

ANDRZEJ ANIOŁ

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie

TOLERANCJA ROŚLIN NA NISKIE pH GLEBY

W doświadczeniach w kulturach wodnych wykazano, że szkodliwe działanie niskiego pH związane jest przede wszystkim z wtórnymi efektami kwasowości, a nie z bezpośrednią toksycznością dużych stężeń jonów wodorowych. I tak, Arnon [4] wykazał, że większość roślin uprawnych rosła normalnie nie wykazując objawów zahamowania, na pożywkach w zakresie pH od 4 do 8, pod warunkiem wyeliminowania innych czynników toksycznych. Doświadczenia te wykazały również, że przy pH poniżej 3 korzenie badanych roślin ulegały uszkodzeniom, a przy pH powyżej 9 nie były zdolne do pobierania fosforu.

Rośliny uprawne różnią się wrażliwością na działanie szkodliwych czynników występujących na glebach kwaśnych [30]. Od składu chemicznego gleby zależy, który z czynników toksycznych jest najważniejszy przy niskim pH. W większości gleb mineralnych czynnikiem tym jest duże stężenie jonów glinu [50]. Jakkolwiek trudno określić optymalne wartości pH gleby dla poszczególnych gatunków uprawnych to jednak można wyodrębnić gatunki skrajne, tzn. takie które rosną i plonują dobrze wyłącznie na glebach o odczynie obojętnym lub lekko kwaśnym (lucerna, jęczmień, buraki cukrowe) oraz takie, które rosną i plonują dobrze wyłącznie na glebach kwaśnych (łubiny) [55].

Mechanizmy fizjologiczne determinujące tolerancyjność lub wrażliwość roślin na niskie pH gleby nie są w pełni znane. Na podstawie dotychczasowych badań wysunięto hipotezę stwierdzającą, że tolerancyjność lub wrażliwość różnych genotypów roślin na działanie któregoś z czynników toksycznych wynika z różnic w efektywności działania mechanizmu biochemicznego, jakościowo identycznego w obu typach roślin [51].

Różnice międzygatunkowe w tolerancyjności roślin na niskie pH gleby są wyraźniej widoczne na trwałych użytkach zielonych niż w uprawie polowej. Na łąkach i pastwiskach wiele gatunków rośnie we wzajemnej konkurencji, nieznacznie większa tolerancyjność jednego z nich może prowadzić do stopniowego wypierania pozostałych, zmieniając skład botaniczny [52].

Poznanie mechanizmów tolerancyjności roślin na niskie pH gleby wraz z istniejącą zmiennością w obrębie gatunków uprawnych pod wzglę-

dem tej cechy, stwarzają możliwości hodowli odmian bardziej tolerancyjnych na niskie pH gleby. Może to mieć duże znaczenie ekonomiczne dla gospodarki rolnej na glebach kwaśnych.

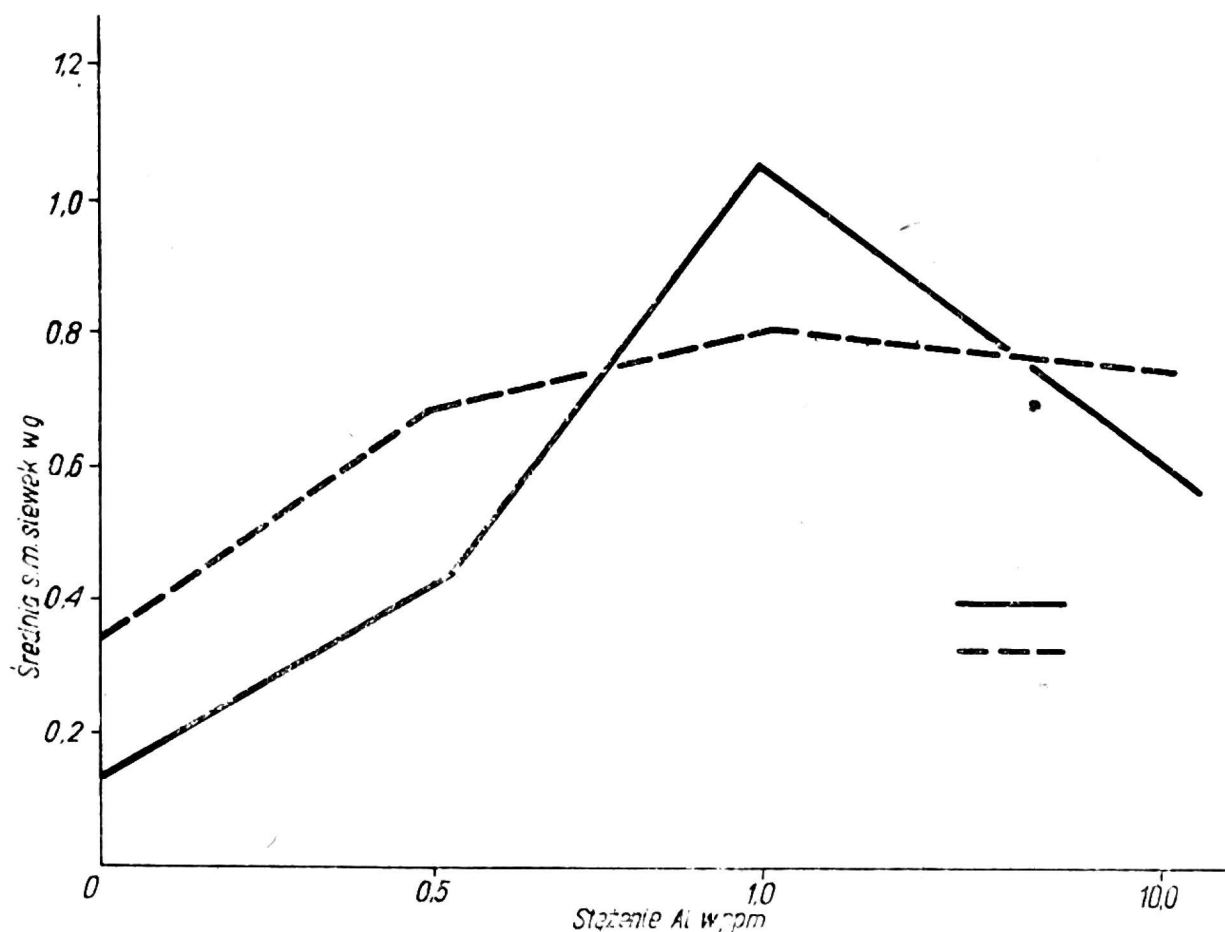
Tolerancyjność roślin w stosunku do glinu

Glin należy do czterech najpowszechniej występujących w glebach pierwiastków, natomiast jego zawartość w roślinach jest bardzo mała [56]. Zawartość glinu w glebach jest różna zależnie od jej typu, zawartości wapnia i in. [47]. Rośliny różnią się znacznie tolerancyjnością na zawartość jonów Al^{+3} w glebach. W przypadku zbóż, największą tolerancyjność wykazuje kukurydza, następnie owies, żyto, pszenica i jęczmień, który jest najbardziej wrażliwy ze zbóż [56]. Ligon [38] stwierdził, że zawartość glinu w glebie rzędu 1 ppm powoduje znaczne zahamowanie wzrostu u jęczmienia i prosa. Zawartość glinu w roślinach jest bardzo różna, zależnie od gatunku, części rośliny i jej wieku. Niektóre gatunki *Lycopodium* oraz niektóre mchy i bakterie akumulują znaczne ilości glinu [56]. W 1 kg suchej masy nasion fasoli, grochu i lnu stwierdzono zawartość 1 mg Al, w ziarnie zbóż 5 mg, w burakach pastewnych 6 mg, w ziemniakach 76 mg. Zielone liście zawierają znacznie więcej tego pierwiastka niż nasiona — szpinak 96—104 mg, rabarbar 166 mg, lucerna 190—240 mg, pszenica 70—230 mg. Stoklasa [60] stwierdził, że na ogół rośliny kserofityczne nagromadzają mniej glinu niż gatunki hydrofilne. Prawdopodobnie potwierdziły badania Znamenskigo [65] nad dwoma gatunkami pszenicy: *Triticum pseudococcum ferrugineum* i *Triticum pseudohostianum*, z których pierwszy jest kserofitem a drugi mezofitem.

