

F. MAJEWSKI

Zakład Uprawy i Nawożenia Roli — SGGW

Fizjologiczna rola boru w roślinie

Liczbę prac ogłoszonych na temat boru po roku 1930 oblicza Berger (7) na blisko 2000. Podobną liczbę podaje Philipson (47). W jednym tylko pięcioleciu 1938 — 1942 ukazało się ponad 800 prac. Zestawienie i omówienie wyników tych prac znaleźć można w referatach Shive'a (56), Bergera (7) lub w monografiach o mikroelementach Maksimowa (37), Scharrera (51), Stilesa (59) i Szkolnika (61), gdzie zagadnienie boru zajmuje zawsze największe miejsca.

Ta wielka ilość prac, nie licząc dawniejszych sprzed roku 1930, świadczy o wielkim zainteresowaniu badaczy tym składnikiem pokarmowym i nawozowym, świadczy również i o dużych trudnościach związanych z zagadnieniem boru.

Prace dawniejsze miały głównie za zadanie stwierdzenie potrzeby boru jako pokarmu dla roślin oraz zbadanie objawów zewnętrznych i wewnętrznych, występujących przy niedostatecznym odżywianiu roślin borem, bądź też przy nadmiernej jego ilości w pożywieniu mineralnym. Spełniły one ważne zadanie: bez względu na różnicę w stopniu zapotrzebowania roślin na bor, bez względu na niejednakową wrażliwość różnych roślin na dawki boru — niezbędnosc boru jako składnika pokarmowego dla wszystkich wyższych roślin stwierdzona została z całą pewnością. Prace te miały duże znaczenie dla produkcji roślinnej z tego powodu, że dały podstawę do rozpoznania u różnych uprawianych roślin zaburzeń chorobowych, wywołanych niedostatkiem lub nadmiarem pożywienia borowego.

Rozpoczęte później prace miały na celu zbadanie zachowania się boru w roślinie i określenie jego funkcji fizjologicznej. Podjęcie i prowadzenie tych badań możliwe było dopiero po opracowaniu dogodnych ilościowych metod oznaczania drobnych ilości boru, to znaczy dopiero po opracowaniu metody kurkuminowej (42) i szczególnie dogodnej metody chinalizarynowej (8, 45).

Przy braku boru w pożywce pojawiają się u roślin charakterystyczne objawy chorobowe. Są one wynikiem zmian anatomicznych w tkankach roślinnych. Z najważniejszych zmian wymienić należy: zamieranie tkanki twórczej stożków wzrostu, nienormalny podział komórek, nadmierny rozwój miazgi, rozpad komórek parenchymatycznych, rozpad tkanek przewodzących. Te zmiany wewnętrzne powodują w następstwie zewnętrzne objawy chorobowe, a mianowicie zahamowanie wzrostu korzeni, zahamowanie normalnego wzrostu pędów. Rośliny przybierają wygląd krzaczasty. Liście chorych roślin stają się kruche, łamliwe, o nienormalnym ustawieniu. Części wierzchołkowe rośliny są w mniejszym lub większym stopniu nienormalnie zabarwione. Wreszcie występuje cał-

kowe zamieranie młodszych, wierzchołkowych części rośliny. Brak boru wywołuje zmiany w komórkach generatywnych, co uniemożliwia normalny przebieg procesu zapłodnienia. Pojawienie się zewnętrznych oznak głodu borowego związane jest ze znacznym spadkiem plonu roślin, a przede wszystkim ze znacznym spadkiem lub nawet całkowitym brakiem plonu nasion czy owoców. Interesujący jest fakt, że objawy braku boru przypominają objawy braku wapnia w pożywieniu mineralnym.

Wysokie dawki boru działają na rośliny toksycznie. Przy nadmiernych dawkach występuje naruszenie struktury komórek i tkanek. Między innymi stwierdzono degenerację chloroplastów, brunatnienie skórki miększu palisadowego i gąbczastego. Szczegółowy opis skutków niedostatku lub też nadmiaru pożywienia borowego podany jest w wymienionych wyżej monografiach lub w poszczególnych pracach (3, 5, 10, 16, 18, 20, 22, 26, 27, 31, 35, 43, 44, 57, 66).

Zewnętrzne i wewnętrzne objawy głodu borowego są następstwem nienormalnego przebiegu procesów zachodzących w roślinach. Stąd też badając poszczególne procesy można by poznać rolę boru. Należy jednak od razu podkreślić, że o ile dobrze znamy wpływ boru na wzrost i plon roślin, to fizjologiczna funkcja, czy fizjologiczne funkcje boru dotychczas zostały wyjaśnione w stopniu bardzo słabym i w ogromnej ilości prac naukowych z tego zakresu spotykamy bardzo dużo sprzeczności. Rozpatrzmy bliżej niektóre zagadnienia.

A. Przemiana węglowodanów

Znany od dawna jest fakt (21, 26), że liście roślin zaopatrzonych w niedostateczną ilość boru odznaczają się nadmiernie zwiększoną zawartością węglowodanów, a przede wszystkim cukrów. Jest to fakt bezsporny, nie budzący żadnych zastrzeżeń. Istnieją jednak różnice w sposobie wytłumaczenia przyczyn tego nierównomiernego rozmieszczenia węglowodanów. Jedni z badaczy (21, 26, 70) widzą przyczynę nagromadzenia węglowodanów w liściach w niemożności ich przemieszczenia do innych organów na skutek zmian patologicznych w tkankach przewodzących. Badania Prianisznikowej (48) nad zmianami anatomicznymi w tkankach przewodzących słonecznika przy braku boru wykazały, że zmiany te występują w krótkim czasie po odjęciu boru. Ostre różnice pojawiły się w budowie tkanek przewodzących górnych liści i wierzchołka łodygi. Autorka przypuszcza, że zmiany anatomiczne występują w okresie dyferencjacji naczyń z kambium. Ten fakt potwierdzałby pogląd, że główną przyczyną nagromadzenia cukru w liściach są zmiany patologiczne w tkankach przewodzących.

