

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra experimentální biologie rostlin

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Marek Šustr

Příjem ^{137}Cs a jeho interakce v rostlinném metabolismu
Uptake and metabolism of ^{137}Cs in plants

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Edita Tylová, Ph.D

Konzultant: doc. RNDr. Jan Pokorný, CSc.

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 5. 2013

Podpis

Obsah

1. Abstrakt	4
2. Úvod	6
3. Chování Cs^+ v půdě	7
3.1. Obecné vlastnosti sorpce Cs^+	10
3.2. Vliv organického materiálu na chování Cs^+ v půdách	11
3.3. Vliv kořenového systému na chování Cs^+ v půdách	11
4. Příjem K^+	12
4.1. Bifázický příjem K^+	12
4.2. Vysokoafinitní příjem K^+	13
4.2.1. KT/KUP/HAK rodina	13
4.2.2. HKT/TRK rodina	15
4.3. Nízkoafinitní příjem K^+	16
4.3.1. Shaker-like kanály	16
5. Příjem Cs^+ rostlinami	17
5.1. Transportní faktory pro cesium	18
5.2. Iontové interakce v příjmu Cs^+	18
5.3. Molekulární mechanismus příjmu Cs^+	20
5.3.1. Příjem při dostatku K^+	21
5.3.2. Příjem při nedostatku K^+	21
5.4. Vliv mykorhizy na příjem Cs^+	22
6. Příjem cesia prýtem	22
6.1. Mechanismus příjmu cesia prýtem	23
7. Distribuce Cs^+ v rostlinách	24
7.1. Distribuce Cs^+ v rostlinách při příjmu kořeny	24
7.2. Distribuce Cs^+ v rostlinách při příjmu listy	25
7.3. Distribuce Cs^+ v rostlinné buňce	25
8. Toxicita Cs^+	26
8.1. Molekulární podstata toxicity Cs^+	27
9. Závěr	29
10. Seznam zkratk	29
11. Použitá literatura	30

1. Abstrakt

Rostliny jsou schopné přijímat radioaktivní cesium z půdy, čímž mu umožňují vstup do potravního řetězce.

Chování cesia v půdách je řízeno jílovými částicemi. Cesium se může reverzibilně vázat na jejich povrch nebo je fixováno mezi jejich vrstvami. Největší afinitu pro cesium má minerál illit díky svým roztrepeným okrajům (frayed edges, FED). V půdách s obsahem organických látek vyšším než 90 % je chování cesia ovládáno právě organickou složkou a je mnohem více přístupné rostlinám.

Příjem cesia je značně mezidruhově variabilní. Mnoho rostlin akumulujících velká množství cesia patří do čeledi *Chenopodiaceae*. Příjem cesia je ovlivňován ostatními ionty v půdním roztoku. Nejzásadnější vliv má draslík. Při zvýšení koncentrace externího draslíku z 50 μM na 250 μM poklesl příjem cesia třicetkrát. Draslík ovlivňuje mobilitu Cs v půdě i příjem rostlinami. Díky chemické podobnosti cesia s draslíkem jsou některé draslíkové přenašeče schopny transportovat oba kationty velice efektivně a jsou proto považovány za hlavní místo vstupu cesia do kořenů rostlin. Velká část transportu cesia je zprostředkována draslíkovým vysokoafinitním přenašečem HAK5. Na zbývající části příjmu se nejvíce podílí nespecifické kationové kanály. Rostliny mohou přijímat až 80 % cesia spadaného na jejich nadzemní části.

Cesium je v rostlinách značně mobilní, transport je efektivní v xylému i floému. Distribuce cesia v rostlině do značné míry odpovídá distribuci draslíku, ačkoli není její funkcí. Typickými orgány akumulujícími cesium jsou kořen a list, oproti tomu minimum cesia přijatého z půdy je akumulováno v plodech a květech. Při příjmu listy je do plodů transportováno až 20 % přijatého cesia.

Cesium je ve vysokých koncentracích toxické, protože kompetuje s draslíkem o vazebná místa na důležitých enzymech. Cesium signifikantně modifikuje genovou expresi stresovaných rostlin.

Klíčová slova: Cesium, půda, příjem, toxicita, draslík, akumulace.

Abstract

Plants are able to uptake radiocesium from soil, which is the potential route to enter the food chain.

Cesium mobility in soil is determined by clay particles. Cesium can be reversibly adsorbed on their surface or can be fixed between layers. Mineral illit has the highest selectivity for cesium due to its frayed edges. Organic matter determines cesium mobility only in soil with organic matter content above 90 %. Cesium is more available for plants in this soil.

Cesium uptake varies among species. Many plant species accumulating big amounts of cesium belong to family *Chenopodiaceae*. Cesium uptake is affected by other cations in soil solution. Potassium is the most effective one. Increasing of external potassium concentration from 50 μM to 250 μM decreased cesium uptake thirty-fold. Potassium affects cesium mobility in soil and plant uptake. Due to chemical similarities of cesium and potassium some potassium transporters efficiently transport both cations. Potassium transporters are therefore considered the main entrance site in plant roots. Great contribution to cesium uptake is dedicated to high-affinity potassium transporter HAK5. Another great part of cesium uptake is mediated by non-selective cation channels. Plants can uptake up to 80 % of cesium applied on shoot surface.

Cesium is highly mobile within plants, translocation via xylem and phloem is effective. Cesium distribution within plants corresponds with distribution of potassium, although it is not function of potassium distribution. Roots and leaves typically accumulate high amounts of cesium, while flowers and fruits usually contain negligible amount of cesium. If foliar uptake takes place, up to 20 % of cesium is translocated to fruits.

Cesium is toxic element because it competes for binding sites on important enzymes. Cesium significantly alters gene expression.

Key words: Cesium, soil, uptake, toxicity, potassium, accumulation.

2. Úvod

Cesium se na v zemské kůře přirozeně vyskytuje v koncentraci 3 ppm ve formě stabilního izotopu ^{133}Cs . Jediným minerálem obsahujícím větší množství cesia je polucit. Radioaktivní cesium se dostalo do atmosféry poprvé během 2. světové války v důsledku testů a následného použití atomových bomb. Testování pokračovalo v 50. a 60. letech a s ním se zvyšovala hladina Cs v atmosféře. Po odmlce došlo k zásadnímu uvolnění radiocesie v dubnu 1986 při havárii jaderné elektrárny Černobyl. Cesium uvolněné při černobylské havárii tvoří většinu cesia dopadlého na Evropu (viz Obr. 1) a stopy kontaminace můžeme zaznamenat na celé severní polokouli (Avery, 1996). Naposledy došlo k úniku radiace v květnu 2011 z jaderné elektrárny Fukušima Daiichi, která byla zasažena vlnou tsunami.

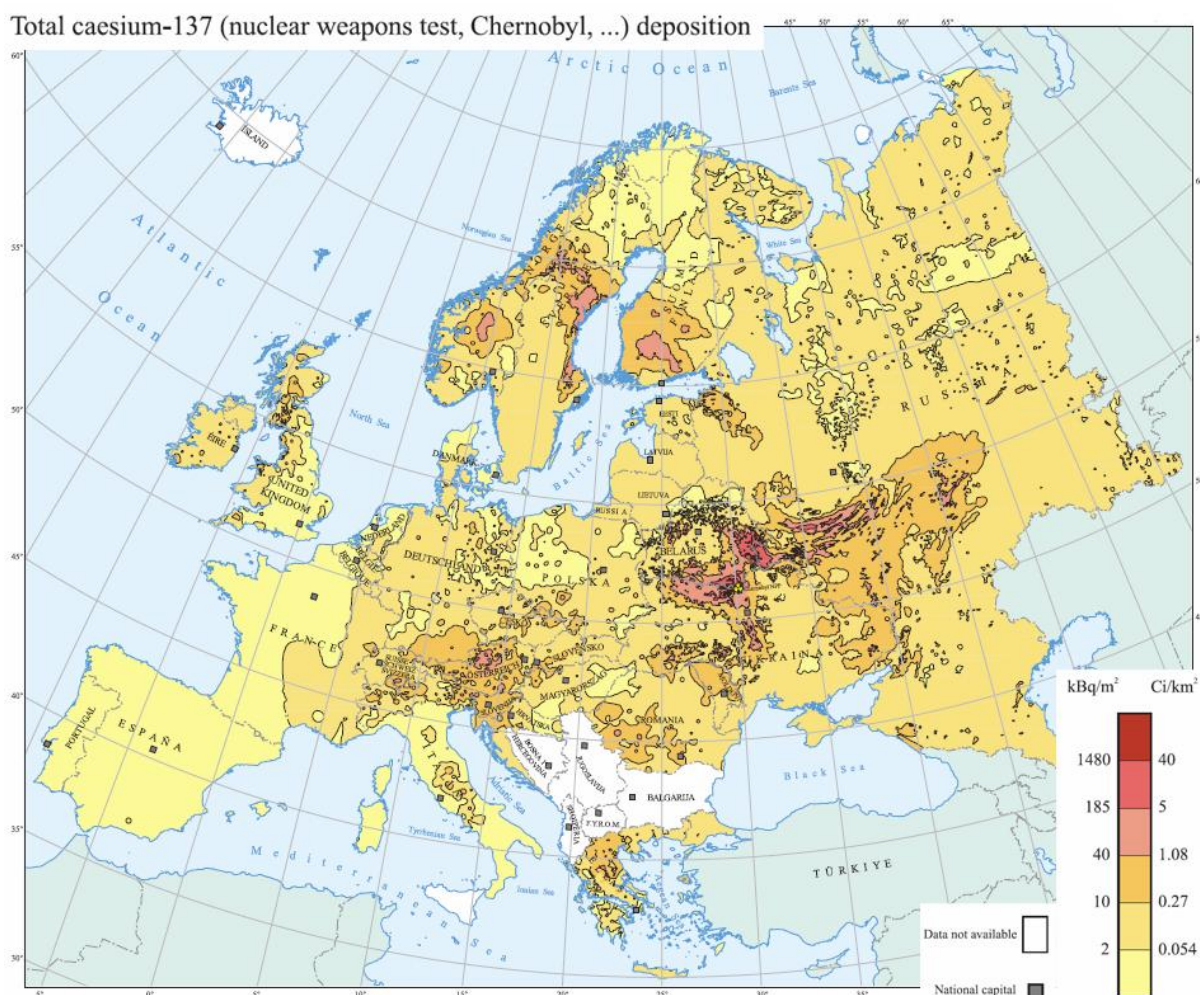
Nejdůležitějšími radioaktivními izotopy cesia jsou ^{134}Cs a ^{137}Cs , vzhledem k jejich dlouhým poločasům rozpadu (2 roky respektive 30 let). Tyto radioizotopy tedy společně s ^{90}Sr tvoří dodnes aktivní část spadu. Oba izotopy emitují potenciálně škodlivé β a γ záření.

^{134}Cs a ^{137}Cs jsou potenciální hrozbou, kvůli jejich značnému příjmu rostlinami prostřednictvím nadzemních částí bezprostředně po spadu i kořeny z půdy. Oběma těmito procesy se cesium dostává také do agronomicky významných částí rostlin a následně může postupovat dále potravním řetězcem. Případné požití kontaminovaných produktů je pro člověka obzvlášť nebezpečné, protože dochází k vnitřnímu ozáření, při němž jsou životně důležité orgány mnohem více vystaveny radiaci.

Vzhledem k nebezpečnosti cesia je část výzkumu zaměřena na selekci plodin a kultivarů vhodných k pěstování na půdách mírně znečištěných cesiem. Použitím moderních metod je možné detailní poznání mechanismu příjmu a následné vytvoření geneticky modifikovaných plodin neakumulujících cesium. Další možností je selekce hyperakumulátorů cesia a jejich pomocí následná fytoremediace znečištěných půd.

Cílem této práce je formou literární rešerše shrnout dostupná data pro interakci cesia s půdami a jeho následný příjem rostlinami se zaměřením na mechanismus příjmu a transportéry v něm participující. Dalšími objekty zájmu jsou příjem cesia nadzemními částmi rostlin a dále především interakce cesia a rostlinného organismu, transport cesia rostlinou a jeho toxické působení na rostlinný organizmus.

Obř. 1: Míra kontaminace cesiem z Černobyľské jaderné elektrárny (UNSCEAR Annex J, 2000).



3. Chování Cs⁺ v půdě

Přirodní ekosystémy obsahují téměř nedetekovatelné koncentrace ¹³⁷Cs a ¹³⁴Cs. Radioaktivní cesium se začalo v globálním ekosystému objevovat až v 50. a 60. letech v souvislosti s testy jaderných zbraní. Zásadní část ¹³⁷Cs a ¹³⁴Cs se především do evropských ekosystémů dostala v roce 1986 po havárii Černobyľské jaderné elektrárny.