Znaczenie fizjologiczne glinu w roślinach wyższych nie jest znane. Wiele doświadczeń wskazuje na to, że glin jest zbędny dla wzrostu i rozwoju roślin [13]. Z drugiej strony są dane, wskazujące na niezbędną rolę glinu dla wzrostu i rozwoju niektórych organizmów. Wykazano, że jest on niezbędnym składnikiem pokarmowym dla mchów [61] i grzybów [32]. Zdaniem niektórych autorów glin jest niezbędnym mikroelementem dla roślin *Lycopodium* [13], niektórych gatunków tropikalnych roślin motylkowych [3] oraz drzewa *Eucalyptus gumnifera* [43].

Foy [19] wykazał, że niektóre glony tolerują znaczne stężenia glinu w pożywce (do 12 ppm) bez ujemnego wpływu na wzrost, przy czym glony te wykazywały jednocześnie bardzo małe zapotrzebowanie na wapń. W przypadku wielu gatunków wykazano stymulujące działanie małych dawek glinu — poniżej 0,5 ppm, na wzrost roślin i to nawet w przypadku gatunków bardzo wrażliwych na toksyczne działanie wyższych stężeń tego jonu jak np. u jęczmienia. Mullette [43] wykazał, że glin w ilości

1 ppm stymulował wzrost siewek *Eucalyptus gumnifera* oraz zwiększał pobieranie fosforu przez korzenie tej rośliny (rys. 1).



Rys. 1. Reakcja siewek *Eucalyptus gumnifera* na różne stężenia glinu przy dwóch poziomach fosforu (43).

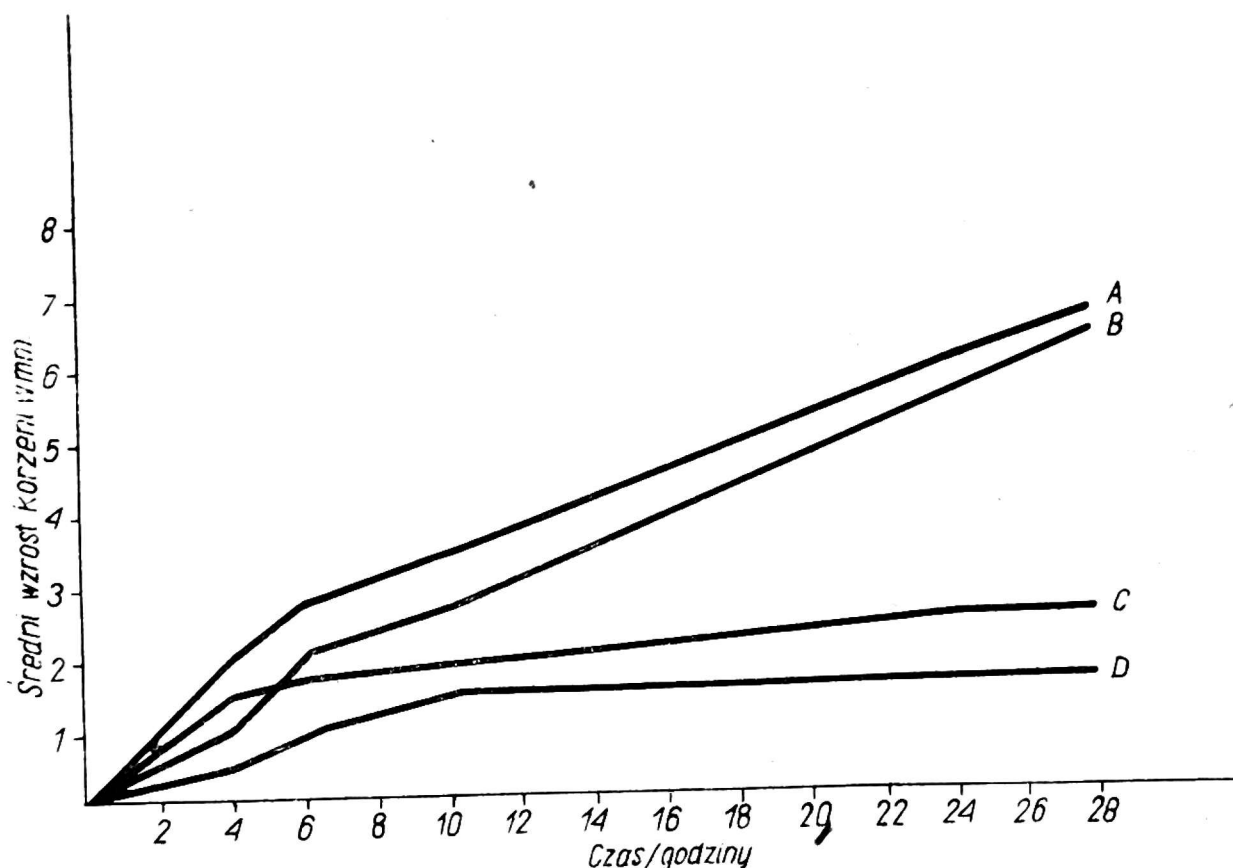
Stwierdzone fakty toksycznego działania glinu w większych stężeniach oraz jego stymulujący wpływ przy niskich dawkach skłoniły Grime'a [28] do wysunięcia następującej hipotezy wyjaśniającej te zjawiska: każda roślina posiada mniej lub bardziej wydajny mechanizm chroniący przed toksycznym działaniem wielowartościowych metali, szczególnie glinu. Jeśli mechanizm ten nie jest „wysycony” glinem z powodu braku tego pierwiastka w podłożu, wówczas „koncentruje” się na innym pierwiastku powodując spadek zawartości tego jonu w podłożu i objawy niedoboru u roślin. Niewielkie ilości jonów Al^{+3} „wysycają” mechanizm ochronny zapobiegają temu zjawisku, pośrednio stymulując wzrost. Mechanizm tolerancyjności jest w różnym stopniu wydajny u różnych gatunków i genotypów roślin, stąd też ilości glinu potrzebne do stymulacji wzrostu lub też powodujące objawy toksyczności, będą różne.

Fizjologiczny mechanizm toksycznego działania jonów Al^{+3}

Toksyczne działanie jonów glinu na wzrost jęczmienia i żyta jest znane od czasu doświadczeń Hartwella i Pembera [29]. Od tego momentu

w literaturze nagromadziło się wiele danych o toksycznym działaniu tego pierwiastka na rośliny, szczególnie na systemy korzeniowe. Typowym objawem toksyczności glinu jest zahamowanie we wzroście elongacyjnym korzeni, ich grubienie, zredukowana liczba korzonków oraz po dłuższym czasie brunatnienie stożków wzrostu. Siewki wrażliwe na działanie glinu nie są w ogóle zdolne do ukorzenia się albo też system korzeniowy jest tak zredukowany, że penetruje zaledwie kilka centymetrów gleby. W warunkach naturalnych siewki takie giną z braku wody i składników pokarmowych [8].

Jakkolwiek podobne objawy toksycznego działania jonów glinu na korzenie obserwowano u wielu gatunków roślin uprawnych i dzikich, to próby powiązania ich ze specyficznymi procesami fizjologicznymi są stosunkowo nieliczne. Ogólnie można stwierdzić, że toksyczne działanie glinu przejawia się w dwóch aspektach: bezpośrednim, poprzez oddziaływanie na procesy podziałów komórkowych i replikacji DNA [5], (rys. 2) oraz aktywności enzymów proteolitycznych ścian komórkowych [64], a także pośrednio, poprzez oddziaływanie na pobieranie i absorpcję fosforu [7, 53] i kilku kationów, łącznie z wapniem [10, 44] i potasem [10]. Przeglądu najnowszej literatury na temat fizjologicznej roli glinu w roślinach dokonali Nowaczyk i Borys [45].



