

ZOFIA KOTER

Zakład Roślin Pastewnych IUNG w Puławach

FIZJOLOGICZNE PODSTAWY WSPÓLDZIAŁANIA AZOTU I POTASU W ŻYWIENIU ROŚLIN UPRAWNYCH

Zagadnienia związane z możliwościami zwiększenia produkcji roślinnej stanowią obecnie ośrodek zainteresowania nauk rolniczych. Cel ten usiłuje się osiągnąć przede wszystkim drogą wprowadzania do uprawy nowych intensywnych odmian roślin, przy jednoczesnym stwarzaniu takich warunków środowiskowych, które pozwalają na maksymalne wykorzystanie ich potencjału produkcyjnego.

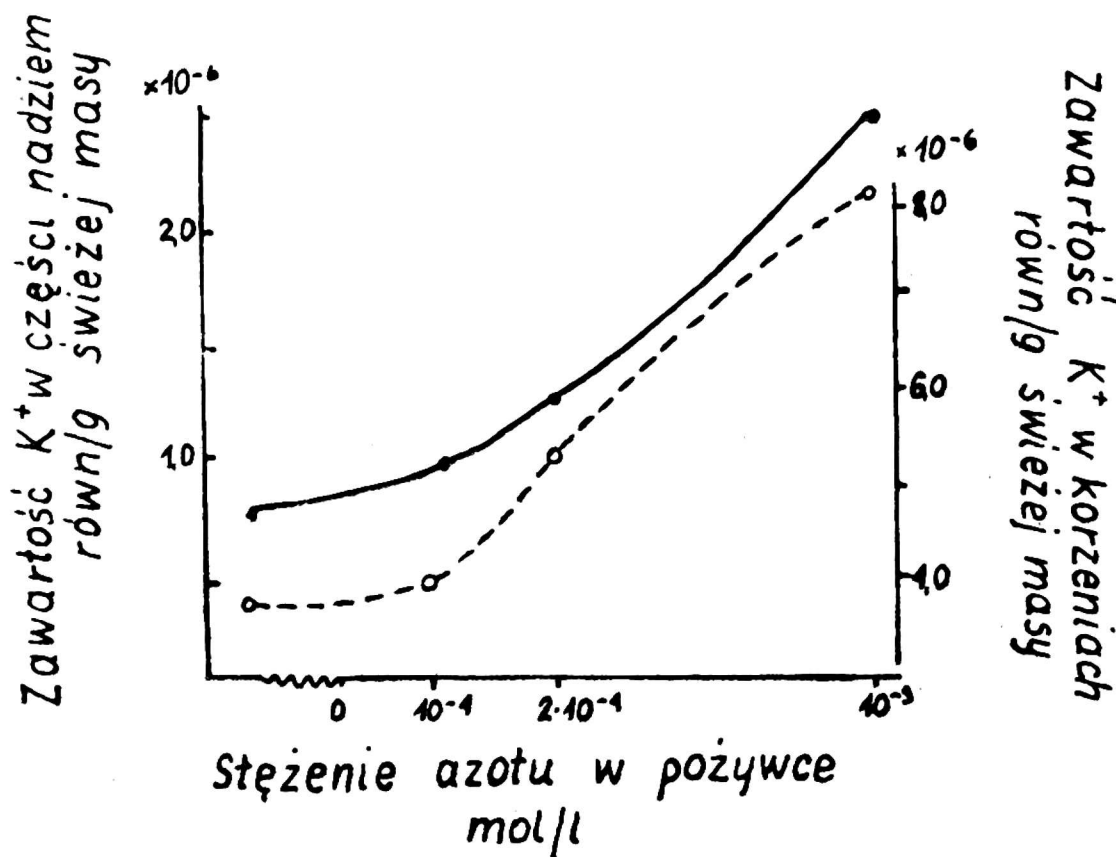
Jeden z podstawowych czynników umożliwiających uzyskanie wysokich plonów w warunkach intensywnej uprawy stanowi, jak wiadomo, nawożenie azotowe. Jest faktem oczywistym, że stosowanie wysokich dawek tego składnika, warunkujących szybki przyrost masy vegetatywnej, powoduje jednocześnie zwiększenie zapotrzebowania roślin w stosunku do innych składników odżywczych — P, K, Mg, Ca, a także mikroelementów. Wśród wymienionych tu pierwiastków ważne miejsce zajmuje potas. W ostatnich latach przeprowadzono wiele badań mających na celu określenie właściwych proporcji między azotem i potasem w nawożeniu. Ich wyniki wskazują, że zachowanie odpowiedniego stosunku między obydwoma tymi składnikami w dawkach nawozowych jest jednym z istotnych warunków właściwego przebiegu wegetacji roślin, a tym samym uzyskania wysokiego plonu. Obserwuje się jednocześnie stały wzrost zainteresowania potasem z punktu widzenia jego fizjologicznej roli w powstawaniu i przemianach organicznej substancji roślinnej.

Potas nie wchodzi w skład żadnych trwałych związków organicznych w roślinach, a występuje wyłącznie w formie jonowej, względnie w luźnych połączeniach adsorpcyjnych z elementami strukturalnymi komórki. Wywiera on natomiast bardzo silny wpływ na przemiany substancji organicznej w roślinach. Nauka dysponuje obecnie całym szeregiem dowodów wszechstronnego oddziaływania tego składnika na przebieg procesów metabolicznych w organizmie roślinnym. W odniesieniu do metabolizmu azotowego wielu autorów podkreśla, że właściwe wykorzystanie azotu przez rośliny, a więc przeprowadzenie go z formy mineralnej w organiczną, nie jest możliwe bez odpowiedniego zaopatrzenia roślin w potas.

Nasuwa się w związku z tym pytanie, na czym polega rola potasu w metabolizmie azotowym, innymi słowy — które procesy związane z przemianami tego pierwiastka są uzależnione od poziomu potasu w środowisku odżywczym i od jego stężenia w roślinie. W niniejszym opracowaniu przedstawiono to zagadnienie w oparciu o wyniki badań przeprowadzonych na ten temat, zwłaszcza w ostatnich latach.

Rola potasu w pobieraniu azotu i redukcji azotanów w roślinach

Współzależność między potasem i azotem ujawnia się we wzajemnym oddziaływaniu tych składników już w procesie ich pobierania. Na istnienie takiej współzależności wskazują wyniki badań wielu autorów. Ostatnio Haeder i Mengel (1970) stwierdzili w doświadczeniach z jęczmieniem i słonecznikiem, że w miarę wzrostu stężenia azotu w pożywce absorpcja potasu silnie się zwiększa (rys. 1).



Rys. 1. Wpływ stężenia azotu w pożywce na zawartość potasu w częściach nadziemnych i korzeniach jęczmienia (Haeder i Mengel 1970)

Istotną rolę odgrywa przy tym nie tylko wysokość dawki azotu, ale i forma, w jakiej jest on wprowadzany do środowiska odżywczego. Na ogół wyniki większości prac pozwalają wnioskować, że potas jest pobierany szybciej i w większych ilościach w obecności azotu w formie azotanowej (Ehrendorfer 1964, Cunningham i Karim 1965, Steineck 1966, 1967, Garaudeaux i Chevalier 1967), a tylko w nielicznych doświadczeniach stwierdzono nieco większe pobieranie potasu w obecności azotu amonowego (McLeod i Carson 1965 a, b, Klemm 1967).

Kirkby i Mengel (1967) przytaczają wyniki doświadczenia z pomidorami, w którym badali wpływ różnych form azotu — amonowej, azotanowej i mocznika na absorpcję potasu i jego rozmieszczenie w roślinach. Najwyższe stężenie K we wszystkich organach znaleźli autorzy w warunkach zasilania roślin N-azotanowym, najniższe — przy żywieniu N-amonowym. Mocznik zajmował pod tym względem miejsce pośrednie (tab. 1).

Tabela 1

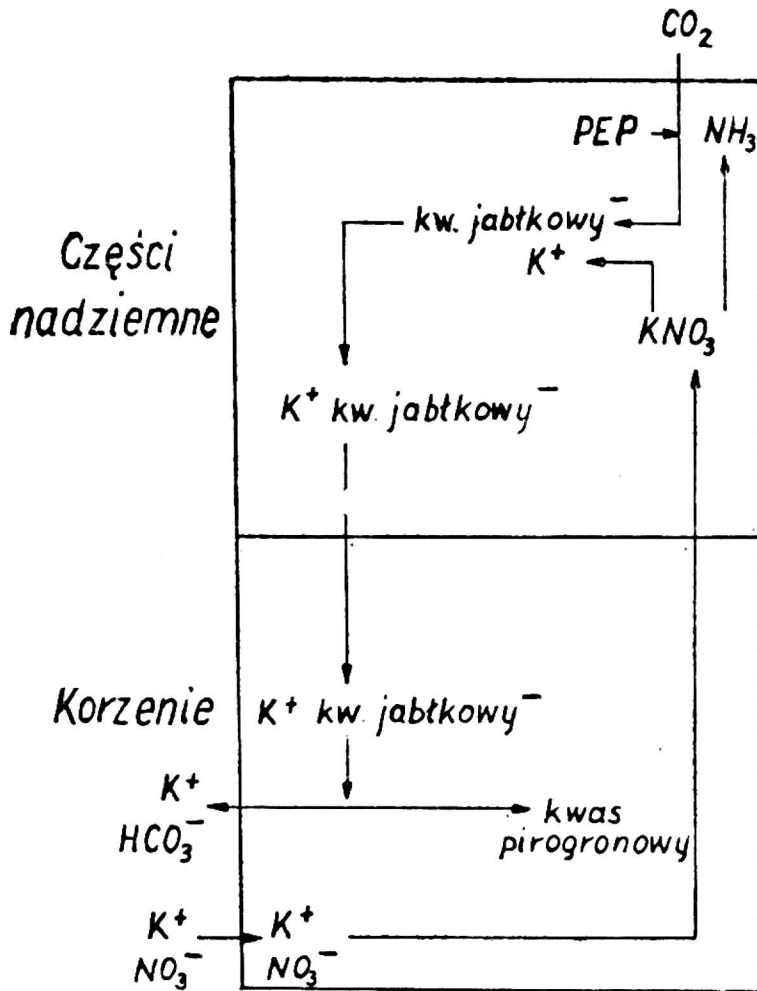
Wpływ formy azotu na zawartość i rozmieszczenie potasu w roślinach pomidora (Kirkby i Mengel 1967)

