

Доклады Тома Барра

# Доклады Тома Барра

## Цикл азота в аквариуме с растениями

### Особый взгляд:

- “Азотный цикл в растительном аквариуме”
- “Азот играет, пожалуй, вторую по важности роль в здоровье и росте полу погруженных водных растений после света и углерода”

### Роль азота

Азот играет вторую по важности (после света и углерода) роль в здоровье и росте полу погруженных водных растений. Для роста растений азот является необходимым питательным элементом. Как правило, ограничение уровня фосфата ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) не будет замедлять рост растений, в то время как ограничение уровня нитратов - будет, хотя, как мы еще увидим, уровни этих анионов взаимосвязаны и они могут влиять на поглощение один другого растениями из окружающей среды. Азот необходим для образования аминокислот, пуриновых и пиримидиновых оснований, и, следовательно, для синтеза белков и нуклеиновых кислот (Taiz and Zeiger, 1998). Кроме того он присутствует в составе многих коферментов, хлорофилла и других органических соединений. Часто в аквариумах с  $\text{CO}_2$  обогащением недостаток азота является обычным делом и легко восполняется добавлением нитрата калия ( $\text{KNO}_3$ ), и в меньшей степени выделениями рыб в виде аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) и мочевины, а также конечными продуктами нитрификации, нитратами ( $\text{NO}_3^-$ ). Отсутствие азота может замедлить рост растений или нанести им ущерб гораздо больший, чем недостаток фосфата ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) или водорослевая вспышка.

Стабильно низкий уровень нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ) может влиять на цвет различных растений, таких как представители родов *Rotala* и *Ludwigia*. Хлорофилл - это богатая азотом молекула, требующая азота в существенных количествах. Вследствие низкого уровня азота (N) растение теряет способность производить достаточное количество хлорофилла, дабы обеспечить зеленый цвет. Это приводит к тому, что красные пигменты становятся заметнее, поскольку они больше не маскируются зеленым хлорофиллом. Это один из “трюков”, используемый аквариумистами, чтобы получить растения более сочного красного цвета (Aquatic Plants Digest, 1999-20-05). Добавление нитратов изменяет цвет растения обратно, на зеленый, и это может быть сделано многократно в обоих направлениях. Многие люди используют этот прием и, затем увлекаясь, губят свои растения, слишком занижая уровень нитратов. Ключ к успеху в том, что нитраты должны быть на низком, но стабильном уровне, который соответствует вашей обычной практике внесения удобрений. Очень красный цвет растений свидетельствует о недостатке азота, поэтому многие аквариумисты пользуются этим критерием при оценке состояния растений.



Некоторые [...] люди слегка ошибаются и начинают  $\text{PO}_4^{3-}$  замедляя поглощение  $\text{NO}_3^-$ ...

### Внутри выпуска:

Выпуск “органический углерод”	1
Нитраты это плохо?	2
Используйте $\text{KNO}_3$ для внесения азота	3
Используйте $\text{PO}_4^{3-}$ для усиления поглощения $\text{NO}_3^-$	4
Азотный цикл	7
Вопросы: Азот & Растительный	9
Тесты азота	10



Продолжение на ст 2



В прошлом, нитраты [...] это считалось “плохо”...

## Цикл азота в аквариуме с растениями

Слабый свет и умеренное количество рыбы обеспечивают хорошие условия для этой стабильности. Раньше считали, что сильный свет приводит к красной окраске у погруженных растений, но это легко опровергнуть, просто вспомнив, что выйдя на поверхность и получив намного больше света, эти растения опять становятся зелеными. (*Rotala*, *Ludwigia* и т.д.). Большинство красных растений являются растениями, которые растут при слабой освещенности в экосистемах суши, а большинство растений пустыни зеленые. Другие аквариумисты слегка ограничивают  $\text{PO}_4^{3-}$ , чтобы замедлить поглощение  $\text{NO}_3^-$ . Поддержание оптимального баланса нитратов и фосфатов в растительном аквариуме - это не простая задача для большинства аквариумистов.

### Нитраты это “плохо”?

Когда-то нитраты, нитриты и аммиак рассматривались аквариумистами “негативно” с точки зрения содержания рыбы, и это, в общем-то, правильно. Чем меньше, тем лучше. Многие любители растений пришли из рядов тех, кто содержал только аквариумную рыбу. Именно они принесли с собой эти предрассудки «чем меньше, тем лучше». Что касается здоровья рыбы, это верно, в некоторой степени. При слабой освещенности, низком уровне  $\text{CO}_2$ , с парой-тройкой растений в аквариуме, где много рыбы и постоянный перекорм, уровень  $\text{NO}_3^-$  зашкаливает, и именно образование  $\text{NH}_4^+$  это то, что обычно вызывает водорослевую вспышку, а не высокие  $\text{NO}_3^-$  или  $\text{PO}_4^{3-}$  в сбалансированном аквариуме. Сегодня многие травники посмотрели более критично на уровни питательных веществ в аквариумах и сосредоточились на реальных целях, выращивании растений, не беспокоясь о водорослях. Как гласит одно золотое правило: когда растения хорошо растут, водорослей нет. Это правило работает в природных экосистемах мелких полу тропических озер, в которых растения хорошо растут при высоком уровне питательных веществ (Кэнфилд и др. 1983). А раньше наши аквариумы копировали экосистемы северных озер, умеренные по питательным веществам (в которых работает правило: чем меньше нитратов, тем лучше.). Канфилд изучил большое количество озер и не нашел никакой корреляции между уровнем питательных веществ и наличием или отсутствием каких-то растений. Есть еще одна не стыковка, при определении концентраций фосфатов и нитратов в природных экосистемах озер: содержание фосфатов и нитратов в составе растений часто игнорируется (Philips 1978), в то время, как фосфаты и нитраты в составе водорослей учитываются. Это ошибка, по сути, показала, что растения якобы предпочитают меньше питательных веществ. Но после того, как вы учтете наличие питательных веществ, которые содержатся в растениях, все становится на свои места.

### Важны ли формы азота?

Есть несколько форм азота, но большинство аквариумистов знакомы с двумя из них, аммонием ( $\text{NH}_4^+$ ) и нитратом ( $\text{NO}_3^-$ ), теми, которые могут использовать растения. Существует также различие между растворенными органическими соединениями азота (**DON**) и растворенными неорганическими соединениями азота (**DIN**) в воде. Растения могут использовать **DIN**, и испытывают затруднения с **DON**. Хотя и существуют некоторые скудные доказательства того, что растения будут использовать небольшое количество  $\text{NO}_2^-$ , как правило, токсичных анионов, которые играют незначительную роль в наших свежезацикленных аквариумах. Попробуйте добавить  $\text{NO}_2^-$  и посмотреть, удалят ли растения значительные количества. Попробуйте разные виды. Всё, что вы добавили, будет неизменно, пока ваши бактерии, если они есть, не преобразуют его в  $\text{NO}_3^-$ , и только в этом случае  $\text{NO}_3^-$  будет удален.

*“Является ли высокий уровень неорганического  $\text{KNO}_3$  травматичным для рыбы и гидробионтов? Как много  $\text{NO}_3^-$  уже слишком много?”*



Я недавно экспериментировал и обнаружил, что 3 дневное внесение  $\text{NO}_3^-$  в концентрации 120ppm ... [см страницу 4.]

