Próba wyjaśnienia odmiennej reakcji roślin rzepaku i kukurydzy na azot stosowany w formie amonowej lub azotanowej

ZOFIA UZIĄK, EDWARD BOROWSKI, ZBYSZEK BLAMOWSKI

Katedra Fizjologii Roślin, Akademia Rolnicza w Lublinie, ul. Akademicka 15,
20-934 Lublin

Z. Uziak, E. Borowski, Z. Blamowski (Plant Physiology Chair, Agricultural Academy in Lublin, ul. Akademicka 15, 20-934 Lublin, Poland). Acta Agrobotanica 46 (1): 39-49, 1993. *The attempt to explain the various reactions of rape and corn plants on the nitrogen use in the ammonium or nitrate forms.*

(Otrzymano dn. 1990. 07. 06)

A b s t r a c t

The reaction of the rape and corn plants on the nitrogen applied in the form NO_3^- or NH_4^+ was studied under the controlled conditions. The ammonium ions with rape markedly lowered the growth rate, the intensity of photosynthesis and biomass yield, with relation to the plants fertilized with nitrates. With corn, the effect of both N-forms was similar and positive. The biomass of the rape using NH_4^+ , with relation to the plants fertilized with NO_3^- , showed lower content of total N, and protein N, as well as markedly higher content of amino-acids of primary protein synthesis and their amides and free ammonium ions. Yet, the corn utilizing N- NH_4^+ showed, as compared with the plants fertilized with NO_3^- , higher content of all studied organic N fractions, with similar content of free ammonium ions. This paper presents the thesis that the cause of the growth inhibition of rape fertilized with ammonium is low, as compared with corn, assimilation of NH_4^+ ions drawn in the roots of this plant.

WSTĘP

Azot zarówno w formie jonów NO_3^- jak i NH_4^+ jest łatwo pobierany przez rośliny wyższe. Jednakże liczne badania dowodzą, że najefektywniejszą reakcję roślin uzyskuje się w warunkach obecności w środowisku obu jonów łącznie

(Murphy and Lewis, 1987; Shaviv et al., 1987). Żywnienie wyłącznie azotanami powoduje zwłaszcza w młodych roślinach nadmierne nagromadzenie się niezredukowanego azotu (Lewis et al., 1982; Lindt and Feller, 1987; Allen and Smith, 1986), jak również spadek azotu ogólnego, białka, wolnych aminokwasów, a także cukrów (Thomas et al., 1979; Cookson et al., 1980; Chaillon et al., 1986; Bilet et al., 1987; Schabnova et al., 1987). Bardziej jeszcze szkodliwe dla wielu roślin jest żywienie wyłącznie azotem amonowym. Zdaniem wielu badaczy (Kirby, 1968; Jung, 1970; Zornoza et al., 1987; Chaillou et al., 1986) sucha masa gorczycy, pomidorów, fasoli rosnących w roztworze odżywczym zawierającym azot wyłącznie w formie jonów NH_4^+ była znacznie niższa niż w pożywce z NO_3^- . Ponieważ azot amonowy jest formą zredukowaną i rośliny żywione N-NH_4 w stosunku do roślin żywionych N-NO_3 zaoszczędzają około 15 moli ATP na mol NO_3^- (Chaillou et al., 1986) wydaje się, że należałoby oczekiwać zupełnie odwrotnych wyników. Nie wszystkie jednak gatunki roślin reagują ujemnie na żywienie azotem amonowym. Wcześniejsze nasze badania (Uziak et al., 1991) wykazały, że kukurydza podobnie reaguje na żywienie azotem azotanowym jak i amonowym, rzepak zaś wyraźnie negatywnie reaguje na żywienie NH_4^+ . W przedstawionej pracy podjęto próbę wyjaśnienia różnej reakcji roślin rzepaku i kukurydzy na żywienie azotem w formie kationu NH_4^+ i anionu NO_3^- .