Radioaktivní izotopy se při obou vlnách kontaminace šířily atmosférou a dopadaly na povrch i v mnoho tisíc kilometrů vzdálených lokalitách. Část spadu je zachycena vegetací, zbylá část dopadá na povrch půdy. V závislosti na aniontech ve spadu a vnějších vlivech může dojít k rapidnímu příjmu až 80 % cesia do rostlin (Hasegawa et al., 2009; Middleton et al., 1958). Cesium nepřijaté rostlinami, ať už kvůli doprovodnému aniontu nebo jen nedostatku času, je deštěm efektivně smyto (Middleton et al., 1958). Stejně jako smyté cesium se i cesium přijaté rostlinami, po jejich odumření, dostane na povrch půdy. Proto můžeme půdu

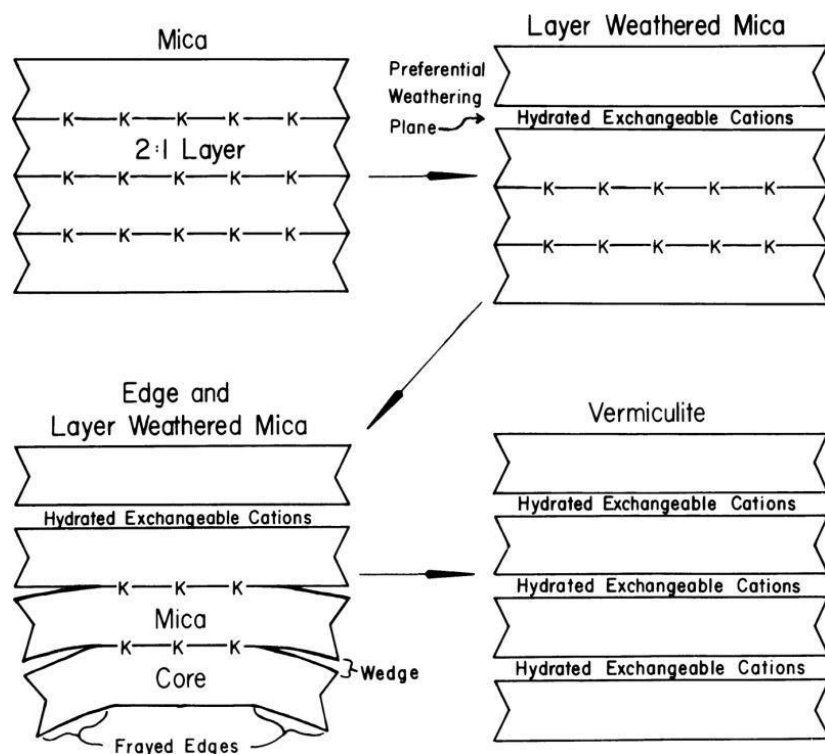
považovat za úvodní krok v interakci cesia s živými systémy a v dnešní době také za největší zdroj cesia pro ekosystémy.

Cesium poté není odplaveno povrchovým odtokem nebo do podzemní vody, naopak cesium je pevně vázáno k půdním částicím a po desetiletí zůstává lokalizováno ve vrchních několika centimetrech půdy (Owens et al., 1996). Koncentrace cesia ve spodnějších vrstvách půdy klesají exponenciálně a liší se až o několik řádů (Kirchner, 1998). Kirchner (1998) také prokázal předpoklad, že Cs^+ se v půdě pohybuje téměř výhradně difúzním tokem půdními mikropóry, zatímco hromadný tok makropóry má jen minimální vliv na translokaci Cs^+ v půdě.

Podobně jako u mnoha jiných látek chování Cs^+ v půdě ovlivňují především jílové částice. Na sorpci Cs^+ má velký vliv stavba jílových koloidů, která je ovlivněna i jejich zvětráváním. Jílové částice se skládají z dvojvrstev nebo trojvrstev. Každá dvoj/trojvrstva se skládá z vrstev tvořených atomy kyslíku koordinovanými okolo atomů kovů. Častěji se setkáváme s trojvrstvami, tvořenými dvěma tetrahedrálními listy (tvořenými čtyřmi kyslíkovými atomy koordinovanými okolo atomu křemíku nebo hliníku) a mezi nimi je jedna vrstva oktahedrální (tvořená šesti atomy kyslíku koordinovanými okolo dvou atomů hliníku, nebo třech atomů hořčíku). Při takzvané izomorfní substituci dochází k výměně centrálního atomu za atom s jiným nábojem (Al^{+3} za Si^{+4} , Mg^{+2} za Al^{+3} a v tomto případě i naopak). V důsledku těchto substitucí vzniká na povrchu vrstev kladný nebo záporný náboj a tato místa mohou vázat ionty z půdního roztoku (podle Brady a Weil, 2002). Pro sorpci Cs^+ je nejdůležitějším minerálem ilit (Oscarson et al., 1987; Tamura et al. 1960), který patří mezi slídové minerály. Vrstvy slídových minerálů jsou u sebe drženy monovalentními kationty, především K^+ . Při zvětrávání slíd je draslík vyvazován a vrstvy se oddalují. Tento proces je reverzibilní a přidáním K^+ (nebo Cs^+) se vrstvy opět váží k sobě. Při zvětrávání ilitu se tvoří takzvané roztržené okraje (frayed edges, FED; viz obr. 2). Tyto struktury mají velice vysokou selektivitu pro sorpci Cs^+ (Bolt et al., 1963)

Chování Cs^+ v půdě se v mnohém podobá chování K^+ . Oba kationty mohou být asociovány se zápornými náboji na povrchu půdních částic, kde jsou přístupné výměně do roztoku, nebo mohou být fixovány mezi vrstvami některých minerálů. Takto silná vazba je vysvětlována tím, že monovalentní kationty pronikají mezi vrstvy jílových minerálů, způsobují jejich dehydrataci a následný kolaps, spojený s vlastní fixací mezi vrstvami (Sawhney et al., 1972). U Cs^+ byla pozorována vyšší míra fixace než u K^+ , protože má nižší hydratační energii (Marshall a Mc Dowell, 1965).

Obr. 2: Zvětrávání ilitu (Dixon, 1989).

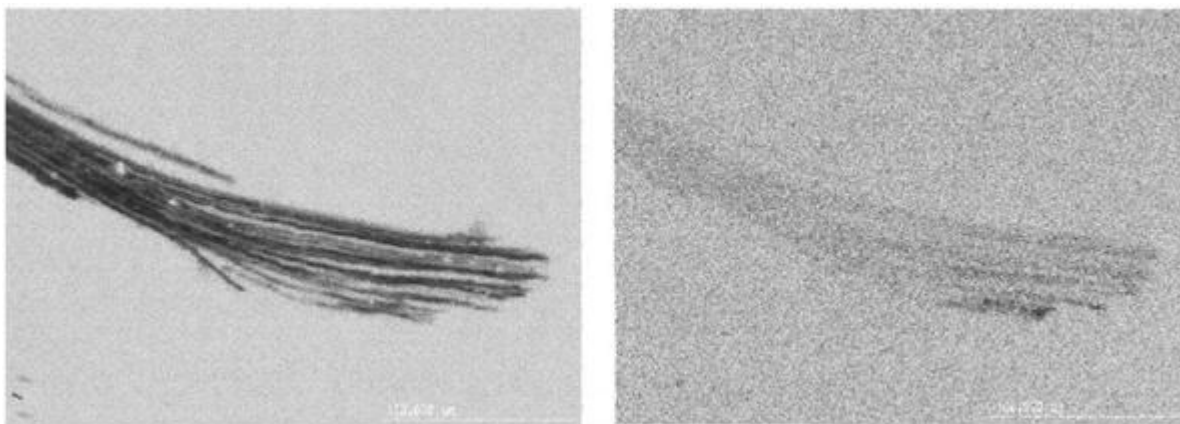


Ovšem sorpce kationtů, neprobíhá na všech jílových minerálech stejně. Kromě toho na jednotlivých minerálech mohou být místa s různou afinitou k danému kationtu. Tamura et al.(1960) a Oscarson et al. (1987) zjistili, že ilit s nižší schopností sorbovat kationty (cation exchange capacity, CEC), sorbuje více Cs^+ než vermikulit respektive montmorilonit při nízkých koncentracích Cs^+ . Bolt et al.(1963) při svých pokusech s ilitem rozeznal tři oblasti s různou selektivitou pro K^+ : Vnější povrch částic s nejnižší selektivitou, prostor mezi vrstvami s dvakrát vyšší selektivitou a okraje mezivrstevných prostorů s asi pětisetnásobnou selektivitou. Tato data společně se zdokumentováním zvětrávání ilitu od okrajů ke středu (Scott et al., 1966), vedly k zavedení prostoru roztřepených konců (frayed edges, FED; viz Obr. 2), kterým je přisuzována vysoká afinita pro Cs^+ (Zachara et al., 2002; viz Obr. 3). Navázáním kationtů ovšem dochází k postupnému kolabování FED a snižování vysokoafinitní sorpce, proto je při vyšších koncentracích Cs^+ sorpce na vermikulit větší než na ilit (Sawhney et al., 1970).

Selektivita FED je výrazně ovlivněna množstvím K^+ v půdě. Při vysoké koncentraci K^+ FED kolabují a nemohou přijímat Cs^+ . Se snižující se koncentrací K^+ se FED uvolňují pro selektivní adsorpci Cs^+ a posléze se zvětšují (v důsledku úbytku K^+ vážícího vrstvy k sobě). Naproti tomu pokud dojde k odejmutí téměř veškerého K^+ , vrstvy expandují od sebe a selektivita je ztracena (LeRoux et al., 1969). Stejně jako vysoká koncentrace K^+ brání fixaci

Cs^+ , tak vysoká koncentrace K^+ nebo NH_4^+ účinně uvolňuje Cs^+ z minerálů, na kterých je vázáno (Schulz et al., 1960).

Obr. 3: Lokalizace K^+ (vlevo) a Cs^+ (vpravo) na slídivém minerálu (Zachara et al., 2002).



3.1. Obecné vlastnosti sorpce Cs^+

Sorpce Cs^+ jako chemická reakce je exotermická (Oscarson et al., 1987), a tedy efektivnější při nižších teplotách. Nejvyšší míry sorpce byly naměřeny při $\text{pH} = 8$ (Giannakopoulou et al., 2007), snížení při nižším pH je vysvětlováno kompeticí s H^+ a K^+ uvolňovaným z minerálů (Poinssot et al., 1999).

Obecně více Cs^+ sorbují půdy s vyšším obsahem jílu (Giannakopoulou et al., 2007), menší jílové částice sorbují relativně lépe než velké díky většímu specifickému povrchu, oproti tomu částice s větším okrajovým povrchem přispívají k vyšší přístupnosti Cs^+ (Rajec et al., 1999; He a Walling, 1996).

Fixaci Cs^+ v čase můžeme popsat třemi fázemi: Již v rámci minut dochází k navázání Cs na vysokoafinitní místa na povrchu částic, především zřejmě ilitu, z něhož je část Cs^+ neextrahovatelná už po 5 minutách. V další fázi dochází v rámci dní k navázání Cs^+ na místa s nižší afinitou a proces pokračuje prakticky neustále velmi pomalou sorpcí, při níž Cs^+ proniká mezi vrstvy minerálů. Fixace samotná je reverzibilní díky zvětrávání minerálů nebo nahrazování $\text{Cs}^+/\text{K}^+/\text{NH}_4^+$. Díky této reverzibilitě je hladina dostupného Cs^+ v půdách stálá i mnoho let (Konoplev et al., 1996; de Koning a Komans, 2004)

3.2. Vliv organického materiálu na chování Cs⁺ v půdách

Chování Cs⁺ v půdách je obvykle řízeno jílovými částicemi, abychom mohli mluvit o chování Cs⁺ řízeném organickou hmotou, je třeba uvažovat půdy s obsahem organické hmoty vyšším než 90 % (Rigol et al., 2002). Organický materiál obsahuje především nespecifická místa pro sorpci Cs⁺, Cs⁺ je proto snadno dostupné rostlinám (Rigol et al., 2002). Toto zpřístupnění Cs⁺ bylo prokázáno tím, že po odejmutí jílových částic z organické půdy se zvýšila reverzibilita sorpce Cs⁺ (Rigol et al., 1998). Organický materiál snižuje adsorpci Cs⁺ na jílové částice, tento efekt byl především prokázán pro huminové kyseliny (Dumat a Stounton, 1999). Mechanismus tohoto působení není přesně znám. Dalšími faktory zefektivňujícími příjem Cs⁺ z organických půd jsou jejich relativně malý obsah K⁺ a vyšší obsah NH₄⁺. NH₄⁺ mobilizuje Cs⁺ z jílových minerálů a to je při nízkých koncentracích K⁺ efektivně přijímáno rostlinami (Sanchez et al., 1999).

3.3. Vliv kořenového systému na chování Cs⁺ v půdách

Díky kořenovým exudátům panují v rhizosféře často odlišné podmínky od okolní půdy. Bylo prokázáno, že při spotřebě K⁺ rostlinou se K⁺ rychleji uvolňuje z minerálů (Tributh et al., 1987). Společně s K⁺ se může uvolňovat fixované Cs⁺ (Delvaux et al., 2000). Dvě práce ukazují rozdílné nikoli však protichůdné výsledky. Delvaux et al.(2002) dokládá, že kořen a jílové minerály kompetují o Cs⁺ a kořenový příjem převažuje. Guivarch et al. (1999) zjistil zvýšenou sorpci Cs⁺ minerály v důsledku úbytku K⁺ a jejich částečnému zvětrání. Vliv kořene na chování Cs⁺ není zcela objasněn, ovšem s jistotou můžeme tvrdit, že Cs⁺ fixované v minerálech zůstává dostupné pro rostliny.

4. Příjem K^+

Příjem Cs^+ rostlinami je zprostředkováván přenašeči K^+ , proto je při studiu příjmu Cs^+ nezbytné znát mechanismy transportující K^+ . Tato kapitola je v práci zařazena pro srozumitelnost práce jako samostatného celku a stejně tak kvůli mému vlastnímu porozumění problematice.

Draslík je jedním z nejméně zastoupených prvků v rostlinném těle. Jeho koncentrace v cytoplazmě je specifická pro jednotlivé druhy i prostředí, ale nejčastěji se pohybuje okolo 100 mM (Walker et al., 1996), při vyšších koncentracích může draslík tvořit až 10 % suché hmotnosti rostliny (Leigh et al., 1984). Draslík je nezbytný pro regulaci vodního režimu rostlinné buňky a na jeho přítomnosti je závislá správná funkce řady enzymů včetně fotosyntetických. Příjem, transport a redistribuce draslíku je zcela zásadní pro udržení draslíkové homeostázy a tedy i život rostliny. Z toho důvodu existují řádově desítky draslíkových přenašečů, mnoho z nich se nijak nepodílí na samotném příjmu draslíku, ale i přesto je jeho příjem zajišťován velmi komplexními systémy často obsahujícími proteiny z různých rodin.

