**Калий и болезни растений**

### Введение

Калий (K) является важным питательным веществом для растений и животных и выполняет множество фундаментальных функций в живых организмах. В сельском хозяйстве K важен для здоровья почвы и производства урожая (Romheld и Kirkby, 2010; Zorb et al., 2014). Поглощение K современными высокоурожайными сортами обычно превышает поглощение любого другого важного макроэлемента, особенно в начале роста растений. Растения эффективно поглощают доступный K из почвы в широком диапазоне концентраций. Попав в растение, K легко перемещается между тканями и органами. В отличие от азота, фосфора или других важных питательных веществ, K не становится частью какого-либо компонента растения. Он остается в ионной форме (K+) и непосредственно поддерживает рост и метаболизм растений через множество различных процессов. Большая часть поглощенного растением K присутствует в соке и может быть ремобилизована из вакуолярных запасов по мере необходимости.

Симптомы дефицита K сначала проявляются на старых листьях, потому что он высокомобилен и может быть предпочтительно направлен в растущие и метаболически активные ткани. Симптомы дефицита K поэтому появляются поздно в период голодания и могут быть легко спутаны с симптомами дефицита азота. Они включают угнетение роста с небольшим или отсутствующим снижением кущения, поникшие и темно-зеленые верхние листья, а также хлороз межжилковых областей и краев нижних листьев, начиная с кончика листа (Fageria и Barbosa Filho, 1994). В тяжелых случаях развивается ожог или подгорание краев пораженных листьев (Рис. 5.1). Рост побегов и корней подавляется у растений с дефицитом K, семена и плоды становятся мелкими и сморщенными. Хотя это часто упускается из виду, потеря устойчивости у кормовых трав и бобовых является прямым результатом дефицита K. На пастбище, засеянном травой и бобовыми, трава вытесняет бобовые при низкой доступности K из-за большей способности поглощать K (Potash and Phosphate Institute, 1979). Растения, страдающие от дефицита K, обычно очень чувствительны к неблагоприятным погодным условиям или другим стрессовым факторам окружающей среды (Nieves-Cordones et al., 2019).

Многие исследования показывают, что удобрение K снижает интенсивность болезней, вызванных облигатными и факультативными патогенами (Kiraly, 1976; Fageria et al., 1997; Perrenoud, 1990). Однако, несмотря на большой объем литературы о взаимосвязи между K и болезнями растений, имеется мало количественной информации о концентрации K в почве или в тканях растений, которая приводит к наблюдаемым эффектам (Huber и Amy, 1985), и существует фундаментальный пробел в нашем понимании лежащих в основе процессов (Amtmann et al., 2008). Кроме того, точная взаимосвязь между K и болезнями варьируется в зависимости от конкретных взаимодействий хозяин-патоген, и противоположные эффекты K могут наблюдаться для различных патогенов на одном и том же виде растений (Dax is et al., 2018). Цель данной главы — предоставить информацию о цикле K в почве, функциях K в растениях, взаимосвязи между питанием K и развитием болезней растений, а также стратегиях управления K. Большая часть собранной информации основана на интенсивных исследованиях во второй половине двадцатого века. С изменением фокуса на механистические аспекты биологии в последние десятилетия, тема взаимодействий питательных веществ и болезней получила меньше внимания. Это может быть связано с техническими трудностями; сочетание информации о патогенах с точными питательными режимами является сложной задачей, и полевые эксперименты часто не обладают необходимой точностью манипуляций и сбора данных. Тем не менее, существует срочная необходимость в улучшении понимания взаимосвязи между питательными веществами и патогенами, поскольку управление болезнями и внесение удобрений продолжают представлять значительные затраты для сельскохозяйственного производства. Хотя K-удобрение необходимо для устойчивости, оно не дает такого немедленного эффекта на урожайность, как удобрения азотом и фосфором, и часто жертвуется, когда ресурсы ограничены. Поэтому важно понять и донести его роль в управлении болезнями. Информация в этой главе предоставляет основу для разработки лучших стратегий контроля болезней в поле.

*Адаптировано из "Mineral Nutrition and Plant Disease" (Datnoff, Elmer, and Huber, 2007), Глава 5,*

*Авторы: Anne S. Prabhu и F. K. Fageria, Национальный центр исследований риса и бобовых Embrapa, Санто-Антонио-ди-Гояс, Гояс, Бразилия; Don M. Huber, Департамент ботаники и патологии растений, Университет Пердью, Уэст-Лафайетт, Индиана; и Fabricio A. Rodrigues, Департамент патологии растений, Федеральный университет Висоса, Висоса, Минас-Жерайс, Бразилия.*

### РИСУНОК 5.1. Листья риса с симптомами тяжелого (верх), умеренного (средний) и легкого (нижний) дефицита калия. (Из Fageria и Barbosa Filho, 1994 — Воспроизведено с разрешения)



### Калий в почве

Содержание K в литосфере составляет примерно 2,6%, с средним значением 0,83% в почвах (McSay, 1979). В почвенном растворе K присутствует в четырех формах, находящихся в динамическом равновесии: растворимый K (0,1–0,2% от общего количества), обменный K (1–2%), необменный K (1–10%) и минеральный K (90–98%) (Brady и Weil, 1996). Таким образом, только небольшая часть общего количества K в почвах находится в растворимой или обменной форме, доступной для поглощения растениями. Большая часть почвенного K содержится в K-содержащих слюдах и полевых шпатах. Основные K-содержащие первичные минералы — это мусковит, биотит, микроклин и ортоклаз, но другие слюды, полевые шпаты и минералы также могут содержать значительные количества K. В почве K также присутствует в необменной форме (селективно адсорбированной) в выветренных слюдах, вермикулитах, алофане и цеолитах (Sparks и Huang, 1985). Почвенный K можно разделить на три группы в зависимости от его доступности для растений: (1) K, содержащийся в минералах и необменный K, который высвобождается при выветривании почвенных минералов, но с гораздо меньшей скоростью, чем поглощение K растущими растениями, (2) K, зафиксированный или захваченный между слоями определенных почвенных глин, который может стать медленно доступным при определенных условиях почвы, и (3) легкодоступный K, включая тот, который присутствует в почвенном растворе, плюс обменный K в органическом веществе и глинах.

Избыточное применение K-удобрений может привести к преобразованию примененного K из водорастворимой, обменной формы в необменную форму в процессе, известном как фиксация. Фиксация K глинами в почвах происходит через два основных механизма. Один механизм — это размещение K между базальными поверхностями глин, где он помещается в шестиугольные области, образованные тетраэдрическими кислородами 2:1 минералов. Этот тип фиксации сопровождается образованием слюдоподобных минералов. Второй механизм фиксации — это образование нерастворимых соединений, таких как K-алюмосиликаты (Shaviv et al., 1985). Фиксация может сильно влиять на восстановление примененного K, особенно если почвы истощены его растворимыми формами. Stout (1982) изучал восстановление примененного K из горизонтов A и B семи почвенных серий, распространенных в регионе Аллегейнского плато западной Пенсильвании и северной Западной Вирджинии, путем экстракции почвы с 1 N аммонийацетатом, двойной кислотой (0,05 N HCl + 0,025 N H2SO4) и овсяными ростками. Восстановление K всеми методами варьировалось от примерно 60% примененного K из почв, содержащих небольшие количества слюды или вермикулита, до около 15% из почв, содержащих умеренные количества этих глинистых минералов.

Состояние K в почвах можно оценить, учитывая количественно-интенсивные отношения, в которых количество обычно выражается как прирост или убыль обменного K после уравновешивания почвы и раствора, а интенсивность — это активное отношение K/(Ca + Mg)1/2 в почвенном растворе (Beckett, 1964). На практике активное отношение при равновесии (ARke) и буферная емкость (dQ/dl) при равновесии (BCke) являются наиболее важными параметрами количественно-интенсивного отношения для прогнозирования K-поставляющей способности почвы (Parra и Torrent, 1983).

Глинистые минералы сильно различаются как по высвобождению K при выветривании, так и по фиксации примененного K. Доступность K не зависит от фиксации органическим веществом, каолинитом и слюдами, но немного зависит от фиксации монтмориллонитом, варьируется по степени фиксации иллитом и сильно зависит от вермикулитовых глин через фиксацию. Введение K, необходимое для устранения его дефицита в хлопке на некоторых вермикулитовых почвах в долине Сан-Хоакин, Калифорния, превышало 1400 кг/га (Cassman et al., 1989, 1992). Добавление K в избытке дорого и оправдано только в том случае, если есть остаточная доступность в последующие годы. Культурные практики, которые увеличивают остаточную пользу от K-удобрений, увеличивают отдачу от таких значительных инвестиций в K (Cassman et al., 1992). Например, высокий уровень органического вещества в поверхностном слое почвы в системах без вспашки снижал сродство K+ к катионным обменным местам на неорганических минеральных поверхностях (Evangelou и Blevins, 1988). Без вспашки также увеличивало фазу растворения K+ в почвах смешанной минералогии, содержащих значительные количества слюды и вермикулита (Karathanasis и Wells, 1989). Неизвестно, влияет ли органическое вещество почвы на долю добавленного K, который фиксируется в относительно недоступных межслойных местах между глинистыми пластинами, или влияет на остаточную доступность его предыдущего применения (Cassman et al., 1992).

Поглощение K во время роста растений — это динамический процесс, включающий периоды истощения из корневой зоны и последующего высвобождения необменного K в обменные и растворимые фракции из K-содержащих почвенных минералов. Этот естественный процесс не приводит к значительному разрушению минеральной матрицы, что может происходить в некоторых лабораторных методах, используемых для определения необменного K (Havlin et al., 1985). Легкодоступные формы K составляют значительную часть K, доступного для поглощения растениями в течение вегетационного периода. Havlin и Westfall (1985) показали, что скорость и количество необменного K, высвобождаемого во время интенсивного тепличного выращивания люцерны, напрямую зависели от содержания глины в нескольких почвах Колорадо, Канзаса и Небраски. Они также сообщили, что глинистые почвы имели долгосрочный запас доступного для растений K, в то время как легкие (грубозернистые) почвы не имели. После 16 срезов люцерны уровни обменного K в глинистых, суглинистых и песчаных почвах снизились на 44%, 33% и 58% соответственно. Песчаные почвы в целом имеют меньшую буферную емкость K, чем суглинистые почвы, и поэтому требуют более высокой концентрации K в почвенном растворе для удовлетворения потребностей растений (Uribe и Cox, 1988). Химические свойства почвы, влияющие на фитодоступность K, включают его концентрацию в почвенном растворе, скорость диффузии, буферную емкость и обменное равновесие. K в почвенном растворе легко доступен. Доступность K для растения зависит от эффективности поглощения и использования питательных веществ растением, микробной активности в почве, а также влажности, температуры, pH и текстуры почвы (Datnoff, 1994).

Преимущества K-удобрения для роста и урожайности культур обычно не так заметны, как у азота и фосфора. Культуры, выращенные на песчаных почвах Атлантической прибрежной равнины, часто демонстрируют заметное отсутствие реакции на калийные удобрения, несмотря на низкие катионные обменные емкости и ограниченное количество обменного K, часто встречающиеся в этих почвах (Woodruff и Parks, 1980). Это отсутствие реакции объясняется несколькими факторами, включая доступность подпочвенного K и высвобождение необменных и минеральных форм K (Parker et al., 1989b). Экстрагируемый K разбавленной двойной кислотой в необработанной, орошаемой и интенсивно управляемой кукурузе на почвах Атлантической прибрежной равнины варьировался от 56 до 194 мг/кг в начале исследования и снизился на 29–45% к концу третьего вегетационного сезона (Parker et al., 1989a). Были получены доказательства как вымывания примененного K, так и его преобразования в необменные формы. Отсутствие реакции урожайности объясняется умеренным уровнем удаления K кукурузой, собранной только на зерно, и буферной емкостью K этих почв, достаточной для удовлетворения высокого спроса со стороны культуры в течение вегетационного периода или доступности значительных количеств подпочвенного K (Parker, 1989b).