## Цикл азота в аквариуме с растениями

В то время, как мы можем использовать науку, чтобы удовлетворить наши запросы, искать смысл, мы должны также использовать общепринятые подходы, опыт и наблюдение. Не сложно отказаться от мифов и спекуляций. Некоторые вещи могут удивить нас. Ученые существенно меньше уделяли внимание изучению азота, по сравнению с фосфатами (из-за влияния на водоросли). В природных водных экосистемах большое количество азота (50%), может находиться в виде растворимых органических соединений (**DON**). Эта часть, как правило, не доступна для макрофитов, но микроорганизмы перифитона имеют доступ к этой фракции. То же самое с  $\text{PO}_4^{3-}$ . Изучение с применением стабильных изотопов  $^{15}\text{N}$  показали, что поглощение нитратов погруженными макрофитами пропорционально количеству азота в грунте или воде, однако они предпочитают  $\text{NH}_4^+$  (например Hydrilla, в отличие от многих наземных видов (Bowes 2004). Количество  $\text{NH}_4^+$  в грунте может быть значительно выше, чем в воде, и быть в нем основным источником азота. Бактерии будут преобразовывать  $\text{NH}_4^+$  в  $\text{NO}_2^-$  и дальше в  $\text{NO}_3^-$  в аэробных зонах, но глубже в грунте, кислорода для этих бактерий не хватает, и  $\text{NH}_4^+$  сохраняется. Это не всегда так. Например, в водах реки Потомак концентрация  $\text{NH}_4^+ > 100$  мкг/л, что гораздо выше, чем в грунте. В отличие от фосфатных удобрений, удобрения с азотом часто ускоряют рост, таким образом концентрации азота ниже 140 мкг/л в грунте могут ограничить скорость роста растений. При быстром росте растений, пул азота в грунте может быть истощен быстрее, чем пул фосфора (азот менее пригоден для обмена, чем фосфат). (Bowes 2004). Барко и др. (1991), Carigan (1982), а также Мадсен и Carghreen (2001) исследовали скорость поглощения питательных веществ из грунта и воды. Manti и Newton в 1982 показали, что некоторые побеги преобразуются в корни со сменой источника азота и фосфора (грунт против воды) с коэффициентом, стремящимся к 1 на пустых грунтах. Многие аквариумисты считают, что растения предпочитают листовое питание, почему же тогда растения отращивают корни, когда в объеме воды есть большое количество питательных веществ?

### Использование $\text{KNO}_3$ в качестве источника азота.

Высокий уровень азота может привести к недостатку калия ( $\text{K}^+$ ), но с использование  $\text{KNO}_3$  позволяет аквариумисту иметь четырехкратный буфер по  $\text{K}^+$  из-за необходимости  $\text{NO}_3^-$  в аквариуме. Отношение  $\text{K}^+$  к N в четыре раза больше необходимого растению при использовании этой соли. Простыми словами это означает, что вы могли бы около 75% потребности от вашего  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  закрыть выделениями рыбы и еще добавить немного  $\text{KNO}_3$ , для восполнения недостатка по азоту. При таких манипуляциях  $\text{K}^+$  в аквариуме будет в достаточном количестве. Во многих аквариумах, с усиленным светом и обогащением воды диоксидом углерода, ощущается недостаток калия, и добавление  $\text{KNO}_3$  решает, попутно, и этот вопрос. Если же у вас в аквариуме много рыбы, или аквариум не снабжается диоксидом углерода или у вас водопроводная вода с высоким содержанием нитратов, то вы можете использовать  $\text{K}_2\text{SO}_4$  или  $\text{KCl}$ , вместо  $\text{KNO}_3$ .




---

*“Использование  
внесения  $\text{PO}_4^{3-}$   
увеличивает поглощение  
 $\text{NO}_3^-$ ”*

---

## Цикл азота в аквариуме с растениями

**Является ли высокий уровень неорганического нитрата травматичным для рыбы и гидробионтов?**

Как много  $\text{NO}_3^-$  уже слишком много? Я недавно экспериментировал и обнаружил, что трехдневное внесение нитратов в концентрации 120ppm (производные исключительно из  $\text{KNO}_3$ ) дают 50% смертность для креветок Аmano ( *C. japonica* ), в то время, как на здоровье рыбы это не повлияло (испытывались 20 Южно Американских видов, Barr, 2005). Этот уровень является экстремально высоким и появляется только при очень больших дозах вносимых удобрений или, если нет подмен воды при постоянном внесении  $\text{KNO}_3$ , когда много рыбы плавает в аквариуме. Важно отметить, что существуют различия между нитратами, которые получены из выделений рыбы и ни нитратами, которые получены при добавлении  $\text{KNO}_3$ . Практически все выделения рыбы -это  $\text{NH}_4^+$  и мочевины, которые должны быть преобразованы бактериями в  $\text{NO}_2^-$  и  $\text{NO}_3^-$ . Игнорирование этого цикла является опасным при расчете дозы  $\text{NO}_3^-$  которая может или не может повлиять на аквариум а также при решении вопросов, связанных с вспышками роста водорослей. Водоросли появляются даже при небольших количествах  $\text{NH}_4^+$ , в то время как даже при уровне  $\text{NO}_3^-$  в 120ppm, водоросли не появлялись. Это дает аквариумистам широкие рамки для работы с подводными садами.

**Использование внесения  $\text{PO}_4^{3-}$  для увеличения поглощения  $\text{NO}_3^-$ .**

Аналогичная ситуация может наблюдаться между фосфатами и азотом. Когда травники добавляют  $\text{KNO}_3$ , свет,  $\text{CO}_2$  и микроэлементы, усиливается поглощение растениями  $\text{PO}_4^{3-}$  и уровень фосфатов снижается вплоть до нуля, если только растениям не доступны растворенные органические формы фосфатов (DOP). Увеличение неорганического  $\text{PO}_4^{3-}$  может значительно увеличить поглощение  $\text{NO}_3^-$  в ограниченном по нитратам аквариуме, от двух до десяти раз. Многие аквариумисты используют наборы тестов LaMotte, чтобы определить общие диапазоны внесения  $\text{PO}_4^{3-}$  в аквариум. Поглощение  $\text{NH}_4^+$  также в значительной степени увеличивается при добавлении  $\text{PO}_4^{3-}$  в аквариумах ограниченных по ним. Измерять долю  $\text{NH}_4^+$  чрезвычайно трудно, не делая исследований с использованием обогащенного изотопа  $^{15}\text{N}$ . Эти исследования не являются совершенными но, достаточно хороши, для получения представления о долях и количествах. Проблема в том, что он усваивается так же быстро, как и производится. Это создает проблему очень сложных измерений, потому что они никогда не будут достаточно хорошо работать в аквариуме с растениями. Такая же ситуация в природных системах с макрофитами. Эти проблемы распространяются на другие питательные вещества. Питательные вещества, которые используются до того, мы можем измерить их концентрации. Как мы можем экспериментировать, чтобы узнать являются ли эти отличия значимыми? Мы можем сделать «все от обратного», добавлять  $\text{NH}_4^+$  в аквариум с растениями, который ограничен по  $\text{NO}_3^-$  и при неограниченном  $\text{NO}_3^-$ -уровне, чтобы посмотреть, что происходит. Мы это делали в аквариуме с установившемся балансом, без рыбы, без фильтра, без добавления  $\text{NO}_3^-$ . Аквариум был хорошо обеспечен  $\text{CO}_2$  (30ppm),  $\text{K}^+$ (20 ppm),  $\text{PO}_4^{3-}$  (1 ppm) и микроудобрениями (5 mls Tropica master grow/80 литровый аквариум три раза в неделю). Очень маленькие дозы аммония обеспечивали хороший рост растений, но очень малых количества и необходимо было давать очень часто, в противном случае возникает вспышка водорослей или азотное отравление растений или все вместе.

---

*“Раньше многие считали что ограничение по  $\text{PO}_4^{3-}$  ограничивает рост водорослей. ... Это не так ... [см. страницу 5]”*

---

## Цикл азота в аквариуме с растениями

Даже относительно небольшое количество  $\text{NH}_4^+$  в воде без бактериального окисления его  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  может быть стартом для бурного роста водорослей. Любой аквариумист может попробовать этот эксперимент, чтобы увидеть, правда ли это и использовать стерилизатор УФ для удаления зеленых водорослей из воды. Даже остаточные количества  $\text{NH}_4^+$  меньше, чем за 30 часов, могут вызвать вспышки. В эксперименте также была попытка получить водорослевую вспышку, комбинируя высокие уровни  $\text{NO}_3^-$  (75ppm) и  $\text{PO}_4^{3-}$  (1.2ppm). Водорослевой вспышки не было («озеленение» воды, которое появилось через день после добавления  $\text{NH}_4^+$ ), хотя аквариум недавно пережил водорослевую вспышку в тех же условиях, только использовался УФ для удаления существующей зелени из воды. И только когда  $\text{NH}_4^+$  снова был добавлен, вода позеленела (Bagg, 2000). Этот эксперимент может повторить любой травник.