4.1. Bifázický příjem K^+

Již od počátků studia příjmu K^+ v 60. letech bylo přijímáno, že K^+ je transportován alespoň dvěma oddělenými systémy. Systém I operuje v mikromolárních koncentracích a je saturován přibližně při koncentraci externího K^+ 1mM (Epstein et al., 1963). Dnes se spíše používá zkratky HATS (high affinity transport system). HATS je blokován sulfhydrylovými reagenty (Kochian a Lucas, 1982). Systém II je dominantní v koncentracích v řádech milimolů (Epstein et al., 1963), dnes se používá analogická zkratka LATS. LATS je blokován tetraethyl amoniem (Kochian a Lucas, 1982). U rostlin *Zea mays* nebyla pozorována saturovatelnost tohoto systému (Kochian a Lucas, 1982). Předpokládalo se, že systém I je tvořen aktivními přenašeči, zatímco systém II zabezpečuje pasivní příjem kanály (Epstein, 1973). V dalších letech byl tento koncept některými badateli zpochybňován, ale ve své základní podobě saturovatelného a pasivního komponentu je přijímán dodnes.

Pasivní transport K^+ je možný pomocí negativního membránového potenciálu v závislosti na koncentraci K^+ vně a uvnitř buňky. Podle Nernstovy rovnice:

$$E_m < 60 \log [K^+]_{\text{ext}} / [K^+]_{\text{cyt}}$$

Pro naměřené hodnoty E_m a $[K^+]_{\text{cyt}}$ byla určena dostačující hodnota $[K^+]_{\text{ext}} = 1 \text{ mM}$ (Maathuis a Sanders, 1993), což odpovídá koncentraci, kdy začíná převažovat pasivní transport. Později bylo ukázáno, že dostačující může být už koncentrace $0,3 \text{ mM}$ (Gassmann a Schroeder, 1994), stejně tak byla naměřena saturace systému I při $400 \text{ } \mu\text{M}$ K^+_{ext} (Maathuis a Sanders, 1997).

4.2. Vysokoafinitní příjem K^+

System I je dnes označován HATS. S hodnotami K_M $10 - 20 \text{ } \mu\text{M}$ (Newman et al., 1987) zabezpečuje transport K^+ v mnoha půdách chudých na draslík. Tento systém téměř nediskriminuje Rb^+ v porovnání ke K^+ a není téměř ovlivněn Na^+ (Epstein et al., 1963), oproti tomu je příjem HATS inhibován NH_4^+ (Vale et al., 1987; Bañuelos et al., 2002). Další zajímavou charakteristikou je jeho nízká diskriminace Cs^+ , které je v některých oblastech významným polutantem (Gassmann et al., 1996). V podmínkách deficiencie K^+ je vysokoafinitní systém upregulován (Ahn et al., 2004; Armengaud et al., 2004; Glass, 1978), především prostřednictvím *de novo* syntézy HATS transportérů (Fernando et al., 1989; Maathuis et al., 1997), což podtrhuje jeho důležitost.

4.2.1. KT/KUP/HAK rodina

Rodina K^+ přenašečů, která je v různých pramenech označována jedním ze tří názvů souhrnně uvedených v nadpisu, dnes je již vžitě toto souhrnné označení třemi zkratkami. Přenašeče z této rodiny byly na základě homologie s houbovými izolovány z *Arabidopsis thaliana* (Rubio et al., 2000), *Oryza sativa* (Bañuelos et al., 2002) a *Capssicum annuum* (Martínez-Cordero et al., 2005). Ve všech případech se jednalo o přenašeče HAK (high-affinity K^+ transporter), které vykazovaly předpokládané vlastnosti tak jak je publikoval už Epstein: Vysoká afinita pro K^+ , Rb^+ a Cs^+ , oproti velice nízké pro Na^+ a inhibice NH_4^+ který ovšem netransportují (Martínez-Cordero et al., 2005; Rubio et al., 2000). Tyto přenašeče jsou považovány za hlavní proteiny vysokoafinitního příjmu.

V *Arabidopsis* bylo nalezeno 13 genů patřících do rodiny *KT/KUP/HAK* (Mäser et al., 2001). Ve studii sledující expresi těchto genů byl nalezen *AtHAK5*, který je výrazně

exprimován v kořenech a kořenových vláscích a při K^+ deficientních podmínkách dochází k jeho overexpresi (Ahn et al., 2004; Armengaud et al., 2004). Kinetika příjmu AtHAK5 byla téměř shodná s kinetikou pro model vysokoafinitního systému (Rubio et al., 2000). AtHAK5 je tedy jedním ze zásadních vysokoafinitních přenašečů, ale přesný podíl jeho aktivity zatím není znám. Mutantní rostliny *athak5* se nevyznačovaly žádným růstovým defektem, ale scházel jim Rb^+/K^+ příjem s K_m 15 -24 tedy typický příjem přes HAK5 (Gierth et al., 2005).

Systém, který zabezpečoval příjem K^+ těmto rostlinám je inward-rectifying (IRC) K^+ kanál AtAKT1. IRC jsou napětově ovládané kanály, které se otevírají při hyperpolarizaci membrány, kdy draslíkový gradient směřuje ven z buňky. Ačkoli se může zdát, že není možné, aby kanál zprostředkoval transport do rostliny při tak nízkých koncentracích vnějšího K^+ , za kterých vysokoafinitní systém pracuje, pro AtAKT1 byla dokumentována funkce při 10 μM externí koncentrace K^+ (Hirsch et al., 1998). Výsledky měření podílu AtAKT1 na příjmu K^+ se výrazně liší. Spalding et al. (1999) uvádí podíl 55 – 63 %, zatímco Gierth et al. (2005) přisuzuje AtAKT1 jen malý podíl. Tento výrazný rozdíl je, ale diskutován jako vliv použití Rb^+ jako modelu K^+ u Giertha (Gierth et al., 2007; Rodríguez-Navarro et al., 2006).

Gierth et al. (2007) určuje účast obou složek transportu, tak že svoje data (Gierth et al., 2005), přehodnocuje pro Rb^+/K^+ poměr 0,65 (Maathuis a Sanders, 1995), který by měl odpovídat schopnosti K^+ kanálů transportovat Rb^+ *in vivo*. Takto zpracované výsledky ukazují nízkou účast AtAKT1 na vysokoafinitním příjmu, ale zato převažující účast na nízkoafinitním. Součet aktivit AtAKT1 a AtHAK5 je pro oba systémy přibližně 80 %. Zbývající část vysokoafinitního příjmu pravděpodobně provádí další proteiny z rodiny KT/KUP/HAK.

Práce vydané téměř ve stejný čas dokládají dvojí afinitu AtKUP1 ke K^+ (Fu a Luan, 1998; Kim et al., 1998). Autoři se neshodují v hodnotě K_M , ale stejně jako v předchozím případě používá Kim toky Rb^+ , zatímco Fu toky K^+ . Podle Fu a Luan (1998) je vysokoafinitní transport AtKUP1 saturován v 40 – 100 μM externího draslíku a mezi 100 a 200 μM se stává nízkoafinitním. Příjem K^+ AtKUP1 je inhibován tetraethylamoniem (inhibitorem K^+ kanálů) a Cs^+ (Fu a Luan, 1998).

4.2.2. HKT/TRK rodina

Díky příbuznosti s kvasinkovými vysokoafinitními transportéry TRK, byl první HKT transportér identifikován v *Triticum aestivum* a bylo prokázáno, že zprostředkovává vysokoafinitní příjem K^+ v kvasinkových *trk* mutantech (Schachtman a Schroeder, 1994). Později byly homology HKT1 identifikovány i v dalších rostlinách mimo jiné *Arabidopsis* (Uozumi et al., 2000).

Rubio (1995) zjistil, že transport TaHKT1 funguje jako Na^+/K^+ symport. Párování transportu Na^+ s K^+ může sloužit jako zdroj energie pro příjem K^+ , ale o funkci TaHKT1 v příjmu K^+ se stále diskutuje. Exprese *TaHKT1* byla identifikována v kortexu kořenů (Schachtman a Schroeder, 1994). Oproti tomu gen z *Arabidopsis AtHKT1*, nezprostředkoval příjem K^+ v kvasinkových mutantech, ale pouze příjem Na^+ (Uozumi et al., 2000).

HKT transportéry se napříč říší rostlin výrazně liší v propustnosti pro K^+ , oproti tomu všechny zprostředkovávají transport Na^+ . U dvouděložných rostlin jsou HKT transportéry považovány za Na^+ selektivní, ačkoli podrobně funkčně zpracován je jen gen z *Arabidopsis* (Uozumi et al., 2000). Ovšem i u dvouděložných rostlin jsou zdokumentovány náznaky transportu K^+ u *Eucalyptus* a *Mesembryanthemum* (Hua et al., 2003; Fairbairn et al., 2000). *HKT* geny jednoděložných se dělí do dvou podrodin (Platten et al., 2006), charakterizované geny z podrodiny příbuzné genům dvouděložných byly Na^+ selektivní (Jabnourne et al., 2009; Garciedeblás et al., 2003), zatímco přenašeče z divergované podrodiny jsou exprimovány v oocytech *xenopus* propustné pro Na^+ i K^+ v mikromolárních koncentracích a pokusy naznačují možnost symportu (Rubio et al., 1995; Jabnourne et al., 2009).

Role HKT/TRK přenašečů v příjmu K^+ je však stále nejasná.

4.3. Nízkoafinitní příjem K^+

LATS jako systém oddělený od vysokoafinitního jak jej postuloval Epstein et al. (1963) výrazně ztratil na významu po objevu AKT1 kanálu, který zprostředkovává transport už při 10 μM vnější koncentraci K^+ (Spalding et al., 1999; Hirsch et al., 1998) a přenašeče KUP1, který vykazuje obě aktivity (Fu a Luan, 1998; Kim et al., 1998). Podle Giertha et al. (2007) tvoří kombinovaná aktivita AKT1 a HAK5 80 % z příjmu obou systémů. Ačkoli o přesnosti měření podílu jednotlivých systémů můžeme vážně pochybovat, obzvláště při použití Rb^+ pro simulaci K^+ , je možno z tohoto výpočtu usuzovat značnou dominanci těchto dvou přenašečů.

4.3.1. Shaker-like kanály

Proteiny z rodiny Shaker kanálů byly nalezeny v mnoha doménách prokaryot i eukaryot a slouží jako inward-rectifying (IRC) nebo outward-rectifying (ORC) kanály (Jan a Jan, 1997). IRC jsou napětově ovládané kanály, které se otevírají při hyperpolarizaci membrány, kdy draslíkový gradient směřuje ven z buňky a slouží tak k příjmu K^+ , ORC se naopak otevírají při depolarizaci membrány a vypouští přebytečný K^+ . Jejich struktura je tvořena tetramery α podjednotek, schopných tvořit i heterotetramery (Doyle et al., 1998; Daram et al., 1997). Shaker-like kanály jsou blokovány Al^{3+} , s poloviční účinností už při 8 μM koncentraci (Gassmann et al., 1994). Exprese tří α podjednotek byla prokázána v kořenových vláscích: AKT1, KC1 a GORK, když se zároveň jednalo o místo s největší expresí těchto genů (Reintanz et al., 2002; Ivashikina et al., 2001).

GORK je ORC a slouží tedy k repolarizaci membrány. AKT1 a KC1 jsou podjednotky IRC, které mohou tvořit heterotetramery (Pilot et al., 2003). Zatímco *akt1* mutantní rostliny nevykazují žádný nízkoafinitní příjem K^+ , *kc1* mutanty pouze zmenšený (Reintanz et al., 2002).

Aktivační potenciál pro GORK je blízký draslíkovému ekvilibriu a pravděpodobnost otevření prudce stoupá s napětím, proto přes GORK může probíhat i tok do buňky. Oproti tomu pravděpodobnost otevření IRC stoupá pomalu se snižujícím se napětím a jeho aktivační potenciál je vzdálen K^+ ekvilibriu a tak IRC zajišťují výhradně toky do buňky (Maathuis a Sanders, 1995).

Za zbývající část nízkoafinitního příjmu K^+ je tedy pravděpodobně zodpovědný GORK a heterotetramery AKT1 a KC1 a KUP1 s dvojitou afinitou.

5. Příjem Cs⁺ rostlinami

Počátky výzkumu příjmu Cs⁺ rostlinami se datují do 40. a 50. let, kdy Collander (1941) prokázal selektivní příjem kationtů rostlinami. Následně Epstein a Hagen (1952) při měření kinetiky příjmu alkalických prvků objevili částečnou podobnost příjmu pro rostliny nepostradatelného K⁺ s Cs⁺ a Rb⁺. Tím otevřeli cestu pro měření toku draslíku prostřednictvím radioizotopů, dodnes je používáno Rb⁺, jehož toky lépe odpovídají K⁺ (Menzel, 1954). Testy jaderných zbraní v 50. a 60. letech a především havárie jaderné elektrárny Černobyl v roce 1986, způsobily zvýšení zájmu o radioaktivní cesium, tentokrát v roli polutantu globálního měřítka. Příjem rostlinami je od té doby vstupní branou Cs⁺ do potravního řetězce.