Innego zdania jest Szkolnik (61, str. 369). Uważa on bowiem, że duże nagromadzenie węglowodanów w liściach jest wywołane zahamowaniem wzrostu rośliny, szczególnie wzrostu korzeni przy niedostatku boru. Przy zahamowanym wzroście zmniejsza się zapotrzebowanie na węglowodany, ich przemieszczenie ulega również zahamowaniu. I to ma być przyczyną znacznego nagromadzenia się tych składników w liściach. Szkolnik uważa, że jeżeli nawet istnieje pewna trudność w przemieszczeniu węglowodanów na skutek zmian w tkankach przewodzą-

cych, to ta trudność może wystąpić jedynie w późniejszym okresie, wówczas gdy zmiany w tkankach przewodzących zaznaczają się wyraźnie. Na poparcie swojego wniosku Szkolnik przytacza wynik doświadczenia z roku 1934, w którym w jednej serii len otrzymywał bor przez cały czas, a w drugiej serii bor był wyłączony przez 15 — 20 dni. Oznaczenia cukrów rozpuszczalnych w liściach, łodygach i korzeniach wykazały, że na pożywce bezborowej była znacznie zwiększona zawartość cukrów w liściach i wyraźnie większa w korzeniach. Natomiast nie wystąpiły różnice w zawartości cukrów w łodygach.

Inaczej jeszcze zapatruje się na to zagadnienie Biełousow (za Jakowlewą, 25). Twierdzi on mianowicie, że nienormalne rozmieszczenie cukru jest rezultatem nienormalnego przebiegu procesów przemiany jednych węglowodanów w drugie i że funkcja boru związana jest właśnie z tymi przemianami. Z tej lub innej przyczyny utrudnione przemieszczenie nadmiaru węglowodanów z liści do innych organów przy niedostatecznej ilości pożywienia borowego odbija się ujemnie na wzroście i końcowym plonie rośliny.

Przeciwnie, dostarczenie roślinom pożywienia borowego wywiera dodatni wpływ nie tylko na plon roślin, ale i na jakość plonu. Powiększa się mianowicie na przykład zawartość cukru w korzeniach buraków, w owocach pomidorów, zawartość skrobi w ziemniakach. Kiedrow-Zichman (30) potwierdził zwiększenie zawartości cukru w marchwi jadalnej, Buzower (15) zawartości skrobi w bulwach ziemniaka, Agafonowa (1) zawartości skrobi w nasionach gryki i bulwach ziemniaka, Scripture i McHargue (55) zawartości cukrów w korzeniach rzodkiewki.

Znane są dalej prace, wykazujące że dostarczenie roślinom boru przez normalne nawożenie lub przez zastosowanie oprysków zwiększa intensywność fotosyntezy. Jakowlewa (25) wykazała to bardzo wyraźnie w doświadczeniu z burakiem cukrowym. Większa intensywność fotosyntezy jest prawdopodobnie związana z większą zawartością chlorofilu (14, 61, str. 366). Richter (za Maksimowem, 37), stwierdzając zwiększenie intensywności fotosyntezy pod wpływem boru, nie znalazł nigdy nagromadzenia cukrów w liściach, bo przemieszczenie cukrów do innych organów rośliny odbywało się bez żadnych przeszkód. Wyniki te w pełni zostały potwierdzone przez inne prace (Ważenin i Bielakowa, 69, Jakowlewa, 24, Agafonowa, 1). W wymienionej już pracy Jakowlewa (25), badając przemiany węglowodanów w liściach sałaty w zależności od pożywienia borowego, stwierdziła że w roślinach na pożywce bez boru nagromadziło się dużo cukrów, szczególnie sacharozy, i że po dostarczeniu boru do pożywki nastąpiło szybkie przemieszczenie sacharozy z liści do innych części rośliny. Zmiana w zawartości sacharozy stwierdzona została na drugi dzień po przeniesieniu roślin na pożywkę z borem.

Nawiązując do poglądów Szkolnika o przyczynie nagromadzenia cukrów w liściach roślin niedostatecznie zaopatrzonych w bor, trudno przypuścić, aby w tak krótkim czasie wystąpiły tak duże różnice we wzroście, aby mogło to być przyczyną odpływu cukru z liści. A z drugiej strony trudno znów przypuścić, aby w tak krótkim czasie wystąpiły na tyle korzystne zmiany w budowie tkanek przewodzących, aby odpływ węglowodanów mógł tak silnie się zwiększyć. Przyczyna nagromadzenia cukrów w liściach przy braku boru, albo inaczej, przyczyna łatwego przemieszczania cu-

krów z liści do innych organów w obecności boru musi tkwić gdzie indziej. Jakowlewa przypuszcza, że rola boru w roślinach polega na wpływie tego składnika na system enzymatyczny roślin. Można by sądzić, że przy głodzie borowym aktywność enzymów hydrolizujących powinna być obniżona i to może powodować zmniejszony odpływ cukrów z liści. Jakowlewa sprawdziła tę hipotezę w doświadczeniu z młodymi roślinami słonecznika, określając w liściach działanie inwertazy metodą Kursanowa (25). Wyniki podaje tabela 1.

Tabela 1

Wpływ boru na syntezę i hydrolizę sacharozy w liściach słonecznika (mg cukru inwertowanego na 1 g suchej masy)

	Synteza	Hydroliza	Stosunek synteza: hydroliza
Bez boru	44,75	17,25	2,6
Z borem	4,01	55,37	0,07

Hydrolityczna aktywność inwertazy w liściach przy głodzie borowym jest znacznie mniejsza aniżeli w liściach z roślin normalnie zaopatrzonych w bor. Jakowlewa przypuszcza, że ta osłabiona działalność hydrolityczna może być zasadniczą przyczyną nagromadzenia cukru w liściach w wypadku głodu borowego. W doświadczeniach z dwiema odmianami ziemniaka Buzower (15) potwierdził te wyniki. Hydrolityczna aktywność inwertazy w liściach ziemniaków nawożonych borem była wyższa aniżeli w liściach roślin bez boru.