MATERIAŁ I METODY

Obiektem badań był rzepak jary odm. Warszawski (*Brassica napus* L. var. *oleifera* f. *annua* Thel.) oraz kukurydza odm. KWS-151F (*Zea mays* L. ssp. *indurata*). Nasiona wysiewano do skrzynek wypełnionych przemytym i wyprazonym piaskiem zwilżonym wodą destylowaną. Po wykiełkowaniu 10-dniowe siewki rzepaku i 7-dniowe kukurydzy przenoszono do 1 l pojemników zawierających pożywkę azotanową lub amonową. Zastosowano pożywki o następującym składzie:

a) pożywka azotowa – $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \times 4 \text{H}_2\text{O}$ – 2,88 mM; KNO_3 – 1,48 mM; KH_2PO_4 – 1,60 mM; $\text{MgSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$ – 0,80 mM; $\text{MgCl}_2 \times 6 \text{H}_2\text{O}$ – 0,50 mM,

b) pożywka amonowa – $(\text{NH}_4)_3\text{PO}_4 \times 3 \text{H}_2\text{O}$ – 2,38 mM; K_2SO_4 – 1,19 mM; $\text{MgSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$ – 1,60 mM; $\text{CaCl}_2 \times 6 \text{H}_2\text{O}$ – 2,50 mM.

Ponadto obie pożywki zawierały w 1 l 10 cm^3 1 % roztworu cytrynianu żelaza oraz 1 cm^3 roztworu A-Z.

Rośliny rosły w komorze klimatyzacyjnej z temperaturą otoczenia 25°C w dzień i 20°C w nocy, wilgotnością względną powietrza 65 %, natężeniem światła 38 $\text{W} \times \text{m}^{-2}$ (w zakresie PAR) przy długości dnia 16 godzin. Pożywka była codziennie przewietrzana i po każdym 7 dniach wymieniana na świeżą, a jej kwasowość utrzymano na poziomie pH 6 przy pomocy 0,1 n HCl lub 0,1 n NaOH.

Doświadczenie likwidowano w 3 terminach, po 7, 14 i 28 dniach wzrostu roślin. Materiał zebrany w ostatnim terminie użyto do oznaczenia wolnych aminokwasów. Natomiast suchą masę roślin oznaczano po 7 i 14 dniach trwania doświadczenia. Na podstawie tych wyników obliczono względne tempo wzrostu roślin wg wzoru:

$$R = \frac{I_n W_2 - I_n W_1}{t_2 - t_1}, \text{ gdzie:}$$

W_1 – początkowa masa rośliny,
 W_2 – masa rośliny w czasie zbioru,
 $t_2 - t_1$ – czas jaki upłynął między oznaczeniem masy W_1 i W_2 .

W suchym materiale roślinnym 14-dniowych siewek określono w 4 powtórzeniach zawartość N-ogólnego i białkowego metodą Kjeldahala, NO_3^- metodą C a t a l d o et al. (1975), NH_4^+ przy użyciu odczynnika Nesslera oraz cukrów rozpuszczalnych metodą fenolową (D u b o i s et al., 1956).

W trakcie wzrostu roślin (od 7 do 14 dnia) prowadzono pomiary fotosyntezy oraz oznaczono in vivo aktywność reduktazy azotanowej w liściach. Fotosyntezę mierzono przy pomocy analizatora gazów typu Bacman 865 w systemie otwartym (metodą dyferencyjną) stosując światło o intensywności $1100 \mu\text{E} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$ (lampy typu Narva – 500 W) i utrzymując temperaturę otoczenia na poziomie 26°C . Szybkość przepływu powietrza w komorze pomiarowej wynosiła $1001 \times \text{h}^{-1} \times \text{dm}^2$ powierzchni liści. Pomiary przeprowadzono na całych roślinach w czterech powtórzeniach.

Aktywność reduktazy azotanowej oznaczono in vivo stosując metodę J a w o r s k i e g o (1971) w modyfikacji B u c z k a (1985). Aktywność enzymów określono w obecności substratu (KNO_3) dodawanego do roztworu inkubacyjnego oraz bez KNO_3 , który zastępowano K_2SO_4 zachowując identyczną koncentrację potasu. Kombinacje te w tekście zaznaczono odpowiednio NR ($+\text{NO}_3^-$) – aktywność potencjalna i NR ($-\text{NO}_3^-$) – aktywność aktualna. Pomiary wykonywano w 5 powtórzeniach 4, 7 i 10-tego dnia trwania doświadczenia na krążkach ($\varnothing 10 \text{ mm}$) wyciętych z pierwszej pary liści rzepaku i z 3-4-go liścia kukurydzy.

Wyniki dotyczące wielkości plonów poddano analizie statystycznej metodą kompletnej randomizacji stosując test istotności Tukey'a. Wnioskowanie przeprowadzono z 5 % ryzykiem błędu.