Рекомендации по применению K-удобрений могут казаться избыточными, когда не наблюдается реакция урожайности (Romheld и Kirkby, 2010; Mengel, 1985), но их необходимо оценивать в контексте здоровья почвы и устойчивости (Holthusen et al., 2010; Zorb et al., 2014). Многие полевые и тепличные эксперименты проводились без анализа почвы или тканей растений и без учета взаимодействующих эффектов других макро- и микроэлементов. Поэтому точное количественное соотношение между применением K, с одной стороны, и состоянием почвы и растений по K и другим питательным веществам, с другой стороны, трудно оценить.

### Калий в растениях

#### Поглощение и гомеостаз

Классическая модель Эпштейна и его коллег (Epstein et al., 1963) описывает поглощение K растениями как двухфазный процесс, включающий высокоаффинный компонент, доминирующий при микромолярных концентрациях внешнего K, и низкоаффинный компонент, доминирующий при более высоких концентрациях внешнего K. Многие гены, участвующие в транспорте K, были клонированы и характеризованы, и они были отнесены к различным частям сети транспорта K в зависимости от их механизма действия и локализации (Nieves-Cordones et al., 2014; Ragel et al., 2019). Большая часть высокоаффинного поглощения обеспечивается транспортерами семейства HAK (Nieves-Cordones et al., 2014; Rodriguez-Navarro и Rubio, 2006; Rubio et al., 2008), которые используют pH-градиент через клеточные мембраны для активного поглощения K против концентрационного градиента. Поскольку pH-градиент генерируется протонными АТФазами, этот механизм транспорта в конечном итоге требует АТФ. Ионные каналы, особенно те, которые относятся к семейству внутренне-ректифицирующих K-селективных каналов типа AKT1, опосредуют большую часть низкоаффинного поглощения (Lebaudy et al., 2007; Nieves-Cordones et al., 2014). Транспорт, опосредованный каналами, является пассивным и следует электрохимическому градиенту для K, который в основном определяется мембранным потенциалом (отрицательным внутри). K-селективные ионные каналы могут способствовать поглощению K из очень низких внешних концентраций ("высокоаффинный диапазон"), потому что при этих условиях мембранный потенциал часто гиперполяризован, обеспечивая дополнительную движущую силу для пассивного поглощения катионов (Rubio et al., 2008). HAK5 транскрипционно индуцируется низким внешним K, тогда как регуляция K-каналов происходит в основном на уровне активности белка или таргетинга (Amtmann и Blatt, 2009). Многие белки транспорта K активируются непосредственно через путь, который включает начальный цитоплазматический кальциевый сигнал при низком внешнем K и модуль Ca-связывающих белков (CBLs), а также CBL-регулируемых протеинкиназ (CIPKs) (Lara et al., 2020; Ragel et al., 2015; Xu et al., 2006).

После попадания в корень K быстро перемещается радиально к центральному цилиндру и загружается в ксилему внешне-ректифицирующими K-селективными каналами, особенно теми, которые относятся к семейству SKOR (Gaymard et al., 1998), и котранспортными системами (Ahmad и Maathuis, 2014; Li et al., 2017; Ragel et al., 2019). Внутриклеточно, как в корнях, так и в листьях, K может храниться в вакуолях и легко высвобождаться в цитоплазму для поддержания стабильной цитоплазматической концентрации K около 100 мМ, что необходимо для обеспечения метаболизма растений (Walker et al., 1996). Клеточный гомеостаз K зависит от взаимодействия ионных каналов в различных клеточных мембранах, особенно в тонопласте (Ahmad и Maathuis, 2014). Способность растения эффективно перераспределять доступный K как на клеточном, так и на тканевом уровнях означает, что симптомы дефицита K становятся заметными только тогда, когда растения сильно истощены по K. Тем не менее, меры, предпринятые растением для обеспечения внутреннего управления K, могут уже влиять на многие регуляторные и метаболические пути и, следовательно, влиять на развитие болезней и ответ на патогены.

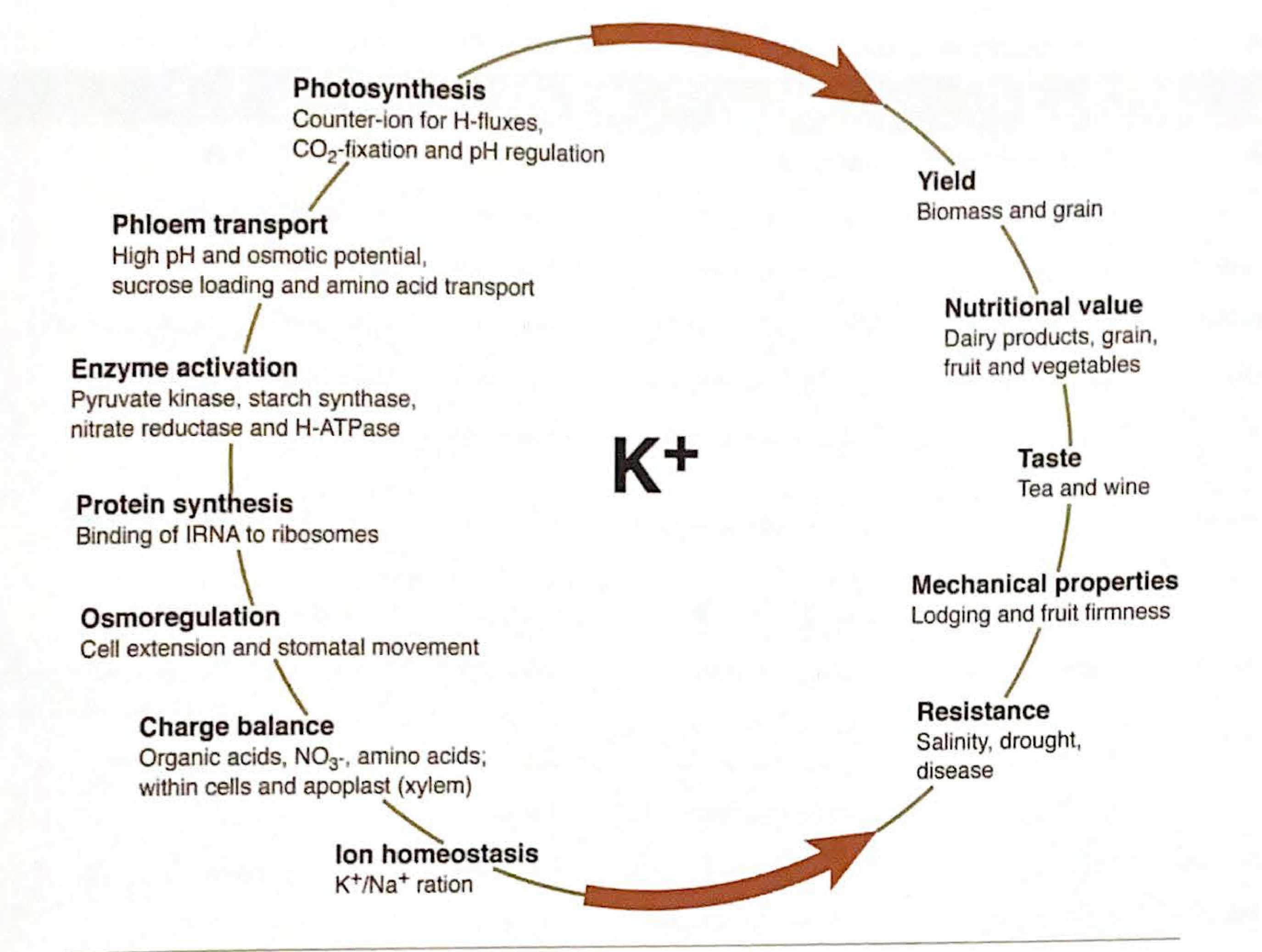
#### Функции калия

K жизненно важен для многих процессов в растениях и для максимальной экономической продуктивности культур. Полезные эффекты K, наблюдаемые в полевых и тепличных испытаниях, проведенных в течение нескольких десятилетий, включают следующее: (1) лучший рост и повышенную урожайность, а также более высокое содержание крахмала в зерне, (2) улучшенное питательное качество фруктов и овощей, а также косвенно молочных продуктов, (3) лучший вкус (например, чая и винограда), (4) более прочные механические свойства и поддержание тургора, проявляющиеся в повышенной твердости фруктов и уменьшении полегания, (5) повышенная устойчивость к абиотическим стрессам, таким как соленость и засуха, и (6) повышенная устойчивость растений к болезням. Точные физиологические и метаболические процессы, лежащие в основе наблюдаемых преимуществ, не определены, не из-за недостатка известных K-зависимых процессов, а из-за того, что существует слишком много потенциальных объяснений, и они не были систематически протестированы. K выполняет множество жизненно важных функций в растениях, и трудно определить, какая из них критична для конкретного признака (Рисунок 5.2).

K не метаболизируется внутри растения, а остается в своей ионной форме (K+) в тканях растений, составляя 2-10% сухого веса тканей (Leigh и Jones, 1984). Он является основной осмотической движущей силой при поглощении воды растением и направляет движение воды как на клеточном, так и на тканевом уровнях. Другие катионы, такие как кальций, и органические молекулы могут заменить K в качестве "водоудерживающих растворов" в вакуолях (Armengaud et al., 2009), но они не обладают необходимой подвижностью для вызывания быстрых изменений. Поэтому K необходим для интенсивного роста растений, сейсмонастических движений и открытия и закрытия устьиц.

Основной подвижный электрический заряд в растениях — это K. Вместе с протонными насосами белки K-каналов определяют электрический потенциал через клеточные мембраны (Very et al., 2014), что, в свою очередь, влияет на транспорт всех других питательных веществ (Blatt, 2004). K также обеспечивает зарядное равновесие внутри клеток и клеточных компартментов (например, органических кислот и аминокислот), поддерживает pH-гомеостаз и уравновешивает протонный поток в цепях электронного транспорта и синтеза АТФ (Maathuis, 2009). K является основным контр-ионом для поглощения и транспорта на большие расстояния нитрата (NO3-) в ксилеме и для транспорта на большие расстояния сахаров и других веществ в флоэме (Marschner и White, 2012). Наконец, K является важным кофактором для многих метаболических ферментов и для связывания тРНК с рибосомами во время синтеза белков (Armengaud et al., 2009).

Дефицит K приводит к многим физиологическим и метаболическим изменениям в растении, и трудно определить точную причину K-зависимых фенотипов. Например, снижение фотосинтетической активности в K-дефицитных растениях может быть вызвано нарушением первичного метаболизма, ограниченным поглощением воды, нарушением транспорта питательных веществ или другими факторами.