Skomplikowane, trudne zagadnienie przemian węglowodanowych w roślinach i zagadnienie udziału boru w tych przemianach zyskało nowe naświetlenie w pracy Gauch'a i Dugger'a (19). Opierając się na dawno znanej zdolności jonu boranowego łączenia się ze związkami organicznymi zawierającymi grupy hydroksylowe i na własnościach tych związków boro-organicznymi (72), autorzy wysunęli hipotezę, że w obecności boru sacharoza jako związek zjonizowany będzie ulegała łatwiejszemu przeniesieniu wewnątrz rośliny aniżeli w postaci cząsteczek nie zjonizowanych. Hipoteza ta została w pełni potwierdzona przez wyniki doświadczeń. W pierwszych doświadczeniach badano w aparacie Warburga oddychanie korzonków fasoli i grochu zanurzonych w roztworze samej sacharozy i sacharozy z małym dodatkiem boru. Dodatek boru do sacharozy wpłynął wybitnie dodatnio na intensywność oddychania, co było dowodem znacznie łatwiejszego przenikania sacharozy lub produktów jej hydrolizy do komórek korzonków. W doświadczeniach innych badano rozchodzenie się w roślinie sacharozy po zanurzeniu liścia pomidora w roztworze sacharozy ze znacznym węglem. Użyta również była sacharoza bez dodatku i z dodatkiem boru (jako kwasu borowego) w koncentracji 10 mg B/litr. Stwierdzono, że sacharoza z dodatkiem boru przechodziła do wierzchołka łodygi kilkakrotnie szybciej niż sama sacharoza. Wyniki te słusznie uważają autorzy za dowód, że sama sacharoza z trudem przenika do komórek, natomiast łatwo czyni to sacharoza z dodatkiem boru. Autorzy wyciągają wniosek, że oznaki głodu borowego mogą być wywołane brakiem cukrów w tkankach kambium, wierzchołka łodygi, wierzchołka korzeni, kwiatów czy owoców.

Dostateczne zaopatrzenie roślin w pożywienie borowe sprzyja więc w taki czy inny sposób przemieszczeniu asymilatów do korzeni, owoców,

nasion. Tym się tłumaczy korzystny wpływ boru na plon roślin i na polepszenie jego jakości. Ten dodatni wpływ boru dobrze jest znany, jednakże, jak dotychczas, nie znamy dokładnie roli boru w przemieszczaniu i procesach hydrolizy — syntezy węglowodanów.

B. Procesy oksydoredukcyjne

Od dawna wiadomo było, że przy braku boru w kulturach wodnych pierwsze objawy głodu borowego pojawiają się na korzeniach, a później dopiero na częściach nadziemnych. U roślin o większych wymaganiach w stosunku do boru objawy głodu borowego występują bardzo szybko. Już po kilkunastu godzinach po odjęciu boru z pożywki można stwierdzić wyraźne zmiany we wzroście i wyglądzie korzeni. Szkolnik (64) wysunął przypuszczenie, że bor w kulturach wodnych, przy słabym przewietrzaniu, w jakiś sposób poprawia zaopatrzenie korzeni w tlen.

Dla sprawdzenia tego przypuszczenia założono kultury wodne z dodawaniem do pożywki bezborowej nadtlenku wodoru. Wiadomo, że nadtlenek wodoru zdolny jest utleniać biologicznie ważne związki w obecności katalizatora albo rozpadać się na wodę i tlen przy udziale katalazy. Doświadczenie przeprowadzono w kulturach wodnych z lnem w naczyniach półlitrowych. Poza serią bezborową były serie z różnymi ilościami codziennie dodawanego nadtlenku wodoru oraz seria z 0,5 mg B/litr. W kulturach bez boru jedna seria była bez przewietrzania, druga codziennie przewietrzana. Otrzymane wyniki charakteryzuje tabela 2.

Tabela 2

Sucha masa w gramach na słój

		Części nadziemne	Korzenie
I doświadczenie	Bez boru	0,0466	0,0040
	3 krople 1% H ₂ O ₂	0,0804	0,0112
	3 krople 3% H ₂ O ₂	0,1644	0,0196
	3 krople 8% H ₂ O ₂	0,1023	0,0174
	Z borem	0,2618	0,0341
II doświadczenie	Bez boru	0,0626	0,0090
	Bez boru z przew.	0,0768	0,0105
	Bez boru 3 krople 6% H ₂ O ₂	0,1240	0,0201
	Z borem	0,2224	0,0366

Dodatek nadtlenku wodoru wpłynął bardzo korzystnie na wzrost lnu w nieobecności boru. Dość niski plon lnu w serii, w której pożywka była przewietrzana, tłumaczy autor niedostatecznym dostarczeniem tlenu.

W drugiej pracy (63) podane są wyniki doświadczeń będących uzupełnieniem i powtórzeniem poprzednich. Znowu stwierdzono korzystny

wpływ nadtlenu wodoru na wzrost roślin, szczególnie na wzrost korzeni. W doświadczeniach z owsem i jęczmieniem również uzyskano podobne wyniki. Otrzymane wyniki, zdaniem autorów, charakteryzują fizjologiczną rolę boru, polegającą prawdopodobnie na zdolności poprawienia zaopatrzenia roślin, przede wszystkim ich systemu korzeniowego, w niezbędny tlen. Szkolnik i współpracownicy uważają, że należy podjąć specjalne doświadczenia dla wyjaśnienia mechanizmu wpływu boru na polepszenie warunków tlenowych pożywki. Autorzy przypuszczają, że bor dzięki łatwości łączenia się ze związkami organicznymi zdolny jest do tworzenia organicznych nadtlenuków zaopatrujących korzenie w tlen.