V příjmu Cs⁺ rostlinami byla pozorována značná rozmanitost, kterou můžeme kromě různých metodik experimentů přisuzovat druhové variabilitě testovaných rostlin a variabilitě půd pokud se nejednalo o kultury na živných médiích. Anderson (1967) pozoroval až desetinásobný rozdíl v koncentraci akumulovaného Cs⁺ mezi 40 rostlinami, především užitkovými plodinami a travinami, ovšem většinu variability vysvětlovaly půdní podmínky. Byly zjištěny signifikantní rozdíly v hladinách Cs⁺ mezi čtyřmi plodinami při všech pěti nutričních scénářích, lišících se koncentrací K⁺ (0,25 – 5 mM) a koncentracemi Ca⁺² a Mg⁺² (Buysse et al., 1996). Byly objeveny výrazné rozdíly v příjmu Cs⁺ různými čeleděmi rostlin. Fuhrmann et al. (2002) ukazuje výrazné snižování v příjmu Cs⁺ v pořadí *Amaranthus retroflexus* (*Amaranthaceae*), *Brassica Juncea* (*Brassicaceae*), *Phaseolus acutifolius* (*Fabaceae*). Tyto výsledky jsou v souladu s pozorovaným nižším příjmem u luštěnin (Belli et al., 1995). Další čeledí s vyšší akumulací Cs⁺ jsou *Chenopodiaceae* (Broadley et al., 1997). Menší pozornost byla věnována příjmu Cs⁺ v kontextu životních strategií, ovšem z šesti testovaných druhů travin jevíly signifikantní přírůstek obsahu Cs⁺ pouze rychle rostoucí druhy při dostatku živin (Willey a Martin, 1997). Značné rozdíly v příjmu Cs⁺ však můžeme najít i mezi jednotlivými genotypy *Arabidopsis*, kde byly pozorovány až trojnásobné rozdíly v koncentraci Cs⁺ u kříženců divokých genotypů (Payne et al., 2004), nebo mezi kultivary pšenice (Putyatin et al., 2006).

5.1. Transportní faktory pro cesium

Pomocí transportního faktoru (TF) vyjádřeného jako $\text{Bq Kg}^{-1} \text{ SH rostliny/Bq Kg}^{-1} \text{ SH}$ půdy je často vyjadřována schopnost rostlin přijímat Cs^+ z půdy. Transportní faktory pro kombinace plodin a půd z různých prací byly shromážděny a publikovány (Frissel et al., 2002; Nisbet a Woodman, 2000). Na jednotlivé TF mají největší vliv půdní vlastnosti, především struktura půdních částic a obsah draslíku (Guivarch et al., 1999). Dalším důležitým faktorem je obsah organického materiálu, který mobilizuje Cs^+ a zvyšuje tak jeho dostupnost rostlinám (Sanchez et al., 1999). Pro půdy s výrazným zastoupením hlínových a jílových částí se TF pohybuje mezi 0,001 a 1 s typickými hodnotami okolo 0,1, u písčitéch a organických půd však může dosahovat až 28,5 (Frissel et al., 2002; Sanchez et al., 1999). Z porovnání TF s koncentracemi Cs^+ v půdách vyplývá, že TF se signifikantně neliší při koncentracích Cs^+ v rozsahu pěti řádů, což umožňuje TF používat pro předvídaní velikosti příjmu Cs^+ pro danou dvojici plodiny a půdy nezávisle na zkoumané oblasti (Nisbet a Woodman, 2000).

Zvýšený obsah K^+ v půdních koloidech zvyšuje dostupnost Cs^+ pro rostliny tím, že ho uvolňuje z mezivrstevných prostor. Smolders a Shaw (1997) testovali 30 půd a našli závislost mezi poměrem koncentrace Cs^+ v rostlinách a půdě a obsahem fixovaného K^+ . Jejich objev následovala snaha o vytvoření modelů pro předpověď TF (Absalom et al., 1999; Roca et al., 1997). Absalom et al. (1999) vypracoval model, který pracuje pouze se třemi proměnnými: Distribučním koeficientem Cs^+ mezi půdním roztokem a částicemi, obsahem K^+ v půdním roztoku a koncentračním faktorem Cs^+ pro danou rostlinu ($\text{Bq Kg}^{-1} \text{ DW rostliny/Bq dm}^{-3}$ půdního roztoku). Pomocí tohoto modelu se autorům podařilo obstojně modelovat chování rostlin v různých podmínkách (Absalom et al., 1999).

5.2. Iontové interakce v příjmu Cs^+

Cs^+ má podobné chemické vlastnosti jako K^+ . Pro K^+ byla prokázána nejvyšší míra kompetice s Cs^+ . Zvýšení koncentrace vnějšího K^+ vedlo v mnoha pokusech ke snížení příjmu Cs^+ (Zhu et al., 1999; Shaw et al., 1992; Nishita et al., 1962). Na základě těchto dat a prokázání transportu Cs^+ izolovaným vysokoafinitním draslíkovým přenašečem (Schachtman a Schroeder, 1994), byla formulována dnes rozšířená hypotéza, že transport Cs do rostlin probíhá pomocí draslíkových přenašečů.

Cesium ale není do rostlin transportováno stejně efektivně jako draslík. Za účelem

vyjádření této diskriminace byl zaveden diskriminační faktor pro cesium a draslík. (DF).

$$DF = \frac{[Cs]_{in}/[K]_{in}}{[Cs]_{ext}/[K]_{ext}}$$

Téměř veškeré publikované diskriminační faktory jsou menší než 1, což značí, že Cs^+ je transportováno méně účinně než K^+ (Smolders et al., 1996; Nishita et al., 1964; Cline a Hungate, 1960). Jedinou výjimku představují listy fazolu, ovšem DF pro celý prýt byl nižší než 1 (Cline a Hungate, 1960). Hodnoty DF se typicky pohybují v rozmezí 0,01 až 0,8 a výrazně závisí na vnější i vnitřní koncentraci K^+ , druhu testované rostliny a typu pletiva (Zhu et al., 2000; Smolders et al., 1996; Nishita et al., 1964; Cline a Hungate, 1960).

Závislost příjmu Cs^+ na koncentraci K^+ za jinak stálých podmínek ovšem není lineární. Největší míra inhibice příjmu Cs^+ byla pozorována mezi 50 a 250 μM , nad hranicí 250 μM je vliv K^+ minimální (Smolders et al., 1996). V některých pracích se již objevuje zmínka o dvou systémech transportujících Cs^+ se selektivitou odpovídající některým K^+ transportérům (Smolders et al., 1997; Smolders et al., 1996; Handley a Overstreet, 1961; Bange a Overstreet, 1960). Vzhledem k takto dramatické inhibici a k tomu, že mnoho půd má koncentraci K^+ v půdním roztoku nižší než 250 μM jsou draselná hnojiva efektivní pro potlačení příjmu Cs^+ (Belli et al., 1995; Anderson, 1967). Na příjem Cs^+ nemá vliv pouze externí koncentrace K^+ , nýbrž i obsah K^+ v rostlině. Rostliny K^+ deficientní akumulovaly Cs^+ jako při nízkých externích koncentracích K^+ , přidání K^+ do média inhibovalo příjem Cs^+ deficientními i kontrolními rostlinami, avšak u deficientních mnohem větší měrou (Zhu et al., 2000).

Zvyšování koncentrace NH_4^+ způsobilo snižování příjmu Cs^+ v některých studiích (Shaw et al., 1992; Handley a Overstreet, 1961; Bange a Overstreet, 1960), nebo nemělo žádný vliv při použití kompletního média (Smolders et al., 1997). Vzhledem k tomu, že typické koncentrace NH_4^+ v aerobních půdách jsou menší než 1 mM, je nepravděpodobné, že by NH_4^+ ovlivňovalo příjem Cs^+ v přirozených podmínkách. (Zhu a Smolders, 2000).

Zvýšení koncentrace Ca^{2+} a Mg^{2+} mírně snižuje příjem Cs^+ (Smolders et al., 1997; Skarlou et al., 1996). Při zvýšení koncentrace $Ca^{2+} + Mg^{2+}$ z 0,27 mM na 7,0 mM za stálého Ca^{2+}/Mg^{2+} poměru se příjem Cs^+ snížil třikrát, což je interpretováno jako kompetice divalentních kationtů s Cs^+ v apoplastu (Smolders et al., 1997).

Stabilní $^{133}Cs^+$ snižuje příjem $^{137}Cs^+$ (Shaw et al., 1992; Handley a Overstreet, 1961) ale jeho vliv je minimální pod 10 μM . Vzhledem k tomu, že $^{137}Cs^+$ je uvolňováno do prostředí jako téměř beznosičový izotop a koncentrace $^{133}Cs^+$ v půdách se pohybuje pod hranicí 1 nM,

nemá $^{133}\text{Cs}^+$ prakticky žádný vliv na příjem $^{137}\text{Cs}^+$ (Zhu a Smolders, 2000).

5.3. Molekulární mechanismus příjmu Cs^+

Podle rovnice pro diskriminační faktor Cs^+ je koncentrační faktor pro Cs^+ , tedy poměr koncentrací Cs^+ v rostlině a v půdním roztoku, nepřímo úměrný vnější koncentraci K^+ za předpokladu, že DF je konstantní a hladina K^+ v rostlině nezávisí na vnější koncentraci K^+ (to se děje již při 20 μM vnějšího K^+ , protože K_M pro vysokoafinitní příjem je nižší než 20 μM (Newman et al., 1987)). To ovšem odporuje naměřeným datům, jak již bylo prezentováno výše. Pětinašobné zvýšení koncentrace K^+ z 50 μM na 250 μM způsobilo třicetinašobné snížení koncentračního faktoru Cs^+ , nad 250 μM je účinek K^+ méně výrazný, přesto však dochází k dalšímu zvyšování DF (Smolders et al., 1996). Nelinearita závislosti příjmu Cs^+ na koncentraci K^+ je vysvětlována zapojením různých mechanismů příjmu K^+ při jeho zvyšující se koncentraci a jejich rozdílnou selektivitou k Cs^+ (White a Broadley, 2000).

Kandidáty zprostředkovávající příjem Cs^+ je možné hledat v KT/KUP/HAK rodině vysokoafinitních K^+ transportérů. Exprese AtHAK5 transportéru byla prokázána v kořenových vláscích (Ahn et al., 2004) a později v jejich plazmatické membráně (Qi et al., 2008). Předpokládá se, že proteiny rodiny KT/KUP/HAK transportují Cs^+ stejně jako jejich houbové homology. Transport K^+ i Cs^+ byl prokázán pro AtHAK5 exprimovaný v kvasinkách (Qi et al., 2008; Rubio et al., 2000). Stejně tak jeho ortology HvHAK5, OsHAK5 a CaHAK5 transportovaly Cs^+ při expresi v kvasinkách (Martínez-Cordero et al., 2005; Bañuelos et al., 2002; Rubio et al., 2000).

Kanály propustné pro Cs^+ nalezneme v nadrodině shaker kanálů. Napět'ově ovládané IRC, zprostředkovávající nízkoafinitní příjem K^+ transportují Cs^+ , ale zároveň je jejich aktivita Cs^+ inhibována (White, 1997; Maathuis a Sanders, 1995), při 1 mM koncentraci externího Cs^+ jsou zcela blokovány (Becker et al., 1996). Oproti tomu ORC nejsou takovou měrou blokovány externím Cs^+ (White, 1997), ale jsou jím napět'ově ovlivňovány (Maathuis a Sanders, 1995). Mimo to slouží ORC především k výdeji přebytečného K^+ , nikoli k příjmu.

Transport Cs^+ byl zjištěn i u transportérů, které nepatří ke striktně draselným. Jedná se o napět'ově nezávislé kationtové kanály (VICC, voltage independent cation channels), které jsou podmnožinou nespecifických kationtových kanálů (NSCC, non-specific cation channels) a patří do rodin kódujících kanály otevírané cyklickými nukleotidy a glutamátové receptory (Demidchik et al., 2002; White, 1997). AtCNGC2 a AtCNGC4 zprostředkovávaly tok Cs^+

závislý na cyklických nukleotidech v oocytech *Xenopus* (Balagué et al., 2003; Leng et al., 2002). Exprese *AtCNGC10* v *E. Coli* s vyřazeným vysokoafinitním příjmem K^+ vedla k toxickým koncentracím Cs^+ v buňkách a v neposlední řadě byl u protoplastů kořenových buněk *Arabidopsis* zjištěn napětově nezávislý příjem Cs^+ inhibovaný chinonem, La^{3+} a Gd^{3+} (Demidchik et al., 2004). Tento farmakologický projev odpovídá CNGC proteinům.

5.3.1. Příjem Cs^+ při dostatku K^+

Vliv IRC je obecně minimální. Kromě faktu, že jsou IRC inhibovány Cs^+ , na to poukazuje i příjem *akt1* mutantů, který se nelišil signifikantně od kontroly a často byl dokonce vyšší (Broadley et al., 2001). Velkou část příjmu Cs^+ zajišťují VICC, podle teoretického výpočtu mohou v závislosti na vnitřní a vnější koncentraci K^+ a vnější koncentraci Cs^+ zprostředkovávat 30 – 70 % příjmu (White a Broadley, 2000). Tuto hypotézu podporují výsledky, kdy signifikantní část příjmu Cs^+ byla blokována submilimolárními koncentracemi Gd^{3+} , La^{3+} , Ba^{2+} , Ca^{2+} a Mg^{2+} , tedy inhibitory VICC, nikoli však tetraethylamoniem, inhibitorem IRC (Demidchik et al., 2002; Broadley et al., 2001; White, 1997).

Příspěvek HAK5 k transportu Cs^+ se liší nejen proporčně k transportu zprostředkovaného VICC v závislosti na koncentracích K^+ a Cs^+ , ale je rovněž ovlivňován mírou exprese HAK5, který je upregulován při nižších koncentracích vnějšího K (Armengaud et al., 2004).

5.3.2. Příjem Cs^+ při nedostatku K^+

Při nedostatku K^+ je HAK5 upregulován a pravděpodobně přebírá hlavní úlohu v transportu Cs^+ . Qi et al. (2008) sice nezjistil signifikantní snížení příjmu Cs^+ u *hak5* mutantů, to ale mohlo být způsobeno overexpresí jiného genu v tomto mutantu. Taková situace je zdokumentována pro *akt1* mutanty, u nichž byl upregulovaný HAK5 a vykazovaly vyšší příjem Cs^+ (Qi et al., 2008; Broadley et al., 2001). Jiné práce naopak dokumentují zvýšení podílu NH_4^+ senzitivní složky na příjmu Cs^+ , což odpovídá zvýšené účasti KT/KUP/HAK proteinů (Martínez-Cordero et al., 2005; Bañuelos et al., 2002).

