

Калият – критичен елемент за устойчивостта на растенията към абиотичен стрес – обзор

Веселина Василева

ИПАЗР „Никола Пушкарров“, Селскостопанска академия, София, България

E-mail: v.hristova@issapp-pushkarov.org

Резюме

Калият е сред основните хранителни елементи, осигуряващи оптимален растеж и развитие на растенията. Той регулира физичното състояние на клетъчните колоиди, активира различни ензимни системи, дава отражение върху обмяната на органични киселини и въглехидрати. Калият има ключова роля за толерантността на културите към засушаване, засоляване, преовлажняване на почвите, висок интензитет на светлината, ниски температури, слани.

Този материал обобщава информация за ролята на К при развитието на растенията в условията на променящата се околна среда. За съжаление независимо от ключовата му роля, в исторически план този хранителен елемент е подценяван за сметка на азота и фосфора и не е поставян акцент върху усвояването и ефективното му използване. Устойчивото земеползване, опазването на почвеното плодородие и осигуряването на продоволствена сигурност за все по-бързо нарастващото население на земята, особено в условията на промените в климата, са сред основните проблеми, с които се налага да се справяме днес, а и в бъдеще време. Защо не калият да е ключът към разрешаването им?

Ключови думи: калий, промени в климата, стрес, засоляване, засушаване, понижаване на температурите, преовлажняване

Potassium – critical nutrient for plant abiotic stress tolerance. A review

Veselina Vasileva

Institute of soil science, agrotechnology and plant protection “Nikola Poushkarov”, Agricultural Academy, Sofia, Bulgaria

Corresponding author: v.hristova@issapp-pushkarov.org

Citation: Vasileva, V. (2023). Potassium – critical nutrient for plant abiotic stress tolerance. A review. *Bulgarian Journal of Soil Science Agrochemistry and Ecology, 57(2)*, 12-28.

Abstract

Among the macroelements, potassium is a primary nutrient that facilitates the optimal growth and development of plants. It regulates the physicochemical properties of cellular colloids, activates multiple enzymatic systems, and modulates the exchange of organic acids and carbohydrates. Potassium exerts a main influence on crop resistance to abiotic stresses, including, drought, soil salinity, waterlogging, high light intensity, low temperature, and frosts.

The paper provides a synthesis of the current knowledge on the contribution of potassium to plant growth and development under dynamic environmental scenarios. Despite its critical importance, potassium has been historically underrated in comparison to nitrogen and phosphorus, and there has been insufficient focus on its uptake and efficient utilization. Ensuring sustainable land management, preserving soil fertility, and ensuring food security for the rapidly growing global population amidst the challenges of climate change represent some of the most pressing issues that we must address in the present and future. The question is why shouldn't potassium be the key to solving them?

Key words: potassium, climate change, stress, salt stress, drought stress, cold stress, waterlogging stress

Въведение

Калият е безусловно необходим хранителен елемент за растежа и развитието на растенията. Физиологично е равностоеен на азота и фосфора, независимо от различните количествени потребности на културите и различната ефективност от торенето с азотни, фосфорни и калиеви торове. Необходимостта на растенията от калий като съществен елемент от минералното хранене на растенията, е установена в средата на миналия век. След неуспешни опити да бъде заменен с други, сходни по химични свойства едновалентни елементи (натрий, литий, рубидий и цезий) е потвърдено, че калият изпълнява специфични, присъщи само за него функции в растителния организъм (Liebig, 1840; Mengel & Kirkby, 2001).

За съжаление в съвременното селско стопанство, калия като хранителен елемент е подценяван, а времето и нормите на торене често са основани на оптимално снабдяване с N (Öborn et al., 2005; Nikolova, 2010). Прилагането на калиеви торове е много ограничено, в

сравнение с азотните (N) и фосфорните (P) торове и по-малко от 50% от калия, изнесен с вегетативната маса и плодовете на културите се възстановява (Smil, 1999; Nikolova & Popp, 2007). Това до голяма степен се определя и от високата цена на вноския тор. Същевременно обаче небалансираното торене води след себе си до изчерпване на наличните запаси от калий в почвата, а това оказва негативен ефект върху плодородието ѝ.

Калият има ключова роля в растителния организъм – регулира физичното състояние на клетъчните колоиди, активира различни ензимни системи, дава отражение върху обмяната на органичните киселини и въглехидратите, участва в процесите, свързани с трансформирането на енергията и обмяната на азота (Kernan, 1966; Nikolova, 2010). Една от най-важните функции на калиевите йони е регулирането на отварянето и затварянето на устицата на клетките, като по този начин се осъществява обменът на въглероден диоксид (CO_2), водни пари и кислород (O_2) от атмосферата. Под влияние на калиевото хранене се засилва и

постъпването на вода в растенията, увеличава се „оводнеността“ на тъканите, колоидно-свързаната вода и тургора на клетките, понижава се транспирацията (Anas & Colakoglu, 1995; Armstrong, 1998).

Счита се, че калиевата токсичност сама по себе си е рядкост, но като лесно усвоим от корените елемент, калият може да се натрупва в количества, по-големи от физиологичните изисквания на растенията – т.н. луксозно хранене. Според Kafkafi (1990) подобно натрупване при оптимални условия на отглеждане би могло да се разглежда като „застрахователна стратегия“, която има за цел да осигури оцеляването на растенията в условията на стрес.

Селскостопанското производство е ограничено от редица абиотични фактори, които водят до намалена количествено, а и качествено реколта. За съжаление климатичните модели прогнозираят, че честотата и продължителността на периодите на суша и високи температури ще се увеличат в някои части на света, а други – ще бъдат подложени на бури и наводнения. Ефектът от подобни климатични промени може да се види при топлата вълна, обхванала Европа през 2003 година, която доведе до спад в производството на културите с над 30% (Ciais et al., 2005). Очакванията са подобни климатични аномалии да окажат сериозно въздействие върху селскостопанските практики по целия свят (Brouder & Volenec, 2008).

Заради фундаменталната си роля в растенията, калият оказва и пряко, и косвено влияние върху устойчивостта на културите при промени в средата (суша, засоляване, промени в температурата или светлината).

Роля на калия в устойчивостта на растенията към абиотичен стрес

Засушаване

Основното ограничение за отглеждането на редица култури в сухи и полусухи региони е наличието на вода в почвата. При засушаване растежът на корените и скоростта на дифузия на калиеви йони от почвата към корените са ограничени, тъй като по-малко почвени пори са

пълни с вода, а това води до по-малки количества усвоен от растението калий (Mengel & Kirkby, 2001). По-ниските концентрации допълнително намаляват устойчивостта към засушаване и калиевата абсорбция. Растенията могат да „противодействат“ на този порочен кръг чрез увеличаване на дължината на корените си и засилване на секрецията на желатинообразни вещества с висок капацитет за задържане на вода (Carminati & Vetterlein, 2013). При сухи почви обаче растежът на корените също е затруднен, а по-малките размери на кореновата система водят до по-нататъшно намаляване в усвояването на хранителни елементи (Hu & Schmidhalter, 2005).

За да се подготвят съществуващите сортове за периоди на засушаване се препоръчва торене с калий над нивата, необходими за оптимален добив в условия без стрес, препоръчва се и листно торене, заради затрудненото усвояване на калия от корените. Друг способ за подобряване устойчивостта на културите е чрез по-дълбоко вкореняване, по-големи абсорбционни повърхности и по-голямо задържане на вода в растителните тъкани. При почви, чиято повърхност изсъхва, нуждите на растенията могат да се обезпечат чрез дълбоко внасяне на калиеви торове, в комбинация с хранителни вещества, които стимулират кореновия растеж, като нитрати например (Kirkby et al., 2009; Römhald & Kirkby, 2010).

Според Egilla et al. (2001) при продължително засушаване осигуряването на оптимални количества калий на растенията, в сравнение с по-ниски такива, води до натрупване на по-голяма суха маса. Lindhauer (1985) докладва, че при оптимално калиево торене не само се увеличава общата суха маса на растението и площта на листата, но също така се подобрява задържането на вода в растителните тъкани, в условията на стрес, причинен от засушаване. Това би могло да се дължи на правилното функциониране на устицата, регулирано от калиевите йони и съответните по-високи нива на фотосинтеза (Marschner, 2012). Освен това, калият е ключов елемент за транслокацията на фотоасимилати в корените. Установено е, че

повишеното снабдяване с калий в слабо запасени почви води до увеличаване на кореновата повърхност, в резултат на повишено поглъщане на вода (Römheld & Kirkby, 2010).