Forma azotu	Zawartość K w milirówn./100 g s.m.			
	liście	ogonki liściowe	pędy	korzenie
NO ₃	58	176	162	93
Mocznik	34	162	127	105
NH ₄ ⁺	29	90	54	43

Fakt, że zasilanie roślin azotem w formie amonowej, zwłaszcza w wysokich dawkach, prowadzi do pewnego ograniczenia absorpcji potasu jest tłumaczony najczęściej konkurencją między kationami K⁺ i NH₄⁺ w procesie ich pobierania i akumulacji w komórkach. Jony te posiadają podobną wielkość (średnica K⁺ w stanie uwodnienia wynosi 5,32 Å, zaś NH₄⁺ — 5,37 Å) i ten sam ładunek, mogą więc konkurować o tę samą pozycję przyłączenia na nośniku jonowym.

Zwiększoną absorpcję potasu w obecności anionów azotanowych wyjaśniano dawniej koniecznością zachowania równowagi kationowo-anionowej w komórkach roślinnych (Scharrer i Seibel 1956). Zakładano przy tym, że K⁺ jako jon łatwo i szybko pobierany (podobnie jak jon NO₃⁻) pozwala na utrzymanie równowagi w roślinach korzystających z N-azotanowego. Pogląd ten wydaje się obecnie o tyle słuszny, że jako podstawę przyjmuje konieczność zachowania równowagi jonowej w komórce. Ostatnio Ben Zioni i in. (1971) zaproponowali jednak nieco inną interpretację tego zjawiska, uwzględniającą zresztą również zasady równowagi elektrostatycznej. Opierali się tu na wynikach doświadczeń przeprowadzonych w kulturach wodnych, w których stwierdzili nieco szybsze pobieranie NO₃⁻ niż K⁺ przez rośliny oraz na badaniach wskazujących, że redukcji azotanów w częściach nadziemnych towarzyszy powstawanie kwasu jabłkowego (Dijkshoorn 1958, Ben Zioni in. 1970). Autorzy opracowali w związku z tym teoretyczny model pobierania i redukcji azota-

nów oraz powstawania kwasu jabłkowego, wyjaśniający jednocześnie rolę potasu (rys. 2).



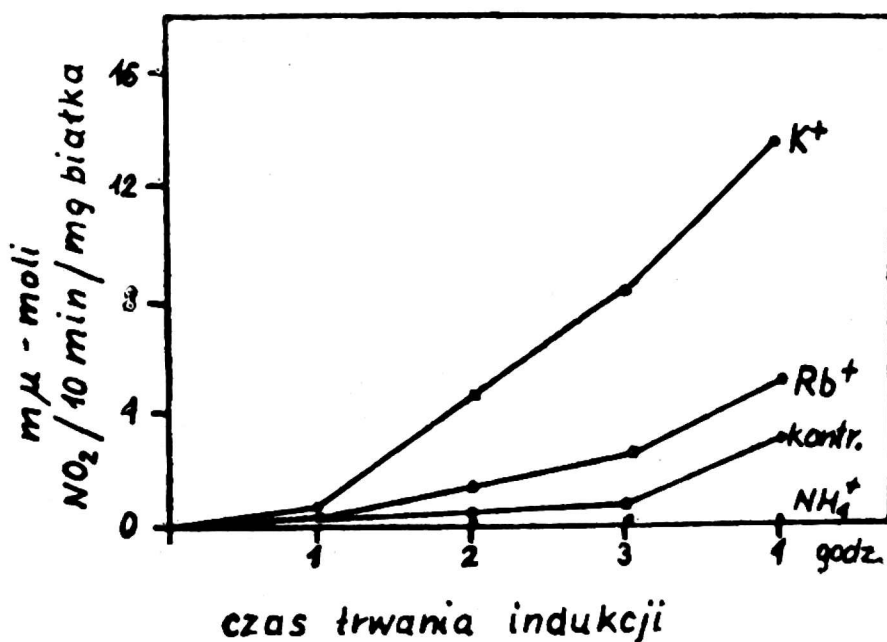
Rys. 2. Model pobierania azotów i powstawania kwasu jabłkowego, przy współdziałaniu potasu (Ben Zioni in. 1971)

Według tego modelu ilości anionów NO_3^- zredukowanych w częściach nadziemnych roślin odpowiadają równoważne stechiometryczne ilości wytworzonych anionów kwasu jabłkowego. Kwas jabłkowy jest następnie przemieszczany (jako jabłczan potasu) do korzeni, gdzie ulega utlenieniu, a pozostałe aniony HCO_3^- wymienia się z kolei z anionami NO_3^- środowiska zewnętrznego. Pobrane na drodze wymiany $\text{HCO}_3^-/\text{NO}_3^-$ aniony azotanowe są następnie transportowane (jako KNO_3) do części nadziemnych, gdzie ulegają redukcji. W ten sposób synteza kwasu jabłkowego umożliwia pobieranie NO_3^- nawet w ilościach przeważających w stosunku do K^+ .

Na poparcie tego schematu autorzy przytaczają wyniki doświadczenia, w którym po przeniesieniu roślin do pożywki pozbawionej KNO_3 stwierdzili szybkie zwiększanie się ilości kwasu jabłkowego w korzeniach; nagromadzenie się tego kwasu następowało prawdopodobnie wskutek braku możliwości wymiany z anionami NO_3^- , których nie zawierało środowisko zewnętrzne. O tym, że kwas jabłkowy nie mógł pochodzić z syntezy w korzeniach świadczyły z kolei wyniki badań z odcinaniem części nadziemnych roślin; nie stwierdzono wówczas obecności tego kwasu w korzeniach i wnioskowano na tej podstawie, że jest on dostarczany przez części nadziemne.

Jon potasowy spełnia więc w tym mechanizmie rolę „przenośnika” anionów kwasu jabłkowego z części nadziemnych do korzeni oraz anionów azotanowych z korzeni do części nadziemnych. Wiąże się to niewątpliwie z dużą ruchliwością tego jonu w roślinie. Autorzy sądzą, że rola potasu jest tu specyficzna, ponieważ jon Na^+ nie wywierał pod tym względem zastępczego działania. W wynikach tych znajdują potwierdzenie wcześniej poczynione obserwacje wskazujące, że obecność potasu w środowisku odżywczym sprzyja pobieraniu azotanów przez rośliny (McCalla i Woodford 1935, Arnon 1939).

Istnieją ponadto pewne informacje w literaturze, że potas oddziałuje nie tylko na pobieranie azotanów, ale i na ich redukcję w roślinach. Jak wiadomo jon NO_3^- przed wbudowaniem w związki organiczne musi ulec przemianie do formy amonowej, przy udziale enzymu — reduktazy azotanowej. Reduktaza azotanowa jest enzymem adaptacyjnym, tzn. powstającym w komórce wówczas, gdy obecne są w niej jony NO_3^- . Nitsos i Evans (1966) w badaniach przeprowadzonych na *Neurospora crassa* stwierdzili, że jon K^+ wyraźnie zwiększa szybkość powstawania tego enzymu, a tym samym wywiera wpływ stymulujący proces redukcji N-azotanowego. Jon amonowy okazał się natomiast silnym inhibitorem (rys. 3).



Rys. 3. Wpływ potasu na powstawanie reduktazy azotanowej (Nitsos i Evans 1966)

Dotychczas nie badano jednak oddziaływania potasu na powstawanie reduktazy azotanowej w roślinach wyższych, czego przyczyną są prawdopodobnie trudności metodyczne. Badania nad wpływem jonów na aktywność enzymów są bowiem skomplikowane; prowadzi się je najczęściej *in vitro* — na enzymach wyekstrahowanych z tkanek roślinnych lub zwierzęcych. W przypadku reduktazy azotanowej występują dodatkowe trudności wynikające z adaptacyjnego charakteru enzymu.

W odniesieniu do roślin wyższych uzyskano jednak pośrednie dowody dodatniego działania potasu na szybkość redukcji azotanów. Już w daw-

niejszych doświadczeniach (Arnon 1939, Nightingale 1943) spostrzeżono bowiem, że w roślinach cierpiących na niedobór tego składnika proces przyswajania azotanów przebiega bardzo powoli; po przeniesieniu takich roślin do pożywki o odpowiednim poziomie potasu następowała szybka przemiana N-azotanowego w N-amonowy. Zestawiając wyniki uzyskane na roślinach wyższych z rezultatami otrzymanymi na organizmach o niższej organizacji (*Neurospora*) można więc wnioskować, że bezpośrednia rola potasu w przyswajaniu azotanów polega prawdopodobnie na stymulowaniu procesu ich enzymatycznej redukcji.