|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| ТАБЛИЦА 5.1. Влияние калия на бактериальные заболевания | | | | |
|  |  |  |  |  |
| Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
| --------- | --------- | ----------- | ---------- | --------- |
| Яблоня | Огненный бактериоз | Erwinia amylovora | Увеличение | Chase et al., 1968 |
| Фасоль, лима | Бактериальная пятнистость | Pseudomonas syringae | Уменьшение | Thaung и Walker, 1957 |
| Капуста | Мягкая гниль | Erwinia carotovora | Уменьшение | Upit, 1970 |
| Гвоздика | Бактериальный увядание | Pseudomonas caryophylli | Уменьшение | Nelson, 1951; Nelson и Laurie, 1951 |
| Маниок | Бактериальная пятнистость | Xanthomonas manihotis | Уменьшение | Odurukwe и Arene, 1980 |
| Хлопок | Угловая пятнистость листьев | Xanthomonas malvacearum | Уменьшение | Rolfs, 1915 |
| Огурец | Угловая пятнистость листьев | Pseudomonas lachrymans | Уменьшение | Van Gundy и Walker, 1957 |
|  | Бактериальный увядание | Erwinia tracheiphila | Увеличение | Wei и Scheffer, 1951 |
| Кукуруза | Увядание Стюарта | Erwinia stewartii | Уменьшение | McNew, 1937; McNew и Spencer, 1939, Mohr, 1955; Spencer и McNew, 1938 |
| Персик | Бактериальная пятнистость | Xanthomonas pruni | Уменьшение | Matthee и Daines, 1969 |
| Груша | Огненный бактериоз | Erwinia amylovora | Уменьшение | Parker et al., 1961 |
| Пеларгония | Гниль стебля | Xanthomonas pelargonii | Уменьшение | Kivilaan и Scheffer, 1958 |
| Филодендрон | Пятнистость листьев | Erwinia chrysanthemi | Увеличение | Haygood et al., 1982 |
| Картофель | Парша | Streptomyces scabies | Увеличение | Doyle и MacLean, 1960; McNew, 1953; Miles, 1936; Schroeder и Albrecht, 1942; Varma, 1961 |
|  | Мягкая гниль | Erwinia carotovora | Уменьшение | Karwasra и Parashar, 1990; Bartz, 1992 |
| Рисо | Бактериальная пятнистость | Xanthomonas oryzae | Уменьшение | Mohanty et al., 1983; Reddy и Sridhar, 1975; von Uexkuell, 1966; Begum, 2011 |
| Табак | Угловая пятнистость листьев | Pseudomonas angulata | Уменьшение | Clayton, 1937; Gigante, 1949; Haley и Reid, 1943; Johnson и Valleau, 1940; McNew, 1953; Moss et al., 1927 |
|  | Дикий огонь | Pseudomonas tabaci | Уменьшение | Boning, 1930; Moss et al., 1927 |
|  |  |  | Увеличение | Volk, 1931 |
| Томат | Бактериальное заболевание | Неизвестно | Уменьшение | Butler, 1918 |
|  | Пятнистое созревание | Erwinia herbicola | Уменьшение | Picha и Hall, 1981 |
|  | Рак | Corynebacterium michiganense | Увеличение | Walker, 1969 |
|  | Серая стенка | Erwinia herbicola | Уменьшение | Picha и Hall, 1980, 1981 |
|  | Мягкая гниль | Erwinia carotovora | Уменьшение | Bartz et al., 1979 |
|  | Увядание | Pseudomonas solanacearum | Уменьшение | Gallely и Walker, 1949; Walker и Foster, 1946 |
|  |  |  |  |  |  |
| Данные из Huber и Amy (1985) и дополнительные ссылки — © APS. | | | | |