Поддържането на оптимален воден статус на растенията е ключово за оцеляването им в периоди на засушаване. Осмотичната корекция е основна характеристика, която се свързва с поддържането на висок клетъчен тургор и задържане на вода в отговор на воден дефицит. Редица проучвания установяват положителна корелация между осмотичното регулиране на листата и устойчивостта при суша на различни растителни видове (DaCosta & Huang, 2006). Според White (2013) количествено калият се явява най-важният неорганичен осмотик в растенията и е основен определящ фактор за клетъчния тургор. Параметърът е особено важен, тъй като за разширяване на клетките е необходимо подходящо тургорно налягане (Mengel & Arneke, 1982). При растения, развиващи се върху суха почва поемането на вода и поддържането на твърдост на тъканите изискват допълнително намаляване на осмотичния потенциал на растението чрез увеличаване на концентрацията на клетъчен осмолит. Подобна корекция растенията могат да осъществят чрез синтез на захари, алкохоли или аминокиселини (Hu & Schmidhalter, 2005), като този процес до голяма степен зависи от осигуряването на фотоасимилати. Това обаче е енергийно „скъпа“ за растенията задача, за разлика от усвояването и натрупването на високи количества калий (Chen et al., 2005). Нещо повече, според Grzebisz et al. (2013) засушаване и хиперосмотични обработки, имитиращи почва с нисък воден потенциал водят до продължително натрупване на калий в корените на растенията. В полеви условия това обилно снабдяване подпомага осмотичното регулиране и осигурява нарастването на клетките при ниска почвена влага. Т.е. оптималният калиев статус улеснява осмотичната корекция, поддържаща високо тургорно налягане, относителното съдържание на вода и по-ниския осмотичен потенциал, като по този начин се подобрява способността на растенията да понесат засушаване (Kant &

Kafkafi, 2002; Egilla et al., 2005).

Както беше разгледано по-горе калият има ключова роля при регулирането на отварянето на устицата на клетките. Правилното ѝ функциониране е от съществено значение за фотосинтезата, водния режим, в това число водните загуби от транспирация, транспорта на хранителни вещества и за охлаждането на растенията (Armstrong, 1998). По време на стрес от засушаване бързото затваряне на устицата и запазването на вътрешната влага са от съществено значение за адаптирането на растенията към условията на суша. Калият има решаваща роля и в регулирането на тургора в растителните клетки по време на движението на устицата (Marschner, 2012). Той е необходим за правилното ѝ функциониране чрез осигуряване на осмотична движеща сила за приток на вода във вакуолите на защитните клетки (Peiter, 2011). Следователно резистентността на устицата е намалена, а асимилацията на CO_2 се подобрява при добра обезпеченост с калий в условия, които насърчават отварянето на устицата (висок интензитет на светлина например) (Kwak et al., 2001). При стрес от засушаване се насърчава затварянето на устицата чрез абсцицинова киселина – АВА (фитохормон) (Blatt et al., 2014). При калиев дефицит е затруднено не само отварянето, но и затварянето на устицата, тъй като пълното ѝ затваряне изисква обратно налягане от повърхностните клетки, намиращи се в най-външния епидермален слой, чийто потенциал за налягане се формира от натрупване на калий (Brag, 1972; Roelfsema & Hedrich, 2002). Peiter et al. (2005) обобщават, че при недостатъчна обезпеченост с калий епидермалните клетки са с нисък тургор, като това пречи на пълното затваряне на устицата. Друго обяснение е, че калиевото гладуване води до повишеното производство на етилен, а той от своя страна влияе върху абсцизовата киселина (Shin & Schachtman, 2004; Tanaka et al., 2005; Wang et al., 2013). По-пълното затваряне на устицата през деня води до ограничаване на дифузията на CO_2 и фотосинтезата – това би могло да доведе до повишено генериране на реактивни кислородни радикали (ROS),

които имат потенциал за клетъчно увреждане. Затварянето на устицата се предшества от бързо освобождаване на калиеви йони от предпазните клетки в апопласта (пространството извън плазмената мембрана – клетъчната стена и междуклетъчните пространства) на листата, и се предполага, че устицата трудно биха останали отворени в условия на калиев дефицит. Според редица проучвания калиев недостиг води до затваряне на устицата и инхибиране на скоростта на фотосинтезата, в следствие от дехидратацията на хлоропластите (Tomemori et al., 2002; Egilla et al., 2005; Cakmak, 2005; Jin et al., 2011; Tsonev et al., 2011). Обратно на това, Pervez et al. (2004), Benlloch-Gonzalez et al. (2008) и Benlloch-Gonzalez et al. (2010) в изведени със слънчоглед, маслини и памук експерименти установяват, че калият няма ефект върху проводимостта на устицата и скоростта на фотосинтеза при условия с добро напояване, но калиев дефицит може да благоприятства отварянето на устицата и да увеличи транспирацията, сравнено с добре обезпечени с калий растения, подложени на стрес от засушаване. Според Benlloch-Gonzalez (2010) калиевият дефицит може да попречи на индуцираното от воден стрес затваряне на устицата чрез синтез на етилен, и проводимостта ѝ да бъде значително намалена. Калиевият недостиг ускорява транскрипцията на гени, участващи в производството на етилен, като по този начин и се стимулира процеса (Shin & Schachtman, 2004). Повишеният етилен инхибира действието на АВА върху устицата и допълнително забавя затварянето ѝ (Tanaka et al., 2005). При продължително засушаване, в калиево дефицитна среда устицата не функционират правилно, като това води до големи загуби на вода от растенията. Стресът от засушаване не намалява ефективността на използване на водата от растенията (WUE), дори напротив – повишава го, тъй като устицата се затварят по-бързо, при воден дефицит (Egilla et al., 2005).

Дефицитното калиево хранене на растенията оказва влияние върху флоема – това води до натрупване на захари във фотосинтетично

активните тъкани и нарушено енергийно снабдяване на корените (Zhao et al., 2001; Hermans et al., 2006), освен това редица ензими на първичния метаболизъм, като нишесте синтаза имат нужда от калий за функционирането си (Marschner, 2012). И двата процеса водят до натрупване на разтворими захари, които чрез обратна връзка инхибират фотосинтетична въглеродна фиксация. Светлинната реакция също зависи от калия, който осигурява баланс на заряда. Инхибирането на фотосинтезата, както от засушаване, така и от калиев дефицит води до неправилно разпределение на електрони към O_2 – по този начин се произвеждат реактивни кислородни радикали (ROS), причиняващи оксидативен стрес (Fu & Huang, 2001; Reddy et al., 2004; Cakmak, 2005; Cruz de Carvalho, 2008). ROS имат двойко действие при абиотичен стрес, което до голяма степен зависи от тяхната клетъчна концентрация. При ниски нива спомогат за сигнализиране на растението за стрес, чрез задействане на реакции за защита/аклиматизация (Dat et al., 2000; Vranova et al., 2002). Независимо от това, обаче са изключително вредни за клетките при концентрации на фитотоксичност – в тези случаи се наблюдава оксидативен стрес и клетъчна смърт (Foyer et al., 2002; Mittler, 2002; Oerke & Dehne, 2004; Cakmak, 2005).

Според Cakmak (2005) образуването на ROS в растения, отглеждани в условията на суша, може да се увеличи при калиев дефицит. В условия на засушаване и недостиг на калиева храна, неправилното функциониране на устицата, преобразуването на светлинната енергия в химическа и износа на фотосинтетични продукти от листата към нефотосинтезиращите органи на растенията (корени, грудки, развиващи се плодове) ограничават значително фотосинтетичната фиксация на CO_2 . В следствие на това молекулярният O_2 се активира и растението генерира ROS, което от своя страна води до окислително разграждане на хлорофила и мембраните (Cakmak, 2000; Egilla et al., 2005). За да се поддържа асимилацията на CO_2 растенията, отглеждани в условия на засушаване имат по-големи изисквания към

снабдяването с калий, в сравнение с растенията, отглеждани при добър воден режим (Römheld & Kirkby, 2010). Според Egilla et al. (2005) повишаването на концентрациите калий в растителните клетки, до степен на калиев излишък, може да предотврати инхибиране на фотосинтезата.

