

Damian Wach

*Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa – Państwowy Instytut Badawczy
w Puławach*

POTAS W GLEBIE I ROŚLINIE – AKTUALNY STAN WIEDZY*

Słowa kluczowe: formy i frakcje potasu w glebie, pobieranie potasu, funkcje potasu w roślinie, zawartość potasu w roślinie

Wstęp

Potas jest jednym ze składników pokarmowych pobieranych przez rośliny w największych ilościach. Odgrywa podstawową rolę w wielu procesach biochemicznych i fizjologicznych, takich jak fotosynteza, synteza związków zapasowych, transport bliski i daleki związków organicznych i nieorganicznych, ochrona przed stresami. Potas poprzez pełnione funkcje wpływa na wielkość i jakość plonów roślin uprawnych. Praca została napisana na podstawie dostępnej literatury przedmiotu. Przedstawiono w niej formy i frakcje, w jakich pierwiastek ten występuje w glebie oraz czynniki, które wpływają na jego pobieranie i transport w roślinach. Wskazano również funkcje pełnione przez potas, jego wpływ na plon roślin uprawnych oraz przedziały zawartości tego pierwiastka w komórkach roślinnych wraz z metodami ich oceny.

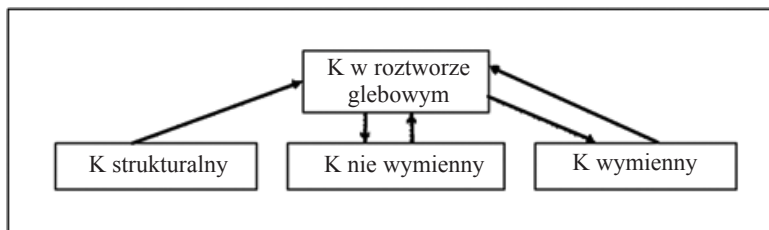
Potas w glebie

Istnieją dwa podejścia do podziału potasu zawartego w glebie: teoretyczne (konceptyjno-funkcjonalne) i praktyczne (metodyczno-analityczne) (8). Pierwsze z nich jest nakierowane na zmiany fizykochemiczne form, jakim podlega potas w glebie i ich wzajemne zależności, natomiast drugie podejście obejmuje badania frakcji i przemian potasu decydujących o jego dostępności dla korzeni roślin.

* Opracowanie wykonano w ramach zadania 2.2 w programie wieloletnim IUNG-PIB.

Formy potasu w glebie (podejście koncepcyjno-funkcjonalne)

W ujęciu fizykochemicznym (teoretycznym) wyróżnia się cztery formy potasu w glebie (rys. 1), z którymi ten pierwiastek jest związany z różną siłą. O stanie równowagi pomiędzy tymi formami decydują przede wszystkim procesy wymiany kationów, natomiast inne procesy zachodzące w glebie, jak adsorpcja – desorpcja, utlenianie – redukcja czy mineralizacja – immobilizacja, mają bardzo niewielkie znaczenie (8).



Rys.1. Formy potasu w glebie

Źródło: Fotyma, 2011(8)

Potas strukturalny, jako bezwodny kation K^+ tworzy wiązania koordynacyjne w siatkach pierwotnych minerałów glinokrzemianowych, głównie typu mik i skaleni. Udział potasu w mikach może się zawierać w granicach 6–11%, a w minerałach alkalicznych z grupy skaleni – od 4 do 15% K (6). Potas zawarty w minerałach pierwotnych stanowi największe ilościowo źródło tej formy składnika w glebie. Pierwotne minerały glinokrzemianowe ulegają stopniowym procesom wietrzenia poprzez różne etapy pośrednie, tak zwanych minerałów wtórnych, aż do końcowego ich rozpadu na związki jonowe i koloidalne, które przechodzą do roztworu glebowego (rys. 2). Powstające w procesie wtórne minerały glinokrzemianowe ulegają stopniowemu zubożeniu ze strukturalnego potasu, ale uzyskują większą powierzchnię czynną i większą zdolność wymiany kationów (8). Tempo przebiegu procesów wietrzenia kształtują warunki środowiskowe, głównie temperatura, dostępność wody czy odczyn. W następstwie zachodzących procesów wietrzenia w ciągu roku uwalnia się średnio od 0,1% do 2% potasu (11).

mika (10% K) → uwodniona mika (6–8% K) → illit (4–6% K) → minerały przejściowe (3% K) → montmorylonit (≈1% K)

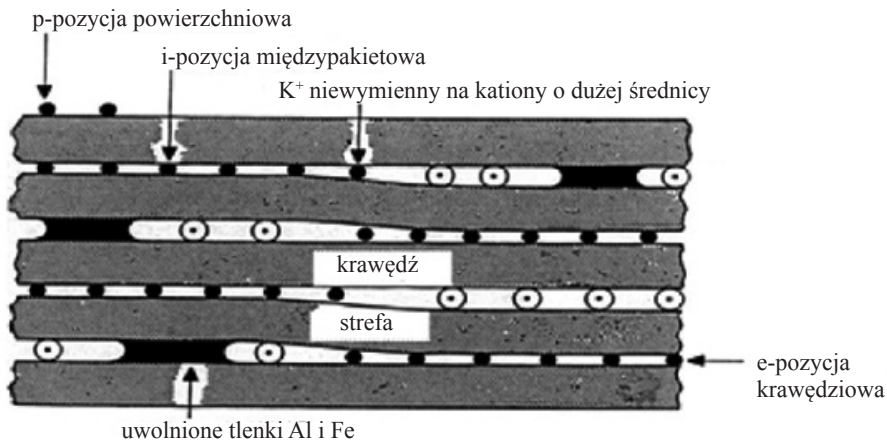
Rys. 2. Uproszczony przebieg wietrzenia pierwotnych glinokrzemianów

Źródło: Grzebisz, 2008a (11)

Potas niewymienny występuje w przestrzeniach między-pakietowych wtórnych minerałów ilastych, w których jony K^+ zubożniają ujemne ładunki powstające w wyniku substytucji Si^{4+} przez Al^{3+} w warstwach krzemowych i Al^{3+} przez Mg^{2+} w warstwie glinowej. Oddziaływania te są na tyle silne, że potas w tej formie jest

trudno dostępny dla roślin (rys. 3, pozycja i). Część tych jonów nie jest uwodniona, podobnie jak w minerałach pierwotnych, i wiąże pakiety dużymi siłami, a inna występuje w formie uwodnionej i łatwiej ulega procesom wymiany. Jednak proces uwalniania tych jonów jest powolny (8, 11).

Potas wymienny występuje jako uwodniony kation na powierzchniach zewnętrznych i krawędziach wtórnych minerałów ilastych oraz na powierzchniach tlenków i wodorotlenków żelaza i glinu oraz cząsteczek glebowej substancji organicznej. Jon potasu jest tutaj wiązany znacznie mniejszymi siłami niż potas niewymienny i może ulegać podstawianiu przez inne kationy znajdujące się w roztworze glebowym. W **pozycji i** jony potasu są adsorbowane niewymiennie (potas niewymienny), natomiast w **pozycjach p** (na powierzchniach zewnętrznych minerałów ilastych) i **pozycjach e** (na krawędziach minerałów) są adsorbowane wymiennie i wiązane znacznie mniejszymi siłami, przez co może następować ich uwalnianie do roztworu glebowego (rys. 3). W glebach Polski ilość potasu wymiennego wzrasta wraz ze wzrostem zawartości cząstek ilastych (8, 11).