### А что относительно нагрузки аммонием биологического происхождения?

Следующим шагом исследований была попытка рассмотреть вопрос о пошаговом добавлении все большего количества креветок, пока в аквариуме не возникла водорослевая вспышка.  $\text{PO}_4^{3-}$  и  $\text{NO}_3^-$  уровни были ниже предыдущих уровней до начала водорослевой вспышки в этом аквариуме, неучтенным был только один существенный фактор,  $\text{NH}_4^+$  и мочевины от жизнедеятельности креветок. Каждая креветка это небольшая единица, поставляющая  $\text{NH}_4^+$  в ограниченную систему. Единственной переменной в этом случае является количество креветок в аквариуме и результаты их жизнедеятельности, пока не появились водоросли Compsorogon, олений рог и Oedogonium. Позеленение воды было реакцией аквариума на добавление  $\text{NH}_4^+$  в неорганической форме, в то время как при биологической нагрузке посредством добавления креветок, и при превышении способности растений и микроорганизмов поглощать/реминерализовать, появились другие водоросли (Bagg, 2003). Вот что осталось невыясненным, так это вклад разных форм азота - мочевины и  $\text{NH}_4^+$ . Вполне возможно, что эти две формы определяют виды водорослей, которые будут доминировать в процессе водорослевой вспышки.

### Может ли умеренное ограничение $\text{PO}_4^{3-}$ помочь поддерживать устойчивый уровень азота?

Раньше считали, что ограничение по  $\text{PO}_4^{3-}$  будет ограничивать рост водорослей, но было показано, что это не так, как в теории (см. Кэнфилд и др. 1983) так и на практике. Растениям нужно больше  $\text{PO}_4^{3-}$  как в расчете на единицу биомассы та всю биомасу в целом. Среднее соотношение **N:P** для водорослей составляет 14:1, и может отличаться у отдельных видов. У макрофитов это соотношение ближе к 10:1 **N:P**. Эти соотношения были получены из большого количества данных в % сухого веса различных видов из разных мест. Оно не является абсолютными. Водоросли (микрофиты) в большинстве случаев, занимают экологическую нишу отличающуюся от той, которую занимают макрофиты, и они требуют гораздо меньше питательных веществ, чем большие «растения». Ряд исследований показали, что погруженные водные растения существуют при 20-50 ppm SRP (растворимого реактивного фосфора), тогда как коврики перифитоновых водорослей могут расти при концентрации  $\text{PO}_4^{3-}$  менее 3ppb в отличии от бытовых тестов (South Florida Water Management District, 2004). Ограничение  $\text{PO}_4^{3-}$  может быть использовано для замедления и поддержки устойчивого уровня азота в аквариуме хотя ограничения по  $\text{PO}_4^{3-}$  на снижение уровня азота и не столь значительно, многие всё же используют это

---

“... многие стремятся увеличить красную окраску, поддерживая низкий, но не критичный для роста растений уровень  $\text{NO}_3^-$ ”

---

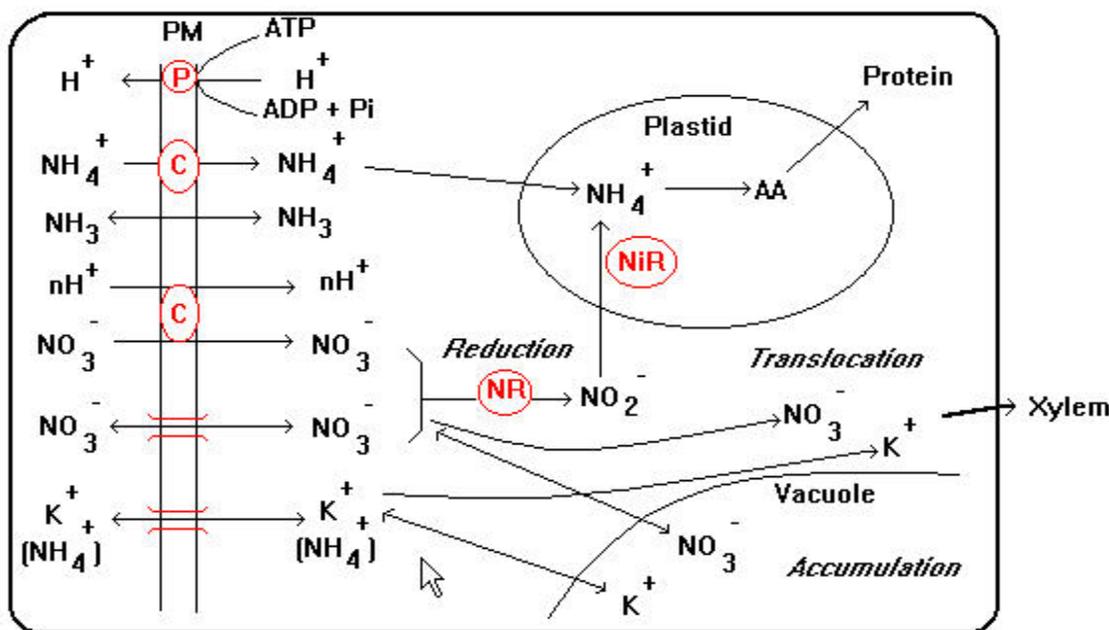
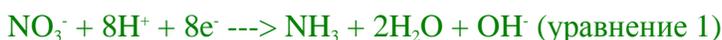


## Цикл азота в аквариуме с растениями

небольшое ограничение для поддержки более стабильного уровня азота. Хотя  $\text{CO}_2$  обогащение не является необходимым для выращивания растений, равно как и мощный свет, эти факторы также могут ограничивать или стабилизировать концентрацию азота в растительном аквариуме. Аквариумы без подачи  $\text{CO}_2$  могут получить весь необходимый им азот исключительно из выделений рыбы, в то время как обогащенным  $\text{CO}_2$  аквариумам необходим дополнительный азот из неорганического источника. Как уже отмечалось ранее, многие стремятся увеличить красную окраску, поддерживая низкий, но не критичный для роста растений уровень  $\text{NO}_3^-$ . Поэтому поддержание той или иной формы контроля над  $\text{NO}_3^-$  может быть полезным для некоторых продвинутых аквариумистов, желающих попробовать ограничение по  $\text{CO}_2$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$  или свету.

### Клеточный уровень.

На клеточном уровне существует две формы азота: аммоний ( $\text{NH}_4^+$ )-восстановленная форма, и нитрат ( $\text{NO}_3^-$ )-окисленная форма. Необходимо всего лишь 8 электронов, чтобы восстановить  $\text{NO}_3^-$  до  $\text{NH}_4^+$  для усвоения, и это одна из самых затратных по энергии реакций, из тех, что проходят в растениях.



Scheme of proposed transport mechanisms for nitrate (nitrite) and ammonium at the plasma membrane of a plant cell. PM = plasma membrane (plasmalemma); **P** = proton pump ( $\text{H}^+$  ATPase) acting mainly in charge balance; **C** = carrier protein; **|||** = channels, serving for pH and charge balance.