Друг основен източник за производство на ROS в растителните клетки е никотинамид-аденин-динуклеотид-фосфат (NADPH⁻) - зависимата оксидазна активация (Vranova et al., 2002). NADPH-оксидиращите ензими катализират едноелектронната редукция на O₂ до O₂⁻ чрез използване на NADPH като донор на електрони (Сакмак, 2005). В експеримент с фасул Сакмак (2005) установява, че активността на NADPH оксидазата във вътрешноклетъчната течност на корените (цитозола) се повишава с увеличаване на калиевия дефицит, като това води до увеличаване на NADPH-зависимото генериране на O₂⁻. Вероятна причина за това е, че при калиево гладуване се натрупва абсцидинова киселина (ABA), а е доказано, че тя е ефективна при увеличаване на концентрациите H₂O₂ и O₂⁻ в корените или листата (Jiang & Zhang, 2001; Lin & Као, 2001; Peuke et al., 2002). Чрез оптималното предлагане на калиев субстрат може да се инхибира производството на ROS при стрес от суша, като се намали активността на NADPH оксидазата и се поддържа фотосинтетичния транспорт на електрони (Сакмак, 2005).

Калиевото хранене се оказва ключово за контролиране на водния баланс в растенията и смекчаване на вреди, нанесени в следствие на засушаване (Abdel Wahab & Abd-Alla, 1995; Nikolova, 2006). Според Sangakkara et al. (2000) прилагането на високи норми калиеви торове дори могат да смекчат негативните ефекти от продължително засушаване, особено при отглеждането на култури с плитка коренова система, като повечето бобови култури.

Засоляване

Засоляването на почвите е един от основните абиотични стресове, на които са изложени културните растения. Той засяга около 7% от общата земна площ или над 1/3 от обработвае-

мите земи, като според някои учени над 800 млн. ha земи са засегнати от засоляване (Munns, 2005). Този проблем се среща най-често в условията на поливно земеделие при сух или полусух климат, заради възходящото движение на солите в почвения разтвор (Shabala & Cuin, 2008). В България около 40 000 ha са засегнати от този деградационен процес.

Натрупването на високи концентрации соли в почвата намалява водният ѝ потенциал, затруднява усвояването на вода от кореновата система на растенията, като по този начин нарушава водния им баланс. Високите концентрации на соли в растителната тъкан могат да бъдат токсични за някои култури (Munns & Tester, 2008). В условията на засолен почви се инхибира покълването на семената и растежа на растенията. Високите солеви концентрации оказват негативно влияние върху анатомията на листата и физиологията на растенията, а от там и върху фотосинтезата, протеиновия синтез, производството на енергия и липидния метаболизъм (Parida & Das, 2005).

Според Munns & Tester (2008) растежа на растенията се повлиява от солеността на почвите в две основни фази: бърза осмотична фаза – при нея се намалява наличната за растенията вода и се инхибира растежа на млади листа и бавна йонна фаза – води до солева токсичност и стареенето на зрелите листа се ускорява. Установено е, че растенията се справят със солевия стрес чрез различни механизми – ограничаване на усвояването на Na⁺, изключване на Na⁺ или клетъчно разпределяне на високи количества Na⁺ във вакуолата (Hasegawa et al., 2000; Yang et al., 2012).

Антагонизмът между Na⁺ и K⁺ е добре проучен, те взимат участие в т.н. калиево-натриева помпа при кореновото хранене на растенията. В резултат на приликите във физикохимичните си свойства тези йони се конкурират за основни места на свързване в ключови метаболитни процеси (Shabala & Cuin, 2008; Marschner, 2012). При растения, отглеждани върху засолен почви често се наблюдава калиев дефицит, тъй като от една страна високите концентрации Na⁺ инхибират

активността на K^+ и това води до намаляване на наличния K^+ в почвения разтвор. От друга страна има по-слабо усвояване на K^+ , тъй като Na^+ пречат на транслокацията на K^+ от корените към нарастващите части на растенията и се конкурират с тях за места на поглъщане в плазмената мембрана. Освен това високото натоварване с Na^+ води до нарушаване целостта на плазмената мембрана и спад на цитозолния K^+ , в следствие на масивно изтичане на K^+ от кореновите клетки (Shabala & Cuin, 2008; Coskun et al., 2010; Demidchik, 2014). То би могло да бъде причинено от активиране на насочени навън калиеви канали, като GORK1 и от намаленото напрежение на мембраната. Натрия също така задейства приток на Ca^{2+} в цитозола, а повишената цитозолна концентрация на Ca^{2+} активира NADPH оксидази – те от своя страна генерират OH^* , който може да се превърне в H_2O_2 (Becker et al., 2003). Тези ROS активират Ca и K канали (Knight et al., 1997; Demidchik et al., 2003). Според Chen et al., (2007) Na-индуцираното изтичане на калий може да бъде подобро от ROS акцептори, и установяват, че генотипните разлики в ROS и Na-индуцираното изтичане на K^+ корелират добре с толерантността на растенията към засоляване на почвата. При нисък калиев статус на растенията образуването на ROS и свързаните с това клетъчни увреждания се дължат на ефектите на калиев дефицит и/или Na^+ токсичност. Те се изразяват основно във възпрепятстване режима на отваряне и затваряне на устицата и инхибиране на фотосинтетичната активност, но в крайна сметка се затормозява растежа на растенията и се намаляват добивите (Gong et al., 2011). Образуването на ROS, предизвикано от солевата концентрация, може да доведе до апоптоза или програмирана клетъчна смърт (PCD). Това е физиологичен процес за самоунищожаване на клетките, който има за цел по-ефективно адаптиране на растителния организъм към средата. Установено е, че високото цитозолно съотношение на K^+/Na^+ е ключово за задействането на този механизъм (Shabala, 2009).

Трябва да се отбележи, че цитозолът и

вакуолите са основните резервоари на калий в растителните клетки. И докато цитозолните концентрации на калиеви йони се поддържат с постоянно ниво, то вакуолните могат да варират в широки граници. В условията на калиев дефицит постоянната цитозолна концентрация се обезпечава за сметка на вакуолен калий (Walker et al., 1996).

Според Arpe & Blumwald (2007) натрупването на Na^+ в цитозола е токсично дори за устойчиви на засоляване растения. Натриевата токсичност се състои в изместване на калия от K-зависими протеини, което води до тяхното инактивиране (Munns & Tester, 2008). Растителният организъм се справя с този проблем посредством устойчиви гликофити, които изключват Na^+ от кореновите клетки чрез активни транспортни механизми. Въпреки това с течение на времето концентрацията му в клетъчните стени на корените се повишава и започва да циркулира през плазмената мембрана (Malagoli et al., 2008). При тези механизми на изключване, растенията поддържат ниски нива на Na^+ и основния осмотик в листата им е K^+ – ключов за поддържане на клетъчния тургор и осмотичното регулиране.

От друга страна цитозолният Na^+ може да бъде ограничен до вакуолите на издънките и корените, като вместо K^+ , той да осигурява необходимото осмотично налягане в пространството между вакуолната мембрана. От решаващо значение е обаче, растенията да имат механизми, предпазващи цитоплазмата от освобождаване на вакуолен натрий. Предполага се, че вакуолният катионен канал (TPC1) осигурява такъв „еднопосочен Na клапан“ (Ivashikina & Hedrich, 2005; Peiter, 2011). Повечето култури, толерантни към засоляване на почвата, като захарно цвекло или ечемик, използват именно този механизъм (Wakeel, 2013). Mian et al. (2011) установяват, че при лек солев стрес, повишеното поглъщане на Na^+ при ечемик, води до растеж и по-висока натриева концентрация в издънките. Те предполагат, че ако Na^+ може да бъде „заклучен“ във вакуолите и да осигури осмотично налягане, може да стимулира растежа и да се намалят изискванията към калиева храна на растения, отглеждани върху засолени почви.

И в двата случая – при култури, включващи или изключващи Na^+ , е необходимо да се поддържа клетъчно съдържание на K^+ над определен праг и високо цитозолно съотношение K^+/Na^+ , за да се обезпечат основните ензимни функции (Shabala & Cuin, 2008). Това може да стане както чрез задържане на K^+ , така и с предотвратяване натрупването на Na^+ , но се явява решаващо за растежа на растенията и устойчивостта им към засоляване. Оптималното снабдяване с калий води до по-високо натрупване на K^+ в растителната тъкан, а от там се намалява концентрацията на Na^+ и се повишава K^+/Na^+ съотношение.

Само по себе си абсолютното количество Na^+ не влияе върху устойчивостта на растенията към засоляване, а цитозолното съотношение K^+/Na^+ определя толерантността им (Shabala & Cuin, 2008; Shabala & Pottosin, 2010). Поддържането му, често е затруднено, тъй като притокът на натрий причинява деполяризация на плазмената мембрана и се намалява усвояването на калий. Освен това при висока външна концентрация, Na^+ и K^+ се конкурират за едни и същи неселективни катионни канали (NSCCs) (Demidchik et al., 2002). Усвояването на Na^+ през NSCCs се инхибира от двувалентни катиони (Demidchik & Tester, 2002), което е и едно от обясненията за положителното влияние на калция при повишаване на устойчивостта на растенията на засоляване.

