

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Speciální biochemické obory  
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



**Hana Štočková**

Deficiencie draslíku – projevy a odpověď rostliny  
Potassium deficiency in plants – signs and responses

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Edita Tylová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Marek Šustr

Praha, 2017



**Poděkování:**

Velmi děkuji své školitelce RNDr. Editě Tylové, Ph.D. za její ochotu, rady a korektury, ale především za její čas, trpělivost a motivaci.

**Prohlášení:**

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

**V Praze**

**Podpis**

## Obsah

1	Úvod .....	1
2	Zdroje draslíku v prostředí a jeho význam v zemědělské produkci .....	2
2.1	Draslík v půdě .....	2
2.2	Draslík v zemědělství .....	3
3	Význam draslíku v rostlině, příjem a transport .....	5
4	Projevy nedostatku draslíku u rostlin .....	8
4.1	Fotosyntéza, transport sacharidů a enzymatická aktivita .....	9
4.2	Morfologie a anatomická stavba .....	11
4.3	Odolnost vůči abiotickým stresům .....	15
4.3.1	Sucho .....	15
4.3.2	Salinita .....	17
4.3.3	Chlad a mráz .....	18
4.4	Odolnost vůči biotickým stresům (herbivoři, patogenní organismy) .....	19
5	Reakce rostliny na nedostatek draslíku .....	20
5.1	Transport $K^+$ .....	20
5.2	Růst kořenového systému .....	22
7	Závěr .....	24
8	Seznam použité literatury .....	25

## **Abstrakt**

Rostliny přijímají  $K^+$  především z půdy pomocí kořenového systému. Primárně se  $K^+$  vyskytuje v minerálech jako je slída a draselný živec. Dostupnost  $K^+$  v půdě je závislá na formě, v jaké se  $K^+$  vyskytuje. Existují formy přímo dostupné, pomalu dostupné, nedostupné a  $K^+$  mezi jednotlivými formami může přecházet.

V rostlině je  $K^+$  velmi mobilní a v buňkách se vyskytuje ve vysokém množství, je nejhojněji zastoupeným kationtem cytoplazmy. Zásahuje do celé řady metabolických procesů, především je důležitý v procesu fotosyntézy, osmoregulace, aktivace enzymů atd.

Nedostatečné množství  $K^+$  může vyvolat změny v morfologii, anatomii i fyziologii rostlin. Deficience  $K^+$  se může projevovat deformací listů, zmenšením listové plochy, nekrózami, nebo zkracováním internodií, sníženou rychlostí fotosyntézy apod. Rostlina je také více ohrožena napadením patogeny a je snížena její odolnost při zhoršení abiotických podmínek, jako je sucho, nízké teploty, salinita atd. Deficience  $K^+$  u zemědělských plodin snižuje celkový výnos biomasy, proto je potřeba aplikace hnojiv s obsahem  $K^+$ , jak půdní, tak listová.

Práce se zaměřuje na projevy nedostatku  $K^+$  u rostlin a shrnuje recentní poznatky o mechanismech percepce nedostatku  $K^+$  a signálních drahách vedoucích k odpovědi na tento nedostatek.

**Klíčová slova:** draslík, deficience, stres, signalizace

## **Abstract**

Plants receive  $K^+$  mainly from the soil through the root system. In soil,  $K^+$  occurs primarily in minerals such as mica and potassium feldspar. The availability of  $K^+$  for plant uptake depends on the form in which  $K^+$  occurs in soil. There are forms directly available, slowly available, and unavailable for plant and the transition of  $K^+$  between these pools may occur.

In plant,  $K^+$  is very mobile and it occurs in high amount in cells. It is the most prominent cytoplasmic cation. It affects high number of metabolic processes, including photosynthesis, osmoregulation, and activation of enzymes.

$K^+$  shortage can cause changes in plant morphology, anatomy and metabolism.  $K^+$  deficiency can be manifested by leaf deformation, decreased leaf area, necrosis, short internodes, reduced rate of photosynthesis, etc.  $K^+$  deficient plant is also more vulnerable to pathogens and its resistance to abiotic stress factors such as drought, low temperatures, or salinity is decreased. Deficiency of  $K^+$  reduces the biomass and overall yield in agricultural crops, so  $K^+$  fertilizers, both soil and foliar, are needed.

The thesis focuses on the manifestations of  $K^+$  deficiency in plants and summarizes the recent findings on mechanisms of  $K^+$  deficiency perception and signal pathways leading to the response to this deficiency.

**Key words:** potassium, deficiency, stress, signaling

## Seznam použitých zkratek

ADP – adenosindifosfát

AKT1 – K<sup>+</sup> kanál (*Arabidopsis* K<sup>+</sup> transporter 1)

AtHAK5 – vysokoafinitní transportér K<sup>+</sup> u huseníčku (high-affinity K<sup>+</sup> transporter v *Arabidopsis thaliana* 5)

ATP – adenosintrifosfát

CBL10 – vápníkový senzor (calcineurin B-like protein10)

CBLs – vápníkové senzory (calcineurin B-like proteins)

CHX – (cation/H<sup>+</sup> exchanger)

CIPKs – calcineurin B – like protein interagující kinázy (CBL-interacting protein kinases)

CIPK – calcineurin B – like protein interagující kináza (CBL-interacting protein kinase)

CLCe – chloridový kanál (chloride channel)

cytb6f – cytochrom b6f

EIN2 – pozitivní regulátor etylénové signalizace, označuje také etylén-insenzitivního mutantu (ethylene insensitive2)

ETR1 – etylénový receptor, označuje také etylén-insenzitivního mutantu (ethylene response1)

FD – ferredoxin

FNR – ferredoxin-NADP<sup>+</sup>-reduktáza

GORK – K<sup>+</sup> kanál (guard cell outward rectifying K<sup>+</sup>)

HAK5 – vysokoafinitní transportér K<sup>+</sup> (high-affinity K<sup>+</sup> transporter 5)

HKT – vysokoafinitní transportér K<sup>+</sup> (high-affinity K<sup>+</sup> transporter)

HvHKT2.1 vysokoafinitní transportér K<sup>+</sup> u ječmene (high-affinity K<sup>+</sup> transporter u *Hordeum vulgare* 2.1)

KAT1 a KAT2 – K<sup>+</sup> kanály (K<sup>+</sup> channel in *Arabidopsis thaliana* 1, 2)

KC1 – K<sup>+</sup> kanál 1 (K<sup>+</sup> channel 1)

KEA3 – K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter 3

KT/HAK/KUP – rodina vysokoafinitních transportérů K<sup>+</sup> (KT – K<sup>+</sup> transporter/HAK - high-affinity K<sup>+</sup>/KUP - K<sup>+</sup> uptake)

KUE – účinnost využití K<sup>+</sup> (K<sup>+</sup> use efficiency)

KUP – transportér z rodiny KT/HAK/KUP (K<sup>+</sup> uptake)

LHCI a LHCII – světlosběrné komplexy fotosystému I a II (light harvesting complex)

NADP<sup>+</sup> – nikotinamidadenindinukleotidfosfát

NADPH – redukovaný nikotinamidadenindinukleotidfosfát

NHX – antiporter Na<sup>+</sup> (Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchanger)

NPF7.3 / NRT1.5 – transportér nitrátu (NPF = nitrate transporter1 (NRT1)/peptide transporter (PTR) transporter family; NRT = nitrate transporter)

NSSC – kanál zajišťující vstup Na<sup>+</sup> do buňky (nonselective cation channels)

PC – plastocyanin

PM – plazmatická membrána

PP2Cs – fosfatáza (protein phosphatases 2C)

PQH2 – redukovaný plastochinon

PSI a PSII – fotosystém I a II

R/S – poměr biomasy kořenů ku biomase nadzemní části (root/shoot ratio)

RCI3 – peroxidáza (rare Cold Inducible gene 3)

ROS – reaktivní formy kyslíku (reactive oxygen species)

SKOR – K<sup>+</sup> kanál (stellar K<sup>+</sup>-outward rectifying)

SPIK – K<sup>+</sup> kanál (shaker pollen inward K<sup>+</sup> channel)

SYP121 – syntaxin protein 121

TMS – transmembránové segmenty (transmembrane segments)

TPK – K<sup>+</sup> kanál (tandem pore K<sup>+</sup>)

TRH1/KUP4 – transportér z rodiny KT/HAK/KUP transportující auxin (tiny root hair 1/ K<sup>+</sup> uptake 4)



# 1 Úvod

Draslík je v zemské kůře zastoupen 2,35 % a patří tím mezi nejrozšířenější prvky zemské kůry. V zemské kůře se přirozeně vyskytuje ve formě minerálů, z nichž nejznámějším je sylvín, dalším významným minerálem je draselný ledek (Brady and Weil 2002).

Draslík je důležitý biogenní prvek, nezbytný ke správnému fungování buněk, jeho obsah v rostlině se pohybuje mezi 2-10% (Wang and Wu 2013). Je jedním z esenciálních prvků rostlin, který hraje roli v mnoha rostlinných procesech jako je například osmoregulace, aktivace enzymů a iontová homeostáze (Marschner 1995). Optimální množství draslíku je důležité při fotosyntéze a transportu živin do semen (Pettigrew 2008). Díky dostatečnému množství draslíku a dalších prvků rostlina správně roste a prospívá. Nedostatek některého z esenciálních prvků se může projevit více či méně výrazně na morfologii zasažených rostlin, proto dostatek draslíku hraje roli v kvalitě rostlin a ve výnosu zemědělských plodin. Ve většině půd je nedostatek draslíku, a proto si rostliny vytvořily adaptace, jak na tuto stresovou situaci reagovat (Wang and Wu 2013). Draslík je také jedním z prvků, které je nutno dodávat v podobě hnojiv pro zajištění zemědělské produkce. Celosvětově byla dodávka  $K_2O$  v roce 2013 kolem 42,6 milionů tun (FAO 2015).

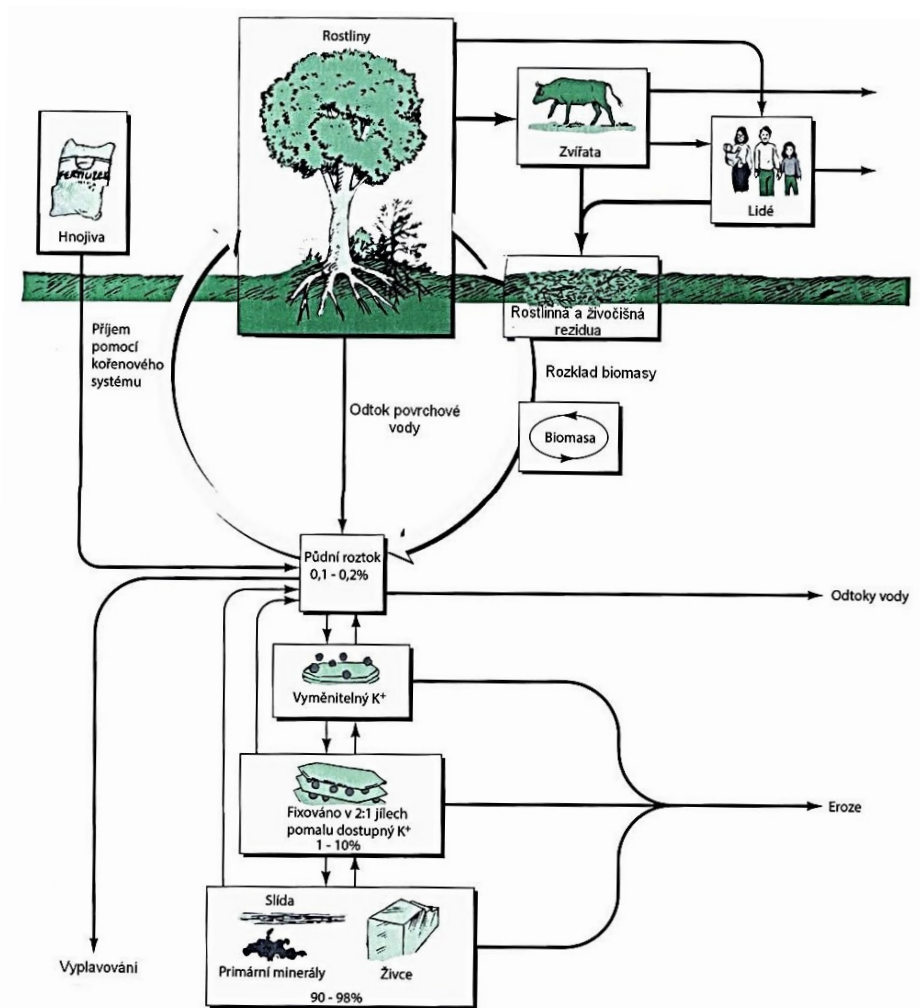
Rostliny přijímají draslík, stejně jako jiné prvky, především pomocí kořenů membránovými transportéry a kanály. Draslík je v rostlině velmi pohyblivý, proto v rostlinách najdeme řadu membránových transportérů draslíku, které zajišťují jeho distribuci i další pohyb v rámci celé rostliny. U vyšších rostlin jsou geny kódující draselné kanály především ze dvou hlavních rodin, konkrétně Shaker, TPK (tandem-pore  $K^+$  channel). U draselných transportérů jsou to rodiny KT/HAK/KUP ( $K^+$  transporter/high-affinity  $K^+/K^+$  uptake), HKT (high-affinity  $K^+$  transporter), NHX ( $Na^+/H^+$  exchanger) a CHX (cation/ $H^+$  exchanger). Některé z rodin genů kódujících transportéry u rostlin mohou mít homology v rodinách genů kódujících transportéry u bakterií a hub (Wang and Wu 2013).