Oprócz omówionego bezpośredniego wpływu K^+ na przyswajanie azotanów można również mówić o jego wpływie pośrednim, poprzez oddziaływanie na metabolizm węglowodanów w roślinach. Redukcja $N-NO_3$ jest bowiem procesem wymagającym dopływu energii, której źródło stanowi utlenianie organicznych związków węgla powstających w procesie fotosyntezy. Ponadto fotosynteza i dalsze przemiany jej produktów dostarczają łańcuchów węglowych niezbędnych do związania powstającego w procesie redukcji NO_3^- amoniaku. Istnieje więc wyraźna zależność między poziomem organicznych związków węgla w roślinie a szybkością przyswajania N-azotanowego. W roślinach ubogich w węglowodany obserwuje się nawet, w pewnych warunkach żywieniowych, obfitą akumulację niezredukowanego azotu (Nowakowski 1962, Mittra i Wright 1966, Koter 1969).

Nauka dysponuje dzisiaj całym szeregiem dowodów oddziaływania potasu na intensywność asymilacji CO_2 z powietrza oraz na dalsze przemiany związków powstających w tym procesie. Na przykład Bernsztein i in. (1971) podają, że przy spadku stężenia K w liściach buraka cukrowego poniżej 0,4—0,6% świeżej masy intensywność fotosyntezy silnie się zmniejsza. Od poziomu zaopatrzenia w ten składnik uzależnione są między innymi takie procesy jak: fosforylacja świetlna w chloroplastach oraz fosforylacja oksydacyjna w mitochondriach, a więc powstawanie wysokoenergetycznych związków, które są następnie wykorzystywane w innych procesach metabolicznych. Również aktywność niektórych enzymów biorących udział w przemianach węglowodanów, jak fosfoheksokinaza, kinaza kwasu pirogronowego, syntetaza skrobiowa i inne, jest stymulowana przez jon potasowy (Latzko i Mechsner 1958, Hiatt i Evans 1960, Rivenbark i Hanson 1962, Marschner 1968, Kursanow i Wyskrebiencewa 1967, Kursanow i in. 1969, Mołotkowskij i Dziubenko 1970 i wielu innych). W ten sposób potas oddziałując na metabolizm węglowodanów oraz na procesy prowadzące do powstawania wysokoenergetycznych związków fosforowych, wpływa pośrednio na szybkość przyswajania mineralnego azotu przez rośliny.

Wpływ potasu na biosyntezę białka i stosunki między frakcjami azotu w roślinach

Już w dawniejszych pracach (Turtschin 1934, Hartt 1934, Gregory 1937, Mulder i Bakema 1956) stwierdzono, że zawartość białka właściwego w roślinach niedostatecznie zaopatrzonych w potas jest niższa niż w roślinach rosnących przy odpowiednim poziomie tego pierwiastka w środowisku odżywczym. W roślinach niedoborowych znajdowano jednocześnie znacznie większe ilości wolnych aminokwasów i amidów. Nasunęło to przypuszczenie, że potas odgrywa rolę w powstawaniu związków białkowych. Steward i Preston (1941) wykazali następnie, że w obecności jonów K^+ szybciej przebiegała synteza białka w kulturach tkankowych ziemniaka, a Wall (1939, 1940 a, b) zakładał nawet, że biosynteza związków białkowych w organizmie roślinnym jest pierwszym procesem, który ulega zahamowaniu w warunkach niedoboru potasu.

Rozwój metod badawczych w późniejszych latach pozwolił na uzyskanie dowodów oddziaływania potasu na proces powstawania związków białkowych w roślinach. Webster (1953 a, b) udowodnił jako pierwszy niezbędną rolę tego pierwiastka dla syntezy peptydów. Autor wykazał, że enzymatyczna synteza trójpeptydu — glutationu, w którego skład wchodzi kwas glutaminowy, cysteina i glicyna, wymaga oprócz ATP i Mg^{++} również obecności K^+ w środowisku reakcji. W pierwszym etapie tego procesu, przez kondensację kwasu glutaminowego i cysteiny powstaje γ -glutamylcysteina, w drugim — następuje przyłączenie glicyny do uprzednio powstałego związku z utworzeniem glutationu. Jon K^+ okazał się niezbędny dla przebiegu obydwu tych reakcji. Webster (1956) badał następnie wbudowanie kwasu glutaminowego — ^{14}C do białka i stwierdził, że proces ten jest też stymulowany przez potas (tab. 2). Podobne rezultaty

Tabela 2

Wpływ kationów jednowartościowych na wbudowanie kwasu glutaminowego- ^{14}C w cząsteczkę białka (Webster 1956)

Jony wprowadzone do układu	Ilość μ moli kwasu glutaminowego wbudowanego w ciągu 1 godz.
—	1,57
K^+	2,38
Na^+	1,50
Li^+	1,48
Rb^+	0,75
NH_4^+	1,45

otrzymali Takahashi i Hirai (1966) w badaniach nad szybkością wbudowania leucyny — ^{14}C do białka w mitochondriach wyizolowanych z liści tytoniu. Proces ten wymagał również obecności ATP, Mg^{++} i K^+ . Wykluczenie potasu ze środowiska reakcji pociągało za sobą zmniejszenie szybkości wbudowywania tego aminokwasu o 35%, zaś wykluczenie magnezu — o 44%.

Przedmiotem zainteresowania stał się z kolei mechanizm oddziaływania potasu na biosyntezę związków białkowych. Przeprowadzono w związku z tym szereg badań, głównie na preparatach pochodzenia zwierzęcego i na mikroorganizmach (Lublin 1963, 1967, Conway 1964, Schlessinger 1964), a stosunkowo mniej na roślinach wyższych (Mans i in. 1964, App i Gerosa 1966), z zastosowaniem aminokwasów znakowanych ^{14}C . Wykazano w nich, że jon K^+ jest niezbędny, obok ATP (względnie GTP) i Mg^{++} w reakcji przenoszenia aminokwasu z kompletu aminoacylo-tRNA (tRNA = RNA-transfer) do białka, a więc w pierwszym etapie powstawania łańcucha polipeptydowego.

Stężenia potasu wymagane dla maksymalnej szybkości tej reakcji są stosunkowo duże, wyższe niż magnezu. Według Schlessingera (1964) maksymalną szybkość syntezy białka w wyciągach z *Escherichia coli* można było uzyskać przy stężeniu ATP = 0,005 M, Mg^{++} = 0,009 M i K^+ = 0,07 M. App i Gerosa (1966) w badaniach przeprowadzonych na zarodkach ryżu stwierdzili, że wbudowanie fenyloalaniny — ^{14}C do białka przebiegało najszybciej przy stężeniu Mg^{++} wynoszącym 7 milimoli i stężeniu K^+ wynoszącym 60 milimoli. Również Lubin (1967) podaje, na podstawie badań wykonanych na tkankach zwierzęcych, że istnieje wyraźna zależność między zawartością potasu w komórkach a szybkością powstawania związków białkowych. Nawet niewielki spadek stężenia K^+ powodował bowiem zmniejszenie szybkości tego procesu. Autor stwierdził ponadto, że w obecności inhibitora syntezy białek (amfoterycyny B) zwiększenie poziomu potasu w komórkach powodowało specyficzne odwrócenie tego hamującego efektu.

Zagadnienie wpływu potasu na zawartość białka w roślinach można rozpatrywać i z innej strony, a mianowicie na tle przemian kwasów nukleinowych. Jak wiadomo, we wszystkich żywych organizmach istnieje ściśle powiązanie metabolizmu tych dwu grup związków. Okazało się, że niedostateczne zaopatrzenie roślin w potas prowadzi do zahamowania syntezy kwasów nukleinowych, a przedłużający się niedobór K powoduje nawet wzmożoną degradację tych związków do nukleotydów (Wyskrebieńcewa i Krasawina 1966, Kursanow i Wyskrebieńcewa 1967). Nasuwa się stąd wniosek, że oprócz działania bezpośredniego na proces biosyntezy białka potas wywiera prawdopodobnie i pośredni wpływ. Wprawdzie wia-

domości na ten temat są jak dotychczas bardzo skąpe, to jednak pozwalają one przypuszczać, że jedną z przyczyn ograniczenia syntezy związków białkowych może stanowić niewłaściwy przebieg przemian kwasów nukleinowych, wywołany niedoborem K w komórkach roślinnych.