Rys. 3. Pozycje zajmowane przez jon potasu w jednostce strukturalnej uwodnionego illitu, p – powierzchniowe, e – krawędziowe, i – międzypakietowe

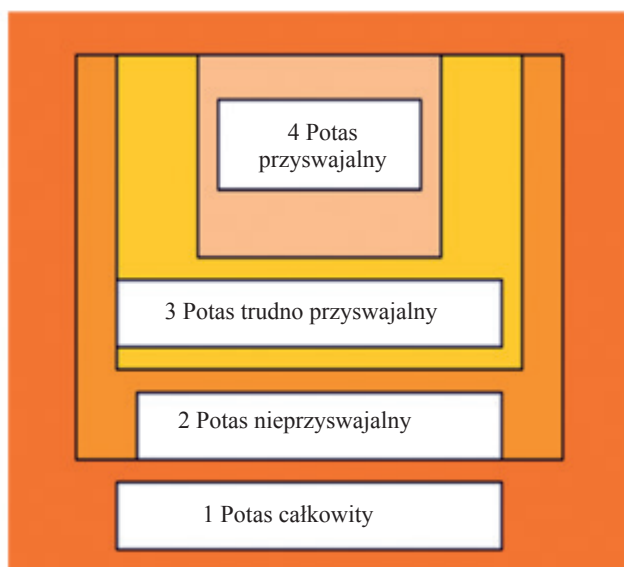
Źródło: Mengel i Kirby, 1982 (18)

Potas w roztworze glebowym (rozpuszczalny) występuje wyłącznie w formie uwodnionych, jednowartościowych kationów K^+ , które są silnie przyciągane do ujemnie naładowanych cząstek koloidów glebowych. Kation potasu nie tworzy podwójnych czy kompleksowych wiązań z cząsteczkami związków nieorganicznych i organicznych. Ponad 99% potasu w roztworze glebowym występuje jako wolny kation K^+ . Stężenie potasu w roztworze glebowym jest niewielkie i pozostaje w granicach $0,1-1,0 \text{ mmol } K^+ \cdot \text{dm}^{-3}$, co więcej, jest bardzo zmienne w sezonie wegetacyjnym. Nieodwracalne ubytki potasu z roztworu glebowego zachodzą w wyniku pobierania tego pierwiastka przez rośliny i wymywania kationu potasowego z profilu glebowego. Jednak w dłuższych okresach, i bez ingerencji rolnika, równowaga potasu ustala się

w wyniku procesów wymiany jonowej pomiędzy potasem w roztworze glebowym i potasem wymiennym w minerałach ilastych. Na zawartość tej formy potasu w glebie w niewielkim stopniu wpływa zawartość cząstek ilastych (8, 11).

Fracje potasu w glebie (podejście metodyczno-analityczne)

Podejście metodyczno-analityczne ma na celu oznaczenie frakcji potasu glebowego, charakteryzowanych przyswajalnością zawartego w nich składnika dla roślin i możliwością ich wydzielenia analitycznego. W praktyce badań agrochemicznych wyróżnia się cztery zasadnicze frakcje potasu (rys. 4).



Rys. 4. Frakcje potasu w glebie

Źródło: Fotyma, 2011(8)

Potas całkowity obejmuje całość tego składnika znajdującą się w danej próbce gleby. Tę frakcję można oznaczyć metodą roztwarzania gleby kwasem fluorowodorowym z następującą ekstrakcją innymi mocnymi kwasami lub metodą fluorescencji rentgenowskiej. W badaniach agrochemicznych oznacza się często potas rozpuszczalny w wodzie królewskiej, traktując go jako potas całkowity (ISO 11466). W rzeczywistości jednak metodą tą ekstrahuje się tylko pewną część (na ogół poniżej 20%) potasu całkowitego, gdyż nie uzyskuje się pełnego roztworzenia materiału glebowego (8, 9).

Potas nieprzyswajalny stanowi 90–98% potasu całkowitego. Od strony fizykochemicznej jest to potas zawarty w siatkach krystalicznych pierwotnych minerałów glinokrzemianowych. Może on przechodzić w formy przyswajalne dla

roślin tylko w wyniku długotrwałych procesów wietrzenia skał i minerałów glebowych. Zawartość tej frakcji potasu oznaczana jest pośrednio poprzez odjęcie od potasu całkowitego, potasu trudno przyswajalnego i przyswajalnego (8, 9).

Potas trudno przyswajalny stanowi 1–10% potasu całkowitego i od strony fizykochemicznej jest to potas zaadsorbowany niewymiennie w przestrzeniach międzypakietowych glebowych minerałów ilastych typu 2:1 (potas niewymienny, pozycja i, rys. 3). Do najczęściej stosowanych metod oznaczania należy metoda ekstrakcji gleby wrzącym roztworem kwasu azotowego. Potas niewymienny staje się dostępny dla roślin w dłuższym okresie czasu, po wyczerpaniu rezerw potasu przyswajalnego. Proces ten zależy zarówno od właściwości gleby i stanu jej uwilgotnienia, jak i od oddziaływania korzeni roślin (8, 9).

Potas przyswajalny stanowi 1–2% potasu całkowitego i w ujęciu fizykochemicznym obejmuje jony potasu w roztworze glebowym oraz potas zaadsorbowany wymiennie na powierzchniach i brzegach minerałów ilastych, wodorotlenków żelaza i glinu oraz substancji próchnicowych. Potas przyswajalny oznaczany jest metodami statycznymi przez ekstrakcję gleby wodą lub słabymi roztworami kwasów i zasad zawierającymi kationy wodoru lub metali ulegających wymianie na jon potasowy. Metodą standardową, najbardziej uzasadnioną od strony fizykochemii potasu jest ekstrakcja gleby roztworem octanu amonu, którą (umownie) oznacza się tzw. „czysty” potas wymienny (DIN 19730). Jednak w praktyce badań agrochemicznych stosowane są z reguły tak zwane uniwersalne roztwory ekstrakcyjne pozwalające na jednoczesne oznaczenie przyswajalnych form innych/różnych składników mineralnych. Do najczęściej stosowanych należą roztwory mleczanu lub octanu wapnia (metoda Egnera-Riehma), wodorotlenku sodu (metoda Olsena) czy mieszaniny kwasu octowego, azotowego oraz azotanu i fluorku amonu (metoda Mehlicha). Ilości ekstrahowanego potasu nie są odnoszone bezpośrednio do potrzeb pokarmowych roślin w stosunku do tego składnika. Wyznacza się natomiast zależności regresyjne pomiędzy ilością potasu przyswajalnego i wskaźnikami roślinnymi. Tak skalibrowana metoda stanowi test potasu przyswajalnego. Przy kalibracji testu, poza ilością ekstrahowanego potasu, uwzględnia się inne, czynniki wpływające na jego przyswajalność dla roślin – jak skład granulometryczny, czyli zawartość cząstek ilastych w glebie (8, 9).

Czynniki decydujące o dostępności i szybkości pobierania potasu przez rośliny

Potas jest, spośród kationów, składnikiem pobieranym przez rośliny, w największych ilościach. Rozpoznanie mechanizmów i czynników odpowiedzialnych za pobieranie potasu stanowi podstawowy element efektywnej strategii nawożenia. O szybkości i ilości pobranego przez rośliny potasu decydują procesy egzogenne (środowisko wzrostu) i procesy endogenne (potrzeby rośliny).