Cílem této práce je shrnout dosavadní informace o projevech nedostatku  $K^+$  na stavbě rostlinného těla a jeho fyziologických funkcí. Pokusím se seskupit informace o příjmu  $K^+$  rostlinou, jeho mechanismu a s ním spojenými transportéry.

## 2 Zdroje draslíku v prostředí a jeho význam v zemědělské produkci

### 2.1 Draslík v půdě

Draslík je třetí prvek nejvíce ovlivňující rostlinou produkci, hned po dusíku a fosforu. Draslík se v půdním roztoku vyskytuje pouze jako pozitivně nabitý kation  $K^+$ . Zdroje  $K^+$  jsou primárně minerály, jako je např. slída (zejména druhy biotit, muskovit) a draselný živec (zejména druhy ortoklas a mikroclin).  $K^+$  se přirozeně v půdách vyskytuje v různě dostupných formách (přímo dostupný  $K^+$ , pomalu dostupný  $K^+$ , nedostupný  $K^+$ ). Je možné, aby během cyklu mezi sebou tyto formy přecházely, viz obr. 1.



Obrázek 1 – Hlavní komponenty  $K^+$  cyklu v půdě. Upraveno podle (Brady and Weil 2002).

První skupina (přímo dostupný  $K^+$ ) zahrnuje  $K^+$  ve formě vodných roztoků a ve formě vyměnitelného  $K^+$  půdních koloidů, do druhé skupiny (pomalu dostupný  $K^+$ ) patří forma  $K^+$  v sekundárních minerálech a poslední skupina (nedostupný  $K^+$ ) obsahuje formu  $K^+$ , který je vázán v primárních minerálech (Brady and Weil 2002). Nejméně se v půdách vyskytuje  $K^+$  v roztocích, jehož množství se pohybuje mezi 0,1 – 0,2 % celkového množství  $K^+$  v půdách. Toto množství činí cca 5 % požadovaného příjmu pro rostliny. Vyměnitelný  $K^+$  půdních koloidů činí okolo 1 – 2 % a pomalu dostupný  $K^+$  v sekundárních minerálech činí 1 – 10 %. Největší množství  $K^+$  v půdách je v nedostupných formách, které jsou 90 – 98 % veškerého  $K^+$  (Römheld and Kirkby 2010).

Postupem času minerály, ve kterých se  $K^+$  vyskytuje, mohou zvětrávat a tak se  $K^+$  změní na pomalu dostupný  $K^+$  a dále až na přímo dostupný  $K^+$  v půdních roztocích. Přestože většina  $K^+$  z primárních minerálů se dostává do půdního roztoku již zmíněným způsobem, tak je možné, že se  $K^+$  z primárního minerálu uvolňuje přímo do půdního roztoku (Brady and Weil 2002). Uvolňování  $K^+$  může být podpořeno i půdními mikroorganismy, které vylučují organické kyseliny, které buď přímo rozpouštějí primární minerály s  $K^+$  nebo chelatují křemíkové ionty v primárních minerálech, čímž uvolňují  $K^+$  do půdního roztoku (Bennett et al. 1998). Na některých plodinách jako je např. okurka, pepř nebo lilek, byl pozorován jejich kladný vliv na příjem  $K^+$  rostlin z půdního roztoku (Han and Lee 2005, Han et al. 2006). Tyto experimenty byly prováděny v laboratořích a je známo pouze malé množství informací z aplikací těchto experimentů na polích. Aby byla tato metoda výhodná pro zemědělství je nutné větší množství studií přímo na půdách a vyhodnotit jejich účinek nejen na růst plodin, ale také na půdní vlastnosti (Zörb et al. 2014).

## 2.2 Draslík v zemědělství

Většina zemědělské půdy je přirozeně chudá na  $K^+$ , který je schopna rostlina přijímat a vzhledem k jeho významné roli při fyziologických procesech rostlin to negativně ovlivňuje nejen výnosy zemědělských plodin, ale také jejich kvalitu (Wang and Wu 2015). Fakt, že jsou zemědělské půdy často chudé na  $K^+$ , je způsoben také množstvím  $K^+$ , které je odváženo během sklizně. Nejhůře jsou na tom půdy, na kterých jsou pěstovány plodiny, ze kterých se sklízí veškeré nadzemní

části a díky tomu je znemožněn koloběh  $K^+$ , který se může opětovně dostávat do půdy z rozkládající se biomasy. Nadzemní části jsou pak využity nejen pro lidskou spotřebu, ale například také pro zvířata (Pettigrew 2008). Výrazným nedostatkem  $K^+$  jsou postiženy až 3/4 rýžových polí v Číně a 2/3 oblastí jižní Austrálie, kde se pěstuje pšenice (Mengel et al. 2001). Nedostatečné množství  $K^+$  může vést k redukcii množství listů a zmenšení plochy listů, což ovlivňuje množství látek pocházejících z fotosyntézy a zhoršuje růst rostliny (Pettigrew 2008).

Vzhledem ke zvyšujícímu se počtu lidí a zvyšující se produkci zemědělských plodin je potřeba používání stále většího množství draselných hnojiv, která kompenzují ztráty draslíku a zlepšují tak jeho dostupnost pro rostliny. Přísun draslíku zároveň pozitivně ovlivňuje i další vlastnosti půdy, např. její stabilitu a schopnost udržet vodu. Tento efekt zřejmě souvisí s větší odolností půdy vůči smyku (s větším odporem ke smykovému napětí), je ale možné, že větší roli hrají ionty  $Mg^{2+}$  a  $Ca^{2+}$ . Čím více je  $K^+$  v roztoku, tím menší jsou odpudivé síly, částice jsou k sobě přitahovány navzájem a tvoří shluky, díky čemuž vzniká větší odolnost vůči smyku. Vyšší koncentrace  $K^+$  v půdním roztoku snižuje tloušťku elektrické dvojvrstvy okolo částic, což vede ke snížení odpudivých sil mezi nimi. Přestože jsou půdními koloidními částicemi ve většině případů přednostně sorbovány bivalentní kationty ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ), při vyšší dostupnosti je sorbován také  $K^+$  (Holthusen et al. 2010).

Celosvětová spotřeba draselných hnojiv v roce 2013 dosáhla téměř 42,6 miliónů tun  $K_2O$  a v roce 2018 se odhaduje až na 51,4 miliónů tun (FAO 2015). Spotřeba hnojiv stále stoupá nejen v USA a Číně, což jsou největší spotřebitelé, ale stoupá i v rozvojových zemích jako je Indie a další asijské země (Zörb et al. 2014). V Asii dosahuje spotřeba draselných hnojiv až 44,9 % z celkové světové spotřeby, přesto však toto množství nepokrývá veškerou rostlinnou výrobu a Asie trpí nedostatkem hnojiv s  $K^+$ . Zvyšující se potřeba těchto hnojiv zvyšuje poptávku, což má za následek rostoucí cenu a to ze 165 USD za jednu tunu hnojiva v roce 2003 na 595 USD za jednu tunu v roce 2013 (Wang and Wu 2015). Dochází k nepoměru spotřeby  $K^+$  hnojiv ve vztahu k velikosti kontinentů (obdělávané ploše) v důsledku rozdílné finanční podpory zemědělství. Evropa spotřebovala v roce 2013 přibližně 3,5 krát méně hnojiv než Asie, přestože je přibližně 4,5 krát menší. Nejméně jich spotřebovala Oceánie s Afrikou. V Africe je situace nejvýraznější, kdy mnoho půd určených k zemědělství je silně pod úrovní správných dodávek hnojiv a to zejména

těch draselných (Sardans and Penuelas 2015). Kromě Ameriky a Evropy nepokrývá výroba draselných hnojiv jejich spotřebu a je potřeba hnojiva importovat. Například Afrika je co se týče hnojiv s  $K^+$  naprosto závislá na importu (FAO 2015). Finanční stránka je tedy významným limitujícím faktorem pro zemědělskou produkci tohoto kontinentu (Sardans and Penuelas 2015).

Výzvou pro současné zemědělství je proto zlepšit rostlinnou produkci tak, aby rostliny byly schopné efektivně využívat draslík a díky tomu i lépe odolávat nepříznivým vlivům životního prostředí. U budoucích kultivarů je požadováno, aby byla malé vstupní zemědělské vklady, aby bylo možné používat co nejlevnější hnojiva, což vede k vizi, že budou použity genotypy plodin, které jsou schopny efektivně využívat  $K^+$  v kombinaci s optimálním hnojením půdy. Tyto nové kultivary by měly být schopny efektivněji přijímat  $K^+$  pomocí kořenů a hospodařit s ním (Pettigrew 2008). Tedy mít co nejvyšší účinnost využití  $K^+$  (KUE,  $K^+$  use efficiency) při současném udržení výnosů. Srovnání genotypů s ohledem na tento již bylo provedeno v několika studiích, např. u pšenice (White et al. 2010).

Příjem potravin, které obsahují vyšší množství  $K^+$  má navíc příznivý vliv na lidské zdraví, např. snižuje krevní tlak, snižuje úmrtnost způsobenou kardiovaskulárními onemocněními a možná je také prevencí a snižuje ledvinové onemocnění (He and MacGregor 2008). Snahou je proto vyvinout také kultivary, které mají vysoké nutriční hodnoty.

### **3 Význam draslíku v rostlině, příjem a transport**

Draslík je jeden z nejdůležitějších prvků, které rostlina potřebuje. Je třetím nejdůležitějším prvkem pro produkci zemědělských plodin (Marschner 1995). Ovlivňuje i mnoho fyziologických funkcí rostliny, které souvisí s prospíváním rostliny a dále pak s kvantitou a kvalitou rostlinné produkce.  $K^+$  je zapojen v osmoregulaci, enzymatické aktivitě, membránovém transportu (Wang and Wu 2013), dále také např. ve fotosyntéze, prodlužování buněk, pohybu svěracích buněk (Römheld and Kirkby 2010). Dostatečný příjem  $K^+$  z prostředí je tedy pro rostlinu velmi důležitý.

Vyšší rostliny přijímají  $K^+$  pomocí kořenů z půdy pomocí různých transportních systémů, jejichž zapojení závisí na koncentraci  $K^+$  v půdě. Cytosolická koncentrace  $K^+$  je relativně stabilní a její hodnoty jsou kolem 100 mM,

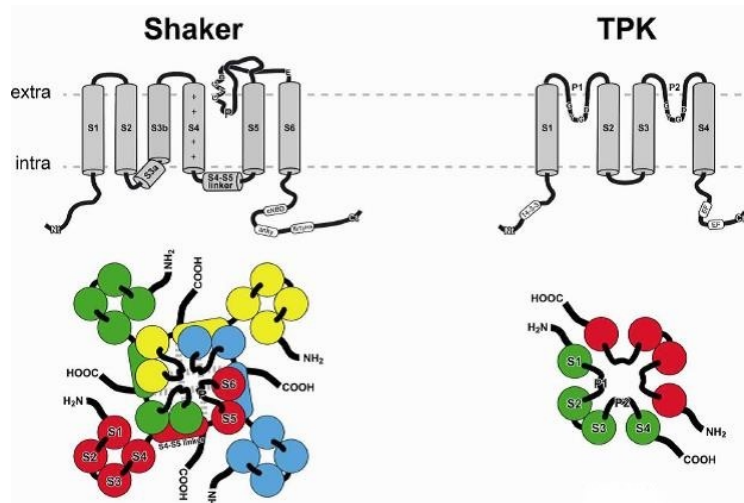
zatímco ve vakuole je množství  $K^+$  variabilní mezi 10 mM a 200 mM, čímž se dá vakuola považovat za zásobárnu  $K^+$  (Leigh and Wyn Jones 1984, Walker et al. 1996). V rhizosféře je většinou velmi nízká koncentrace  $K^+$  pohybující se od 0,1 do 1 mM a tudíž absorpce  $K^+$  pomocí kořenů probíhá proti koncentračnímu spádu (Wang and Wu 2013).