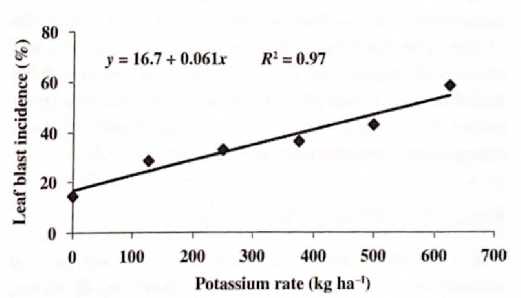
|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| ### ТАБЛИЦА 5.2. Влияние калия на грибковые заболевания | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Люцерна | Пятнистость листьев | Pseudopeziza medicaginis | Уменьшение | Grewal и Williams, 2002 |
|  | Яблоня | Гниль плодов Gloeosporium | Pezicula malicorticis | Увеличение | Schultz, 1976 |
|  |  | Рак Valsa | Valsa mali | Уменьшение | Peng et al., 2016 |
|  | Абрикос | Бурая гниль | Sclerotinia fructicola | Уменьшение | Wade, 1956 |
|  | Тополь | Рак | Hypoxylon mammatum | Уменьшение | Teachman et al., 1980 |
|  | Астра | Увядание | Phialophora asteris | Увеличение | Burge и Isaac, 1977 |
|  | Авокадо | Корневая гниль | Phytophthora cinnamomi | Уменьшение | Anderson, 1951; Bingham et al., 1958; Last, 1956 |
|  |  | Корневая гниль | Phytophthora cinnamomi | Уменьшение | Rodrigues Silva et al., 2016 |
|  | Банан | Фузариозное увядание | Fusarium oxysporum f. sp. cubense | Уменьшение | Rishbeth, 1957 |
|  | Ячмень | Пятнистость листьев | Helminthosporium teres | Уменьшение | Singh, 1963 |
|  |  | Мучнистая роса | Erysiphe graminis | Уменьшение | Thomson и Ferguson, 1982; Trolldenier, 1982, 1983 |
|  |  | Мучнистая роса | Blumeria graminis | Уменьшение | Brennan и Jayasena, 2007 |
|  | Фасоль (Phaseolus vulgaris) | Корневая гниль | Rhizoctonia solani | Увеличение | Bateman, 1965; Bateman и Lumsden, 1965; Bateman и Millar, 1966 |
|  | Фасоль (Phaseolus mung) | Пятнистость листьев | Mycosphaerella cruenta | Увеличение | Misra и Bhattacharyya, 1999 |
|  | Свекла | Гниль сеянцев | Pythium ultimum | Уменьшение | Yale и Vaughn, 1962 |
|  | Бермудская трава | Пятнистость листьев | Helminthosporium cynodontis | Уменьшение | Matocha и Smith, 1980 |
|  | Мятлик, Кентуккийский | Полосатая головня | Ustilago striiformis | Уменьшение | Hull et al., 1979 |
|  | Бобы широколистные (Vicia faba) | Шоколадное пятно | Botrytis fabae | Нет | Deverall и Wood, 1961 |
|  | Капуста | Клубневая гниль | Plasmodiophora brassicae | Увеличение | Eddins, 1952; Haenseler, 1939; McNew, 1953; Palm, 1958; Pryor, 1940; Walker, 1946, 1969; Walker и Hooker, 1945b; Wellman, 1930 |
|  |  | Ложная мучнистая роса | Peronospora parasitica | Увеличение | Chupp, 1930 |
|  |  | Серая гниль | Botrytis cinerea | Уменьшение | Polegaev et al., 1979 |
|  |  | Желтуха | Fusarium oxysporum f. sp. conglutinans | Уменьшение | Ellett, 1973; Walker, 1946, 1969; Walker и Hooker, 1945a |
|  | Гвоздика | Гниль стебля, увядание | Gibberella zeae | Увеличение | Stack et al., 1977 |
|  |  | Увядание | Fusarium spp. | Уменьшение | Gasioriewicz, 1960 |
|  | Касторовая бобовая | Потемнение и мацерация капсул | Botrytis spp. | Увеличение | Thomas и Orellana, 1964 |
|  |  |  |  |  |  |
| Данные из Huber и Amy (1985) и дополнительные ссылки — © APS. | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
| (продолжение на следующей странице) | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
| ### ТАБЛИЦА 5.2. Влияние калия на грибковые заболевания (продолжение) | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Кедр, красный | Пятнистость | Phomopsis juniperovora | Увеличение | Pero и Howard, 1970 |
|  | Сельдерей | Желтуха | Fusarium oxysporum f. sp. apii | Уменьшение | Schneider, 1981 |
|  | Зерновые | Ржавчина | Puccinia spp. | Уменьшение | Gassner и Hassebrauk, 1931; Hassebrauk, 1930; Hursh, 1924; Miyake и Adachi, 1922 |
|  |  | Мучнистая роса | Erysiphe graminis | Уменьшение | Beringer и Koch, 1980a,b; Chester, 1947; Glynne, 1959; Lowig, 1933, 1935; McNew, 1953; Rowaished, 1980; Spinks, 1913; Trelease и Trelease, 1928; Trunov, 1957; Van Poeteren, 1935 |
|  | Хризантема | Корневая гниль | Phoma chrysanthemicola | Уменьшение | Menzies и Colhoun, 1976 |
|  | Цитрусовые | Бурая гниль гуммоза | Phytophthora parasitica | Увеличение | Chapman и Brown, 1942, 1943 |
|  |  | Бурая пятнистость | Alternaria alternata | Уменьшение | Yogev et al., 2006 |
|  | Клевер, красный | Увядание и корневая гниль | Fusarium spp. | Уменьшение | Chi и Hanson, 1962 |
|  | Хвойные | Корневая гниль | Armillariella mellea | Увеличение | Shields и Hobbs, 1979 |
|  | Хлопок | Корневая гниль | Phymatotrichum omnivorum | Уменьшение | McNew, 1953; Tsai, 1974 |
|  |  | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. vasinfectum | Нет |  |
|  |  | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. vasinfectum | Уменьшение | Albert et al., 1938; Bell, 1989; Chester, 1946, 1947; Cralley и Tharp, 1938; Dick и Tisdale, 1938; McNew, 1953; Neal, 1927; Russell, 1956; Sadasivan, 1965; Smith, 1939; Tisdale и Dick, 1939; Walker, 1930; Young, 1938; Young и Tharp, 1941; Young et al., 1932 |
|  |  | Увядание | Verticillium albo-atrum | Уменьшение | Hafez et al., 1975 |
|  |  | Увядание | Verticillium dahliae | Нет | Presley и Dick, 1951 |
|  |  | Пятнистость Alternaria | Alternaria alternata | Уменьшение | Zhao et al., 2013 |
|  |  | Пятнистость сеянцев | Rhizoctonia solani | Уменьшение | Ramasami и Shanmugam, 1976 |
|  |  | Пятнистость сеянцев | Rhizoctonia solani | Увеличение | Blair и Curl, 1974 |
|  |  | Пятнистость листьев | Cercospora gossypina | Уменьшение | Miller, 1969 |
|  |  | Пятнистость листьев | Alternaria solani | Уменьшение | Miller, 1969 |
|  |  | Поздний фитофтороз | Phytophthora infestans | Уменьшение | Jolanta и Darius, 2018 |
|  | Вигна | Гниль сеянцев | Rhizoctonia solani | Увеличение | Kataria et al., 1981 |
|  |  | Ржавчина | Uromyces phaseoli | Нет | Rawal et al., 1974 |
|  | Огурец | Ложная мучнистая роса | Pseudoperonospora cubensis | Уменьшение | Papadaki, 2018 |
|  | Лен | Увядание | Fusarium lini | Уменьшение | Dastur и Bhatt, 1964 |
|  |  | Ржавчина | Melampsora lini | Уменьшение | Sharvelle, 1936 |
|  | Виноград | Гниль плодов | Botrytis cinerea | Уменьшение | Kiraly, 1976 |
|  |  |  |  |  |  |
| Данные из Huber и Amy (1985) и дополнительные ссылки — © APS. | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
| (продолжение на следующей странице) | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |
| ### ТАБЛИЦА 5.2. Влияние калия на грибковые заболевания (продолжение) | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Конопля, подсолнечник | Корневая гниль | Rhizoctonia solani | Уменьшение | Pal и Chaudhary, 1980 |
|  |  | Корневая гниль | Pythium butleri | Уменьшение | Pal и Chaudhary, 1980 |
|  |  | Корневая гниль | Sclerotium rolfsii | Уменьшение | Pal и Chaudhary, 1980 |
|  | Джута | Антракноз | Colletotrichum corchlorum | Уменьшение | Purkayastha и Ray, 1977 |
|  |  | Корневая гниль | Rhizoctonia solani | Уменьшение | Finlow, 1918 |
|  |  | Стеблевая гниль | Macrophomina phaseolina | Уменьшение | Ji, 1974 |
|  | Кукуруза | Северная пятнистость листьев | Exserohilum turcicum | Уменьшение | Ellett, 1973; Nelson, 1963; Thomas et al., 1966 |
|  |  | Стеблевая гниль | Fusarium moniliforme | Уменьшение | Liebhardt и Munson, 1976 |
|  |  | Стеблевая гниль | Gibberella zeae | Уменьшение | Abney и Foley, 1971; Ellett, 1973; Hooker, 1966; Huber и Nelson, 1974; Huber и Watson, 1974; Huber et al., 1977; Josephson, 1962; Koehler, 1960; Martens и Amy, 1967a,b; Schulte, 1975; Von Burkersroda, 1964 |
|  |  | Стеблевая гниль | Diplodia zeae | Уменьшение | Ellett, 1973; Hooker, 1966; Kruger, 1976; Nelson, 1963; Pappelis и Boone, 1966 |
|  |  | Стеблевая гниль | Fusarium culmorum | Уменьшение | Siebold, 1974 |
|  |  | Стеблевая гниль | Fusarium graminearum | Уменьшение | Li et al., 2010 |
|  | Мангольд (свекла) | Пятнистость листьев | Pleospora herbarum | Уменьшение | Hughes, 1945 |
|  | Дыня | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. melonis | Уменьшение | Stoddard, 1942, 1947 |
|  |  | Слизистая стеблевая гниль | Mycosphaerella melonis | Увеличение | Takada, 1980 |
|  | Просо | Ложная мучнистая роса | Sclerospora graminicola | Нет | Deshmukh et al., 1978 |
|  | Мускусная дыня | Ложная мучнистая роса | Pseudoperonospora cubensis | Увеличение | Bains и Jhooty, 1976 |
|  | Нарцисс | Базальная гниль | Fusarium oxysporum f. sp. narcissi | Уменьшение | McClellan и Stuart, 1947 |
|  | Лук | Пурпурная пятнистость | Alternaria porri | Увеличение | Awad et al., 1978 |
|  | Пальма | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. elaeidis | Уменьшение | Ollagnier и Renard, 1976 |
|  |  | Увядание | Fusarium bulbigenum | Увеличение | Heim, 1949 |
|  | Горох | Корневая гниль | Aphanomyces euteiches | Уменьшение | Geach, 1936; Papavizas и Davey, 1962 |
|  |  | Корневая гниль | Rhizoctonia solani, Fusarium oxysporum | Уменьшение | Srithungam и Sivasithamparam, 1991 |
|  |  | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. pisi | Уменьшение | Schroeder и Walker, 1942 |
|  | Арахис | Гниль бобов | Rhizoctonia solani | Увеличение | Hallock и Garren, 1968 |
|  |  | Пятнистость листьев | Mycosphaerella arachidis | Уменьшение | Dubey, 1999 |
|  | Сосна (Pinus sp.) | Опадание хвои | Неизвестно | Уменьшение | Bruning, 1965 |
|  |  | Гниль древесины | Fomitopsis annosa | Уменьшение | Ladeischikova et al., 1980 |
|  |  |  |  |  |  |
| Данные из Huber и Amy (1985) и дополнительные ссылки — © APS. | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
| (продолжение на следующей странице) | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |
| \*\*ТАБЛИЦА 5.2. Продолжение\*\* | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Сосна (P. elliottii и P. taeda) | Фузиформная ржавчина | Cronartium fusiforme | Увеличение | Rowan, 1977 |
|  | Сосна (P. radiata) | Корневая гниль | Phytophthora spp. | Увеличение | Ha Isa 11 and Forrester, 1977 |
|  | Сосна, белая (P. strobus) | Ржавчина | Peridermium spp. | Уменьшение | Hutchinson, 1935 |
|  | Ананас | Корневая гниль | Phytophthora annamonti | Уменьшение | Anderson, 1951 |
|  | Картофель | Рак | Rhizoctonia solani | Уменьшение | Janssen, 1930 |
|  |  |  |  | Увеличение | Gram, 1930 |
|  |  | Фитофтороз | Phytophthora infestans | Уменьшение | Alten and Orth, 1941; Struchtemeyer, 1966; Szczotka et al., 1973 |
|  |  |  |  | Нет | Keinath and Loria, 1989 |
|  |  | Гниль стебля | Fusarium spp. | Уменьшение | Brewer, 1962 |
|  | Слива | Рак | Cytospora leucostoma | Уменьшение | Bertrand et al., 1976 |
|  | Тыква | Гниль стебля | Sclerotinia sclerotiorum | Уменьшение | Abia and Smith, 1980; Luke et al., 1979 |
|  | Рисо | Пятнистость листьев | Cercospora oryzae | Уменьшение | von Uexküll, 1966 |
|  |  | Коричневая пятнистость листьев | Cochliobolus miyabeanus | Уменьшение | Ismunadji, 1976 |
|  |  | Поражение влагалища | Corticium sasakii | Уменьшение | von Uexküll, 1966; Ismunadji, 1976 |
|  |  | Коричневая пятнистость листьев | Неизвестно | Увеличение | von Uexküll, 1966 |
|  |  | Гниль стебля | Leptosphaeria salvinii | Уменьшение | Cralley, 1939; Cralley and Tharp, 1938, Nakata, 1934; Reyes, 1929; Sakurai, 1917 |
|  |  | Гниль стебля | Helminthosporium sigmoideum | Уменьшение | von Uexküll, 1966; Ismunadji, 1976 |
|  |  | Коричневое пятно | Ophiobolus miyabeanus | Уменьшение | von Uexküll, 1966 |
|  |  | Взрыв | Pyricularia oryzae | Увеличение | Soave et al., 1977 |
|  |  |  |  | Уменьшение | Noguchi and Sugawara, 1966; von Uexküll, 1966; Riofrio-Moscol and Abanto-Morales, 1975 |
|  |  | Болезнь склеротия 1 | Sclerotium oryzae | Уменьшение | von Uexküll, 1966 |
|  |  | Гниль стебля | Sclerotium oryzae | Уменьшение | Maschmann et al., 2010 |
|  | Роза | Мучнистая роса | Phyllactinia guttata | Уменьшение | Hazelwood, 1925 |
|  | Qj | Стеблевая головня | Urocystis occulta | Уменьшение | Tapke, 1948 |
|  | Львиный зев | Увядание | Verticillium dahliae | Уменьшение | Dutta and Isaac, 1979 |
|  | Соя | Гниль стручков | Diaporthe sojae | Уменьшение | Camper and Lutz, 1977; Crittenden and Svec, 1974; Jeffers et al., 1982 |
|  |  | Корневая гниль | Phytophthora megasperma | Увеличение | Pacumbaba et al., 1997 |
|  |  | Гниль стручков | Diaporthe sojae | Нет | Mascarenhas et al., 1976; Svec et al., 1976 |
|  |  | Пурпурное пятно на семенах | Cercospora kikuchii | Уменьшение | Camper and Lutz, 1977 |
|  | Тыква | Гниль ножки | Fusarium solani f. sp. cucurbitae | Уменьшение | Cries, 1946 |
|  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |
| (продолжение на следующей странице) | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |
| \*\*ТАБЛИЦА 5.2. Продолжение\*\* | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Сахарный тростник | Пятнистость глазков | Helminthosporium sacchari | Уменьшение | Lee and Martin, 1928 |
|  | Тимьян | Пятнистость листьев | Heterosporium phlei | Уменьшение | Laughlin, 1965; Pritchett and Hom, 1966 |
|  | Табак | Пятнистость листьев | Alternaria, Cercospora, Sclerotinia spp. | Уменьшение | Klein, 1957 |
|  | Томат | Пятнистость листьев | Неизвестно | Увеличение | McCue, 1913 |
|  |  | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici | Увеличение | Bergman, 1940 |
|  |  |  |  | Уменьшение | Ellett, 1973; Foster and Walker, 1947; McNew, 1953, Walker, 1946, 1969 |
|  |  |  | Alternaria solani | Нет эффекта | Blachinski et al., 1996 |
|  |  | Пятнистость листьев | Alternaria solani | Уменьшение | Kiraly, 1976 |
|  | Газон | Пятнистость фузариума | Fusarium nivale | Уменьшение | Goss and Gould, 1966 |
|  |  | Пятнистость офиоболуса | Ophiobolus graminis | Уменьшение | Goss and Gould, 1966, 1967 |
|  |  | Пятнистость листьев | Helminthosporium spp. | Уменьшение | Pritchett and Hom, 1966 |
|  | Черный орех | Антракноз | Gnomonia leptostyla | Увеличение | Neely, 1981 |
|  | Арбуз | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. niveum | Увеличение | Wei and Scheffer, 1951 |
|  | Пшеница | Пятнистость листьев | Septoria tritici | Уменьшение | Temiz, 1976 |
|  |  | Пятнистость колоса | Septoria nodorum | Уменьшение | Cunfer et al., 1980 |
|  |  | Корневая гниль | Fusarium spp. | Увеличение | Fehrmann and Duben, 1980 |
|  |  | Заражение стебля | Gaeumannomyces graminis | Увеличение | Stetter, 1971 |
|  |  |  |  | Уменьшение | Cooke, 1976; Halsey and Powelson, 1981a,b; Reis et al., 1980,1982; Taylor et al., 1983; Troldenier, 1982 |
|  |  | Стеблевая ржавчина | Puccinia graminis | Уменьшение | Agrawal et al., 1968; Hursh, 1924; McNew, 1953; Kiraly, 1976 |
|  |  | Листовая ржавчина | Puccinia recondita | Нет эффекта | Das and Sen, 1971 |
|  |  |  |  | Уменьшение | Acker and Konig, 1933; Doak, 1931; Gassner and Hassebrauk, 1933; Trunov, 1957 |
|  |  | Листовая ржавчина | Puccinia triticina | Уменьшение | Sweeney et al., 2000 |
|  |  | Полосатая ржавчина | Puccinia striiformis | Уменьшение | Kovanci and Colakoglu, 1976; McNew, 1953; Muller and Molz, 1917; Russell, 1978 |
|  |  | Головневая болезнь | Tilletia spp. | Уменьшение | Trunov, 1957 |
|  |  |  |  | Увеличение | Tapke, 1948 |
|  |  | Флаг-смут | Urocystis tritici | Увеличение | Millikan, 1939 |
|  |  | Мучнистая роса | Erysiphe graminis | Уменьшение | Cherewick, 1944, Glynne, 1959; Thomson and Ferguson, 1982; Van Poeteren, 1935 |
|  |  |  |  |  |  |
| \*\*ТАБЛИЦА 5.3. Влияние калия на вирусные заболевания\*\* | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Фасоль | Мозаика | Вирус табачной мозаики | Уменьшение | Panzer, 1957 |
|  | Ячмень | Желтая карликовость ячменя | Вирус желтой карликовости ячменя | Уменьшение | Jackson et al., 1962 |
|  | Кассава | Мозаика | Африканский вирус мозаики кассавы | Нет эффекта | Ogbe et al., 1993 |
|  | Овес | Желтая карликовость ячменя | Вирус желтой карликовости ячменя | Увеличение | Thomson and Ferguson, 1980 |
|  |  |  |  | Нет эффекта | Comeau and Barnett, 1979 |
|  | Горох | Листовая скрутка | Вирус листовой скрутки гороха | Увеличение | Thomson and Ferguson, 1976 |
|  | Картофель | Мозаика | Вирус мозаики картофеля | Уменьшение | Janssen, 1930 |
|  |  | Листовая скрутка | Вирус листовой скрутки картофеля | Уменьшение | Quelhas, 1979 |
|  |  |  |  | Увеличение | Gram, 1930 |
|  |  | Вирус Y | Вирус Y картофеля и N | Нет эффекта | Schepers, 1976 |
|  | Соя | Мозаика | Вирус мозаики сои | Увеличение | Pacumbaba et al., 1997 |
|  | Шпинат | Вирусное заболевание | Вирус огурца | Увеличение | Cheo et al., 1952 |
|  | Тыква | Вирусное заболевание | Вирус кольцевой пятнистости табака | Уменьшение | Thomas and McLean, 1967 |
|  | Табак | Мозаика | Вирус табачной мозаики | Уменьшение | Allington and Laird, 1954; Spencer, 1935a,b, 1937; Verma and Varma, 1961, Volk, 1931 |
|  |  | Желтая мозаика | Желтый вирус табачной мозаики | Уменьшение | Spencer, 1935b |
|  |  | Вирусное заболевание | Вирус табачной мозаики | Уменьшение | Allington and Laird, 1954 |
|  | Томат | Пятнистость созревания | Вирус табачной мозаики | Уменьшение | Jones and Alexander, 1962; Rich, 1958 |
|  |  |  |  |  |  |
| \*\*ТАБЛИЦА 5.4. Влияние калия на нематодные заболевания\*\* | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |
|  | Хозяева | Болезни | Патогены | Эффекты | Ссылки |
|  | Фасоль, лима | Галловая нематода | Meloidogyne incognita | Уменьшение | Oteifa, 1952,1953 |
|  | Свекла, сахарная | Свекловичная нематода | Heterodera schachtii | Уменьшение | Chester, 1947 |
|  | Хлопок | Ренформная нематода | Rotylenchulus reniformis | Уменьшение | Oteifa and Elgindi, 1976 |
|  |  | Галловая нематода | Meloidogyne incognita | Нет эффекта | Oteifa and Elgindi, 1976 |
|  | Тыквенные | Галловая нематода | Meloidogyne incognita | Увеличение | Ismail, 1980, Mountain, 1965 |
|  | Рисо | Белая верхушка | Aphelenchoides oryzae | Увеличение | von Uexkuell, 1966 |
|  | Соя | Галловая нематода | Meloidogyne incognita | Увеличение | Ismail and Saxena, 1977 |
|  |  | Соевая цистовая нематода | Heterodera glycines | Увеличение | Luedders et al., 1979 |
|  |  |  |  | Уменьшение | Gao et al., 2018 |
|  | Томат | Ренформная нематода | Rotylenchulus reniformis | Увеличение | Rodriquez-Fuentes and Perdomo |
|  |  | Галловая нематода | Meloidogyne incognita | Увеличение | Ismail and Saxena, 1979 |
|  |  |  |  |  |  |
| (продолжение на следующей странице) | | | | | |

\*\*ТАБЛИЦА 5.5. Количество исследований, сообщающих о влиянии калия на различные типы заболеваний\*\*

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Заболевания | Уменьшение | Увеличение | Нет эффекта | Всего |
| Грибковые | 100 | 33 | 9 | 142 |
| Бактериальные | 21 | 5 | - | 26 |
| Вирусные | 9 | 5 | 3 | 17 |
| Нематодные | 4 | 6 | 1 | 11 |

\*\*Примечание:\*\* Данные предоставлены A. Amtmann и A. Srivastava — © APS.