(Фигура 1 взята с веб сайта Purdue University, 2004)

Вы можете проследить используют ли растения  $\text{NO}_2^-$ , наблюдая протекание цикла азота в травнике без рыб, где  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  будут использоваться растениями, вы также сможете отметить, что  $\text{NO}_2^-$  не снижается в отсутствие нитрифицирующих бактерий, но через несколько недель, когда вырастут бактериальные колонии, установится путь  $\text{NO}_2^- \Rightarrow \text{NO}_3^-$  бактериальный

Отметим, что одним из побочных продуктов реакции является  $\text{OH}^-$ . Это приводит к повышению pH при ассимиляции нитратов. Также отметим, что  $\text{NH}_4^+$  усваивается и не хранится в вакуолях.  $\text{NO}_2^-$  является токсичным для растительной клетки и быстро превращается ферментом нитритредуктазой ( $\text{NO}_2^- \Rightarrow \text{NH}_4^+$ ) в  $\text{NH}_4^+$ , которая имеет более высокую скорость преобразования, чем нитрат редуктаза ( $\text{NO}_3^- \Rightarrow \text{NO}_2^-$ ). Это предотвращает накопление  $\text{NO}_2^-$  внутри клетки (Taiz and Zeiger, 1998).  $\text{NO}_2^-$  преобразуется гораздо более быстрыми темпами, и, поэтому, никогда не накапливается внутри клетки.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

и  $\text{NO}_2^-$  удаляется через  $\text{NO}_3^- \Rightarrow$  ассимиляцию растениями. Как  $\text{NH}_4^+$  так и  $\text{NO}_3^-$  захватываются внутрь клетки из внешней среды активными транспортными системами. Для того чтобы быть метаболизированным,  $\text{NO}_3^-$  должен быть восстановлен до  $\text{NH}_4^+$ .  $\text{NH}_4^+$  принимается непосредственно в пластиды. Внутренний анион\катионный баланс чрезвычайно важен для клетки. Возможна перегрузка  $\text{NH}_4^+$  или  $\text{NO}_3^-$ , но так как ферменты NiR и NR (нитрит и нитрат-редуктазы) должны быть активированы, и через эту активацию ферментов клетка контролирует  $\text{NO}_3^-$  уровень, хотя восстановление  $\text{NO}_3^-$  в  $\text{NH}_4^+$  и более энергозатратный для клетки путь, но он используется, поскольку он хорошо контролируем. Растения могут поглощать  $\text{NH}_4^+$  быстрее и с меньшим количеством преобразований, гораздо меньшими затратами энергии, но растения не могут так же быстро адаптироваться к уровню  $\text{NH}_4^+$  в водной среде, как водоросли. Вообще транспортные системы захвата  $\text{NH}_4^+$  у растений / водорослей очень чувствительны к его уровню, но про них мало что известно. Много известно о ферментах захвата  $\text{NO}_3^-$  и нитрит-редуктазе и нитрат-редуктазе и их вовлечение в метаболические процессы, но гораздо меньше известно о том, что  $\text{NH}_4^+$  тормозит процессы захвата. Эти ферменты всегда “Включены”. Есть что-то, типа такого же для  $\text{NO}_3^-$ , но оно обычно требует высокого уровня  $\text{NO}_3^-$ . У растений, и у водорослей также имеются системы ферментов для захвата  $\text{NO}_3^-$  при низких его концентрациях. Обе эти системы, по всей видимости, индуцируемые в некоторых случаях, некоторыми растениями имеют конститутивные (всегда включены) ферменты поглощения  $\text{NO}_3^-$  в небольшом количестве для активации процессов захвата. Более высокие концентрации  $\text{NO}_3^-$  могут позволить  $\text{NO}_3^-$  каналам пропускать больше  $\text{NO}_3^-$  внутрь растительной клетки по градиенту концентрации (см. рисунок 1), тогда как еще более высокие концентрации  $\text{NO}_3^-$  позволят индуцированным ферментам еще больше переносить, усиливая захват (белки переносчики). Водные растения могут быть настроены следующим образом: растение постоянно поглощает из окружающей среды  $\text{NH}_4^+$ , он всё время продуцируется но не может полностью обеспечить потребности ускоренного роста, не создавая проблем, связанных со здоровьем рыбы и ростом водорослей. Клетка не может регулировать этот процесс, хотя этой формы азота много, и энергетически его достаточно легко усвоить. Транспортные системы захватывающие  $\text{NO}_3^-$  при его низкой концентрации во внешней среде работает всегда. Когда мы добавляем больше  $\text{NO}_3^-$ , скажем, 10 ppm, а то и еще больше, то включается второй механизм, захвата  $\text{NO}_3^-$  который характеризуется низкой избирательностью (сродством) ферментов. Ферменты будут полностью функционирующими некоторое время и смогут поддерживать хороший уровень  $\text{NO}_3^-$ . Все ферменты в растений требуют азота, поскольку каждый процесс и контроль азота связаны на определенном уровне. Наилучшим подходом в содержании аквариума с растениями является поддержание низкого уровня  $\text{NH}_4^+$  (источник рыбы выделения или что-то еще), но не достаточного, чтобы остановить захват  $\text{NO}_3^-$ . Кроме того, я заметил, что поддержание более высокого уровня  $\text{NO}_3^-$  полезно для роста и здоровья ряда видов растений с низкой чувствительностью к  $\text{NO}_3^-$ . К ним относятся *Micrantherum umbrosum*, а также П. Стеллата (*Eustralis*).

Ограничение по  $\text{PO}_4^{3-}$  не будет замедлять рост растения в целом, ограничение по азоту будет, но следует отметить, что поглощение  $\text{NO}_3^-$  будет уменьшаться при жестком ограничении по  $\text{PO}_4^{3-}$ . Так почему же растительные клетки имеют две системы поглощения для  $\text{NO}_3^-$ ? Ну, хорошо, когда питательных веществ много, растения и водоросли могут расти без ограничений, но когда уровни питательных веществ снижены растения и водоросли пытаются схватить то, что есть и не тратить на это энергию. Ферментные системы с низким сродством в состоянии захватить больше  $\text{NO}_3^-$  чем транспортеры с высоким сродством, но требуют намного большей концентрации  $\text{NO}_3^-$  в воде или в около корневой зоне для того, чтобы сделать это времени для синтеза необходимого количества ферментов. Двойные ферментные системы довольно часто встречаются, но только недавно были обнаружены во многих растениях. Есть даже двойные уровни поглощения в рамках одного транспортного фермента, вроде как две скорости у велосипеда. Хотя многие из этих работ проведены на отдельных видах растений, это показывает, что такое может произойти и у других водных растений.