Vyšší rostliny vykazují při příjmu  $K^+$  duální afinitu, která naznačuje zapojení více transportních systémů s rozdílnou afinitou vůči  $K^+$  v závislosti na přísunu  $K^+$  z okolního prostředí. Pokud je koncentrace  $K^+$  v rhizosféře pod 0,2 mM, rostlina přijímá  $K^+$  primárně pomocí vysokoafinitních transportérů (Epstein et al. 1963, Gierth and Mäser 2007). Při relativně vyšší koncentraci v okolním prostředí (nad 0,3 mM), je  $K^+$  přijímán pomocí nízkoafinitních kanálů (Schroeder JI, Ward JM 1994). Transportérů a kanálů transportujících  $K^+$  je v rostlině velké množství, ale u *Arabidopsis* existují dva transportní proteiny, které jsou odpovědné téměř za veškerou absorpci  $K^+$  pomocí kořenů, tím jsou vysokoafinitní transportér HAK5 (high-affinity  $K^+$  transporter 5) z rodiny KT/HAK/KUP a kanál AKT1 (*Arabidopsis*  $K^+$  transporter 1) z rodiny Shaker (Spalding et al. 1999, Gierth et al. 2005). Kanál AKT1 je hlavním kanálem zajišťujícím vstup  $K^+$  do cytoplasmy, který je exprimován v kořenech *Arabidopsis*. Tento kanál je lokalizován na plasmatické membráně epidermálních a kortikálních buněk kořenů (Lagarde et al. 1996). Ačkoliv je to kanál, vykazuje duální afinitu. Má funkci nejen nízkoafinitní, ale také vysokoafinitní a ta se projevuje, pokud dojde ke snížení externí koncentrace  $K^+$  na 10  $\mu$ M (Sentenac et al. 1992, Hirsch et al. 1998)

V rostlině existuje celá řada proteinů, které se účastní transportu draslíku jako přenašeče nebo kanály. Geny, které kódují draselné kanály vyšších rostlin, jsou především ze dvou rodin – Shaker a TPK (tandem-pore  $K^+$  channel). Kanály Shaker typu fungují jako tetramery, každá ze čtyř podjednotek má 6 transmembránových domén (obr. 2) a díky přítomnosti napěťového senzoru reagují na změnu membránového potenciálu (Sharma et al. 2013). Jedním z kanálů patřící do rodiny Shaker je kromě již zmíněného AKT1 např. SKOR (stellar  $K^+$ -outward rectifying), což je kanál, zajišťující výtok  $K^+$  z cytoplasmy. SKOR zprostředkovává transport  $K^+$  přes endodermis a nakládání  $K^+$  do xylému a napomáhá tak translokaci  $K^+$  z kořenů do nadzemních částí (Gaymard et al. 1998, Hedrich 2012). Dalšími kanály patřící do této rodiny jsou KAT1 a KAT2 ( $K^+$  channel in *Arabidopsis thaliana* 1,2), které kontrolují vtok  $K^+$  přes PM (plasmatická membrána) při otevírání průduchů (Pilot

et al. 2001). Souvisejícím kanálem je GORK (guard cell outward rectifying  $K^+$ ), který obstarává výtok  $K^+$  při zavírání průduchů (Ache et al. 2000, Hossy et al. 2003). Vzhledem k tomu, že je exprimován i v kořenových vláscích (Becker et al. 2003), může se GORK podílet také na výdeji  $K^+$  do prostředí (např. při reakci na snížení osmolarity půdního roztoku po dešti) (Hedrich 2012). V pylu a pylové láčce je exprimován Shaker kanál SPIK (shaker pollen inward  $K^+$  channel), který zprostředkovává vtok  $K^+$  přes PM, regulující růst a vývoj pylové láčky (Mouline et al. 2002).

Kanály z rodiny TPK fungují jako dimery, každá podjednotka má 4 transmembránové domény (obr. 2). TPK1 je vakuolární  $K^+$  kanál, který hraje roli nejen v transportu přes vakuolární membránu, ale také v intracelulární homeostázi, která je důležitá pro pohyb průduchů a klíčení semen (Gobert et al. 2007). Kanály TPK2,3,5 jsou také na tonoplastu, ale jejich funkce je zatím neznámá (Voelker et al. 2006). Rodina TPK má také kanály specifické pro pyl, jako např. TPK4, který kontroluje membránový potenciál při růstu pylové láčky (Becker et al. 2004).



**Obrázek 2 - Struktura kanálů rodiny Shaker a TPK (tandem-pore  $K^+$  channel)**  
Převzato z (Sharma et al. 2013).

Rostlinné draselné transportéry (přenašeče) mají několik genových rodin, zahrnujících KT/HAK/KUP, HKT, NHX a CHX. Rodina KT/HAK/KUP je rozsáhlá a zahrnuje proteiny, které se dělí do 4 klastrů (Gupta et al. 2008, Véry et al. 2014) nebo nověji do 5 klastrů (Nieves-Cordones et al. 2016). U huseníčku i rýže bylo u proteinů v této rodině identifikováno 12 – 15 transmembránových

segmentů (TMS), z nichž 11 je vysoce konzervovaných mezi celou KT/HAK/KUP rodinou (Gupta et al. 2008). Do této rodiny patří kromě již zmíněného transportéru HAK5 např. KUP4/TRH1 (tiny root hair 1). KUP4/TRH1 má schopnost transportovat auxin (citace Vincente-Agulo2004) a reguluje transport auxinu do kořenových vlásků, čímž se stává esenciální pro jejich růst (Rigas et al. 2001). Dalším přenašečem je KUP6, který se exprimuje v pericyklu, kořenové špičce a svěřacích buňkách průduchů. Byla zaznamenána jeho zvýšená exprese při osmotickém stresu a suchu a předpokládá se jeho účast ve výdeji draslíku z buňky (Osakabe et al. 2013)

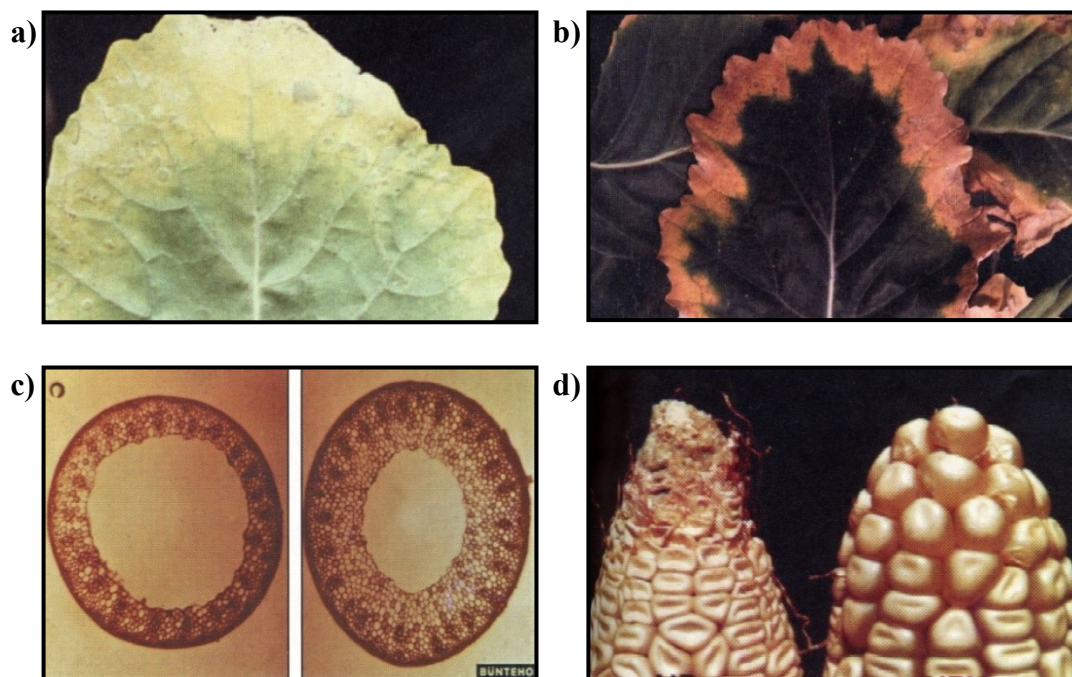
HKT (high-affinity  $K^+$  transporter) transportéry mají 8 transmembránových domén, které dohromady tvoří hydrofobní jádro proteinu (Durell and Guy 1999). Nejvíce HKT transportérů funguje jako  $Na^+$  transportéry, jen některé jsou  $K^+$  selektivní a několik jich funguje jako  $Na^+/K^+$  symportery (Rubio et al. 1995, Kim et al. 1998). Příkladem  $Na^+/K^+$  symporteru je přenašeč HKT1 (Rubio et al. 1995).

Řada zástupců z rodin NHX a CHX bylo identifikováno jako  $Na^+/H^+$  antiportery a několik z nich jako  $K^+/Na^+$  antiportery (Gierth and Mäser 2007, Wang and Wu 2013). Např.  $Na^+,K^+/H^+$  antiportery NHX1 a NHX2 zprostředkovávají transport  $K^+$  do vakuoly a podílejí se tak na regulaci růstu buňky i dalších procesů (Barragán et al. 2012).

#### **4 Projevy nedostatku draslíku u rostlin**

$K^+$  je v rostlině velmi mobilní a tudíž se projevy deficiencie projevují nedříve na starších částech rostliny. Nejvíce zasaženy jsou listy, na kterých jsou zpočátku vidět chlorózy, které později přechází v nekrózy (obr. 3 – a, b) (Vaněk et al. 1999). V některých případech je dokumentováno zvýšené poléhání rostlin (Brady and Weil 2002), související se změnami v anatomické stavbě stonku a jeho zhoršenou mechanickou odolností (obr. 3 - c) (Vaněk et al. 1999). Dochází také ke zmenšení listové plochy (O'Toole et al. 1980, Pettigrew 1999) a snížení kvality semen (obr. 3 - d) (Vaněk et al. 1999). K dalším projevům deficiencie patří horší regulace pohybu průduchů, horší udržitelnost osmotického potenciálu během období sucha, zpomalení fotosyntézy, tvorba ROS. Deficiencie  $K^+$  má vliv i na enzymatickou aktivitu a změny v transportu látek v rostlině (Marschner 1995). Jednotlivé projevy budou v následujícím textu rozebrány podrobněji.



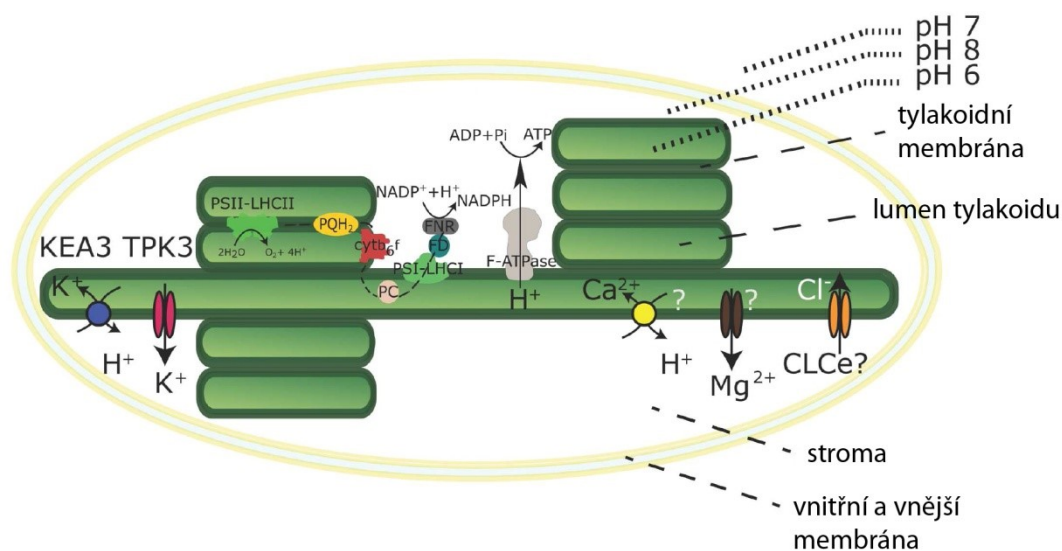


**Obrázek 3 – Možné projevy na nedostatek  $K^+$**

a) začínající chloróza listů, b) nekróza listu, c) průřez stéblem ukazující zvýšenou mechanickou odolnost, d) snížení kvality semen. Převzato z (Vaněk et al. 1999).

#### 4.1 Fotosyntéza, transport sacharidů a enzymatická aktivita

U  $K^+$  deficientních rostlin bylo zaznamenáno snížení rychlosti fotosyntézy a asimilace  $CO_2$  (Zhao et al. 2001, Lu et al. 2016). Tento fakt souvisí nejen s vodivostí průduchů, při jejichž zavírání a otvírání hrají roli výše zmíněné draslíkové kanály a přenašeče, a tím regulované zásobení fotosyntézy molekulami  $CO_2$  (Hosy et al. 2003). Jsou zde také zapojeny i vlastní děje na tylakoidní membráně. Zde je potřeba udržovat gradient protonů, do kterého je zapojen i  $K^+/H^+$  antiporter KEA3, který zajišťuje výtok  $K^+$ . Tento antiporter pomáhá vybalancovat tok kladně nabitých částic, aby nedošlo k hyperpolarizaci membrány (obr. 4) (Höhner et al. 2016). Je tedy pravděpodobné, že jsou děje na tylakoidní membráně při nedostatku  $K^+$  negativně ovlivněny.



**Obrázek 4 – Transportér KEA na tylakoidní membráně**

KEA3 - K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter 3, TPK3 - draselný kanál (tandem-pore K<sup>+</sup> channel), CLCe – chloridový kanál (chloride channel), PSI a PSII - fotosystém I a II, cytb<sub>6</sub>f - cytochrom b<sub>6</sub>f, LHCI a LHCII – světlosběrné komplexy fotosystému I a II (light harvesting complex), PQH<sub>2</sub> – redukovaný plastochinon, PC – plastocyanin, FD - ferredoxin, FNR – ferredoxin-NADP<sup>+</sup>-reduktáza, NADP<sup>+</sup> - nikotinamidadeninindukleotidfosfát, ATP – adenosintrifosfát, ADP – adenosindifosfát. Upraveno podle (Höhner et al. 2016).