W świeżym materiale roślinnym liści i korzeni zebranych po 28 dniach wegetacji określono zawartość NH_4^+ , kwasu glutaminowego, kwasu asparaginowego i alaniny oraz ich amidów. Aminokwasy z materiału roślinnego ekstrahowano przy pomocy 70 % etanolu z dodatkiem norleucyny. Po odparowaniu ekstraktu do sucha pozostałość rozpuszczono w 10 ml buforu cytrynianowego. Oznaczeń aminokwasów dokonano przy pomocy automatycznego analizatora aminokwasów typu 339 (CSRR).

WYNIKI

Wzrost i produktywność roślin

Względne tempo wzrostu roślin, a zatem i produkcja suchej masy u rzepaku wyraźnie zależała od zastosowanych form azotu. Rośliny rzepaku żywione azotanami wykazywały znacznie wyższe dobowe przyrosty suchej masy w porównaniu z roślinami korzystającymi z N-NH_4 . Rośliny kukurydzy natomiast korzystające z N-NO_3 i N-NH_4 wykazywały zbliżone względne tempo wzrostu (tab. 2). Bezpośrednim efektem zróżnicowania tempa wzrostu obu roślin była wysokość plonu suchej masy (tab. 1). Kukurydza żywiona azotanami wydała nieco wyższy plon części nadziemnych, niż rośliny korzystające z azotu amonowego. Plon natomiast korzeni był praktycznie tej samej wysokości, wobec czego średni plon całych roślin nie różnił się w sposób statystycznie istotny. Rzepak w odróżnieniu od kukurydzy wytworzył blisko trzykrotnie wyższy plon w warunkach odżywiania azotanami w porównaniu z żywieniem amonowym. Szczególnie negatywnie odbiło się żywienie azotem amonowym na produkcji części nadziemnych rzepaku (tab. 1). Wyraziło się to w wartości stosunku części nadziemnych do korzeni, który był wyższy w warunkach żywienia N-NO_3 , niż N-NH_4 . Rośliny kukurydzy wykazywały praktycznie taką samą wartość stosunku części nadziemnych do korzeni przy obu formach zastosowanego azotu mineralnego.

Tabela 1 – Table 1

Wpływ formy azotu na wysokość plonów i stosunek części nadziemnych do korzeni
roślin rzepaku i kukurydzy

Influence of nitrogen form on yield and ratio of overground parts to roots of rape and maize plants

Roślina Plant	Forma N Form N	Średni plon s.m. 1 rośliny (g) Average d.m. of 1 plant (g)			NUR $p = 0,05$ LSD $p = 0,05$	Stosunek części nadziemnych do korzeni Ratio of overground part to roots
		części nadziemne overground part	korzenie roots	całość total		
Rzepak Rape	NO_3^-	0,205	0,016	0,221	0,039	12,8
	NH_4^+	0,076	0,010	0,086		7,6
Kukurydza Maize	NO_3^-	1,00	0,27	1,27	różnice nieistotne no significant differences	3,7
	NH_4^+	0,81	0,24	1,05		3,4

Tabela 2 – Table 2

Wpływ formy azotu na względne tempo wzrostu ($\text{gxg}^{-1} \times \text{doba}^{-1}$), intensywność fotosyntezy ($\text{mg CO}_2 \times \text{dm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$) i zawartość węglowodanów w roślinach ($\text{mg} \times \text{g}^{-1} \text{ s.m.}$) rzepaku i kukurydzy
 Influence of nitrogen form on relative growth rate ($\text{gxg}^{-1} \times \text{day}^{-1}$), intensity of photosynthesis ($\text{mg CO}_2 \times \text{dm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$) and content of carbohydrates ($\text{mg} \times \text{g}^{-1} \text{ s.m.}$) in rape and maize plants

Roślina Plant	Forma N Form N	Względne tempo wzrostu Relative growth rate	Intensywność fotosyntezy Intensity of photosynthesis	Zawartość węglowodanów rozpuszczalnych Content of carbohydrates	
				liście leaves	korzenie roots
Rzepak Rape	NO_3^-	0,420	44,88	83,3	15,8
	NH_4^+	0,241	3,52	51,1	21,6
Kukurydza Maize	NO_3^-	0,815	58,79	55,2	60,2
	NH_4^+	0,798	55,62	56,5	34,5

Fotosynteza i zawartość węglowodanów w roślinie

Zdecydowanie różna reakcja wzrostowa kukurydzy i rzepaku na podane formy azotu wynikała przede wszystkim z oddziaływania tych form na proces fotosyntezy. Intensywność bowiem fotosyntezy kukurydzy korzystającej z azotu amonowego i azotanowego była bardzo zbliżona, różnice na korzyść azotanów sięgały zaledwie 5 %. Natomiast intensywność fotosyntezy rzepaku zasilanego azotem azotanowym była ponad 12-krotnie wyższa, niż żywionych formą amonową (tab. 2).