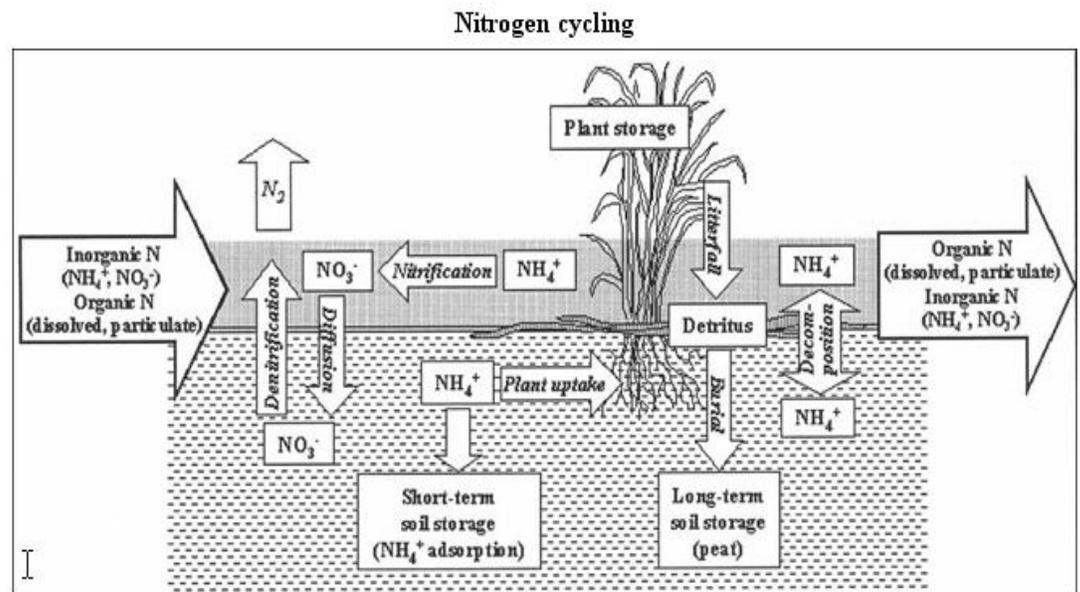
### Азотный цикл экологический масштаб

На болотах, вход азота в круговорот, как правило, происходит в результате деятельности человека  $\text{N}_2$  газа и диатрофной бактериальной фиксации. Денитрификационные выбросы  $\text{N}_2$  газа обратно в атмосферу завершают цикл. В настоящее время этот цикл перегружен во многих регионах мира из-за использования удобрений с азотом для сельскохозяйственных культур. Это вызывает большие проблемы в экономическом масштабе, вызывая бурный рост сорняков и водорослей. Затраты на их преодоление часто превышают выгоды от использования сельскохозяйственных удобрений так, как они загрязняют питьевую воду, которой снабжаются многие сельскохозяйственные регионы, страшно удорожая очистку,

## Цикл азота в аквариуме с растениями

как питьевой воды, так и сточных вод. Может быть, более привычно думать о растениях, как емкостях, для краткосрочного хранения питательных веществ, типа азота или фосфора. Растения можно удалить и вывести азот в качестве черенков и детритовых растительных отходов. Поглощение азота водными растениями плохо изучалось, хотя есть немного исследований, что-то было сделано, а что-то другое еще делается в Национальном парке Эверглейдс во Флориде, США.

Природные водно-болотные угодья имеют сильное влияние на биогеохимических функции водоразделов, такие, как удержание осадков; удаление, хранение и высвобождение, а также преобразование неорганических питательных веществ в органические формы. Азотный цикл на болотах играет важную роль в транспортировке, хранении и биологической доступности азота в окружении водораздела. Обзор основных физических, химических и биологических процессов, связанных с N циклом болот представлен на схеме.



Фигура 2

“Поток можно определить по закону Фика, первому закону диффузии ...”

- Диффузия: Растворенные формы **N** могут быть переданы с поверхности воды в почвенный раствор (поровая вода), и обратно, в процессе диффузии. Движущей силой диффузии является градиент концентрации: растворенные соединения в почву или воду будут диффундировать из области с высокой концентрацией в области с более низкой концентрацией. Поток можно определить по закону Фика, первому закону диффузии.
- Поглощение растениями: неорганические формы **N** ( $NH_4^+$  и  $NO_3^-$ ) усваиваются корнями из почвы или воды (в том числе водорослей).
- Осыпание: Мертвые растительные ткани (например, листья и стебли) падают с живых растений и собираются на поверхности почвы формируя слой гумуса, также называемого детритом.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

- Седиментация: твердые частицы (неорганические и / или органические отложения), вовлеченные в поток толщей воды выпадают, в связи с уменьшением скорости потока, небольшой глубины воды и фильтрационных действий растительности (корни, заросли осоки ит.д.), и собирается на поверхности почвы.

- Разложение: органические вещества, в том числе растительные остатки, органические отложения и торф, расщепляются различными микроорганизмами, которые используют органический углерод в качестве источника энергии. Органические соединения азота, такие как белки и аминокислоты, расщепляются на меньшие органические молекулы, и в конечном итоге до аммония ( $\text{NH}_4^+$ ), который либо может быть использован в качестве питания микроорганизмами или диффундирует обратно в почву или воду.

- Испарения аммиака: в условиях высокого рН паводковых вод болот, концентрация моно-ионизированных форм аммиака ( $\text{NH}_3$ ) становится большей по сравнению с  $\text{NH}_4^+$ , и он может быть высвобожден в атмосферу в виде аммиака. Этот процесс обычно не главный фактор для цикла N большинства болот, но может привести к существенным потерям N плохо буферизированными водами с высокой фотосинтетической активностью (благодаря этому ежедневно увеличивается рН).

- Нитрификация: Микроорганизмы (*Nitrosomonas* и *Nitrobacter* SPP.) восстанавливают неорганический азот ( $\text{NH}_4^+$ ) в окисленную форму нитратов. Этот процесс происходит в аэробных условиях или в условиях насыщения кислородом, как правило, локализован у поверхности воды и нескольких верхних миллиметрах почвы.

- Денитрификация: Микроорганизмы преобразуют (например, *Pseudomonas* SPP) нитраты в газообразный азот ( $\text{N}_2$ ) и, в меньшей степени, закись азота ( $\text{N}_2\text{O}$ ), которые уходят в атмосферу. Высвобождение закиси азота вызывает особую озабоченность, поскольку она воздействует на озоновый слой. Денитрификация происходит только в анаэробных условиях. То есть в среде с пониженным содержанием кислорода, которая обычно образуется в глубинных слоях почвы.

- Адсорбция: удержание N в почве, в процессе обмена катионов, в котором ион аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) слабо связан с частицами почвы электростатическим притяжением. Большинство почв заряжены отрицательно, поэтому соответствующие удержания нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ) встречается редко.

- Захоронение и образование скопления торфа: частично разрушенный растительный детрит и другие органические вещества постепенно погружаются и смешиваются с нижними слоями почвы, представляющими собой часть органического вещества, которая более устойчива к разложению. Когда этот материал стареет, он становится предельно разложившимся и спрессованным, таким образом формируя торф (так называемая акреция торфа).

Некоторые базовые вопросы об азоте и растительном аквариуме:

1. Сколько теряется нитратов, при бактериальном преобразовании его в газообразный азот?

2. Сколько аммония, обычно, производит аквариум? Насколько важен для здоровья и роста растений нитрат, полученный в результате преобразования аммония в наших аквариумах?

3. Можем /должны ли мы добавлять неорганический аммоний?

4. Какое количество аммония может стать причиной водорослевой вспышки и каких видов водорослей?

Ответ НЕТ # 1, 2 и 3 относительно легко оценить, даже если вы не можете измерить прямо количество в объеме воды. По вопросу № 4 - что-то может быть сделано в лаборатории и, возможно, некоторыми любителями, но отнимает много времени и усилий для поддержания соответствующих параметров. Перечень процессов с участием азота, происходящий в почвах болот наглядно демонстрирует нам пример цикла с единым питательным компонентом. Каждый из этапов цикла азота тесно связан с жизнедеятельностью как водных растений, так и водорослей и сельскохозяйственных культур, проблемами молекулярной биологии и экологии, очистки вод, загрязнениями окружающей среды и борьбы с сорняками.

Как мы видим, это гораздо более динамично и намного сложнее, чем "растения нуждаются в азоте". Недавно я добавил гораздо немного больше  $\text{KNO}_3$  в мои аквариумы, которые не имеют рыбы или других травоядных гидробионтов. Я был доволен результатами.

## Цикл азота в аквариуме с растениями



Азот вносился ежедневно в виде  $\text{KNO}_3$  в концентрации 11 ppm при еженедельной подмене 70% воды в аквариуме с сильным светом (1,5 Вт/л) с хорошей дозировкой макро-, микроэлементов и уровнем  $\text{CO}_2$ . Были созданы условия намного превышающие потребности растений, но их здоровье улучшилась по сравнению с тем периодом, когда уровень  $\text{NO}_3^-$  был низким. Таким образом, наблюдение за ростом и здоровьем растений является самым мощным нашим инструментом контроля, а хороший рост здорового растения является нашей целью, достигая которой мы создаем условия для плохого роста водорослей.