\*\*b\*\* Данные недоступны.



### Влияние калия на устойчивость растений к болезням

Снижение урожайности сортов было в основном связано с уменьшением заболеваемости рисовым грибком. В устойчивом к грибку сорте (CNA 418) значительная положительная корреляция между урожайностью и применяемым калием могла быть связана с дальнейшим повышением устойчивости растений к грибку, но также и с другими полезными для урожайности эффектами повышенного поглощения калия.

### Дефицит калия

Во многих случаях польза от калийного удобрения на устойчивость хозяина к болезням наблюдается только при низком уровне этого элемента в почве и/или в тканях растений. Например, эффект калия в снижении тяжести сосудистого увядания (Verticillium spp.) в кормовых культурах, фруктах, декоративных и овощных растениях очевиден только при его дефиците в почве. Калийное удобрение было полезным в почвах с дефицитом калия в Миссисипи, но не снижало увядание вертициллёза (Verticillium dahliae) в хлопке на почвах с естественно высоким содержанием калия (Presley и Dick, 1951). Даже на дефицитных почвах эффективность калия для снижения увядания зависит от базового уровня устойчивости хозяина и плотности микросклероций в почве. Увядание вертициллёза и болезни, вызванные другими корневыми патогенами, могут также усугубить дефицит калия в хлопке, снижая его уровень в тканях (Bell, 1989). Несколько отчетов показывают, что дефицит калия предрасполагает хлопок к инфекции Fusarium oxysporum f. sp. vasinfectum. Применение калия, как до, так и после посадки, было равно эффективным в снижении увядания в почвах с дефицитом калия, особенно при низких популяциях нематод (Bell, 1989).

Потери урожая, связанные с болезнями, в растениях с дефицитом калия часто можно предотвратить, применяя калий (Huber и Amy, 1985). Эта связь калия и болезни не определяется в первую очередь потребностью патогена в калии, а скорее эффектом дефицита калия на ткани растений. Последнее включает прямые эффекты дефицита калия на механизмы защиты хозяина и косвенные эффекты через повышенные концентрации других питательных веществ (например, азота) и углеводов, необходимых патогену. Чтобы понять связь между дефицитом калия и развитием болезни, важно отслеживать, как дефицит калия изменяет физиологические и метаболические процессы в растении, и оценивать, как каждое из этих изменений может повлиять на определенный патоген.

### Азот (N) и калий

Соотношение между калием и азотом в тканях растений сильно влияет на рост растений. Во многих отношениях калий воздействует на растения противоположно нитрату, что приводит к сложному взаимодействию между двумя питательными веществами и урожайностью. Соотношение N/K хорошо известно в полевых условиях (Koch и Mengel, 1972; Mengel et al., 1976; Gething, 1993), но менее хорошо изучено на физиологическом и биохимическом уровнях растений. Относительная важность каждого питательного вещества изменяется в течение сезона, при этом калий более важен для начального роста растений, а азот — для наполнения зерна и урожайности. Тесная связь между азотом и калием также очевидна в развитии болезней. Несколько болезней становятся более важными с увеличением азота, и эффект калия на развитие болезни зависит от скорости подачи азота и его концентрации в тканях растений.

Бурая пятнистость риса (Bipolaris oryzae) обычно связана с дисбалансом калия и азота, и добавки калия снижают интенсивность болезни (Baba et al., 1951). Полевой эксперимент на Оксисоле в Бразилии показал, что при постоянном фоне калия интенсивность болезни была высокой при низком соотношении N:K (0:30), но снижалась при высоком соотношении N:K 45:30 (Faria и Prabhu, 1983). Стеблевые гнили (Diplodia maydis, Fusarium verticillioides, Colletotrichum graminicola и Pythium sp.) в кукурузе — другие классические примеры болезней, снижаемых калием, но увеличивающихся в интенсивности при высоком соотношении N:K (Warren et al., 1975).

Соотношение N:K в листьях также является критическим фактором, влияющим на листовой грибок риса. Здесь тяжесть грибка низкая при высоком соотношении K:N в тканях листьев и высокая при высоком соотношении N:K (Ou, 1985). Эффект соотношения K:N на тяжесть грибка также зависит от абсолютного количества подачи азота. Когда концентрация азота низкая, добавление калия снижает тяжесть грибка в рисе, но когда уровень азота высокий, добавление калия еще больше увеличивает его тяжесть (Kozaka, 1965). Связь между калием, азотом и колосовым грибком в восприимчивом сорте риса для сухих земель была изучена в полевом эксперименте на Темно-красной Латосоле (Оксисоле) (Prabhu et al., 1999). Удобрение K2O без дополнительного азота снижало колосовый грибок в значительной, линейной, отрицательной корреляции (Рис. 5.4) (Prabhu et al., 2007). Когда 30 кг/га азота применялось вместе с различными концентрациями калия, связь между колосовым грибком и калием становилась колоколообразной. Тяжесть болезни увеличивалась по мере увеличения подачи калия от 0 до 60 кг/га и снижалась при подаче калия выше 60 кг/га. Когда азот применялся в количестве 60 кг/га, удобрение калием больше не влияло на колосовый грибок. Soave et al. (1977) сообщили, что как азот, так и калий увеличивали процент листьев с грибковыми поражениями. Таким образом, удобрение калием может увеличить, уменьшить или не оказывать никакого эффекта на рисовый грибок в зависимости от подачи азота и состояния азота в растении. Если критическим фактором, влияющим на развитие грибка, является соотношение K:N, различия в сообщаемых эффектах удобрения калием на заболеваемость грибком могут быть связаны с изменением относительных количеств азота (Ou, 1985).

Растения более восприимчивы к болезням на определенной стадии роста, и потеря урожая сильно зависит от стадии, на которой растения инфицированы. Рис более восприимчив к грибку в листьях и колосах на вегетативной и молочной стадиях роста соответственно (Prabhu и ND1).

### Таблица

|  |  |
| --- | --- |
| Соотношение N:K | Интенсивность болезни |
| 0:30 | Высокая |
| 45:30 | Низкая |

|  |  |
| --- | --- |
| Концентрация азота | Эффект добавления калия |
| Низкая | Снижение тяжести грибка |
| Высокая | Увеличение тяжести грибка |

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Подача азота (кг/га) | Подача калия (кг/га) | Эффект на колосовый грибок |
| 0 | 0-60 | Линейное снижение |
| 30 | 0-60 | Колоколообразная зависимость |
| 60 | 0-60 | Нет эффекта |

### Часть II. Макроэлементы

#### Влияние калия на устойчивость растений к болезням

Комбинация калия и цинка (Zn) снижала заболеваемость аскохитозным увяданием (Ascochyta rabiei) в нуте, независимо от уровня фосфора (Gaur и Singh, 2001).

Комбинация кремния (Si) и калия снижала заболеваемость рисовым грибком (Datnoff et al., 1991, 1992; Winslow, 1992; Seebold et al., 1995; Prabhu et al., 2001). Дефицит калия снижал накопление кремния в эпидермальных клетках и увеличивал восприимчивость риса к грибку (Noguchi и Sugawara, 1966). Предрасположенность горного риса к грибку при низких условиях влажности могла быть связана с уменьшенным поглощением калия и кремния рисовыми растениями (Baba et al., 1951). Интеграция применения кремния и калия важна для управления болезнями и устойчивого урожая горного риса (Savant et al., 1997).

В сое, корневая гниль (Phytophthora sojae) и мозаика (вирус мозаики сои) увеличивались с применением KCl (0-0-60) в Decatur silt clay loam в северной Алабаме; однако растения, удобренные полным удобрением (20-20-20), имели наименьшую заболеваемость этими болезнями и наивысшую урожайность (Pacumbaba et al., 1997). Подобные результаты были получены для сухой корневой гнили арахиса и пятнистости листьев маша. Применение фосфора (10 кг/га) и калия (25 кг/га) по отдельности не было эффективным в снижении заболеваемости, но комбинация азота, фосфора и калия эффективно контролировала эти болезни и увеличивала урожайность (Naidu и Reddy, 1996). Пятнистость листьев (Mycosphaerella spp.) в маше снижалась с увеличением доз калия (от 0 до 40 кг/га). Применение азота увеличивало тяжесть пятнистости листьев, а фосфор не оказывал влияния на развитие болезни, но комбинация азота, фосфора и калия (20, 40 и 40 кг/га) приводила к наименьшей тяжести болезни и наивысшей урожайности (Misra и Bhattacharyya, 1999).

#### Калий в тканях растений

Устойчивость растений к болезням часто связана с более высоким содержанием калия в их тканях. Содержание и поглощение калия были выше в устойчивом к увяданию сорте льна, чем в восприимчивом (Dastur и Bhatt, 1964). Колосовый грибок был связан с концентрацией питательных веществ в тканях колоса (Filippi и Prabhu, 1998); калий и кальций в тканях колоса были отрицательно коррелированы с тяжестью колосового грибка, тогда как азот, фосфор и магний были положительно коррелированы с ним. Эффект калия был ограничен диапазоном дефицита, и дальнейшее увеличение устойчивости не достигалось при подаче калия в количествах, превышающих его оптимальный уровень. В диапазоне дефицита увеличение калия приводило к неспецифическому снижению кальция и магния (Marschner, 1986), что могло объяснить меньшую тяжесть грибка в колосах. Связь между тканевым калием и тяжестью болезни была отрицательной и линейной. Генетические различия в содержании калия в тканях колоса были очевидны. Снижение заболеваемости колосовым грибком в улучшенном сорте риса было связано с более высоким содержанием калия в тканях. Анализ макро- и микроэлементов в листьях нута показал, что содержание калия и фосфора было выше в генотипах, устойчивых к A. rabiei, тогда как содержание азота было выше в восприимчивых генотипах (Khirbat и Jalali, 1999). Различий в микроэлементах в устойчивых и восприимчивых генотипах не наблюдалось. Заболеваемость мягкой гнилью (Erwinia carotovora subsp. carotovora и E. carotovora subsp. atroseptica) в картофеле была минимальной при нормальных дозах фосфора и калия, применяемых к растениям без азота. Удвоение доз фосфора и калия с нормальной дозой азота приводило к большему накоплению бактерицидных ортодигидроксифенолов в картофельной кожуре, чем при нормальных дозах всех трех питательных веществ (Kaushik и Parashar, 1990).