Rys. 2. Wpływ glinu na wzrost elongacyjny korzeni cebuli (5)

A — stężenie fosforu = $2 \times 10^{-4} \text{M}$ NaH_2PO_4

B — stężenie fosforu = $5 \times 10^{-5} \text{M}$ NaH_2PO_4

C — fosfor jak w przypadku A + $2 \times 10^{-4} \text{M}$ $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$

D — fosfor jak w przypadku B + $2 \times 10^{-5} \text{M}$ $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$

Mechanizmy tolerancyjności u roślin na toksyczne działanie gleb kwaśnych

W wielu gatunkach roślin uprawnych i dzikich występują genotypy bardziej tolerancyjne od innych na działanie toksycznych czynników gleb kwaśnych. Takie ekotypy lub rasy wykryto w gatunku *Agrostis tenuis* [6, 33], pszenicy [26], jęczmienia [39], słonecznika [21], fasoli [20] i ryżu [62]. Mechanizmy warunkujące tolerancyjność nie są znane i są prawdopodobnie różne zależnie od charakteru dominującego czynnika toksycznego danej gleby. Hipotetyczne właściwości jakie powinna posiadać roślina tolerancyjna na zakwaszenie gleby, a szczególnie na toksyczne działanie jonów Al^{+3} , podaje Clarkson [8]. Reasumując wyniki licznych doświadczeń w kulturach wodnych autor ten stwierdza, że efektywny mechanizm odporności powinien zapewniać roślinie:

- 1) zdolność do wzrostu w warunkach bardzo niskiej zawartości dostępnego fosforu w glebie,
- 2) zdolność do wzrostu w warunkach niskiego stężenia wapnia,
- 3) zdolność do specyficznego wiązania glinu w cytoplazmie bez szkodliwego wpływu na metabolizm, bądź też posiadanie mechanizmu chelatowania jonów Al^{+3} ,
- 4) posiadanie mechanizmu zapobiegającego wnikaniu glinu do komórki poprzez precypitację tych jonów na jej powierzchni.

Żaden z postulowanych mechanizmów tolerancyjności nie został dotąd wykryty i eksperymentalnie stwierdzony, istnieją jednak pewne dane doświadczalne wskazujące na ich istnienie.

Dane uzyskane w badaniach nad toksycznym działaniem metali wielowartościowych wskazują, że mechanizm tolerancyjności jest specyficzny dla danego pierwiastka, i tak np. genotypy *Agrostis setacea* i *Secale cereale* tolerancyjne na glin nie są odporne na działanie innych trójwartościowych jonów o podobnych właściwościach chemicznych, takich jak gal, skand, itr i lantan, mimo że wpływ tych metali na podziały mitotyczne komórek merystematycznych korzenia jest identyczny jak w przypadku glinu [5, 9]; odmiana pszenicy Atlas 66 wykazująca znaczną tolerancję na glin, wykazuje znaczne zahamowanie we wzroście na glebie kwaśnej zawierającej mangan i odwrotnie, odmiana Monon wrażliwa na glin, wykazuje znaczną tolerancję w stosunku do manganu [22].

Wszystkie komórki, specjalnie jądra komórkowe, mogą być chronione przed działaniem potencjalnie toksycznych metali poprzez absorpcję lub chelatowanie ich jonów w ścianach komórkowych lub przestrzeniach międzykomórkowych. Aby proces ten był możliwy muszą istnieć specyficzne mechanizmy wiążące, składające się bądź to ze specyficznych komplek-

sów chemicznych, bądź też ze sprecyzowanych przestrzennie miejsc wiązania danego jonu.

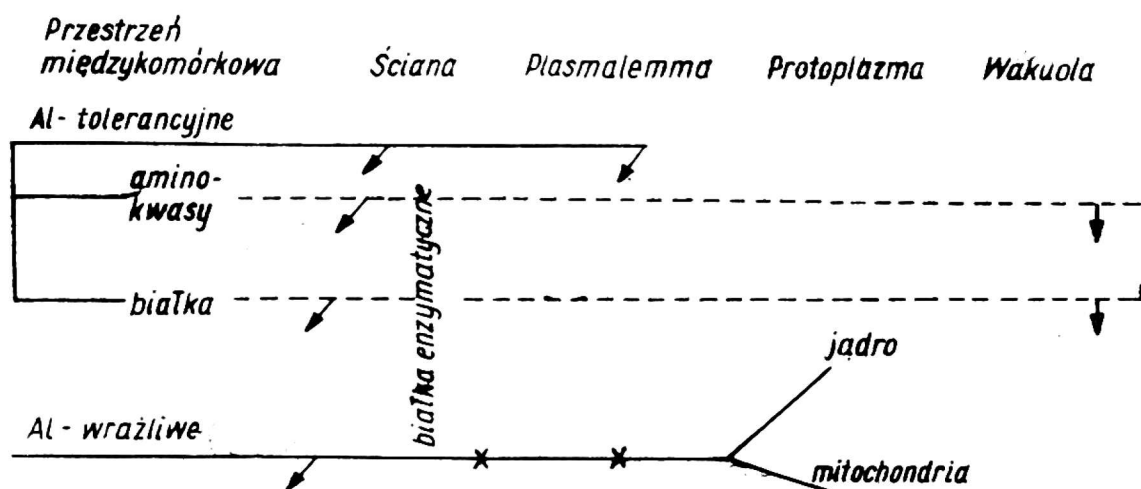
Istnieje wiele dowodów na istnienie absorpcji glinu w ścianach rosnących i dojrzałych komórek. W tym przypadku rolę związków absorbujących jony mogą pełnić ujemnie naładowane łańcuchy pektyn [34]. System taki może efektywnie wiązać napływające jony wielowartościowe tylko pod warunkiem dostatecznie szybkiego wzrostu korzenia, co gwarantuje, że stężenie toksycznych jonów nie osiągnie wartości krytycznej dla mechanizmu wiązania [31, 54]. Należy pamiętać, że układ: roślina-tolerancyjna-środowisko jest dynamiczny i tempo wzrostu i rozwoju tkanek w znacznym stopniu decyduje o tolerancyjności [50].

Również wiek i stopień zróżnicowania tkanek ma wpływ na tolerancyjność, na ogół rośliny w stadium siewek są najbardziej wrażliwe na toksyczne działanie metali, w późniejszych stadiach ich odporność wzrasta, nieraz nawet znacznie. Thawornwong i van Diest [62] wykazali np., że dla siewki ryżu odmiany Puang ngeon stężenie glinu rzędu 2 ppm było letalne, natomiast dla starszych roślin tej odmiany identyczne stężenie glinu było zupełnie nieszkodliwe. W przypadku ryżu ma to duże znaczenie praktyczne, ponieważ w pierwszym okresie rośliny te uprawia się w szkółkach a dopiero później wysadza w pole.

Należy przypuszczać, że przestrzenne rozmieszczenie łańcuchów pektyn wiążących jony ma większe znaczenie dla wydajności systemu tolerancyjności niż ich ilość [34]. Nie można również wykluczyć możliwości istnienia innych, nawet wydajniejszych mechanizmów kompleksowania jonów. Większa wrażliwość młodych komórek merystematycznych w porównaniu ze starszymi wiąże się prawdopodobnie z o wiele mniejszą grubością ścian komórkowych i tym samym z mniejszym potencjałem wiązania w nich jonów [7, 9]. Wiele danych wskazuje na to, że w procesie wiązania jonów w ścianach komórkowych biorą udział nie tylko cukry ale również aminokwasy [33].

Z licznych obserwacji wiadomo, że glin chelatowany (np. z EDTA) przestaje być toksyczny dla roślin [11], zatem istnienie w roślinie dostatecznie wydajnego mechanizmu chelatującego może być jednym z czynników warunkujących tolerancyjność [16, 54]. Jak wiadomo, powinowactwo poszczególnych kationów wielowartościowych w stosunku do danego miejsca ligandu zależy od stężenia, ładunku i średnicy danego jonu, zatem system taki może być wystarczająco specyficzny w stosunku do poszczególnych jonów [2]. Wiele związków występujących w cytoplazmie i przestrzeniach międzykomórkowych może tworzyć kompleksy z wielowartościowymi jonami. Mogą to być kwasy organiczne (jabłkowy, cytrynowy, szczawiowy) stanowiące system buforowy. Wiele danych wskazuje jednak, że kwasy te są bardziej związane z procesami utrzymywania rów-

nowagi jonowej niż z kompleksowaniem toksycznych metali [12, 37]. Aminokwasy i białka stanowią inną grupę związków, które dzięki olbrzymim możliwościom różnic w konfiguracji mogą pełnić rolę specyficznych substancji kompleksujących [2]. Jedną z istotniejszych cech wynikających ze współdziałania ligand-metal, jest fakt, że związany np. glin może być transportowany przez cytoplazmę i odkładany w wakuoli komórek kory korzeni, bez szkody dla metabolizmu rośliny [50]. Synteza takich specyficznych układów białkowych wiążących jony może przebiegać w komórkach bardzo szybko i może być indukowana przez wzrost stężenia danych jonów w środowisku (rys. 3).



Rys. 3. Prawdopodobne miejsca reakcji roślinnych systemów ochronnych z glinem w komórkach korzeni roślin tolerancyjnych i wrażliwych (50).