Na-индуцираното освобождаване на калий от кореновите клетки и намаленото натрупване на Na^+ при високи концентрации калий в разтвора, са два процеса, които могат да работят в симбиоза или като алтернативи един на друг. За да се постигне повишаване на устойчивостта на растенията към засоляване е необходимо да се определи кой от тях е критичен за конкретната култура, но имайки предвид многобройните роли на калия в устойчивостта към засоляване, често се наблюдава по-добър растеж и развитие на културите, отглеждани върху засолени почви, чрез калиево торене (Wakeel, 2013).

Degl'Innocenti et al. (2009) установяват, че растежът на ечемик и толерантността му към

засоляване намаляват, при отглеждането му в условията на солеви стрес и калиев дефицит. Недостигът на калий води до повишаване на чувствителността към соли и до значително увеличаване на вредните им ефекти върху фотосинтезата. Сходни резултати са получени от Qu et al. (2011) и Qu et al. (2012) в експеримент с царевица. Те докладват, че в условия на калиев глад се инхибира азота, фотосинтетичната асимилация на въглерод и се нарушава абсорбцията на светлина от PS1 и PS2. Chen et al. (2007) установяват линейна корелация между усвояеният K^+ и асимилацията на CO_2 , растежа на растенията, степента им на оцеляване, относителния добив на зърно и толерантността към солеви стрес, при третиране с NaCl в експеримент с ечемик.

Понижаване на температурата

При сериозно понижаване на температурите растенията са подложени на стрес. Той води до потискане на растежа и развитието им, а от там и до ограничена продуктивност. Влиянието, което оказва върху растенията е от една страна директно, тъй като води до инхибиране на метаболитните процеси, а от друга – индиректно чрез предизвикани от студа осмотичен и оксидативен стрес. Devi et al. (2012) установяват положителен ефект при увеличаване на калиевото торене върху получените добиви от Китайски женшен (*Panax ginseng*) и студоустойчивостта на растенията. Според тях високата концентрация на K^+ активира антиоксидантната система на растението и повишава нивата на свързаните с гинзенозид вторични метаболитни процеси, асоциирани със студоустойчивостта.

При студов стрес фотосинтетичните процеси в растенията се затормозяват, намалява се активността на антиоксидантните ензими и това може да доведе до натрупване на ROS (Mittler, 2002; Xiong et al., 2002; Suzuki & Mittler, 2006). Както беше обсъдено по-горе, инхибирането на K-зависимите процеси води след себе си засилено генериране на ROS, тъй като входящата светлинна енергия се прехвърля върху O_2 . Също като при стреса от засушаване,

при достатъчна обезпеченост с калий на растенията, натоварването с ROS би намаляло и в условия на рязко охлаждане (Сакмак, 2005). В експеримент с царевица (култура особено чувствителна към студ) Fargoq et al. (2008) установяват, че чрез третиране на семената с KCl, се увеличава активността на ензимите, участващи в защитата на растенията от ROS. С други думи – калият подобрява оцеляването на растенията при ниски температури чрез повишаване на нивата на антиоксиданти и намаляване на производството на ROS (Сакмак, 2005; Devi et al., 2012).

Друга съществена функция на калия за устойчивостта на растенията при измръзване е описана от Wang et al. (2013) – замръзването на апопластична вода води до дехидратация на симпласта (мрежа от цитоплазмата на всички растителни клетки), а това може да е пагубно за растението. Чрез повишено натрупване на калий се намалява осмотичния потенциал на симпласта и по този начин дехидратацията, предизвикана от замръзване се ограничава. Zhu (2001) обобщава, че при отглеждане на растения в условията на калиев недостиг се наблюдава по-сериозно увреждане от измръзване, свързано с водния дефицит, следствие от дехидратацията на клетките и ограничената абсорбция на вода, предизвикана от охлаждането. Подобни процеси се наблюдават при есенниците в България в условия на невнесен калий и много ниски температури.

Според редица учени е на лице значителна отрицателна корелация между увреждането от измръзване и калиевият статус на растението, а адекватното снабдяване с калий може ефективно да увеличи устойчивостта му на замръзване (Kant & Kafkafi, 2002; Сакмак, 2005; Römheld & Kirkby, 2010; Oosterhuis et al., 2013). Така например овес, отглеждан при оптимална обезпеченост с калий, може да преживее късните слани без видими щети, докато голяма част от културите, отглеждани на почва с калиев дефицит не оцеляват (Wibberley, 2006). Това би могло да се дължи на регулирането на осмотичния и водния потенциал и намаляване на изтичането на електролити, причинено от

студов стрес (Kant & Kafkafi, 2002; Webster & Ebdon, 2005).

Високите концентрации на калиеви йони предпазват от замръзване и чрез понижаване на точката на замръзване на клетъчния сок на растението. Освен това, адаптираната концентрация на калиеви йони в цитозола също е от съществено значение за ензимните дейности, участващи в регулирането на устойчивостта на замръзване (Kant & Kafkafi, 2002). Тъй като плазмената мембрана е основното място за възприемане на промените в температурата на средата, студовият стрес може да доведе до промени в ненаситеността на мастните киселини и липидно-протеиновия състав на клетъчната мембрана. Това от своя страна води до намаляване на течливостта на плазмената мембрана, като по този начин допълнително се засяга транспорта на йони, вода и метаболити (Wang et al., 2013). Съотношението на ненаситени/наситени мастни киселини в клетъчната мембрана е важно за студоустойчивостта на растенията и колкото по-високо е то, толкова по-толерантна е тъканта към студов стрес (McKersie & Leshem, 1994).

Повишаването на устойчивостта на растенията от измръзване чрез калий е свързано с увеличаване на фосфолипидите, пропускливостта на мембраната и подобряване на биофизичните и биохимичните свойства на клетката (Hakerlerler et al., 1997). Доказано е, че увреждането на растенията при измръзване е обратно пропорционално на концентрацията на калий, или с други думи по-високите концентрации калий в тъканите намаляват увреждането и повишават устойчивостта на студ на растенията, а това рефлектира и върху качеството и количеството крайна продукция (Mengel & Kirkby, 2001; Kant & Kafkafi, 2002). При някои култури (картофи и ориз) увреждане от измръзване често се подобрява при високи норми на калиево торене (Grewal & Singh, 1980; Naque, 1988). Hakerlerler et al. (1997) наблюдава подобряване на толерантността на растенията към ниски температури чрез увеличаване на калия в хранителния разтвор в експеримент с отглеждане на разсад от домати на открито, при температури от 4° C до 16° C. Те докладват, че

броя на загиналите растения поради ниските температури е значително намален.

Преовлажняване

Преовлажняването на почвата засяга над 10% от земната площ (Setter & Waters, 2003). При отглеждане на културни растения в такива условия добивите им могат да намалят между 15 и 80%, в зависимост от вида култура, етапа на развитие, типа почва и продължителността на водния стрес (Zhou, 2010).

В преовлажнена почвата дишането на корените и микроорганизмите водят до изчерпване на остатъчния кислород и средата става хипоксична (нивата кислород са ниски и митохондриалното дишане е ограничено), в последствие дишането е напълно инхибирано (аноксия) (Bailey-Serres & Voeseck, 2008; Wegner, 2010). Ниският енергиен статус в условия на кислороден дефицит води до деполяризация на плазмената мембрана (Shabala, 2011), последвана от намаляване в усвояването на основни хранителни йони (K^+ , NH_4^+ или Mg^{2+}) (Colmer & Greenway, 2011; Kirmizi & Bell, 2012).

Според Pang et al. (2006) реакциите на калиевия поток, индуцирани от хипоксия се медиатират както от вътрешно коригиращи K^+ канали – KIR (протеини транспортиращи K^+ с по-голяма тенденция за усвояване, отколкото за износ), така и от неселективните NSCCs канали в зоната на удължаване, но критични се оказват външно коригиращите K^+ канали – KOR, които медиатират изтичането на K^+ в плазмената мембрана (Hibino et al., 2010; Demidchik, 2014; Pottosin & Dobrovinskaya, 2014). В условия на хипоксия или аноксия в почвата с ключова роля за устойчивостта на растенията е предотвратяване на загубите на калий (Mancuso & Marras, 2006; Pang et al., 2006; Mugnai et al., 2011).