Белок K-канала OsAKT1, который опосредует поглощение калия в корнях, был необходим для устойчивости риса к грибку (Shi et al., 2018). Кроме того, эффекторный белок, выделяемый A. oryzae в листьях риса, взаимодействовал с OsAKT1 и ингибировал K-токи через канал с помощью эффекторного белка (Shi et al., 2018). Эти находки открывают интригующую возможность того, что патогены могут напрямую атаковать и отключать механизм поглощения калия растениями, что могло бы объяснить более низкие уровни калия в тканях восприимчивых сортов.

### Механизмы, лежащие в основе связи калия и болезней

#### Восприятие патогена и сигнализация

После восприятия патогена растения инициируют активацию защитных реакций, чтобы избежать инфекции. Первый шаг к успешной защите хозяина — это восприятие атаки, которое может быть специфичным или неспецифичным для патогена. В так называемом "ген-за-ген" взаимодействии белки, кодируемые R-генами в растении-хозяине, распознают соответствующие авирулентные (Avr) белки патогена. Кроме того, олигосахариды, белки и гликопротеины могут функционировать как более или менее специфические индукторы защитных реакций хозяина. Уровень достигнутой устойчивости зависит от способности растения распознать патоген, а также от скорости и силы инициированной реакции. Первоначальное взаимодействие обычно приводит к серии ранних сигнальных событий, которые приводят к активации эффекторов, ограничивающих колонизацию тканей патогеном. Первоначальная сигнальная каскада трансдукции обычно включает изменения мембранного потенциала и ионных потоков через клеточные мембраны, за которыми следует увеличение вторичных мессенджеров, таких как цитоплазматический кальций. Быстрое увеличение реактивных форм кислорода (ROS), называемое оксидативным всплеском, является другим ранним событием в сигнальных путях (Yang et al., 1997). Последующие транскрипционные и/или посттрансляционные события приводят к активации транскрипционных факторов, которые, в свою очередь, индуцируют гены защиты растений, биосинтез гормонов (например, салициловой кислоты и ясмоновой кислоты, опосредованной системной устойчивостью) и, в конечном итоге, снижают развитие болезни (Yang et al., 1997).

Многие из ранних сигнальных событий зависят от апопластической концентрации калия в местах инфекции патогена. Цитоплазматическая Ca-сигнализация, важное раннее событие во многих стрессовых реакциях растений, включая биотический стресс (Klusener et al., 2002; Knight, 2000; Lecourieux et al., 2002), изменяет мембранный потенциал, открывая напряжение-зависимые Ca-каналы, что приводит к притоку Ca в клетки (Moeder et al., 2019). В электрофизиологических экспериментах с растительными клетками внешние концентрации калия могут быть использованы для "закрепления" мембранного потенциала и изменения цитоплазматических Ca-сигналов (Allen et al., 2001). Таким образом, вероятно, что уровень концентрации калия в тканях растений повлияет на Ca-сигнализацию, но точный эффект на сигнальные сети в растительных клетках необходимо протестировать in vivo в физиологически релевантных условиях.

Плазматическая мембранная H+-АТФаза активируется грибными токсинами, такими как NIP1, производимыми Rhynchosporium secalis в ячмене или фузикокцином, производимыми Fusicoccum amygdali в персике и миндале (Elmore и Coaker, 2011). Увеличенная протонная помпа должна привести к гиперполяризации мембраны. Однако, если проводимость K+ мембраны велика, мембранный потенциал в основном определяется K-потенциалом равновесия, и изменения в активности H+-помпы будут иметь относительно небольшое влияние на мембранный потенциал. Таким образом, высокая концентрация калия в тканях должна "смягчить" первоначальную патоген-индуцированную гиперполяризацию мембраны, но снова эффект на сигнализацию защиты хозяина необходимо протестировать in vivo. Чистый K+-поток через мембрану, как сообщалось, увеличивался в ответ на различные элиситоры вместе с потоками других ионов (Atkinson et al., 1990; Kuchitsu и Shibuya, 1993). В суспензионных клетках петрушки транзиторный приток Ca2+ и H+ и выход K+ и Cl- инициировались в течение двух-пяти минут после добавления грибного олигопептидного элиситора (Mittler et al., 1995). Shi et al. (2018) показали, что плазматический мембранный K+-канал корня риса OsAKT1 необходим не только для питания калием, но и для устойчивости растений к грибку. Интересно, что эффекторный белок AvrPiz-t от M. oryzae взаимодействует с OsAKT1 и подавляет OsAKT1-опосредованные K-токи, возможно, вытесняя взаимодействие с киназой OsCIPK23. Авторы предположили, что патоген нацелен на канал для подавления врожденного иммунитета растений, но остается ли эффект основан на специфическом вмешательстве в сигнализацию защиты хозяина или более общем низком питательном статусе калия в растении, остается выяснить.

Несколько типичных ранних реакций хозяина на патогены также происходят в ответ на дефицит калия. Это включает гиперполяризацию мембраны и увеличение цитоплазматического кальция, а также производство ROS (Shin и Schachtman, 2004). Таким образом, возможно, что дефицит калия наряду с другими стрессами может подготовить растения к инфекции патогенов, индуцируя подобные сигнальные каскады. Действительно, транскриптомное исследование в Arabidopsis thaliana показало, что большое количество генов, которые были повышены в K-дефицитных растениях (выращенных в стерильных условиях), были аннотированы как патоген-связанные или хозяин-защитные гены (Armengaud et al., 2004).

### Механические барьеры

Многие анатомические свойства растений, важные для устойчивости к болезням, зависят от питания калием. Усиленное кремнеземное укрепление клеточных стенок с помощью калия — одно из возможных объяснений увеличенной устойчивости хозяина к болезням. Дефицит калия снижает накопление кремния в эпидермальных клетках и увеличивает восприимчивость риса к листовому грибку (Noguchi и Sugawara, 1966). Калий в комбинации с фосфором индуцирует развитие более толстых кутикул и клеточных стенок, которые создают механические барьеры против инфекции патогенов. Колонизация тканей пшеничных листьев Puccinia graminis затрудняется склеренхимной тканью и укреплением склеренхимной ткани дополнительным поступлением калия, что может быть компенсировано при увеличении восприимчивости растений из-за высокой подачи азота (Huber, 1980). Исследование на кукурузе изучало роль зависимых от калия структурных изменений в устойчивости стебля к гнили (Li et al., 2010). Дефицит калия привел к аномальной структуре стеблевой сердцевины из-за поврежденных клеточных стенок, что привело к потере связей между сосудистыми клетками. Применение калия обратило это повреждение и вызвало утолщение корневых клеточных стенок, что предотвратило инвазию Fusarium verticillioides.

Некоторые патогены, такие как бактерии, проникают в растение через устьица. Восприятие патогенных элиситоров или патоген-ассоциированных молекулярных паттернов растением индуцирует полное закрытие устьичного пора. Движение устьиц критически зависит от K+-токов, и растения с дефицитом калия дефектны в регуляции устьиц (Blatt, 1988; Brag, 1972). Это означает, что эта первая линия защиты хозяина против бактериальных патогенов, вероятно, будет нарушена в растениях с дефицитом калия. Быстро эволюционирующие патогены "обходят" механизмы защиты растений. В A. thaliana устьица быстро закрываются в ответ на инфекцию Pseudomonas syringae DC3000, но бактерия способна снова открыть их (Melotte et al., 2006). Недавние данные свидетельствуют о том, что факторы авирулентности могут непосредственно ингибировать K+-каналы (Shi et al., 2018).

### Развитие патогенов

Корневые экссудаты и листовые выщелачивания могут влиять на развитие болезни, стимулируя или ингибируя прорастание спор, производимых патогенами, и их дальнейшее проникновение (Huber, 1980). Капли росы на рисовых растениях, получающих большие количества калия, стимулировали прорастание конидий P. oryzae и образование аппрессориев (Kawamura и Ono, 1948). Высокие уровни калия в выщелачиваниях из восприимчивого можжевельника вместе с ненасыщенной карбоновой кислотой стимулировали прорастание конидий Phomopsis piniperovora и усиливали его агрессивность на красном кедре (Pero и Howard, 1970).

Используя ионную хроматографию и индуктивно-связанную аргон-плазменную атомно-эмиссионную спектроскопию, Inoue et al. (1994) идентифицировали фосфат калия как основной компонент частично очищенного экстракта из проростков ячменя, называемого папилло-регулирующим экстрактом, который индуцировал устойчивость к проникновению Blumeria graminis f. sp. hordei.

Агрессивность и размножение некоторых нематод зависит от калия. Популяции Tylenchorhynchus sp. и Helicotylenchus sp. на корнях вишневых деревьев увеличивались, тогда как популяции Xiphinema americanum, Meloidogyne javanica и Pratylenchus penetrans уменьшались (Huber и Amy, 1985). Gao et al. (2018) исследовали связь между удобрением калием и развитием соевой цистовой нематоды (Heterodera glycines) в сое. Авторы снабжали растения увеличивающимися уровнями калия, собирали корневые экссудаты и анализировали фенольные соединения. Корневые экссудаты от растений, подвергнутых наивысшему K-лечению (3 мМ), резко увеличили смертность H. glycines. Дополнительные эксперименты показали, что активным соединением в экссудатах была коричная кислота. Регуляторные пути, лежащие в основе этого наблюдения, остаются невыясненными, но высокое K-лечение индуцировало экспрессию ферментов биосинтеза фенолов, таких как фенилаланин-аммония-лиаза и полифенолоксидаза.

Лучшее развитие патогенов на растениях с дефицитом калия часто объясняется более высокими концентрациями низкомолекулярных органических соединений, таких как растворимые сахара, органические кислоты, аминокислоты и нитраты (Marschner, 1995). Наиболее последовательным наблюдением в растениях с дефицитом калия является накопление растворимых сахаров в листьях бобов, хлопка, сои и пшеницы (Cakmak et al., 1994a,b; Bednarz и Oosterhuis, 1999; Pettigrew, 1999; Huber, 1984; Ward, 1960), хотя снижение уровня сахаров также наблюдалось в капусте (Freeman и Mossadeghi, 1970). Положительная связь между подачей калия и уровнями белков была зарегистрирована для ячменя, огурца, риса и табака (Koch и Mengel, 1974; Mengel et al., 1976, Helal Mengel, 1979; Ruiz и Romero, 2002), тогда как данные об аминокислотах более изменчивы. Исследование на картофельных растениях, снабжаемых азотом и фосфором, но не калием, показало, что изменения в соотношении N:K изменяли относительные количества азота в белках и небелковых соединениях, а также в аминогруппах последних (Huber, 1980). Было предложено, что эти изменения объясняют эффект различных соотношений N:K на восприимчивость картофельных клубней к Phytophthora infestans (Huber, 1980). На механистическом уровне зависимость уровней первичных метаболитов в растительных тканях от калия, вероятно, связана с ролью калия в транспорте растворимых веществ и первичном метаболизме.

### Транспорт растворимых веществ

Накопление растворимых сахаров в листьях растений с дефицитом калия могло быть следствием нарушенного экспорта сахаров из листьев. Транслокация фотосинтатов из листьев в корни и другие поглощающие органы в основном опосредуется флоэмой. Калий необходим для загрузки и транслокации ассимилятов в флоэме (Marschner и White, 2012). Поток растворимых веществ, обусловленный массовым потоком в ситовидных трубках флоэмы, зависит от высокого осмотического потенциала в ситовидных трубках, который генерируется накоплением калия. Наличие калия в флоэме также является предпосылкой для обеспечения загрузки флоэмы, когда и где это необходимо. Процесс загрузки зависит от сотрудничества K+-каналов (в частности, локализованных в флоэме AKT2), H+-АТФаз и H+/сахарных котранспортных систем (Gajdanowicz et al., 2011).

