Mc Calla A. G., and Woodford E. K., 1948. Effect of a limiting element of the absorption of individual elements and on the anion: cation balance in wheat. *Plant Physiol* 13: 695—712.
42. Mevius W., 1928. Die Wirkung der Ammoniumsalze in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. *Planta (Berl.)* 6: 379—455.
43. Mevius W., u. Engel H., 1929: Die Wirkung der Ammoniumsalze in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. II. *Planta (Berl.)* 9: 1—83.
44. Mulder E. G., 1948. Investigation on the nitrogen nutrition of pea plants. *Plant a. Soil* 1: 179—211.
45. Mothes K., 1938. Stickstoffbilanz und Stickstoffverlust. *Planta (Berl.)* 28: 599.
46. Marthaler H., 1937. Die Stickstoffernährung der Ruderalpflanzen. *Jb. wiss. Bot.* 85: 76.
47. Mazé P., 1898. L'assimilation de l'azote nitrique et de l'azote ammoniacal par les vegetaux superieurs. *C. r. Acad. Sci. Paris* 127: 1031—1033.
48. Naftel J. A., 1931. The absorption of ammonia and nitrate nitrogen by various plants at different stages of growth. *J. Amer. Soc. Agronom.* 23: 142—158.
49. Nightingale, G. T., 1937. The nitrogen nutrition of green plants. *Bot. Rev.* 3: 85—174.
50. — 1948. Potassium and phosphate nutrition of pineapple in relation to nitrate and carbohydrate reserves. *Bot. Gaz.* 104: 191—223.
51. Nason, A., and Evans H. J., 1953. Triphosphopyridinenucleotide nitrate reductase in *Neurospora*. *J. of Biol. Chem.* 202: 655—673.
52. Nicholas, D. J. D., and Nason A., 1954. Molybdenum as an electron carrier in nitrate reductase action. *Arch. of Biochem. a. Biophysis* 51: 310.
53. Niklewski B. i Wojciechowski J., 1938. Wpływ związków próchnicznych na pobieranie fosforanu amonu $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ i siarczanu amonu $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ przez rośliny. *Acta Soc. Bot. Pol.* 15: 111—151.
54. Nance J. F., 1948. Role of oxygen in nitrate assimilation by wheat roots. *Amer. J. Bot.* 35: 602—606.
55. Pitsch O., 1896. *Landw. Versuchs.-Stat.* 46: 357—370.
56. Pirschle K., 1929a. Nitrate und Ammonsalze als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen bei konstanter Wasserstoffionenkonzentration. *Planta (Berl.)* 9: 89—103.
57. — 1929b. Nitrate und Ammonsalze als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen bei konstanter Wasserstoffionenkonzentration. II. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 47: 86—92.
58. — 1931a. Nitrate und Ammonsalze als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen bei konstanter Wasserstoffionenkonzentration. III. *Planta (Berl.)* 14: 583—676.
59. Prianisznikow D. N., 1951. *Izbrannyje Soczinenia*, Izdat. AN SSRR, Moskwa.
60. Prianisznikow D. N., u. Schulow J., 1910. Über die synthetische Asparaginbildung in den Pflanzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 28: 253—264.
61. Pucher, G. W., Leavenworth C. S., Ginter W. D. and Vickery H. B., 1947. Studies in the metabolism of Crassulacean plants. Effect upon the composition of *Bryophyllum calycinum* of the form in which nitrogen is supplied. *Plant Physiol.* 22: 205—227.
62. Pratt R., and Fong J., 1940. Studies on *Chlorella vulgaris*. III Growth of *Chlorella* and changes in the hydrogen ion and Ammonium-ion concentrations in solutions containing nitrate and ammonium nitrogen, *Amer. J. Bot.* 27: 735—743.
63. Poskuta J., 1961. Nowe aspekty roli azotanów względnie soli amonowych jako źródeł azotu dla roślin. Cz. I i II. *Acta Soc. Bot. Pol.* 30, 2: 195—262.