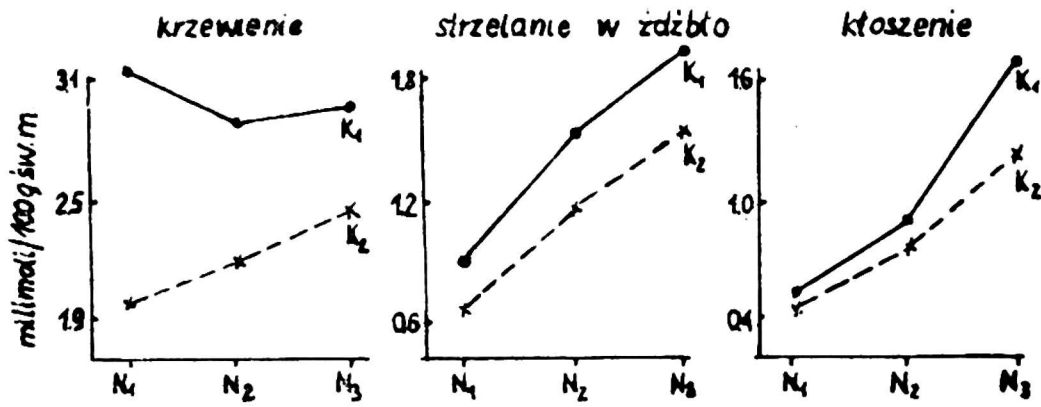
W wyniku zakłóceń biosyntezy białek, w roślinach cierpiących na niedobór potasu gromadzą się duże ilości wolnych aminokwasów i amidów; tym samym proporcje między N-białkowym i N-niebiałkowym kształtują się niekorzystnie. Następuje wówczas przesunięcie stosunku między tymi frakcjami azotu na niekorzyść N-białkowego. Z zestawienia podanego przykładowo w tabeli 3 wynika, że udział N-rozpuszczalnego organicznego, tzn. frakcji zawierającej wolne aminokwasy i amidy, w roślinach rosnących na glebie nie nawiezionej potasem jest wysoki. W miarę wzrostu dawki K udział tej frakcji azotu maleje, przy jednoczesnym zwiększeniu udziału N-białkowego.

Tabela 3

Wpływ potasu na udział różnych frakcji azotu w N-ogólnym w roślinach życia wielokwiatowej (Nowakowski 1964)

Nawożenie potasem	Zawartość w % N-ogólnego		
	N-białkowy	N-mineralny	N-rozpuszczalny organiczny
K—0	71,1	4,0	24,9
K—1	74,6	4,0	21,4
K—2	76,8	4,5	18,7

Ten wpływ niedoboru potasu na stosunki między frakcjami azotu w roślinach pogłębia się jeszcze w warunkach stosowania wysokich dawek N w nawożeniu. Do takiego wniosku dochodzi wielu autorów na podstawie badań przeprowadzonych na różnych gatunkach roślin uprawnych (Barker i Bradfield 1963, Cummings i Teel 1965, McLeod 1965, McLeod i Suzuki 1967, Ratner i Jelisiejewa 1968, Koch i Mengel 1970, Mengel 1971 i wielu innych). Zależności te obrazują wyniki uzyskane przez Mengela (1971) na roślinach pszenicy (rys. 4). Wskazują one, że obfite nawożenie azotowe w połączeniu z niedoborem potasu sprzyja nagromadzeniu się w roślinach związków azotu nie wbudowanych w białko. Dopiero po zasileniu roślin wyższą dawką K zawartość tych związków ulega obniżeniu. Podobnie jak w częściach nadziemnych kształtują się te zależności i w korzeniach roślin (Mengel i Koch 1972, tab. 4). Wszystkie te wyniki pozwalają wnioskować, że odpowiednie nawożenie potasowe umożliwia utrzymanie właściwych proporcji między frakcjami azotu w organizmie roślinnym.



Rys. 4.
Wpływ wzrastających dawek azotu przy dwóch poziomach potasu na zawartość wolnych aminokwasów w częściach nadziemnych pszenicy (Mengel 1971)

Tabela 4

Zawartość wolnych aminokwasów w częściach nadziemnych i korzeniach słonecznika w zależności od poziomu N i K w pożywce (Mengel i Koch 1972)

Stężenie K w pożywce (w milimolach)	N — mg/100 g świeżej masy		
	stężenie N w pożywce (w milimolach)		
	1	4	10
0,25 części	57,2	134,0	164,0
3,50 nadziemne	57,2	62,2	71,4
0,25 korzenie			
3,50 korzenie	34,0	58,5	88,4
	34,2	43,0	54,3

Rozpatrując wpływ potasu na przemiany związków azotowych w roślinach należy jeszcze zwrócić uwagę na proces proteolizy. W dawniejszych pracach (Richards i Templeman 1936, Gregory 1937) reprezentowany był pogląd, że przyczyną nagromadzania się wolnych aminokwasów w komórkach roślin z deficytem potasu jest nie zahamowanie biosyntezy, lecz wzmożony rozkład białka. Główne znaczenie przypisywano tu więc zwiększonej aktywności enzymów proteolitycznych. Na podstawie przedstawionego wyżej materiału dowodowego wydaje się jednak, że twierdzenie takie nie jest w pełni słuszne i że proteoliza, przynajmniej w początkowym okresie niedoboru potasu, nie jest pierwszą, zasadniczą przyczyną obniżania się procentowej zawartości białka właściwego. Do takiego poglądu skłania się zresztą obecnie wielu autorów. Według Pirsona (1955) przeciw proteolizie w początkach głodu potasowego przemawia też intensywnie zielone zabarwienie liści występujące w tym okresie. Ponieważ chlorofil jest na ogół dobrym wskaźnikiem poziomu białka w ro-

ślinach, stanowi to wskazówkę, że proces rozkładu tych związków, nawet jeśli przebiega, to jeszcze w niewielkim zakresie. Dopiero wskutek dłużej trwającego deficytu potasu, gdy zakłócenia metabolizmu sięgają już głęboko, następuje również wzmożony rozkład białka w roślinach.

Należy jeszcze wspomnieć, że część jonów K^+ jest, obok innych jonów, powierzchniowo zaadsorbowana na strukturach białkowych komórki roślinnej. Jony te stanowią o ładunku i stanie uwodnienia cząsteczek białka i jednocześnie umożliwiają zachowanie ich odpowiedniej struktury trzeciorzędowej. W przypadku silnego niedoboru K^+ jego miejsce zajmują tu inne jony. Prawdopodobnie cząsteczka białka przybiera wówczas inną konfigurację przestrzenną, jej struktura staje się mniej stabilna, a tym samym zwiększa się jej podatność na działanie enzymów proteolitycznych.

Z omówionych wyżej badań nasuwa się więc ogólny wniosek, że główną przyczyną obniżki procentowej zawartości białka właściwego i zmiany stosunku między N-białkowym i N-niebiałkowym w roślinach niedostatecznie żywionych potasem jest ograniczenie szybkości biosyntezy białek. Natomiast w warunkach przedłużającego się deficytu potasu dodatkową przyczynę stanowi wzmożona proteoliza.

Wpływ potasu na metabolizm azotu w roślinach motylkowych

Rola potasu w przyswajaniu i przemianach azotu w roślinach motylkowych zasługuje na oddzielne omówienie ze względu na specyficzny sposób odżywiania się tych roślin azotem. Stwierdzono w ostatnio przeprowadzonych badaniach (Koch i Mengel 1972), że z punktu widzenia wpływu potasu na zawartość wolnych aminokwasów rośliny motylkowe reagują inaczej niż niemotylkowe. Wysoką zawartość tej frakcji azotu obserwuje się bowiem u motylkowych — w przeciwieństwie do niemotylkowych — właśnie w warunkach odpowiedniego żywienia potasem. Różnicę tę należy wyjaśniać odmiennym sposobem zaopatrywania się w azot tych dwu grup roślin. I tak rośliny niemotylkowe rosnące w normalnych warunkach żywieniowych mają zwykle do dyspozycji, już od początku vegetacji, duże ilości azotu mineralnego w środowisku odżywczym. Stąd we wczesnych fazach wzrostu wykazują one z reguły wysoką zawartość wolnych aminokwasów. W miarę postępowania vegetacji i przyrostu masy roślinnej, przy jednoczesnym zmniejszaniu się zasobności środowiska w azot mineralny, stężenie tych związków w komórkach stopniowo maleje; są one wówczas szybko wykorzystywane w procesie powstawania związków białkowych i tworzenia nowych organów. Przy niedoborze potasu zużywanie wolnych aminokwasów w biosyntezie białka przebiega znacznie powolniej, co, jak już poprzednio wspomniano, prowadzi do zwiększonego

ich nagromadzenia się w komórkach i jednocześnie do ograniczenia szybkości wzrostu roślin.

Rośliny motylkowe korzystają, jak wiadomo, z azotu atmosferycznego, przyswajanego na drodze symbiozy z bakteriami *Rhizobium*. Zaopatrywanie się tych roślin w azot zachodzi więc stopniowo, w miarę dostarczania jego związków przez brodawki korzeniowe. Tak więc proces powstawania i gromadzenia się wolnych aminokwasów przebiega w roślinach tej grupy bardziej równomierne w czasie ich wegetacji niż w roślinach niemotylkowych. Wysoka zawartość wolnych aminokwasów w roślinach motylkowych nie jest więc wskaźnikiem zakłóceń w przemianach azotu, lecz przeciwnie — świadczy o dobrym zaopatrzeniu roślin w ten składnik, a tym samym o sprawności działania aparatu symbiotycznego. Ostatnio Koch i Mengel (1972) stwierdzili, że pod wpływem potasu zawartość wolnych aminokwasów w częściach nadziemnych roślin koniczyny czerwonej wyraźnie wzrastała w porównaniu z roślinami rosnącymi na glebie nie nawożonej tym składnikiem (tab. 5). Dotyczyło to przede wszystkim kwasu

Tabela 5

Wpływ żywienia potasem na zawartość wolnych aminokwasów w roślinach koniczyny czerwonej (Koch i Mengel 1972)

Serie	μmoli/100 g św. masy							
	kwas glutaminowy		kwas asparaginowy		alanina		kwas γ-aminomasłowy	
	1969 r.	1970 r.	1969 r.	1970 r.	1969 r.	1970 r.	1969 r.	1970 r.
K—0	77,5	68,3	54,1	24,8	111,6	130,0	57,0	71,1
K—1	151,5	114,2	76,1	38,6	149,0	135,3	97,6	97,6
K—2	165,9	132,7	90,4	52,2	162,6	189,0	102,2	132,9

glutaminowego, kwasu asparaginowego, alaniny, seryny i kwasu γ-aminomasłowego. Natomiast w procesie biosyntezy białek potas odgrywa w roślinach motylkowych podobną rolę jak w niemotylkowych.