Autorzy na poparcie swych wniosków powołują się na wyniki doświadczeń polowych, przeprowadzonych przez Pejwego z nawożeniem borowym w warunkach słabej aeracji. Korzystne działanie boru obserwowano przy nadmiernej wilgotności gleby, to znaczy przy utrudnionym dostępie powietrza. Autorzy sądzą, że możliwością zastąpienia boru przez dodatek nadtlenu wodoru można wytłumaczyć różnicę w wymaganiach różnych roślin w stosunku do boru, różnice na przykład w wymaganiach roślin zbożowych — o bardzo małych potrzebach i roślin dwuliściennych — o dużych potrzebach. System korzeniowy roślin zbożowych jest bardziej przystosowany do gorszych warunków tlenowych aniżeli system korzeniowy roślin dwuliściennych, tym się też tłumaczy znacznie mniejsze zapotrzebowanie na bor u roślin zbożowych w porównaniu z roślinami dwuliściennymi.

Autorzy dalej twierdzą, że mniejsze wymagania roślin w stosunku do boru w niższych temperaturach dadzą się wyjaśnić lepszą rozpuszczalnością powietrza, a więc i większą zawartością tlenu w tych warunkach. Wreszcie autorzy twierdzą, że mniejsza niezbędność boru dla roślin w kulturach o reakcji alkalicznej¹, może być również wytłumaczona zdolnością boru regulowania przebiegu procesów oksydoredukcyjnych, zależnych od pH środowiska.

Trudno jest wszystkie wypowiedzi Szkolnika i współpracowników uznać za całkowicie uzasadnione. Zastrzeżenia nasuwają się z następujących powodów:

1. Nie mamy zupełnej pewności, czy w przeprowadzonych doświadczeniach razem z nadtlenukiem wodoru nie został wprowadzony bor do pożywki.

2. Gdyby rzeczywiście działanie boru polegało głównie na polepszeniu zaopatrzenia w tlen korzeni roślin, to w ogromnej ilości doświadczeń prowadzonych w kulturach piaskowych czy glebowych powinniśmy spotkać się tylko w wyjątkowych wypadkach z korzystnym działaniem boru. A tymczasem rośliny w kulturach piaskowych przy niedostarczeniu boru, nawet przy bardzo dobrych warunkach tlenowych, wykazują jaskrawe oznaki głodu borowego. Tak samo trudno byłoby wytłumaczyć silną reakcję roślin na bor w kulturach wodnych, w których pożywka była bardzo często zmieniana albo stale odnawiana i w których o braku powietrza nie mogło być mowy (12, 13, 35, 38).

¹ Twierdzenie całkowicie sprzeczne z wypowiedzią Kowalewej i Szkolnika (32): „przy wniesieniu nadmiernych dawek wapna bardzo silnie wzrasta zapotrzebowanie roślin na bor“.

3. Wreszcie niezrozumiałe jest twierdzenie autorów, że w środowisku alkalicznym rośliny wykazują „mniejszą niezbędność“ boru. Istnieje wprawdzie wtedy obniżenie zawartości boru w masie roślinnej (1, 2, 30, 71) na skutek zmniejszonej zdolności pobierania boru przez rośliny, doświadczenia jednak wskazują na potrzebę zwiększonego dostarczenia boru właśnie w warunkach środowiska alkalicznego. Z tych powodów te bardzo interesujące wyniki doświadczeń z nadtlenkiem wodoru przyjąć należałoby z wielką ostrożnością.

Z taką ostrożnością ocenia Baba (4) wyniki swych doświadczeń przeprowadzonych w kulturach wodnych nad niezdolnością jęczmienia do wytwarzania nasion przy braku boru w pożywieniu mineralnym. Poza innymi czynnikami badany był również wpływ przewietrzania pożywki dla przekonania się, czy ten zabieg może zmniejszyć ujemny wpływ braku boru. Przewietrzane były wszystkie kultury, zarówno z pożywieniem borowym, jak i pozbawione boru. Okazało się, że przewietrzanie wywarło bardzo silny, dodatni wpływ na wzrost korzeni i zwiększyło plon części nadziemnych w obydwu wypadkach, bez względu na to czy bor był dostarczony, czy nie. Szczególnie ważne było stwierdzenie, że przewietrzanie znacznie zmniejszyło niezdolność roślin do wytwarzania nasion przy braku boru. Autor uważa jednak, że wynik ten można wytłumaczyć zwiększonym wykorzystaniem przez rośliny boru znajdującego się w roztworze w postaci zanieczyszczeń. Wykorzystanie to wywołane było zwiększoną zdolnością absorbcyjną korzeni w kulturach przewietrzanych.

W przeglądzie literatury nad wpływem boru na procesy oksydoredukcyjne wymienić należy jeszcze inne prace. Wadleigh i Shive (67) są zdania, że przy braku boru obniżony zostaje proces utlenienia cukrów. Kowalewa i Szkolnik (32) otrzymali przy dodatku do pożywki boru podwyższenie zdolności tkanek lnu do redukcji jodu. Autorzy widzą w tym dowód większej zawartości składników systemu oksydoredukcyjnego, obecnych w częściach rośliny o intensywnej przemianie materii. Jakowlewa (23) wykazała, że pod wpływem boru wzrasta aktywność katalazy. Wreszcie Ważenin i Bielakowa (69) stwierdzili, że bor, podobnie jak i jod lub brom, podwyższa w bulwach ziemniaka nie tylko aktywność katalazy, ale również innych enzymów, a mianowicie peroksydazy, tyrozynazy, amylazy, sacharazy.

Zagadnienie udziału boru w procesach oksydoredukcyjnych nie jest więc dotąd jasne, bo podobny wpływ wywierają i inne mikroskładniki, a poza tym zwiększoną aktywność pod wpływem boru wykazują nie tylko enzymy systemu oksydoredukcyjnego, ale i inne, zupełnie od nich różne.