Продължителното преовлажняване на почвата води до натрупване на потенциално токсични за растенията съединения, като сулфиди, разтворими форми на желязо и манган, етанол, CO_2 , етилен, млечна, оцетна и мравчена киселини в резултат на намаления ѝ редокс потенциал (Eh) (Fiedler et al., 2007; Shabala,

2011). Тези съединения водят до окисляване на фосфолипиди, а от там и до нарушаване на целостта на клетъчната мембрана и мембранный транспорт (Erlejman et al., 2004; Pang et al., 2006). Поглъщането на органична киселина през плазмената мембрана води до приток на H^+ и деполяризация на мембраната, а тя влияе значително на вътреклетъчната калиева хомеостаза чрез намаляване на усвояването на K^+ чрез KIR и както и засилване на изтичането на K^+ чрез KOR (Shabala, 2011).

При преовлажнените почви подаването на O_2 към корените е блокирано, това инхибира дишането и води до сериозен спад в енергийния статус на кореновите клетки, засягайки важни метаболитни процеси на растенията, затруднени са проводимостта на устицата, скоростта на фотосинтеза и хидравличната проводимост на корените (Pang et al., 2007).

Според Ashraf et al. (2011) чрез калиево торене може значително да се намалят отрицателните ефекти от преовлажняването на почвата върху растенията. Внасянето на калий не само води до увеличаване на растежа на растенията, фотосинтетичните пигменти и фотосинтетичния капацитет, но също така се подобрява и усвояването на хранителни вещества в резултат на по-високото постъпване на K^+ , Ca^{2+} , N, Mn^{2+} и Fe^{2+} .

Висок интензитет на светлината

При растения, отглеждани в условията на калиев дефицит, се наблюдава нарушена асимилация на CO_2 , намален отвор на устицата, неефективно натоварване на флоема и неадекватна активация на ензимите. Високият интензитет на светлината допълнително затормозява тези процеси, тъй като повече енергия се вкарва под формата на възбудени електрони, които идват от разделянето на водата във фотосистема II (PS2) (Сакмак, 2005). Тук трябва да се отбележи, че освен по дължина на вълната на светлината, която абсорбират (при PS1 това са по-дългите вълни от 700 nm, а при PS2 – по-късите - 680 nm), фотосистемите се различават и по различните източници, от които се попълват след загуба на електрони.

PS1 получава електрони от PS2 чрез електронна транспортна верига, докато PS2 получава електрони от вода (Nelson & Yocum, 2006). За да се предотврати неправилното разпределяне на електроните до O_2 и генерирането на ROS, е необходимо асимилацията на CO_2 да се засили, а за това се изисква и по-голям капацитет на K-зависимите процеси. Според Sakmak (2005) ефектите от неоптимално калиево хранене на растенията се изострят при висок интензитет на светлината или с други думи растенията с K-дефицит са податливи на увреждане от интензивна светлина.

Blum et al. (1992) установяват, че светлината стимулира усвояването на калий от листата на растенията, но данните при изпитване на различни култури не са еднозначни. Така например Tsonev et al. (2011) докладват положителен ефект на калия върху скоростта на фотосинтезата само при растения, подложени на засушаване; Gupta et al. (1989) съобщават, че растения, изложени на различни високи нива на калий в разтвора, показват сходна фосинтетична скорост, но откриват корелация между степените на фотосинтеза и калиево торене при засушаване.

Амониева токсичност

Концентрациите на азот в почвения разтвор могат да варират в широк порядък (Jackson & Caldwell 1993). При небалансирано азотно торене, често се наблюдава вкисляване на почвите, в следствие повишаване на концентрацията NH_4^+ . Както вкисляването, така и излишъкът от NH_4^+ в почвите оказват сериозен неблагоприятен ефект върху растежа и добива на растенията (Wang et al., 2022). В почвите NH_4^+ се генерира от разграждането на биомаса, а също и от хидролизата на урея – най-важният в количествено отношение азотен тор в световен мащаб. Самият амоний също влиза в състава на редица торове.

NH_4^+ е интересен хранителен йон – от една страна е основен източник на азот и посредник в редица метаболитни процеси в растенията, а от друга може да бъде токсичен (Salsac et al. 1987). Симптоми на токсичност

се наблюдават в много, ако не и във всички растения, когато NH_4^+ е основен източник на N (Vines & Wedding, 1960; van der Eerden, 1982; Fangmeier et al., 1994). Амониева токсичност за растенията е наблюдавана още през 1882, когато Чарлз Дарвин описва нарушения в нормалния растеж и развитие на млечка (*Euphorbia replus*), индуцирани от NH_4^+ (Schenk & Wehrmann, 1979).

Амониева токсичност може да се наблюдава при всички растения, но прагът, при който се проявяват симптоми на токсичност варира широко за различните култури, най-често над 0,1 до 0,5 mmol/l (Britto & Kronzucker, 2002). Най-чувствителни към NH_4^+ токсичност, особено по отношение на ефекта ѝ върху темповете на растеж, са домати, картофи, грах, фасул, захарно цвекло, ягоди, ечемик (Harada et al., 1968; Breteler, 1973; Claassen & Wilcox, 1974; Feng & Barker, 1992; Bligny et al. 1997; Cao & Tibbits, 1998; Claassen & Lenz, 1999; Zhu et al. 2000; Britto et al., 2001; Nam et al., 2006). Ориз, боровинка, червена боровинка, лук и праз лук са сред растенията, които лесно се адаптират към NH_4^+ като източник на азот (Harada et al. 1968; Abbes et al., 1995; Troelstra et al., 1995; Gerendas et al., 1997; Claassen & Lenz, 1999). Доказано за редица култури е, че толерантността им към високо натоварване с NH_4^+ е в положителна корелация с обезпечеността с калий (Roosta & Schjoerring, 2008). Това е в сила дори за ориза, който както беше споменато е култура, много толерантна към високи амониеви концентрации (Balkos et al., 2010). Положителното влияние на калия се дължи от една страна на конкуренцията за усвояването на NH_4^+ , а от друга на повишената активност на ензимите, вземащи участие в асимилацията му (глутамин синтетаза, фосфоенолпируват карбоксилаза) (Roosta & Schjoerring, 2008; Balkos et al., 2010). Наличието на достатъчно K^+ в почвения разтвор индуцира деполяризация на плазмената мембрана на кореновите клетки, като по този начин намалява силата на усвояване на NH_4^+ , а тези йони са и в пряка конкуренция помежду си за усвояване при високи концентрации. Това е основната причина на затрудненото усвояване на калий

от среда с ниска концентрация, при наличието на NH_4^+ в големи количества (Wang et al., 1996). Амониите йони също инхибират и някои транспортни канали за усвояване на K^+ от ризосферата, HvNAK1 например (Santa-Maria et al., 2000; Nieves-Cordones et al., 2014). Растения, отглеждани в почви с високи концентрации NH_4^+ и ниски на K^+ са предразположени към калиев дефицит и амониева токсичност.

Заклучение

От направеният преглед става ясно съществено значение на калия в селското стопанство. Поддържането на оптимален калиев режим за растенията е ключов фактор не само за нормалния им растеж и развитие, но и за устойчивостта им в условията на абиотичен стрес. Балансираното торене и ефективното използване на калия допринасят за оптимален добив и качество на културите, но и оказват влияние върху здравния статус на растенията и намаляват рисковете за почвеното плодородие.

Необходими са допълнителни научни изследвания за пълното изясняване на храненето на растенията с калий, механизмите, взаимодействията и ролята му в дългосрочните реакции на растенията в условията на стрес, за да се разработят препоръки за нормите, формите, времето и начините на торене, в отговор на променящата се околна среда.

Благодарност

Специални благодарности за ценните съвети, препоръки и съдействие при подготовката на настоящата работа бих желала да изкажа на проф. д-р И. Митова и проф. д-р Н. Динев.

Литература

Abbes, C., Parent, L. E., Karam, A., & Isfan, D. (1995). Onion response to ammoniated peat and ammonium sulfate in relation to ammonium toxicity. *Canadian Journal of Soil Science*, 75(3), 261-272.

Abdel Wahab, A. M., & Abd-Alla, M. H. (1995). The role of potassium fertilizer in nodulation and nitrogen fixation of faba bean (*Vicia faba* L.) plants under drought stress. *Biology and Fertility of Soils*, 20, 147-150.

Anac, D., & Colakoglu, H. (1993, June). Response

of some major crops to K fertilization. In *Proc. Regional symposium on K availability of soils in West Asia and North Africa* (pp. 235-247).