Innym mechanizmem tolerancyjności w stosunku do glinu może być zamiana w roślinach toksycznej formy kationu na nieszkodliwy anion. Gromadzenie przez rośliny tolerancyjne na glin jego anionów, wskazywałoby na istnienie takiego mechanizmu, przynajmniej u niektórych roślin [33].

Innym zjawiskiem obserwowanym u roślin, wskazującym na jego ochronny charakter jest wzrost pH w pobliżu korzeni roślin tolerancyjnych rosnących w kwaśnym środowisku [17, 23, 63]. Magistad [40] wykazał, że drobna zmiana pH rzędu z 4,0 do 4,5 powodują ogromną różnicę w rozpuszczalności glinu w wodzie. Podnoszenie pH przez korzenie roślin tolerancyjnych może powodować precypitację znacznej ilości jonów Al^{+3} w pobliżu korzeni, chroniąc je tym samym przed toksycznym działaniem tego pierwiastka. Jony glinu precypitowane są w glebie drogą hydrolizy do $Al(OH)_3$. Aby tego rodzaju mechanizm tolerancyjności był wystarczający roślina musi posiadać zdolność do wytwarzania odpowiednich ilości grup OH^- na powierzchni korzeni. Występowanie amorficznego $Al(OH)_3$ w ścianach komórkowych korzeni jęczmienia [7] oraz znacznie niższa

zdolność do wymiany kationów w korzeniach roślin tolerancyjnych na glin i mangan w gatunku *Lolium perenne* [63], wskazują na istnienie takiego mechanizmu w roślinach.

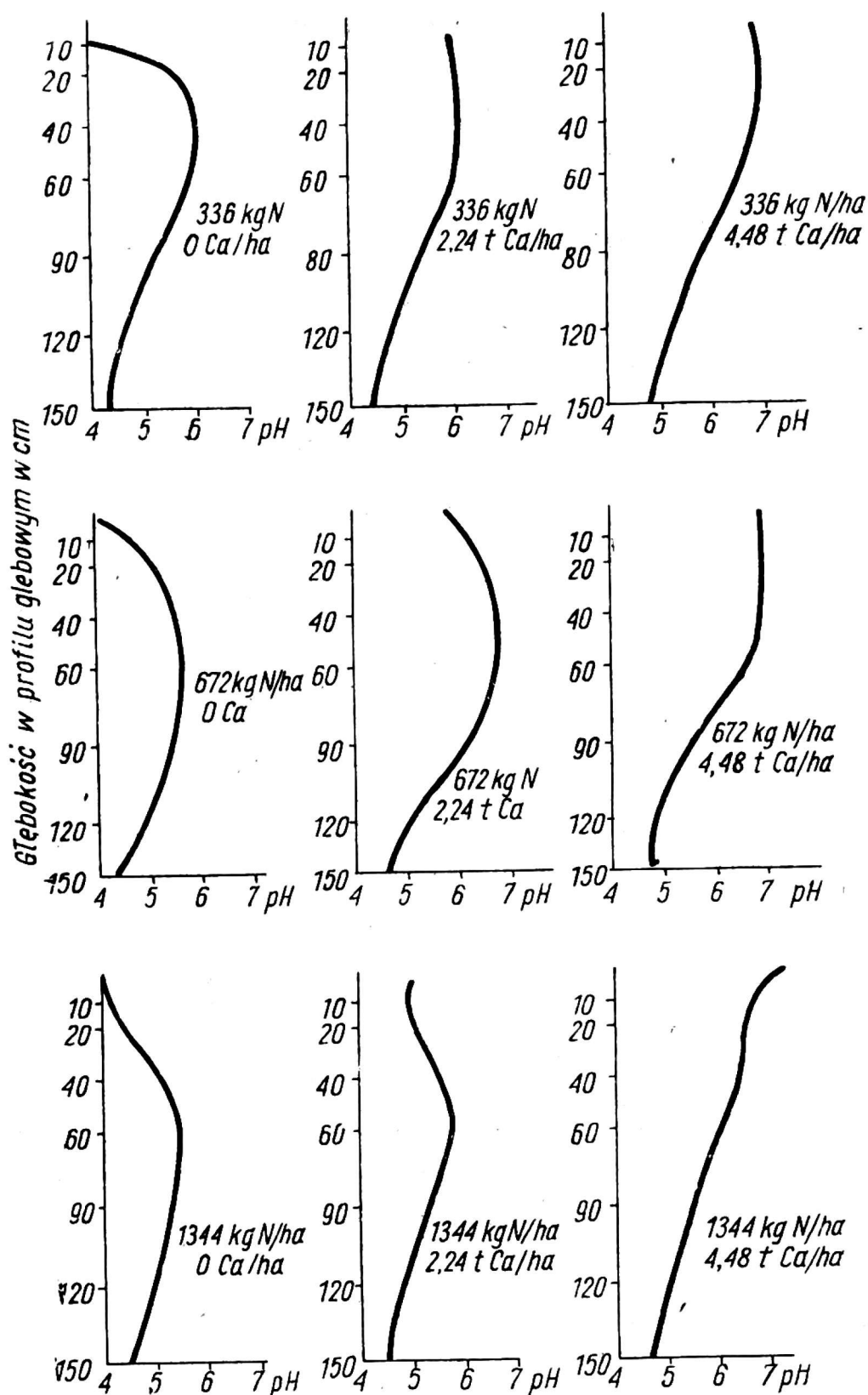
Reasumując można stwierdzić, że jakkolwiek istnieje szereg danych wskazujących na występowanie różnego typu mechanizmów warunkujących tolerancyjność roślin na toksyczne działanie jonów metali wielowartościowych, to jak dotąd nie udało się stwierdzić doświadczalnie istnienia żadnego z nich. Głównym problemem w tej dziedzinie jest zatem opracowanie metod pozwalających na izolację i identyfikację specyficznych kompleksów białek i metali bez ich uszkodzenia w trakcie analizy. Izolacja tych związków jest trudna ze względu na ich silne związanie z komórką roślinną [64].

Zmienność w obrębie gatunków uprawnych w reakcji na niskie pH gleby i możliwości hodowli odmian tolerancyjnych

R o ś l i n y z b o ż o w e

Najwięcej badań przeprowadzono nad tolerancyjnością pszenicy i jęczmienia. Niskie pH podglebia jest jednym z czynników w decydujący sposób ograniczających uprawę tych zbóż na wielu glebach. Wyhodowanie zatem odmian tolerancyjnych na zakwaszenie gleby miałyby duże znaczenie gospodarcze. Dodatkowym czynnikiem stymulującym badania nad tym zagadnieniem jest stwierdzony wpływ nawożenia azotowego na obniżanie się pH gleby. Palazzo i Duell [46], (rys. 4) badając wpływ nawożenia azotem i wapniem na kształtowanie się pH w profilu glebowym w ciągu 4 lat stwierdzili znaczne obniżanie się pH pod wpływem stosowanego N, przy czym stosowanie równoległe znacznego nawożenia Ca i to corocznie pozwoliło na utrzymanie pH w granicach 6,0—6,3 tylko w warstwie ornej gleby. Podobny proces obniżania się pH gleb pod wpływem nawożenia azotowego obserwowali Sins i Atkinson [57] oraz Abruna, Pearsons i Elkins [1]. Jakkolwiek zakwaszanie się gleb pod wpływem nawożenia azotem jest szczególnie silne w warunkach tropikalnych i mimo że można w dłuższych okresach czasu korygować je odpowiednim wapnowaniem, to faktem jest, że rośliny narażone są na krótkotrwałe okresy działania toksycznych czynników związanych z kwasowością, następujących po podaniu dawki nawożenia.

Również w rejonach, gdzie podstawowym plonem są ziemniaki dla których ze względów fitosanitarnych korzystne jest niskie pH gleby, odmiany pszenicy czy jęczmienia tolerancyjne na takie pH miałyby dużą wartość w systemie płodozmianowym.



Rys. 4. Wpływ czteroletniego nawożenia azotem w formie NH_4NO_3 i wapnem na kształtowanie się pH w profilu glebowym (46).