Koch i Mengel nie obserwowali wprawdzie pod wpływem tego składnika zwiększenia procentu białka właściwego w roślinach koniczyny czerwonej, stwierdzili jednak znaczny wzrost całkowitej ilości N-białkowego w przeliczeniu na plon uzyskanej masy roślinnej (tab. 6). Na podstawie przytoczonych wyników autorzy wnioskuje, że potas silnie stymuluje proces przyswajania N₂ przez układ: roślina motylkowa + *Rhizobium*. Potwierdzenie tego wniosku można znaleźć i w innych pracach; na przykład Gukowa i Tjulina (1968) wykazały dodatni wpływ potasu na nodu-

Tabela 6

Wpływ żywienia potasem na ilość białka właściwego
w przeliczeniu na plon masy koniczyny czerwonej
(Koch i Mengel 1972)

Serie	1969 r.		1970 r.	
	N-białkowy			
	mg/waz.	w % kontroli	mg/waz.	w % kontroli
K—0	1128	100	821	100
K—1	1648	146	1578	192
K—2	1738	154	1851	226

lację korzeni roślin strączkowych — łubinu i bobu, i stwierdziły jednocześnie, że rośliny te zakażone właściwym aktywnym szczepem *Rhizobium* zawierały duże ilości K w korzeniach i brodawkach — większe niż rośliny posiadające nieefektywne brodawki.

Bezpośrednie przyczyny dodatniego wpływu potasu na nodulację motylkowych i wiązanie azotu atmosferycznego nie są dotychczas znane. Można by ich natomiast szukać na drodze pośredniej. Jak wiadomo warunkiem właściwej symbiozy rośliny motylkowej z *Rhizobium* jest dostateczne zaopatrzenie korzeni i brodawek w węglowodany, które to związki służą jako materiał energetyczny oraz jako akceptory przyswajanego azotu, a które są dostarczane przez organy asymilujące rośliny. Z tego względu dla procesu wiązania N₂ ważna jest zarówno ogólna ilość wytworzonych w roślinie węglowodanów, jak i szybkość ich przemieszczania się z części nadziemnych do korzeni. Poprzednio wspomniano już o dodatnim wpływie potasu na fotosyntezę, a więc na powstawanie organicznych związków węgla w zielonych częściach roślin; ostatnio uzyskano natomiast dowody wskazujące na bardzo istotną rolę potasu również w przemieszczaniu się asymilatów z liści do innych organów roślin — głównie do owoców i korzeni (Haeder i Mengel 1972). Tak więc niedostateczna ilość i słaba translokacja węglowodanów w roślinach motylkowych rosnących w warunkach niedoboru potasu mogą stanowić istotną przyczynę ograniczonego formowania brodawek korzeniowych i zmniejszenia energii przyswajania azotu atmosferycznego.

Wpływ potasu na zawartość szkodliwych substancji azotowych w roślinach

Niewłaściwy przebieg procesów związanych z przemianami azotu w roślinach z niedoborem potasu ujawnia się nie tylko w zmianie stosunków między frakcjami azotu, ale i w nagromadzeniu się ubocznych

produktów tych przemian w komórkach. Należą do nich aminy: agmatyna (guanidyloputrescyna), N-karbamyloputrescyna i putrescyna (czterome-tylenodwuamina). Zjawisko to zostało po raz pierwszy zauważone przez Richardsa i Colemana (1952). W późniejszych latach zagadnieniu wpływu potasu na gromadzenie się amin w roślinach poświęcono szereg prac (Smith 1963, 1965, Smith i Richards 1962, Sinclair 1965, 1967, 1969, Suzuki i McLeod 1970, Crocomo i Basso 1971). Stwierdzono w nich, że prekursorem amin jest arginina. Aminokwas ten gromadzi się w roślinach w wyniku zakłóconej syntezy ewentualnie wzmożonej hydrolizy związków białkowych.

W roślinach dostatecznie zaopatrzonych w potas putrescyna występuje tylko w śladowych ilościach. Z doświadczeń Sinclaira (1969) przeprowadzonych na jęczmieniu wynika, że w roślinach z niedoborem tego składnika zawartość putrescyny była 40-krotnie a agmatyny — 9-krotnie wyższa niż w roślinach nawożonych odpowiednią dawką K. Rośliny niedoborowe zawierały również znacznie więcej wolnych aminokwasów, a w tym argininy (tab. 7).

Tabela 7

Zawartość amin i suma wolnych aminokwasów w roślinach jęczmienia w różnych warunkach zaopatrzenia w potas (Sinclair 1969)

Oznaczone związki	Zawartość w $\mu\text{molach/g}$		Stosunek między zawartością oznaczanych związków w roślinach z niedoborem K i zasilonych K
	rośliny z niedoborem potasu	rośliny zasilone potasem	
Putrescyna	8,67	0,21	41 : 1
Agmatyna	2,49	0,28	9 : 1
Arginina	0,47	0,14	3,4 : 1
Suma wolnych aminokwasów	4,29	1,64	2,6 : 1

Smith (1963, 1965) oraz Sinclair (1967) zajmowali się badaniem enzymów odpowiedzialnych za powstawanie amin w komórkach roślinnych. Autorzy stwierdzili, że w pierwszym etapie, przy udziale karboksylazy, następuje dekarboksylacja argininy do agmatyny, w następnym — agmatyna ulega przemianie do putrescyny, przy czym pośrednim związkiem jest tu N-karbamyloputrescyna. Enzymem, który katalizuje tę przemianę jest amidohydrolaza N-karbamyloputrescyny.

Mechanizm oddziaływania potasu na zawartość amin jest związany z aktywnością enzymów katalizujących wyżej wymienione reakcje. Nie-

dobór K pociąga bowiem za sobą znaczne zwiększenie ilości i aktywności tych enzymów, co w konsekwencji prowadzi do silnego wzrostu zawartości amin w komórkach (tab. 8). Rola potasu zasługuje tu na szczególną

Tabela 8

Wpływ potasu na zawartość enzymów (karboksylazy, argininy i amidohydrolazy N-karbamyloputrescyny) i amin w liściach jęczmienia (Sinclair 1967)

Termin pobrania próby	Pożywka	Enzymy μmoli/g św. m./godz.		Aminy μmoli/g św. m.	
		karboksylaza	amidohydrolaza	agmatyna	putrescyna
I	+ K	0,0004	0,32	0,10	ślady
	— K	0,134	0,24	1,02	2—3
II	+ K	0,035	0,13	0,10	ślady
	— K	0,098	0,33	1,05	6—8
III	+ K	0,027	0,09	0,13	ślady
	— K	0,115	0,23	1,11	6—8

uwagę. Okazało się mianowicie, że aktywność karboksylazy katalizującej przemianę argininy do agmatyny zwiększa się nie tylko w warunkach niedoboru potasu, ale i przy niewystarczającym poziomie innych składników odżywczych — fosforu, magnezu czy wapnia. Natomiast dalszy etap przemian, prowadzący do powstania putrescyny jest uzależniony wyłącznie od poziomu K w komórkach. Tak więc przy deficycie P, Ca lub Mg gromadzi się w roślinach tylko agmatyna, podczas gdy niedobór K pociąga za sobą przede wszystkim nagromadzenie się putrescyny, jakkolwiek w mniejszych ilościach występują również agmatyna i N-karbamyloputrescyna.

Według Colemana i Richardsa (1956) maksymalne stężenie putrescyny jest połączone z występowaniem najsilniejszych zewnętrznych objawów braku potasu w roślinach. Włączenie potasu do pożywki powoduje szybki spadek zawartości putrescyny; z kolei wprowadzenie putrescyny do zdrowych roślin drogą iniekcji prowadzi do powstania nekrozy na liściach, mimo że wykazują one normalną zawartość potasu.

Smith i Sinclair (1967) sądzą, że karboksylaza argininy jest enzymem adaptacyjnym, tzn. wytwarza się w zwiększonej ilości wówczas, gdy z określonych przyczyn następuje nagromadzenie się substratu jej działania — argininy. Zjawisko takie występuje właśnie przy niedoborze potasu, wskutek obniżania się zawartości białka a wzrostu stężenia wolnych aminokwasów w roślinach.

