

ELŻBIETA NOWACZYK, MICHAŁ BORYS  
*Akademia Rolnicza w Poznaniu*

## ROLA GLINU W ŻYCIU ROŚLINY

W ostatnich latach nagromadziło się wiele danych doświadczalnych świadczących o ważnej roli glinu w życiu rośliny. Jak podaje szereg autorów (9, 11, 26), o przyswajalności glinu decyduje odczyn podłoża (przy odczynie kwaśnym glin jest bardziej dostępny). Aktywność glinu zmniejsza się w miarę wzrostu pH. Obecnie przyjmuje się, że wraz ze wzrostem aktywności glinu wzrasta jego toksyczne działanie na rośliny. Do roślin, które dodatkowo reagują na pewien zakres stężeń glinu należy kilka gatunków traw, wśród nich *Deschampsia flexuosa* (16). Dostępność glinu uzależniona jest również od zawartości wapnia i fosforu w glebach. Sugeruje się, że glin może oddziaływać na wzrost roślin, przy czym jego działanie uzewnętrznia się przede wszystkim w zmianie wielkości i morfologii systemu korzeniowego (3, 8, 11, 17, 23, 24).

Na ogół nie zalicza się glinu do pierwiastków niezbędnych dla roślin, jednak Hewitt (18) uważa, że jest on potencjalnym mikroskładnikiem. Poszczególne rośliny pobierają ten składnik w różnych ilościach. Jedne akumulują glin w niewielkich ilościach, natomiast inne mogą akumulować go bardzo dużo (9, 19, 26, 38).

Ze względu na stwierdzenie zależności pomiędzy plonem roślin uprawnych, a występowaniem glinu w glebie (23) jest rzeczą konieczną przedstawienie dotychczas mało poznanej roli tego pierwiastka w życiu rośliny.

Celem niniejszego artykułu nie jest omówienie literatury z zagadnień interesujących gleboznawców lecz pośredniego lub bezpośredniego wpływu glinu na wzrost i rozwój roślin.

### *Występowanie i rozmieszczenie glinu w roślinie*

Glin występuje we wszystkich tkankach i organach roślin.

Wśród roślin naszej strefy klimatycznej znaczne ilości tego pierwiastka (1500 ppm Al) zawierają części nadziemne widłaka. Lityński (26) podaje, że w popiele *Lycopodium* znajduje się 22—30% glinu (tab. 1).

Gatunki a nawet odmiany roślin uprawnych różnią się zawartością glinu. Dane Brunstettera i innych (5) cytowane przez Christa i Ulricha (5) wskazują, że liście winorośli odmiany Agawon zawierały w suchej masie 0,047%, Champagne 0,03%, Marguerite 0,135%, Niagara 0,044%, Portland

Tabela 1

## Zawartość glinu w organach niektórych gatunków roślin

Gatunek	Odmiana	Organ rośliny	Zawartość Al	Autor
Herbata ( <i>Camellia sinensis</i> )		liście, s.m.	5 000—20 000 ppm	Sivasibramaniam, Talibudeen (38)
		łodygi, s.m.	50—1 500 ppm	
Hortensja ( <i>Hydrangea macrophylla</i> )	Europa	kwiatostan, s.m.	0,17%	Hoffmann, Tyksiński, 1973
		liście, s. m.	0,18%	
Jabłoń	różne odmiany	liście, s.m.	245—359 ppm	Awad, Kenworthy (2)
Jęczmień ( <i>Hordeum vulgare</i> )	Dayton	cz. nadz., s.m.	4,6 mval/100 g	Foy, Fleming, Burns, Armiger (13)
		korzenie, s.m.	0,0 „ „	
	Kearney	cz. nadz., s.m.	4,4 „ „	
		korzenie, s.m.	3,8 „ „	
Kakao ( <i>Theobroma cacao</i> )		liście, s.m.	60—140 ppm	Lockard, Burridge (27)
Kukurydza ( <i>Zea mays</i> )		cała roślina, s.m.	309 ppm	Lityński (26)
Pomarańcz-siewki ( <i>Citrus sinensis</i> ) kultury wodne		liście, s.m.	335 ppm	Reuter, Smith, 1954
		łodygi, s.m.	110 ppm	
		korzenie, s.m.	992 ppm	
Pszenica ( <i>Triticum vulgare</i> )	Atlas 66	cz. nadz., s.m.	1,6 mval/100 g	Foy, Fleming, Burns, Armiger (13)
		korzenie, s.m.	0,0 „ „	
	Monon	cz. nadz., s.m.	0,0 „ „	
		korzenie, s.m.	1,6 „ „	
Widłak ( <i>Lycopodium</i> )		cz. nadz., popiół	22—30%	Lityński (26)
Ziemniak ( <i>Solanum tuberosum</i> )	Netted Gem	cz. nadz., s.m.	45 ppm	Lee (23)
	Sebago	korzenie, s.m.	170 ppm	
	Katahdin	cz. nadz., s.m.	62 ppm	
	Green Mount.	korzenie, s.m.	131 ppm	

0,032%, Sheridan 0,04% glinu. Badania Awada i Kenworthy'ego (2) wykazały, że zawartość glinu w suchej masie liści jabłoni waha się w granicach 245—359 ppm niezależnie od typu podkładki (EM I, II, V, VII, XIII, XVI) i odmiany na niej szczepionej (Delicious, Jonathan, McIntosh).

Zawartość glinu w suchej masie liści kakao (*Theobroma cacao*) waha się w granicach 60—140 ppm (27). Wyjątkowo niektóre rośliny mogą akumulować glin w bardzo dużych ilościach np. dojrzałe liście herbaty (*Camellia sinensis*) mogą zawierać, aż 20000 ppm glinu w suchej masie (tab. 1, 38).

Dane o zawartości glinu w liściach herbaty wskazują, że pewne rośliny stosunkowo łatwo pobierają i transportują glin z korzeni do liści.

U pszenicy, jęczmienia i fasoli glin akumuluje się przede wszystkim w wierzchołku korzenia głównego oraz tkankach korzeni bocznych, natomiast tylko w niewielkiej ilości odkładany jest w korze i komórkach epidermy korzenia głównego (12). Pierwiastek ten gromadzi się w protoplasście komórek kory korzeni. Istnieją również pewne gatunki roślin u których akumulacja glinu nie zachodzi (18).

### *Tolerancja roślin na glin*

Szereg autorów (8, 41) twierdzi, że wiele odmian poszczególnych gatunków roślin wykazuje szeroką tolerancję na obecność glinu. Vose i Randall (47) tłumaczą szeroką tolerancję na glin u traw, niską pojemnością jonowymienną korzenia. Ouellette i Dessureaux (32) tolerancja na glin u lucerny tłumaczą niską procentową zawartością glinu w częściach nadziemnych, a wysoką zawartością wapnia i glinu w korzeniach. Inni autorzy wykazali, że korzenie niektórych odmian pszenicy i jęczmienia wrażliwych na glin, miały większą pojemność jonowymienną i cechowały się zdolnością do obniżania poziomu odczynu pożywki w porównaniu z odmianami tolerancyjnymi na ten pierwiastek (8). Odmiany pszenicy wrażliwe na glin zawierały większe stężenie glinu (i zazwyczaj fosforu) w korzeniach i niższą koncentrację wapnia w częściach nadziemnych niż odmiany tolerancyjne. Z powyższych danych wynika, że tolerancja na glin jest wyraźnie zależna od wartości pH podłoża.

Fleming i Foy (8) sugerują, że zjawisko hamowania wzrostu korzeni w obecności glinu, może służyć jako biologiczny wskaźnik toksyczności glinu na glebach kwaśnych, ponieważ toksyczność glinu przejawia się głównie wystąpieniem morfologicznych zmian w wierzchołku korzenia (jego zamieraniu i wybijaniu korzeni bocznych powyżej uszkodzonego wierzchołka). Kerridge, Dawson i Moore (20) badali tolerancję na glin kilku odmian pszenicy. Tolerancję w stosunku do tych roślin określono na podstawie wzrostu części nadziemnych i korzeni oraz pojawiania się

korzeni bocznych przy różnej koncentracji glinu w roztworze glebowym. W rezultacie przeprowadzonych testów (20) badane odmiany pszenicy podzielono na trzy następujące grupy: 1) tolerancyjne na stężenie 6,4 ppm Al (Atlas 66), 2) tolerancyjne na 2,4 ppm Al (Druchamp), 3) wrażliwe na 2,4 ppm Al (Gaines i Burt).

Odmianą wrażliwą na glin jest odmiana Monon. Porównując wrażliwość odmiany Monon i Atlas 66 wykazano, że odmiana Atlas 66 jest odmianą bardziej tolerancyjną na glin, ale równocześnie jest mniej tolerancyjną na nadmiar manganu, niż odmiana Monon (15).