Kromě snížení rychlosti fotosyntézy a asimilace CO<sub>2</sub> bylo pozorováno i snížení obsahu chlorofylu v chloroplastech (Zhao et al. 2001, Lu et al. 2016), změny ultrastruktury chloroplastů (Zhao et al. 2001) a snížení vodivosti mezofylu (Battie-Laclau et al. 2014, Lu et al. 2016). I snížení vodivosti mezofylu má vliv na rychlost asimilace CO<sub>2</sub>, vzhledem k horší difúzi CO<sub>2</sub>. Ačkoliv by se mohlo zdát, že snížení obsahu chlorofylu bude těsně korelovat s poklesem rychlosti fotosyntézy, není tomu tak úplně. U K<sup>+</sup> deficientních rostlin bavlníku došlo ke snížení obsahu chlorofylu na pouhých 12 % oproti kontrolním rostlinám, ale snížení rychlosti fotosyntézy bylo na 23 %. Z toho lze usuzovat, že pokles rychlosti fotosyntézy u deficientních rostlin závisel i na dalších faktorech (Zhao et al. 2001). Horší aktivita fotosystémů je ovlivněna tvorbou reaktivních forem kyslíku (ROS). Produkce ROS v chloroplastu nastává především při různých stresových situacích (deficience různých prvků, nadměrná ozáření, sucho, salinita ad.). ROS způsobují poškození

membrán, degradaci chlorofylu a jsou tak odpovědné i za vznikající listové chlorózy (Cakmak 2005).

Pokles rychlosti fotosyntézy může souviset i s inhibicí transportu sacharidů ze zdrojových listů do ostatních částí rostliny. Akumulace sacharózy v listech při nedostatku  $K^+$  byla pozorována u bavlníku (Zhao 2001), *Arabidopsis thaliana* (Hermans et al. 2006), sójových bobů (Huber 1984), rýže (Marschner et al. 1996). Při nedostatku  $K^+$  jsou sacharidy akumulované v listech transportovány především do floému. Menší míra transportu do ostatních částí rostliny souvisí s významem  $K^+$  při nakládání a transportu sacharidů floémem (Cooke et al. 1977, Deeken et al. 2002). Jednou z dalších rolí  $K^+$ , je role v regulaci enzymové aktivity. Velké množství enzymů je závislé na přísunu  $K^+$ .  $K^+$  a některé další jednomocné kationty, jako např.  $NH_4^+$ ,  $Rb^+$ ,  $Cs^+$  způsobují po navázání na protein jeho konformační změnu a následně jeho aktivaci. Na rozdíl od  $K^+$  však ostatní jednomocné kationty nehrají významnější roli, protože se v cytoplasmě vyskytují v nedostatečném množství pro správnou aktivaci enzymů (Nitsos and Evans 1969, Barker and Pilbeam 2007).

Enzymů, které jsou aktivovány pomocí  $K^+$  je zřejmě celá řada (viz shrnutí (Marschner 1995, Barker and Pilbeam 2007)), experimentálně byl význam  $K^+$  prokázán např. u ADP-glukóza-pyrofosforylázy (Nitsos and Evans 1969) a  $H^+$ ATPázy lokalizované na plasmalemě (Mühling et al. 1993).  $H^+$  ATPáza zajišťuje transport  $H^+$  na plasmalemě. Bylo prokázáno, že transport  $H^+$  závisí na složení okolního roztoku. Nejsou-li v roztoku ionty, tak velké množství  $H^+$  zůstává v buňce. Nejvíce  $H^+$  vytékající z buňky bylo zaznamenáno po ošetření  $K^+$  oproti  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ . Aktivací  $H^+$ ATPázy je ulehčen transport  $K^+$  z okolního roztoku přes plazmatickou membránu do kořenových buněk, tento fakt činí z  $K^+$  důležitý prvek v buněčném růstu a osmoregulaci (Mengel and Schubert 1985).

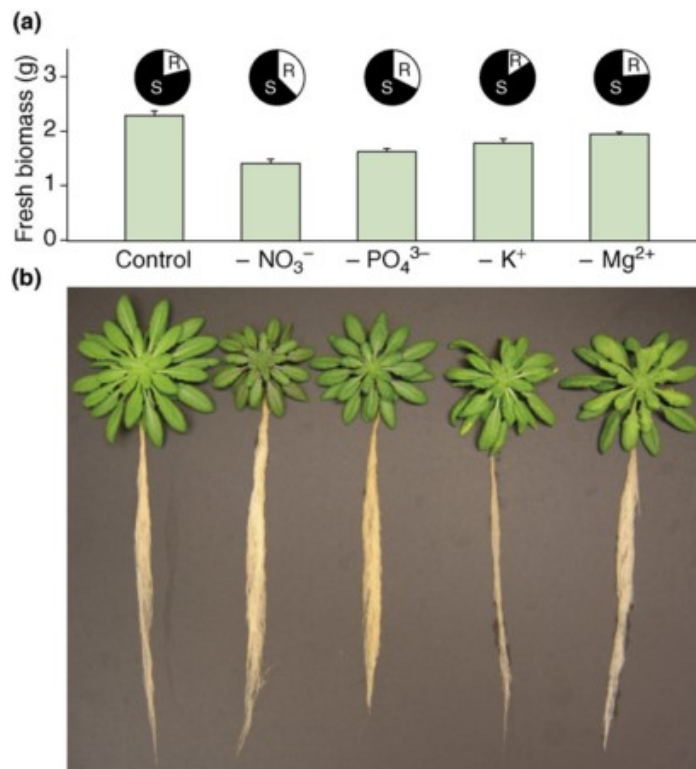
## 4.2 Morfologie a anatomická stavba

Morfologická odpověď rostliny na nedostatek  $K^+$  se projevuje především změnou architektury kořenového systému, jiné morfologické změny jsou méně výrazné.

V nadzemní části způsobuje nedostatek  $K^+$  zmenšení listové plochy. Např. výzkum provedený na bavlníku odhalil několik morfologických změn v nadzemní

části rostliny při deficienci  $K^+$ . Rostliny bavlníku byly pěstované při zvyšující se dostupnosti  $K^+$  ve variantách simulujících podmínky od deficiencie  $K^+$  až po jeho nadbytek (K1 s 0,02 mM, K2 s 0,07 mM, K3 s 0,3 mM a K4 s 3 mM). Mezi variantami K1 a K2 byl zaznamenán výrazný rozdíl ve velikosti listové plochy, ačkoliv koncentrace  $K^+$  v listu byla podobná. Největší zmenšení listové plochy bylo pozorováno u listů rostoucích na větvích, na rozdíl od listů rostoucích na hlavním stonku. Počet nodů na hlavním stonku nebyl dostupností  $K^+$  příliš ovlivněn, ale počet nodů u vegetativních větví byl redukován. Deficientní rostliny měly také kratší internodia (Gerardeaux et al. 2010). I další práce zaznamenaly menší listovou plochu u deficientních rostlin (O'Toole et al. 1980, Pettigrew 1999, Zhao et al. 2001). Dále některé práce ukázaly menší tloušťku listu, např. u fazolu (O'Toole et al. 1980) a kukuřice (Al-Abbas et al. 1972). U řepky a bavlníku podobný výsledek nebyl zaznamenán (Zhao et al. 2001, Lu et al. 2016), avšak  $K^+$  deficientní rostliny měly v listech méně intercelulárního prostoru (Zhao et al. 2001, Lu et al. 2016) a vykazovaly sníženou vodivost mezofylu (Lu et al. 2016).

Bylo zaznamenáno i zvýšení produkce suché hmotnosti listů (O'Toole et al. 1980, Gerardeaux et al. 2010, Lu et al. 2016), což může mít souvislost s výše zmíněnou akumulací sacharózy v listech  $K^+$  deficientních rostlin (Huber 1984, Marschner et al. 1996, Zhao et al. 2001, Hermans et al. 2006). Zvýšená akumulace sacharózy v listech nicméně nepodporuje růst kořenů, které jsou nedostatkem  $K^+$  velmi redukovány. Transport sacharózy z listů do kořenů je snížen, kvůli požadavkům  $K^+$  ve floému (Hermans et al. 2006). S inhibicí transportu asimilátů do kořenů zřejmě souvisí i změna v alokaci biomasy, konkrétně pokles R/S poměru (root/shoot ratio – poměr biomasy kořenů k biomase nadzemní části) u  $K^+$  deficientních rostlin. Pokles R/S poměru byl pozorován např. u bavlníku (Gerardeaux et al. 2010), fazolu obecného (Marschner et al. 1996), ibišku (Egilla et al. 2001) a *Arabidopsis thaliana* (obr. 5) (Hermans et al. 2006). V některých experimentech však toto snížení nebylo příliš výrazné, např. u rýže (Jordan-Meille and Pellerin 2008).



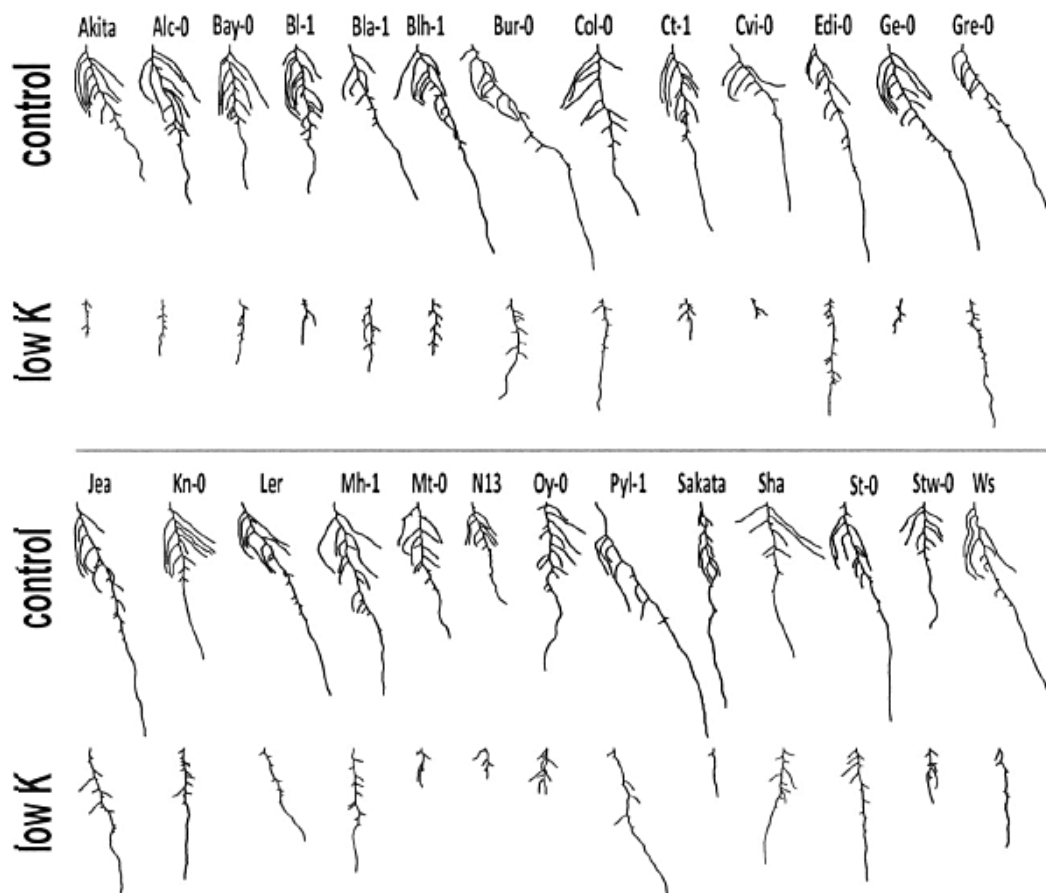
**Obrázek 5 – Vliv deficience různých prvků na růst rostlin** a) Hmotnost čerstvé biomasy rostlin rostoucích 6 týdnů v hydroponii a poměr kořenového systému (R) a nadzemní části (S) rostliny; b) Vzhled rostlin. Převzato z (Hermans et al. 2006).

U kořenového systému byl ve více výzkumech pozorován negativní vliv nedostatku K<sup>+</sup> především na růst postranních kořenů. Například u ječmene se snižovala celková délka postranních kořenů (Drew 1975) a u *Arabidopsis thaliana* byla snížena rychlost růstu postranních kořenů i jejich počet (Shin and Schachtman 2004). U *Arabidopsis thaliana* byla v některých experimentech pozorována i kratší délka hlavního kořene u deficientních rostlin (při různých dostupnostech K<sup>+</sup>) oproti kontrolním (Jung et al. 2009, Kim et al. 2010), v jiných však nikoliv, přestože kultivační podmínky se příliš nelišily a byl použit stejný ekotyp Col-0 (Columbia-0) (Shin and Schachtman 2004). Kellermeier et al. následně provedl podrobný výzkum vlivu deficience K<sup>+</sup> na kořenový systém různých ekotypů *Arabidopsis thaliana*. Zajímavým výsledkem tohoto experimentu bylo, že jednotlivé ekotypy jednoho rostlinného druhu reagují trochu jinou změnou architektury kořenového systému. Rozdíly v růstu hlavního kořene a postranních kořenů byly u některých ekotypů znatelné již v kontrolních podmínkách. Výrazné prohloubení rozdílů však nastalo

při vystavení rostlin sníženému množství  $K^+$ . Např. ekotypy Burren-0 [Bur-0], Landsber *erecta* [Ler], Le Pyla-1 [Pyl-1] reagovaly na nedostatek  $K^+$  zpomalením růstu postranních kořenů při současném zachování rychlosti růstu hlavní osy kořene, na rozdíl od ekotypů Bayreuth-0 [Bay-0], Stobowa-0 [Stw-0], které měly zkrácený hlavní kořen a delší postranní kořeny (viz obr. 6). U všech testovaných ekotypů nicméně došlo k výrazné redukci celkové délky kořenového systému při nedostatku  $K^+$  (Kellermeier et al. 2013).