Badania nad zmiennością wśród odmian pszenicy pod względem reakcji na działanie szkodliwych czynników gleb kwaśnych prowadzono zarówno na glebach (pole, hale wegetacyjne, szklarnie) jak i w kulturach wodnych. Metodykę powszechnie stosowaną w doświadczeniach glebowych podaje Slotmaker [58], a w kulturach wodnych Reid [48] i Ker-ridge [36]. Badania porównawcze nad obiema metodami wykazały, że w

znacznej większości przypadków decydującym czynnikiem toksycznym w glebach kwaśnych są jony Al^{+3} oraz, że w związku z tym test w kulturach wodnych o kontrolowanym poziomie jonów glinu daje wyniki porównywalne z wynikami uzyskiwanymi w doświadczeniach prowadzonych na glebach. Metodyka kultur wodnych jest głównie stosowana w USA do testowania tolerancyjności odmian i stąd w pracach amerykańskich cały problem określa się jako toksyczność glinu czy też tolerancyjność na glin, podczas, gdy w Europie, gdzie badania prowadzi się głównie na glebach mówi się o tolerancyjności czy wrażliwości na zakwaszanie gleby. Testy w kulturach wodnych, ze względu na szybkość i prostotę są bardzo przydatne w programach selekcyjnych [36].

Mesdag i Slootmaker [42] przebadali kolekcję 300 odmian jarej i ozimej pszenicy w teście glebowym, a Kerridge, Dawson i Moor [36] testowali 50 odmian tego zboża w kulturach wodnych. W obu pracach stwierdzono zróżnicowanie w reakcji odmian na zakwaszenie gleby i zawartość w niej jonów glinu. Badania w kulturach wodnych pozwoliły na sklasyfikowanie odmian w trzech grupach, różniących się tolerancyjnością na glin: do pierwszej zaliczono odmiany nie reagujące zahamowaniem wzrostu siewek przy 6,4 ppm Al^{+3} w pożywce, do drugiej, odmiany tolerujące 2,4 ppm glinu ale wrażliwe na 6,4 ppm, oraz do trzeciej, odmiany wrażliwe na obecność 2,4 ppm Al^{+3} w pożywce. Podobną klasyfikację stosowano do odmian testowanych w doświadczeniach glebowych, grupując je w zależności od stopnia zahamowania wzrostu korzeni w 5 klasach oznaczonych 1, 3, 5, 7 i 9, przy czym w klasie 1 zgrupowano odmiany najbardziej tolerancyjne, a w klasie 9 najbardziej wrażliwe. Wyniki tych badań wskazują wyraźnie na związek między stopniem tolerancyjności a pochodzeniem odmiany: i tak, odmiany pochodzące z Brazylii i Meksyku wykazały wszystkie dużą tolerancyjność, natomiast odmiany europejskie wykazały znacznie mniejszą odporność i tylko niektóre z nich okazały się tolerancyjne (tab. 1). Jako wzorzec odmiany odpornej uznano brazylijską odmianę Colonias, a odmiany wrażliwej amerykańską odmianę Thatcher. Podobną zależność między tolerancyjnością a miejscem wyhodowania odmian wykazał Foy [24]. Odmiany Thore i Seneca wyhodowane w stanie Ohio wykazały znacznie większą tolerancję na gleby kwaśne i zawartość glinu niż odmiana Redcoat wyhodowana w stanie Indiana. Autor stwierdza w konkluzji, że dawne odmiany z Ohio były hodowane na glebach o kwaśnym podglebiu i tym samym bezwiednie selekcjonowane w kierunku tolerancyjności, współczesne odmiany wywodzące się z tego stanu odziedziczyły tą cechę po starych.

Przeprowadzone badania nad dziedziczeniem się cechy tolerancyjności pszenicy na jony glinu wykazały, że jest ona determinowana przez jeden lub kilka genów dominujących. Prawdopodobnie działa również szereg

Tabela

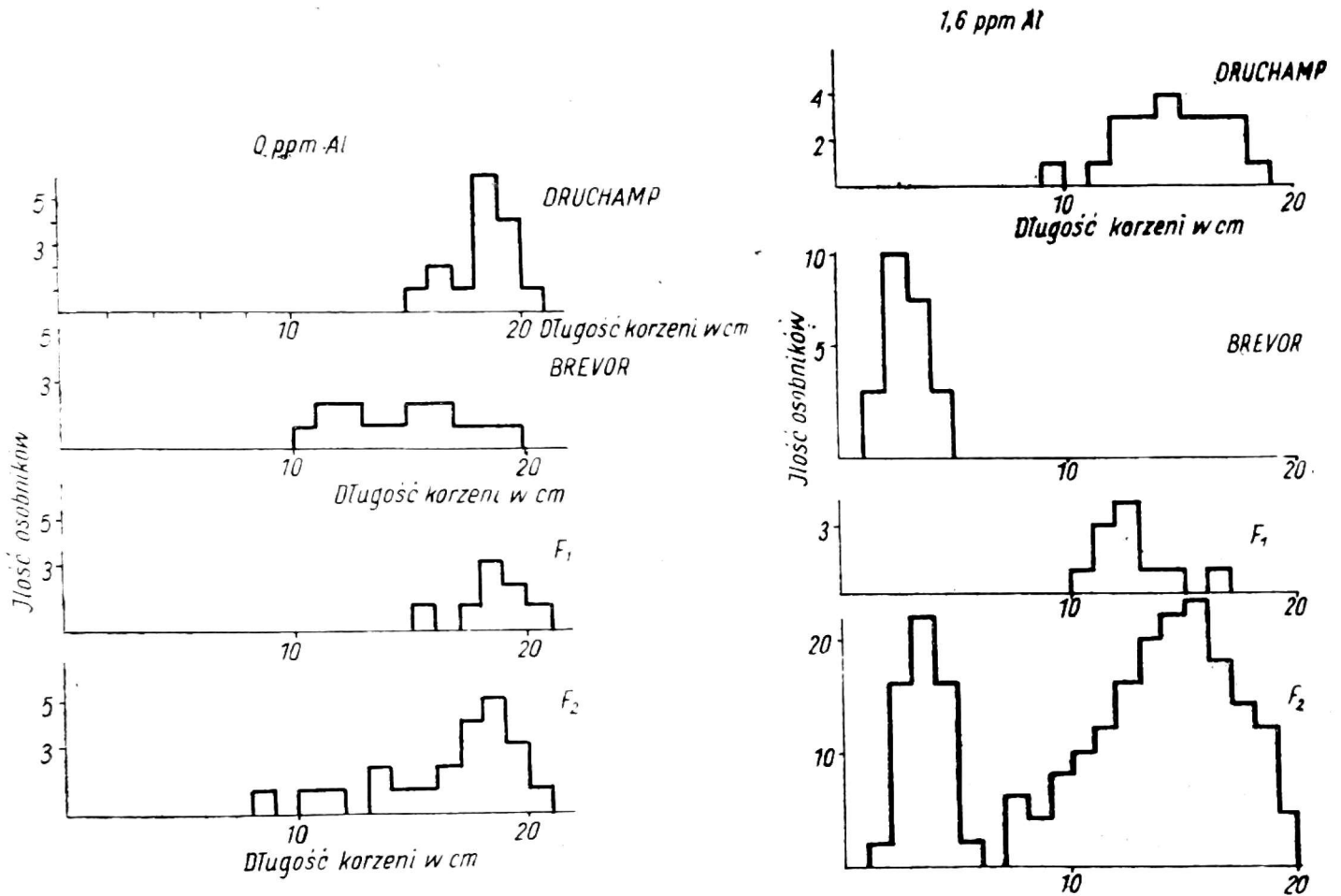
Tolerancyjność odmian pszenicy na zakwaszenie gleby w zależności od kraju, w którym je wyhodowano. Odmiany klasyfikowano w 5 grupach: od bardzo wrażliwych (grupa 9) do bardzo tolerancyjnych (grupa 1). (48)

Kraj	Ilość testowanych odmian	% odmian w poszczególnych grupach tolerancyjności				
		1	3	5	7	9
Holandia	28	—	—	11	57	32
Belgia	17	—	—	24	59	17
Skandynawia	42	—	—	38	31	31
Niemcy	68	—	7	41	37	15
Francja	75	—	5	40	38	17
Włochy	41	—	—	24	44	32
Kanada	24	—	4	8	25	63
USA	21	—	10	19	14	57
Brazylia	6	67	33	—	—	—
Meksyk	9	—	44	22	11	23

genów modyfikujących. Takie wnioski wynikają z rezultatów krzyżowania tolerancyjnej odmiany Druchamp z wrażliwą Brevor i analizy potomstwa F_1 i F_2 (rys. 5). W drugim pokoleniu uzyskano rozszczepienie roślin tolerancyjnych w stosunku do wrażliwych jak 155:54 co odpowiada stosunkowi 3:1. Podobne rezultaty uzyskano z innych krzyżowań [35]. Jednak ten jeden gen dominujący nie warunkuje pełnego mechanizmu tolerancyjności ponieważ odmiana Druchamp, zawierająca ten gen staje się wrażliwa na jony glinu po podniesieniu ich stężenia w pożywce, podczas, gdy inne odmiany tolerancyjne pozostają w dalszym ciągu odporne. Tym niemniej z uzyskanych dotąd rezultatów wynika, że dziedziczenie się cechy tolerancyjności u pszenicy jest nadspodziewanie proste, zatem hodowla w kierunku tolerancyjności powinna być stosunkowo łatwa. Taki mechanizm dziedziczenia pozwala na wyhodowanie linii izogenicznych pod względem tolerancyjności, użytecznych w badaniach biochemicznych nad mechanizmem tego procesu.