Zróznicowaną reakcją na glin wykazuje również jęczmień. Wśród 30 testowanych odmian jęczmienia Reid (36) wyróżnia grupę odmian wrażliwych i tolerancyjnych. Do grupy tolerancyjnych zalicza przykładowo takie jak: Colonial 2, Calhoun, Dayton i Barsoy, natomiast do grupy odmian wrażliwych zalicza Cordova, Krenbar i Kearney. Odmiany tolerancyjne i wrażliwe na glin różniły się stopniem krzewienia oraz wzrostem wydłużeniowym korzeni. Van Essen i Dantuma (45) testowali 670 odmian jęczmienia ozimego i stwierdzili, że 60 z nich wykazywało wysoką tolerancję na niskie pH gleby. Podobne doświadczenia prowadził Stolen (43), Koch i Starling (22a). Należy stwierdzić, że odmiany przez nich określone jako tolerancyjne względnie wrażliwe na odczyn gleby, są odmianami równocześnie tolerancyjnymi lub wrażliwymi na zawartość glinu. Foy i inni (11) oraz Koch i Starling (22a) stwierdzili, że również wśród odmian jęczmienia ozimego pojawiły się odmiany tolerancyjne i wrażliwe. Tolerancyjność i wrażliwość odmian jęczmienia na glin potwierdzono w doświadczeniach przeprowadzonych w kulturach wodnych (11, 13).

Ziemniak jest rośliną u której szczególnie wyraźne było występowanie zróżnicowanej reakcji na obecność glinu w roztworze glebowym. Przykładowo spośród odmian ziemniaka wzrost stopnia wrażliwości układał się następująco: Netted Gem > Sebago > Katahdin > Green Mountain.

Dane Armigera i współpracowników (1) wskazują na występowanie zróżnicowanej tolerancji względem glinu u odmian soi, natomiast Long i Foy (28) stwierdzili podobne zróżnicowanie u odmian fasoli. Spośród warzyw najbardziej wrażliwe na glin okazały się sałata i burak (30).

Można przyjąć, że gatunki roślin z grupy acydofilnych będą ogólnie bardziej tolerancyjne na glin, od gatunków rosnących w warunkach odczynu neutralnego lub zasadowego. Przykładem tego mogą być wymienione gatunki *Camellia sinensis* i *Lycopodium*, które należą do roślin acydofilnych i są zdolne do akumulacji glinu w bardzo dużych ilościach.

#### *Wzrost i plon roślin uprawnych*

Rośliny rosnące na glebach kwaśnych, nie wykazujące anormalnego wzrostu, można uznać za rośliny tolerancyjne w stosunku do glinu (her-

bata, różanecznik, widłak). Hackett (16) badał tolerancję na glin szeregu gatunków traw: *Deschampsia flexuosa*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Lolium perenne* (tab. 2 i 3). Z danych Hacketta (17) wynika, że przy wzroście stężenia glinu od 0 do 5 ppm nastąpiła stymulacja wzrostu korzeni. Przy dalszym wzroście stężenia glinu w pożywce (do 25 ppm) wzrost korzeni został zahamowany. Nieco inne efekty uzyskano stosując 6-tygodniowe rośliny gatunku *Deschampsia* (16). W tym przypadku nie korzenie ale części nadziemne zareagowały silniejszym wzrostem pod wpływem glinu (tab. 4). W latach 1920—1945 ukazało się kilka publika-

Tabela 2

Wpływ glinu na wzrost korzeni *Deschampsia flexuosa*, po skielkowaniu nasion (16)

Stężenie Al w pożywce (ppm)	Świeża masa (mg)	
	części nadziemne	korzenie
0	3,4	0,09
5	3,3	0,17
25	2,5	0,06

Tabela 3

Wpływ glinu na wzrost korzeni niektórych gatunków traw po skielkowaniu (17)

Stężenie Al (ppm)	Świeża masa (mg)			
	<i>Alopecurus</i>	<i>Deschampsia</i>	<i>Festuca</i>	<i>Lolium</i>
0	0,5	0,7	0,6	1,5
5	1,2	1,1	1,2	3,1
25	0,3	0,4	0,0	0,9

Tabela 4

Wpływ glinu na plon suchej masy części nadziemnych i korzeni 6-tygodniowych siewek *Deschampsia flexuosa* (17)

Stężenie Al (ppm)	Sucha masa (mg)	
	części nadziemne	korzenie
0	177	48
2	208	50
5	181	52
10	148	33
25	168	39

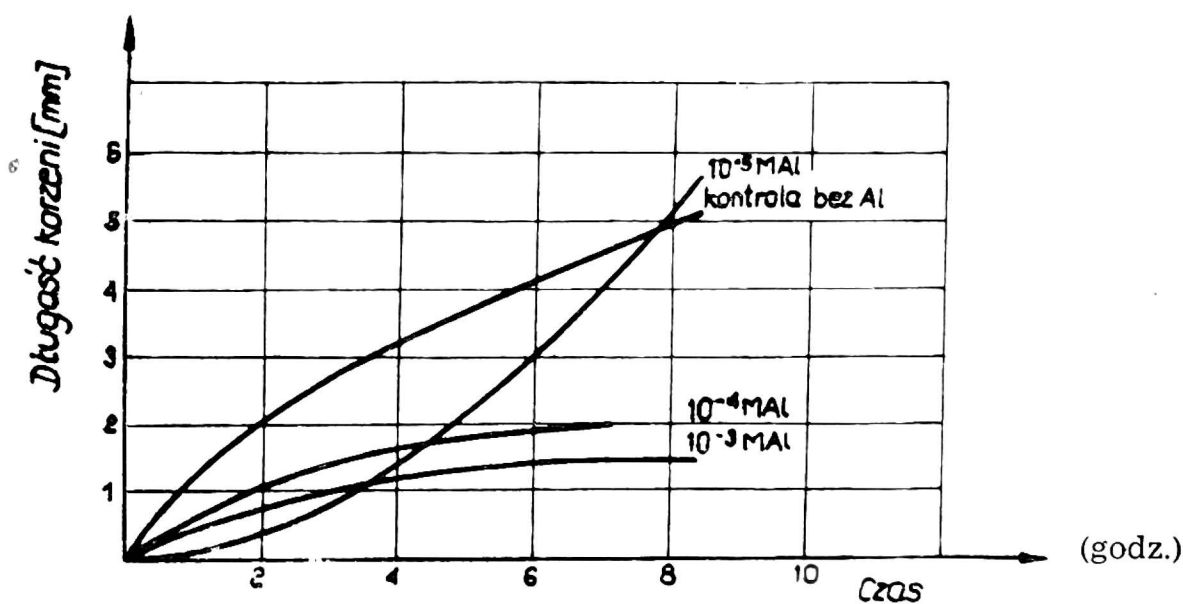
cji wskazujących na ważność tego pierwiastka w życiu roślin. Nieco później Hutchinson zakwestionował słuszność tego poglądu, powołując się na własne wyniki, uzyskane z badań nad toksycznością glinu na różnych gatunkach roślin. Zwrócić należy uwagę, że zakres stężeń stosowany w doświadczeniach Hutchinsona (cyt. za 18) był wyższy w porównaniu do stężeń używanych przez Hewitta (18). Stąd też, wiele efektów wywołanych przez niską koncentrację glinu nie zostało zauważonych, które mogą odgrywać ważną rolę we wzroście i rozwoju roślin (16). Mc Lead i Gilbert (cyt. za 42) stwierdzili, że glin w koncentracji 3—13 ppm stymuluje wzrost wielu gatunków roślin, lecz wyższe stężenia są toksyczne. Zammer (cyt. za 20) twierdzi, że obecność małej ilości glinu, około 1 ppm w roztworze, wpływa korzystnie na wzrost części wegetatywnych i produkcję nasion u prosa. Masa tych nasion uzyskanych z roślin rosnących na pożywce bez glinu wynosiła 0,23 g, a w jego obecności 4,98 g. Kerridge, Dawson i Moore (20), badając wpływ glinu na wzrost korzeni pszenicy, stwierdzili że korzenie reagowały na niskie stężenie glinu zwiększonym wzrostem, natomiast w obecności wysokiego stężenia były zgrubiałe, zbite i skarłowaciałe.

Reakcja systemu korzeniowego na glin jest warunkowana wrażliwością korzeni na koncentrację glinu w pożywce. Uszkodzenie wywołane obecnością glinu ma raczej charakter miejscowy (41). Występujące objawy uszkodzenia są w dużej mierze warunkowane wrażliwością wierzchołków korzeni głównych i bocznych. Pozostałe strefy tkanek merystematycznych utrzymują swą funkcjonalność, co pozwala na odtworzenie nowych korzeni, gdy glin zostanie usunięty. Glin uznano za inhibitor formowania korzeni bocznych. Ogranicza on również rozprzestrzenianie się systemu korzeniowego, co w rezultacie prowadzi do zmniejszenia plonu wielu gatunków roślin.