Do najważniejszych czynników środowiskowych wpływających na szybkość pobierania potasu należą: zasobność gleby w K, obecność materii organicznej, odczyn i wilgotność gleby oraz dostępność w glebie innych składników pokarmowych.

Bezpośredni wpływ na zawartość jonów potasowych w roztworze glebowym ma gatunek i kategoria agronomiczna gleby. Gleby gliniaste (kategoria agronomiczna – średnia), bogate w illit, w naturalny sposób charakteryzują się dużą dostępnością i łatwością przechodzenia tego pierwiastka do roztworu glebowego. Ilość materii organicznej, a szczególnie resztek poźniwnych pozostawianych przez rośliny przedplonowe w istotny sposób wpływa na ilość potasu w glebie. Wysoko plonujące rośliny pobierają duże ilości potasu w okresie wegetacji, a tym samym pozostawiają dużo potasu w resztkach poźniwnych, który może ulec mineralizacji. Przykładowo rzepak akumuluje w swych organach do $400 \text{ kg K} \cdot \text{ha}^{-1}$. Większość, bo prawie 90% składnika, znajduje się w resztkach poźniwnych i pozostaje na polu w opadłych przed zbiorem liściach oraz w słomie i korzeniach. Odczyn gleby wpływa nie tylko na uwalnianie jonów potasowych z minerałów ilastych i ich dostępność w roztworze glebowym, ale również na wzrost systemu korzeniowego. Za optymalny odczyn, przy którym nie występują ograniczenia pobierania potasu przyjmuje się zakres pH 5,5–7,2. Z kolei wilgotność gleby decyduje bezpośrednio o ilości i szybkości przepływu masowego, a tym samym o ilości dostępnego potasu w strefie włósnikowej korzeni, jak również odgrywa rolę w szybkości wzrostu korzeni. Obecność innych składników pokarmowych szczególnie azotu (jonu azotanowego), wpływa na pobranie potasu, w związku z tym, że są one transportowane jako jony towarzyszące. Pobranie potasu i azotu przez kukurydzę przy plonie $6,3 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ wynosiło $163 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ i $119 \text{ kg K}_2\text{O} \cdot \text{ha}^{-1}$, natomiast uzyskanie plonu $9,5 \text{ t}$ ziarna z hektara spowodowało, że pobranie tych składników wzrosło do odpowiednio: 191 i $235 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ (12). Należy również pamiętać, że kationy mogą konkurować między sobą o przenośniki błonowe. Szczególnie magnez i wapń konkurują z potasem o miejsca przyłączenia do błon komórkowych, dlatego na glebach zasobnych w te składniki pokarmowe można obserwować ograniczenia w pobieraniu potasu przez rośliny (11, 12, 17).

Spośród czynników roślinnych decydujących o pobieraniu potasu, należy wyszczególnić fazę rozwojową, wielkość systemu korzeniowego, potrzeby pokarmowe w stosunku do tego składnika oraz aktualną jego zawartość w roślinie.

Wielkość systemu korzeniowego, jaki wytwarzają rośliny bezpośrednio przekłada się na ilość pobieranego potasu. Głębsze korzenie stwarza lepsze warunki do pobierania nie tylko potasu, ale i innych składników pokarmowych, co więcej wpływa na poprawę zaopatrzenia w potas kolejnych roślin w zmianowaniu. Szybkość i wielkość pobrania potasu w dużym stopniu zależy od samych potrzeb pokarmowych w stosunku do potasu poszczególnych gatunków roślin uprawnych i ich faz rozwojowych, w których wykazują największe zapotrzebowanie. Z kolei aktualny stan odżywienia potasem, a dokładniej zawartość potasu w liściach, stymuluje siłę ssącą liści i zdolność roślin do pobierania wody, która jest środowiskiem transportu potasu (11, 12, 17).

Nawozy potasowe

Nawozy potasowe stanowią ważny segment w produkcji, handlu i zastosowaniu przez rolników. Zużycie nawozów potasowych w przeliczeniu na czysty składnik w latach 2006–2017 wynosił średnio 471,9 tys. t·rok⁻¹. Najniższe zużycie zanotowano w sezonie 2012/2013, tj. 390 tys. t·rok⁻¹, a najwyższe w 2017 r. – 555 tys. t·rok⁻¹ (14).

Podziału nawozów potasowych można dokonać na wiele sposobów, uwzględniając ich właściwości fizyczne i chemiczne, np. stan fizyczny, formułację fizyczną, skład chemiczny czy zawartość potasu. Poniżej przedstawiono charakterystykę najczęściej występujących na rynku nawozów potasowych.

Sole potasowe

Są nawozami chlorkowymi, zawierającymi 38–42%, 48–52%, 56–58% lub 58–62% tlenku potasu. Mają formę drobno- lub grubokrystaliczną, barwy białej lub czerwonej. Są łatwo rozpuszczalne w wodzie. Sole o niższej zawartości tlenku potasu oprócz potasu i chloru mogą zawierać ściśle ustalone w procesie produkcyjnym ilości magnezu, siarki i sodu. Stosuje się je przede wszystkim. Sole potasowe są zalecane pod rośliny chlorolubne – buraki (cukrowe i pastewne) i neutralne w stosunku do chloru – zboża, kukurydza, rzepak.

Siarczan potasu

Nawóz ten składa się z 48–52% tlenku potasu, 17–18% siarki oraz poniżej 2,5% chloru. Nawóz krystaliczny, rozpuszczalny w wodzie, ale słabiej niż sól potasowa. Stosuje się go przede wszystkim pod rośliny, które są wrażliwe na chlorki – ziemniak, tytoń i rośliny jagodowe oraz drzewa owocowe. Jest też źródłem siarki w warunkach jej niedoboru.

Kainit magnezowy

Nawóz pochodzenia naturalnego należący do rozdrobnionych kopaliny, rozpuszczalny w wodzie. Zawiera 9–16% tlenku potasu, a także duże zawartości chlorku sodu, magnezu i mikroelementów. Przydatny w nawożeniu buraków cukrowych i do stosowania na użytki zielone jako źródło sodu. Nawozu tego nie powinno się używać na glebach ciężkich, torfowych i zawierających mało wapnia. Jednak jest dopuszczony do stosowania w uprawach ekologicznych.

Saletra potasowa

Nawóz o dużej zawartości potasu, całkowicie rozpuszczalny w wodzie. Zawiera 45% tlenku potasu i 13% azotu w formie saletrzanej. Służy do sporządzania roztworów płynnych nawozów potasowych. Nie zawiera chlorków, więc może być stosowany pod rośliny na nie wrażliwe.

Kamex

Nawóz zaliczany do potasowo-magnezowych, ponieważ zawiera w swoim składzie 40% tlenku potasu i 6% siarczanu magnezu oraz pewne ilości chloru. Jest rozpuszczalny w wodzie.

Hortisul

Składa się z 52% tlenku potasu i 45% trójtlenku siarki. Ma znikomą zawartość chlorków, dlatego jest przydatny w uprawie ziemniaka i drzew owocowych. Jego walorem jest fakt, że podnosi zawartość cukrów np. w owocach oraz wpływa pozytywnie na intensywność barwy. Można go również stosować w uprawach ekologicznych.