Intensywność fotosyntezy warunkowała nie tylko odpowiednie tempo wzrostu roślin ale także nagromadzenie w biomasie podstawowych związków organicznych, w tym szczególnie węglowodanów. Zawartość węglowodanów w liściach kukurydzy nie zależała od formy azotu z jakiej korzystały rośliny. Rzepak natomiast wykazywał zdecydowanie wyższą zawartość cukrów w liściach w warunkach żywienia N-NO_3 , niż N-NH_4 . Jeszcze wyraźniej zróżnicowana była zawartość węglowodanów w korzeniach roślin. Korzenie kukurydzy pobierające azotany wykazywały blisko dwukrotnie więcej cukrów niż korzenie pobierające amon. W przypadku roślin rzepaku sytuacja była odwrotna gdyż w warunkach żywienia amonowego zawartość węglowodanów w korzeniach była o 37 % większa niż w korzeniach pobierających N-NO_3 (tab. 2).

Gospodarka azotowa roślin

Odmierna redakcja rzepaku i kukurydzy na zastosowane formy azotu mineralnego nie pozostawiała bez wpływu na gospodarkę azotową roślin. Aktywność reduktazy azotanowej zwłaszcza u roślin rzepaku żywionych azotanami była

znacznie wyższa niż u roślin kukurydzy. Aktualna aktywność tego enzymu u kukurydzy była zbliżona do potencjalnej podczas gdy u rzepaku aktywność aktualna była znacznie niższa niż potencjalna. Obie rośliny doświadczalne żywione azotem amonowym praktycznie nie wykazywały aktualnej aktywności NR i bardzo niską, rzędu $1-2 \mu\text{M NO}_2^- \times \text{g}^{-1} \times \text{h}^{-1}$ aktywność potencjalną (rys. 1).

Rys. 1. Zmiany in vivo aktywności NR w liściach roślin rzepaku i kukurydzy żywionych NO_3^- (1, 2) i NH_4^+ (3)
Changes in vivo activity of NR in leaves of rape and maize fertilized NO_3^- (1, 2) and NH_4^+ (3)

Dodatni wpływ żywienia azotem amonowym u kukurydzy w odróżnieniu od rzepaku wyraził się także w zawartości związanych i wolnych form azotu w roślinach. Rośliny kukurydzy żywione N-NH_4 wykazywały zarówno w częściach nadziemnych jak i w korzeniach wyższą zawartość N-ogólnego, N-białkowego, a także N-NH_4 niż rośliny żywione azotanami. Kukurydza żywiona solami amonowymi wykazywała wielokrotnie niższą zawartość jedynie azotanów w porównaniu do roślin żywionych azotem azotanowym.

Odmienne był wpływ zastosowanych form azotu na zawartość analizowanych frakcji azotu w biomasie rzepaku. Zdecydowanie bowiem wyższy udział całkowitego N, N-białkowego i N-NO_3 w biomasie części nadziemnych i korzeni wykazywały rośliny żywione azotem azotanowym niż amonowym (tab. 3).

Zróżnicowane żywienie azotowe wpłynęło również na zawartość aminokwasów pierwotnej syntezy (kwasu glutaminowego, asparaginowego i alaniny) oraz amidów (glutaminy, asparaginy i argininy) w badanych roślinach (tab. 4). Zdecydowanie najwięcej analizowanych aminokwasów zawierały liście rzepaku żywionego N-NH_4 ,

przy czym zdecydowanie przeważał kwas glutaminowy. W korzeniach rzepaku żywnego tą formą N zawartość aminokwasów była około 8-mio krotnie mniejsza niż w liściach. Natomiast w roślinach kukurydzy żywionych azotem amonowym liście wykazywały kilkakrotnie niższą zawartość wolnych aminokwasów niż korzenie. W przypadku żywienia roślin $N-NO_3$ liście rzepaku zawierały niewiele aminokwasów zaś korzenie podobne ich ilości jak przy żywieniu amonowym. Uderzający był zupełny brak wolnych pierwotnych aminokwasów (z wyjątkiem argininy i alaniny) w kukurydzy żywniej tą formą azotu.