64. Rautenberg F. u. Kühn G., 1864. Landwirtsch. Vers. Stat. 6: 355—359.
65. Ruhland W. u. Wetzel K., 1926. Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen. I. Wechselbeziehungen im Stickstoff und Sauerstoffwechsel von *Begonia semperflorens*. Planta (Berl.) 1: 558—564.
66. — 1927. Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen. III. *Rheum Hybridum* Hort. Planta (Ber.) 3: 765—769.
67. — 1929. Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen. V. Weitere Untersuchungen an *Rheum Hybrida* Hort. Planta (Berl.) 7: 503—507.
68. Sideris C. P., and Young H. Y., 1946. Effects of potassium on the nitrogenous constituents of *Ananas comosus* (L) Merr. Plant Physiol. 21: 218—232.
69. Strebeyko P., 1932. Wpływ temperatury na fizjologiczną reakcję azotanu amonowego. Roczn. Nauk. Roln. Leśn. 28: 1—14.
70. Szkolnik M. J., Abduraszitolov S. A., 1958. Wlijanije mikroelementów na syntez i pieredwizenie uglewodow. Fizjologia rastieni. 5 wyp. 5: 393—399.
71. Sessions A. C., and Shive J. W., 1933. The effect of culture solutions on growth and nitrogen fractions of oat plants at different stages during development. Soil Sci. 35: 355—374.
72. Silver W. S., and McElroy W. D., 1954. Enzyme studies of nitrate and nitrite mutants of *Neurospora*. Arch. of Biochem. a. Biophys. 51: 379—394.
73. Shive J. W., and Stahl A. L., 1927. Constant rates of continuous solution renewal for plants in water culture. Bot. Gaz. 84: 317—323.
74. Stahl A. L., and Shive J. W., 1933. Studies on nitrogen absorption from culture solutions. I. Oats. Soil Sci. 35: 375—399.
75. Stabrowska J., 1959. Wzrost roślin na azotanach lub na solach amonowych w zależności od stopnia natlenienia podłoża. Acta Soc Bot. Pol. 28, 4: 589—620.
76. Stewart G. R., Thomas E. C. and Horner J., 1925. The comparative growth of pineapple plants with ammonia and nitrate nitrogen. Soil Sci. 20: 227—241.
77. Syrett P. J., 1956. The assimilation of ammonia and nitrate by nitrogen-starved cells of *Chlorella vulgaris*. II The assimilation of large quantities of nitrogen. III. Differences of metabolism dependent on the nature of the nitrogen source. Physiol. plantarum, 9, 1: 19—37.
78. Trelease S. F., and Trelease H. M., 1935. Amer. J. Bot. 22: 520—542.
79. Tiedjens V. A., 1934. Factors affecting assimilation of ammonia and nitrate nitrogen particularly in tomato and apple. Plant Physiol. 9: 31—57.
80. Tolmach L. J., 1951. Effects of triphosphopyridine nucleotide upon oxygen evolution and carbon dioxide fixation by illuminated chloroplasts. Nature (Lond.) 167: 946—948.
81. Treboux O., 1904. Zur Stickstoffernährung der grünen Pflanze. Ber. dtsch. bot. Ges. 22: 570—572.
82. Vickery, H. B., Pucher G. W., Schoenheimer R. and Rittenberg D., 1940. The assimilation of ammonia-N by the tobacco plant. A preliminary study with isotopic nitrogen. J. of Biol. Chem. 135: 531—539.
83. Vishniac, W., and Ochoa S., 1951. Photochemical reduction of pyridine nucleotides by spinach grana and coupled carbon dioxide fixation. Nature (Lond.) 167: 768—769.
84. Vladimirov A. V., 1945. Influence of nitrogen sources in the formation of oxidized and reduced organic compounds in plants. Soil Sci. 60: 265—276.
85. Woolfe M., 1954. The effect of molybdenum on the nitrogen metabolism of *Anabaena cylindrica*. I. A study of the molybdenum requirement for nitrogen fixation and for nitrate and ammonia assimilation. II. A more detailed study of the action of molybdenum in nitrate assimilation. Ann. of Bot. 18: 299—325.
86. Warburg O., u. Negelein E., 1920. Über die Reduction der Salpetersäure in grünen Zellen. Biochem. Z. 110: 66—115.