Autorzy poszukują również metabolicznych przyczyn gromadzenia się amin w warunkach niedostatecznego zaopatrzenia roślin w potas. Według Sinclaira (1967) oraz Smitha i Sinclaira (1967) przyczynę taką może stanowić fakt, że zmniejszenie stężenia jonów K^+ powoduje zakłócenia równowagi elektrostatycznej oraz obniżkę pH soku komórkowego. Zwiększone wytwarzanie organicznych zasad, takich jak putrescyna, może mieć na celu zniwelowanie tych zakłóceń. Interpretacja taka nie wydaje się jednak w pełni słuszna. Wiadomo bowiem, że niedobór potasu pociąga za sobą cały szereg skutków, a między innymi zmniejszanie się zawartości kwasów organicznych, wzrost stężenia jonów NH_4^+ i in. Stąd zagadnienie zachowania stanu równowagi jonowej w komórkach takich roślin wydaje się bardziej złożone. Być może powstawanie amin stanowi tu tylko jedną z możliwości. Jak dotychczas brak jednak dokładniejszych informacji na ten temat.

Oprócz amin w roślinach cierpiących na niedobór potasu gromadzą się także jony amonowe i to niekiedy w dużych, toksycznych dla rośliny ilościach. Zjawisko takie występuje najczęściej wówczas, gdy rośliny są zasilane solami amonowymi względnie mocznikiem, który jak wiadomo ulega w glebie hydrolizie do formy amonowej. Jony NH_4^+ powodują występowanie silnych uszkodzeń na częściach nadziemnych, a przy stosowaniu wysokich dawek azotu, w połączeniu z niedoborowymi dawkami potasu — nawet do obumierania rośliny. Objawy zatrucia amoniakiem wywołane niedostatecznym zaopatrzeniem roślin w potas były obserwowane między innymi w doświadczeniach z pomidorami (Barker 1965, Barker i in. 1967, Maynard i in. 1966) i z jęczmieniem (Suzuki i McLeod 1970).

Szkodliwe działanie $N-NH_4$ objawia się najpierw występowaniem na pędach nekrotycznych plam i stopniowym obumieraniem uszkodzonej tkanki. Objawy te przenoszą się następnie na ogonki liściowe, a w warunkach silnego deficytu potasu — również na liście, poczynając od ich nasady.

Na uwagę zasługuje tu różnica w tolerancji roślin na obecność jonów azotanowych i amonowych w komórkach. Azotany gromadzą się bowiem w roślinach i to niekiedy w bardzo dużych ilościach; stężenia $N-NO_3$ mogą w skrajnych przypadkach sięgać 1—2% suchej masy bez wywoływania ujemnych skutków. Jeżeli więc przy niedoborze potasu osłabiony jest nawet proces redukcji azotanów, to ich akumulacja nie wywiera szkodliwego wpływu na roślinę. Komórki roślinne nie tolerują natomiast wysokich stężeń jonów amonowych. Objawy zatrucia mogą pojawiać się już przy stężeniach wynoszących 0,03—0,05% $N-NH_4$ w przeliczeniu na świeżą masę, a pogłębiają się one jeszcze, jeśli poziom potasu w roślinie jest niski.

W roślinach rosnących w normalnych warunkach żywieniowych jony NH_4^+ , zarówno pochodzące z redukcji NO_3^- jak i pobrane przez korzenie, są szybko wbudowywane w aminokwasy i białka, ich zawartość w komórkach nie jest więc wysoka. Kumazawa (1969) i Birecka (1969) w badaniach z zastosowaniem związków znakowanych ^{15}N wykazali, że w warunkach żywienia azotem w formie amonowej rośliny zawierały więcej wolnych aminokwasów, zwłaszcza kwasu glutaminowego i kwasu asparaginowego niż rośliny korzystające z azotanów. Świadczy to o szybkim pobieraniu i wbudowywaniu jonów NH_4^+ w alfa-ketokwasy, a przede wszystkim w kwas alfa-ketoglutarowy. Nagromadzenie się wolnych jonów NH_4^+ w roślinach rosnących przy deficytowym poziomie potasu jest spowodowane głównie zakłóceniami biosyntezy białka. W tych warunkach pobieranie tych jonów przebiega szybciej niż ich wbudowywanie w związki organiczne; prowadzi to w rezultacie do wzrostu ich stężenia w komórkach.

Nadmiar jonów amonowych może być częściowo magazynowany w amidach — glutaminie i asparaginie. Wzmoczone tworzenie się amidów stanowi, jak to już dawniej sugerował Prianisznikow, jeden z mechanizmów detoksykacji amoniaku w roślinach. O nagromadzeniu się tych związków w warunkach niedoboru potasu wspomniano już w poprzednim rozdziale. Tutaj można by tylko przytoczyć wyniki badań Mengela (1971), przeprowadzonych na roślinach owsa (tab. 9). Wskazują one, że przy nie-

Tabela 9

Wpływ wysokości dawki azotu na zawartość amidów w częściach nadziemnych owsa, przy niedostatecznym i wystarczającym zaopatrzeniu w potas (Mengel 1971)

Dawka potasu	Dawka azotu		
	N_1	N_2	N_3

Glutamina — moli/100 g św. m.

K_1	30	35	64
K_2	8	23	30

Asparagina — moli/100 g św. m.

K_1	40	180	235
K_2	20	100	120

dostatecznym poziomie potasu zawartość tych związków w masie roślinnej była bardzo wysoka. Po wprowadzeniu K, gdy procesy przemian azotu przybierały właściwy kierunek i nasilenie, ilość amidów wyraźnie się zmniejszała.

Suzuki i McLeod (1970) sugerują natomiast istnienie innego mechanizmu detoksykacji amoniaku i amin przez potas. Autorzy ci sądzą, że nadmiar jonów NH_4^+ ulega wbudowaniu przede wszystkim w argininę, która jest prekursorem amin. Obecność odpowiedniej ilości potasu powoduje natomiast, jak już wyżej podano, zmniejszenie aktywności enzymów katalizujących reakcje przemiany argininy do agmatyny i putrescyny, zapobiega więc nagromadzeniu się amin w roślinie.

Według Klemma (1966) ważny jest też poziom kwasów organicznych w komórkach roślin korzystających z N-amonowego. Przy niedoborze potasu kwasy te wytwarzają się w mniejszych ilościach, a więc silniejsze mogą być wówczas skutki szkodliwego wpływu nadmiaru jonów NH_4^+ .

Właściwe nawożenie potasem prowadzi do zmniejszenia stężenia N-amonowego w komórkach roślin a do wzrostu zawartości w nich potasu (tab. 10). W roślinach wykazujących objawy zatrucia stosunek

Tabela 10

Wpływ formy azotu oraz stężenia azotu i potasu w pożywce na zawartość N-amonowego, N-aminowego i N-amidowego w częściach nadziemnych jęczmienia (Suzuki i McLeod 1970)

Forma azotu	Stężenie (ppm)		Zawartość w % s. m.		
	N	K	N-amonowy	N-aminowy	N-amidowy
NH_4^+	20	10	0,126	0,640	0,061
		100	0,035	0,334	0,023
	100	10	0,535	1,701	0,237
		100	0,373	0,921	0,120
NH_4NO_3	20	10	0,036	0,363	0,027
		100	0,029	0,402	0,024
	100	10	0,150	1,009	0,118
		100	0,026	0,350	0,032
NO_3^-	20	10	0,036	0,410	0,032
		100	0,030	0,291	0,020
	100	10	0,074	0,709	0,107
		100	0,013	0,346	0,024

$\text{NH}_4\text{—N/K}$ jest bardzo szeroki. Obrazują to wyniki uzyskane przez Barquera i in. (1967) na pomidorach; gdy wielkość tego stosunku obniżała się do

wartości 0,3—0,2 występowały tylko słabe objawy toksyczności amoniaku, a gdy spadała poniżej 0,2 objawów tych już nie obserwowano (tab. 11).

Tabela 11

Wpływ stężenia potasu w pożywce i formy azotu na stopień uszkodzenia roślin pomidora oraz na zawartość N-NH₄ i K w pędach i liściach (Barker i in. 1967)

Forma azotu i stężenie potasu w pożywce	Pędy				Liście			
	stopień uszkodzenia	N-NH ₄ mg/g św. m.	K % św. m.	stosunek NH ₄ -N/K	stopień uszkodzenia	N-NH ₄ mg/g św. m.	K % św. m.	stosunek NH ₄ -N/K
(NH ₄) ₂ SO ₄ , K = 0	3,67	0,64	0,40	0,45	3,33	1,10	0,15	2,08
K ₂ SO ₄ — 0,02n	0,67	0,49	0,51	0,27	0,83	0,29	0,37	0,22
„ — 0,04n	0	0,48	0,56	0,24	0	0,10	0,55	0,05
„ — 0,10n	0	0,39	0,69	0,15	0	0,06	0,73	0,02
NaNO ₃ K = 0	0	0,13	0,33	0,11	0	0,03	0,23	0,03

Skala uszkodzeń: 0 — brak uszkodzeń
 1 — słabe uszkodzenia
 2 — średni stopień uszkodzenia
 3 — silne uszkodzenia
 4 — bardzo silne uszkodzenia

Wiąże się z tym stwierdzenie wypowiedziane przez niektórych autorów (Scharrer i Jung 1955, Klemm 1966, 1967), że zapotrzebowanie na potas roślin nawożonych azotem w formie amonowej jest większe niż korzystających z azotu w formie azotanowej.