### Предотвращает ли рост макрофитов от роста микрофитов, удалением $\text{NH}_4^+$ ?

Очень низкая концентрация  $\text{NH}_4^+$  в экосистеме является хорошим индикатором конкуренции растений с другими автотрофами или стабильном бактериальном преобразовании  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ . Само собой разумеется, что в условиях отсутствия ограничений по другим питательным веществам, кроме  $\text{NH}_4^+$ , вспышки роста водорослей не будет. Это очень хорошо соответствует наблюдениям аквариумистов, имеющих несколько хороших аквариумов где всегда есть какие-то измеримые концентрации  $\text{NH}_4^+$ . Кроме того, существует сильная корреляция между высокой концентрацией растворенного кислорода в этих аквариумах и низкой  $\text{NH}_4^+$ , что позволяет бактериям окислять  $\text{NH}_4^+$  и конкурировать с водорослями за эти питательные вещества. Перегрузка этих же аквариумов  $\text{NH}_4^+$  порождает вспышку роста водорослей. Увеличение уровня растворенного кислорода в воде, путем добавления чистого кислорода, не смогло предотвратить водорослевую вспышку, при уровне  $\text{NH}_4^+$  на 0.5ppm (Bagg, 2003). Хотя это и не доказывает, что все водорослевые вспышки происходят благодаря присутствию  $\text{NH}_4^+$ , однако сильная корреляция всё же существует, подкрепляя теорию о том, что растения лучше растут в условиях запредельных уровней питательных веществ, (исключая  $\text{NH}_4^+$ ) в отличии от водорослей.

### Анализ азотам

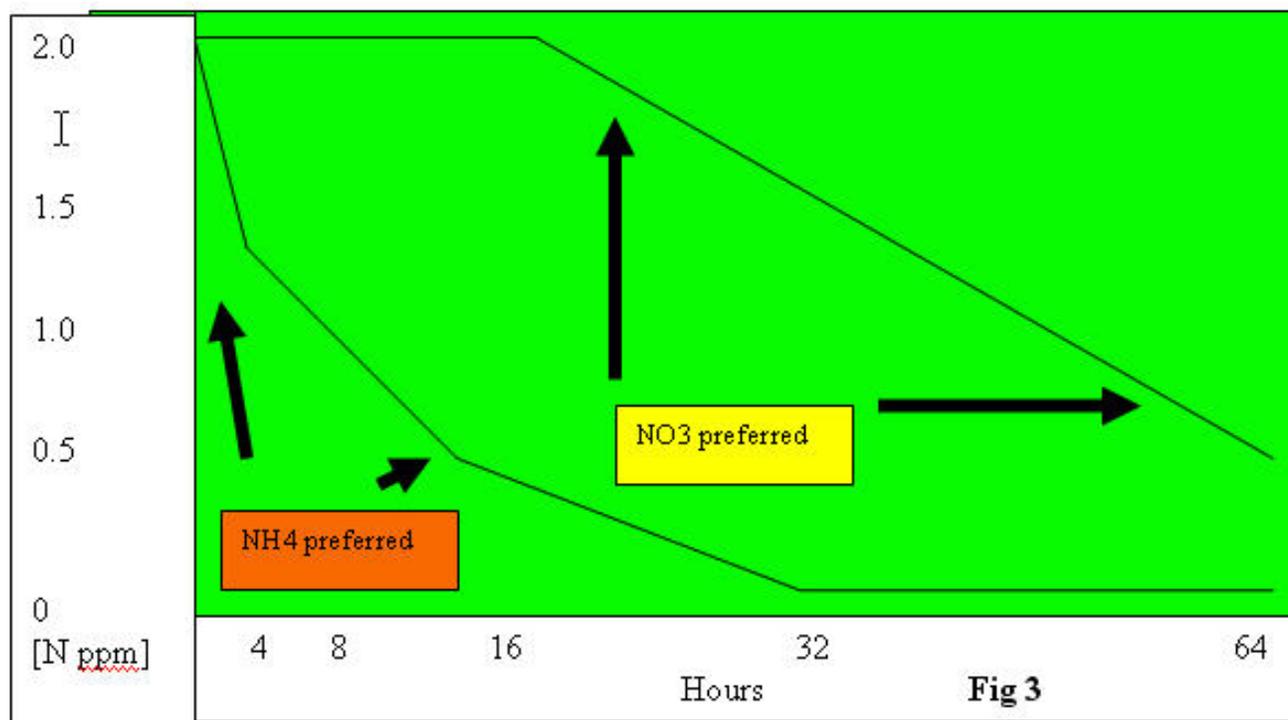
Это оказалось трудным вопросом, и много ошибок и путаницы произошло из-за плохой точности наборов для определения азота. Лучшим решением для точных измерений является использование колориметр измерения тестовыми наборами, но дадут точность до 0.01 ppm в нижнем диапазоне концентраций  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$  и до 0.1 ppm в верхнем охватывая диапазон 0.0-30.0ppm.

### Захват $\text{NH}_4^+$ против захвата $\text{NO}_3^-$ .

Ozimek, Gulati and van Donk (1990) изучили предпочтения в захвате и росте  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{NO}_3^-$  *Elodea nuttalli* (см. рис 3). Часто предполагалось и считалось, что растения предпочитают  $\text{NH}_4^+$  а не  $\text{NO}_3^-$ . Логично предположить, что  $\text{NH}_4^+$  является наименее энергетически затратным (см. формулу 1) а ионы  $\text{NO}_3^-$  должны еще быть преобразованы в  $\text{NH}_4^+$  перед тем, как войти в состав глутамина. На клеточном уровне это может быть в некоторых случаях, однако в целом растение может испытывать недостаток как ионов  $\text{NH}_4^+$ , так и азота в общем.  $\text{NH}_4^+$  не может храниться внутри клетки не оказывая токсического влияния на неё в отличии от ионов  $\text{NO}_3^-$ , которые могут храниться в большом количестве в центральной вакуоли. Также следует помнить о влиянии  $\text{NH}_4^+$  в воде на фауну (рыба, креветка) и провоцирование водорослевой вспышки.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

### Захват ионов $\text{NO}_3^-$ и $\text{NH}_4^+$ у *Elodea nuttalli*



На рисунке 3 можно увидеть, что у *Елодеи* захват аммония преобладает при его концентрации в среде от 2,0 до 0,5ppm, а нитраты предпочтительнее при уровнях концентрации  $\text{NH}_4^+$  меньше, чем 0,5ppm. Является ли этот диапазон концентраций  $\text{NH}_4^+$  применим к нашим системам? Вряд ли. В хорошо сбалансированном растительном аквариуме концентрация  $\text{NH}_4^+$  часто не поддается определению. Уловить такую маленькую концентрацию  $\text{NH}_4^+$ , созданную выделениями рыбы, бытовыми тестами трудно, тем более, что он сразу же удаляется из воды растениями. Даже увидев это на рисунке 3, мы понимаем, что при 0,1 ppm  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NH}_4^+$  не удаляется в присутствии  $\text{NO}_3^-$ . Таким образом, захват аммония при его низких концентрациях равен нулю. Учитывая то, что в хорошо сбалансированных растительных аквариумах всегда устанавливается низкая концентрация  $\text{NH}_4^+$  (не измеряемая большинством бытовых наборов для определения концентрации аммония), мы можем считать, что в аквариуме растения предпочитают  $\text{NO}_3^-$ , что следует из данного исследования. На рисунке 3 продемонстрировано, как концентрация управляет захватом. Концентрация  $\text{NO}_3^-$ , как правило, поддерживается на уровне 10-20ppm, что в десять раз больше, чем в этом исследовании, в то время как концентрация  $\text{NH}_4^+$  обычно значительно ниже. Реально попытка поддерживать концентрацию  $\text{NH}_4^+$  в этом диапазоне может привести к смерти рыбы, а также вспышке водорослей. Это легко проверить по поведению креветок, гуппи, а если нет гидробионтов, просто наблюдать бурный рост водорослей. Хотя изначально этот график вроде бы доказывает предпочтительный захват аммония в определенном диапазоне его концентраций, но он также показывает и изменение предпочтения в случае изменения концентраций этих питательных веществ.