Existují i práce u dalších rostlinných druhů ukazující změny růstu postranních kořenů při nedostatku  $K^+$ , např. u borovice přímořské (Triboulot et al. 1997), nebo tabáku (Song et al. 2015). U tabáku, bylo dále zjištěno, že tato změna růstu kořenového systému může souviset se změnami v distribuci fytohormonu auxinu (Song et al. 2015). Dále také u *Arabidopsis thaliana*, kde se ukazuje, že v odpovědi by mohl hrát roli nitrátový transportér (Zheng et al. 2016). Kromě změny v architektuře kořenového systému a rychlosti růstu postranních kořenů byla také pozorována změna růstu kořenových vlásků (Pitts et al. 1998, Shin and Schachtman 2004, Jung et al. 2009). K elongaci kořenových vlásků dochází působením fytohormonů etylénu a auxinu. Obsah etylénu je zvýšen již několik hodin po začátku deficiencie (Shin and Schachtman 2004). Signální dráhy a mechanismy vedoucí k odpovědi kořenového systému na nedostatek  $K^+$  jsou podrobněji popsány dále v textu (kap. 5).

Mimo všechny tyto změny kořenového systému byla pozorována i zvýšená tvorba aerenchymu v kořenech u  $K^+$  deficientních rostlin. Což může být užitečná adaptace na nedostatek živin, snižují se tím metabolické náklady na průzkum půdy. Největší užitečnost byla pozorována u rostlin při nedostatku  $K^+$ , což může souviset i s tím, že u těchto rostlin je omezen C více, než u rostlin trpících nedostatkem P a N (Postma and Lynch 2011).



**Obrázek 6 – Typické fenotypy kořenů různých ekotypů rostliny *Arabidopsis thaliana* rostoucí na kontrolním médiu a na médiu s nízkým obsahem  $K^+$ . Převzato z (Kellermeier et al. 2013).**

### 4.3 Odolnost vůči abiotickým stresům

Dalším projevem nedostatku  $K^+$  je snížená odolnost rostlin vůči stresovým faktorům prostředí. Dostatečné množství  $K^+$  proto může zlepšit toleranci rostliny k abiotickým i biotickým stresovým faktorům, což je i jednou z výzev současného zemědělství (Wang and Wu 2015)

#### 4.3.1 Sucho

Hlavním faktorem omezující růst rostlin je dostupnost vody související s tím, že rostliny jsou celosvětově stále více vystavovány suchu a vysokým teplotám, mnohdy na delší časové období (Römheld and Kirkby 2010). To zvyšuje mimo jiné i požadavky na dostupnost  $K^+$ , jehož dostatečné množství je důležité v adaptaci na sucho. Jeho hlavní funkcí je udržení osmotické regulace a fixace  $CO_2$

při fotosyntéze. Stres způsobený suchem ovlivňuje uzavírání průduchů, což snižuje fixaci CO<sub>2</sub>. Inhibice fotosyntetických dějů vede ke zvýšení produkce reaktivních forem kyslíku (ROS) (Gupta et al. 1989). Tvorba ROS u rostlin, které jsou vystaveny stresu z nedostatku vody a současně nízké koncentraci K<sup>+</sup> a velkému množství slunečního záření, způsobuje oxidativní poškození chloroplastů a s tím dále související poškození listů (Cakmak 2005).

Negativní vliv špatné dostupnosti K<sup>+</sup> na schopnost rostlin odolávat suchu byl opakovaně pozorován v různých studiích, u různých druhů rostlin. Například Egilla et al. dokumentuje větší biomasu kořenů, listů i prýtu ibišku po přidání K<sup>+</sup> u rostlin trpících suchem. V této práci byl zaznamenán i nárůst listové plochy po přidání K<sup>+</sup> při stresu ze sucha (Egilla et al. 2001). Podobné výsledky byly ukázány i u šalvěže (Eakes et al. 1991). Práce Umar et al. prokazuje zvýšení výnosnosti semen, zvýšení produkce biomasy a celkového výnosu sklizně při aplikaci K<sup>+</sup> u horčice, čiroku i podzemnice olejné. Jednotlivé plodiny, však vykazovaly nejvyšší výnosy při rozdílných dávkách K<sup>+</sup> (Umar 2006). Při pokusu s pšenicí bylo dokázáno, že u rostlin trpících nedostatkem vody, které byly nadstandardně hnojeny K<sup>+</sup>, vzrostla fotosyntetická aktivita v desítkách procent oproti standardně hnojeným (Pier and Berkowitz 1987).

Celá řada faktorů může mít souvislost se zvýšenou citlivostí K<sup>+</sup> deficientních rostlin k suchu. Kromě zhoršení fotosyntetické aktivity nedostatek K<sup>+</sup> podobně jako sucho omezuje tvorbu kořenů, což utváří negativní zpětnou vazbu, jejímž výsledkem je nižší množství K<sup>+</sup> přijímané kořeny, které dále snižuje fyziologickou odolnost rostliny. Je potřeba adekvátních dávek K<sup>+</sup> v období sucha k zajištění transportu fotoasimilátů do kořenů, čímž se podporuje jejich růst (Römheld and Kirkby 2010).

Jedním z východisek by mohla být aplikace hnojiv K<sup>+</sup> hlouběji do půdy, např. společně s P a N. Tato aplikace vyvolá hlubší kořenění rostlin, čímž umožňuje získat vodu pomocí kořenů ve větších hloubkách (Römheld and Kirkby 2010). Výhody hluboko umístěných hnojiv byly ukázány v některých experimentech provedených na polích v hloubce mezi 25 a 45 cm (Egilla et al. 2001).



### 4.3.2 Salinita

Nedostatek  $K^+$  zhoršuje také schopnost rostliny odolávat stresu ze zasolení, což se projevuje např. nižší produkcí biomasy u rostlin vystavených kombinací obou faktorů, oproti rostlinám vystaveným pouze zvýšené salinitě (Botella et al. 1997). Vzhledem k roli  $K^+$  v rostlině, se u rostlin trpících stresem ze zasolení a zároveň deficiencí  $K^+$  prohlubují negativní vlivy, jako je zavírání průduchů, snížení rychlosti fotosyntézy, tvorba ROS, ale také zhoršení osmotické regulace a iontová toxicita (Cakmak 2005).

Zasolení způsobuje kromě nespecifického osmotického stresu i cytotoxický stres (Taiz et al. 2006). Zasolení (nejčastěji spojené se zvýšenou koncentrací  $Na^+$  a  $Cl^-$  iontů) díky kompetici mezi  $Na^+$  a  $K^+$  negativně ovlivňuje příjem  $K^+$  a dochází ke snížení obsahu  $K^+$  v rostlině (Ball et al. 1987, Botella et al. 1997).  $Na^+$  navíc interferuje s funkcemi  $K^+$  v buňce, proto je pro buňku důležité udržení přiměřeného poměru  $Na^+/K^+$  (Marschner 1995, Adams and Shin 2014).

Negativní vliv  $Na^+$  souvisí především s rolí  $K^+$  v regulaci enzymatické aktivity prostřednictvím vlivu na prostorové uspořádání enzymů (viz výše v kapitole 4.1). Na enzymy se mohou vázat i ionty  $Na^+$ , které ale potřebují mnohem větší energii k dehydrataci než  $K^+$ . Pokud se na enzym naváže  $Na^+$ , tak je konformace enzymu pozměněna a dochází k tomu, že substrát není schopen se navázat do vazebného místa (Barker and Pilbeam 2007). Příkladem mohou být již výše zmiňované enzymy ADP-glukóza-pyrofosforyláza a  $H^+$ ATPáza. U obou těchto proteinů byla popsána výrazně nižší aktivita v přítomnosti iontů  $Na^+$  oproti  $K^+$ . (Nitsos and Evans 1969, Mengel and Schubert 1985, Marschner 1995, Barker and Pilbeam 2007).

Rostliny mají proto mechanismy, které jim umožňují udržovat homeostázi  $K^+/Na^+$ . Signálem zapojeným v odpovědi rostliny na salinitu jsou ionty  $Ca^{2+}$ . Ionty  $Ca^{2+}$  inhibují NSCC (nonselective cation channels) transportér lokalizovaný na PM, který zajišťuje vstup  $Na^+$  (Demidchik and Tester 2002) a  $Na^+$  indukovaný výtok  $K^+$  iontů (Shabala et al. 2006). Tento proces vede ke zlepšení poměru  $Na^+/K^+$ . Existují i další komplexy závislé na  $Ca^{2+}$  hrající roli v příjmu  $K^+$  a homeostázi  $Na^+$  (Luan et al. 2009). V *Arabidopsis* byla zaznamenána změna exprese genů kódujících  $K^+$  přenašeč KUP6 a KUP11 a kanály SKOR a AKT2/3 jako odpověď na salinitu (Maathuis 2006). Především u jednoděložných rostlin se pak vyskytují HKT

transportéry, které jsou také s největší pravděpodobností zapojeny do udržování homeostáze  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  (Jabnour et al. 2009).

Všechny tyto nepříznivé vlivy jsou pro rostlinu zátěží, přesto však existují druhy zvládající zasolení lépe, nazývané halofyty a druhy, které jsou více senzitivní vůči salinitě, nazývané glykofyty (Taiz et al. 2006). Halofyty mají schopnost akumulovat relativně velké množství  $\text{Na}^+$  (Barker and Pilbeam 2007). Např. u *Beta vulgaris*, která patří mezi  $\text{Na}^+$  tolerantní druhy byly pozorovány negativní projevy až při 97,5% substituci draslíku sodíkem, kdy bylo dodáno 0,1 mM  $\text{K}^+$  a 3,9 mM  $\text{Na}^+$  (Faust and Schubert 2016). Glykofyty, což je většina rostlin, jsou naopak náchylné na výkyvy salinity v půdě a dlouhodobější zasolení, a především u nich je potřeba udržovat správnou homeostázi  $\text{K}^+$  prostřednictvím jeho dostatečné dostupnosti v prostředí (Shabala and Cuin 2007).

### 4.3.3 Chlad a mráz

Chlad a mráz jsou faktory ovlivňující rostliny různým způsobem. Při chladu jsou především ovlivněny metabolické procesy v důsledku např. změny fluidity membrán nebo stability enzymů, což vede k produkci ROS a oxidativnímu poškození buněčných struktur. Mráz způsobuje spíše poškození buněčných struktur v souvislosti s tvorbou ledových krystalů v pletivech a výdejem vody z buněk při mrznutí vody v extracelulárním prostoru (viz shrnutí (Taiz et al. 2006)). Vzhledem k propojenosti negativních vlivů chladu a nedostatku  $\text{K}^+$  bylo prokázáno zmírnění oxidativního stresu, snížená produkce ROS a potlačení aktivace kyslíkových radikálů produkovaných NADPH oxidázami na rostlinách vystavených stresu z chladu po zlepšení dodávek  $\text{K}^+$  (Shen et al. 2000). Např. u různých druhů zeleniny (rajče, paprika, lilek) rostoucích mimo skleníky při teplotách pohybujících se mezi 4°C až 16°C byla pozorována vyšší tolerance na stres způsobený nízkou teplotou při zvýšení aplikace hnojiv s obsahem  $\text{K}^+$ . Dodání těchto hnojiv zlepšilo celkový výnos u rajčat 2,4 krát, u paprik 1,9 krát a u lilku 1,7 krát (Hakerlerler et al. 1997). U kukuřice, což je velmi senzitivní plodina vůči chladu, byla pozorována aktivace antioxidantního systému v důsledku tzv. primingu semen roztokem KCl. Priming semen je agronomická metoda používaná ke zlepšení klíčivosti semen a zvýšení stresové odolnosti rostlin. Představuje řízenou částečnou rehydrataci osiva, která v semenech nastartuje metabolické procesy za normálních podmínek aktivované

během časně fáze klíčení, ale neumožní jejich úplné vyklíčení a semena jsou znovu vysušena na původní váhu (Paparella et al. 2015). Semena kukuřice ošetřená během primingu roztokem KCl a následně vystavená chladu, měla kratší dobu klíčení a větší jednotnost klíčení než kontrolní semena. Priming semen s pomocí KCl tedy zlepšil toleranci rostlin vůči chladu. (Farooq et al. 2008).

Zmírňující efekt vyšších dávek  $K^+$  na poškození rostlin vystavených mrazu byl prokázán např. na bramborách. V experimentu byly brambory pěstovány na půdách s různými koncentracemi  $K^+$ . Po přidání hnojiv s obsahem  $K^+$  se snížilo poškození způsobené mrazem a vzrostla výnosnost hlíz. Největší rozdíly byly viděny především na půdách s nejmenším obsahem K. Na půdách s vysokým obsahem  $K^+$  klesly nepříznivé vlivy mrazu až na nulu, ale rozdíly ve výnosnosti plodin byly nepatrné (Singh and Grewal 1980). Podobných výsledků dosáhli u stejné plodiny i další autoři (Sud K.C. and Sharma R.C. 2001).