Reakcja roślin na glin charakteryzuje się zmianą intensywności wzrostu części nadziemnych i korzeni, zwłaszcza gdy roślina jest poddana długotrwałemu działaniu tego pierwiastka. Korzenie reagują wcześniej od części nadziemnych. Ta obserwacja jest szczególnie podkreślana przez Millikana (31), Mc Leana (30) i innych. Uszkodzony system korzeniowy pszenicy odmiany Monon po usunięciu glinu wykazał silny wzrost korzeni bocznych, w porównaniu z nieuszkodzonym systemem korzeniowym odmiany Atlas 66. Sprawność w funkcjonowaniu systemu korzeniowego po regeneracji uszkodzenia glinowego, nie została w pełni określona. Fakt, że nowe korzenie boczne i przybyszowe są wolne od jakichkolwiek objawów uszkodzenia glinowego wskazuje, że traktowanie glinem nie osłabia zdolności systemu korzeniowego odmiany Monon do tworzenia nowych korzeni. Potwierdza to, słuszność poglądu Stilesa (42) o lokalnym charak-

terze toksycznego działania glinu. Prace cytowanych autorów zmierzają do wyselekcjonowania form roślin uprawnych tolerancyjnych na obecność glinu w roztworze glebowym lub w kompleksie sorbcyjnym gleb uprawnych. Równocześnie prowadzone są badania nad opracowaniem właściwej metody selekcji.

Jak już wspomniano, Millikan (31) oraz McLean i Gilbert (30) wymieniają glin jako czynnik hamujący wzrost korzenia głównego oraz korzeni bocznych. Korzenie wielu gatunków roślin (jęczmień, pszenica, cebula) pod wpływem jonów glinu, wykazują anormalny wzrost (3, 18). Anormalna morfologia systemów korzeniowych pod wpływem jonów glinu jest wynikiem zahamowania podziałów komórkowych albo zahamowania wzrostu wydłużeniowego korzeni cebuli (rys. 1).



Rys. 1. Wpływ stężenia glinu na wydłużanie korzeni cebuli (3)

Clarkson (3) badał liczbę podziałów komórkowych w poszczególnych fazach mitozy, zależnie od stężenia glinu i czasu działania. Z danych zamieszczonych w tabeli 5 wynika, że podziały mitotyczne najwcześniej zahamowane zostały przy koncentracji  $10^{-3}$  M Al oraz że czas inhibicji jest ściśle skorelowany z zanikiem podziałów mitotycznych. Po przeniesieniu korzeni z roztworu glinu do roztworu zawierającego fosfor w stężeniu  $2 \times 10^{-4}$  M, korzeń główny nie odzyskał zdolności wzrostu wydłużeniowego, natomiast pojawiły się korzenie boczne. Prawdopodobnie przyczyną tego jest uszkodzenie stożka wzrostu korzenia głównego lub zahamowanie podziałów komórkowych. Wykazano również różnice w strukturze korzeni rosnących w podłożu zawierającym glin. Przykładem tego mogą być doświadczenia Fleminga i Foya (8) przeprowadzone na pszenicy odmiany Atlas 66 i Monon. U odmiany Atlas 66 w ciągu 5 dni traktowania glinem korzenie normalnie się wydłużały, natomiast u odmiany Monon już po

Tabela 5

Wpływ stężenia glinu i czasu działania na liczbę podziałów komórkowych w poszczególnych fazach mitozy (3)

Czas działania Al (godz.)	Kontrola				Al 10 <sup>-5</sup> M				Al 10 <sup>-4</sup> M				Al 10 <sup>-3</sup> M			
	P	M	A	T	P	M	A	T	P	M	A	T	P	M	A	T
	liczba podziałów															
0	4	7	6	4	9	8	6	5	7	10	6	7	2	10	6	3
2	7	8	7	3	8	6	6	10	9	5	4	5	7	3	5	3
5	7	8	7	3	8	6	6	10	9	5	4	5	7	3	5	3
7	6	4	3	4	6	2	5	8	—	5	1	3	—	—	—	—
20	7	6	12	6	7	3	5	6	—	—	—	—	—	—	—	—

P — profaza, M — metafaza, A — anafaza, T — telofaza

24 godzinach widoczne było zahamowanie wydłużenia korzeni. Wynika z tego, że odmiana Monon jest bardziej wrażliwa na glin niż odmiana Atlas 66. U odmiany tej wystąpiło charakterystyczne uszkodzenie wierzchołka korzeniowego (8). Uszkodzenie wierzchołka korzenia odmiany Monon spowodowane zbyt dużym stężeniem glinu, w przekroju poprzecznym przedstawiało skupisko bezładnie ułożonych, ściśniętych komórek. Korzenie boczne formowały się w odległości 1—2 cm od wierzchołka, tworząc również bezkształtną masę tkanek. Nasada korzenia posiadała budowę normalną. Korzenie odmiany Atlas 66 nie wykazywały uszkodzenia lecz ich wierzchołki pokryte były galaretowatą substancją (8). Zaobserwowano również występowanie interakcji temperatury z glinem (tab. 6). Przekonano się, że w miarę wzrostu temperatury w zakresie 10—25°C skrócony zostaje czas inhibowania wzrostu korzeni. Wydaje się

Tabela 6

Wpływ glinu i temperatury na wzrost korzeni cebuli (3)

Czas (godz.)	10°C		18°C		25°C	
	kontrola (mm)	Al *) (mm)	kontrola (mm)	Al (mm)	kontrola (mm)	Al (mm)
2	0,50	0,60	0,48	0,51	0,59	0,15
5	1,15	0,95	1,36	0,64	1,29	0,25
8	1,84	1,35	2,21	0,73	2,49	0,25
10	2,81	1,68	2,70	0,73	3,19	0,25
25	8,19	1,80	9,78	0,73	12,01	0,25

\*) siarczan glinu o stężeniu 2×10<sup>-4</sup>M



więc, że uzasadniona jest sugestia, iż glin oddziałuje na procesy związane z podziałem komórek i wpływa na replikację DNA w interfazie (3).

Jak już wspomniano, glin gromadzi się w protoplazmie, a szczególnie w jądrze komórek kory pierwotnej korzeni, głównie u roślin (tab. 7, 8)

Tabela 7

Zawartość glinu w niektórych frakcjach strukturalnych komórek korzeni grochu

Odmiana	Zawartość glinu, $\mu\text{g Al/mg}$ frakcji		
	jądro	ściana komórkowa	mitochondria
Tulunskij Zielonyj (wrażliwa na Al)	0,037	0,520	0,083
Uspiech (tolerancyjna na Al)	0,015	0,161	0,040

Tabela 8

Zawartość glinu w różnych strefach wzrostu korzeni grochu (22)

Strefa wzrostu	Odmiana	
	Tulunskij Zielonyj (wrażliwa)	Uspiech (tolerancyjna)
	$\mu\text{g Al/1000}$ komórek	
Podziału	$7 \times 10^{-4}$	$12 \times 10^{-4}$
Wydłużania	$13 \times 10^{-4}$	$86 \times 10^{-4}$
Włośnikowa	$61 \times 10^{-4}$	$93 \times 10^{-4}$

\*) stężenie  $\text{Al}^{3+}$  w pożywce 6 mg/litr

wrażliwych na ten pierwiastek. Rośliny nie wrażliwe na toksyczne działanie tego pierwiastka, w tych komórkach go nie gromadzą (41). Wyniki prac Sampsona, Clarksona i Davies (37) potwierdził ostatnio Klimashevsky i wsp. (21, 22). W preparatach kwasów nukleinowych o dużej czystości, wykryto znikome ilości pierwiastków śladowych, wśród nich również glin (40). Większość z nich jest trwale związana z drobinami kwasów nukleinowych i nie daje się oddzielić nawet na drodze długotrwałej dializy. Przyczyną tego jest zapewne tworzenie trwałych związków kompleksowych, głównie z wielowartościowymi metalami. Podczas hamowania podziałów komórkowych w korzeniu, synteza DNA odbywa się lecz zsyntetyzowany DNA różni się od normalnego. Jedną z powstałych frakcji DNA ma niski ciężar cząsteczkowy ( $2-3 \times 10^5$ ) a procent guaniny i cytozyny wynosi około 51, co stanowi 20% ogólnego DNA w korzeniach i jest metabolicznie nietrwały (37). Następną formą DNA ma wysoki ciężar cząstecz-

kowy ( $4-6 \times 10^6$ ) o procencie guaniny i cytozyny około 41. Ta forma DNA jest metabolicznie stabilna. Sampson, Clarkson i Davies (37) badali efekt działania glinu za syntezę dwu frakcji DNA. DNA o wysokim ciężarze cząsteczkowym, uzyskany podczas traktowania roztworem glinu ( $10^{-3}M$ ) jest taki sam jak DNA o wysokim ciężarze cząsteczkowym z aktywnego podziału komórek korzeni kontrolnych. DNA syntetyzowany w czasie traktowania glinem stanowi mieszaninę DNA o niskim ciężarze cząsteczkowym oraz DNA o wysokim ciężarze cząsteczkowym.