Tabela 3 – Table 3

Wpływ formy azotu na zawartość N-ogółem, N-białkowego, $N-NH_4$ i $N-NO_3$ w roślinach rzepaku i kukurydzy ($mg \times g^{-1}$ s.m.)

Influence of nitrogen form on content of N-total, N-protein, $N-NH_4$ and $N-NO_3$ in rape and maize plants ($mg \times g^{-1}$ s.m.)

Roślina Plant	Forma N Form N	N-ogółem N-total		N-białkowy N-protein		$N-NH_4$		$N-NO_3$	
		liście leaves	korzenie roots	liście leaves	korzenie roots	liście leaves	korzenie roots	liście leaves	korzenie roots
Rzepak Rape	NO_3^-	53,60	26,80	45,80	24,40	1,29	0,68	0,64	0,48
	NH_4^+	36,00	—*	29,20	—*	4,73	—*	0,04	—*
Kukurydza Maize	NO_3^-	37,10	23,10	32,40	16,40	0,74	1,27	0,84	0,34
	NH_4^+	39,10	29,20	36,40	19,60	1,53	2,41	0,04	0,05

* – nie wykonano oznaczeń z powodu niewystarczającej ilości materiału

– determinations not done due to low availability of material

Zawartość amidów w biomasie analizowanych roślin znacznie przewyższała zawartość pierwotnych wolnych aminokwasów. Żywienie azotem amonowym wpływało na wyraźne zwiększenie ilości glutaminy, asparaginy i argininy w biomasie obu roślin. Rośliny rzepaku jednakże korzystające z $N-NH_4$ zawierały blisko 15-krotnie więcej amidów w liściach i 2-krotnie więcej w korzeniach niż kukurydza. Rośliny żywione azotanami w stosunku do korzystających z N-amonowego, a zwłaszcza kukurydza zawierały śladowe ilości tych związków w biomasie (tab. 4).

Zawartość wolnych jonów amonowych w biomasie rzepaku i kukurydzy była wyraźnie mniej zróżnicowana niż zawartość analizowanych aminokwasów bądź amidów. Rośliny kukurydzy korzystające zarówno z $N-NH_4$ jak i $N-NO_3$, a także rośliny rzepaku żywione azotanami wykazywały zbliżoną zawartość niezmetylizowanych jonów NH_4^+ w liściach i korzeniach. Rośliny rzepaku natomiast korzystające z azotu amonowego wykazywały w stosunku do nich około 2-krotnie wyższą zawartość amonu w korzeniach i 4-krotnie wyższą w liściach (tab. 4).

Tabela 4 – Table 4

Wpływ formy azotu na zawartość (w $\mu\text{g} \times \text{g}^{-1}$ św. masy) wolnych aminokwasów syntezy pierwotnej, ich amidów oraz niezmetybolizowanych jonów NH_4^+ w liściach i korzeniach rzepaku i kukurydzy
 Influence of nitrogen form on content (in $\mu\text{g} \times \text{g}^{-1} \times \text{f.m}$) of amino acids of primary synthesis, their amides and nonmetabolised NH_4^+ ions in leaves and roots of rape and maize

Aminokwas Amino acid	Rzepak – Rape				Kukurydza – Maize			
	Forma podanego azotu – Form of applied nitrogen							
	NO ₃ ⁻		NH ₄ ⁺		NO ₃ ⁻		NH ₄ ⁺	
	liście leaves	korzenie roots	liście leaves	korzenie roots	liście leaves	korzenie roots	liście leaves	korzenie roots
Kwas glutaminowy Glutamine acid	129,8	162,0	1853,8	271,6	–	–	112,5	594,3
Kwas asparaginowy Asparagine acid	27,8	167,3	388,5	–	–	–	–	97,9
Alanina Alanine	–	23,4	163,0	32,9	24,0	–	189,8	228,8
Razem – Total	157,6	352,7	2405,3	304,5	24,0	–	302,3	921,0
Glutamina Glutamine	–	713,3	6419,6	3864,3	–	–	564,0	–
Asparagina Asparagine	145,5	–	–	303,0	–	–	–	2179,1
Arginina Arginine	26,8	43,5	2524,3	–	37,5	24,6	57,8	–
Razem – Total	172,3	756,8	8943,9	4167,3	37,5	24,6	621,8	2179,1
NH ₄ ⁺	9,0	13,5	40,5	23,9	9,0	8,96	8,96	13,5