Według Jacksona i Volka (1967) nie wiadomo jednak, czy występowanie objawów zatrucia u roślin obficie zasilanych azotem a niedostatecznie żywionych potasem należy przypisać wyłącznie nagromadzeniu się jonów amonowych, czy również zwiększonemu wytwarzaniu się amin. Zagadnienie to jak widać nie jest jeszcze dostatecznie jasne. W każdym razie przytoczone wyniki pozwalają wnioskować, że potas, niezależnie od sposobu działania, powoduje zmniejszenie zawartości szkodliwych substancji azotowych poprzez stymulowanie powstawania organicznych nierozpuszczalnych związków azotu — głównie białek.

Wyniki badań nad zastępowaniem potasu przez inne pierwiastki w metabolizmie azotowym

Stosunkowo wiele uwagi poświęcono zagadnieniu możliwości zastąpienia potasu w oddziaływaniu na procesy biologiczne przez inne kationy jednowartościowe, a więc przez pierwiastki o zbliżonych właściwościach chemicznych. Przedmiotem zainteresowania stały się w zasadzie dwa

z nich, a mianowicie rubid i sól. Pozostałe pierwiastki tej grupy — lit i cez, ze względu na silny szkodliwy wpływ na rośliny i działanie najczęściej hamujące aktywność enzymów, nie są tu brane pod uwagę.

Zainteresowanie rubidem wynikało stąd, że wykazuje on pewną zdolność do zastępowania potasu jako aktywator niektórych enzymów. W badaniach usiłuje się nawet stosować zamiast potasu znakowany rubid (^{86}Rb), ponieważ okres jego połowicznego rozpadu jest dłuższy (19,5 dni) niż znakowanego potasu (^{42}K — 12,4 godz.), co umożliwia dokładniejsze prześledzenie niektórych procesów przebiegających w organizmie roślinnym (Karim i in. 1971, Marscher i Schimansky 1971).

W odniesieniu do metabolizmu azotowego okazało się, że spośród kationów jednowartościowych tylko rubid stymuluje powstawanie reduktazy azotanowej (Nitsos i Evans 1966), ale w stopniu znacznie słabszym niż potas (rys. 3). Według badań Webstera (1956) pierwiastek ten nie może natomiast zastąpić potasu w procesie biosyntezy związków białkowych; w obecności Rb^+ w środowisku reakcji szybkość wbudowywania znakowanych aminokwasów w białko była znacznie niższa niż w kontroli, co wskazywało nawet na hamujący wpływ rubidu (tab. 2). Jak dotychczas brak więcej informacji w literaturze na temat wpływu tego pierwiastka na inne procesy związane z przemianami azotu. Wiadomo natomiast, że rośliny tolerują tylko niewielkie jego stężenia w środowisku odżywczym. Stosowany w dużych stężeniach działa on toksycznie i powoduje silne zakłócenia we wzroście roślin, co przypisuje się najczęściej jego hamującemu wpływowi na powstawanie związków białkowych.

W badaniach z zastosowaniem sodu jako pierwiastka zastępującego potas w metabolizmie azotowym nie stwierdzono jego wpływu ani na pobieranie, ani na redukcję N-azotanowego (Nitos i Evans 1966, Ben Zioni i in. 1971). Jak wskazują wyniki badań Webstera (1956) jon Na^+ nie wpływa również na wbudowanie aminokwasów w białko, zaś Lubin (1963) w doświadczeniach z *Escherichia coli* stwierdził nawet hamujący wpływ sodu na ten proces. U roślin nie przystosowanych do bytowania w środowiskach zasolonych, a umieszczonych w pożywce o wysokim stężeniu soli sodowych, następuje zahamowanie syntezy a niekiedy nawet wzmożona hydroliza związków białkowych (Kahane i Poljakoff-Mayber 1968, Rakowa 1969). Według Rausera i Hansona (1966) zasolenie prowadzi również do wzmożonej degradacji kwasów nukleinowych.

Rębowska (1972) w badaniach nad możliwością zastępowania potasu sodem w żywieniu pomidorów stwierdziła, że pod wpływem sodu zawartość azotu ogólnego i azotu białkowego w roślinach zmniejszała się w porównaniu z roślinami zasilonymi równoważną dawką potasu. Stanowi to również dowód, że sól nie zastępuje potasu w oddziaływaniu na powstanie związków białkowych w organizmach roślinnych.

Z drugiej jednak strony wykazano, że wprowadzenie sodu do pożywki roślin cierpiących na niedobór potasu powoduje obniżenie zawartości amin w komórkach (Coleman i Richards 1956). Następnie Joshi i in. (1962) oraz Pluenneke i Joham (1972) stwierdzili, że zasilanie niektórych gatunków roślin niewielką ilością sodu prowadzi do wzrostu w nich zawartości wolnych aminokwasów, przy niezmienionej ilości białka właściwego. Pluenneke i Joham przypuszczają, że składnik ten wpływa bezpośrednio na biosyntezę aminokwasów w roślinach. Wynikało by stąd, że sód spełnia być może jakieś funkcje w metabolizmie azotowym, ale wyjaśnienie tego zagadnienia wymaga jeszcze dokładniejszych badań.

Ogólnie biorąc badania nad możliwością zastępowania potasu przez inne pierwiastki mają przede wszystkim charakter poznawczy. Można by przyjąć, że ich celem, zwłaszcza w odniesieniu do rubidu, jest nie tyle określenie jego znaczenia w odżywianiu się roślin, ile udowodnienie specyficzności funkcji potasu. W każdym razie wyniki tych badań pozwalają na wyciągnięcie wniosku, że rola potasu w przemianach związków azotu jest wysoko specyficzna, a więc, że pod tym względem nie może on być w pełni zastąpiony przez żaden inny pierwiastek.

W przedstawionym opracowaniu omówiono obecne poglądy na temat znaczenia potasu w przyswajaniu i przemianach azotu w roślinach uprawnych. Wskazują one, że składnik ten odgrywa bardzo istotną rolę w metabolizmie azotowym. Wpływa on między innymi na pobieranie i redukcję N-azotanowego, na biosyntezę związków białkowych oraz na kształtowanie się stosunku między frakcjami azotu w roślinach. Odpowiednie zapotrzebowanie w potas stanowi też czynnik zapobiegający gromadzeniu się szkodliwych związków azotu w komórkach, jak aminy i — w nadmiarze wolne jony NH_4^+ .

Mechanizm oddziaływania potasu nie we wszystkich przypadkach jest jednak całkowicie jasny. Najwięcej trudności nastęrcza odróżnienie jego bezpośredniego udziału w określonych procesach od jego roli pośredniej. Należy bowiem podkreślić, że funkcje potasu w organizmach roślinnych nie ograniczają się wyłącznie do wpływu na przemiany związków azotu, lecz że są one bardzo wielostronne; składnik ten wkracza w szereg różnych procesów fizjologicznych, jak fotosynteza i dalsze przemiany organicznych związków węgla, gospodarka wodna roślin, gospodarka energetyczna i inne. Wiadomo też, że procesy biologiczne w roślinach wzajemnie się zająbiają i stąd zahamowanie czy ograniczenie przebiegu jakiejś jednej reakcji może pociągać za sobą cały szereg następstw o charakterze wtórnym. W odniesieniu do potasu nie można jeszcze udzielić jednoznacz-

nej odpowiedzi, który z procesów w całym splocie reakcji metabolicznych ulega najwcześniej zakłóceniu w warunkach niedoboru tego składnika. Wiele przemawia za tym, że pierwsze takie ogniwo stanowi osłabienie biosyntezy białka, ale przypuszczenie to wymaga jeszcze dokładniejszego eksperymentalnego potwierdzenia.

Niezależnie jednak od mechanizmu działania, dodatni wpływ potasu na wykorzystanie i właściwe przetworzenie mineralnego azotu w roślinach można uznać za bezsporny. Zagadnienie to jest szczególnie ważne w warunkach stosowania wysokich dawek N w nawożeniu. Właściwy stosunek N do K warunkuje też lepszą zdrowotność roślin. Wielokrotnie obserwowano, że jednostronne wysokie nawożenie azotem zwiększa podatność roślin na choroby infekcyjne, a przywrócenie równowagi azotowo-potasowej zmniejsza ostrość objawów chorobowych. Efekt ten przypisuje się również oddziaływaniu potasu na przemiany związków azotu, a zwłaszcza jego wpływowi redukującemu stężenie wolnych aminokwasów w tkankach. W warunkach niedoboru K zawartość wolnych aminokwasów jest wysoka, a stanowią one dobre źródło azotu dla rozwoju patogenów. Potas zwiększa też odporność zbóż na wyleganie; przy wysokim nawożeniu azotowym a niedoborze potasu wiązki sitowo-naczyniowe warunkujące sztywność zdźbła nie są normalnie wykształcone.

Istotne znaczenie ma też potas w żywieniu roślin pastewnych. Jak wiadomo wartość pokarmowa tych roślin jest w dużym stopniu uzależniona od ich składu chemicznego, głównie od zawartości białka właściwego i węglowodanów. Odpowiednie nawożenie potasowe, zwłaszcza w warunkach intensywnego nawożenia azotowego, prowadzi do poprawy stosunku między N-białkowym i N-niebiałkowym oraz stosunku C/N w roślinach, umożliwia więc uzyskanie paszy o lepszej wartości żywieniowej dla zwierząt. W wynikach tych znajduje uzasadnienie konieczność przestrzegania pewnych zasad w ustalaniu wysokości dawek nawozowych pod rośliny. W związku z tym słuszne wydaje się stwierdzenie, że o ile azot jest odpowiedzialny przede wszystkim za ilość wytworzonej masy roślinnej, to potasowi należało by przypisać bardzo ważną rolę w uzyskiwaniu produktu o pożądanej jakości.