Apse, M. P., & Blumwald, E. (2007). Na^+ transport in plants. *FEBS letters*, 581(12), 2247-2254.

Armstrong, D. (1998). Better Crops: Potassium. *International Potash Institute*, 82(3), 4-5.

Ashraf, M. A., Ahmad, M. S. A., Ashraf, M., Al-Qurainy, F., & Ashraf, M. Y. (2011). Alleviation of waterlogging stress in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. *Crop and Pasture Science*, 62(1), 25-38.

Bailey-Serres, J., & Voesenek, L. A. C. J. (2008). Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 313-339.

Balkos, K. D., Britto, D. T., & Kronzucker, H. J. (2010). Optimization of ammonium acquisition and metabolism by potassium in rice (*Oryza sativa* L. cv. IR-72). *Plant, cell & environment*, 33(1), 23-34.

Becker, D., Hoth, S., Ache, P., Wenkel, S., Roelfsema, M. R. G., Meyerhoff, O., ... & Hedrich, R. (2003). Regulation of the ABA-sensitive Arabidopsis potassium channel gene GORK in response to water stress. *FEBS letters*, 554(1-2), 119-126.

Benlloch-González, M., Arquero, O., Fournier, J. M., Barranco, D., & Benlloch, M. (2008). K^+ starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. *Journal of plant physiology*, 165(6), 623-630.

Benlloch-González, M., Romera, J., Cristescu, S., Harren, F., Fournier, J. M., & Benlloch, M. (2010). K^+ starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure via ethylene synthesis in sunflower plants. *Journal of experimental botany*, 61(4), 1139-1145.

Blatt, M. R., Wang, Y., Leonhardt, N., & Hills, A. (2014). Exploring emergent properties in cellular homeostasis using OnGuard to model K^+ and other ion transport in guard cells. *Journal of plant physiology*, 171(9), 770-778.

Bligny, R., Gout, E., Kaiser, W., Heber, U., Walker, D., & Douce, R. (1997). pH regulation in acid-stressed leaves of pea plants grown in the presence of nitrate or ammonium salts: studies involving ^3P -NMR spectroscopy and chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1320(2), 142-152.

Blum, D. E., Elzenga, J. T. M., Linnemeyer, P. A., & Van Volkenburgh, E. (1992). Stimulation of growth and ion uptake in bean leaves by red and blue light. *Plant physiology*, 100(4), 1968-1975.

Brag, H. (1972). The Influence of Potassium on the Transpiration Rate and Stomatal Opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. *Physiologia Plantarum*, 26(2), 250-257.

Breteler, H. (1973). A comparison between ammonium and nitrate nutrition of young sugar-beet plants grown in nutrient solutions at constant acidity. 2. Effect of light and carbohydrate supply. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 21(4), 297-307.

- Britto, D. T., Siddiqi, M. Y., Glass, A. D., & Kronzucker, H. J.** (2001). Futile transmembrane NH_4^+ cycling: a cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(7), 4255-4258.
- Britto, D. T., & Kronzucker, H. J.** (2002). NH_4^+ toxicity in higher plants: a critical review. *Journal of plant physiology*, 159(6), 567-584.
- Brouder, S. M., & Volenec, J. J.** (2008). Impact of climate change on crop nutrient and water use efficiencies. *Physiologia Plantarum*, 133(4), 705-724.
- Cakmak, I.** (2000). Tansley Review No. 111 Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *The New Phytologist*, 146(2), 185-205.
- Cakmak, I.** (2005). The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168(4), 521-530.
- Cao, W., & Tibbitts, T. W.** (1998). Response of potatoes to nitrogen concentrations differ with nitrogen forms. *Journal of Plant Nutrition*, 21(4), 615-623.
- Carminati, A., & Vetterlein, D.** (2013). Plasticity of rhizosphere hydraulic properties as a key for efficient utilization of scarce resources. *Annals of botany*, 112(2), 277-290.
- Chen, Z., Cuin, T. A., Zhou, M., Twomey, A., Naidu, B. P., & Shabala, S.** (2007). Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *Journal of experimental botany*, 58(15-16), 4245-4255.
- Chen, Z., Newman, I., Zhou, M., Mendham, N., Zhang, G., & Shabala, S.** (2005). Screening plants for salt tolerance by measuring K^+ flux: a case study for barley. *Plant, Cell & Environment*, 28(10), 1230-1246.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., ... & Valentini, R.** (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058), 529-533.
- de Claassen, M. E. T., & Wilcox, G. E.** (1974). Effect of Nitrogen Form on Growth and Composition of Tomato and Pea Tissue I. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 99(2), 171-174.
- Claassen, W., & Lenz, F.** (1999). Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. *Plant and Soil*, 208(1), 95-102.
- Colmer, T. D., & Greenway, H.** (2011). Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O_2 deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62(1), 39-57.
- Coskun, D., Britto, D. T., & Kronzucker, H. J.* (2010). Regulation and mechanism of potassium release from barley roots: an in planta $^{42}\text{K}^+$ analysis. *New Phytologist*, 188(4), 1028-1038.
- Cruz de Carvalho, M. H.** (2008). Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant signaling & behavior*, 3(3), 156-165.
- DaCosta, M., & Huang, B.** (2006). Osmotic adjustment associated with variation in bentgrass tolerance to drought stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131(3), 338-344.
- Dat, J., Vandenabeele, S., Vranova, E. V. M. M., Van Montagu, M., Inzé*, D., & Van Breusegem, F.** (2000). Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, 57, 779-795.
- Degl'Innocenti, E., Hafsi, C., Guidi, L., & Navari-Izzo, F.** (2009). The effect of salinity on photosynthetic activity in potassium-deficient barley species. *Journal of plant physiology*, 166(18), 1968-1981.
- Demidchik, V., Davenport, R. J., & Tester, M.** (2002). Nonselective cation channels in plants. *Annual review of plant biology*, 53(1), 67-107.
- Demidchik, V., Shabala, S. N., Coutts, K. B., Tester, M. A., & Davies, J. M.** (2003). Free oxygen radicals regulate plasma membrane Ca^{2+} - and K^+ -permeable channels in plant root cells. *Journal of cell science*, 116(1), 81-88.
- Demidchik, V., & Tester, M.** (2002). Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from Arabidopsis roots. *Plant physiology*, 128(2), 379-387.
- Demidchik, V.** (2014). Mechanisms and physiological roles of K^+ efflux from root cells. *Journal of plant physiology*, 171(9), 696-707.
- Devi, B. S. R., Kim, Y. J., Selvi, S. K., Gayathri, S., Altanzul, K., Parvin, S., ... & Yang, D. C.** (2012). Influence of potassium nitrate on antioxidant level and secondary metabolite genes under cold stress in Panax ginseng. *Russian journal of plant physiology*, 59, 318-325.
- Egilla, J. N., Davies, F. T., & Boutton, T. W.** (2005). Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use efficiency of Hibiscus rosa-sinensis at three potassium concentrations. *Photosynthetica*, 43, 135-140.
- Egilla, J. N., Davies, F. T., & Drew, M. C.** (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.
- Erlejan, A. G., Verstraeten, S. V., Fraga, C. G., & Oteiza, P. I.** (2004). The interaction of flavonoids with membranes: potential determinant of flavonoid antioxidant effects. *Free radical research*, 38(12), 1311-1320.
- Fangmeier, A., Hadwiger-Fangmeier, A., Van der Eerden, L., & Jäger, H. J.** (1994). Effects of atmospheric ammonia on vegetation—a review. *Environmental pollution*, 86(1), 43-82.
- Farooq, M., Aziz, T., Cheema, Z. A., Hussain, M., & Khaliq, A.** (2008). Activation of antioxidant system by KCl improves the chilling tolerance in hybrid maize. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194(6), 438-448.
- Feng, J., & Barker, A. V.** (1992). Ethylene evolution and ammonium accumulation by nutrient-stressed tomato plants. *Journal of Plant Nutrition*, 15(2), 137-153.