Innym problemem związanym z dziedziczeniem się cechy tolerancyjności u pszenicy jest lokalizacja odpowiednich genów w trzech różnych genomach tego zboża. Slotmaker [59] przeprowadził w tym celu badania nad tolerancyjnością na toksyczne czynniki gleb kwaśnych szeregu odmian gatunków biorących udział w filogenezie pszenicy. Wszystkie odmiany badanych di- i tetraploidalnych gatunków pszenicy i kozięncy były bardziej wrażliwe od współczesnych odmian pszenic heksaploidalnych. Jedynie w obrębie diploidów pszenicy obserwowano pewną zmienność.

Na podstawie uzyskanych wyników autor dochodzi do wniosku, że geny warunkujące tolerancyjność niektórych odmian pszenicy zlokalizowane być muszą w genomach A i D.

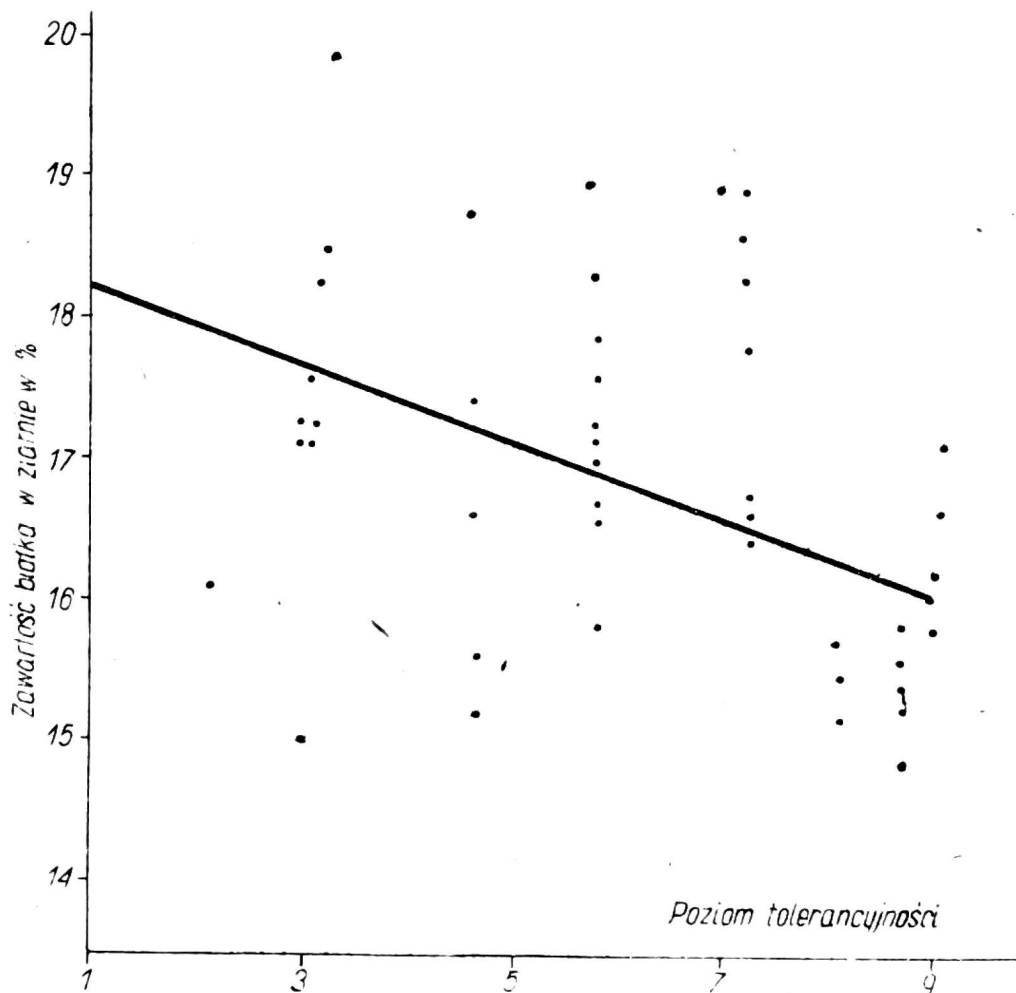


Rys. 5. Częstotliwość występowania osobników w poszczególnych klasach długości korzeni w odmianach rodzicielskich Druchamp i Brevor oraz pokoleniach F₁ i F₂ w warunkach braku i obecności glinu w kulturze wodnej (35).

W tym samym doświadczeniu przebadano również szereg odmian *Triticale*. Udział genomu żytniego w tym zbożu znacznie poprawił jego tolerancyjność na zakwaszenie gleby w porównaniu z pszenicą. Ciekawa jest natomiast obserwacja, że rody pszenżyta w których prowadzono selekcję w kierunku dobrze wypełnionego ziarna o „pszennym” wyglądzie, wykazały znacznie większą wrażliwość na niskie pH gleby niż rody o bardziej „żytnim” wyglądzie. Utrzymanie w *Triticale* dużej tolerancyjności na zakwaszenie gleby wydaje się być jednym z istotniejszych zadań w hodowli tego zboża. Zdolność do wzrostu i dobrego plonowania na glebach zakwaszonych, nienadających się do uprawy pszenicy, powinna być zasadniczą zaletą tego zboża. Zatem uwzględnienie cechy tolerancyjności na niskie pH gleby w programach hodowli pszenżyta jest sprawą zasadniczą.

Mesdag, Slotmaker i Post [41] wykazali, że istnieje pewna korelacja między zawartością białka w ziarnie i tolerancyjnością na niskie pH gleby odmiany Atlas 66 i jej potomstwa po skrzyżowaniu z szeregiem odmian typu HRWW (rys. 3). Z danych przedstawionych przez autorów wynika,

że selekcja na wysoką zawartość białka w ziarnie może być automatycznie selekcją w kierunku lepszej tolerancyjności w przypadku, gdy przynajmniej jedna z odmian rodzicielskich charakteryzuje się obiema tymi cechami.



Rys. 6. Zależność między tolerancyjnością na niskie pH gleby a zawartością białka w ziarnie 49 rodów pszenicy selekcjonowanych w kierunku wyższej zawartości białka (41).

Jakkolwiek w większości gleb kwaśnych głównym czynnikiem toksycznym jest znaczne stężenie jonów glinu, to w niektórych typach gleb czynnikiem tym może być inny metal np. mangan. W takim przypadku tolerancyjność odmiany nie przejawia się. Wykazano, że tolerancyjność jest specyficzna, tzn. odmiana tolerancyjna na glin może być bardzo wrażliwa na mangan i odwrotnie, jak wykazał to Foy [22] badając dwie odmiany pszenicy: Atlas 66 odporną na glin i Monon odporną na mangan. Atlas 66 okazała się bardzo wrażliwa na mangan, podczas gdy Monon była tolerancyjna w stosunku do manganu, natomiast bardzo wrażliwa na glin. Zatem przy opracowywaniu programów hodowlanych, mających na celu wyprodukowanie odmian tolerancyjnych na toksyczne działanie gleb kwaśnych należy uwzględnić zjawisko selektywności mechanizmów odporności.

W badaniach nad tolerancyjnością u jęczmienia wykazano, że zboże

to jest znacznie wrażliwsze na toksyczne działanie niskiego pH gleb i jonów glinu niż pszenica: przy stężeniu jonów Al^{+3} różnicującym pszenice na tolerancyjne i wrażliwe (4 ppm) wszystkie jęczmiona, podobnie jak di- i tetraploidalne pszenice, okazały się wrażliwe. O połowę niższa zawartość glinu (2 ppm) w pożywce różnicuje dopiero odmiany jęczmienia, podczas gdy większość odmian heksaploidalnych pszenic toleruje takie stężenie jonów glinu [58].