LITERATURA

1. App A. A., Gerosa M. M.: *Plant Physiol.*, 41, 1420—1424, 1966.
2. Arnon D. I.: *Soil Sc.*, 48, 295—307, 1939.
3. Barker A. V., Bradfield R.: *Agron. J.*, 55, 465—470, 1963.
4. Barker A. V.: *Agron. Abstr. 57th Meeting Am. Soc. Agron., Ohio, 1965.*
5. Barker A. V., Maynard D. N., Lachman W. H.: *Soil Sc.*, 103, 319—327, 1967.

6. Ben Zioni A., Vaadia Y., Lips S. H.: *Physiol. Plantarum* 23, 1039—1047, 1970.
7. Ben Zioni A., Vaadia Y., Lips S. H.: *Physiol. Plantarum* 24, 288—290, 1971.
8. Bersztejn B. I., Iwaniszczewa S. J., Iliaszuk E. M., Biełous I. I., Pszenicznaja A. K., Okanienko A. S.: *Fizjoł. Rast.*, 18, 518—524, 1971.
9. Birecka H.: Final Res. Rep. International Atomic Energy Agency, Seibersdorf, s. 1—15, 1969.
10. Coleman R. G., Richards F. J.: *Ann. of Bot.*, 20, 393—409, 1956.
11. Conway T. W.: *Proc. Natl. Acad. Sc.*, 51, 1216—1220, 1964.
12. Crocomo O. J., Basso L. C.: *Plant Physiol.*, 47, suppl. 18, 1971.
13. Cummings G. A., Teel M. R.: *Agron. J.*, 57, 127—129, 1965.
14. Cunningham R. K., Karim A.: *J. Agric. Sc.*, 64, 229—233, 1965.
15. Dijkshoorn W.: *Neth. J. Agric. Sc.*, 6, 211—221, 1958.
16. Ehrendorfer K.: *Bodenkultur*, 15, 1—13, 1964.
17. Garaudeaux J., Chevalier H.: *C. r. Hebd. Seanc. Acad. Agric., France*, 153, 1365—1367, 1967.
18. Gregory F. G.: *Ann. Rev. Biochem.*, 6, 577—578, 1937.
19. Gukowa M. M., Tjulina O. W.: *Izw. Timiriaz. Sielchoz. Akad., Moskwa*, nr 3, 100—109, 1968.
20. Haeder H. E., Mengel K.: *Landwirtsch. Forsch., Sonderheft 23/I*, 1970.
21. Haeder H. E., Mengel K.: *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk.*, 131, 139—148, 1972.
22. Hartt C. E.: *Plant Physiol.*, 9, 453—490, 1934.
23. Hiatt A. J., Evans H. J.: *Plant Physiol.*, 38, 397—402, 1963.
24. Jackson W. A., Volk R. J.: *Isotopes in plant nutrition and physiology. Intern. Atom. Energy Agency, Wiedeń*, s. 159—188, 1967.
25. Joshi G., Dolan T., Gee R., Saltman P.: *Plant Physiol.*, 37, 446—449, 1962.
26. Kahane I., Poljakoff-Mayber A.: *Plant Physiol.*, 43, 1115—1119, 1968.
27. Karim M., Rahman S., Rahman M.: *Plant a. Soil*, 35, 179—182, 1971.
28. Kirkby E. A., Mengel K.: *Plant Physiol.*, 42, 6—14, 1967.
29. Klemm K.: *Bodenkultur* 17, 265—284, 1966.
30. Klemm K.: *Bodenkultur* 18, 210—228, 1967.
31. Koch K., Mengel K.: *Landwirtsch. Forsch.*, 23, 353—362, 1970.
32. Koch K., Mengel K.: *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk.*, 131, 148—154, 1972.
33. Koter Z.: *Pam. Puławski*, z. 36, 147—170, 1969.
34. Kumazawa K.: Final Res. Rep. Intern. Atomic Energy Agency, Seibersdorf, 1—15, 1969.
35. Kursanow A. L., Wyskrebieńcewa E. I.: *Agrochimija*, nr 1, 65—77, 1967.
36. Kursanow A. L., Sokołowa S. W., Turkina W. M.: *Fizjoł. Rast.*, 16, 786—794, 1969.
37. Latzko E., Mechsner Kl.: *Naturwiss.*, 45, 247—248, 1958.
38. Lubin M.: *Biochim. Biophys. Acta*, 72, 345—348, 1963.
39. Lubin M.: *Nature*, 213, 451—453, 1967.
40. Mans R. J., Purcell C. M., Novelli G. D.: *J. Biol. Chem.*, 1762—1768, 1964.
41. Marschner H.: *Wiss. Kali-Tagung, Hanover*, 33—49, 1968.

42. Marschner H., Schimansky Ch.: Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk., 128, 129—143, 1971.
43. Maynard D. N., Barker A. V., Lachman W. H.: Proc. Am. Soc. Hort. Sc., 89, 478—482, 1966.
44. McCalla A. G., Woodford E. K.: Cand. J. Res., 13, 340—354, 1935.
45. McLeod L. B., Carson R. B.: Agron. J., 57, 261—263, 1965 a
46. McLeod L. B., Carson R. B.: Canad. J. Plant Sc., 45, 557—569, 1965 b.
47. McLeod L. B., Suzuki M.: Crop Sc., 7, 599—605, 1967.
48. Mengel K.: Panel Proc. Ser. Intern. Atomic Energy Agency, Wiedeń, s. 103—114, 1971.
49. Mengel K., Koch K.: Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk., 130, 224—233, 1972.
50. Mittra M. K., Wright M. J.: Agron. J., 58, 193—195, 1966.
51. Mołotkowskij J. G., Dziubenko W. S.: Fizjoł. Rast., 17, 280—289, 1970.
52. Mulder E. G., Bakema K.: Plant a. Soil, 7, 135—166, 1956.
53. Nightingale G. T.: Soil Sc., 55, 73—78, 1943.
54. Nitsos R. E., Evans H. J.: Plant Physiol., 41, 1499—1504, 1966.
55. Nowakowski T. Z.: J. Agric. Sc., 59, 387—392, 1962.
56. Nowakowski T. Z.: Berichte Koll. Des Intern. Kali-Inst. Murten, 1964.
57. Pirson A.: Ann. Rev. Plant Physiol., 6, 71—114, 1955.
58. Pluenneke R. H., Joham H. E.: Plant Physiol., 49, 502—505, 1972.
59. Rakowa N. M., Kliszew L. K., Strogonow B. P.: Fizjoł. Rast., 16, 22—28, 1969.
60. Ratner E. J., Jelisiejewa O. I.: Fizjoł. Rast., 15, 488—497, 1968.
61. Rauser W. E., Hanson J. B.: Canad. J. Bot., 44, 759—776, 1966.
62. Rębowska Z.: Pam. Puławski, z. 52, 1—28, 1972.
63. Richards F. J., Coeleman R. G.: Nature, 170, 460—461, 1952.
64. Richards F. J., Templeman W. G.: Ann. of Bot., 50, 367—402, 1936.
65. Rivenbark W. L., Hanson J. B.: Plant Physiol., 37, suppl. XXXi, 1962.
66. Scharrer K., Jung J.: Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk., 71, 76—113, 1955.
67. Scharrer K., Seibel W.: Landwirtsch. Forsch., 9, 168—178, 1956.
68. Schlessinger D.: Biochim. Biophys. Acta, 80, 473—477, 1964.
69. Sinclair C.: M. Sc. Thesis. Univ. of London, 1965.
70. Sinclair C.: Nature, 213, 214—215, 1967.
71. Sinclair C.: Plant a. Soil, 30, 422—438, 1969.
72. Smith T. A.: Phytochem., 2, 241—244, 1963.
73. Smith T. A.: Phytochem., 4, 599—603, 1965.
74. Smith T. A., Richards F. J.: Biochem. J., 84, 292, 1962.
75. Smith T. A., Sinclair C.: Ann. of Bot., 31, 103—111, 1967.
76. Steineck O.: Bodenkultur, 17, 248—264, 1966.
77. Steineck O.: Bodenkultur, 18, 229—242, 1967.
78. Steward F. C., Preston C.: Plant Physiol., 16, 85—116, 1941.
79. Suzuki M., McLeod L. B.: Canad. J. Plant Sc., 50, 445—450, 1970.

80. Takahashi T., Hirai T.: *Physiol. Plantarum*, 19, 888—899, 1966.
81. Turtschin T. W.: *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk.*, 35, 343—357, 1934.
82. Wall M. E.: *Soil Sc.*, 47, 143—161, 1939.
83. Wall M. E.: *Soil Sc.*, 49, 315—331, 1940 a.
84. Wall M. E.: *Soil Sc.*, 49, 393—409, 1940 b.
85. Webster G. C.: *Plant Physiol.*, 28, 728—730, 1953 a.
86. Webster G. C.: *Arch. Biochem. Biophys.*, 47, 241—250, 1953 b.
87. Webster G. C.: *Biophys. Biochim. Acta*, 20, 265—266, 1956.
88. Wyskrebieńcewa E. J., Krasawina M. S.: *Fizjoł. Rast.*, 13, 433—445, 1966.