Kalimagnezja

Nawóz nie zawiera chlorków, natomiast składa się z tlenku potasu (26–28%) oraz siarczanu potasu i siarczanu magnezu.

Przy projektowaniu nawożenia potasowego należy wziąć pod uwagę nie tylko zasobność gleby i potrzeby pokarmowe, ale również formę i skład chemiczny nawozów potasowych oraz wrażliwość poszczególnych gatunków roślin uprawnych na chlorki, które mogą występować w tych nawozach w dużych ilościach.

Potas w roślinie

Funkcje potasu w roślinach

W komórkach roślinnych potas znajduje się zarówno w cytoplazmie, jak i w organellach komórkowych, głównie w wakuoli i chloroplastach. Bierze udział w procesach osmotycznych – wpływa na wzrost komórek merystematycznych oraz reguluje prace aparatów szparkowych. Spełnia rolę aktywatora około 80 enzymów związanych m.in. z procesami fotosyntezy, produkcji energii oraz syntezy węglowodanów, białek i tłuszczów. Równoważę ujemny ładunek wielu anionów nieorganicznych i przede wszystkim organicznych. Bierze udział w transporcie jonów, związków organicznych i nieorganicznych zarówno we floemie, jak i w ksylemie.

Jednym z ważniejszych enzymów aktywowanych przez kation potasowy jest kinaza pirogronowa (PK – *phosphate kinase*). Enzym ten katalizuje przenoszenie grup fosforanowych z fosfoenolopirogronianu (PEP) na adenozyno-dwufosforan (ADP). W wyniku tego procesu powstają adenozynotrójfosforan (ATP) i pirogronian. Jest to ostatni etap procesu oddychania komórkowego – glikolizy. Innym ważnym enzymem aktywowanym przez kation potasu jest syntaza skrobi, która katalizuje przyłączanie glukozy do cząsteczek skrobi. Dlatego rośliny niedostatecznie zaopatrzone w potas nagromadzają rozpuszczalne węglowodany, kosztem skrobi. Potas pełni również kluczową funkcję w aktywacji ATP-az błonowych odpowiedzialnych za transport protonów przez błony komórkowe niezależnie od gradientu stężeń. Enzym ten odgrywa istotną rolę w procesie elongacji i osmoregulacji komórek. Odpowiedniego stężenia potasu wymaga również synteza białek zachodząca w rybosomach. Zaburzenia syntezy białek prowadzą do nagromadzania w roślinach rozpuszczalnych związków azotu w postaci azotanów i amin (16, 17, 18). Z kolei w procesie fotosyntezy, potas jako pierwiastek odpowiedzialny za regulację pracy aparatów szparkowych wpływa na dostępność CO₂ – substratu fotosyntezy, ale również odgrywa rolę w regulacji aktywności karboksylazy rybulozobifosforanu (*RuBP carboxylase*). Zmniejszenie

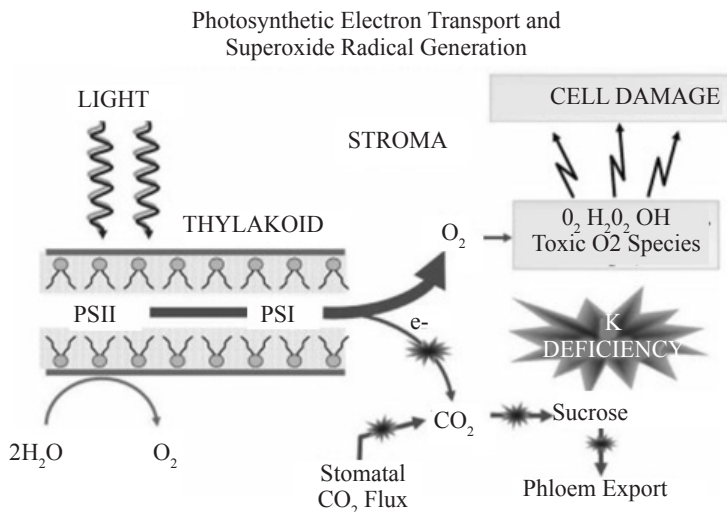
fotosyntetycznej asymilacji CO₂ ogranicza ilość wytwarzanych asymilatów oraz ich transport przez floem z miejsca ich produkcji (tj. głównie liści) do pozostałych organów rośliny. W wyniku tych niekorzystnych zjawisk i przy jednoczesnym niedoborze potasu nasila się generowanie reaktywnych form tlenu (4,5).

Bardzo ważna funkcja fizjologiczna potasu polega na regulacji gospodarki wodnej roślin, przede wszystkim utrzymywanie właściwego turgoru, czyli ciśnienia wewnątrzkomórkowego. Niedostateczne zaopatrzenie roślin w potas powoduje znaczne obniżenie turgoru, ogranicza wzrost komórek i tym samym szybkość wzrostu całej rośliny. Potas wpływa na turgor komórek poprzez utrzymanie integralności i stabilności błony komórkowej, szczególnie w warunkach stresu suszy. Bierze udział w regulacji ekspresji genów odpowiedzialnych za syntezę akwaporyn, czyli transbłonowych białek, które tworzą kanały w błonach komórkowych. Odgrywają one kluczową rolę w utrzymaniu odpowiednich stosunków wodnych w roślinie poprzez regulację potencjału osmotycznego i przewodnictwa hydraulicznego oraz przez zmiany przepuszczalności wody w roślinie (20, 21). Zmiany turgoru komórek wywołane zmianami stężenia potasu decydują o ruchach roślin, takich jak kurczenie się po dotknięciu liści mimozy, zamykanie „pułapek” przez rośliny owadożerne czy reorientacja liści w stosunku do słońca, a przede wszystkim o ruchach aparatów szparkowych. Potas odgrywa kluczową rolę w regulacji turgoru komórek przyszparkowych w trakcie ruchu szparek. Zamykanie szparek poprzedzane jest szybkim uwalnianiem jonów K⁺ z komórek przyszparkowych do apoplastu liści, natomiast zamykanie spowodowane jest przez napływ jonów potasowych i zwiększenie turgoru (17, 21).

Kolejna funkcja fizjologiczna potasu polega na równoważeniu ładunków cytoplazmy. Dzięki małej gęstości ładunku elektrycznego kation potasu ma mniejszy wpływ destrukcyjny na cząsteczki wody i w mniejszym stopniu niż inne, podobne chemicznie jony narusza wiązania wodorowe zarówno w cząsteczkach wody, jak i pomiędzy cząsteczkami wody i makrocząsteczkami związków organicznych (białka, kwasy nukleinowe). W tej roli potas nie może być zastąpiony przez inne kationy jednowartościowe, jak sód czy rubid, które mają znacznie większą gęstość ładunku elektrycznego. Równoważenie ładunków elektrycznych przez potas ma miejsce również w procesie transportu azotanów, aminokwasów i nukleotydów w ksylemie i floemie. W chloroplastach następuje proces wymiany kationów K⁺ z kationami H⁺, co pozwala na utrzymanie właściwego gradientu pH (17, 18).