Oddziaływanie glinu na wzrost i plon roślin świadczy o bezpośrednim udziale tego składnika w metabolizmie rośliny. Zmiany notowane w składzie jakościowym kwasów nukleinowych są prawdopodobnie tego dowodem. Dalszych dowodów dostarczają Klimashevsky i Berezovsky (21), którzy badali działanie glinu na aktywność ATP-azy oraz kwaśnej fosfatazy w korzeniach grochu odmiany wrażliwej i niewrażliwej na obecność glinu w pożywce. Stwierdzili oni, że w obecności glinu aktywność kwaśnej fosfatazy u odmiany wrażliwej wzrasta, natomiast u odmiany tolerancyjnej wzrasta tylko w początkowym okresie.

Działanie glinu uwidacznia się również w składzie związków azotu korzeni odmian grochu wrażliwych i tolerancyjnych na ten pierwiastek. Według Klimashevskiego i Berezovskiego (21) glin hamuje pobieranie  $N-NO_3$ . Równocześnie wspomnieni autorzy stwierdzili, że nastąpił wzrost zawartości azotu amoniakalnego i zmniejszenie ilości azotu amidowego. Zmiany te silniej występują w korzeniach odmiany grochu podatnej na działanie glinu.

Jak już wspomniano wskaźnikiem funkcji glinu jest reakcja roślin na plon części nadziemnych i korzeni, względnie na plon części użytkowych roślin. Lee (23) w swej pracy, na którą składało się kilka doświadczeń, badał występowanie zależności między plonem roślin a zawartością glinu w środowisku korzeniowym. Stwierdził między innymi, że wszystkie odmiany ziemniaka, wyraźnie negatywnie zareagowały na stężenie 20 ppm glinu (tab. 9). Stopniowy wzrost stężenia glinu w zakresie od 0—5 lub 10 ppm Al nie obniżał plonu s.m., jednakże w niektórych doświadczeniach wystąpiło wyraźne zróżnicowanie tolerancji badanych odmian na różne stężenie glinu. Na podstawie przytoczonych wyników doświadczeń można wnioskować że: 1) wzrost części nadziemnych i korzeni jest uzależniony od stężenia glinu w pożywce, 2) istnieje różnica w tolerancji poszczególnych odmian na stężenie glinu w środowisku korzeniowym, 3) rozmiary bulw, liczba i wielkość bulw, a także plon ogólny zależą od stężenia glinu w podłożu (23).

Stężenie 20 ppm glinu w podłożu obniża plon małych bulw (średnica 0—0,5 cm i 2,5—3,0 cm), natomiast zakres stężeń 0—5 ppm Al powoduje zwiększenie plonu dużych bulw (3,7—5,1 cm, tab. 10). Równocześnie liczy-

ba bulw w przeliczeniu na roślinę u dwu odmian przy wzroście stężenia Al maleje. Stężenie 5 ppm zmniejsza różnice wielkości bulw w porównaniu z kombinacją kontrolną (23). Wyniki badań Lee (23) wskazują, że wzrost stężenia glinu w roztworze pożywki hamuje wzrost części wegetatywnych roślin i ogólny plon bulw. Podobne działanie glinu na plon uwiadcza się u innych gatunków np. u pszenicy i jęczmienia. Z tabeli 11 wynika, że przy kontrolowanym poziomie pH, odmiana Atlas 66 jest bardziej tolerancyjna na glin niż odmiana Monon. Szczególnie uwidacznia się to w plonie korzeni (11, tab. 11). Podobne dane uzyskano w doświadczeniu z jęczmieniem (Fleming, Burns, 1967, tab. 12).

Tabela 9

Wpływ glinu na plon suchej masy części nadziemnych i korzeni kilku odmian ziemniaka (24)

Odmiana	Al ppm	Plon suchej masy (g)		
		części nadziemne	korzenie	ogółem
Dośw. 1				
8 odmian ziemniaka, pH — 3,5	0	3,38	1,51	4,89
	20	1,96	0,81	2,77
Doś. 2				
Netted Gem	0	1,49	0,55	2,04
	1	2,10	0,76	2,86
	2	1,87	0,68	2,55
	5	1,92	0,79	2,71
	10	1,41	0,58	1,99
	Sebago pH — 3,7	0	1,69	0,56
1		1,64	0,61	2,25
2		1,55	0,55	2,10
5		1,56	0,57	2,13
10		1,26	0,53	1,79
Doś. 3				
Katahdin	0	2,85	0,98	3,83
	0,5	3,09	1,06	4,15
	1	3,16	1,16	4,32
	2	3,00	1,15	4,15
	5	2,72	1,01	3,73
Green Mountain	0	3,53	1,21	4,74
	0,5	3,55	1,25	4,80
	1	3,08	1,04	4,12
	2	3,04	1,12	4,16
	5	2,92	1,14	4,06

Tabela 10

Wpływ glinu na plon, wielkość i liczbę bulw ziemniaka  
rezultaty doświadczeń wazonowych

Poziom Al	Odmiana	Całko- wita masa bulw (g)	Średnica bulw — cm				Liczba bulw (rośl./szt.)
			0,0—2,5 (g)	2,5—3,7 (g)	3,7—5,1 (g)	>5,1 (g)	
Działanie Al							
0		506,9	22,5	112,1	116,5	14,4	17
5		366,4	21,3	81,4	75,8	22,5	13
10		323,6	12,8	48,6	85,8	16,4	8
20		211,6	3,7	26,1	145,0	27,8	4
Efekt odmianowy							
	Netted Gem	387,7	9,8	52,7	85,7	24,1	10
	Sebago	281,6	25,8	95,6	145,8	12,5	13

Tabela 11

Wpływ glinu na plon części nadziemnych i korzeni pszenicy (11)

Traktowanie	Plon (g)	
	części nadziemne	korzenie
Atlas 66	1,20	0,62
Atlas 66+Al	0,94	0,62
Atlas 66+Al+pH — — regulowane	0,95	0,65
Monon	1,54	0,67
Monon+Al	0,90	0,36
Monon+Al+pH — — regulowane	0,97	0,58

### Interakcja glinu z niektórymi składnikami mineralnymi

Interakcję między składnikami mineralnymi roślin, można rozpatrywać w aspekcie oddziaływania jednego składnika na akumulację innego albo można efekty tej interakcji obserwować na podstawie innych zjawisk życiowych, np. wzrostu roślin i ich organów. W tej części artykułu omówione zostaną interakcje uzewnętrzniające się w zmianie plonu i akumulacji składników mineralnych pod wpływem glinu.

Interakcja glin-azot. Smith i Reuther (39), cytują wyniki

Tabela 12

Plon odmian jęczmienia w zależności od poziomu glinu i odczynu pożywki  
(Fleming, Burns, 1967)

Odmiana	Stężenie Al w pożywce	pH końcowe pożywki	Plon g/s.m.		Zawartość Al mval/100 g s.m.	
			części nadziemne	korzenie	części nadziemne	korzenie
Dayton	0,00	6,79	2,41	0,81	4,5	2,4
Kearney	0,00	7,20	3,19	1,07	4,4	3,8
Dayton	0,75	7,03	2,54	0,89	3,6	4,4
Kearney	0,75	6,58	1,63	0,66	4,5	11,5
Dayton	1,50	7,15	2,44	0,93	4,4	9,9
Kearney	1,50	6,17	2,45	0,49	5,6	30,0
Dayton	3,00	6,71	2,20	0,84	5,0	20,6
Kearney	3,00	4,66	2,40	0,22	4,5	35,5
Dayton	6,00	4,36	1,49	0,22	3,7	40,4
Kearney	6,00	4,39	1,79	0,18	3,7	45,5

doświadczeń przeprowadzonych na siewkach pomarańczy odmiany Valencia. W doświadczeniach prowadzonych w kulturach wodnych porównywano działanie żywienia N-azotanowym i N-amonowym na skład mineralny liści, pędów i korzeni. Na podstawie analizy liści i korzeni stwierdzono, że zastosowanie N-NO<sub>3</sub> powodowało zmniejszenie akumulacji glinu. W pędach działanie formy azotu na akumulację glinu nie uwidoczniło się. Klimashevsky i Berezovsky (19) w krótkotrwałych doświadczeniach z korzeniami grochu dwu odmian uprawnych (Tulunskij Zielonyj, Uspiech) wykazali, że glin działa ujemnie na akumulację N-azotanowego. Oprócz oddziaływania azotu na akumulację glinu należy się spodziewać również oddziaływania nawozów fizjologicznie kwaśnych. Jedną z konsekwencji regularnego stosowania siarczanu amonu, szczególnie przy niedoborze Ca i Mg jest obniżenie pH środowiska korzeniowego. Na glebach kwaśnych towarzyszy temu zmniejszanie zawartości fosforu, pojawiają się objawy wywołanych obecnością glinu czy manganu lub tylko jednym z tych składników. Jest to oczywiście działanie pośrednie tej formy azotu (amonowego).