C. Synteza substancji pektynowych

Przy badaniu zachowania się boru w roślinach dawno już utrzymywano (27), że bor jest wiązany w tkankach roślinnych i nie może być łatwo przenoszony do nowych tworzących się części roślinnych. Oznaczenia boru rozpuszczalnego i nierozpuszczalnego (przy czym za bor rozpuszczalny przyjmowano bor wyciśnięty ze świeżych tkanek lub też bor wyługowany gorącą wodą) wykazują (9, 12, 38, 49), że znaczna, a nawet przeważająca część boru znajduje się w roślinie w postaci rozpuszczalnej.

W niektórych tylko wypadkach (71) otrzymano nieznaczną ilość boru rozpuszczalnego. Z drugiej strony istnieją niewątpliwe dowody na to, że bor musi być dostarczany roślinom w ciągu całego ich życia, nie tylko w okresie początkowym. Należy zatem przyjąć, że nawet łatwo rozpuszczalne związki boru nie mogą być przenoszone do nowych organów. Znane są bardzo liczne wyniki doświadczeń, wskazujące na to, że nawet przy dużym nagromadzeniu boru w starych liściach, po przeniesieniu roślin na pożywkę bezborową, w krótkim czasie ukazują się na młodych, nowych częściach rośliny typowe objawy głodu borowego.

To dziwne, niezrozumiałe zachowanie się boru było jedną z przyczyn poszukiwania związków, które bor może tworzyć w roślinie. Dla rozstrzygnięcia tego zagadnienia Smith (za Szkolnikiem, 61, str. 333) w roku 1944 oznaczała zawartość boru w różnych częściach komórek liści dyni, a więc zawartość boru w soku komórkowym, w cytoplazmie, w chloroplastach, w błonie komórkowej. Oprócz boru oznaczany był wapń. Okazało się, że około 50% boru i około 70% wapnia związanych jest w błonie komórkowej lub przez substancję międzykomórkową. Obydwa te składniki łatwo można wyługować rozcieńczonym kwasem, ale nie można ich wydobyć rozcieńczonym ługiem. Zawartość boru w chloroplastach była bardzo niska. Porównanie zawartości boru w różnych częściach komórek liści dyni na pożywce bez boru, z normalną i podwyższoną dawką tego składnika, doprowadziło autorkę do wniosku, że metabolizmy boru, wapnia i jakiejś substancji ścian komórkowych, na przykład protopektyny lub pektyny znajdują się w ścisłej od siebie zależności.

Na możliwość powstania w roślinie związków boro-pektynowych zwrócił uwagę w roku 1941 Bobko (9), który doświadczalnie wykazał, że po zmieszanu roztworu kwasu borowego z roztworem pektyny otrzymuje się produkt o bardziej kwasowych własnościach. Późniejsze jednak prace tego autora nie dały podobnych wyników. Przeprowadzone w tym samym czasie przez Marsha i Shive'a (38) badania nad wpływem boru na zawartość substancji pektynowych i substancji tłuszczowych w tkankach merystematycznych kukurydzy wykazały, że u roślin dostatecznie zaopatrzonych w bor i wapń można było stwierdzić przy pomocy czerwieni rutenowej i Sudanu III dodatnią reakcję na obecność w cytoplazmie pektyn i tłuszczu. W tkankach roślin na pożywce bezborowej, ale z wapniem, otrzymano dodatnią reakcję na pektyny, ujemną na tłuszcze, w tkankach zaś roślin z wysoką dawką boru i również z wapniem otrzymano ujemną reakcję na pektyny, a dodatnią na tłuszcze. Sami autorzy zastrzegali się, że są to wyniki wstępne, wymagające dalszego sprawdzenia i potwierdzenia.

We wspomnianej już pracy Smith wypowiedziała pogląd, że określenie związku boru w błonie komórkowej dałoby możliwość oznaczenia funkcji tego pierwiastka w roślinie. Składniki, z którymi bor mógłby być związany w błonie komórkowej, nie występują w substancji międzykomórkowej u zwierząt i tym też prawdopodobnie tłumaczy się szybkie wydalanie boru z organizmu zwierzęcego i bardzo jego niska koncentracja w tkankach zwierzęcych. Smith sądzi, że w organizmie roślinnym tworzą się związki kompleksowe kwasu borowego i wapnia z kwasem galakturonowym, galaktozą i arabinozą, a więc ze związkami wchodzącymi w skład substancji pektynowych. Te ostatnie, jak wiemy, tworzą blaszkę środkową, łączącą sąsiadujące ze sobą błony komórkowe.

W następnej pracy tej samej autorki, opublikowanej pod nazwiskiem Winfield (za Szkolnikiem, 61, str. 338) można znaleźć pośrednie dowody, potwierdzające to przypuszczenie. Winfield zwróciła uwagę na organizmy nie wymagające ani pokarmu borowego, ani wapniowego. Są to grzyby *Aspergillus niger* i *Penicilium glaucum*. Organizmy te, jak stwierdzono doświadczalnie, nie są też zdolne do przeprowadzania syntezy związków pektynowych. Jednakże w określonych warunkach *Aspergillus*, mając dostarczony bor i galaktozę, mógł wytwarzać kwas galakturonowy.

Wyniki doświadczeń nad wpływem boru na zawartość w roślinach związków pektynowych są bardzo skąpe. Morris (40) stwierdził, że zawartość pektyn w owocach jest niższa przy niedostatku boru. Johnston i Dore (26) przeciwnie, nie znaleźli żadnej zależności pomiędzy zaopatrzeniem roślin w bor a zawartością substancji pektynowych. Lorenz (33) wykazał, że w korzeniach buraków przy głodzie borowym było mniej protopektyny niż przy dostatecznych dawkach boru. W niedawno wykonanych oznaczeniach Bobko (za Szkolnikiem, 61, str. 339) nie mógł stwierdzić żadnej prawidłowości pomiędzy dawkami boru a zawartością pektyn, chociaż aktywność enzymu pektazy była wyższa u roślin dostatecznie zaopatrzonych w bor.