Potas bierze udział w przeciwdziałaniu wielu stresom biotycznym i abiotycznym. Najlepiej rozpoznany jest wpływ potasu na łagodzenie skutków stresu suszy. W warunkach suszy i przy niedostatecznym zaopatrzeniu rośliny w potas zamykają się aparaty szparkowe w wyniku czego zahamowaniu ulegają procesy dopływu i redukcji CO₂. Powoduje to nagromadzenie w komórce reaktywnych form tlenu (RTF) (rys. 5). Reaktywne formy tlenu, przy ich niskim stężeniu w komórkach roślinnych, pełnią szereg funkcji fizjologicznych, takich jak: sygnalizacja programowanej śmierci komórki, sygnalizacja i wyzwalanie odpowiedzi obronnej na stresy (termiczny, świetlny, osmotyczny) czy na atak patogenów oraz regulacja procesów wzrostu

i rozwoju (19). Jednak po przekroczeniu punktu fitotoksyczności powodują, w związku z ich dużymi zdolnościami utleniającymi, uszkodzenia (peroksydację) białek, DNA i lipidów w komórkach (19, 21).



Rys. 5. Schemat powstawania reaktywnych form tlenu w chloroplastach liści roślin deficytowo zaopatrzonych w potas

Źródło: Cakmak, 2005 (5)

Susza często wiąże się z większym, a nawet nadmiernym dla roślin dopływem energii słonecznej. Współdziałanie suszy i nadmiernego dopływu energii, zwłaszcza przy braku potasu, polega na większym ograniczeniu redukcji CO_2 na rzecz powstawania RFT. Ponadto brak potasu zmniejsza również przepływ asymilatów we floemie i następuje nadmierne nagromadzenie węglowodanów w częściach nadziemnych kosztując korzeni roślin. Podobny do opisanego powyżej jest mechanizm negatywnego oddziaływania na rośliny stresu niskich temperatur. Przy niskich temperaturach względny nadmiar energii słonecznej jest zużywany na fotoutlenianie i produkcję szkodliwych rodników tlenowych. Ten proces ulega nasileniu w warunkach niedoboru potasu. Ponadto zwiększa się wtedy również aktywność enzymu oksydazy NADPH, zlokalizowanej w błonach cytoplazmatycznych komórek roślinnych. Enzym ten zwiększa przepływ elektronów z NADPH na tlen i postawanie RFT z opisanymi już ujemnymi skutkami polegającymi na uszkodzaniu błon cytoplazmatycznych chloroplastów (5).

Dobre zaopatrzenie roślin w potas zmniejsza również skutki porażenia roślin przez choroby i szkodniki. Amtmannem i in. (1) na podstawie analizy ponad 2000 wyników obserwacji polowych i wegetacyjnych stwierdzili korzystny efekt nawożenia potasem, który ujawnił się w 70% badań nad porażeniem chorobami grzybowymi i bakteryjnymi i w 63% badań nad wpływem szkód powodowanych przez owady i drobną faunę. Jak wspomniano wcześniej, potas jest aktywatorem szeregu

enzymów decydujących o syntezie węglowodanów i białek. Przy niedoborze tego składnika mogą się nagromadzać w roślinach proste związki węgla i azotu, jak cukry redukujące, kwasy organiczne, aminokwasy i nawet azotany. Stwarza to korzystne warunki dla rozwoju patogenów i szkodników, żerujących na roślinie. Natomiast stan lepszego odżywienia potasem pozwala roślinom przeznaczyć więcej zasobów na rozbudowę ścian komórkowych w celu ochrony przed infekcjami i atakami owadów oraz uzyskać więcej składników, które mogą być użyte do obrony roślin i naprawy uszkodzeń.

Funkcje plonotwórcze potasu

Plonotwórcza rola potasu nie polega na bezpośrednim wzroście plonów roślin uprawnych, a należy ją rozpatrywać w kontekście zmniejszania wpływu czynników stresowych powodujących zmniejszenie potencjału plonowania oraz pogorszenia jakości plonu użytkowego. Potas odgrywa podstawową rolę w wielu procesach biochemicznych i fizjologicznych. Zatem optymalne zaopatrzenie roślin w potas, jak opisano w poprzednim rozdziale, wpływa na szereg ważnych procesów, do których należą m.in.:

- sprawny przebieg fotosyntezy i wzrost tolerancji na suszę poprzez regulację gospodarki wodnej;
- odporność roślin na niskie temperatury i wymarzenie jako efekt wpływu potasu na gospodarkę azotem i cukrami;
- zmniejszona podatność roślin na wyleganie poprzez udział w formowaniu tkanki mechanicznej;
- zwiększone pobieranie i wzrost efektywności pobranego azotu, co wiąże się z aktywnością H^+ -ATPazy;
- zwiększona odporność na atak szkodników oraz porażenie przez choroby poprzez poprawę gospodarki azotowej (mocniejsze ściany komórkowe czy wytwarzanie niekorzystnych dla patogenów związków azotowych) (10, 11).

Potas, oprócz pośredniego wpływu na wielkość plonu roślin uprawnych wpływa również na cechy jakościowe plonu użytkowego. Do głównych cech jakościowych zależnych od odżywienia roślin potasem należy zawartość białek, skrobi i tłuszczów. Synteza białek ściśle zależy od prawidłowo działających rybosomów oraz dostępności związków azotowych. Jak wiadomo, zarówno praca rybosomów, jak i gospodarka azotowa jest regulowana odpowiednią zawartością potasu w ich komórkach i całej roślinie. W przypadku skrobi, potas odgrywa ważną rolę zarówno w samej syntezie tej substancji zapasowej (reguluje pracę syntazy skrobiowej), jak i wpływa na ilość dostępnych substratów – glukozy, która jest końcowym produktem fotosyntezy (procesu, który wymaga potasu do prawidłowego zachodzenia przemiany energii świetlnej w biochemiczną). Potas bierze udział w kontroli enzymów odpowiedzialnych za syntezę tłuszczów oraz enzymów, które mają wpływ na produkcję m.in.: melanin (zmniejsza ilość tych barwników w ziemniakach, przez co ogranicza pojawianie się

ciemnej plamistości – poprawa jakości); kwasu askorbinowego – ogranicza oddychanie i utlenianie owoców (jabłka, gruszki); ścian komórkowych – zmniejsza podatność na uszkodzenia mechaniczne oraz zwiększa miąższość owoców (11).

Pobieranie potasu przez rośliny i jego przemieszczanie w roślinie

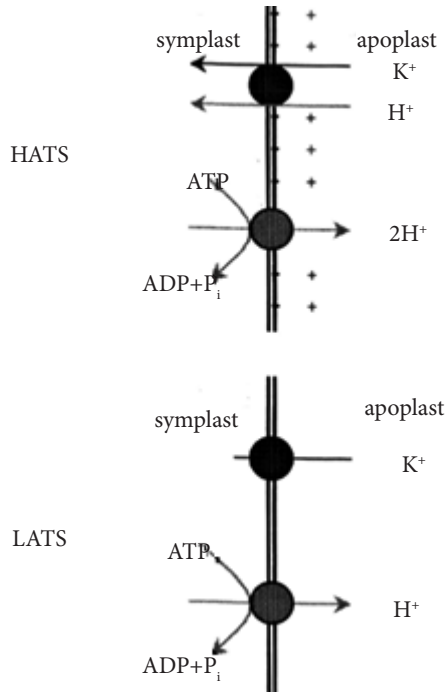
Potas występuje jako jon K^+ i nie tworzy związków organicznych, a rozmiar i gęstość ładunku kationu potasowego decydują o selektywnym pobieraniu tego pierwiastka przez rośliny. Rośliny pobierają jony potasu z roztworu glebowego, gdzie pierwiastek ten występuje w stężeniu od ok. 5 do ponad $10 \text{ mmol K} \cdot \text{dm}^{-3}$, chociaż dość często nie przekracza $1 \text{ mmol K} \cdot \text{dm}^{-3}$ (11). Pobieranie potasu przez rośliny może następować w dwojaki sposób, zależnie od jego dostępności w roztworze glebowym. Kation potasu wnika do pozornie wolnej przestrzeni korzenia w wyniku przemieszczania z prądem wody (przepływu masowego) lub na zasadzie dyfuzji. Jest to przemieszczanie bierne, niewymagające nakładu energii. Aby wnikać do symplastu, kation potasu musi się jednak przemieścić przez błonę cytoplazmatyczną, pokonując jej barierę hydrofobową. Stężenie potasu w cytoplazmie jest względnie stałe i wynosi średnio $120 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ (7). Stężenie to jest zatem o rząd wielkości większe od stwierdzanego w apoplacie, co oczywiście wyklucza przemieszczanie potasu w wyniku chemicznego gradientu stężeń. Przemieszczanie potasu wbrew gradientowi chemicznemu jest określane jako transport aktywny i wymaga nakładu energii. Schemat aktywnego transportu jonów potasowych przedstawiono na rysunku 6.