**I n t e r a k c j a g l i n - f o s f o r.** Wright, Donahue (44) wykazali, że przy dawce glinu toksycznej dla korzeni (powyżej 10<sup>-2</sup> M), procentowa zawartość fosforu w korzeniach fasoli wzrasta dwukrotnie w porównaniu z kombinacją kontrolną. Glin w stężeniu 2,5 × 10<sup>-5</sup> M w pożywce powoduje średnio pięciokrotny wzrost zawartości fosforu w korzeniach fasoli. Ragland i Coleman (33) zagadnienie interakcji glinu z fosforem ujęli w 3 punktach w odniesieniu do roślin fasoli: 1) obecność Al w podłożu najczę-

Tabela 13  
*Wpływ poziomu glinu na zawartość składników mineralnych pobranych przez części nadziemne i korzenie ziemniaka — odmiany Netted Gem i Sebago (24)*

Al ppm	Stężenie składników mineralnych					Ilość pobranych składników mineralnych								
	Ca %	P %	Al ppm	Mn ppm	Fe ppm	Cu ppm	Zn ppm	Ca mg	P mg	Al μg	Mn μg	Fe μg	Cu μg	Zn μg
Części nadziemne														
0	1,62	0,62	45	263	94	36	58	25,9	9,8	70	419	153	58	92
1	1,41	0,54	51	245	131	35	61	25,6	10,0	92	459	241	65	111
5	1,30	0,51	81	250	111	38	59	22,7	8,8	138	429	189	65	77
10	1,20	0,54	131	194	104	38	58	16,0	7,1	172	257	137	50	76
Korzenie														
0	0,42	0,46	170	690	247	156	129	2,29	2,5	92	381	135	85	73
1	0,33	0,60	1,706	724	253	264	118	2,21	4,2	1,210	482	168	107	79
5	0,28	1,36	11,971	765	369	167	100	1,90	9,0	7,868	506	239	113	66
10	0,29	1,52	14,293	823	381	183	103	1,58	8,4	7,890	454	208	104	58

Tabela 14

Ogólny efekt poziomu glinu i manganu na pobieranie fosforu, wapnia i magnezu przez poszczególne partie ziemniaka

Al ppm	Poziom	Mn ppm	Pobieranie składników mineralnych (mg)								
			dolna część rośliny			górną część rośliny			korzeń		
			P	Ca	Mg	P	Ca	Mg	P	Ca	Mg
0			8,07	8,22	5,29	9,67	21,9	11,1	5,76	3,27	1,68
2			7,11	8,37	5,72	11,23	30,0	16,3	10,58	3,17	1,74
5			7,66	6,97	5,26	9,26	22,6	12,2	11,22	2,78	1,19
10			6,16	5,67	4,58	7,14	18,3	10,7	13,42	2,52	0,82
NIR		0,05	0,66	1,05	0,58	0,92	2,4	1,4	1,29	0,37	0,17
		0	7,21	7,01	5,27	0,82	24,2	13,6	11,43	3,25	1,50
		2	7,48	6,97	5,11	10,16	24,5	13,5	10,66	2,91	1,38
		5	7,66	7,47	5,22	9,19	22,4	12,0	10,55	2,95	1,31
		10	6,64	7,79	5,25	8,13	21,8	11,1	8,34	2,64	1,25
NIR		0,05	0,66	—	—	0,92	—	1,4	1,29	0,37	0,17

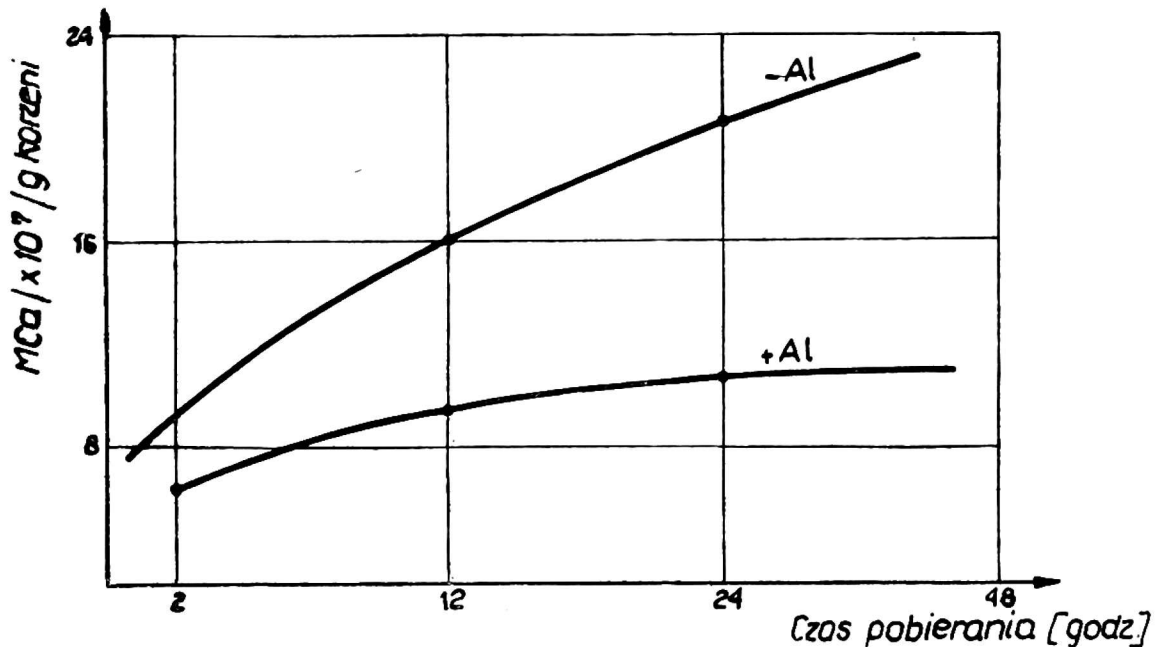
ściej podnosi poziom fosforu w korzeniach fasoli, 2) moczenie korzeni w roztworze chlorku glinu o stężeniu  $5 \times 10^{-5} M$  przed umieszczeniem w podłożu wzmacnia pobieranie fosforu, 3) zbyt wysoka koncentracja glinu w podłożu obniża akumulację fosforu.

Foy i Brown (19) twierdzą, że dla roślin wrażliwych na glin (np. fasola) dobrym źródłem fosforu jest fosforan glinu. I tak np. w doświadczeniach z bawełną zaobserwowali oni, że przy stężeniu 3 ppm Al zmniejszyła się zawartość fosforu w częściach nadziemnych bawełny o 98%, a w korzeniach o 64% w porównaniu z kombinacją kontrolną. U ziemniaków dodatek 5 ppm Al spowodował obniżenie zawartości fosforu w częściach nadziemnych, a w korzeniach nastąpiła akumulacja tego pierwiastka (23, tab. 14). Poza tym zanotowano (23), że korzenie ziemniaków akumulowały glin, mangan, żelazo i miedź (tab. 13). Akumulacja wapnia, magnezu i cynku w korzeniach ziemniaka była bardzo słaba. Pewien wpływ na ilość pobranego fosforu przez korzenie roślin w obecności glinu wywiera pH roztworu glebowego. Przy pH 5,0 rośliny wymagają mniejsze dawki fosforu niż przy pH 4,0 (9, 33).

**I n t e r a k c j a g l i n - w a p n i .** W miarę wzrostu stężenia glinu w pożywce następuje zmniejszenie pobierania wapnia przez wiele gatunków roślin (bawełna, pszenica, 9). Stężenie 3 ppm Al powoduje zmniejszenie zawartości wapnia w wierzchołkach wzrostu bawełny o 80% i w korzeniach o 45% w porównaniu z kontrolą (9). Przy stężeniu 3 ppm i 6 ppm Al następuje zmniejszenie przemieszczania wapnia z korzeni do części