5.4. Vliv mykorhizy na příjem Cs⁺

Transport Cs⁺ hyfami mykorhizních hub do kořenů rostlin byl prokázán v experimentech s tkáňovými kulturami kořenů a ektomykorhizními houbami, kdy pouze hyfy hub měly přístup k Cs⁺. (Dupré de Boulois et al., 2006; Declerck et al., 2003). Rovněž byl prokázán transport Cs⁺ mezi rostlinami pomocí hyf mykorhizních hub po aplikaci Cs⁺ na listy (Meding a Zasoki, 2008). Pro mykorhizní rostliny bylo opakovaně pozorováno snížení příjmu Cs⁺ oproti rostlinám nemykorhizním (Berreck et al., 2001; Brunner et al., 1996; Riesen a Brunner, 1996). Pouze u *Lolium perenne* došlo ke zvýšení příjmu (Rosén et al., 2005). Zvyšování koncentrace K⁺ nemá téměř vliv na příjem Cs⁺ zprostředkovaný houbami (Berreck et al., 2001)

Příjem Cs⁺ rostlinami byl nižší i přesto, že v částech hyf, přímo neinteragujících s rostlinou docházelo k výrazné akumulaci Cs⁺ (Declerck et al., 2003; Brunner et al., 1996) Mykorhizní rostliny i v případě sníženého příjmu translokovaly větší část přijatého Cs⁺ do prýtu (Berreck et al., 2001; Strandberg a Johansson, 1998; Clint et al., 1992).

6. Příjem cesia prýtem

Při uvolnění velkého množství cesia do atmosféry, jako se tomu stalo při havárii jaderné elektrárny Černobyl, dochází primárně k toxickému spadu, který může být uskutečněn více cestami. V blízkosti místa uvolnění cesia se může jednat o makroskopické pevné částice, i do velmi vzdálených končin se mohou dostat aerosoly obsahující cesium a rozpustné formy cesia na zem dopadající s deštěm. Spad je zachycován nadzemními částmi vegetace a skrze listy může docházet k příjmu až 80 % cesia obsaženého ve spadu (Moorby, 1963; Middleton, 1958). Hodnoty příjmu cesia v reálné situaci se ovšem mohou značně lišit, především není možné předvídat, v jaké podobě dopadne cesium na povrch daného regionu. Studie kvantifikující příjem cesia listy pracují s roztokem CsCl nanášeným na adaxiální stranu listu. CsCl je velmi dobře rozpustný ve vodě a jeho roztok tak představuje pravděpodobně nejnepříznivější scénář spadu, při kterém by došlo k výraznému příjmu cesia rostlinami. Hasegawa et al. (2009) ukazuje, že příjem cesia závisí na aniontu, s kterým je vázáno. Přijaté CsNO₃ tvořilo pouze 20 % aplikované aktivity, zatímco CsCl bylo přijato z 80 % při samostatné aplikaci obou solí. Rozdíl je vysvětlován nižší rozpustností CsNO₃, která je oproti CsCl asi třetinová. Předpokládá se, že CsNO₃ je formou cesia uvolňovanou při rozkladu

organické hmoty, zatímco CsCl může hrát roli při spadu v přímořských oblastech (Hasegawa et al., 2009).

Vliv na příjem cesia prýtem mají vnější podmínky. Několik hodin po spadu může déšť smýt většinu cesia z listů do půdy, rostliny vystavené dešti přijaly průměrně jen 20 % aplikovaného cesia (Middleton, 1958). Oproti tomu postřikování rostlin rozpustným CsCl nebo aplikace kapek roztoku na listy se ukázaly jako velmi účinné mechanismy vyvolávající rapidní příjem cesia (Brambilla et al., 2002; Oestling et al., 1989; Middleton, 1958). Zehnder et al. (1995) dokumentuje, že příjem cesia z roztoku CsCl aplikovaného na listy byl u vinné révy výrazně nižší v suchém roce oproti dvěma vlhkým letům. Tomu odpovídá zjištění Moorbyho (1963), který zaznamenal zvýšený příjem cesia, pokud byl list zakryt průhlednou fólií a v jejích okolí tedy byla vyšší vlhkost. Z výše uvedeného můžeme usuzovat, že cesium je nejefektivněji přijímáno z roztoku.

6.1. Mechanismus příjmu cesia prýtem

První fáze příjmu, kdy cesium proniká do kutikuly je velmi dynamická, po dvou dnech nelze z listu omytím vodou získat téměř žádnou aktivitu cesia (Shaw et al., 2007; Moorby, 1963). První fáze příjmu cesia byla podle své kinetiky určena jako pasivní difuze kutikulou (Levi, 1970). Vzhledem k tomu, že izoelektrický bod složek kutikuly byl určen přibližně na $\text{pH} = 3$ (Schönherr a Huber, 1977), obsahuje kutikula při neutrálním pH záporné náboje. Transport Cs^+ k epidermálním buňkám probíhá pravděpodobně difúzí mezi místy se záporným nábojem. (Shaw et al., 2007). Cs^+ vykazuje nejvyšší efektivitu difuze přes kutikulu mezi monovalentními kationty (Levi, 1970), pravděpodobně proto je jeho příjem prýtem tak efektivní.

Mechanismus příjmu Cs^+ do buněk epidermis zatím zůstává neznámý, ačkoli můžeme předpokládat spojení s fotosyntézou nebo metabolismem uhlovodíků, protože zatemněné listy vykazovaly výrazně snížený příjem Cs^+ . Oproti tomu zakrytí jiných částí rostlin příjem neovlivňovalo (Moorby, 1963).

7. Distribuce Cs^+ v rostlinách.

7.1. Distribuce Cs^+ v rostlinách při příjmu kořeny

Cs^+ je v rostlinách stejně jako K^+ vysoce mobilní. Výrazná translokace Cs^+ do prýtu probíhá již 2 h po přidání Cs^+ do živného média (Buysse et al., 1995). Cs^+ může být akumulováno v různých orgánech v závislosti na studované rostlině, nejvyšší koncentrace Cs^+ v rostlinném těle jsou typicky zaznamenávány v kořenech (Rosén et al., 2011; Smolders a Shaw, 1995; Bystrzejewska-Piotrowska et al., 2004) a listech (Rosén et al., 2011; Soudek et al., 2006; Skarlou et al., 1996). Poměr koncentrací Cs^+ kořen/prýt roste se snižující se dostupností K^+ (Buysse et al., 1996; Smolders et al., 1996). Minimální množství Cs^+ obsahují pletiva s nízkým obsahem K^+ , jako jsou pletiva plodů (Schneider et al., 2008; Schimmack et al., 2004) a dřevo (Gommers et al., 2000). Gommers et al. (2000) objevil až dvacetinásobné rozdíly v koncentraci Cs^+ v různých pletivech vrby v pořadí kořeny>listy>živé buňky kmene>dřevo. Obsah K^+ v těchto pletivech zachovával pořadí, ale rozdíl koncentrací byl pouze pětinašobný. I další data indikují, že distribuce Cs^+ v rostlině není funkcí koncentrace K^+ (Schneider et al., 2008; Buysse et al., 1996; Smolders a Shaw, 1995). Nestejná distribuce těchto dvou chemicky podobných prvků může být pravděpodobně způsobena rozdílnou schopností buněk přijímat Cs^+ , některé části rostliny pravděpodobně velmi málo exprimují přenašeče nediskriminující Cs^+ oproti K^+ (Zhu a Smolders, 2000).

Cs^+ je v rámci stonku a listů nejvíce koncentrováno v cévních svazcích, nižší koncentrace byly nalezeny v mezofylu a epidermis. Naměřené koncentrace v cévních svazcích byly 4 mg.g SH^{-1} při dostatku K^+ a 21 mg.g SH^{-1} při K^+ deficienci. Pro mezofyl a epidermis byly naměřeny 3 mg.g SH^{-1} respektive 8 mg.g SH^{-1} . Vzhledem k tomu, že mezofyl a epidermis tvoří asi 90 % listové plochy, můžeme za hlavní úložiště Cs^+ v prýtu *Arabidopsis* považovat právě mezofyl a epidermis. V jednotlivých pletivech je Cs^+ kolokalizováno s K^+ a vzhledem k tomu, že Cs^+ snižuje hladinu K^+ v jednotlivých částech rostliny je možné chování Cs^+ interpretovat jako kompetici s K^+ (Isaure et al., 2006). U slunečnice byla pozorována souvislost translokace Cs^+ s transpiračním tokem živin z kořenů, u topolu bylo více Cs^+ lokalizováno v typických sincipích pro anorganické živiny, mladých listech (Soudek et al., 2004) Narozdíl od jiných toxických kovů nebylo Cs^+ téměř detekováno v trichomech, pouze na jejich bázi kolokalizováno s K^+ (Isaure et al., 2006).

Smolders a Shaw (1995) naměřil u různě starých rostlin pšenice podobnou míru

translokace Cs^+ a K^+ . Translokace byla úměrná rychlosti růstu, je tedy možné usuzovat, že při transportu do xylému není Cs^+ výrazně diskriminováno. Ačkoli snížení toku Cs^+ do xylému bylo popsáno při zvýšení dostupnosti K^+ na 0,1 mM (Zhu et al., 1999). Vysoká míra recirkularizace Cs^+ zpět do kořenů, po dvou dnech až 90 %, svědčí rovněž o snadném transportu Cs^+ floémem (Buysse et al., 1995). Hlavní bariéru pro příjem Cs^+ některými částmi rostliny bude zřejmě tvořit příjem Cs^+ do buněk daného pletiva.

Dalším známým rozdílem v distribuci a příjmu je jeho závislost na stáří rostliny nebo její části. Koncentrace Cs^+ v prýtu a kořeni stagnovala od 28. respektive 35. dne po vysetí, což ale může být způsobeno změnou nutričních potřeb rostlin a modulací příjmu K^+ , spíše než jinou fyziologickou změnou (Smolders a Shaw, 1995). Schneider (2008) ovšem zjistil, že koncentrace Cs^+ je menší ve starších listech oproti mladším i v rámci jedné rostliny kukuřice.

7.2. Distribuce Cs^+ v rostlinách při příjmu listy

Již dvě hodiny po aplikaci Cs^+ na list byla naměřena aktivita v dalších částech rostliny (Oestling et al., 1989). Cs^+ se šíří z listů do všech dalších částí rostliny, dokonce byl dokumentován výtok Cs^+ z kořenů do půdy, kde byl fixován půdními částicemi (Zehnder et al., 1995). Výrazným rozdílem oproti distribuci při kořenovém příjmu je translokace do květů a plodů. Transport až 40 % přijatého Cs^+ do plodů byl zdokumentován (Brambilla et al., 2002; Carini et al., 1997). Vzhledem k tomu, že se takto velké množství Cs^+ dostává do jedlých částí rostliny, způsobuje příjem spadového Cs^+ nebezpečnou translokaci do potravního řetězce. Ještě vyšší obsah Cs^+ v plodech rajčat byl dokumentován pro rostliny s vyvinutými plody při aplikaci Cs^+ postřikem, kdy i plody samy o sobě přijímají Cs^+ svým povrchem (Brambilla et al., 2002). Tanaka (2013) zaznamenal translokaci Cs^+ do květů ovocných stromů, květy rovněž nepatří k běžným sinkům Cs^+ při kořenovém příjmu.

7.3. Distribuce Cs^+ v rostlinné buňce

V suspendovaných buňkách *Arabidopsis* množství Cs^+ v cytoplazmě stoupalo jen krátkodobě, což je vysvětlováno jako saturace cytoplazmy. Koncentrace Cs^+ v cytoplazmě je udržována transportem do vakuoly, u které nebyla pozorována saturace díky jejímu velkému objemu (Le Lay et al., 2006). Při zvýšení koncentrace externího K^+ na 0,1 mM poklesla hladina Cs^+ v cytoplazmě kořenových buněk, obsah Cs^+ ve vakuole se ovšem téměř nezměnil

(Zhu et al., 1999), vakuola by tedy mohla být jakýmsi úložištěm Cs^+ . Zvýšení dostupnosti K^+ zásadně snížilo hladinu Cs^+ v apoplastu (Zhu et al., 1999). Le Lay et al. (2006) popisuje výskyt zvýšené koncentrace Cs^+ v plastidech, což je v souladu se snížením obsahu chlorofylu a úbytkem Rubiska jako jedněmi z příznaků toxicity Cs^+ .

8. Toxicita Cs^+

Toxicita Cs^+ se v nižších koncentracích projevuje sníženou čerstvou hmotností rostlin (Nishita, 1962; Cline a Hungate, 1960), velmi patrný bývá především zpomalený růst kořenů (Sahr et al., 2004). Kořeny také mohou podléhat abnormálnímu vývoji s mnohem vyšší abundancí adventivních kořenů (Cline a Hungate, 1960). Se stoupající koncentrací Cs^+ v médiu nad 20 ppm se na rostlinách fazolu objevují další příznaky. Okraje listů se na světle ohýbají ke spodní části listu. Při pokračujícím stresu listy krepovají a jejich žilnatina se kroutí, poté začnou listy šednout od okrajů a v intervenčních prostorech od báze listů k vrcholu. Šedá barva se mění na bronzovou nebo tmavě hnědou a objevuje se nekróza. Ve fázi změny barvy listů je růst téměř zcela inhibován (Nishita et al., 1962).