#### **4.4 Odolnost vůči biotickým stresům (herbivoři, patogenní organismy)**

V řadě případů bylo pozorováno také snížené napadení rostlin škůdci a chorobami při zvýšené dostupnosti  $K^+$ . Např. u rýže dodávka  $K^+$  pozitivně ovlivnila množství biomasy a zároveň se na těchto rostlinách vyskytovalo větší množství mrtvých škůdců a menší množství živých ve srovnání s kontrolními rostlinami, které rostly bez přidání  $K^+$ , ale za normálního množství P a N. Jednalo se v tomto případě o škůdce z řádu Lepidoptera, jejichž larvy penetrují stonky (Sarwar 2012). Další studie ukázaly také vyšší odolnost vůči chorobám způsobenými houbovými patogeny u rostlin se zvýšenou hladinou  $K^+$  (Williams and Smith 2001, Holzmueller et al. 2007, Sarwar 2012). Např. byl pozorován menší rozsah hnití stébel u rýže v důsledku napadení houbovými patogeny (Williams and Smith 2001). I jiné výzkumy pozorovaly snížené dopady chorob např. u bavlníku (Pervez et al. 2007) nebo dřínu květnatého (Holzmueller et al. 2007). V některých případech však nebyl prokázán žádný efekt dodání  $K^+$ , nebo byl pozorován dokonce efekt opačný (Nam et al. 2006).

Ačkoli mechanismy nejsou zcela jasné, zvýšená odolnost může být přičítána více faktorům. Marschner vysvětluje přínos  $K^+$  v odolnosti rostlin vůči škůdcům a patogenům v syntéze vysokomolekulárních sloučenin, jako jsou proteiny, škrob a celulóza, čímž je snížena koncentrace rozpustných sacharidů, organických kyselin,

aminokyselin a amidů v pletivech rostliny. Tyto nízkomolekulární sloučeniny se naopak akumulují v pletivech v  $K^+$  deficientních rostlinách. Zvýšené množství nízkomolekulárních sloučenin u  $K^+$  deficientních rostlin vytváří příznivé prostředí pro vývoj patogenů a hmyzu a navíc jsou pro ně atraktivnější z hlediska potravy (Marschner 1995). Deficience  $K^+$  zřejmě navíc komplikuje obranu rostliny vůči patogenům, např. interferuje s časnou odpovědí rostliny na patogena (Amtmann et al. 2008).

## 5 Reakce rostliny na nedostatek draslíku

Rostlina nemá možnost změnit stanoviště v reakci na nedostatek prvků v půdě, proto se v průběhu evoluce vytvořily mechanismy, díky kterým je schopna přežít nepříznivé období. Totéž platí i pro dostupnost  $K^+$  (viz shrnutí (Sharma et al. 2013, Wang and Wu 2013)). V následujícím textu se proto pokusím shrnout regulační mechanismy a signální dráhy, které jsou v rostlině aktivovány nedostatkem  $K^+$  a také popsat odpovědi jimi zprostředkované.

### 5.1 Transport $K^+$

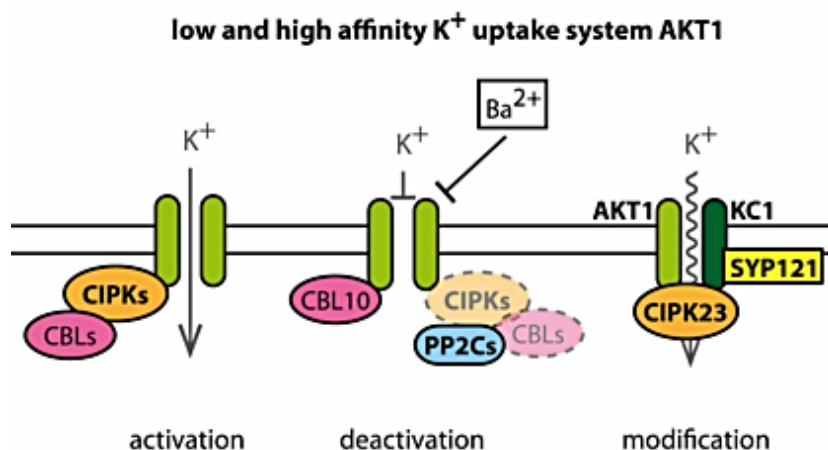
Jednou z významných reakcí rostliny na nedostatek  $K^+$  jsou změny v příjmu a transportu  $K^+$ . Absorpce  $K^+$  závisí na aktivitě protonových pump ( $H^+ATPáz$ ) a výskytu  $K^+$  transportérů na PM. Elektrochemický potenciál může pohánět příjem  $K^+$  pomocí KT/HAK/KUP transportérů, které kotransportují  $K^+$  a H. Jak už bylo zmíněno výše, u *Arabidopsis* hlavní příjem  $K^+$  v kořenech při nízké dostupnosti  $K^+$  zajišťují HAK5 a AKT1 (Rodríguez-Navarro 2000).

Vysokoafinitní transportér HAK5 je nedostatkem  $K^+$  regulován především na transkripční úrovni. Exprese *HAK5* je za dostatečné dostupnosti  $K^+$  minimální a významně narůstá právě za  $K^+$  deficientních podmínek (Gierth et al. 2005).

V signální dráze vedoucí k aktivaci exprese *HAK5* jsou zřejmě zapojeny reaktivní formy kyslíku (ROS). Tyto látky jsou známé především jako toxické, fungují však i jako signální molekuly biotických a abiotických stresů (Neill et al. 2002). Významnou roli zřejmě hrají i při deficienci  $K^+$ . Např.  $H_2O_2$  je zapojen do regulace odpovědi rostliny při nedostatku  $K^+$ . Bylo prokázáno, že dochází k akumulaci  $H_2O_2$  jako odpověď na krátkodobou deficienci  $K^+$ , které spouští

expresi některých genů (Shin and Schachtman 2004, Shin et al. 2005). Produkce ROS je v rostlině zajišťována mimo jiné různými oxidázami a peroxidázami. Jednou z peroxidáz je i RCI3 (rare cold inducible gene 3). Právě u této peroxidázy bylo pozorováno, že hraje roli v indukci exprese genu *HAK5*, kódujícím jeden z nejdůležitějších transportérů pro příjem  $K^+$  pomocí kořenů u  $K^+$  deficientních rostlin (Kim et al. 2010). Vyřazení *RCI3* vede ke snížení exprese *HAK5* při nedostatku  $K^+$ . Naopak rostliny overexprimující *RCI3* vykazují vyšší produkci ROS a zároveň větší míru exprese *HAK5* (Kim et al. 2010). V regulaci exprese *HAK5* nicméně hraje roli i vysoké množství  $NH_4^+$  v půdě, kdy již 100  $\mu M$  koncentrace může výrazněji potlačovat expresi genu tohoto transportéru (Qi et al. 2008). Aktivita *HAK5* je dále regulována i na postranlační úrovni prostřednictvím fosforylace. V aktivaci *HAK5* fosforylací jsou zapojeny vápníkové senzory - CBL proteiny (calcineurin B-like proteins), konkrétně CBL1 a CBL 8-11 a kináza CIPK23 (CBL-interacting protein kinase 23), která s nimi interaguje (Ragel et al. 2015).

ROS jsou zapojeny i v regulaci aktivity kanálu AKT1 při  $K^+$  deficientních podmínkách. V tomto případě vede signální dráha před  $Ca^{2+}$ . ROS aktivují  $Ca^{2+}$  kanály, které zprostředkovávají vtok  $Ca^{2+}$  do cytoplasmy (Demidchik and Maathuis 2007). V cytoplasmě tyto ionty aktivují CBL proteiny, které jsou dále schopné regulovat kanál AKT1.  $Ca^{2+}$  ionty jsou vyžadovány v interakci CBL a CIPK, která je potřeba pro fosforylaci AKT1. Konkrétně se jedná o CBL1/9 a CIPK23 (Geiger et al. 2009). Tento kanál je důležitý pro příjem  $K^+$  pomocí kořenů u  $K^+$  deficientních rostlin a fosforylace vede k jeho aktivaci (Daram et al. 1997). Ačkoliv je AKT1 kanál, je překvapivě schopný zajišťovat příjem  $K^+$  z roztoku již při koncentraci okolo 10  $\mu M$  (Hirsch et al. 1998). Funguje tedy v nízkoafinitním i vysokoafinitním režimu. Další regulace AKT1 zahrnuje jeho deaktivaci za účasti CBL10 a fosfatázy PP2C (protein phosphatases 2C), viz shrnutí (Sharma et al. 2013). Kanál AKT1 navíc funguje jako homotetramer skládající se ze 4 podjednotek AKT1, ale i jako heterotetramer, kde jsou 2 podjednotky AKT1 nahrazeny regulačními podjednotkami KC1 ( $K^+$  channel 1) (Geiger et al. 2009). Přesný mechanismus změny homotetrameru na heterotetramer zatím není znám, ale dochází k němu především při nízkých koncentracích  $K^+$  v půdě. Pokud kanál funguje jako heterotetramer, stává se hypersenzitivním vůči  $K^+$  a je schopný lépe blokovat únik  $K^+$  z buňky a zmírňovat tak jeho ztráty (Geiger et al. 2009).



**Obrázek 7 – Regulace kanálu AKT1**

CBLs – vápníkové senzory (calcineurin B-like proteins), CIPKs – kinázy interagující s CBL (CBL-interacting protein kinases), CBL10 – (calcineurin B-like protein 10), PP2Cs – fosfatázy 2C (protein phosphatases 2C), AKT1 – K<sup>+</sup> kanál (*Arabidopsis* K<sup>+</sup> transporter 1), KC1 – K<sup>+</sup> kanál (K<sup>+</sup> channel 1), SYP121 – syntaxin protein 121. Převzato z (Sharma et al. 2013).

## 5.2 Růst kořenového systému

Nedostatek K<sup>+</sup>, jak již bylo zmíněno, ovlivňuje růst kořenů a jejich architekturu. Podle mnoha výzkumů dochází k inhibici růstu primárního i postranních kořenů a stimulaci růstu kořenových vlásků (Jung et al. 2009). V reakci kořenového systému na nedostatek K<sup>+</sup> hrají roli fytohormony. Akumulace etylénu, kyseliny jasmonové a auxinu byla často zaznamenána jako odpověď na deficienci K<sup>+</sup> (Jung et al. 2009). Po přidání etylénu nebo auxinu do externího média dochází k inhibici růstu hlavního kořene a elongaci kořenových vlásků. Etylén je fytohormon reagující na nedostatek K<sup>+</sup> již po několika hodinách, zvýšením svého obsahu (Shin and Schachtman 2004). Změna architektury kořenů K<sup>+</sup> deficientních rostlin je závislá na signální dráze etylénu a genech *ETR1* (ethylene response 1) a *EIN2* (ethylene insensitive 2). Bylo prokázáno, že u *etr1* a *ein2* insenzitivních mutantů dochází k utlumení inhibice růstu primárního kořene při nedostatku K<sup>+</sup>.

Stejně jako u mutantů *etr1* a *ein2* dochází k zvrácení inhibice růstu hlavního kořene také u auxin-rezistentních mutantů při deficienci K<sup>+</sup> (Jung et al. 2009). Tento fakt ukazuje, že auxin je další fytohormon zapojující se do regulace růstu kořenů u K<sup>+</sup> deficientních rostlin. Výzkumy ukazují, že se auxin a etylén

v signálních drahách ovlivňují a formují auxin-etylénové signály, které kontrolují růst a vývoj kořenů, viz shrnutí (Stepanova et al. 2007, Muday et al. 2012). Auxin je také spojen s  $K^+$  transportérem TRH1/KUP4 z rodiny KT/HAK/KUP, který pokud je vyřazený, dochází k ovlivnění gravitropického chování kořene a zhoršenému rozvoji kořenových vlásků u *Arabidopsis* (Vicente-Agullo et al. 2004). TRH1 je v podobě dimeru přímo schopen transportovat auxin a podílí se tak na regulaci růstu kořenových vlásků (Daras et al. 2015).

Další molekulou, která může hrát roli nejen v regulaci transportu  $K^+$  a exprese transportéru HAK5, ale také ovlivňovat růst kořenů je  $NH_4^+$ . Při nízkém množství  $K^+$  v půdě přítomnost  $NH_4^+$  prohlubuje inhibici růst kořenů (Hoopen et al. 2010). Důvodem je pravděpodobně kompetice těchto dvou iontů, ale i samotný nadměrný vstup  $NH_4^+$  do rostlin. Ke kompetici dochází vzhledem k jejich podobným vlastnostem (průměr iontu v hydratovaném stavu náboj, hydratační energie) a tomu, že ačkoliv  $NH_4^+$  má své transportéry, tak některé  $K^+$  transportéry a kanály jsou propustné i pro  $NH_4^+$ , např. AKT1, AtHAK5 (high-affinity  $K^+$  transporter v *Arabidopsis thaliana* 5), HvHKT2.1 (high-affinity  $K^+$  transporter u *Hordeum vulgare* 2.1) (Hoopen et al. 2010).

Některé další výzkumy poukazují na to, že množství dostupného  $K^+$  v půdě s tím spojená signalizace může souviset s množstvím N na úrovni transkripce i translace. U  $K^+$  deficientních rostlin byla pozorována změna exprese genů nejen u  $K^+$  transportérů, ale také u  $NO_3^-$  transportérů. Konkrétně jde např. o transportér NPF7.3 / NRT1.5 (NPF = nitrate transporter (NRT1)/peptide transporter (PTR) transporter family 7.3; NRT = nitrate transporter 1.5) zprostředkovávající transport  $NO_3^-$  mezi kořeny a nadzemní částí u *Arabidopsis*. Bylo pozorováno, že mutanti *nrt1.5* mají sníženou translokaci z kořenů do nadzemních částí. Tento fakt naznačuje, že příjem  $NO_3^-$  a jeho transport se může týkat dodávky  $K^+$  a transport  $K^+$  je závislý na  $NO_3^-$  transportu (Lin et al. 2008). V *nrt1.5* mutantech je potlačena exprese HAK5 oproti divokému ekotypu, což snižuje vtok  $K^+$  do buněk kořenů při snížené dodávce  $K^+$  (Drechsler et al. 2015). Nedostatek  $K^+$  v kořenech je zřejmě zodpovědný za sníženou hustotu laterálních kořenů při nedostatku  $K^+$  u tohoto mutanta (Zheng et al. 2016).