Подача калия также способствует поглощению и транслокации нитратов (Blevins et al., 1978). Тесное взаимодействие между калием и нитратом на уровне транспорта иллюстрируется транспортером A. thaliana NRT1.5, который находится в клетках, окружающих ксилему корня. На основе его гомологии с известными нитратными транспортерами сначала предполагалось, что он транспортирует нитраты, и мутантные растения действительно дефектны в транспорте нитратов от корня к побегу (Lin et al., 2008). Однако последующие исследования показали, что NRT1.5 является K-транспортером, необходимым для загрузки калия в ксилему (Li et al., 2017). Эта основная функция обеспечивает долгосрочный транспорт не только калия, но и нитратов. Взаимозависимость взаимна, потому что долгосрочный транспорт калия, опосредованный NRT1.5, а также K-канал SKOR зависит от нитрата (Drechsler et al., 2015).

Исследование, использующее A. thaliana, включало метаболический анализ корней (Armengaud et al., 2009). Авторы обнаружили, что сахара накапливались значительно раньше в корнях, чем в побегах, что указывает на то, что накопление сахаров в листьях является следствием нарушенного использования в корнях. Это исследование также обнаружило снижение концентраций нитратов в корнях, которое было еще сильнее, чем снижение в побегах, что свидетельствует против нарушенного корневого-побегового ксилемного транспорта, который должен был бы, по крайней мере временно, увеличить концентрации нитратов в корнях. Вместо этого детальный анализ метаболических изменений указывал на то, что содержание сахаров и белков в растениях с дефицитом калия могло снижаться из-за блокировки гликолиза и ассимиляции азота в корнях (Armengaud et al., 2009).

### Калий и болезни растений

Многие анатомические свойства растений, важные для устойчивости к болезням, зависят от питания калием. Усиленное кремнеземное укрепление клеточных стенок с помощью калия — одно из возможных объяснений увеличенной устойчивости хозяина к болезням. Дефицит калия снижает накопление кремния в эпидермальных клетках и увеличивает восприимчивость риса к листовому грибку (Noguchi и Sugawara, 1966). Калий в комбинации с фосфором индуцирует развитие более толстых кутикул и клеточных стенок, которые создают механические барьеры против инфекции патогенов. Колонизация тканей пшеничных листьев Puccinia graminis затрудняется склеренхимной тканью и укреплением склеренхимной ткани дополнительным поступлением калия, что может быть компенсировано при увеличении восприимчивости растений из-за высокой подачи азота (Huber, 1980). Исследование на кукурузе изучало роль зависимых от калия структурных изменений в устойчивости стебля к гнили (Li et al., 2010). Дефицит калия привел к аномальной структуре стеблевой сердцевины из-за поврежденных клеточных стенок, что привело к потере связей между сосудистыми клетками. Применение калия обратило это повреждение и вызвало утолщение корневых клеточных стенок, что предотвратило инвазию Fusarium verticillioides.

Некоторые патогены, такие как бактерии, проникают в растение через устьица. Восприятие патогенных элиситоров или патоген-ассоциированных молекулярных паттернов растением индуцирует полное закрытие устьичного пора. Движение устьиц критически зависит от K+-токов, и растения с дефицитом калия дефектны в регуляции устьиц (Blatt, 1988; Brag, 1972). Это означает, что эта первая линия защиты хозяина против бактериальных патогенов, вероятно, будет нарушена в растениях с дефицитом калия. Быстро эволюционирующие патогены "обходят" механизмы защиты растений. В A. thaliana устьица быстро закрываются в ответ на инфекцию Pseudomonas syringae DC3000, но бактерия способна снова открыть их (Melotte et al., 2006). Недавние данные свидетельствуют о том, что факторы авирулентности могут непосредственно ингибировать K+-каналы (Shi et al., 2018).

### Развитие патогенов

Корневые экссудаты и листовые выщелачивания могут влиять на развитие болезни, стимулируя или ингибируя прорастание спор, производимых патогенами, и их дальнейшее проникновение (Huber, 1980). Капли росы на рисовых растениях, получающих большие количества калия, стимулировали прорастание конидий P. oryzae и образование аппрессориев (Kawamura и Ono, 1948). Высокие уровни калия в выщелачиваниях из восприимчивого можжевельника вместе с ненасыщенной карбоновой кислотой стимулировали прорастание конидий Phomopsis piniperovora и усиливали его агрессивность на красном кедре (Pero и Howard, 1970).

Используя ионную хроматографию и индуктивно-связанную аргон-плазменную атомно-эмиссионную спектроскопию, Inoue et al. (1994) идентифицировали фосфат калия как основной компонент частично очищенного экстракта из проростков ячменя, называемого папилло-регулирующим экстрактом, который индуцировал устойчивость к проникновению Blumeria graminis f. sp. hordei.

Агрессивность и размножение некоторых нематод зависит от калия. Популяции Tylenchorhynchus sp. и Helicotylenchus sp. на корнях вишневых деревьев увеличивались, тогда как популяции Xiphinema americanum, Meloidogyne javanica и Pratylenchus penetrans уменьшались (Huber и Amy, 1985). Gao et al. (2018) исследовали связь между удобрением калием и развитием соевой цистовой нематоды (Heterodera glycines) в сое. Авторы снабжали растения увеличивающимися уровнями калия, собирали корневые экссудаты и анализировали фенольные соединения. Корневые экссудаты от растений, подвергнутых наивысшему K-лечению (3 мМ), резко увеличили смертность H. glycines. Дополнительные эксперименты показали, что активным соединением в экссудатах была коричная кислота. Регуляторные пути, лежащие в основе этого наблюдения, остаются невыясненными, но высокое K-лечение индуцировало экспрессию ферментов биосинтеза фенолов, таких как фенилаланин-аммония-лиаза и полифенолоксидаза.

Лучшее развитие патогенов на растениях с дефицитом калия часто объясняется более высокими концентрациями низкомолекулярных органических соединений, таких как растворимые сахара, органические кислоты, аминокислоты и нитраты (Marschner, 1995). Наиболее последовательным наблюдением в растениях с дефицитом калия является накопление растворимых сахаров в листьях бобов, хлопка, сои и пшеницы (Cakmak et al., 1994a,b; Bednarz и Oosterhuis, 1999; Pettigrew, 1999; Huber, 1984; Ward, 1960), хотя снижение уровня сахаров также наблюдалось в капусте (Freeman и Mossadeghi, 1970). Положительная связь между подачей калия и уровнями белков была зарегистрирована для ячменя, огурца, риса и табака (Koch и Mengel, 1974; Mengel et al., 1976, Helal Mengel, 1979; Ruiz и Romero, 2002), тогда как данные об аминокислотах более изменчивы. Исследование на картофельных растениях, снабжаемых азотом и фосфором, но не калием, показало, что изменения в соотношении N:K изменяли относительные количества азота в белках и небелковых соединениях, а также в аминогруппах последних (Huber, 1980). Было предложено, что эти изменения объясняют эффект различных соотношений N:K на восприимчивость картофельных клубней к Phytophthora infestans (Huber, 1980). На механистическом уровне зависимость уровней первичных метаболитов в растительных тканях от калия, вероятно, связана с ролью калия в транспорте растворимых веществ и первичном метаболизме.

### Транспорт растворимых веществ

Накопление растворимых сахаров в листьях растений с дефицитом калия могло быть следствием нарушенного экспорта сахаров из листьев. Транслокация фотосинтатов из листьев в корни и другие поглощающие органы в основном опосредуется флоэмой. Калий необходим для загрузки и транслокации ассимилятов в флоэме (Marschner и White, 2012). Поток растворимых веществ, обусловленный массовым потоком в ситовидных трубках флоэмы, зависит от высокого осмотического потенциала в ситовидных трубках, который генерируется накоплением калия. Наличие калия в флоэме также является предпосылкой для обеспечения загрузки флоэмы, когда и где это необходимо. Процесс загрузки зависит от сотрудничества K+-каналов (в частности, локализованных в флоэме AKT2), H+-АТФаз и H+/сахарных котранспортных систем (Gajdanowicz et al., 2011).

Подача калия также способствует поглощению и транслокации нитратов (Blevins et al., 1978). Тесное взаимодействие между калием и нитратом на уровне транспорта иллюстрируется транспортером A. thaliana NRT1.5, который находится в клетках, окружающих ксилему корня. На основе его гомологии с известными нитратными транспортерами сначала предполагалось, что он транспортирует нитраты, и мутантные растения действительно дефектны в транспорте нитратов от корня к побегу (Lin et al., 2008). Однако последующие исследования показали, что NRT1.5 является K-транспортером, необходимым для загрузки калия в ксилему (Li et al., 2017). Эта основная функция обеспечивает долгосрочный транспорт не только калия, но и нитратов. Взаимозависимость взаимна, потому что долгосрочный транспорт калия, опосредованный NRT1.5, а также K-канал SKOR зависит от нитрата (Drechsler et al., 2015).

Исследование, использующее A. thaliana, включало метаболический анализ корней (Armengaud et al., 2009). Авторы обнаружили, что сахара накапливались значительно раньше в корнях, чем в побегах, что указывает на то, что накопление сахаров в листьях является следствием нарушенного использования в корнях. Это исследование также обнаружило снижение концентраций нитратов в корнях, которое было еще сильнее, чем снижение в побегах, что свидетельствует против нарушенного корневого-побегового ксилемного транспорта, который должен был бы, по крайней мере временно, увеличить концентрации нитратов в корнях. Вместо этого детальный анализ метаболических изменений указывал на то, что содержание сахаров и белков в растениях с дефицитом калия могло снижаться из-за блокировки гликолиза и ассимиляции азота в корнях (Armengaud et al., 2009).

\*\*Метаболизм\*\*

Многие ферменты требуют K в качестве кофактора (Wyn Jones и Pollard, 1983). Исследования в 1960-х и 1970-х годах предполагали связи между отдельными K-зависимыми ферментами (например, пируваткиназой, крахмальной синтазой, нитратредуктазой и RuBisCO) и специфическими метаболическими изменениями при дефиците K (Sorger et al., 1965; Evans и Sorger, 1966; Nitsos и Evans, 1966; Peoples и Koch, 1979). Однако прямая связь между изменениями метаболитов и активностью ферментов в растениях с дефицитом K не была доказана. Из-за избирательной перераспредели K между компартментами и тканями растения, подвергающиеся колебаниям поступления K, способны поддерживать стабильные цитоплазматические концентрации K на уровне около 100 мМ в метаболически активных клетках (Walker et al., 1996). В условиях in vitro значения Km активации ферментов K на несколько порядков ниже этой концентрации, что говорит против прямого влияния дефицита K на метаболические реакции через функцию кофактора K. Однако возможно, что in vivo Km выше из-за аллостерической регуляции другими соединениями, и что цитоплазматические концентрации K в конечном итоге снижаются при длительном дефиците. Armengaud et al. (2009) провели всесторонний анализ метаболических изменений в корнях и побегах A. thaliana при дефиците K и повторном поступлении K, комбинируя измерения транскрипционных изменений, уровней метаболитов, ионных концентраций и активности ферментов. В соответствии с предыдущими исследованиями на культурах, авторы измерили значительное увеличение концентраций растворимых сахаров (например, сахарозы, фруктозы и глюкозы) в растениях с дефицитом K, а также небольшое чистое увеличение общего содержания белка и общего уровня аминокислот. Несколько основных или нейтральных аминокислот накапливались при дефиците K, тогда как кислые аминокислоты (например, глутамат и аспартат) уменьшались. Помимо этих изменений, которые происходили как в корнях, так и в побегах, авторы зафиксировали значительное снижение пирувата и органических кислот в корнях. Измерение транскрипционных изменений и активности ферментов предоставило дополнительные сведения о механистической основе наблюдаемых изменений метаболитов (Armengaud et al., 2009). Результаты предполагают, что растения активно перепрограммируют метаболизм через транскрипционную и посттрансляционную регуляцию ферментов для: (1) поддержания потока углерода в аминокислоты и белки, (2) уменьшения отрицательного метаболического заряда и (3) увеличения соотношения азот-углерод в аминокислотах. Блок гликолиза в корнях выявился как основной драйвер этих адаптаций, и экспериментальные данные указывали на зависимость кофактора K пируваткиназы как на основную причину этого блока. Эта модель для A. thaliana только частично соответствует данным инкорпорации 14C, полученным на культурах, которые предоставили доказательства уменьшенного потока углерода в N-ассимиляты. Yamashita и Fujiwara (1967) сообщили о повышенных скоростях инкорпорации 14C в сахара и органические кислоты, но значительно сниженной инкорпорации 14C в аминокислоты в рисовых сеянцах с дефицитом K. Yamada et al. (2002) обнаружили, что дефицит K снижал поток углерода в цикл лимонной кислоты и аминокислоты и ограничивал распределение углерода от серина в другие аминокислоты в подсолнечнике, тогда как рис и соя были менее затронуты. Важно также отметить, что отдельные аминокислоты показывают разные реакции на K. Например, в рисовых сеянцах дефицит K вызывает увеличение глутамина, но уменьшение глутамата и аспартата (Yamashita и Fujiwara, 1967). Учитывая, что многие из генов, кодирующих ферменты и транспортеры в растениях, были идентифицированы, генетические исследования должны быть проведены для определения их конкретной роли в отношениях K-болезнь. В будущем локализованная переэкспрессия ферментов и транспортеров для перенаправления потока метаболитов может предоставить средство для влияния на развитие патогенов.