Аквариумист должен задаться вопросом: “А относится ли это к моему растительному аквариуму?”. Опираясь на данные, которые представлены на рисунке 3, мы можем заключить, что на самом деле  $\text{NO}_3^-$  является предпочтительным питательным продуктом в нашем случае, в растительных аквариумах.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

Более простой подход, требует, чтобы мы просто попробовали добавить каждую форму азота и посмотрели, улучшит ли она на самом деле рост растений, замедлит ли она водорослевые обрастания или ответить на любой другой вопрос, который у вас возникнет. Ссылки на исследования дают возможность найти аргументы в поддержку теории, но следующим шагом будет эксперимент в растительном аквариуме, чтобы увидеть, верна ли теория. На протяжении многих лет это было сделано многими аквариумистами но различий в росте растений не наблюдалось, а индуцированные вспышки водорослей наблюдались при значительно меньшей концентрации аммония, чем указано на этом графике как необходимая для его предпочтительного захвата. Многие состоявшиеся теории про выращивание аквариумных растений были подтверждены простыми тестами, а многие и не были подтверждены, поскольку они не прошли тестирование в аквариуме со следующими шагами: внесение  $\text{PO}_4^{3-}$ -фосфат, более высокие уровни железа  $\text{Fe}^{2+}$  и т.д. Добавление аммония в воду аквариума вызывало ускоренный быстрый рост у некоторых плавающих растений (Nelson et al 1990). Я обнаружил, что это справедливо для *Limnobium* (сочетание внесения  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{NO}_3^-$  против внесения одного  $\text{NO}_3^-$  давало увеличение темпа роста более чем на 24%), но при этом наблюдалось постоянное цветение водорослей в воде, даже при 100% покрытии площади поверхности плавающими растениями (Barr, Leavitt and Kratfield, 2005). Даже при стерильных условиях внесение аммония непрактично для аквариумиста.

Без сомнения, аквариумист который добавляет неорганический аммоний в свой растительный аквариум с подачей  $\text{CO}_2$ , гораздо больше рискует получить бурный рост водорослей, чем в случае увеличения количества рыбы и креветок для снабжением азотом. В аквариуме без подачи  $\text{CO}_2$ , рыба может поставлять достаточно азота без перегрузки системы. Поскольку темпы роста усиливаются, спрос на азот увеличивается. Ограничение роста путем ограничения  $\text{CO}_2$  или другого обогащения углеродом уменьшает потребность в азоте и обеспечивает этот баланс. Неорганической нитрат может добавляться, но часто этого не требуется. Когда рассматривается вопрос о применении азота для роста растений, добавление исключительно неорганического  $\text{NO}_3^-$ , без участия рыбы или других представителей фауны, действительно приводит к очень хорошему росту растений и, практически, без каких либо водорослей.

Предпочтителен ли быстрый рост растений, если велик риск водорослевой вспышки?

Является скорость роста главной задачей?

Целесообразно ли добавление  $\text{NH}_4^+$ , и не вызывает ли это побочные эффекты?

Если аквариум ограничен по углероду (или по другому питанию), будет ли это иметь значение?

А что будет происходить с аквариумом, ограниченном по другим питательным веществам, не только  $\text{NH}_4^+$ ? Это высокий риск бурного роста водорослей. Многие аквариумисты предпочитают содержать умеренное количество рыбы и считают, что растения удаляют произведенный  $\text{NH}_4^+$ , а недостающий азот добавляют путем введения  $\text{KNO}_3$  (нитрат калия). Несмотря на влияние множества различных факторов окружающей среды, водные растения способны хорошо к ним адаптироваться при условии наличия необходимых им базовых строительных блоков.

Частичный перечень хороших веб-сайтов по азоту, ссылки и источники для дальнейшего чтения:

<http://www.users.nac.net/challoran/LDrxn.htm>

<http://www.nstl.gov/research/nitrogen/ncd.html>

<http://www.botany.ubc.ca/biol351/351f.htm> <http://www.acad.carleton.edu/curricular/BIOL/classes/bio359/study%20guides/nutrient%20uptake/12nutruptake2.html> <http://www.hort.purdue.edu/rhodcv/hort640c/nuptake/nu00001.htm>

<http://www.utoronto.ca/env/jah/lim/lim05f99.htm>

<http://www.plantphys.net/article.php?ch=e&id=158>

Barko J.W., Gunnison D. and Carpenter S.R., 1991. Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.*, 41: 41-65.

Barr, T.C., 1998-2005, *Aquatic Plants Digest*, *The Aquatic Gardener* (2004/5)

Barr, Levitt and Kratfield, 2005, unpublished data, California Department of Food and Agriculture, Sacramento, CA, USA.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

Carigan, R. and J. KALFF 1982: Phosphorus release by submerged macrophytes: Significance to epiphyton and phytoplankton. - *Limnol. Oceanogr.* 27: 419-427.

Cheruvilil, K.S., P.A. Soranno, and J.D. Madsen, 2001. Epiphytic Macroinvertebrates along a Gradient of Eurasian Watermilfoil Cover, Michigan State University. *Journal of Aquatic Plant Management* (2001) 39: 67-72

Madsen, Tom Vindbæk & Cedergreen, Nina (2002)

Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream.

*Freshwater Biology* 47 (2), 283-291. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00802.x

Mantai K.E. and Newton M.E., 1982. Root growth in *Myriophyllum spicatum*: a specific response to nutrient availability?. *Aquatic Botany* 13: 45-55.

Nelson SG, Smith BD, and Best BR. 1980. Nitrogen uptake by tropical freshwater macrophytes. Technical Report by Water Resources Research Center of Guam Univ. Agana. (Available from National Technical Information Service, Springfield VA 22161 as PB80-194228.)

Taiz and Zeiger chapter 11; Lambers, Chapin and Pons, 1998, *Plant Physiological Ecology*

### Немного ссылок по азоту из журнала *Aquatic Botany*:

#### Азотные удобрения

L. Santamaria, M.J.M. Hootsmans, W. van Vierssen, Flowering time as influenced by nitrate fertilisation in *Ruppia drepanensis* Tineo, *Aquatic Botany* 52 (1-2) (1995) pp. 45-58.

#### Нитрат редуктаза

László Erdei, Ferenc Horváth, Irma Tari, Attila Pécsváradi, Zsolt Szegletes, Sándor Dulai, Differences in photorespiration, glutamine synthetase and polyamines between fragmented and closed stands of *Phragmites australis*, *Aquatic Botany* 69 (2-4) (2001) pp. 165-176.

#### Захват нитрата

M. Schwalbe, S. Teller, R. Oelmüller, Klaus-J. Appenroth, Influence of UVB irradiation on nitrate and ammonium assimilating enzymes in *Spirodela polyrrhiza*, *Aquatic Botany* 64 (1) (1999) pp. 19-34.

#### Нитраты

A. Quiroz F., A. Novelo R., C.T. Philbrick, Water chemistry and the distribution of Mexican *Podostemaceae*: a preliminary evaluation, *Aquatic Botany* 57 (1-4) (1997) pp. 201-212.

#### Азот

D.L. Sutton, W.G.H. Latham, Analysis of interstitial water during culture of *Hydrilla verticillata* with controlled release fertilizers, *Aquatic Botany* 54 (1) (1996) pp. 1-9.

M.L. Cambridge, P.J. Hocking, Annual primary production and nutrient dynamics of the seagrasses *Posidonia sinuosa* and *Posidonia australis* in south-western Australia, *Aquatic Botany* 59 (3-4) (1997) pp. 277-295.

Eric I. Paling, Arthur J. McComb, Autumn biomass, below-ground productivity, rhizome growth at bed edge and nitrogen content in seagrasses from Western Australia, *Aquatic Botany* 67 (3) (2000) pp. 207-219.