## 6 Závěr

Práce se věnuje mechanismům signalizace a projevům rostliny při nedostatku  $K^+$ , jejichž pochopení má význam především v zemědělství. Dostatečné množství  $K^+$ , díky důležitosti  $K^+$  v mnoha fyziologických procesech, pozitivně ovlivňuje výnos a kvalitu rostlin a jejich odolnost vůči biotickým a abiotickým stresovým faktorům. Dnes pěstované rostliny jsou stále více vystavovány např. vysokým teplotám, suchu a zasolení půd.

Vzhledem k důležitosti  $K^+$  v rostlinné produkci a následně i v nutričních hodnotách potravin, je snahou vyvinout kultivary, které jsou schopny efektivně přijímat a využívat  $K^+$  a díky tomu více odolávat nepříznivým vlivům biotických a abiotických faktorů. Důležité je také pochopit další mechanismy a anatomické změny v deficientních rostlinách. Základy pro tyto experimenty existují, přestože se některé již provedené výsledky lišily s ohledem na rostlinný druh, případně na konkrétní ekotypy jednoho druhu.

Ve své diplomové práci bych se ráda věnovala konkrétním přenašečům transportujícím  $K^+$  z rodiny KT/HAK/KUP, do které patří vysokoafinitní draslíkové transportéry významné pro příjem  $K^+$  z prostředí, ale funkce řady členů této rodiny nebyla ještě charakterizována.



## 7 Seznam použité literatury

- Adams, E., and R. Shin. 2014. Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants. *Journal of Integrative Plant Biology* 56:231–249.
- Ache, P., D. Becker, N. Ivashikina, P. Dietrich, M. R. G. Roelfsema, and R. Hedrich. 2000. GORK, a delayed outward rectifier expressed in guard cells of *Arabidopsis thaliana*, is a K<sup>+</sup>-selective, K<sup>+</sup>-sensing ion channel. *FEBS letters* 486:93–98.
- Al-Abbas, A. H., R. Barr, J. D. Hall, P. L. Crane, and M. F. Baumgardner. 1972. Spectra of normal and nutrient-deficient maize. LARS Technical Reports 128.
- Amtmann, A., S. Troufflard, and P. Armengaud. 2008. The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiologia Plantarum* 133:682–691.
- Ball, M., W. Chow, and J. Anderson. 1987. Salinity-induced potassium deficiency causes loss of functional photosystem II in leaves of the grey mangrove, *Avicennia marina*, through depletion of the atrazine-binding polypeptide. *Australian Journal of Plant Physiology* 14:351–361.
- Barker, A. V., and D. J. Pilbeam. 2007. *Handbook of Plant Nutrition*. Taylor and Francis Group, LLC, USA.
- Barragán, V., E. O. Leidi, Z. Andrés, L. Rubio, A. De Luca, J. A. Fernández, B. Cubero, and J. M. Pardo. 2012. Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 24:1127–1142.
- Battie-Laclau, P., J. P. Laclau, C. Beri, L. Mietton, M. R. A. Muniz, B. C. Arenque, M. De Cassia Piccolo, L. Jordan-Meille, J. P. Bouillet, and Y. Nouvellon. 2014. Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, Cell and Environment* 37:70–81.
- Becker, D., D. Geiger, M. Dunkel, A. Roller, A. Bertl, A. Latz, A. Carpaneto, P. Dietrich, M. R. G. Roelfsema, C. Voelker, D. Schmidt, B. Mueller-Roeber, K. Czempinski, and R. Hedrich. 2004. AtTPK4, an *Arabidopsis* tandem-pore K<sup>+</sup> channel, poised to control the pollen membrane voltage in a pH- and Ca<sup>2+</sup>-dependent manner. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:15621–15626.

- Becker, D., S. Hoth, P. Ache, S. Wenkel, M. R. G. Roelfsema, O. Meyerhoff, W. Hartung, and R. Hedrich. 2003. Regulation of the ABA-sensitive Arabidopsis potassium channel gene GORK in response to water stress. *FEBS Letters* 554:119–126.
- Bennett, P., W. Choi, and J. Rogera. 1998. Microbial destruction of feldspars. *Mineral Management* 8:149–150.
- Botella, M. a., V. Martinez, J. Pardines, and a. Cerdá. 1997. Salinity induced potassium deficiency in maize plants. *Journal of Plant Physiology* 150:200–205.
- Brady, N. C., and R. R. Weil. 2002. *The Nature and Properties of Soils* (13th Ed.). Pearson Education, Inc., USA.
- Cakmak, I. 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168:521–530.
- Cooke, G. W., E. S. Carter, U. Bracco, V. Wenner, P. Würsch, K. Mengel, and J. Barber. 1977. Fertilizer use and production of carbohydrates and lipids. Page Proceedings of the 13th Colloquium of the International Potash Institute.
- Daram, P., S. Urbach, F. Gaymard, H. Sentenac, and I. Chérel. 1997. Tetramerization of the AKT1 plant potassium channel involves its C-terminal cytoplasmic domain. *The EMBO Journal* 16:3455–3463.
- Daras, G., S. Rigas, D. Tsitsekian, T. A. Iacovides, and P. Hatzopoulos. 2015. Potassium transporter TRH1 subunits assemble regulating root-hair elongation autonomously from the cell fate determination pathway. *Plant Science* 231:131–137.
- Deeken, R., D. Geiger, J. Fromm, O. Koroleva, P. Ache, R. Langenfeld-Heyser, N. Sauer, S. T. May, and R. Hedrich. 2002. Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of Arabidopsis. *Planta* 216:334–344.
- Demidchik, V., and F. J. M. Maathuis. 2007. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: From salt stress to signalling and development. *New Phytologist* 175:387–404.
- Demidchik, V., and M. Tester. 2002. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from Arabidopsis roots. *Plant Physiology* 128:379–387.
- Drechsler, N., Y. Zheng, A. Böhner, B. Nobmann, N. von Wiren, R. Kunze, and C.

- Rausch. 2015. Nitrate-dependent control of shoot K homeostasis by the nitrate transporter1/peptide transporter family member NPF7.3/NRT1.5 and the stellar K<sup>+</sup> outward rectifier SKOR in Arabidopsis. *Plant Physiology* 169:2832–2847.
- Drew, M. C. 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley 75:479–490.
- Durell, S. R., and H. R. Guy. 1999. Structural models of the KtrB, TrkH, and Trk1,2 symporters based on the structure of the KcsA K(+) channel. *Biophysical journal* 77:789–807.
- Eakes, D. J., R. D. Wright, and J. R. Seiler. 1991. Potassium nutrition and moisture stress tolerance of salvia. *HortScience* 26:422.
- Egilla, J. N., F. T. Davies, and M. C. Drew. 2001. Effect of potassium on drought resistance of Hibiscus rosa-sinensis cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant and Soil* 229:213–224.
- Epstein, E., D. W. Rains, and O. E. Elzam. 1963. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 49:684–692.
- FAO. 2015. World fertilizer trends and outlook to 2018. Food and agriculture organization of the United Nations, Rome.
- Farooq, M., T. Aziz, Z. A. Cheema, M. Hussain, and A. Khaliq. 2008. Activation of antioxidant system by KCl improves the chilling tolerance in hybrid maize. *Journal Agronomy and Crop Science* 194:438–448.
- Faust, F., and S. Schubert. 2016. Protein synthesis is the most sensitive process when potassium is substituted by sodium in the nutrition of sugar beet (*Beta vulgaris*). *Plant Physiology and Biochemistry* 107:237–247.
- Gaymard, F., G. Pilot, B. Lacombe, D. Bouchez, D. Bruneau, J. Boucherez, N. Michaux-Ferrière, J. B. Thibaud, and H. Sentenac. 1998. Identification and disruption of a plant shaker-like outward channel involved in K<sup>+</sup> release into the xylem sap. *Cell* 94:647–655.
- Geiger, D., D. Becker, D. Vosloh, F. Gambale, K. Palme, M. Rehers, U. Anschuetz, I. Dreyer, J. Kudla, and R. Hedrich. 2009. Heteromeric AtKC1·AKT1 channels in Arabidopsis roots facilitate growth under K<sup>+</sup>-limiting conditions. *Journal of Biological Chemistry* 284:21288–21295.
- Gerardeaux, E., L. Jordan-Meille, J. Constantin, S. Pellerin, and M. Dingkuhn.

2010. Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in *Gossypium hirsutum* (L.). *Environmental and Experimental Botany* 67:451–459.
- Gierth, M., and P. Mäser. 2007. Potassium transporters in plants - Involvement in K<sup>+</sup> acquisition, redistribution and homeostasis. *FEBS Letters* 581:2348–2356.
- Gierth, M., P. Mäser, and J. I. Schroeder. 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.
- Gobert, A., S. Isayenkov, C. Voelker, K. Czempinski, and F. J. M. Maathuis. 2007. The two-pore channel TPK1 gene encodes the vacuolar K<sup>+</sup> conductance and plays a role in K<sup>+</sup> homeostasis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:10726–10731.
- Gupta, A. S., G. A. Berkowitz, and P. A. Pier. 1989. Maintenance of photosynthesis at low leaf water potential in wheat: role of potassium status and irrigation history. *Plant Physiology* 89:1358–1365.
- Gupta, M., X. Qiu, L. Wang, W. Xie, C. Zhang, L. Xiong, X. Lian, and Q. Zhang. 2008. KT/HAK/KUP potassium transporters gene family and their whole-life cycle expression profile in rice (*Oryza sativa*). *Molecular Genetics and Genomics* 280:437–452.
- Hakerlerler, H., M. Oktay, N. Eryüce, and B. Yafmur. 1997. Effect of potassium sources on the chilling tolerance of some vegetable seedling grown in hotbeds. Pages 353–359 *Food security in the WANA region, the essential need for balanced fertilization*.
- Han, H. S., and K. D. Lee. 2005. Phosphate and potassium solubilizing bacteria effect on mineral uptake , soil availability and growth of eggplant. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences* 1:176–180.
- Han, H. S., Supanjani, and K. D. Lee. 2006. Effect of co-inoculation with phosphate and potassium solubilizing bacteria on mineral uptake and growth of pepper and cucumber. *Plant, Soil and Environment* 52:130–136.
- He, F. J., and G. A. MacGregor. 2008. Beneficial effects of potassium on human health. *Physiologia Plantarum* 133:725–735.
- Hedrich, R. 2012. Ion channels in plants. *Physiological Reviews* 92:1777–1811.
- Hermans, C., J. P. Hammond, P. J. White, and N. Verbruggen. 2006. How do plants

- respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science* 11:610–617.
- Hirsch, R. E., B. D. Lewis, E. P. Spalding, and M. R. Sussman. 1998. A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition. *Science* 280:918–921.
- Höhner, R., A. Aboukila, H.-H. Kunz, and K. Venema. 2016. Proton gradients and proton-dependent transport processes in the chloroplast. *Frontiers in Plant Science* 7:1–7.
- Holthusen, D., S. Peth, and R. Horn. 2010. Impact of potassium concentration and matric potential on soil stability derived from rheological parameters. *Soil and Tillage Research* 111:75–85.
- Holzmueller, E. J., S. Jose, and M. A. Jenkins. 2007. Influence of calcium, potassium, and magnesium on *Cornus florida* L. density and resistance to dogwood anthracnose. *Plant and Soil* 290:189–199.
- Hoopen, F. Ten, T. A. Cuin, P. Pédas, J. N. Hegelund, S. Shabala, J. K. Schjoerring, and T. P. Jahn. 2010. Competition between uptake of ammonium and potassium in barley and arabidopsis roots: Molecular mechanisms and physiological consequences. *Journal of Experimental Botany* 61:2303–2315.
- Hosy, E., A. Vavasseur, K. Mouline, I. Dreyer, F. Gaymard, F. Porée, J. Boucherez, A. Lebaudy, D. Bouchez, A.-A. Very, T. Simonneau, J.-B. Thibaud, and H. Sentenac. 2003. The Arabidopsis outward K<sup>+</sup> channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:5549–5554.
- Huber, S. C. 1984. Biochemical basis for effects of K-deficiency on assimilate export rate and accumulation of soluble sugars in soybean leaves. *Plant physiology* 76:424–430.
- Jabnourne, M., S. Espeout, D. Mieulet, C. Fizames, J.-L. Verdeil, G. Conéjéro, A. Rodríguez-Navarro, H. Sentenac, E. Guiderdoni, C. Abdelly, and A.-A. Véry. 2009. Diversity in expression patterns and functional properties in the rice HKT transporter family. *Plant Physiology* 150:1955–1971.
- Jordan-Meille, L., and S. Pellerin. 2008. Shoot and root growth of hydroponic maize (*Zea mays* L.) as influenced by K deficiency. *Plant and Soil* 304:157–168.
- Jung, J.-Y., R. Shin, and D. P. Schachtman. 2009. Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in Arabidopsis. *The Plant Cell* 21:607–621.