K nástupu jednotlivých příznaků dochází při různých koncentracích Cs^+ . Bylo prokázáno, že kritická hladina Cs^+ pro rostliny závisí na jejich zásobení K^+ , u vyvíjejících se rostlin tedy na koncentraci K^+ v živném médiu (Sahr et al., 2004; Hampton et al., 2004; Nishita et al., 1962; Cline a Hungate, 1960). U třítydenních rostlin *Arabidopsis* byly první příznaky toxicity pozorovány v koncentraci $^{134}\text{Cs}^+$ 0,3 mM (Hampton et al., 2004) a 0,5 – 0,7 mM $^{133}\text{Cs}^+$ (Sahr et al., 2004) při 2 mM koncentraci externího K^+ . Při 8 mM koncentraci externího K^+ se příznaky dostavily ve 2 mM $^{133}\text{Cs}^+$ (Sahr et al., 2004), zato při 20 mM K^+ byly příznaky pozorovány už při 1 mM $^{134}\text{Cs}^+$ (Hampton et al., 2004). Pokud přihlédneme k tomu, že čerstvá hmotnost rostlin a jejich obsah K^+ se liší jen minimálně při 5 a 20 mM K^+ v médiu (Hampton et al., 2004), dostáváme data, kde je v jednom případě toxická koncentrace pouze dvakrát vyšší. Společně s toxickou hladinou 0,5 mM $^{133}\text{Cs}^+$ při 0,7 mM K^+ (Sahr et al., 2004) tyto výsledky svědčí, pro snižování toxicity Cs^+ se zvyšující se dostupností K^+ . Krom toho bylo pozorováno zvrácení toxicity 1 mM $^{133}\text{CsCl}$ přidavkem 3 mM KCl (Kordan et al., 1987).

Cs^+ je výrazně toxické pro klíčící rostliny. Při nedostatku K^+ byla pozorována 50% letalita v koncentraci $^{133}\text{Cs}^+$ 0,28 mM. Za zvýšenou toxicitu u klíčících rostlin může být zodpovědný snížený příjem K^+ kvůli blokaci AKT1 (Sheahan et al., 1993), ovšem toto

vysvětlení nenachází podporu v dalších datech.

8.1. Molekulární podstata toxicity Cs⁺

Cs⁺ může signifikantně snižovat příjem K⁺ (Hampton et al., 2004), ale opakovaně byly zaznamenány případy, kdy Cs⁺ stresované rostliny obsahovaly stejnou koncentraci K⁺ jako kontrola (Cline a Hungate, 1960; Nishita et al., 1960). Také byl prokázán signifikantní úbytek hmotnosti, pro rostliny se stejnou vnitřní koncentrací K⁺, v gradientu Cs⁺ (Hampton et al., 2004). Bylo rovněž ukázáno, že vitalita rostlin se stejným obsahem Cs⁺ se mění v závislosti na dostupnosti K⁺, oproti tomu poměr [Cs⁺]/[K⁺] signifikantně negativně koreloval s čerstvou hmotností rostlin, můžeme se proto domnívat, že toxicita Cs⁺ je majoritně způsobena kompeticí Cs⁺ a K⁺ o vazebná místa na enzimech. V téže práci je analýzou transkriptomu Cs⁺ stresovaných a K⁺ deficientních rostlin ukázáno, že více než tisíc transkriptů má změněnou expresi v obou situacích a nejedná se tedy o nezávislé fenomény (Hampton et al., 2004). Můžeme tedy konstatovat, že toxicita Cs⁺ je majoritně způsobena kompeticí Cs⁺ a K⁺ o vazebná místa na enzimech, ovšem je třeba brát v potaz, že Cs⁺ může způsobit snížení příjmu K⁺ a jeho následný nedostatek (Sheahan et al., 1993) a zároveň ¹³³Cs⁺ stres a K⁺ deficiencie mají některé podobné projevy, jak bylo ukázáno analýzou transkriptomu.

Cs⁺ může potenciálně způsobit osmotický stres, ovšem dosažení takové koncentrace Cs⁺ je nepravděpodobné, vzhledem k dostupnosti Cs⁺, i vzhledem ke koncentraci, v níž se projevují ostatní faktory Cs⁺ stresu (Sheahan et al., 1993).

Výrazným projevem toxicity ¹³³Cs⁺ je ztráta chlorofylu a karotenoidů (Le Lay et al., 2006; Shalygo et al., 1997). Obsah chlorofylu i karotenoidů klesá s koncentrací ¹³³CsCl i v čase (Shalygo et al., 1997). Po třech dnech na světle obsahovaly listy *Arabidopsis* v roztoku ¹³³CsCl jen 9 % chlorofylu a 37 % karotenoidů oproti kontrole (Shalygo et al., 1998). Bylo prokázáno, že exprese enzymů biosyntézy tetrapyrólů není ovlivněna ¹³³Cs⁺, ovšem aktivita uroporfyrinogendekarboxylázy byla snížena ¹³³Cs⁺ na 14 % kontroly. Uroporfyrinogendekarboxyláza katalyzuje pátý krok syntézy tetrapyrólů, kdy dekarboxylací acetátů všech čtyř pyrolových kruhů vzniká z uroporfyrinogenu koproporfyrinogen. Ze studia kinetiky uroporfyrinogendekarboxylázy vyplývá, že se nejedná o kompetici Cs⁺ s uroporfyrinogenem (Shalygo et al., 1997). V důsledku přerušení dráhy biosyntézy tetrapyrólů se v buňkách hromadí uroporfyrinogen, uroporfyrin a protochlorofylid. Alespoň některá z těchto látek má schopnost zachytávat světlo a následně způsobovat oxidativní stres (Shalygo

et al., 1998; Mock et al., 1998).

Studie na úrovni transkriptomů, proteomů a různé biofyzikální analýzy odhalují, které často základní buněčné dráhy a funkce jsou ovlivněny Cs^+ . V buňkách *Arabidopsis* kultivovaných s Cs^+ byla zjištěna snížená koncentrace sacharózy, glukózy a anorganického fosfátu. Vzhledem k mírnému poklesu koncentrace ATP není zřejmý důvod úbytku anorganického fosfátu. Autoři spekulují, že by důvodem mohla být formace neznámého komplexu Cs^+ a fosfátů v plastidech a následná nedetekovatelnost fosfátu nukleární magnetickou rezonancí (Le Lay et al., 2006). Byla identifikována overexprese enzymů základních energetických drah: glykolýzy a glukoneogeneze (Le Lay et al., 2006). Ve dvou pracích je zdokumentována overexprese enzymů syntézy aminokyselin (Le Lay et al., 2006; Sahr et al., 2004). V souladu se zjištěním, že Cs^+ narušuje stabilitu S-S můstků (Sgarella et al., 1983), byla zjištěna overexprese enzymů metabolismu síry (Sahr et al., 2004). Nejjednodušší overexpresi vykazovaly enzymy zneškodňující kyslíkové radikály, Cs^+ tedy jako mnohé jiné kovy způsobuje oxidativní stres (Le Lay et al., 2006; Sahr et al., 2004; Sahr et al., 2005).

Poněkud jinak zaměřená je práce (Sahr et al., 2005), která se zabývá změnou exprese genů po ozáření radioaktivním $^{134}\text{Cs}^+$. V koncentracích $1,5 - 9,4 \cdot 10^{-12}$ $^{134}\text{CsCl}$ a při maximální koncentraci $^{133}\text{CsCl}$ v médiu $8 \cdot 10^{-10}$ M, která je hluboko pod toxickými koncentracemi $^{133}\text{Cs}^+$, byla zjištěna signifikantní overexprese některých enzymů základního metabolismu a enzymů zpracovávajících ROS. V největší míře byly overexprimovány některé geny ovlivňující buněčný cyklus a především enzymy opravující strukturu nukleových kyselin (Sahr et al., 2005).

9. Závěr

Práce zpracovává problematiku příjmu cesia rostlinami a jeho následnou interakci v rámci rostlinného organismu. Mimo to jsou z důvodu úzkého spojení s touto problematikou zařazeny kapitoly o interakci cesia s půdou a příjmu draslíku.

Problematika interakce cesia s půdou a příjmu draslíku je v dnešní době již detailně prozkoumána a tvoří pevné základy pro poznání příjmu cesia. Opakovaně bylo prokázáno, že příjem cesia se výrazně liší mezi rostlinnými druhy a je výrazně ovlivněn vnějšími podmínkami, především koncentrací draslíku. Byly určeny hlavní transportéry pro příjem cesia, ovšem jejich konkrétní příspěvek k celkovému příjmu za daných podmínek zůstává neznámý. U neselektivních kanálů a příslušníků rodiny KT/KUP/HAK mimo HAK5 zůstává schopnost transportovat Cs a jejich případný příspěvek k příjmu cesia neznámou. Na téma lokalizace HAK transportérů a jejich příspěvku pro pohyb cesia do rostliny a rostlinným tělem bych chtěl zpracovat diplomovou práci v průběhu magisterského studia.

Příjem cesia nadzemními částmi a distribuce cesia v rostlině jsou poměrně důkladně zpracovány na úrovni orgánů a pletiv, ovšem konkrétní molekulární mechanismy zůstávají zcela mimo pozornost badatelů. Studium těchto mechanismů by mohlo v budoucnosti vést k možnosti vytvořit plodiny, které netranslokují cesium do jedlých částí.

10. Seznam zkratk

CEC	Cation exchange capacity
DF	Diskriminační faktor
FED	Frayed edges
HATS	High-affinity transport system
IRC	Inward rectifying channel
LATS	Low-affinity transport systém
ORC	Outward rectifying channel
TF	Transportní faktor
UNSCEAR	United nations Scientific Committee on the Effects of Atomic Radiation

11. Použitá literatura

- Absalom, J.P., Young, S.D., Crout, N.M.J., Nisbet, A.F., Woodman, R.F.M., Smolders, E., Gillett, A.G., 1999. Predicting Soil to Plant Transfer of Radiocesium Using Soil Characteristics. *Environmental Science and Technology* 33, 1218-1223.
- Ahn, S.J., Shin, R., Schachtman, D.P., 2004. Expression of KT/KUP Genes in Arabidopsis and the Role of Root Hairs in K⁺ Uptake. *Plant Physiology* 134, 1135-1145.
- Andersen, A. J., 1967. Investigations on the Plant Uptake of Fission Products from Contaminated Soils. I. Influence of Plant Species and Soil Types on the Uptake of Radioactive Strontium and Caesium. Technical Report of Danish Atomic Energy Commission, Risoe. Research Establishment.
- Armengaud, P., Breitling, R., Amtmann, A., 2004. The Potassium-Dependent Transcriptome of Arabidopsis Reveals a Prominent Role of Jasmonic Acid in Nutrient Signaling. *Plant Physiology* 136, 2556-2576.
- Bañuelos, M. A., Garciadeblas, B., Cubero, B., Rodríguez-Navarro, A., 2002. Inventory and Functional Characterization of the HAK Potassium Transporters of Rice. *Plant Physiology* 130, 784-795.
- Balagué, C., Lin, B., Alcon, C., Flottes, G., Malmström, S., Köhler, C., Neuhaus, G., Pelletier, G., Gaymard, F., Roby, D., 2003. HLM1, an Essential Signaling Component in the Hypersensitive Response, Is a Member of the Cyclic Nucleotide-Gated Channel Ion Channel Family. *The Plant Cell Online* 15, 365-379.
- Bange, G.G.J., Overstreet, R., 1960. Some Observations on Absorption of Cesium by Excised Barley Roots. *Plant Physiology* 35, 605-608.
- Becker, D., Dreyer, I., Hoth, S., Reid, J.D., Busch, H., Lehnen, M., Palme, K., Hedrich, R., 1996. Changes in voltage activation, Cs⁺ sensitivity, and ion permeability in H5 mutants of the plant K⁺ channel KAT1. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93, 8123-8128.
- Berreck, M., Haselwandter, K., 2001. Effect of the arbuscular mycorrhizal symbiosis upon uptake of cesium and other cations by plants. *Mycorrhiza* 10, 275-280.
- Bolt, G. H., Summer, M. E., Kamphorst, E., 1963. A Study of the Equilibria Between Three Categories of Potassium in an Illitic Soil. *Soil Science Society of America Journal* 7, 294 – 299.
- Brady, N.C., Weil, R.R., 2002. *Nature and Properties of Soils* 13th edition.
- Brambilla, M., Fortunati, P., Carini, F., 2002. Foliar and root uptake of ¹³⁴Cs, ⁸⁵Sr and ⁶⁵Zn in processing tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Journal of Environmental Radioactivity* 60, 351-363.
- Broadley, M.R., Willey, N.J., 1997. Differences in root uptake of radiocaesium by 30 plant taxa. *Environmental Pollution* 97, 11-15.