DYSKUSJA

Przeprowadzone badania wykazały, iż azot amonowy oddziaływał podobnie i korzystnie na wzrost kukurydzy, jak azot azotanowy, natomiast wyraźnie hamował wzrost rzepaku. Różna reakcja roślin uprawnych na azot amonowy i azotanowy jest szeroko znana w literaturze. Kukurydza, jak podaje S c h r a d e r et al. (1972), S h a b n o v a et al. (1987), B i l l et al. (1987), wykazywała właściwy wzrost zarówno przy żywieniu NO_3^- jak i NH_4^+ . Wzrost jednakże takich roślin jak gorczyca, pomidory, fasola w roztworze odżywczym z NH_4^+ był wyraźnie gorszy niż w pożywce z NO_3^- (K i r k b y, 1968; J u n g, 1970; Z o r n o z a et al., 1987;

C h a i l l o u et al., 1986), a zatem reakcja rzepaku była podobna jak wyżej wymienionych roślin.

Na podstawie przeprowadzonych badań można sądzić, że przyczyną ostrego zahamowania wzrostu roślin rzepaku żywionego $N-NH_4$ było silne ograniczenie procesu fotosyntetycznego wiązania węgla. Intensywność fotosyntezy roślin korzystających z soli amonowych sięgała zaledwie 10 % poziomu fotosyntezy liści roślin żywionych azotanami. Azot amonowy natomiast nie wywierał negatywnego wpływu na fotosyntezę kukurydzy, gdyż jak stwierdzono intensywność tego procesu przy obu stosowanych formach N mineralnego była w przybliżeniu jednakowa. Podobne wyniki uzyskał B i l l et al. (1987) w badaniach prowadzonych na kukurydzy i prosie, a także S h a b n o v a et al. (1987) w badaniach na kukurydzy.

Ostry spadek procesu fotosyntezy u roślin rzepaku żywionego N amonowym w przeciwieństwie do roślin kukurydzy wydaje się mieć związek z intensywnością asymilacji amoniaku w korzeniach obu roślin. Rośliny kukurydzy żywione $N-NH_4$ wykazywały niską zawartość wolnych jonów amonowych zarówno w korzeniach jak i w liściach. Jednocześnie korzenie tych roślin charakteryzowały się w stosunku do liści kilkakrotnie wyższą zawartością aminokwasów pierwotnej syntezy białka (kwasu glutaminowego, asparaginowego, alaniny) i ich amidów. Można więc na tej podstawie twierdzić, iż rośliny kukurydzy pobierany azot amonowy metabolizowały głównie w korzeniach, przemieszczając do liści aminokwasy lub amidy, które w liściach uczestniczyły w procesie syntezy białka. L i n d t and F e l l e r (1987) oraz A l l e n and S m i t h (1986) stwierdzili, iż ogórki i rycynus asymilowały prawie w całości pobierany azot amonowy w korzeniach, przemieszczając do liści nietoksyczne proste połączenia organiczne azotu. Rośliny rzepaku żywione $N-NH_4$ wykazywały natomiast blisko 2-krotnie wyższą zawartość wolnych jonów amonowych w korzeniach i 4-krotnie wyższą zawartość w liściach niż rośliny kukurydzy. Jednocześnie w liściach tych roślin stwierdzono wysoką zawartość aminokwasów pierwotnej syntezy białka i bardzo wysoką (15-krotnie wyższą niż w liściach kukurydzy) zawartość amidów. Wyniki te wyraźnie wskazują więc, że rośliny rzepaku w odróżnieniu od kukurydzy większość pobieranego azotu przemieszczają w niezmienionej formie z korzeni do liści. Znaczne nagromadzenie wolnych jonów NH_4^+ w liściach rzepaku było prawdopodobnie przyczyną silnego zahamowania procesu fotosyntezy. Jony amonowe bowiem działają w sposób rozkojarzający na proces niecyklicznej fosforylacji fotosyntetycznej (H o r t o n i H a l l, 1968; S a u e r et. al., 1986).