Foy [18] wykazał, że odmiany jęczmienia ozimego Smooth Awn, Dayton i Colonial 2 są bardziej odporne na glin niż odmiany Kearney i Will. Badając jęczmiona kanadyjskie Mac Leod i Jackson [39] stwierdzili również znaczne różnice w tolerancyjności między odmianami Charlottentown 80 i Herta. Podobnie jak w przypadku pszenicy, odmiany wyhodowane na glebach zakwaszonych są bardziej tolerancyjne od odmian pochodzących z gleb obojętnych [18]. Wrażliwa odmiana Kearney w porównaniu z tolerancyjną Dayton charakteryzuje się niższym pH w strefie korzeniowej gleby, wyższą zawartością glinu w korzeniach i niższym pobieraniem i transportem Ca do pędów [26, 10]. W badaniach nad kolekcją jarych jęczmion złożoną z 670 odmian stwierdzono, że około 10% form jest tolerancyjnych na niskie pH [14]. Spośród 1700 genotypów jęczmienia ozimego z kolekcji w Beltsville (USA) 200 okazało się tolerancyjnych. Wynik ten potwierdził się w badaniach w kulturach wodnych [58].

Dziedziczenie się cechy tolerancyjności u jęczmienia badał Sloodmaker [58] w potomstwie mieszańców odmian tolerancyjnych z wrażliwymi. Autor stwierdził, że tolerancyjność determinowana jest przez geny dominujące występujące w trzech, niezależnie dziedziczących się loci. Dominacja w każdym z loci jest niepełna, prawdopodobnie każde z loci posiada po kilka alleli. Podobne badania przeprowadził Reid [49], nad potomstwem mieszańców odmian tolerancyjnych (Dayton, Smooth Awn 86, Colonial 2) z odmianą wrażliwą (Kearney). Uzyskane wyniki wskazują, że tolerancyjność odmiany Smooth Awn 86 i Dayton determinowana jest przez taki sam gen oznaczony jako Alp. Podobnie jak w przypadku pszenicy, dziedziczenie cechy tolerancyjności jest u jęczmienia stosunkowo proste, co ułatwia hodowlę odmian odpornych.

Inne rośliny uprawne

Zmienność w reakcji na niskie pH gleby i związane z nim czynniki toksyczne badano w wielu gatunkach roślin uprawnych: traw, roślin motylkowych, słonecznika, bawełny itp. Tolerancyjność poszczególnych gatunków i genotypów traw badano w kontekście ich potencjalnej przydatności do rekultywacji hałd górniczych i zdewastowanych poboczy dróg. Fleming i inni [15] porównywali dwa gatunki: *Festuca arundinacea*

i *Eragrostis curvulvula*. Oba wykazały znaczną tolerancyjność na niskie pH i zawartość manganu w glebie w granicach od 4 do 64 ppm, natomiast różniły się znacznie tolerancyjnością na glin: przy stężeniu 4 ppm tego jonu wzrost *Festuca arundinacea* był zupełnie zahamowany, zarówno w korzeniach jak i w pędach, podczas gdy dla wywołania podobnego efektu u roślin *Eragrostis* stężenie jonów glinu musiało osiągnąć wartość 12 ppm. Dodatkowe nawożenie fosforem nie miało wpływu na tolerancyjność obu gatunków. Palazzo i Duell [46] badali reakcję kilku odmian *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Lolium perenne*, *Festuca longifolia* i *Festuca arundinacea* na gleby kwaśne. Spośród badanych form dwie odmiany *Festuca rubra*: Pennlawn i Highlight wykazały największą tolerancyjność a nawet reagowały spadkiem plonów proporcjonalnie do wzrostu pH w zakresie od 4,2 do 7,6. Wszystkie pozostałe odmiany reagowały na zakwaszenie większym lub mniejszym spadkiem plonu. Analizy chemiczne zebranego materiału roślinnego wykazały, że odporne odmiany *Festuca rubra* w znacznie mniejszym stopniu akumulowały glin niż odmiany wrażliwe.

Podobne badania przeprowadzono na licznych odmianach i gatunkach fasoli [20, 25]. Wykazały one istnienie znacznej zmienności w reakcji roślin tego plemienia na niskie pH gleby. Również i w tym przypadku stwierdzono zależność między stopniem tolerancyjności na zakwaszenie a pH gleb na których dane odmiany wyhodowano. Różnice genetyczne w reagowaniu na zakwaszenie gleb i zawartość w nich jonów glinu i manganu stwierdzono również u odmian słonecznika [21] i bawełny [27].

Przedstawione tutaj dane wskazują na istnienie zmienności genetycznej pod względem reakcji na zakwaszenie gleby w obrębie wszystkich badanych gatunków uprawnych. Istnienie takiej zmienności oraz względnie prosty system dziedziczenia się tolerancyjności wykazany u pszenicy i jęczmienia, pozwala na hodowlę odmian bardziej tolerancyjnych na zakwaszenie gleb i tym samym na znaczne zwiększenie produktywności rolniczej tych gleb.

LITERATURA

1. Abruna F., Pearson R., Elkins C.: Quantitative evaluation of soil reaction and base status changes resulting from field application of residually acidforming nitrogen fertilizers. *Soil Sci. Soc. Amer.* 22: 539—542, 1958.
2. Albert A.: „Selective Toxicity”, Methuen, London, 1968.
3. Andrews C. S., Johnson A. D., Sandland R. I.: The effect of aluminium on the growth and chemical composition of some tropical and temperate pasture legumes. *Aust. J. Agric. Res.* 24: 325—339, 1973.
4. Arnon D. I., Johnson C. M.: Influence of hydrogen ion concentration on the growth of higher plants under controlled conditions. *Plant Physiol.* 17: 525—539, 1942.

5. Clarkson D. T.: The effect of aluminium and other trivalent metal cations on cell division in root apices of *Allium cepa*. Ann. Bot. N. S. 29: 309—315, 1965.
6. Clarkson D. T.: Aluminium tolerance in species within the genus *Agrostis*. J. Ecol. 54: 167—178, 1966.
7. Clarkson D. T.: Interactions between aluminium and phosphorus on root surfaces and cell wall material. Plant and Soil, 27: 347—356, 1967.
8. Clarkson D. T.: Metabolic aspects of aluminium toxicity and some possible mechanism for resistance. w „Ecological aspects of the mineral nutrition of plants” ed. I. H. Rorison, Oxford, Blackwells, 1969.
9. Clarkson D. T., Sanderson J.: The uptake of polyvalent cation and its distribution in the root apices of *Allium cepa*: tracer and autoradiographic studies. Planta (Berlin) 89: 136—154, 1969.
10. Clarkson D. T., Sanderson J.: Inhibition of the uptake and long-distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. J. exp. Bot. 2: 823—851, 1971.
11. Clymo R. S.: An experimental approach to part of the calcicole problem, J. Ecol. 50: 707—731, 1962.
12. Dijkshoorn W.: The relation of growth to the chief ionic constituents of the plant. W „Ecological aspects of the mineral nutrition of the plant” ed. I. H. Rorison, 201—213, Blackwell, Oxford 1969.
13. Ellenberg H. I.: Mineralstoffe für die pflanzliche Besiedlung des Bodens. A. Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). Hdb. Pfl. Physiol. IV: 638—709, 1958.
14. Essen A. van Dantuma G.: Tolerance to acid soil conditions in barley. Euphatica, 11: 282—286, 1962.
15. Fleming A. L., Schwarz J. W., Foy D. C.: Chemical factors controlling the adaptation of weeping lovegrass and tall fescue to acid mine spoils. Agr. J. 66: 715—719, 1974.
16. Foy D. C., Brown J. C.: Toxic factors in acid soils. II Differential aluminium tolerance in plant species. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 28: 27—32, 1964.
17. Foy D. C., Burns R. G., Brown J. C., Fleming A. L.: Differential aluminium tolerance of two wheat varieties associated with plant induced pH changes around thier roots. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 29: 64—67, 1965.
18. Foy D. C., Armiger W. H., Briggles L. W., Reid D. A.: Differential aluminium tolerance of wheat and barley varieties in acid soils. Agr. J. 57: 413—417, 1965.
19. Foy D. C., Gerloff G. C.: Response of *Chlorella pyrenoidosa* to aluminium at low pH. J. Phycology 8: 268—271, 1972.
20. Foy D. C., Fleming A. L., Gerloff G. C.: Differential aluminium tolerance of two snapbean varieties. Agr. J. 64: 815—818, 1972.
21. Foy D. C., Orellana R. G., Fleming A. L.: Response of sunflower genotypes to aluminium in acid soils and nutrient solution. Agr. J. 66: 293—296, 1974.
22. Foy D. C., Fleming A. L., Schwartz J. W.: Opposite aluminium and manganese tolerance of two wheat varieties. Agr. J. 65: 123—126, 1973.
23. Foy D. C.: Roots alter pH. Agric. Res. 13: 1—4, 1964.
24. Foy D. C., Lafever H. N., Schwartz J. W., Fleming A. L.: Aluminium tolerance of wheat cultivars related to region of origin. Agr. J. 66: 751—758, 1974.
25. Foy D. C., Armiger W. H., Fleming A. L., Zaumayer W. J.: Differential tolerance of drye bean, snapbean and lima bean varieties to an acid soil high in exchangable aluminium. Agr. J. 59: 561—563, 1967.