- Broadley, M.R., Escobar–Gutiérrez, A.J., Bowen, H.C., Willey, N.J., White, P.J., 2001. Influx and accumulation of Cs⁺ by the akt1 mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. lacking a dominant K⁺ transport system. *Journal of Experimental Botany* 52, 839-844.
- Brunner, I., Frey, B., Riesen, T.K., 1996. Influence of ectomycorrhization and cesium/potassium ratio on uptake and localization of cesium in Norway spruce seedlings. *Tree Physiology* 16, 705-711.
- Buyse, J., Van den Brande, K., Merckx, R., 1995. The Distribution of Radiocesium and Potassium in Spinach Plants Grown at Different Shoot Temperatures. *Journal of Plant Physiology* 146, 263-267.
- Buyse, J., Brande, K., Merckx, R., 1996. Genotypic differences in the uptake and distribution of radiocaesium in plants. *Plant Soil* 178, 265-271.
- Bystrejska-Piotrowska, G., Urban, P.L., 2004. Accumulation and translocation of cesium-137 in onion plants (*Allium cepa*). *Environmental and Experimental Botany* 51, 3-7.
- Cline, J.F., Hungate, F.P., 1960. Accumulation of Potassium, Cesium, and Rubidium in Bean Plants Grown in Nutrient Solutions. *Plant Physiology* 35, 826-829.
- Clint, G. M., Dighton, J., 1992. Uptake and accumulation of radiocaesium by mycorrhizal and non-mycorrhizal heather plants. *New Phytologist* 121, 555-561.
- Collander, R., 1941. Selective Absorption of Cations by Higher Plants. *Plant Physiology* 16, 691-720.
- Daram, P., Urbach, S., Gaymard, F., Sentenac, H., Chérel, I., 1997. Tetramerization of the AKT1 plant potassium channel involves its C-terminal cytoplasmic domain. *The EMBO Journal* 16, 3455-3463.
- De Boulois, H.D., Voets, L., Delvaux, B., Jakobsen, I., Declerck, S., 2006. Transport of radiocaesium by arbuscular mycorrhizal fungi to *Medicago truncatula* under in vitro conditions. *Environmental Microbiology* 8, 1926-1934.
- de Koning, A., Comans, R.N.J., 2004. Reversibility of radiocaesium sorption on illite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68, 2815-2823.
- Declerck, S., Dupré de Boulois, H., Bivort, C., Delvaux, B., 2003. Extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus lamellosum* can take up, accumulate and translocate radiocaesium under root-organ culture conditions. *Environmental Microbiology* 5, 510-516.
- Delvaux, B., Kruyts, N., Cremers, A., 2000. Rhizospheric Mobilization of Radiocesium in Soils. *Environmental Science and Technology* 34, 1489-1493.
- Demidchik, V., Davenport, R.J., Tester, M., 2002. Nonselective cation channels in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53, 67.
- Demidchik, V., Essah, P., Tester, M., 2004. Glutamate activates cation currents in the plasma membrane of *Arabidopsis* root cells. *Planta* 219, 167-175.

- Dixon, J.B., Weed, S.B., 1989. Minerals in Soil Environments 2nd edition.
- Doyle, D.A., Morais Cabral, J., Pfuetzner, R.A., Kuo, A., Gulbis, J.M., Cohen, S.L., Chait, B.T., MacKinnon, R., 1998. The structure of the potassium channel: molecular basis of K⁺ conduction and selectivity. *Science (New York, N. Y.)* 280, 69-77.
- Dumat, C., Staunton, S., 1999. Reduced adsorption of caesium on clay minerals caused by various humic substances. *Journal of Environmental Radioactivity* 46, 187-200.
- Epstein, E., Hagen, C.E., 1952. A kinetic study of absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiology* 27, 457-474.
- Epstein, E., Rains, D.W., Elzam, O.E., 1963. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 49, 684-692.
- Epstein, E., 1973. Mechanisms of Ion Transport through Plant Cell Membranes, in: Bourne and, G.H. (Ed.), *International Review of Cytology*, Volume 34 ed. Academic Press, pp. 123-168.
- Fairbairn, D., Liu, W., Schachtman, D., Gomez-Gallego, S., Day, S., Teasdale, R., 2000. Characterisation of two distinct HKT1-like potassium transporters from *Eucalyptus camaldulensis*. *Plant Mol Biol* 43, 515-525.
- Fernando, M., Kulpa, J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1990. Potassium-Dependent Changes in the Expression of Membrane-Associated Proteins in Barley Roots: I. Correlations with K⁺(⁸⁶Rb⁺) Influx and Root K⁺ Concentration. *Plant Physiology* 92, 1128-1132.
- Frissel, M.J., Deb, D.L., Fathony, M., Lin, Y.M., Mollah, A.S., Ngo, N.T., Othman, I., Robison, W.L., Skarlou-Alexiou, V., Topcuolu, S., Twining, J.R., Uchida, S., Wasserman, M.A., 2002. Generic values for soil-to-plant transfer factors of radiocesium. *Journal of Environmental Radioactivity* 58, 113-128.
- Fu, H.H., Luan, S., 1998. AtKUP1: A Dual-Affinity K⁺ Transporter from Arabidopsis. *The Plant Cell Online* 10, 63-73.
- Fuhrmann, M., Lasat, M.M., Ebbs, S.D., Kochian, L.V., Cornish, J., 2002. Uptake of Cesium-137 and Strontium-90 from Contaminated Soil by Three Plant Species; Application to Phytoremediation. *J. Environment Quality* 31, 904-909.
- Garciadeblás, B., Senn, M.E., Bañuelos, M.A., Rodríguez-Navarro, A., 2003. Sodium transport and HKT transporters: the rice model. *The Plant Journal: For Cell And Molecular Biology* 34, 788-801.
- Gassmann, W., Schroeder, J.I., 1994. Inward-Rectifying K⁺ Channels in Root Hairs of Wheat (A Mechanism for Aluminum-Sensitive Low-Affinity K⁺ Uptake and Membrane Potential Control). *Plant Physiology* 105, 1399-1408.
- Gassmann, W., Rubio, F., Schroeder, J.I., 1996. Alkali cation selectivity of the wheat root high-affinity potassium transporter HKT1. *The Plant Journal* 10, 869-882.
- Giannakopoulou, F., Haidouti, C., Chronopoulou, A., Gasparatos, D., 2007. Sorption behavior

- of cesium on various soils under different pH levels. *Journal of Hazardous Materials* 149, 553-556.
- Gierth, M., Mäser, P., Schroeder, J.I., 2005. The Potassium Transporter AtHAK5 Functions in K⁺ Deprivation-Induced High-Affinity K⁺ Uptake and AKT1 K⁺ Channel Contribution to K⁺ Uptake Kinetics in Arabidopsis Roots. *Plant Physiology* 137, 1105-1114.
- Gierth, M., Mäser, P., 2007. Potassium transporters in plants: Involvement in K⁺ acquisition, redistribution and homeostasis. *FEBS Letters* 581, 2348-2356.
- Glass, A., Dunlop, J., 1978. The influence of potassium content on the kinetics of potassium influx into excised ryegrass and barley roots. *Planta* 141, 117-119.
- Gommers, A., Thiry, Y., Vandenhove, H., Vandecasteele, C.M., Smolders, E., Merckx, R., 2000. Radiocesium Uptake by One-Year-Old Willows Planted as Short Rotation Coppice. *Journal of Environment Quality* 29, 1384-1390.
- Guivarch, A., Hinsinger, P., Staunton, S., 1999. Root uptake and distribution of radiocaesium from contaminated soils and the enhancement of Cs adsorption in the rhizosphere. *Plant and Soil* 211, 131-138.
- Hampton, C.R., Bowen, H.C., Broadley, M.R., Hammond, J.P., Mead, A., Payne, K.A., Pritchard, J., White, P.J., 2004. Cesium Toxicity in Arabidopsis. *Plant Physiology* 136, 3824-3837.
- Handley, R., Overstreet, R., 1961. Effect of various cations upon absorption of carrier-free cesium. *Plant Physiology* 36, 66-69.
- Hasegawa, H., Tsukada, H., Kawabata, H., Chikuchi, Y., Takaku, Y., Hisamatsu, S., 2009. Effect of the counter anion of cesium on foliar uptake and translocation. *Journal of Environmental Radioactivity* 100, 54-57.
- He, Q., Walling, D.E., 1996. Interpreting particle size effects in the adsorption of ¹³⁷Cs and unsupported ²¹⁰Pb by mineral soils and sediments. *Journal of Environmental Radioactivity* 30, 117-137.
- Hirsch, R.E., Lewis, B.D., Spalding, E.P., Sussman, M.R., 1998. A Role for the AKT1 Potassium Channel in Plant Nutrition. *Science (New York, N. Y.)* 280, 918-921.
- Horie, T., Yoshida, K., Nakayama, H., Yamada, K., Oiki, S., Shinmyo, A., 2001. Two types of HKT transporters with different properties of Na⁺ and K⁺ transport in *Oryza sativa*. *The Plant Journal* 27, 129-138.
- Ivashikina, N., Becker, D., Ache, P., Meyerhoff, O., Felle, H.H., Hedrich, R., 2001. K⁺ channel profile and electrical properties of Arabidopsis root hairs. *FEBS Letters* 508, 463-469.
- Jabnounge, M., Espeout, S., Mieulet, D., Fizames, C., Verdeil, J.L., Conéjéro, G., Rodríguez-Navarro, A., Sentenac, H., Guiderdoni, E., Abdelly, C., Véry, A.A., 2009. Diversity in Expression Patterns and Functional Properties in the Rice HKT Transporter Family. *Plant Physiology* 150, 1955-1971.

- Jan, L.Y., Jan, Y.N., 1997. Cloned potassium channels from prokaryotes and eukaryotes. *Annual Review of Neuroscience* 20, 91.
- Kim, E.J., Kwak, J.M., Uozumi, N., Schroeder, J.I., 1998. AtKUP1: An Arabidopsis Gene Encoding High-Affinity Potassium Transport Activity. *The Plant Cell Online* 10, 51-62.
- Kirchner, G., 1998. Applicability of compartmental models for simulating the transport of radionuclides in soil. *Journal of Environmental Radioactivity* 38, 339-352.
- Kittrick, J. A., 1966. Forces Involved in Ion Fixation by Vermiculite. *Soil Science Society of America Journal* 30, 801 – 803.
- Kochian, L.V., Lucas, W.J., 1982. Potassium Transport in Corn Roots: I. Resolution of Kinetics into a Saturable and Linear Component. *Plant Physiology* 70, 1723-1731.
- Konoplev, A.V., Bulgakov, A.A., Popov, V.E., Hilton, J., Comans, R.N.J., 1996. Long-Term Investigation of ¹³⁷Cs Fixation by Soils. *Radiation Protection Dosimetry* 64, 15-18.
- Le Lay, P., Isaure, M.P., Sarry, J.E., Kuhn, L., Fayard, B., Le Bail, J.L., Bastien, O., Garin, J., Roby, C., Bourguignon, J., 2006. Metabolomic, proteomic and biophysical analyses of *Arabidopsis thaliana* cells exposed to caesium stress. Influence of potassium supply. *Biochimie* 88, 1533-1547.
- Le Roux, D., 1970. Ion Selectivity by Weathered Micas as Determined by Electron Microprobe Analysis. *Clay and Clay minerals* 18, 333 – 338.
- Leigh, R.A., Wyn Jones, R.G., 1984. A Hypothesis relativ critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytologist* 97, 1-13.
- Leng, Q., Mercier, R.W., Hua, B.G., Fromm, H., Berkowitz, G.A., 2002. Electrophysiological Analysis of Cloned Cyclic Nucleotide-Gated Ion Channels. *Plant Physiology* 128, 400-410.
- Levi, E., 1970. Penetration, Retention and Transport of Foliar Applied Single Salts of Na, K, Rb and Cs. *Physiologia Plantarum* 23, 811-819.
- Mäser, P., Thomine, S. Schroeder, J.I., Ward, J.M., Hirschi, K., Sze, H., Talke, I.N., Amtmann, A., Maathuis, F.J.M., Sanders, D., Harper, J.F., Tchieu, J., Gribskov, M., Persans, M.W., Salt, D.E., Kim, S.A., Guerinot, M.L., 2001. Phylogenetic Relationships within Cation Transporter Families of Arabidopsis. *Plant Physiology* 126, 1646-1667.
- Maathuis, F.J.M., Verlin, D., Smith, F.A., Sanders, D., Fernandez, J.A., Walker, N.A., 1996. The Physiological Relevance of Na⁺-Coupled K⁺-Transport. *Plant Physiology* 112, 1609-1616.
- Maathuis, F.J.M., Sanders, D., 1997. Regulation of K⁺ absorption in plant root cells by external K⁺: interplay of different plasma membrane K⁺ transporters. *Journal of Experimental Botany* 48, 451-458.

- Maathuis, F., Sanders, D., 1993. Energization of potassium uptake in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 191, 302-307.
- Maathuis, F., Sanders, D., 1995. Contrasting roles in ion transport of two K⁺-channel types in root cells of *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 197, 456-464.
- Marshall, C.E., McDowell, L.L., 1965. The Surface Reactivity of Micaceous Minerals. *Soil Science* 99.
- Martínez-Cordero, M.A., Martínez, V., Rubio, F., 2005. High-affinity K⁺ uptake in pepper plants. *Journal of Experimental Botany* 56, 1553-1562.
- Meding, S. M., Zasoki, R.J., 2008. Hyphal-mediated transfer of nitrate, arsenic, cesium, rubidium, and strontium between arbuscular mycorrhizal forbs and grasses from a California oak woodland. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 126 – 134.
- Menzel, R.G., 1954. Competitive Uptake By Plants of Potassium, Rubidium, Cesium, and Calcium, Strontium, Barium From Soils. *Soil Science* 77.
- Middleton, L. J., 1958. Absorption and Translocation of Strontium and Caesium by plants from Foliar Sprays. *Nature* 181, 1300 – 1303.
- Mock, H.P., Keetman, U., Kruse, E., Rank, B., Grimm, B., 1998. Defense Responses to Tetrapyrrole-Induced Oxidative Stress in Transgenic Plants with Reduced Uroporphyrinogen Decarboxylase or Coproporphyrinogen Oxidase Activity. *Plant Physiology* 116, 107-116.
- Moorby, J., 1964. The Foliar Uptake and Translocation of Caesium. *Journal of Experimental Botany* 15, 457-469.
- Newman, I.A., Kochian, L.V., Grusak, M.A., Lucas, W.J., 1987. Fluxes of H⁺ and K⁺ in Corn Roots : Characterization and Stoichiometries Using Ion-Selective Microelectrodes. *Plant Physiology* 84, 1177-1184.
- Nisbet, A.F., Woodman, R.F.M., 2000. Soil-to-Plant Transfer Factors for Radiocesium and Radiostrontium in Agricultural Systems. *Health Physics* 78.
- Nishita, H., Dixon, D., Larson, K.H., 1962. Accumulation of Cs and K and growth of bean plants in nutrient solution and soils. *Plant Soil* 17, 221-242.
- Oestling, O., Kopp, P., Burkart, W., 1989. Foliar uptake of cesium, iodine and strontium and their transfer to the edible parts of beans, potatoes and radishes. *International Journal of Radiation Applications and Instrumentation. Part C. Radiation Physics and Chemistry* 33, 551-554.
- Oscarson, D.W., Watson, R.L., Miller, H.G., 1987. The interaction of trace levels of cesium with montmorillonitic and illitic clays. *Applied Clay Science* 2, 29-39.
- Owens, P.N., Walling, D.E., He, Q., 1996. The behaviour of bomb-derived caesium-137 fallout in catchment soils. *Journal of Environmental Radioactivity* 32, 169-191.
- Payne, K.A., Bowen, H.C., Hammond, J.P., Hampton, C.R., Lynn, J.R., Mead, A., Swarup, K., Bennett, M.J., White, P.J., Broadley, M.R., 2004. Natural genetic variation in