Wyniki zatem odnoszące się do zawartości substancji pektynowych w zależności od pożywienia borowego są całkowicie sprzeczne. Wspomnieć wreszcie należy o próbach dokonanych przez Winfield wydzielenia z roślin kompleksowych związków boro-pektynowych. Jednakże te związki kompleksowe okazały się łatwo rozpuszczalne w wodzie i łatwo ulegały dysocjacji przy dodaniu rozpuszczalnika. Były więc robione próby wyizolowania tych związków za pomocą rozpuszczalników organicznych — bezwodnym alkoholem, acetonem, chloroformem, eterem naftowym, eterem etylowym, ale żaden z tych rozpuszczalników nie okazał się przydatny do ekstrakcji związków boru z masy roślinnej.

Z tego przeglądu widzimy, że zagadnienie udziału boru w syntezie związków pektynowych, które z początku wydawało się bardzo jasne i proste, dotychczas nie zostało ostatecznie rozstrzygnięte.

D. Azot i składniki popielne

Na podstawie licznych doświadczeń, w których badano wpływ różnych dawek boru, od dawek najmniejszych, niewystarczających dla roślin, aż do bardzo wysokich, toksycznych, stwierdzić można ścisłą zależność pomiędzy ilością dostarczonego boru a jego zawartością w tkankach roślinnych. Przy różnych dawkach boru zawartość jego w roślinach, a szczególnie w liściach, może się wahać w bardzo szerokich granicach. Nic też dziwnego, że przedmiotem zainteresowania wielu badaczy była zależność pomiędzy zawartością boru w roślinach, jako rezultatem różnego zaopatrzenia i pobierania tego składnika, a pobieraniem i zachowaniem się azotu i innych składników mineralnych.

W pracy Szkolnika (61, str. 339) młode rośliny bobiku i lnu na pożywce z borem pobrały mniejsze ilości fosforu, wapnia i azotu azotanowego, a większe ilości potasu, aniżeli na pożywce pozbawionej boru. W doświadczeniach późniejszych, przeprowadzonych ze starszymi roślinami lnu, uzyskano tylko potwierdzenie zmniejszonego pobierania fos-

foru na pożywcę z borem, a w pobieraniu potasu, wapnia i azotu nie otrzymano wyraźnej zależności od dostarczenia lub braku boru w pożywcę. Tablibli (65) otrzymał w słomie lnu z gleby nawożonej borem niższą zawartość azotu i fosforu, podczas gdy zawartość wapnia, magnezu i potasu nie uległa zmianie. Scharrer i Schreiber (52) znaleźli zwiększoną absorbcję magnezu w obecności boru.

Lowenhaupt (34) stwierdził przy głodzie borowym większe nagromadzenie wapnia w popiele liści słonecznika, ale za to mniejsze w łodydze i korzeniach, tak że w całej roślinie zawartość wapnia okazała się mniejsza niż w obecności dostatecznego pożywienia borowego. Muhr (41) w doświadczeniach z wieloma różnymi roślinami stwierdził, że tkanki roślin niedostatecznie odżywianych borem w większości wypadków zawierały więcej wapnia, azotu, magnezu i żelaza niż roślin zaopatrzonych normalnie. Największe różnice znaleziono w zawartości azotu i żelaza.

W doświadczeniach M. Górskiego (20) z bobikiem zawartość potasu w seriach bez dodatku boru była wyższa, azotu natomiast niższa w porównaniu z seriami z dodatkiem boru. Maksimow (36) również znalazł przy głodzie borowym zwiększoną zawartość azotu, fosforu i potasu w soi i lnie, natomiast w burakach ćwikłowych zawartość azotu, wapnia i fosforu nie zależała od dostarczenia boru. Podobne wyniki otrzymał Koter (31) dla zawartości fosforu i potasu w gorzycy i bobiku. Rehm (50), badając pobieranie poszczególnych jonów w kulturach wodnych z pojedynczych soli i z pełnej pożywki w nieobecności i w obecności boru, stwierdził, że bor zwiększa pobieranie kationów, a zmniejsza pobieranie anionów. Inne znów wyniki otrzymali Parks i współpracownicy (46). Przy badaniu wpływu boru na zawartość wielu kationów i anionów w liściach pomidorów, przy wzroście koncentracji boru w pożywcę stwierdzono większą procentową zawartość nie tylko kationów, ale i anionów, przy czym wpływ boru w niejednakowym stopniu odbił się na zawartości różnych składników mineralnych.

Tabela 3

Zawartość składników mineralnych w roślinach pod wpływem boru w następującej ilości wypadków

Badany składnik	Wzrosła	Zmniejszyła się	Pozostała bez zmiany
N	6	4	4
Ca	2	4	3
K	2	1	—
Mg	2	1	2
P	—	4	1
Fe	1	2	1
Popiół	1	3	1

Jak z tych przykładów widzimy, w pracach nad wpływem boru na pobieranie składników mineralnych istnieje dużo sprzeczności. Świadczy o tym również przegląd wyników z różnych prac, dokonany przez Parksa i współpracowników (46). Dane z tej pracy zebrałem w tabeli 3.

Liczby zestawienia wskazują na dużą rozbieżność wyników, której przyczyny mogły tkwić w niejednakowych warunkach doświadczeń, w niejednakowym wieku roślin oraz składzie i stężeniu pożywki mineralnej itp. Przyczyna tych rozbieżności mogła tkwić także w koncentracji boru w pożywcę, jak również i w niejednakowej zawartości boru w roślinach wziętych do doświadczeń. Należy także pamiętać, że badanie wpływu boru było przeprowadzane najczęściej przy silnym jego niedostatku albo, przeciwnie, przy wysokich tok-

sycznych już dawkach. W tych skrajnych warunkach procesy życiowe roślin nie miały normalnego przebiegu, nienormalne też z pewnością było pobieranie i użytkowanie przez rośliny składników mineralnych. Mimo niewątpliwie dużych rozbieżności można jednak znaleźć i pewne, wyraźnie się zaznaczające zależności pomiędzy borem a niektórymi składnikami pożywienia mineralnego — azotem, wapniem, potasem.