- Kellermeier, F., F. Chardon, and A. Amtmann. 2013. Natural variation of Arabidopsis root architecture reveals complementing adaptive strategies to potassium starvation. *Plant Physiology* 161:1421–1432.
- Kim, E. J., J. M. Kwak, N. Uozumi, and J. I. Schroeder. 1998. AtKUP1: An Arabidopsis gene encoding high-affinity potassium transport activity. *The Plant Cell* 10:51–62.
- Kim, M. J., S. Ciani, and D. P. Schachtman. 2010. A peroxidase contributes to ROS production during Arabidopsis root response to potassium deficiency. *Molecular Plant* 3:420–427.
- Lagarde, D., M. Basset, M. Lepetit, G. Conejero, F. Gaymard, S. Astruc, and C. Grignon. 1996. Tissue-specific expression of Arabidopsis AKT1 gene is consistent with a role in K<sup>+</sup> nutrition. *The Plant Journal* 9:195–203.
- Leigh, R. A., and R. G. Wyn Jones. 1984. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytologist* 97:1–13.
- Lin, S.-H., H.-F. Kuo, G. Canivenc, C.-S. Lin, M. Lepetit, P.-K. Hsu, P. Tillard, H.-L. Lin, Y.-Y. Wang, C.-B. Tsai, A. Gojon, and Y.-F. Tsay. 2008. Mutation of the Arabidopsis NRT1.5 nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport. *The Plant Cell* 20:2514–2528.
- Lu, Z., J. Lu, Y. Pan, P. Lu, X. Li, R. Cong, and T. Ren. 2016. Anatomical variation of mesophyll conductance under potassium deficiency has a vital role in determining leaf photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 39:2428–2439.
- Luan, S., W. Lan, and S. Chul Lee. 2009. Potassium nutrition, sodium toxicity, and calcium signaling: connections through the CBL-CIPK network. *Current Opinion in Plant Biology* 12:339–346.
- Maathuis, F. J. M. 2006. The role of monovalent cation transporters in plant responses to salinity. *Journal of Experimental Botany* 57:1137–1147.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press.
- Marschner, H., E. a Kirkby, and I. Cakmak. 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *Journal of Experimental Botany* 47:1255–1263.
- Mengel, K., E. . Kirkby, H. Kosegarten, and T. Appel. 2001. *Principles of Plant Nutrition*. Springer Netherlands.
- Mengel, K., and S. Schubert. 1985. Active extrusion of protons into deionized water

- by roots of intact maize plants. *Plant Physiology* 79:344–348.
- Mouline, K., A. Véry, F. Gaymard, J. Boucherez, G. Pilot, M. Devic, D. Bouchez, J. Thibaud, and H. Sentenac. 2002. disruption of a Shaker K<sup>+</sup> channel in Arabidopsis Pollen tube development and competitive ability are impaired by disruption of a Shaker K<sup>+</sup> channel in Arabidopsis. *Genes and Development* 16:339–350.
- Muday, G. K., A. Rahman, and B. M. Binder. 2012. Auxin and ethylene: Collaborators or competitors? *Trends in Plant Science* 17:181–195.
- Mühling, K. H., S. Schubert, and K. Mengel. 1993. Role of Plasmalemma H<sup>+</sup> ATPase in Sugar Retention by Roots of Intact Maize and Field Bean Plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 161:155–161.
- Nam, M., S. Jeong, Y. Lee, J. Choi, and H. Kim. 2006. Effects of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium nutrition on strawberry anthracnose. *Plant Pathology* 55:246–249.
- Neill, S., R. Desikan, and J. Hancock. 2002. Hydrogen peroxide signalling. *Current Opinion in Plant Biology* 5:388–395.
- Nieves-Cordones, M., R. Ródenas, A. Chavanieu, R. M. Rivero, V. Martinez, I. Gaillard, and F. Rubio. 2016. Uneven HAK/KUP/KT protein diversity among angiosperms: Species distribution and perspectives. *Frontiers in Plant Science* 7:1–7.
- Nitsos, R. E., and H. J. Evans. 1969. Effects of Univalent Cationis on thie Activity of Particulate Starch Synthetase. *Plant physiology* 44:1260–1266.
- O’Toole, J. C., K. Treharne, M. Turnipseed, K. Crookston, and J. Ozbun. 1980. Effect of potassium nutrition on leaf anatomy and net photosynthesis of *Phaseolus Vulgaris* L. *New Phytologist* 84:623–630.
- Osakabe, Y., N. Arinaga, T. Umezawa, S. Katsura, K. Nagamachi, H. Tanaka, H. Ohiraki, K. Yamada, S.-U. Seo, M. Abo, E. Yoshimura, K. Shinozaki, and K. Yamaguchi-Shinozaki. 2013. Osmotic stress responses and plant growth controlled by potassium transporters in Arabidopsis. *Plant Cell* 25:609–624.
- Paparella, S., S. S. Araújo, G. Rossi, M. Wijayasinghe, D. Carbonera, and A. Balestrazzi. 2015. Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports* 34:1281–1293.
- Pervez, H., M. Ashraf, M. I. Makhdam, and T. Mahmood. 2007. Potassium nutrition of cotton (*Gossypium Hirsutum* L.) in relation to cotton leaf curl

- virus disease in aridisols 39:529–539.
- Pettigrew, W. T. 1999. Potassium deficiency increases specific leaf weights and leaf glucose levels in field-grown cotton. *Agronomy Journal* 91:962–968.
- Pettigrew, W. T. 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. *Physiologia Plantarum* 133:670–681.
- Pier, P. a, and G. a Berkowitz. 1987. Modulation of water stress effects on photosynthesis by altered leaf K<sup>+</sup>. *Plant Physiology* 85:655–661.
- Pilot, G., B. Lacombe, F. Gaymard, I. Chérel, J. Boucherez, J. B. Thibaud, and H. Sentenac. 2001. Guard cell inward K<sup>+</sup> channel activity in *Arabidopsis* involves expression of the twin channel subunits KAT1 and KAT2. *Journal of Biological Chemistry* 276:3215–3221.
- Pitts, R. J., A. Cernac, and M. Estelle. 1998. Auxin and ethylene promote root hair elongation in *Arabidopsis*. *Plant Journal* 16:553–560.
- Postma, J. A., and J. P. Lynch. 2011. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. *Plant Physiology* 156:1190–1201.
- Qi, Z., C. R. Hampton, R. Shin, B. J. Barkla, P. J. White, and D. P. Schachtman. 2008. The high affinity K<sup>+</sup> transporter AtHAK5 plays a physiological role in planta at very low K<sup>+</sup> concentrations and provides a caesium uptake pathway in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany* 59:595–607.
- Ragel, P., R. Ródenas, E. García-Martín, Z. Andrés, I. Villalta, M. Nieves-Cordones, R. M. Rivero, V. Martínez, J. M. Pardo, F. J. Quintero, and F. Rubio. 2015. CIPK23 regulates HAK5-mediated high-affinity K<sup>+</sup> uptake in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiology* 169:pp.01401.2015.
- Rigas, S., G. Debrosses, K. Haralampidis, F. Vicente-Agullo, K. a Feldmann, A. Grabov, L. Dolan, and P. Hatzopoulos. 2001. TRH1 encodes a potassium transporter required for tip growth in *Arabidopsis* root hairs. *The Plant Cell* 13:139–151.
- Rodríguez-Navarro, A. 2000. Potassium transport in fungi and plants. *Biochimica et Biophysica Acta - Reviews on Biomembranes* 1469:1–30.
- Römheld, V., and E. A. Kirkby. 2010. Research on potassium in agriculture: Needs and prospects. *Plant and Soil* 335:155–180.
- Rubio, F., W. Gassmann, and J. Schroeder. 1995. Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt



- tolerance. *Science* 270:1660–1663.
- Sardans, J., and J. Penuelas. 2015. Potassium: A neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography* 24:261–275.
- Sarwar, M. 2012. Effects of potassium fertilization on population build up of rice stem borers (lepidopteron pests) and rice (*Oryza sativa* L.) yield. *Journal of Cereals and Oil seeds* 3:6–9.
- Sentenac, H., N. Bonneaud, M. Minet, F. Lacroute, J. Salmon, F. Gaymard, and C. Grignon. 1992. Cloning and Expression in Yeast of a Plant Potassium Ion Transport System. *Science* 256:663–665.
- Shabala, S., and T. A. Cuin. 2007. Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum* 133:651–669.
- Shabala, S., V. Demidchik, L. Shabala, T. a Cuin, S. J. Smith, A. J. Miller, J. M. Davies, and I. a Newman. 2006. Extracellular Ca<sup>2+</sup> ameliorates NaCl-induced K<sup>+</sup> loss from Arabidopsis root and leaf cells by controlling plasma membrane K<sup>+</sup> -permeable channels. *Plant Physiology* 141:1653–1665.
- Sharma, T., I. Dreyer, and J. Riedelsberger. 2013. The role of K(+) channels in uptake and redistribution of potassium in the model plant Arabidopsis thaliana. *Frontiers in Plant Science* 4:1–16.
- Shen, W., K. Nada, and S. Tachibana. 2000. Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars. *Plant Physiology* 124:431–439.
- Shin, R., R. H. Berg, and D. P. Schachtman. 2005. Reactive oxygen species and root hairs in arabidopsis root response to nitrogen, phosphorus and potassium deficiency. *Plant and Cell Physiology* 46:1350–1357.
- Shin, R., and D. P. Schachtman. 2004. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:8827–8832.
- Schroeder JI, Ward JM, G. W. 1994. Perspective on the physiology and structure of inward - rectifying K<sup>+</sup> channels in higher plants: Biophysical Implications for K<sup>+</sup> Uptake. *Annual Reviews of Biophysics and Biomolecular Structure* 23.
- Singh, and Grewal. 1980. Effect of Potassium Nutrition on Frost Damage and Yield of Potato Plants on Alluvial Soils of the Punjab (India). *Plant and Soil* 57:105–106.
- Song, W., S. Liu, L. Meng, R. Xue, C. Wang, G. Liu, C. Dong, S. Wang, J. Dong, and Y. Zhang. 2015. Potassium deficiency inhibits lateral root development in

- tobacco seedlings by changing auxin distribution. *Plant and Soil* 396:163–173.
- Spalding, E. P., R. E. Hirsch, D. R. Lewis, Z. Qi, M. R. Sussman, and B. D. Lewis. 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.
- Stepanova, A. N., J. Yun, A. V. Likhacheva, and J. M. Alonso. 2007. Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots. *The Plant Cell* 19:2169–2185.
- Sud K.C., and Sharma R.C. 2001. Potassium management for yield and quality of potato. Pages 363–381 *in* P. NS and Bansal SK, editors. Proceedings of an Intentional Symposium on the role of potassium in nutrient management for sustainable crop production in India. International potash institute.
- Taiz, L., E. Zeiger, I. M. Moller, and A. Murphy. 2006. *Plant Physiology and Development*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland USA.
- Triboulot, M. B., J. Pritchard, and G. Levy. 1997. Effects of potassium deficiency on cell water relations and elongation of tap and lateral roots of maritime pine seedlings. *New Phytologist* 135:183–190.
- Umar, S. 2006. Alleviating adverse effects of water stress on yield of sorghum, mustard and groundnut by potassium application. *Pakistan Journal of Botany* 38:1373–1380.
- Vaněk, V., J. Balík, R. Němeček, D. Pavlíková, and P. Tlustoš. 1999. *Výživa a hnojení polích plodin, ovoce a zeleniny*. Farmář - zemědělské listy, Praha.
- Véry, A. A., M. Nieves-Cordones, M. Daly, I. Khan, C. Fizames, and H. Sentenac. 2014. Molecular biology of K<sup>+</sup> transport across the plant cell membrane: What do we learn from comparison between plant species? *Journal of Plant Physiology* 171:748–769.
- Vicente-Agullo, F., S. Rigas, G. Desbrosses, L. Dolan, P. Hatzopoulos, and A. Grabov. 2004. Potassium carrier TRH1 is required for auxin transport in *Arabidopsis* roots. *The Plant Journal* 40:523–535.
- Voelker, C., D. Schmidt, B. Mueller-Roeber, and K. Czempinski. 2006. Members of the *Arabidopsis* AtTPK/KCO family form homomeric vacuolar channels in planta. *The Plant Journal* 48:296–306.
- Walker, D. J., R. a Leigh, and a J. Miller. 1996. Potassium homeostasis in vacuolate plant cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the*

- United States of America 93:10510–10514.
- Wang, Y., and W.-H. Wu. 2013. Potassium transport and signaling in higher plants. *Annual Review of Plant Biology* 64:451–476.
- Wang, Y., and W. H. Wu. 2015. Genetic approaches for improvement of the crop potassium acquisition and utilization efficiency. *Current Opinion in Plant Biology* 25:46–52.
- White, P. J., J. P. Hammond, G. J. King, H. C. Bowen, R. M. Hayden, M. C. Meacham, W. P. Spracklen, and M. R. Broadley. 2010. Genetic analysis of potassium use efficiency in *Brassica oleracea*. *Annals of Botany* 105:1199–1210.
- Williams, J., and S. G. Smith. 2001. Correcting potassium deficiency can reduce rice stem diseases. *Better Crops* 85:7–9.
- Zhao, D., D. M. Oosterhuis, and C. W. Bednarz. 2001. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica* 39:103–109.
- Zheng, Y., N. Drechsler, C. Rausch, and R. Kunze. 2016. The *Arabidopsis* nitrate transporter NPF7.3/NRT1.5 is involved in lateral root development under potassium deprivation. *Plant Signaling & Behavior* 11:1–5.
- Zörb, C., M. Senbayram, and E. Peiter. 2014. Potassium in agriculture - Status and perspectives. *Journal of Plant Physiology* 171:656–669.