- Fiedler, S., Vepraskas, M. J., & Richardson, J. L.** (2007). Soil redox potential: importance, field measurements, and observations. *Advances in agronomy*, *94*, 1-54.
- Foyer, C. H., Vanacker, H., Gomez, L. D., & Harbinson, J.** (2002). Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures. *Plant Physiology and Biochemistry*, *40*(6-8), 659-668.
- Fu, J., & Huang, B.** (2001). Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, *45*(2), 105-114.
- Gerendás, J., Zhu, Z., Bendixen, R., Ratcliffe, R. G., & Sattelmacher, B.** (1997). Physiological and biochemical processes related to ammonium toxicity in higher plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, *160*(2), 239-251.
- Gong, X., Chao, L., Zhou, M., Hong, M., Luo, L., Wang, L., ... & Fashui, H.** (2011). Oxidative damages of maize seedlings caused by exposure to a combination of potassium deficiency and salt stress. *Plant and Soil*, *340*, 443-452.
- Grewal, J. S., & Singh, S. N.** (1980). Effect of potassium nutrition on frost damage and yield of potato plants on alluvial soils of the Punjab (India). *Plant and Soil*, *57*, 105-110.
- Grzebisz, W., Gransee, A., Szczepaniak, W., & Diatta, J.** (2013). The effects of potassium fertilization on water-use efficiency in crop plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *176*(3), 355-374.
- Hakerlerler, H., Oktay, M., Eryüce, N., & Yagmur, B.** (1997). *Effect of potassium sources on the chilling tolerance of some vegetable seedlings grown in hotbeds*. Johnston, AE: *Food Security in the WANA Region, The Essential Need for Balanced Fertilization*. International Potash Institute, Switzerland, 317-327.
- Haque, M. Z.** (1988). Effect of nitrogen, phosphorus and potassium on spikelet sterility induced by low temperature at the reproductive stage of rice. *Plant and Soil*, *109*, 31-36.
- Harada, T., Takaki, H., & Yamada, Y.** (1968). Effect of nitrogen sources on the chemical components in young plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, *14*(2), 47-55.
- Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J. K., & Bohner, H. J.** (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual review of plant biology*, *51*(1), 463-499.
- Hermans, C., Hammond, J. P., White, P. J., & Verbruggen, N.** (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?. *Trends in plant science*, *11*(12), 610-617.
- Hibino, H., Inanobe, A., Furutani, K., Murakami, S., Findlay, I. A. N., & Kurachi, Y.** (2010). Inwardly rectifying potassium channels: their structure, function, and physiological roles. *Physiological reviews*, *90*(1), 291-366.
- Hu, Y., & Schmidhalter, U.** (2005). Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *168*(4), 541-549.
- Ivashikina, N., & Hedrich, R.** (2005). K⁺ currents through SV-type vacuolar channels are sensitive to elevated luminal sodium levels. *The Plant Journal*, *41*(4), 606-614.
- Jackson, R. B., & Caldwell, M. M.** (1993). The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, *74*(2), 612-614.
- Jiang, M., & Zhang, J.** (2001). Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. *Plant and Cell Physiology*, *42*(11), 1265-1273.
- Jin, S. H., Huang, J. Q., Li, X. Q., Zheng, B. S., Wu, J. S., Wang, Z. J., ... & Chen, M.** (2011). Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree physiology*, *31*(10), 1142-1151.
- Kafkafi, U.** (1990, June). The functions of plant K in overcoming environmental stress situations. In *22nd Colloquium, International Potash Institute, Switzerland* (pp. 81-93).
- Kant, S., & Kafkafi, U.** (2002). *Potassium and Abiotic Stresses in Plants*. In *Potassium for Sustainable Crop Production*, Pasricha, N., Bansal, S. (eds), Potash Institute of India, 233-251.
- Kernan, R.** (1966). The electrical coupling of sodium and potassium movements across muscle fire membrane, *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science*, *64*, 401-411.
- Kirkby, E., LeBot, J., Adamowicz, S., & Römheld, V.** (2009). *Nitrogen in Physiology - An Agronomic Perspective and Implications for the Use of Different Nitrogen Forms*, International Fertiliser Society: Cambridge, York, UK, 2009.
- Kırmızı, S., & Bell, R. W.** (2012). Responses of barley to hypoxia and salinity during seed germination, nutrient uptake, and early plant growth in solution culture. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *175*(4), 630-640.
- Knight, H., Trewavas, A. J., & Knight, M. R.** (1997). Calcium signalling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *The Plant Journal*, *12*(5), 1067-1078.
- Kwak, J. M., Murata, Y., Baizabal-Aguirre, V. M., Merrill, J., Wang, M., Kemper, A., ... & Schroeder, J. I.** (2001). Dominant negative guard cell K⁺ channel mutants reduce inward-rectifying K⁺ currents and light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, *127*(2), 473-485.
- Liebig, J.** (1840). *Organic Chemistry in Its Application to Agriculture and Physiology*, Playfair, L. (ed), Taylor and Walton, p.387.
- Lin, C. C., & Kao, C. H.** (2001). Abscisic acid induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings. *Plant Science*, *160*(2), 323-329.
- Lindhauer, M. G.** (1985). Influence of K nutrition

and drought on water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 148(6), 654-669.

Malagoli, P., Britto, D. T., Schulze, L. M., & Kronzucker, H. J. (2008). Futile Na⁺ cycling at the root plasma membrane in rice (*Oryza sativa* L.): kinetics, energetics, and relationship to salinity tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 59(15), 4109-4117.

Mancuso, S., & Marras, A. M. (2006). Adaptive response of *Vitis* root to anoxia. *Plant and Cell Physiology*, 47(3), 401-409.

Marschner, H. (2012). *Mineral Nutrition of Higher Plants*, Academic Press, San Diego, USA.

McKersie, B., & Leshem, Y. (1994) *Stress and Stress Coping in Cultivated Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 181-193.

Mengel, K., & Kirkby, E. (2001). *Principles of plant nutrition*. Dordrecht, NL: Kluwer Academic Publishers.

Mengel, K., & Arneke, W. W. (1982). Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia plantarum*, 54(4), 402-408.

Mian, A., Oomen, R. J., Isayenkov, S., Sentenac, H., Maathuis, F. J., & Véry, A. A. (2011). Over-expression of an Na⁺- and K⁺-permeable HKT transporter in barley improves salt tolerance. *The Plant Journal*, 68(3), 468-479.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7(9), 405-410.

Mugnai, S., Marras, A. M., & Mancuso, S. (2011). Effect of hypoxic acclimation on anoxia tolerance in *Vitis* roots: response of metabolic activity and K⁺ fluxes. *Plant and Cell Physiology*, 52(6), 1107-1116.

Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: Bringing them together. *New Phytologist*, 167 (3), 645-663.

Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59 (1), 651-681.

Nam, M. H., Jeong, S. K., Lee, Y. S., Choi, J. M., & Kim, H. G. (2006). Effects of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium nutrition on strawberry anthracnose. *Plant Pathology*, 55(2), 246-249.

Nelson, N., & Yocum, C. (2006). Structure and function of photosystem I and II, *Annual Review of Plant Biology*, 57(1), 521-565.

Nieves-Cordones, M., Alemán, F., Martínez, V., & Rubio, F. (2014). K⁺ uptake in plant roots. The systems involved, their regulation and parallels in other organisms. *Journal of plant physiology*, 171(9), 688-695.

Nikolova, M. (2006). *Potassium - an Important Nutrient for Sustainable Production of Quality Cereals*. International Potash Institute, Switzerland.

Nikolova, M., & Popp, T. (2007). Potassium application and nutrient balance in Bulgaria. *IPI Open Forum on Potassium Research in central Europe, V New AG Conference*, Budapest.

Nikolova, M. (2010). *Potassium-a nutrient for yield and*

quality. International Potash Institute, Horgen, Switzerland, 87, doi 10.3235/978-3-905887-00-6.

Öborn, I., Andrist-Rangel, Y., Askegaard, M., Grant, C. A., Watson, C. A., & Edwards, A. C. (2005). Critical aspects of potassium management in agricultural systems. *Soil Use and Management*, 21(1), 102-112.

Oerke, E. C., & Dehne, H. W. (2004). Safeguarding production—losses in major crops and the role of crop protection. *Crop protection*, 23(4), 275-285.

Oosterhuis, D. M., Loka, D. A., & Raper, T. B. (2013). Potassium and stress alleviation: Physiological functions and management of cotton. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176(3), 331-343.

Pang, J., Cuin, T., Shabala, L., Zhou, M., Mendham, N., & Shabala, S. (2007). Effect of secondary metabolites associated with anaerobic soil conditions on ion fluxes and electrophysiology in barley roots. *Plant Physiology*, 145(1), 266-276.

Pang, J. Y., Newman, I. A. N., Mendham, N., Zhou, M., & Shabala, S. (2006). Microelectrode ion and O₂ fluxes measurements reveal differential sensitivity of barley root tissues to hypoxia. *Plant, Cell & Environment*, 29(6), 1107-1121.

Parida, A. K., & Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and environmental safety*, 60(3), 324-349.

Peiter, E. (2011). The plant vacuole: emitter and receiver of calcium signals. *Cell calcium*, 50(2), 120-128.