Przy niskich stężeniach, tj. poniżej $1 \text{ mmol K} \cdot \text{dm}^{-3}$ w pozornie wolnej przestrzeni korzenia zwanej apoplastem, za jego transport przez błony cytoplazmatyczne odpowiada specyficzny system HATS (*high-affinity transport system*). Pobieranie potasu w takich warunkach odbywa się przy udziale transporterów błonowych wbrew potencjałowi elektrochemicznemu, z wydzielaniem do apoplastu dwóch jonów wodorowych na każdy przemieszczany jon potasu. Proces ten wymaga dużego nakładu energii zakumulowanej w komórce roślinnej w formie ATP i jest katalizowany H^+ -ATPazę (błonowa pompa protonowa). W wyniku uwalniania dwóch jonów wodorowych w obrębie błony cytoplazmatycznej wytwarza się ujemny potencjał elektrochemiczny, który powoduje „przeciąganie” jonów K^+ z udziałem nośników białkowych. Są one specyficzne dla określonych kationów, a ich aktywacja (przyłączanie i uwalnianie kationu) wymaga również nakładu energii zakumulowanej w ATP. Po przemieszczeniu kationu potasu lub innych kationów następuje depolaryzacja błony cytoplazmatycznej i proces powtarza się od nowa (18).

W warunkach wysokich stężeń potasu, tj. znacznie większych niż $1 \text{ mmol K}^+ \cdot \text{dm}^{-3}$, jego transport ma charakter niespecyficzny (pasywny) i określany jest jako LATS (ang. *low-affinity transport system*). Jest on zgodny z różnicą potencjału elektrochemicznego i zachodzi za pomocą selektywnych kanałów białkowych, a nie nośników błonowych jak to miało miejsce w przypadku HATS. Stężenia jonów potasu w apoplacie są rzędu kilku do kilkunastu $\text{mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$, natomiast w cytoplazmie komórki

wynoszą kilkadziesiąt do niemal $200 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$, co wyklucza ich przemieszczanie do cytoplazmy na zasadzie gradientu chemicznego. Wewnętrzna ściana błony o selektywnej przepuszczalności, jaką stanowi plazmalema jest jednak naładowana ujemnie i wytwarza gradient elektrochemiczny w stosunku do naładowanych dodatnio kationów potasu. Umożliwia to ich przemieszczanie do wnętrza komórki pozornie bez nakładu energii. W rzeczywistości jednak każdy przemieszczony kation potasu powoduje depolaryzację błony cytoplazmatycznej i dla przywrócenia właściwego stanu jej naładowania uwalnia się do apoplastu jeden proton (H^+). Tak więc, jak wspomniano wcześniej, do przebiegu tego procesu potrzeba wydatkowania energii w postaci ATP (18).

Obydwa systemy wymagają nakładu energii w postaci ATP, przy czym w transporcie niespecyficznym nakład energetyczny jest dwukrotnie mniejszy. Systemy HATS i LATS obok omówionych różnic w mechanizmie przemieszczania kationu K^+ przez błony cytoplazmatyczne i innych zakresów stężeń tego kationu w apoplacie, w których działają, różnią się pod względem wrażliwości na obecność jonów towarzyszących. System HATS jest wrażliwy na obecność kationów NH_4^+ i Na^+ , które działają toksycznie, natomiast w systemie LATS przemieszczanie potasu zachodzi znacznie szybciej, jeżeli anionem towarzyszącym jest Cl^- , a nie SO_4^{2-} (3, 7).



Rys. 6. Mechanizmy przemieszczania jonu K^+ przez błonę cytoplazmatyczną; mechanizm specyficzny HATS i niespecyficzny LATS

Źródło: Britto i Kronzucker, 2007 (3)

Jony potasowe po wnikięciu do komórek epidermy korzeni, aby dotrzeć do docelowych części roślin – łodygi i liści, muszą się jeszcze przedostać do wiązek przewodzących. Dalszy transport potasu w kierunku wiązek przewodzących odbywa się w symplacie poprzez plazmodesmy lub w apoplaste w przestrzeniach międzykomórkowych i ścianach komórkowych epidermy i miększu korowego korzenia. Przemieszczanie jonów z symplastu plazmodesm do apoplastu naczyń w walcu osiowym następuje w sposób aktywny (tj. z nakładem energii) przez zorientowane zewnętrznie kanały białkowe w błonie cytoplazmatycznej (17).

Daleki transport potasu w roślinie ma charakter dwukierunkowy, od korzeni do wierzchołkowych części nadziemnych i odwrotnie. Po przemieszczeniu do wiązek naczyniowych ksylemu, kation potasu jest transportowany ze wstępującym prądem wody w apoplaste naczyń, zgodnie z gradientem potencjału wody. Rolę pomocniczą w transporcie wody odgrywa tzw. parcie korzeniowe. Oba te procesy w dużej mierze zależą od samego kationu potasowego. W komórkach epidermy i miększu korowego korzeni (cytoplazma i wakuola) duże stężenie potasu wytwarza gradient osmotyczny powodujący zasysanie wody przez korzeń. Z kolei stężenie potasu w komórkach przysparykowych liści decyduje o otwieraniu i zamykaniu aparatów szparkowych i w efekcie o rozmiarze transpiracji. Dzięki temu potas w naczyniach (ksylemie) przemieszcza się dość swobodnie (8, 17). Jak wspomniano wyżej, daleki transport potasu jest dwukierunkowy i zachodzi również w wiązkach sitowych floemu. Stężenie kationu potasowego w soku floemu jest znacznie większe niż w soku ksylemu (tab. 1).