Помимо изменения первичных метаболитов, сообщалось об изменении производства вторичных метаболитов при различных режимах K. Эти метаболиты могут действовать как прямые отпугивающие или привлекающие вещества в зависимости от специфичности взаимодействия хозяин-патоген. Исследование на A. thaliana показало, что дефицит K увеличивал концентрации глюкозинолатов в листьях и индуцировал мирозиназы, ферменты, которые расщепляют глюкозинолаты для генерации токсичных соединений при повреждении тканей (Troufflard et al., 2010). Глюкозинолаты являются важными вторичными метаболитами в семействе Brassicaceae, которые действуют как отпугивающие или привлекающие вещества для обобщенных и специализированных травоядных соответственно (Halkier и Gershenzon, 2006). Они также рассматриваются как азотные (N) и серные (S) депо, когда эти элементы присутствуют в избытке, что может быть случаем при дефиците K.

\*\*Гормональные пути\*\*

Способность различных почвенных или фолиарных применяемых солей K (например, фосфата калия, K2HPO4, KH2PO4 и KNO3) индуцировать системную приобретенную резистентность и биосинтез фитоалексинов, что улучшает защитную резистентность хозяина против определенных патогенов. Конечный результат конкретного режима K на развитие болезни будет зависеть от относительной важности этих путей, которая, в свою очередь, будет зависеть от образа жизни патогена и оборонительных стратегий, применяемых растением.

### Управление калием для контроля болезней растений

Соответствующие методы управления могут улучшить поглощение калия растениями и, следовательно, увеличить урожайность. Некоторые важные практики в этом отношении включают: (1) применение калия в дозе, достаточной для обеспечения питательной достаточности растений, (2) применение в подходящее время для поддержания оптимального роста растений и устойчивости к болезням, (3) применение таким образом, чтобы сохранить доступность калия для растений, (4) использование K-эффективных сортов, где это возможно, (5) включение растительных остатков для поддержания органического вещества почвы и снижения фиксации калия, (6) обеспечение достаточной влажности для растворимости питательных веществ и поглощения растениями и (7) известкование кислых почв для снижения фиксации калия.

### Дозы применения

Высокоурожайные сорта и многократное выращивание культур увеличили урожайность на единицу площади по всему миру, но также привели к удалению значительных количеств калия из почв. С увеличением применения азотных и фосфорных удобрений требуется соответствующее увеличение калийных удобрений для оптимального роста растений. В этих постоянно изменяющихся условиях управление плодородием требует знаний о реакции культур на калийные удобрения. Достаточная доза калия варьируется среди культур и даже среди сортов определенной культуры. Другие факторы, определяющие достаточность доз калия, включают потенциал урожайности и экологические факторы, такие как температура, влажность, аэрация почвы и плотность посева. Самым важным критерием для определения адекватной дозы применения калия являются реакция культуры на применяемый калий и соответствующий анализ почвы, обычно называемый калибровкой почвы. Минимальный уровень обменного калия для тропического земледелия варьируется от 0,07 до 0,20 смл/кг (27 до 78 мг/кг) в зависимости от класса почвы и культуры. При уровнях калия ниже 0,13 смл/кг нормальный рост культуры не достигается.

### Время применения

Время применения калия является важным инструментом управления для максимизации экономической отдачи для производителей. Максимальная эффективность достигается, когда калий доступен для поглощения растениями по мере необходимости. Обычно калийное удобрение применяется как базовая доза при посеве; однако большие потери калия могут происходить из-за вымывания и смыва. Например, Оксисолы и Ультисолы, две преобладающие группы тропических почв, имеют очень низкую катионную обменную емкость и не содержат минералы, фиксирующие калий, поэтому маловероятно, что большие количества калия будут удерживаться в них. В этих условиях разделенное применение калия может быть подходящей практикой управления для снижения потерь калия и улучшения эффективности его использования.

Результаты, полученные на A. thaliana и ячмене, касающиеся повышенных уровней JA и глюкозинолатов при низкокалийных обработках, предполагают, что сигнал дефицита калия в конце сезона роста растений может увеличить устойчивость хозяина к определенным болезням (Armengaud et al., 2010; Davis et al., 2018; Troufflard et al., 2010). В полевых условиях это будет трудно достичь (Zorb et al., 2014). Однако в системах садоводства, использующих гидропонику, удержание калия на поздних стадиях роста растений может предложить удобный способ ограничить развитие болезней, особенно у видов Brassica.

### Метод применения

Равномерное применение удобрений обычно необходимо для высокой эффективности использования калия. Неравномерное применение может быть результатом неисправной техники или неопытных операторов машин. Как относительно неподвижный ион в почве, движение калия к корням в основном зависит от диффузии. Таким образом, полосное применение калия может быть более эффективным, чем широковещательное применение в почвах с дефицитом калия, потому что средний уровень калия в развивающихся корнях и скорости диффузии увеличиваются. Поддержание высокого уровня калия в части корневой системы может гарантировать, что калий-подающая способность почвы не ограничивает скорость накопления. Heckman и Kamprath (1992) сообщили, что кукуруза, выращенная с интенсивными производственными практиками в песчаных почвах, относительно богатых калием, получила мало пользы от полосного размещения калия в годы с нормальными осадками; однако содержание калия в тканях и урожайность соломы увеличились в сухой год, когда калий был полосным и широковещательным. Применение умеренных количеств калия (30-45 кг/га) в посевную борозду горного риса дало такой же урожай, как и вдвое большее количество KCl, распределенное и внедренное (Fageria, 1982).

### Поглощение эффективными сортами

Эффективность использования питательных веществ отражает способность растения производить более высокий урожай, чем другие генотипы в условиях ограниченного питания, при этом производя примерно такой же урожай, как и другие генотипы при оптимальной доступности элемента (Gerloff, 1985). Это избегает сравнения генотипов с широким потенциалом роста и потребностью в питательных веществах. Cassman et al. (1989) оценили различия в эффективности калия (определенной как более высокий урожай с ограниченной подачей калия) двух сортов хлопка в отношении поглощения калия, распределения калия и критических внутренних и внешних требований к калию. Без дополнительного калия урожайность K-эффективного сорта в течение двух лет эксперимента была на 29 и 35% выше, чем у неэффективного сорта. Когда калий не был ограничивающим фактором, урожайность сортов была схожей. Урожайность обоих сортов была тесно связана с листовым калием и доступным калием в почве. Кривые реакции указывали на более низкую потребность в листовом и почвенном калии для K-эффективного сорта. K-эффективный сорт поглощал больше калия во время развития коробочек и накапливал больше общего калия, особенно в почвах с низким содержанием калия. Различия в поглощении калия сортами были зарегистрированы в нескольких дополнительных видах культур (Fageria et al., 1997).

### Включение растительных остатков в почву

Включение растительных остатков в почву после уборки урожая позволяет перерабатывать значительное количество растительного калия. Fageria et al. (1990) сообщили, что до 80% общего содержания калия в зерновых культурах, таких как рис и пшеница, остается в вегетативных побегах, тогда как 40-50% остается в побегах бобовых культур, таких как фасоль и вигна. Возврат растительных остатков в почву был необходим для продления остаточных преимуществ от примененного калия в системах с высокими вложениями в кислые Оксисолы с низкой катионной обменной емкостью; одно применение калия в дозе 150 кг/га обеспечило достаточное количество калия для пяти культур при возвращении соломы (Da Silva и Ritchey, 1982). В другом исследовании, проведенном после вырубки девственного леса из глинистого Оксисола в бассейне Амазонки в Бразилии, семилетняя ротация культур была достаточно обеспечена калием при возвращении растительных остатков в почву (Cox и Uribe, 1992).

### Обеспечение влажности

Низкая влажность почвы снижает поглощение калия корнями растений, потому что скорость диффузии калия уменьшается по мере снижения влажности почвы (Barber, 1995). Действительно, реакция культуры на удобрения зависит от взаимодействия между размещением удобрений и содержанием влаги в почве. Таким образом, размещение удобрений в зонах почвы, подверженных высыханию, может ограничить поглощение калия растениями. Kaspar et al. (1989) сообщили, что рост сои и эффективность использования калия снижались, когда удобренный слой почвы высыхал, даже если вода была доступна на больших глубинах. Изменение влажности почвы оказывает большее влияние на диффузию калия, чем изменение температуры почвы. Schaff и Skogley (1982) сообщили, что диффузия калия увеличивалась в среднем в 2,8 раза по мере увеличения влажности почвы с 10 до 28% (в/в). Это соответствовало только 1,6-1,7-кратному увеличению диффузии калия при увеличении температуры почвы с 5 до 30°C. Согласно Dunham и Nye (1976), диффузия калия увеличивалась в 3-5 раз по мере увеличения влажности почвы с 350 кПа до -10 кПа. Grimme et al. (1971) предположили, что связь влажности почвы с диффузией калия является основной причиной снижения поглощения калия при ограниченной влажности почвы.

### Известкование кислых почв

Известкование кислых почв не только снижает содержание алюминия в почве для улучшения роста культур, но также может увеличить удержание применяемого калия и снизить вымывание калия. Известкование увеличивает удержание калия в почвах за счет замены алюминия на обменных участках кальцием, что позволяет калию лучше конкурировать за обменные участки и увеличивает эффективную катионную обменную емкость (Goedert et al., 1975).

### Заключение

Сбалансированное питание является важным фактором для устойчивости растений к болезням. Применение калия к дефицитным почвам обычно увеличивает устойчивость хозяина к болезням, но в некоторых случаях сообщалось об отсутствии эффекта или противоположном эффекте. Хотя нет недостатка в полевых и тепличных исследованиях, изучающих влияние калийного удобрения на развитие болезней, они часто не содержат необходимых метаданных об экологических условиях и концентрациях питательных веществ в тканях растений для выявления сильных корреляций. Гипотетически обоснованные исследования для строгого тестирования причинно-следственных связей редки, и поэтому механизмы, с помощью которых калий влияет на болезни, недостаточно изучены. Данные, доступные из описательных исследований, указывают на то, что защитные эффекты калия могут быть связаны с укреплением механических барьеров и производством вторичных метаболитов против патогенов, но они также могут быть связаны с более общим эффектом избегания болезней в результате бдительного роста растений. Эффекты, способствующие развитию болезней при дефиците калия, вероятно, связаны с нарушением фундаментальных калий-зависимых процессов в транспорте и метаболизме, которые поддерживают сигнализацию защиты хозяина и определяют концентрации сахаров и азота, используемых для питания патогенов. Однако дефицит калия также индуцирует производство JA и защищает растения от чувствительных к JA грибковых патогенов. Очевидно, что эффекты калия на развитие болезней необходимо устанавливать на основе конкретных случаев, учитывая виды растений, образ жизни патогенов, а также экологические условия. Мало внимания уделялось калий-статусу различных стадий роста растений и его влиянию на развитие болезней. Также требуется больше исследований для понимания взаимодействия между калием и другими питательными веществами, особенно нитратами, а также другими экологическими факторами, определяющими агроэкологические системы.