Peiter, E., Maathuis, F. J., Mills, L. N., Knight, H., Pelloux, J., Hetherington, A. M., & Sanders, D. (2005). The vacuolar Ca²⁺-activated channel TPC1 regulates germination and stomatal movement. *Nature*, 434(7031), 404-408.

Pervez, H., Ashraf, M., & Makhadmeh, M. I. (2004). Influence of potassium nutrition on gas exchange characteristics and water relations in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Photosynthetica*, 42, 251-255.

Peuke, A. D., Jeschke, W. D., & Hartung, W. (2002). Flows of elements, ions and abscisic acid in *Ricinus communis* and site of nitrate reduction under potassium limitation. *Journal of experimental botany*, 53(367), 241-250.

Pottosin, I., & Dobrovinskaya, O. (2014). Non-selective cation channels in plasma and vacuolar membranes and their contribution to K⁺ transport. *Journal of Plant Physiology*, 171(9), 732-742.

Qu, C., Liu, C., Gong, X., Li, C., Hong, M., Wang, L., & Hong, F. (2012). Impairment of maize seedling photosynthesis caused by a combination of potassium deficiency and salt stress. *Environmental and experimental botany*, 75, 134-141.

Qu, C., Liu, C., Ze, Y., Gong, X., Hong, M., Wang, L., & Hong, F. (2011). Inhibition of nitrogen and photosynthetic carbon assimilation of maize seedlings by exposure to a combination of salt stress and potassium-deficient stress. *Biological trace element research*, 144, 1159-1174.

Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., & Vivekanandan, M.

- (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of plant physiology*, 161(11), 1189-1202.
- Roelfsema, M. R. G., & Hedrich, R.** (2002). Studying guard cells in the intact plant: modulation of stomatal movement by apoplastic factors. *New Phytologist*, 153(3), 425-431.
- Römheld, V., & Kirkby, E. A.** (2010). Research on potassium in agriculture: needs and prospects. *Plant and soil*, 335, 155-180.
- Roosta, H. R., & Schjoerring, J. K.** (2008). Effects of nitrate and potassium on ammonium toxicity in cucumber plants. *Journal of Plant Nutrition*, 31(7), 1270-1283.
- Salsac, L., Chaillou, S. S., Morot-Gaudry, J. F., Le-saint, C. H., & Jolivet, E.** (1987). Nitrate and ammonium nutrition in plants. *Plant physiology and biochemistry*, 25(6), 805-812.
- Sangakkara, U. R., Frehner, M., & Nösberger, J.** (2000). Effect of soil moisture and potassium fertilizer on shoot water potential, photosynthesis and partitioning of carbon in mungbean and cowpea. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 185(3), 201-207.
- Santa-Maria, G. E., Danna, C. H., & Czibener, C.** (2000). High-affinity potassium transport in barley roots. Ammonium-sensitive and-insensitive pathways. *Plant Physiology*, 123(1), 297-306.
- Schenk, M., & Wehrmann, J.** (1979). The influence of ammonia in nutrient solution on growth and metabolism of cucumber plants. *Plant and Soil*, 52, 403-414.
- Gupta, A. S., Berkowitz, G. A., & Pier, P. A.** (1989). Maintenance of photosynthesis at low leaf water potential in wheat: role of potassium status and irrigation history. *Plant Physiology*, 89(4), 1358-1365.
- Setter, T. L., & Waters, I.** (2003). Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and soil*, 253, 1-34.
- Shabala, S.** (2011). Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. *New Phytologist*, 190(2), 289-298.
- Shabala, S.** (2009). Salinity and programmed cell death: unravelling mechanisms for ion specific signalling. *Journal of experimental botany*, 60(3), 709-712.
- Shabala, S., & Cuin, T. A.** (2008). Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia plantarum*, 133(4), 651-669.
- Shabala, S., & Pottosin, I. I.** (2010). Potassium and potassium-permeable channels in plant salt tolerance. *Ion channels and plant stress responses*, 87-110.
- Shin, R., & Schachtman, D. P.** (2004). Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(23), 8827-8832.
- Smil, V.** (1999). Crop Residues: Agriculture's Largest Harvest: Crop residues incorporate more than half of the world's agricultural phytomass. *Bioscience*, 49(4), 299-308.
- Suzuki, N., & Mittler, R.** (2006). Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. *Physiologia plantarum*, 126(1), 45-51.
- Tanaka, Y., Sano, T., Tamaoki, M., Nakajima, N., Kondo, N., & Hasezawa, S.** (2005). Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in Arabidopsis. *Plant physiology*, 138(4), 2337-2343.
- Tomemori, H., Hamamura, K., & Tanabe, K.** (2002). Interactive effects of sodium and potassium on the growth and photosynthesis of spinach and komatsuna. *Plant production science*, 5(4), 281-285.
- Troelstra, S. R., Wagenaar, R., & Smant, W.** (1995). Nitrogen utilization by plant species from acid heathland soils: I. Comparison between nitrate and ammonium nutrition at constant low pH. *Journal of Experimental Botany*, 46(9), 1103-1112.
- Tsonev, T., Velikova, V., Yildiz-Aktas, L., Gürel, A. Y. N. U. R., & Edreva, A.** (2011). Effect of water deficit and potassium fertilization on photosynthetic activity in cotton plants. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 145(4), 841-847.
- Van der Eerden, L. J. M.** (1982). Toxicity of ammonia to plants. *Agriculture and environment*, 7(3-4), 223-235.
- Vines, H. M., & Wedding, R. T.** (1960). Some effects of ammonia on plant metabolism and a possible mechanism for ammonia toxicity. *Plant Physiology*, 35(6), 820-825.
- Vranová, E., Inzé, D., & Van Breusegem, F.** (2002). Signal transduction during oxidative stress. *Journal of experimental botany*, 53(372), 1227-1236.
- Wakeel, A.** (2013). Potassium-sodium interactions in soil and plant under saline-sodic conditions. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176(3), 344-354.
- Walker, D. J., Leigh, R. A., & Miller, A. J.** (1996). Potassium homeostasis in vacuolate plant cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19), 10510-10514.
- Wang, F., Wang, Q., Yu, Q., Ye, J., Gao, J., Liu, H., ... & Ma, J.** (2022). Is the NH_4^+ -induced growth inhibition caused by the NH_4^+ form of the nitrogen source or by soil acidification?. *Frontiers in Plant Science*, 3261, doi: 10.3389/fpls.2022.968707.
- Wang, M. Y., Siddiqi, M. Y., & Glass, A. D. M.** (1996). Interactions between K^+ and NH_4^+ : effects on ion uptake by rice roots. *Plant, Cell & Environment*, 19(9), 1037-1046.
- Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q., & Guo, S.** (2013). The critical role of potassium in plant stress response. *International journal of molecular sciences*, 14(4), 7370-7390.
- Webster, D. E., & Ebdon, J. S.** (2005). Effects of nitrogen and potassium fertilization on perennial ryegrass cold tolerance during deacclimation in late winter and early spring. *HortScience*, 40(3), 842-849.
- Wegner, L.** (2010). Oxygen Transport in Waterlogged Plants. In *Waterlogging Signalling and Tolerance in Plants*, Mancuso, S., Shabala, S. (eds), Springer, 3-22.
- White, P. J.** (2013). Improving potassium acquisition

and utilisation by crop plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176(3), 305-316.

Wibberley, E. J. (2006). *Fertilising small-grain cereals for sustainable yield and high quality (No. 17)*. International Potash Institute.

Xiong, L., Schumaker, K. S., & Zhu, J. K. (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *The plant cell*, 14(suppl_1), S165-S183.

Yang, Y., Zheng, Q., Liu, M., Long, X., Liu, Z., Shen, Q., & Guo, S. (2012). Difference in sodium spatial distribution in the shoot of two canola cultivars under saline stress. *Plant and cell physiology*, 53(6), 1083-1092.

Zhao, D., Oosterhuis, D. M., & Bednarz, C. W. (2001). Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica*, 39, 103-109.

Zhou, M. (2010). Improvement of plant waterlogging tolerance. *Waterlogging signalling and tolerance in plants*, 267-285.

Zhu, Z., Gerendas, J., Bendixen, R., Schinner, K., Tabrizi, H., Sattelmacher, B., & Hansen, U. P. (2000). Different tolerance to light stress in NO_3^- - and NH_4^+ -grown *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Biology*, 2(05), 558-570.

Zhu, J. K. (2001). Cell signaling under salt, water and cold stresses. *Current opinion in plant biology*, 4(5), 401-406.