1. **B o r - a z o t.** Istnieją w literaturze dane, wskazujące na to, że przy niedostatecznej ilości pożywienia borowego równocześnie z nagromadzeniem cukrów w liściach zwiększa się zawartość azotu ogólnego. Przy zwiększonej jednak zawartości azotu ogólnego znaczna jego część pozostaje w postaci rozpuszczalnej (6, 53, 58).

Na nienormalne przemiany związków azotu w roślinach przy głodzie borowym zwraca uwagę Briggs (13). Poza zmniejszoną intensywnością absorpcji azotanów w wypadku głodu borowego wystąpiło większe nagromadzenie amoniaku i rozpuszczalnego azotu organicznego; zahamowany był natomiast proces tworzenia się aminokwasów. Scripture i McHargue w doświadczeniach z lucerną (53) znaleźli większe ilości cukrów redukujących i większe ilości rozpuszczalnego azotu przy głodzie borowym aniżeli przy normalnym zaopatrzeniu roślin w bor. W doświadczeniach ze szpinakiem (54) ilość związków białkowych w liściach wzrastała wraz ze zwiększaniem się dawki boru.

Wyniki tych prac są dowodem, że przy braku boru nie może się odbywać normalna synteza białek albo inaczej, że dostarczenie boru roślinom wpływa korzystnie na przebieg tej syntezy. Na podstawie tych wyników nie jesteśmy jednak w stanie określić roli boru w syntezie białek. Nie wiemy bowiem, czy bor bierze udział w procesach syntezy bezpośredni, czy też tylko pośredni, na przykład poprzez wpływ na przemiany węglowodanowe.

2. **B o r - w a p ń.** Już sam fakt, że oznaki głodu borowego i wapniowego są bardzo do siebie zbliżone, wskazuje na ścisłą współzależność pomiędzy borem a wapniem w roślinach. Na tę współzależność po raz pierwszy zwróciły uwagę Brenchley i Warington (11) w roku 1927, stwierdzając doświadczalnie, że młode rośliny bobiku na pożywkach z małą ilością wapnia wykazywały oznaki głodu wapniowego i że te oznaki mogły być usunięte przez dodanie boru do pożywki. Dodany bor sprzyjał zużyciu wapnia przez rośliny. Późniejsze prace (34, 39, 46, 50, 60, 68) potwierdziły dodatni wpływ boru na ilość pobranego wapnia. Były jednak również prace, w których otrzymano wyniki przeciwne (40, 41). Sprzeczności te zostały częściowo wyjaśnione przez Marsh'a i Shive'a (38). Zwrócili oni uwagę nie tylko na ogólną zawartość boru i wapnia w roślinach, ale również na część najbardziej aktywną tych składników, to jest na bor rozpuszczalny i wapń rozpuszczalny. Okazało się, że gdy zawartość ogólnego wapnia w kukurydzy była niezależna od dawek boru, to zawartość wapnia rozpuszczalnego była ściśle uzależniona od koncentracji boru w pożywce i od jego zawartości w roślinach.

Wzajemna zależność boru i wapnia dokładniej była jeszcze zbadana w pracach Reeve'a i Shive'a (49) oraz Brennan i Shive'a (12). W doświadczeniach z pomidorami w kulturach wodnych pożywki zawierały różne ilości boru i wapnia, od dawek bardzo niskich do bardzo wysokich. Doświadczenia wykazały, że objawy niedostatku boru wystąpiły bardziej

ostro przy wysokich dawkach wapnia i odwrotnie, toksyczne działanie boru mogło być w dużym stopniu zmniejszone przez wysokie dawki wapnia. A więc dla usunięcia objawów głodu borowego rośliny wymagają więcej boru przy wysokich niż przy niskich dawkach wapnia, a poza tym w obecności wysokich dawek wapnia mogą być stosowane, bez obawy wywołania toksycznych objawów, nawet duże dawki boru. W przeciwieństwie do wyników pracy Marsh'a i Shive'a nie stwierdzono tak wyraźnej zależności pomiędzy zawartością wapnia rozpuszczalnego a zawartością boru. Zawartość wapnia ogólnego była przede wszystkim zależna od koncentracji wapnia w pożywce i zdawała się być niezależna od dawek boru. Wyniki prac wskazują, że rośliny mogą pobrać różne ilości i wapnia i boru, zależnie od koncentracji tych składników w pożywce, ale dla normalnego wzrostu i normalnego plonu istotne znaczenie ma określony stosunek pomiędzy wapniem i borem w tkankach roślinnych.

Przeprowadzone przez F. Majewskiego i W. Majewską (35) doświadczenia z pomidorami w innych zupełnie warunkach i na innej pożywce potwierdziły wyniki pracy Brennan i Shive'a. Wielkość stosunku Ca:B w roślinach dostatecznie zaopatrzonych w bor była w obydwu wypadkach bardzo do siebie zbliżona.

Na duże znaczenie dla roślin właściwego stosunku wapnia do boru zwrócili już dawniej uwagę Drake, Sieling i Scarseth (za Stiles'em, 59), a później Jones i Scarseth (28) i inni. Uzyskane wyniki doświadczeń z różnymi roślinami i w różnych warunkach glebowych świadczą o specyficznych wymaganiach różnych roślin co do wysokości stosunku Ca:B. Jones i Scarseth słusznie jednak zaznaczają, że samo określenie stosunku Ca:B jest niewystarczające, należy jeszcze mieć na uwadze zawartość każdego z tych składników w masie roślinnej. Mogło by się bowiem zdarzyć, że np. przy bardzo szerokim stosunku Ca:B nie mielibyśmy pewności, czy taki stosunek jest skutkiem nadmiaru wapnia, czy niedostatku boru.