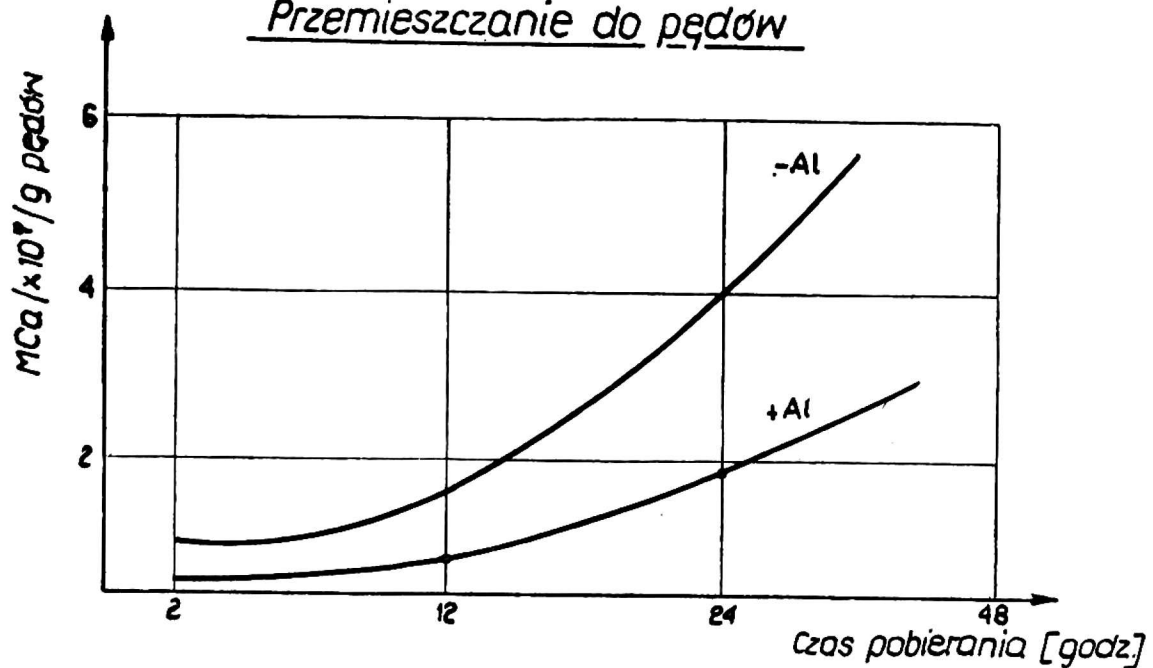
nadziemnych. Podobne wyniki uzyskano w doświadczeniu z ziemniakami i pszenicą. U ziemniaków już stężenie 2 ppm glinu w roztworze powoduje zmniejszenie przemieszczania go do części nadziemnych (19, 24). Z rysunków 2, 3 i 4 wynika, że pod wpływem glinu nastąpiło hamowa-

### Pobieranie przez korzenie



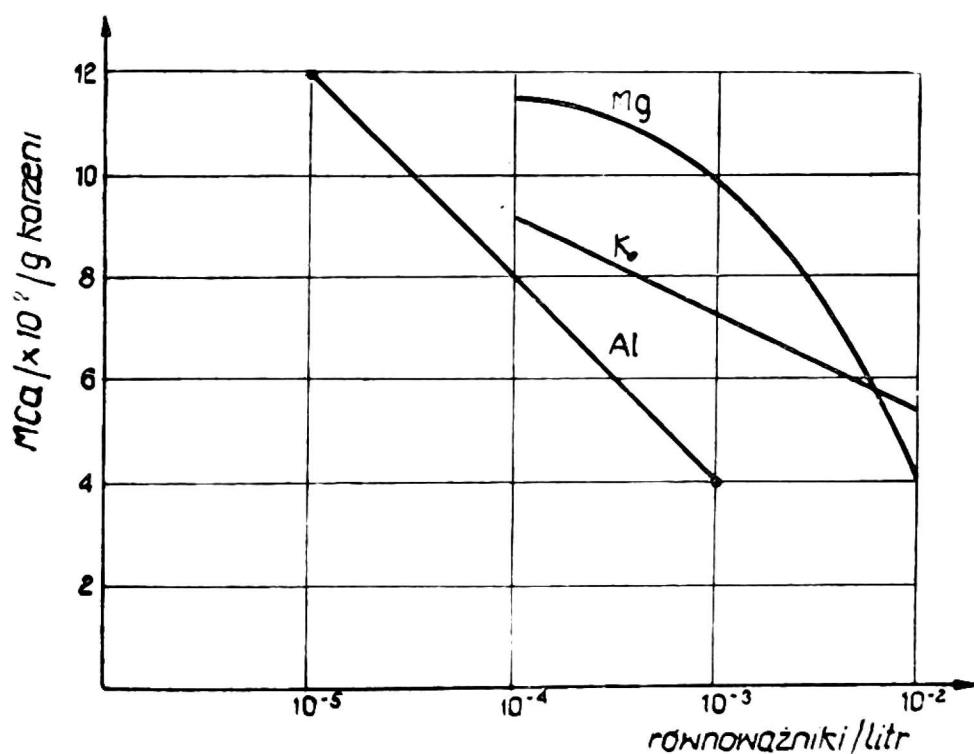
Rys. 2. Wpływ stężenia  $3 \times 10^{-4}$  N glinu na pobieranie wapnia u pszenicy (19)

### Przemieszczanie do pędów



Rys. 3. Wpływ stężenia  $3 \times 10^{-4}$  N glinu na transport wapnia u pszenicy (19)





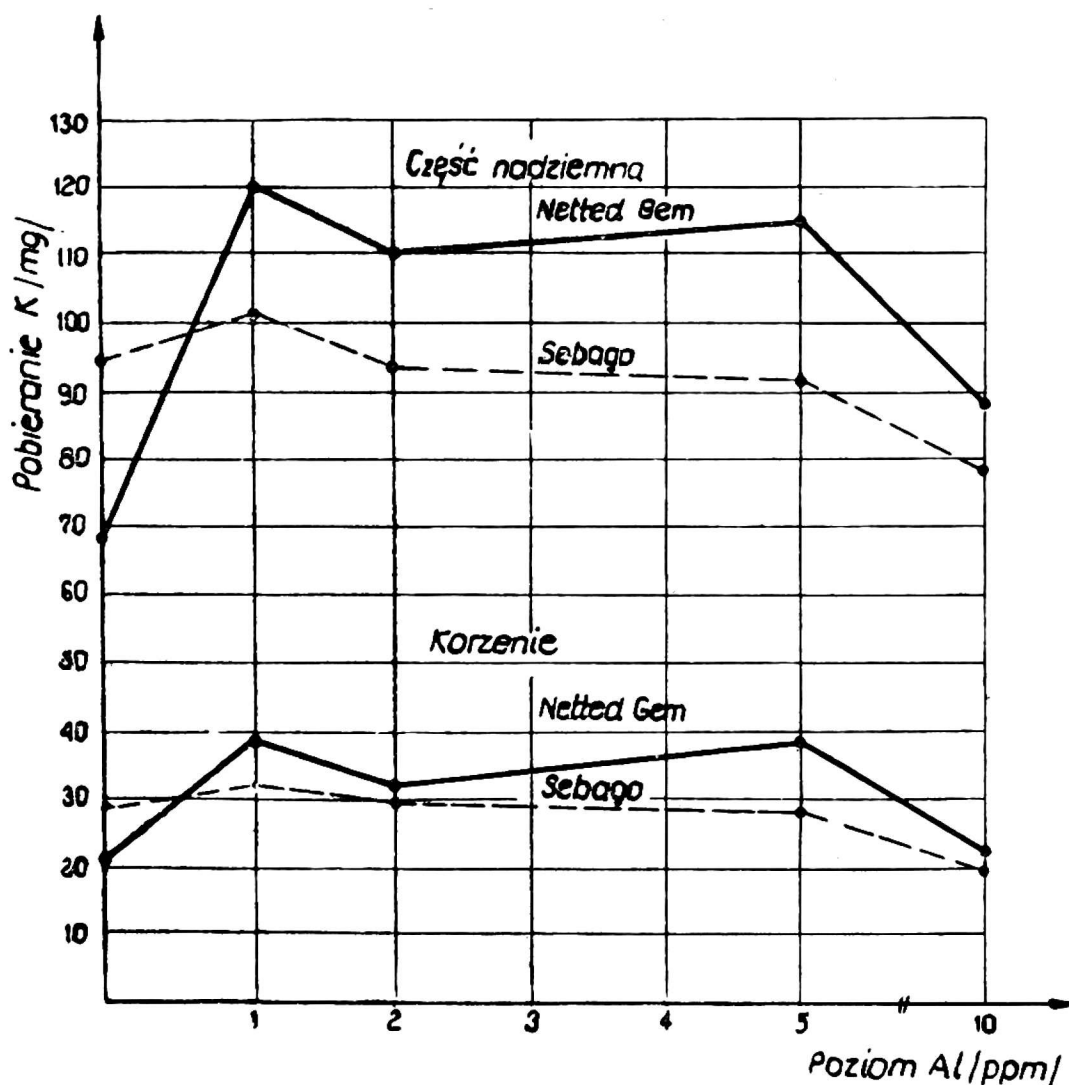
Rys. 4. Wpływ chlorku glinu, magnezu i potasu na pobieranie wapnia z roztworu  $\text{CaCl}_2$  o stężeniu  $10^{-3}$  N, przez korzenie pszenicy (12).

nie pobierania wapnia przez korzenie pszenicy. Zjawisko to jest widoczne zwłaszcza przy dłuższym okresie działania glinu (powyżej 24 godz.). Przemieszczanie wapnia do części nadziemnych w obecności soli glinu jest hamowane. Johnson, Jackson (19) twierdzą, że glin w roztworze korzeniowym powoduje podniesienie granicy deficytu wapnia w roślinie. Objawy toksyczności glinu są podobne do objawów braku wapnia w roślinie tzn. obserwuje się zahamowanie wzrostu korzeni, nie wytwarzanie włósników korzeniowych, śluzowacenie i brunatnienie korzeni (9, 19). Zaobserwowanym faktem należałoby tłumaczyć przyczyny więdnienia roślin podczas ich wzrostu na pożywce zawierającej nadmiar glinu.