Lech Kufel, Irena Kufel, *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes-a review, *Aquatic Botany* 72 (3-4) (2002) pp. 249-260.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

Hana íková, Libor Pechar, tran Husak, Jan Kvt, Vaclav Bauer, Jana Radova, Keith Edwards, Chemical characteristics of soils and pore waters of three wetland sites dominated by *Phragmites australis*: relation to vegetation composition and reed performance, *Aquatic Botany* 69 (2-4) (2001) pp. 235-249.

M. Welsch, J.B. Yavitt, Early stages of decay of *Lythrum salicaria* L. and *Typha latifolia* L. in a standing-dead position, *Aquatic Botany* 75 (1) (2003) pp. 45-57.

G. Ledent, M.A. Mateo, M. Warnau, A. Temara, J. Romero, Ph. Dubois, Element losses following distilled water rinsing of leaves of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Aquatic Botany* 52 (3) (1995) pp. 229-235.

M. Sinden-Hempstead, K.T. Killingbeck, Influences of water depth and substrate nitrogen on leaf surface area and maximum bed extension in *Nymphaea odorata*, *Aquatic Botany* 53 (3-4) (1996) pp. 151-162.

K.E. Havens, T.L. East, A.J. Rodusky, B. Sharfstein, Littoral periphyton responses to nitrogen and phosphorus: an experimental study in a subtropical lake, *Aquatic Botany* 63 (3-4) (1999) pp. 267-290.

Mark O. Gessner, Mass loss, fungal colonisation and nutrient dynamics of *Phragmites australis* leaves during senescence and early aerial decay, *Aquatic Botany* 69 (2-4) (2001) pp. 325-339.

C.M. Duarte, K. Sand-Jensen, Nutrient constraints on establishment from seed and on vegetative expansion of the Mediterranean seagrass *Cymodocea nodosa*, *Aquatic Botany* 54 (4) (1996) pp. 279-286.

F.M. Muthuri, M.B. Jones, Nutrient distribution in a papyrus swamp: Lake Naivasha, Kenya, *Aquatic Botany* 56 (1) (1997) pp. 35-50.

D.H. Smith, J.D. Madsen, K.L. Dickson, T.L. Beitinger, Nutrient effects on autofragmentation of *Myriophyllum spicatum*, *Aquatic Botany* 74 (1) (2002) pp. 1-17.

A Huttunen, K. Heikkinen, R. Ihme, Nutrient retention in the vegetation of an overland flow treatment system in northern Finland, *Aquatic Botany* 55 (1) (1996) pp. 61-73.

G. Peralta, T.J. Bouma, J. van Soelen, J.L. Perez-Llorens, I. Hernandez, On the use of sediment fertilization for seagrass restoration: a mesocosm study on *Zostera marina* L., *Aquatic Botany* 75 (2) (2003) pp. 95-110.

George P. Kraemer, M. Dennis Hanisak, Physiological and growth responses of *Thalassia testudinum* to environmentally-relevant periods of low irradiance, *Aquatic Botany* 67 (4) (2000) pp. 287-300.

D.I. Taylor, S.W. Nixon, S.L. Granger, B.A. Buckley, J.P. McMahon, H.-J. Lin, Responses of coastal lagoon plant communities to different forms of nutrient enrichment--a mesocosm experiment, *Aquatic Botany* 52 (1-2) (1995) pp. 19-34.

L. H.-J., S.W. Nixon, D.I. Taylor, S.L. Granger, B.A. Buckley, Responses of epiphytes on eelgrass, *Zostera marina* L., to separate and combined nitrogen and phosphorus enrichment, *Aquatic Botany* 52 (4) (1996) pp. 243-258.

T. Asaeda, L.H. Nam, P. Hietz, N. Tanaka, S. Karunaratne, Seasonal fluctuations in live and dead biomass of *Phragmites australis* as described by a growth and decomposition model: implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation, *Aquatic Botany* 73 (3) (2002) pp. 223-239.

A.A. Lee, P.A. Bukaveckas, Surface water nutrient concentrations and litter decomposition rates in wetlands impacted by agriculture and mining activities, *Aquatic Botany* 74 (4) (2002) pp. 273-285.

S.E. Davis, C. Corronado-Molina, D.L. Childers, J.W. Day, Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades, *Aquatic Botany* 75 (3) (2003) pp. 199-215.

## Цикл азота в аквариуме с растениями

M.M. Mulholland, M.L. Otte, The effects of nitrogen supply and salinity on DMSP, glycine betaine and proline concentrations in leaves of *Spartina anglica*, *Aquatic Botany* 72 (2) (2002) pp. 193-200.

Maria M. Mulholland, Marinus L. Otte, The effects of nitrogen supply and salinity on [DMSP], [glycine betaine] and [proline] concentrations in leaves of *Spartina anglica*, *Aquatic Botany* 71 (1) (2001) pp. 63-70.

A.-M. Schwarz, F. Hellblom, The photosynthetic light response of *Halophila stipulacea* growing along a depth gradient in the Gulf of Aqaba, the Red Sea, *Aquatic Botany* 74 (3) (2002) pp. 263-272.

### Ассимиляция азота

M. Schwalbe, S. Teller, R. Oelmüller, Klaus-J. Appenroth, Influence of UVB irradiation on nitrate and ammonium assimilating enzymes in *Spirodela polyrhiza*, *Aquatic Botany* 64 (1) (1999) pp. 19-34.

### Содержание азота

J. Kohl, P. Woitke, H. Kuhl, M. Dewender, G. König, Seasonal changes in dissolved amino acids and sugars in basal culm internodes as physiological indicators of the C/N-balance of *Phragmites australis* at littoral sites of different trophic status, *Aquatic Botany* 60 (3) (1998) pp. 221-240.

### Динамика азота

Mark O. Gessner, Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake, *Aquatic Botany* 66 (1) (2000) pp. 9-20.

A. Haraguchi, Rhizome growth of *Menyanthes trifoliata* L. in a population on a floating peat mat in Mizorogaike Pond, central Japan, *Aquatic Botany* 53 (3-4) (1996) pp. 163-173.

### Поток азота

Jens W. Hansen, Anna-Grethe U. Pedersen, Jørgen Berntsen, Iben S. Rønnebø, Lars S. Hansen, Bente Aa. Lomstein, Photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake by different compartments of a *Zostera marina* community, *Aquatic Botany* 66 (4) (2000) pp. 281-295.

### Захват азота

M.F. Pedersen, E.I. Paling, D.I. Walker, Nitrogen uptake and allocation in the seagrass *Amphibolis antarctica*, *Aquatic Botany* 56 (2) (1997) pp. 105-117.

### Эффективное использование азота

J. Lissner, H. Schierup, F.A. Comin, V. Astorga, Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. I. Growth, inorganic solutes, nitrogen relations and osmoregulation, *Aquatic Botany* 64 (3-4) (1999) pp. 317-333.

### NR, нитрат редуктаза

M. Schwalbe, S. Teller, R. Oelmüller, Klaus-J. Appenroth, Influence of UVB irradiation on nitrate and ammonium assimilating enzymes in *Spirodela polyrhiza*, *Aquatic Botany* 64 (1) (1999) pp. 19-34.

### Накопление амнокислот

A.J.P. Smolders, C. den Hartog, C.B.L. van Gestel, J.G.M. Roelofs, The effects of ammonium on growth, accumulation of free amino acids and nutritional status of young phosphorus deficient *Stratiotes aloides* plants, *Aquatic Botany* 53 (1-2) (1996) pp. 85-96.

### Токсичность аммония

Sabine Körner, Sanjeev K. Das, Siemen Veenstra, Jan E. Vermaat, The effect of pH variation at the ammonium/ammonia equilibrium in wastewater and its toxicity to *Lemna gibba*, *Aquatic Botany* 71 (1) (2001) pp. 71-78.