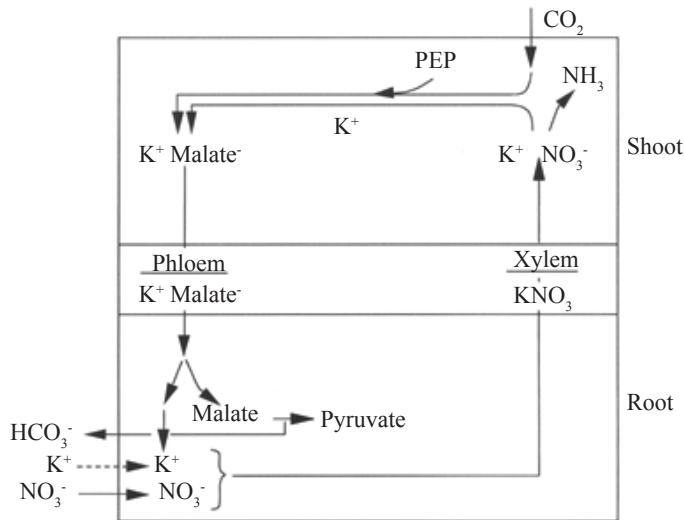
Tabela 1

Wybrane składniki soku floemu i ksylemu *Lupinus albus* i *Nicotina glauca*

Składnik	Sok ksylemu	Sok floemu	Sok ksylemu	Sok floemu
	<i>Lupinus albus</i> ¹ (mol·m ⁻³)		<i>Nicotina glauca</i> ² (mg·L ⁻¹)	
K ⁺	9,0	66,9	204,3	3673,0
Na ⁺	2,4	8,1	46,2	116,3
H ₂ PO ₄ ⁻	1,25	10,0	68,1	434,6
Sacharoza	n.w.	652,0	n.w.	155–168
Aminokwasy	7,20	41,0	283	10,8088
NH ₄ ⁺	n.o.	n.o.	9,7	45,3

Źródło: ¹ Kopewicz i Lewak, 2007 (16), ² Marshner, 2012 (17); n.w. – nie wykryto, n.o. – nie oznaczano

Ten obieg potasu w roślinie wydaje się nieekonomiczny energetycznie, jednak należy pamiętać, że jego celowość wiąże się z rolą potasu jako kationu towarzyszącego w transporcie anionów nieorganicznych i organicznych (rys. 7). W soku ksylemu potas K⁺ jest kationem towarzyszącym w transporcie azotanów NO₃⁻ do nadziemnych części roślin, a w soku floemu kationem towarzyszącym w transporcie węglowodanów, jabłczanu i aminokwasów do korzenia (17).



Rys. 7. Model obiegu potasu w roślinie, transport azotanów w ksylemie i jabłczanu we floemie
Źródło: Marschner, 2012 (17)

Nagromadzenie i zawartość potasu w roślinach

Potas podobnie jak azot występuje w największych stężeniach w suchej masie roślin. Zawartość potasu w roślinach jest zależna od gatunku, organu oraz wieku i według Epsteina i Blooma (7) pozostaje w granicach $8\text{--}80 \text{ g K}\cdot\text{kg}^{-1}$ s.m., wg Kopcewicza i Lewaka (16) $0,5\text{--}10\%$ s.m., a wg Grzebisza (11) wynosi $1\text{--}6\%$ s.m. Natomiast zawartość K w komórkach roślinnych mieści się w przedziale $100\text{--}200 \text{ mM}$ (w cytosolu i chloroplastach). Przy czym w tych przedziałach komórkowych potas nie może być zastąpiony innym nieorganicznym pierwiastkiem, np. Na^+ . Dla porównania, w wakuoli zawartość potasu waha się między 10 a 200 mM lub nawet może sięgać do 500 mM w komórkach okołoszparkowych. Jednak funkcje jonów potasowych w procesach osmoregulacyjnych mogą być pełnione przez inne kationy (Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) lub związki organiczne (np. cukry) (17).

W optymalnych warunkach odżywienia starsze liście zawierają z reguły więcej potasu, natomiast u roślin niedożywionych znacznie więcej potasu znajduje się w młodych, aktywnych metabolicznie liściach. Jest to związane z dużą mobilnością potasu w roślinie i transportowaniem go do miejsc o największym zapotrzebowaniu dla utrzymania funkcjonowania procesów życiowych. Rozmieszczenie potasu we wszystkich częściach i organach rośliny jest dosyć równomierne. Dla przykładu, w vegetatywnych częściach roślin zbożowych stężenie potasu wynosiło $25\text{--}55 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ s.m., a w liściach buraka cukrowego $47\text{--}60 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ s.m. Wyjątek stanowią organy generatywne (nasiona) zaopatrywane w potas wyłącznie przez ksylem i zawierające znacznie mniejsze stężenia potasu w suchej masie (8, 10, 11).

Dynamika akumulacji potasu ma specyficzny przebieg, jednak wykazuje małą zmienność gatunkową (pszenica, kukurydza, rzepak, ziemniak, kukurydza, bawełna, ryż,

soja). Wszystkie te gatunki w początkowych fazach rozwojowych akumulują relatywnie niedużą ilość potasu, jednak stanowi on o pobieraniu azotu, przez co wpływa na plon końcowy. Krytyczna faza pobierania tego pierwiastka przypada na fazę wzrostu liniowego rośliny (tab. 2), w której następuje intensywne akumulacja biomasy, uwarunkowana dostępnością azotu i wody. W tej fazie dobowe akumulacja potasu waha się od kilku do kilkunastu $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dzień}^{-1}$ (np. burak cukrowy $8\text{--}15 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dzień}^{-1}$, rzepak ozimy $3\text{--}7 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dzień}^{-1}$). Jest to możliwe w warunkach optymalnego zaopatrzenia gleby w ten pierwiastek i przy odpowiednio głębokim systemie korzeniowym wytworzonym przez rośliny. W fazie dojrzałości pełnej potas gromadzi się głównie w łodygach i liściach. Kukurydza w fazie dojrzałości technologicznej zawiera w ziarnie ok. 20% tego pierwiastka, podobna ilość znajduje się w liściach, natomiast 60% K zlokalizowana jest w łodygach. Udział procentowy potasu zakumulowanego w ziarnie kukurydzy waha się w przedziale 16–34%, a w ziarnie zbóż 18–24%. Sytuacja jest odmienna w przypadku roślin okopowych. Bulwy ziemniaka akumulują w fazie dojrzałości technologicznej 60–70% potasu, podczas gdy korzenie buraka cukrowego nie więcej niż 20% całej puli pobranego składnika (11, 12, 13, 22).

Tabela 2

Krytyczne fazy reakcji wybranych roślin uprawnych na potas

Roślina uprawna	Krytyczne fazy rozwoju
Zboża	od strzelania w źdźbło do początku nalewania ziarna
Rzepak	od fazy rozety do pełni kwitnienia
Burak cukrowy	od drugiej pary liści do końca pierwszej połowy sierpnia
Ziemniak	od początku zawiązywania do pełnej dojrzałości bulw
Kukurydza	od piątego liścia do dojrzałości mleczonej ziarniaków
Motylkowate	od drugiego liścia do pełni kwitnienia pędu głównego

Źródło: Grzebisz, 2008b (12)

Ocena zaopatrzenia roślin w potas

Przy ocenie stanu odżywienia roślin potasem należy wziąć pod uwagę dwa główne czynniki mające wpływ na jej poprawność. Pierwszym z nich jest wybór organu rośliny, z którego pobierane są próbki, drugim natomiast – faza rozwojowa, w której próbki zostaną pobrane. Tak jak wspomniano powyżej, rozłożenie potasu w poszczególnych organach roślin jest stosunkowo równomierne, więc znaczenie pierwszego czynnika jest niewielkie. Natomiast drugi czynnik ma duże znaczenie i krytyczne zawartości potasu są podawane dla ściśle określonej fazy rozwojowej danej rośliny lub grupy roślin. Dla roślin zbożowych diagnozowanych w fazie pierwszego kolanka krytyczne zawartości potasu podawane przez różnych autorów pozostają w granicach od 20 (17) do $45 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ s.m. (2), a nawet do $55 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ s.m. (11). Jak widać, zakres zawartości krytycznych jest na tyle szeroki, że może to budzić wątpliwości odnośnie przydatności tej metody do diagnostyki. Dlatego w praktyce przyjmuje się, że rośliny zbożowe w fazie strzelania w źdźbło powinny zawierać około $30 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ s.m. (8, 9).