Zahamowanie procesu fotosyntezy w liściach rzepaku żywionego amonem było przypuszczalnie także przyczyną bardzo wysokiego nagromadzenia w liściach aminokwasów pierwotnej syntezy białka i ich amidów. W warunkach bowiem niedostatecznej produkcji szkieletów węglowych (co potwierdza niska zawartość cukrów) i jednocześnie wysokiej zawartości wolnych jonów NH_4^+ , utrudniony był proces transaminacji. Istniejące więc pierwotne aminokwasy, a głównie kwas

glutaminowy, jak również w pewnym stopniu także alanina, wiązały w celu detoksyfikacji nadmiar wolnych jonów NH_4^+ przechodząc w glutaminę i argininę. Nie przebiegał więc w tych roślinach główny szlak metabolizmu azotu lecz jak gdyby szlak uboczny w rezultacie czego obniżała się zawartość całkowitego azotu w liściach, a zwłaszcza azotu białkowego. W roślinach w których dominował główny szlak przemian azotu, jak w badanym przypadku u kukurydzy, żywienie N-NH_4 w stosunku do N-NO_3 wpływało na zwiększenie zawartości N-ogólnego, N-białkowego a także pierwotnych wolnych aminokwasów i ich amidów. Podobne rezultaty uzyskano w pracach Thomasa et al. (1979), Cooksona et al. (1980), Chaillou et al. (1986), Bill et al. (1987). Prawidłowości te wynikały niewątpliwie z faktu, iż azot amonowy jest formą zredukowaną i rośliny żywione N-NH_4 w stosunku do żywionych N-NO_3 zaoszczędzają około 15 moli ATP na 1 mol NO_3^- (Chaillou et al., 1986).

Pomiary aktywności reduktazy azotanowej u obu roślin wykazały znacznie wyższą aktywność tego enzymu w liściach rzepaku niż kukurydzy. Dlatego właśnie rzepak wykazywał niższą zawartość niezredukowanego azotu w liściach niż kukurydza (tab. 3). Mimo to obie rośliny żywione N-NO_3 wykazywały w liściach i korzeniach zbliżoną zawartość zredukowanego, wolnego azotu (NH_4^+) wynoszącą około 10 μg w 1 g świeżej masy. Znaczyło by to więc, że proces pobierania i redukcji NO_3^- przeważa w pewnym stopniu nad możliwością asymilacji amonu, który to proces jest związany tempem wytwarzania szkieletów węglowych. Warto jednak zwrócić uwagę, że rośliny kukurydzy żywione azotanami prawie nie zawierały w liściach i korzeniach pierwotnych aminokwasów i amidów, podczas gdy rzepak zawierał zwłaszcza w korzeniach pewne ilości tych związków. Związane to było prawdopodobnie ze stwierdzoną większą intensywnością fotosyntezy u kukurydzy jako rośliny typu C_4 niż u rzepaku. Intensywniejsza więc produkcja szkieletów węglowych u kukurydzy umożliwiła prawdopodobnie bezpośrednie aminowanie powstających łańcuchów węglowych zapobiegając nagromadzeniu się kwasu glutaminowego, asparaginowego i alaniny oraz ich amidów.

Streszczenie

W kontrolowanych warunkach badano reakcję roślin rzepaku i kukurydzy na azot stosowany w formie NO_3^- lub NH_4^+ . U rzepaku jony amonowe wyraźnie obniżały tempo wzrostu, intensywność fotosyntezy i plon biomasy w stosunku do roślin żywionych azotanami. W przypadku kukurydzy działanie obu form N było podobne i korzystne. Stwierdzono również zmiany w gospodarce azotowej obu roślin. W biomasie rzepaku korzystającego z NH_4^+ , w stosunku do roślin żywionych NO_3^- , stwierdzono mniejszą zawartość N-ogółem, N-białkowego oraz kilkukrotnie wyższą zawartość aminokwasów pierwotnej syntezy białka i ich amidów oraz wolnych jonów amonowych. Natomiast kukurydza korzystająca z N-NH_4^+ wykazywała w stosunku do roślin żywionych NO_3^- wyższą zawartość wszystkich badanych organicznych frakcji N, przy podobnej zawartości wolnych jonów amonowych. W pracy dyskutowana jest teza, iż przyczyną zahamowania wzrostu rzepaku żywionego amonem jest niewielka w porównaniu z kukurydzą asymilacja pobieranych jonów NH_4^+ w korzeniach tej rośliny.