- caesium (Cs) accumulation by *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* 162, 535-548.
- Pilot, G., Gaymard, F., Mouline, K., Cherel, I., Sentenac, H., 2003. Regulated expression of *Arabidopsis* Shaker K⁺ channel genes involved in K⁺ uptake and distribution in the plant. *Plant molecular biology*. 51, 773-787.
- Platten, J.D., Cotsaftis, O., Berthomieu, P., Bohnert, H., Davenport, R.J., Fairbairn, D.J., Horie, T., Leigh, R.A., Lin, H.X., Luan, S., Mäser, P., Pantoja, O., Rodríguez-Navarro, A., Schachtman, D.P., Schroeder, J.I., Sentenac, H., Uozumi, N., Véry, A.A., Zhu, J.K., Dennis, E.S., Tester, M., 2006. Nomenclature for HKT transporters, key determinants of plant salinity tolerance. *Trends in Plant Science* 11, 372-374.
- Poinsot, C., Baeyens, B., Bradbury, M.H., 1999. Experimental and modelling studies of caesium sorption on illite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63, 3217-3227.
- Putyatin, Y., Seraya, T., Petrykevich, O., Howard, B., 2006. Comparison of the accumulation of ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr by six spring wheat varieties. *Radiat Environmental Biophysic* 44, 289-298.
- Qi, Z., Hampton, C.R., Shin, R., Barkla, B.J., White, P.J., Schachtman, D.P., 2008. The high affinity K⁺ transporter AtHAK5 plays a physiological role in planta at very low K⁺ concentrations and provides a caesium uptake pathway in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany* 59, 595-607.
- Rajec, P., Šucha, V., Eberl, D. D., Srodon, J., Elsass, F., 1999. Effect of Illite particle Shape on Cesium Sorption. *Clays and Clay Minerals* 47, 755 – 760.
- Reintanz, B., Szyroki, A., Ivashikina, N., Ache, P., Godde, M., Becker, D., Palme, K., Hedrich, R., 2002. AtKC1, a silent *Arabidopsis* potassium channel +-subunit modulates root hair K⁺ influx. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 4079-4084.
- Riesen, T.K., Brunner, I., 1996. Effect of ectomycorrhizae and ammonium on ¹³⁴Cs and ⁸⁵Sr uptake into *Picea abies* seedlings. *Environmentak Pollution* 93, 1 – 8.
- Rigol, A., Vidal, M., Rauret, G., 2002. An overview of the effect of organic matter on soil γ -radiocaesium interaction: implications in root uptake. *Journal of Environmental Radioactivity* 58, 191-216.
- Rigol, A., Vidal, M., Rauret, G., Shand, C.A., Cheshire, M.V., 1998. Competition of Organic and Mineral Phases in Radiocaesium Partitioning in Organic Soils of Scotland and the Area near Chernobyl. *Environmental Science and Technology* 32, 663-669.
- Roca, M.C., Vallejo, V.R., Roig, M., Tent, J., Vidal, M., Rauret, G., 1997. Prediction of Cesium-134 and Strontium-85 Crop Uptake Based on Soil Properties. *Journal of Environmental Quality* 26, 1354-1362.
- Rodríguez-Navarro, A., 2000. Potassium transport in fungi and plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Reviews on Biomembranes* 1469, 1-30.
- Rodríguez-Navarro, A., Rubio, F., 2006. High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *Journal of Experimental Botany* 57, 1149-1160.

- Rosén, K., von Fircks, Y., Vinichuk, M., Sennerby-Forsse, L., 2011. Accumulation of ^{137}Cs after potassium fertilization in plant organs of *Salix viminalis* L. and in combusted ash. *Biomass and Bioenergy* 35, 2765-2772.
- Rubio, F., Gassmann, W., Schroeder, J.I., 1995. Sodium-Driven Potassium Uptake by the Plant Potassium Transporter HKT1 and Mutations Conferring Salt Tolerance. *Science* (New York, N. Y.) 270, 1660-1663.
- Rubio, F., Santa-María, G.E., Rodríguez-Navarro, A., 2000. Cloning of Arabidopsis and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. *Physiologia Plantarum* 109, 34-43.
- Sahr, T., Voigt, G., Paretzke, H.G., Schramel, P., Ernst, D., 2005. Caesium-affected gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* 165, 747-754.
- Sahr, T., Voigt, G., Schimmack, W., Paretzke, H.G., Ernst, D., 2005. Low-level radiocaesium exposure alters gene expression in roots of *Arabidopsis*. *New Phytologist* 168, 141-148.
- Sanchez, A.L., Wright, S.M., Smolders, E., Naylor, C., Stevens, P.A., Kennedy, V.H., Dodd, B.A., Singleton, D.L., Barnett, C.L., 1999. High Plant Uptake of Radiocesium from Organic Soils Due to Cs Mobility and Low Soil K Content. *Environmental Science and Technology* 33, 2752-2757.
- Sawhney, B. L., 1970. Potassium and Cesium Selectivity in Relation with Clay mineral Structure. *Clay and Clay minerals* 18, 47 – 52.
- Sawhney, B. L., 1972. Selective Sorption and Fixation of Cations by Clay Minerals: A Review. *Clay and Clay minerals* 20, 93 – 100.
- Schönherr, J., Huber, R., 1977. Plant Cuticles Are Polyelectrolytes with Isoelectric Points around Three. *Plant Physiology* 59, 145-150.
- Schachtman, D.P., Schroeder, J.I., 1994. Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants. *Nature* 370, 655-658.
- Schimmack, W., Zimmermann, G., Sommer, M., Dietl, F., Schultz, W., Paretzke, H.G., 2004. Soil-to-grain transfer of fallout ^{137}Cs for 28 winter wheat cultivars as observed in field experiments. *Radiation Environmental Biophysics* 42, 275-284.
- Schneider, K., Kuznetsov, V., Sanzharova, N., Kanter, U., Telikh, K., Khlopuk, M., 2008. Soil-to-plant and soil-to-grain transfer of ^{137}Cs in field-grown maize hybrids during two contrasting seasons: assessing the phenotypic variability and its genetic component. *Radiation Environmental Biophysics* 47, 241-252.
- Schultz, R.K., Overstreet, R.O.Y., Barshad, I., 1960. On the Soil Chemistry of Cesium 137. *Soil Science* 89.
- Scott, A. D., 1966. Susceptibility of Interlayer Potassium in Micas to Exchange with Sodium. *Clay and Clay Minerals* 14, 69 – 81.

- Sgarrella, F., Mura, U., Catalani, R., Pitti, A., Ipata, P.L., 1982. Preliminary characterization of adenosine deaminase from *Bacillus cereus*. *Boll Soc Ital Biol Sper* 58, 1145-1151.
- Shalygo, N.V., Averina, N.G., Grimm, B., Mock, H.P., 1997. Influence of cesium on tetrapyrrole biosynthesis in etiolated and greening barley leaves. *Physiologia Plantarum* 99, 160-168.
- Shalygo, N.V., Mock, H.P., Averina, N.G., Grimm, B., 1998. Photodynamic action of uroporphyrin and protochlorophyllide in greening barley leaves treated with cesium chloride. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 42, 151-158.
- Shaw, G., Hewamanna, R., Lillywhite, J., Bell, J.N.B., 1992. Radiocaesium uptake and translocation in wheat with reference to the transfer factor concept and ion competition effects. *Journal of Environmental Radioactivity* 16, 167-180.
- Shaw, G., Scott, L.K., Kinnersley, R.P., 2007. Sorption of caesium, iodine and sulphur in solution to the adaxial leaf surface of broad bean (*Vicia faba* L.). *Environmental and Experimental Botany* 59, 361-370.
- Sheahan, J.J., Ribeiro-Neto, L., Sussman, M.R., 1993. Cesium-insensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 3, 647-656.
- Skarlou, V., Papanicolaou, E.P., Nobeli, C., 1996. Soil to plant transfer of radioactive cesium and its relation to soil and plant properties. *Geoderma* 72, 53-63.
- Smolders, E., Shaw, G., 1995. Changes in radiocaesium uptake and distribution in wheat during plant development: a solution culture study. *Plant Soil* 176, 1-6.
- Smolders, E., Kiebooms, L., Buysse, J., Merckx, R., 1996. ^{137}Cs uptake in spring wheat (*Triticum aestivum* L.cv. Tonic) at varying K supply. *Plant Soil* 181, 211-220.
- Smolders, E., Sweeck, L., Merckx, R., Cremers, A., 1997. Cationic interactions in radiocaesium uptake from solution by spinach. *Journal of Environmental Radioactivity* 34, 161-170.
- Smolders, E., Van den Brande, K., Merckx, R., 1997. Concentrations of ^{137}Cs and K in Soil Solution Predict the Plant Availability of ^{137}Cs in Soils *Environmental Science and Technology* 31, 3432-3438.
- Soudek, P., Valenová, Š., Vavříková, Z., Vaněk, T., 2006. ^{137}Cs and ^{90}Sr uptake by sunflower cultivated under hydroponic conditions. *Journal of Environmental Radioactivity* 88, 236-250.
- Soudek, P., Tykva, R., Vaněk, T., 2004. Laboratory analyse of ^{137}Cs uptake by sunflower, reed and poplar. *Chemosphere* 55, 1081 – 1087.
- Spalding, E.P., Hirsch, R.E., Lewis, D.R., Qi, Z., Sussman, M.R., Lewis, B.D., 1999. Potassium Uptake Supporting Plant Growth in the Absence of AKT1 Channel Activity: Inhibition by Ammonium and Stimulation by Sodium. *The Journal of General Physiology* 113, 909-918.
- Strandberg, M., Johansson, M., 1998. ^{134}Cs in heather seed plants grown with or without

- mykorrhiza. *Journal of Environmental Radioactivity* 40, 175 – 184.
- Su, H., Balderas, E., Vera-Estrella, R., Golldack, D., Quigley, F., Zhao, C., Pantoja, O., Bohnert, H., 2003. Expression of the cation transporter McHKT1 in a halophyte. *Plant Molecular Biology* 52, 967-980.
- Tamura, T., Jacobs, D. G., 1960. Structural Implication in Cesium Sorption. *Health Physics* 2.
- Tanaka, K., Iwatani, H., Sakaguchi, A., Takahashi, Y., Onda, Y., 2013. Local distribution of radioactivity in tree leaves contaminated by fallout of the radionuclides emitted from the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant. *Journal of Radioanalytical Nuclear Chemistry* 295, 2007-2014.
- Tributh, H., Boguslawski, E., Lieres, A., Steffens, D., Mengel, K., 1987. Effect of Potassium Removal By Crops on Transformation of Illitic Clay Minerals. *Soil Science* 143.
- UNSCEAR 2000, Exposures and effects of the Chernobyl accident. UNSCEAR reports. Annex J., 451 – 566.
- Uozumi, N., Kim, E.J., Rubio, F., Yamaguchi, T., Muto, S., Tsuboi, A., Bakker, E.P., Nakamura, T., Schroeder, J.I., 2000. The Arabidopsis HKT1 Gene Homolog Mediates Inward Na⁺ Currents in *Xenopus laevis* Oocytes and Na⁺ Uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant Physiology* 122, 1249-1260.
- Vale, F.R., Jackson, W.A., Volk, R.J., 1987. Potassium Influx into Maize Root Systems: Influence of Root Potassium Concentration and Ambient Ammonium. *Plant Physiology* 84, 1416-1420.
- Walker, D.J., Leigh, R.A., Miller, A.J., 1996. Potassium homeostasis in vacuolate plant cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93, 10510-10514.
- White, P.J., 1997. Cation channels in the plasma membrane of rye roots. *Journal of Experimental Botany* 48, 499-514.
- White, P.J., Broadley, M.R., 2000. Tansley Review No. 113. *New Phytologist* 147, 241-256.
- Willey, N.J., Martin, M.H., 1997. A comparison of stable caesium uptake by six grass species of contrasting growth strategy. *Environmental Pollution* 95, 311-317.
- Zachara, J. M., Smith, S. C., Liu, C. McKinnley, J. P., Serna, J. P., Gassman, P. L., 2002. Sorption of Cs⁺ on micaceous subsurface sediments from the Hanford site, USA. *Geochimica et Cosmochimica* 66, 193 – 211.
- Zehnder, H.J., Kopp, P., Eikenberg, J., Feller, U., Oertli, J.J., 1995. Uptake and transport of radioactive cesium and strontium into grapevines after leaf contamination. *Radiation Physics and Chemistry* 46, 61-69.
- Zhu, Y.G., Shaw, G., Nisbet, A.F., Wilkins, B.T., 1999. Effects of External Potassium Supply on Compartmentation and Flux Characteristics of Radiocaesium in Intact Spring Wheat Roots. *Annals of Botany* 84, 639-644.
- Zhu, Y.G., Shaw, G., Nisbet, A.F., Wilkins, B.T., 2000. Effect of potassium starvation on the

uptake of radiocaesium by spring wheat (*Triticum aestivum* cv. Tonic). *Plant and Soil* 220, 27-34.

Zhu, Y., Smolders, E., 2000. Plant uptake of radiocaesium: a review of mechanisms, regulation and application. *Journal of Experimental Botany* 51, 1