26. Foy D. C., Fleming A. L., Burns G. R., Armiger W. H.: Characterisation of differential aluminium tolerance among varieties of wheat and barley. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 31: 513—521, 1967.
27. Foy C. D.: Response of cotton varieties to stress factors on acid soils. Speech at Cotton Improvement Conference, Dallas, Texas 1974.
28. Grime J. P., Hodgson J. G.: An investigation of ecological significance of lime-chlorosis by means of large-scale comparative experiments. W „Ecological aspects of the mineral nutrition of the plants”. Ed. I. H. Rorison, 67—99, Blackwell, Oxford, 1969.
29. Hartwell B. L., Pember F. R.: The presence of aluminium as a reason for the difference in the effect of so-called acid soil on barley and rye. *Soil Sci.* 6: 259—281, 1918.
30. Hewitt E. J.: A biological approach to the problem of soil acidity. *Trans. Int. Soc. Soil Sci. Meet. Dublin*, 1: 107—118, 1952.
31. Hodgson J. G.: A comparative study of the seedling root growth with respect to aluminium and iron supply. Ph. D. thesis, University of Sheffield, 1972, cyt. za Rorison (50).
32. Hou H. Y., Merkle F. G.: Chemical composition of ceratin calcifugous and calcicolous plants. *Soil. Sci.* 69: 471—486, 1950.
33. Jones R. G. W., Sutcliffe M., Marshall C.: Physiological and biochemical basis for heavy metal tolerance in clones of *Agrostis tenuis*. W „Recent advances in plant nutrition” ed. R. M. Samish, Gordon and Breach Sci. Publ. Inc., New York, vol. 2: 575—581, 1971.
34. Keller P., Deuel H.: Kationenaustauschkapazität und Pektingehalt von Pflanzenwurzeln. *Verlag Chemie*, 79: 119—131, 1957.
35. Kerridge P. C., Kronstad W. E.: Evidence of genetic resistance to aluminium toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill.). *Agr. J.* 60: 710—714, 1968.
36. Kerridge P. C., Dowson M. D., Moore D. P.: Separation of degrees of aluminium tolerance in wheat. *Agr. J.* 63: 586—591, 1971.
37. Lee J. A., Woolhouse H. W.: The relationship of compartmentation of organic acid metabolism to bicarbonate ion sensitivity of root growth in calcicoles and calcifuges. *New Phytol.* 70: 103—111, 1971.
38. Ligon W. S., Pierre H. W.: Studien über das lösliche Aluminium. II. Die kleinste Aluminiumkonzentration die auf Mais, Hirse und Gerste in Kulturlösungen nicht giftig wirkt. *Soil. Sci.* 34: 307, 1932.
39. MacLeod L. B., Jackson L. P.: Aluminium tolerance of two barley varieties in nutrient solution, peat and soil culture. *Agr. J.* 59: 359—363, 1967.
40. Magistad O. C.: The aluminium content of soil solution and its relation to soil reaction and plant growth. *Soil Sci.* 20: 181, 1925.
41. Mesdag J., Sloomaker L. A. J., Post J.: Linkage between tolerance to high soil acidity and genetically high protein content in the kernal of wheat *Triticum aestivum* L., and its possible use in breeding. *Euphitica*, 19, 163—174, 1970.
42. Mesdag J., Sloomaker L. A. J.: Classifying wheat varieties for tolerance to high soil acidity. *Euphitica*, 18: 36—42, 1969.
43. Mullette K. J.: Stimulation of growth in Eucalyptus due to aluminium. *Plant and Soil* 42: 595—499, 1975.
44. Munns D. N.: Soil acidity and growth of legumes. II. Reaction of aluminium phosphate, calcium and pH on *Medicago sativa* L and *Trifolium subterraneum* L., in solution culture. *Aust. J. Agric. Res.* 16: 743—755, 1965.

45. Nowaczyk E., Borys M.: Rola glinu w życiu roślin. Pos. Nauk Rol. 6: 2—24, 1974.
46. Palazzo A. J., Duell R. W.: Response of grasses and legumes to soil pH. Agr. J., 65: 678—682, 1974.
47. Rajan S. S., Perrott K. W., Saunders W. H.: Identification of phosphate reactive sites of hydrous alumina form proton consumption during phosphate adsorption at constant pH values. J. Soil Sci. 25: 438—447, 1974.
48. Reid D. A., Fleming A. L., Foy D. C.: A method for determining aluminium response of barley in nutrient solution in comparison to response in Al-toxic soil. Agr. J. 63: 600—603, 1971.
49. Reid D. A.: Genetic control of reaction to aluminium in winter barley. Barley Genetics II, 409—413, 1970.
50. Rorison I. H.: The effect of extreme soil acidity on the nutrient uptake and physiology of plants. W „Acid sulphate soil”. Proc. Int. Symp. on Acid Sulphate soils. Publ. 18, vol. 1, ed. H. Dost, Wageningen 1973.
51. Rorison I. H.: The calcicole-calcifuge problem. II. The effect of mineral nutrition on seedling growth in solution culture. J. Ecol. 48: 679—688, 1960.
52. Rorison I. H.: The use of nutrients in the control of the floristic composition of grassland. W „The scientific management of animal and plant communities for conservation.”, ed. E. Duffey, A. S. Watt, 66—67, Blackwell, Oxford, 1971.
53. Rorison I. H.: The effect of aluminium on the uptake of phosphate by excised sainfoin roots. New Phytol. 64: 23—27, 1965.
54. Rorison I. H.: The effect of aluminium on legume nutrition. W „Nutrition of the Legumes”, ed. E. G. Hallsworth, 43—61, Butterworth, London 1958.
55. Russell E. W.: „Soil Condition and Plant Growth”, Longmans, London, 523—534, 1961.
56. Scharer K.: Biochemie der Spurenelemente”, Paul Parey, Berlin 1955.
57. Sims J. L., Atkinson W. O.: Soil and plant factors influencing accumulation of dry matter in barley tobacco in soil made acid by fertiliser. Agr. J., 66: 775—778, 1974.
58. Sloomaker L. A. J.: Toleranz in Getreidenarten für einen niedrigen pH-wert des Bodens. Berichte über die Arbeitstagung 1972 der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtleiter, Gumpenstein, 198—209.
59. Sloomaker L. A. J.: Tolerance to high soil acidity in wheat related species, rye and *Triticale*. Euphitica, 23: 505—513, 1974.
60. Stoklasa J.: Über der Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen. Biochem. Ztsch. 128, 35, 1922.
61. Tauböck K.: Über die Lebensnotwendigkeit des Aluminiums für Pteridophyten. Bot. Arch. 43: 291, 1942.
62. Thawornwong N., van Diest A.: Influences of high acidity and aluminium on the growth of lowland rice. Plant and Soil. 41: 141—159, 1974.
63. Vose P. B., Randall P. J.: Resistance to aluminium and manganese toxicities in plants related to variety and cation-exchange capacity. Nature, 196: 85—86, 1962.
64. Woolhouse H. W.: Environment and enzyme evolution in plants. W „Phytochemical Phylogeny”, ed. J. B. Harborne, 207—231. Academic Press, London, New York.
65. Znamenskij J.: The influence of aluminium on xerophyte and mesophyte wheat. Ref. Bot. Zentralbl. 155, 395, 1929, cyt. za 56.