LITERATURA

- Allen S., Smith J. A. C., 1986. Ammonium nutrition in *Ricinus communis*: Its effect on plant growth and the chemical composition of the whole plant, xylem and phloem saps. J. Exp. Bot. 37: 184, 1599-1610.
- Bill K. Ya., Fomina I. R., Shabnova N. I., 1987. Content of nitrogen compounds in maize shoots, structural and functional features of photosynthetic apparatus under ammonium and nitrate nutrition. Photosynthetica 21: 525-534.
- Buczek J., 1985. Regulation of nitrate and nitrite reductase activities in whole cucumber plants by endogenous level of nitrate supply. Acta Physiol Plant 7: 1, 21-30.
- Cataldo D. A., Haroon M., Schrader L. E., Youngs V. L., 1975. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 6: 71-80.
- Chaillou S., Morot-Gaudry J. F., Lesaint C., Salsac L., Jolivet E., 1986. Nitrate or ammonium nutrition in french bean. Plant and Soil 91: 363-365.
- Cookson C., Hughes H., Coombs J., 1980. Effects of combined nitrogen on anapleurotic carbon assimilation and bleeding sap composition in *Phaseolus vulgaris* L. Planta 148: 338-345.
- Dubois M., Gills K. A., Hamilton J. K., Roberts P. A., Smith F., 1956. Colorimetric method of determination of sugars on related substances. Ann. Chem. 28: 3, 380.
- Forti G., 1968. The stoichiometry of NADP dependent photosynthetic phosphorylation. Biochem. Biophys. Res Commun. 32: 1020-1024.
- Horton A. A., Hall D. O., 1968. Determining the stoichiometry of photosynthetic phosphorylation. Nature 218: 386-388.
- Jaworski G. E., 1971. Nitrate reductase assay in intact plant tissues. Biochem. Biophys. Res Commun. 43: 6, 1274-1279.
- Jung A., 1970. Interactions of nitrogen concentration (NH_4 , NH_4NO_3 and NO_3) and pH of nutrient solution on growth and ionic balance of tomato plants. Gartenbauwissenschaft 35: 5, 13-28.
- Kirkby E. A., 1968. Einfluss der HN_4^+ und NO_3^- - Ernährung auf das Kationen - Anionen - Gleichgewicht und den N- und Kohlenhydrat - Stoffwechsel von Weisssem Senf bei Kultur in verdünnten Nährlösungen. Soil Sc. 105: 133-141.
- Lewis O. A. M., James D. M., Hewitt E. J., 1982. Nitrogen assimilation in barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Mazurka) in response to nitrate and ammonium nutrition. Ann. Bot. 49: 1, 39-49.
- Lindt T., Feller U., 1987. Effect of nitrate and ammonium on long distance transport in cucumber plants. Bot. Helvetica 97: 1, 45-52.
- Murphy A. T., Lewis O. A. M., 1987. Effect of nitrogen feeding source on the supply of nitrogen from root to shoot and the site of nitrogen assimilation in maize (*Zea mays* L.) cv. R 201. New Phytol. 107: 2, 327-333.
- Sauer H., Wild A., Rühle W., 1986. The effect of phosphinothricin (glufosinate) on photosynthesis. II. The causes of inhibition of photosynthesis. Z. Naturforsch. 42 c: 270-278.
- Schrader L. E., Domska D., Jung P. E., Peterson L. A., 1972. Uptake and assimilation of ammonium-N and nitrate-N and their influence on growth of corn. Agron. J. 64: 960-995.
- Shaviv A., Hogen J., Neumann P. M., 1987. Effects of a nitrification inhibitor on efficiency of nitrogen utilization by wheat and millet. Commun. Soil Sci. and Plant Anal. 18: 8, 815-833.
- Shabnova N. I., Fomina I. R., Bill K. Ya., 1987. Wlijanje form azotnogopitanija na nakopenije azotistych sojedinenij w ontogenezie kukuruzy. Fizjol. i Bioch. Kult. Rast. 19: 60-66.
- Thomas R. J., Feller U., Erisman K. H., 1979. The effect of different inorganic nitrogen sources and plant age on the composition of bleeding sap of *Phaseolus vulgaris*. New Phytol. 82: 657-669.
- Uziak Z., Borowski E., Blamowski Z. K., 1991. State of ionic equilibrium in plants of spring rape and maize at varied ratios of N-NO_3 and N-NH_4 in the nutrient solution. Pol. J. of Soil Sci. 24: 1, 79-86.
- Zornoza P., Caselles J., Carpena O., 1987. Response of pepper plants to $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ ratio and light intensity. J. Plant Nutr. 10: 7, 773-782.