Interesujące są wyniki prac Evansa i Kampratha (7). Stwierdzili oni, że zawartość glinu w glebach mineralnych jest związana ze stopniem wysycenia kompleksu sorbcyjnego gleby. Na glebach organicznych zawartość glinu w roztworze glebowym była zależna od stopnia wysycenia kompleksu sorbcyjnego przez glin. Gleby bogate w materię organiczną cechowały się niższą zawartością glinu w roztworze glebowym. Evans i Kamprath (7) równocześnie wykazali, że wapnowanie spowodowało zwiększenie plonu zielonej masy kukurydzy na glebach mineralnych, gdy stopień wysycenia kompleksu sorbcyjnego gleby przekraczał 70%. Na wszystkich przebadanych glebach kukurydza reagowała dodatnio na wapnowanie, gdy stężenie glinu w roztworze glebowym przekraczało wartość 40 m val/litr. W przypadku soi reakcja na wapnowanie była dodat-

nia tylko wtedy, gdy stopień wysycenia glinem przekraczał 30% pojemności sorbcyjnej. Dane te porównywano z wynikami prac innych autorów prowadzonych w kulturach wodnych, którzy wskazywali na konieczność zwracania uwagi nie tylko na zawartość glinu aktywnego, ale także na stopień wysycenia kompleksu sorbcyjnego tym pierwiastkiem. Tymi cechami gleb tłumaczy się zróżnicowanie odmianowe i gatunkowe roślin uprawnych w wymaganiach glebowych (10, 11, 14).

**Interakcja glin-potas.** Wiele gatunków roślin reaguje na stężenie 1—5 ppm Al wzrostem pobierania potasu. Stwierdzono to między innymi u ziemniaków odmiany *Netted Gem*, u której reakcja ta wy-

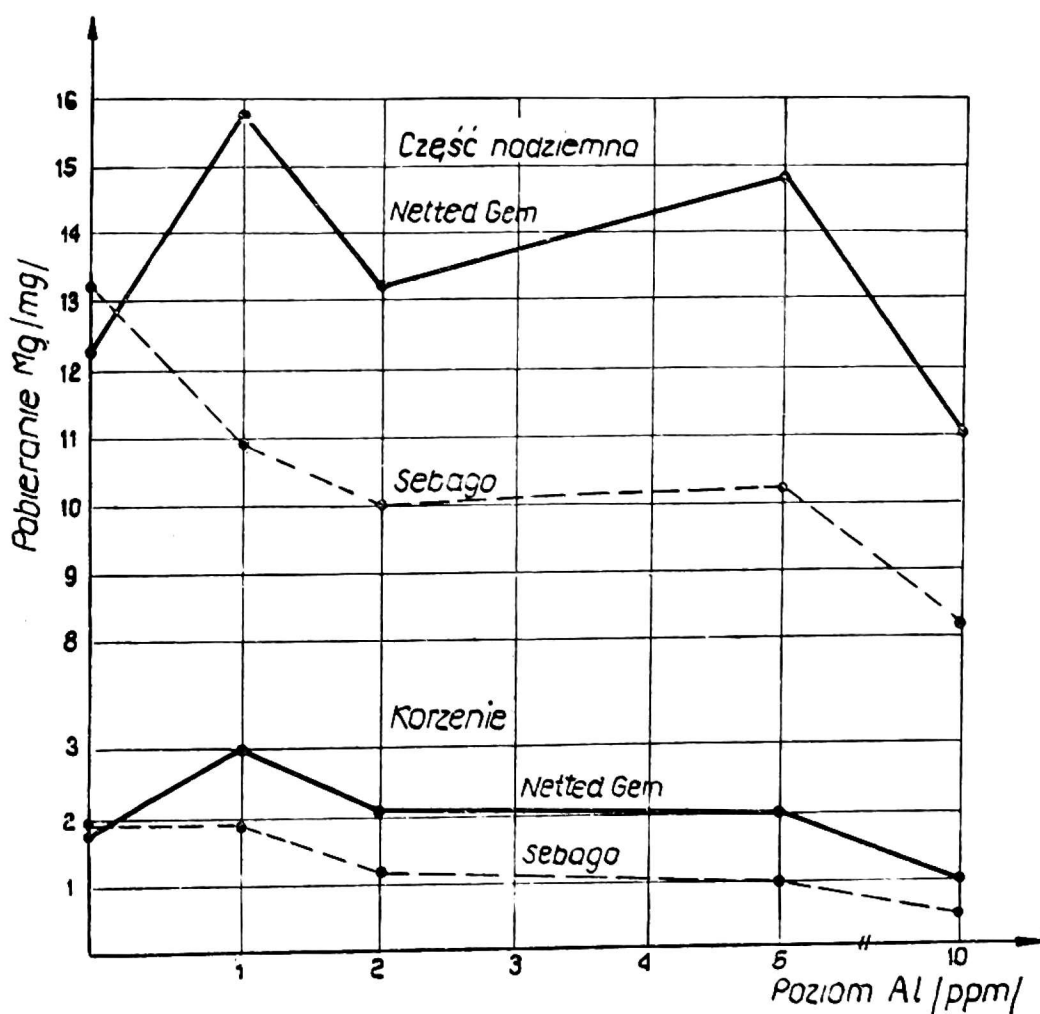


Rys. 5. Wpływ glinu na pobieranie potasu przez korzenie i przemieszczanie potasu do części nadziemnych ziemniaka (24)

stąpiła szczególnie silnie (23, rys. 5). Przy tym samym stężeniu glinu u odmiany *Sebago* wzrost pobierania potasu nie zachodził, natomiast u odmiany *Katahdin*, dodatek 1 ppm zwiększył pobieranie potasu przez korzenie. Wyniki te wskazują, że niski poziom glinu (1,2 lub 5 ppm) stymuluje absorpcję potasu u niektórych odmian ziemniaka i stymuluje również przemieszczanie tego pierwiastka do części nadziemnych. Wysoki poziom glinu (10 ppm) hamuje pobieranie potasu przez korzenie (23).

Koncentracja glinu  $1 \times 10^{-4}$  M obniża plon liści herbaty (38). Przypuszcza się, że rośliny herbaty mają jakiś mechanizm kontrolujący pobieranie glinu, wówczas gdy stężenie tego pierwiastka w glebie jest wysokie. Sugestia ta jest sprzeczna z hipotezą Chenery (4), który uważał, że herbata nie posiada w komórkach mechanizmu hamującego absorpcję glinu. Twierdzi się, że kationy glinu powodują zmniejszenie uwodnienia plazmy, a wraz z tym zmianę lepkości i przepuszczalności. Jony potasu natomiast wpływają na hydratację koloïdów komórki, zmniejszając lepkość i zwiększając przepuszczalność plazmy.

**I n t e r a k c j a g l i n - m a g n e z .** Doświadczenia z ziemniakami wykazały istnienie interakcji pomiędzy poziomem glinu a pobieraniem magnezu przez korzenie roślin. Odmiana ziemniaka *Netted Gem* w obecności glinu wykazała silniejszą absorpcję i przemieszczanie magnezu z korzeni do części nadziemnych, niż odmiana *Sebago*. Największe pobieranie i akumulacja magnezu u odmiany *Netted Gem* wystąpiła przy stężeniu glinu 1—5 ppm (23).



Rys. 6. Wpływ glinu na pobieranie magnezu przez korzenie i przemieszczanie magnezu do części nadziemnych ziemniaka (24)

**I n t e r a k c j a g l i n - m a n g a n .** W obecności glinu o stężeniu 1—5 ppm wzrasta pobieranie manganu przez korzenie odmian ziemniaka

Netted Gem i Sebago. Inne odmiany ziemniaka (Green Mountain, Katahdin) wykazują spadek zawartości manganu w częściach nadziemnych w obecności małych ilości glinu (23, tab 13).

**I n t e r a k c j a g l i n - ż e l a z o.** Na stężenie glinu 1—2 ppm, odmiany ziemniaka Netted Gem i Sebago reagują wzrostem pobierania żelaza i przemieszczania go do części nadziemnych rośliny (tab. 13). Gdy poziom glinu wzrósł do 10 ppm, przemieszczanie żelaza zostało całkowicie zahamowane (20, 24). Wynika z tego, że choć glin ułatwia „wejście” żelaza do korzenia, to akumulacja żelaza w korzeniach nie pociąga za sobą przemieszczania tego składnika do części nadziemnych rośliny.

**I n t e r a k c j a g l i n - m i e d ź.** Dodatek glinu nie wpływa na zawartość miedzi w częściach nadziemnych rośliny, jednakże w niskich stężeniach (1, 2 lub 5 ppm) glinu następuje stymulacja pobierania miedzi przez korzenie roślin (23, tab. 13). Istnieją dane wskazujące, że choroba palm kokosowych zwana „cadang-cadang”, wywołana jest niską zawartością miedzi i wysoką zawartością glinu (46).