Pierwsze objawy niedoboru potasu są trudne do stwierdzenia na podstawie obserwacji wizualnych. Możliwe jest to na podstawie analiz chemicznych części wskaźnikowych roślin i porównania uzyskanych wyników z wartościami krytycznymi, których przykłady zostały przedstawione w tabeli 3. Wizualne objawy niedoboru potasu pojawiają się w sytuacji, gdy rośliny są narażone na przedłużający się deficyt tego składnika. Są to chlorozy dolnych (najstarszych) liści, gdyż potas jest remobilizowany z nich do młodych liści. Symptomy te pojawiają się najpierw na wierzchołkach blaszki liściowej i postępują wzdłuż brzegów. Kolejnym symptomem jest pojawianie się żółtawobrązowych, nekrotycznych plam na wierzchołach i krawędziach starszych liści. Ostatnim etapem pogłębiającego się niedoboru potasu jest więdnienie i obumieranie liści, przy czym liście na ogół pozostają na łodydze. Zmiany chlorotyczne i nekrotyczne powodowane są w znacznym stopniu przez wolne rodniki tlenowe, których produkcja wzrasta w warunkach niedoboru potasu. Rodniki tlenowe pochodzą głównie z zakłóceń w funkcjonowaniu fotosyntetycznego łańcucha transportu elektronów, w którym potas odgrywa istotną rolę ochronną (4,11,17).

Tabela 3

Zawartość potasu w krytycznych fazach wybranych roślin uprawnych

Roślina uprawna	Krytyczna faza rozwojowa	Zawartość K (% s.m.)
Pszonica ozima	faza pierwszego kolanka	3,5–5,5
Jęczmień jary	faza pierwszego kolanka	3,5–5,5
Kukurydza	wiechowanie/kwitnienie	3,0–4,5
Burak cukrowy	czerwiec/lipiec	3,8–7,0
Rzepak ozimy	początek kwitnienia	2,8–5,0
Ziemniak	początek kwitnienia	5,0–6,6
Groch siewny	początek kwitnienia	2,2–3,5

Źródło: Grzebisz, 2008a (11)

Podsumowanie

Potas obok azotu i fosforu należy do głównych składników pokarmowych warunkujących nie tylko prawidłowy wzrost i rozwój roślin, ale także wielkość i jakość ich plonu. Ilość potasu pobieranego przez rośliny zależy w większym stopniu od czynników środowiskowych, tj. zasobność podłoża i dostępność wody, niż czynników wynikających z samej rośliny, które odnoszą się do jej potrzeb pokarmowych. W związku z mnogością funkcji pełnionych przez potas w roślinach nawożenie tym pierwiastkiem ma duże znaczenie, szczególnie w aspekcie jego współdziałania z azotem jako głównym składnikiem plonotwórczym. Optymalne zaopatrzenie roślin w potas, zwłaszcza w fazach krytycznego zapotrzebowania, pozwala na realizację potencjału plonotwórczego roślin uprawnych.

Literatura

1. Amtmann A., Troufflard S., Armengaud P.: The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiol. Plantarum*, 2008, **133**: 682-691.

2. Bergmann W.: Nutritional disorders of plants: development, visual and analytical diagnosis. Verlag Gustaw Fisher, Jena, 1992, 741 pp.
3. Britto D.T., Kronzucker H.J.: Mechanisms of potassium transport in plants. IFS Proceedings, York U.K., 2007, 605, 24 pp.
4. Cakmak I.: The role of potassium in alleviating detrimental effect of abiotic stresses in plants. J. Plant Nutr. Soil Sc., 2005, **168**: 521-530.
5. Cakmak I.: Role of potassium in alleviating abiotic stress. IFS Proceedings No 611, York U.K., 2007, 20 pp.
6. Diatta J.B. Geochemia potasu. W. Grzebisz: Pierwiastki w środowisku – Potas. J. Elem. 2004, Vol. **9/4** (Supplement): 17-26.
7. Epstein E., Bloom A.J.: Mineral nutrition of plants. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland MA USA, 2005, 400 pp.
8. Fotyma M., Potas w agrosystemach. Nawozy i Nawożenie – Fertilizers and Fertilization, 2011, **45**: 5-78.
9. Fotyma M., Kęsik K., Lipiński W., Filipiak W., Purchała L.: Testy glebowe jako podstawa doradztwa nawozowego. Studia i Raporty IUNG-PIB, 2015, **42(16)**: 9-51.
10. Grzebisz W.: Potas w produkcji roślinnej. Międzynarodowy Instytut Potasowy, Bazylea, 2004, ss. 88.
11. Grzebisz W.: Nawożenie roślin uprawnych. Tom 1. Podstawy nawożenia, PWRiL, Poznań, 2008a, ss. 428.
12. Grzebisz W. Nawożenie roślin uprawnych. Tom 2. Nawozy i systemy nawożenia, PWRiL, Poznań, 2008b, ss. 378.
13. Grzebisz W., Barłóg P., Feć M.: The dynamics of nutrient uptake by sugar beet and its effect on dry matter and sugar yield. Bibliotheca Frag. Agron., 1998, **3(98)**: 242-249.
14. Środki produkcji w rolnictwie w roku gospodarczym: 2006/2007 – 2016/2017. GUS, 2007-2018.
15. Hodson M.J., Bryant J.A.: Functional biology of plants. Wiley-Blackwell, Oxford, 2012, ss. 336.
16. Kopcewicz J., Lewak S.: Fizjologia roślin. PWN, Warszawa. 2005, ss. 806.
17. Marschner P.: Marschner's mineral nutrition of higher plants, 3rd ed. Academic Press, London, U.K. 2012, ss. 651.
18. Mengel A., Kirkby E.A.: Principles of plant nutrition. 3ed. Edition. IPI, Bern, 1982.
19. Nowicka B., Kruk J.: Reaktywne formy tlenu w roślinach – więcej niż trucizna. Kosmos, 2013, **62(301)**: 583-596.
20. Premachandra, G.S., Saneoka H., Ogata S.: Cell membrane stability and leaf water relations as affected by potassium nutrition of water-stressed maize. J. Exp. Bot., 1991, **42**: 739-745
21. Wang M., Zheng Q., Shen Q., Guo S.: The critical role of potassium in plant stress response. Int. J. Mol. Sci., 2013, **14**: 7370-7390.
22. Wrońska M.: Cynk jako czynnik żywieniowy zwiększający efektywność nawożenia azotem kukurydzy uprawianej na ziarno. Maszynopis. AR Poznań, 2006, ss. 236.

Adres do korespondencji:

dr Damian Wach
Zakład Żywienia Roślin i Nawożenia
IUNG-PIB
ul. Czartoryskich 8, 24-100 Puławy
tel. 81 4786 836
e-mail: dwach@iung.pulawy.pl

AUTOR	ORCID
Damian Wach	0000-0002-5857-5654