**I n t e r a k c j a g l i n - c y n k.** Na podstawie licznych doświadczeń z ziemniakami Lee (23) twierdzi, że glin współzawodniczy z cynkiem o miejsce absorpcji korzeniowej, w związku z czym pobieranie cynku przez korzenie roślin jest osłabione (tab. 13).

### *Zapobieganie toksyczności glinu*

Jak stwierdzono na wstępie, glin zastosowany w wyższych stężeniach (ponad 5 ppm) wykazuje toksyczne działanie w stosunku do wielu gatunków roślin. Dlatego przeciwdziałanie toksyczności tego pierwiastka staje się ważnym zagadnieniem w uprawie roślin. Wright (44) wykazał, że można zapobiegać toksyczności glinu przez silniejsze nawożenie fosforowe. Sformułował on teorię „wewnętrznego strącania”, na podstawie której sugeruje, że fosfor tworząc z glinem fosforan glinu, unieczynnia go. Teoria ta dobrze tłumaczy zjawisko zmniejszania ilości przemieszczanego fosforu z korzeni do części nadziemnych pod wpływem jonów glinu, jednak nie wyjaśnia zjawiska szybkiego zahamowania podziałów komórkowych przy braku fosforu (3). Jak twierdzą Foy, Burns, Brown i Fleming (11), innym sposobem zmniejszającym toksyczne działanie glinu jest odpowiednie pH środowiska korzeniowego roślin. Ma to szczególne duże znaczenie na glebach typowo kwaśnych (pH 4—5). Należy również zaznaczyć, że materia organiczna jest substancją osłabiającą toksyczne działanie jonów glinu (40).

## Uwagi końcowe

W niniejszym artykule omówiono stan badań na temat roli glinu w życiu rośliny. Wyniki cytowanych badań wskazują, że składnik ten odgrywa istotną rolę w procesach życiowych. Reakcja rośliny na ten pierwiastek uzależniona jest od stężenia glinu w podłożu, tolerancji danej rośliny. Najbardziej odpowiedni okazał się zakres stężeń glinu od 0,5—5,0 ppm. Przy takich stężeniach zachodzi stymulacja wzrostu korzeni, zwiększenie produkcji nasion u szeregu gatunków traw oraz wzrost masy części wegetatywnych roślin. Mechanizm działania glinu nie jest jeszcze dokładnie poznany. Wiadomo, że pierwiastek ten wpływa na: 1) pobieranie i akumulację składników mineralnych, 2) podziały komórkowe, 3) syntezę DNA. Pewne trudności sprawia wyjaśnienie jego bezpośredniego udziału w procesach metabolicznych. Zagadnienie to wymaga szczegółowych badań.

Glin, który dotychczas był uważany za pierwiastek zbyteczny w życiu roślin, z przedstawionego bogatego materiału literaturowego wynika, że w określonych sytuacjach dla roślin może nawet korzystnie wpływać na ich wzrost i rozwój. Na podkreślenie zasługuje, że ważnym czynnikiem w przyswajaniu glinu niezależnie od jego działania jest odczyn podłoża. Wapniowanie gleb jest jednym z zabiegów agrotechnicznych zmniejszających toksyczne działanie glinu w stosunku do roślin uprawnych. Drugim, bardziej obiecującym sposobem będzie hodowla odmian odpornych na ujemne działanie tego składnika.

## LITERATURA

1. Armiger W. H., Foy C. D., Fleming A. L., Caldwell B. E.: *Agron. J.*, 60, 67—70, 1968.
2. Awad M. M., Kenworthy A. L.: *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 83, 68—73, 1963.
3. Clarkson D. T.: *Ann. of Botany.*, 29, 309—315, 1965.
4. Chenery E. N.: *Analyst*, 73, 501—502, 1948.
5. Christ E. G., Ulrich A.: *Grape Nutrition*, 295—343, wyd. N. F. Childers, „Fruit Nutrition” Horticultural Publications, New Brunswick, N. J., 1954.
6. Cooper J. P.: *Developmental genetics. Rep. Welsh Plant Breeding* 22—25, 1961.
7. Evans C. E., Kamprath E. J.: *Soil Sci. Amer. Proc.*, 34, 893—896, 1970.
8. Fleming A. L., Foy C. D.: *Agron. J.*, 60, 172—176, 1968.
9. Foy C. D., Brown J. C.: *Soil. Sci. Soc. Proc.*, 27, 403—407, 1963.
10. Foy C. D., Armiger W. H., Briggles L. W., Reid D. A.: *Agron. J.* 57, 413—417 1965.
11. Foy C. D., Brown J. C., Burns G. R., Fleming A. L.: *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 29, 64—67, 1965.
12. Foy C. D., Fleming A. L.: *Agron. J.*, 64, 815—818, 1972.
13. Foy C. D., Fleming A. L., Burns G. R.: *Soil Soc. Amer. Proc.*, 31, 513—521, 1967.

14. Foy C. D., Armiger W. H., Fleming A. L., Zaumeyer W. J.: *Agron. J.*, 59, 561—563, 1967.
15. Foy C. D., Fleming A. L., Schwartz J. W.: *Agron. J.*, 65, 123—126, 1973.
16. Hackett C.: *Nature*, 195, 471—472, 1962.
17. Hackett C.: *J. Ecol.*, 53, 315—333, 1962.
18. Hewitt E. J.: *Annu. Rep. Agr. and Hort. Res. Sta., Long Ashton, Bristol*, 82—96, 1947.
19. Johnson R. E., Jackson W. A.: *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 28, 381—386, 1964.
20. Kerridge P. C., Dawson D. M., Moore D. P.: *Agron. J.*, 63, 585—590, 1971.
21. Klimashevsky E. L., Markova J. A., Malysheva A. C.: *Dokl. AN SSSR*, 203, 711, 1972.
22. Klimashevsky E. L., Berezowsky K. K.: 3-rd Symposium on Accum., Translocation of Nutrients and Regulators in Plant Organisms, Warszawa, 473—496, 1973.
- 22a Koch E. J., Starling: *Agron. J.*, 21, 218—222, 1969.
23. Lee C. R.: *Agron. J.*, 63, 363—364, 1971.
24. Lee C. R.: *Agron. J.*, 63, 604—607, 1971.
25. Lee C. R.: *Agron. J.*, 64, 546—549, 1972.
26. Lityński T.: *Żyzność gleby i nawożenie*. PWN, Warszawa, 245—247, 1971.
27. Lockard R. G., Burridge J. C.: *Ann. of Bot.*, 29, 283—292, 1965.
28. Long F. L., Foy C. D.: *Agron. J.*, 62, 679—681, 1970.
29. MacLeod L. B., Jackson L. P.: *Can. J. Soil Sci.* 45, 221—234, 1965.
30. McLean F. T., Gilbert C.: *Soil Sci.*, 24, 163—175, 1927.
31. Millikan C. R.: *Proc. Roy. Soc. Victoria (N. S. Wales)* LXI, 25—47, 1949.
32. Quелlette G. J., Dessureaux L.: *Can. J. Plant Sci.* 38, 206—214, 1958.
33. Ragland J. L., Coleman N. T.: *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 26, 88—90, 1962.
35. Reid D. A.: Genetic control of reaction of aluminum in winter barley. *Odbitka z Barley Genetics II*. 1970.
36. Reid A. E., Fleming C. D., Foy C. D.: *Agron. J.*, 63, 600—603, 1971.
37. Sampson M., Clarkson D., Davies D.: *Science*, 148, 1476—1477, 1965.
38. Sivasubramaniam S., Talibudeen D.: *J. Sci. Food. Agric.*, 22, 325—329, 1971.
39. Smith P. F.: *Citrus Nutrition*, wyd. N. F. Childers, „Fruit Nutrition” Hort. Public., New Brunswick N. J., 223—294, 1954.
40. Sójkowski Z.: *Udział mikroelementów w metabolizmie roślin*. PWRiL, Warszawa, 1971.
41. Stiles W.: Other elements. *Encyclopedia of Plant Physiology*, Springer Verlag, Berlin, 4, 599—612, 1958a.
42. Stiles W.: Essential micro (tra-ce) elements. *Encyclopedia of Plant Physiology*, Springer Verlag, 4, 558—593, 1958b. (
43. Stolen O.: *Royal Vet. and Agr. Call. Yearbook Copenhagen*, 81—107, 1965.
44. Wright E., Donahue B. A.: *Plant Physiol.*, 28, 674—680, 1953.
45. Van Essen A., Dantuma G.: *Euphytica*, 11, 282—286, 1962.
46. Velasco J. R., Ferling S. N.: *Philipp. Agric.*, 43, 177—179, 1959.
47. Vose P. B., Randall P. J.: *Nature*, 196, 85—86, 1962.