Prace nad stwierdzeniem ścisłej zależności pomiędzy borem i wapniem mają duże znaczenie dla produkcji roślinnej. Pozwalają one zrozumieć większą potrzebę nawożenia gleb wapiennych i wapnowanych, pozwalają zrozumieć przyczyny znacznie mniejszej potrzeby nawożenia borem gleb zbielicowanych, ubogich w wapń i ustrzec się przed stosowaniem na tych glebach wyższych dawek nawozów borowych.

3. B o r - p o t a s. W przytoczonych już wyżej pracach (20, 31, 36, 46, 50, 65) widzieliśmy, że głównym ich celem było zbadanie wpływu boru na pobieranie potasu przez rośliny. Nie uzyskano jednak zgodnych wyników. W jednych pracach pobieranie potasu w nieobecności boru było większe, w innych znowu zaznaczył się wyraźnie korzystny wpływ obecności boru na absorpcję potasu.

Zagadnienie zależności boru i potasu zostało gruntownie wyjaśnione w pracy Reeve'a i Shive'a (49). W doświadczeniach z pomidorami, podobnie jak i przy badaniu zależności pomiędzy wapniem i borem, zastosowano różne dawki potasu i boru, również od bardzo niskich do bardzo wysokich. Okazało się, że oznaki głodu borowego przy niskich dawkach boru wzrastały przy powiększaniu dawek potasu. Ale i oznaki toksycznego działania boru wzrastały również przy wysokich dawkach potasu. Podwyższenie więc dawek potasu wywołuje większe nasilenie głodu bo-

rowego i większe nasilenie toksycznego działania boru. Jeżeli więc chodzi o niskie dawki boru, wpływ potasu był taki sam jak i wpływ wapnia, przy wysokich zaś dawkach boru wpływ potasu był zupełnie przeciwny niż wpływ wapnia.

Oznaczenia boru w roślinach wykazały, że w miarę podwyższania koncentracji potasu w pożywce (przy stałym poziomie boru) zawartość boru w roślinach również wzrastała. Tym się dobrze tłumaczy zwiększenie toksycznego działania boru przy wysokich dawkach potasu. A pozornie trudne do wytłumaczenia zwiększenie głodu borowego przy niskich dawkach boru i wysokich dawkach potasu może być zrozumiałe, jeżeli uwzględnimy stosunki Ca:B i K:B. Autorzy stwierdzili, że o ile wapń nie wpływa w istotny sposób na zmianę stosunku K:B, to przeciwnie — potas wywiera wyraźny wpływ w tym kierunku, że przy zwiększaniu ilości pobranego potasu obniża się pobieranie wapnia, a wskutek tego Ca:B ulega wyraźnemu zmniejszeniu. Stąd wypływa wniosek, że o ile reakcja roślin na bor jest uzależniona bezpośrednio od wapnia, to w wypadku potasu mamy do czynienia z wpływem pośrednim, zmieniającym absorbcję wapnia i stosunek Ca:B.

E. Wpływ boru na inne procesy

Pozostały jeszcze do omówienia inne, różne procesy, na które wpływ boru był badany. Löhnis (za Bergerem 7) znalazł, że bor odgrywa dodatnią rolę przy podziale jądra komórkowego. Z badań Schmuckera (za Stiles'em 59) okazało się, że bor wywiera korzystny wpływ na kiełkowanie pyłku. Temat ten opracowała Cerling (16), stwierdzając, że dodatek boru podwyższył nie tylko procent wykiełkowanego pyłku, ale i przyspieszył wzrost łagiewki pyłkowej. Obecność boru okazała się niezbędna również i w późniejszym okresie, tj. w czasie zapłodnienia i wytwarzania nasion czy owoców. Duże znaczenie boru w tych procesach potwierdzone zostało w licznych pracach. Przykładem są wyniki doświadczeń nad szczególnie dodatnim wpływem boru na wysokość plonu nasion lucerny, koniczyny i innych roślin (37, 61) oraz niedawno ogłoszone prace dotyczące kwitnienia i owocowania grusz (5, 17), ale tak, jak i w poprzednio omówionych procesach i tu istoty działania boru nie udało się określić.

Wspomnieć również należy o dodatnim wpływie boru na ilość wytworzonego karotenu w liściach i korzeniach marchwi (29). Dalej, jak wynika z pracy Szkolnika i Makarowej (61, str. 350), bor okazał się pierwiastkiem antagonistycznym w stosunku do miedzi, zmniejszając w znacznym stopniu toksyczność miedzi dla roślin. Wykonane w związku z tą pracą prowizoryczne oznaczenia przepuszczalności plazmy wykazały, że w obecności boru przenikliwość plazmy ulega zmniejszeniu. Spostrzeżenie to jest sprzeczne z wynikami pracy Gaucha i Duggera.

Na podstawie innych doświadczeń Szkolnik (61, str. 382) sądzi, że od obecności boru zależy rozwój roślin. W niektórych wypadkach bor wpłynął wyraźnie na skrócenie okresu rozwoju, przyspieszył krzewienie i kłoszenie roślin.

Wreszcie należy zwrócić uwagę na jeszcze jedną właściwość przypisywaną działaniu boru. Kiedrow — Zichman (30) na podstawie swych

kilkuletnich doświadczeń z kukurydzą oraz na podstawie innych doświadczeń dochodzi do wniosku, że bor może wpłynąć na samą naturę roślin, zmieniając własności nasion czy wysadków i powodując dziedziczenie nabytych własności przez szereg lat. Na tę właściwość boru wskazała już dawniej również Cerling (16). Wydaje się, że zagadnienie to wymaga jednak dalszych badań.

Dokonajmy syntezy z powyższego przeglądu. Przy niedostatecznej ilości boru w roślinie następuje zahamowanie lub zasadnicza zmiana w przebiegu bardzo wielu i bardzo różnorodnych procesów życiowych. Wymieniane są (61, 62) następujące procesy, które mają zależeć od obecności boru: transport substancji w systemie przewodzącym, przepuszczalność plazmy, proces asymilacji dwutlenku węgla, przemiany węglowodanów, przemiany związków azotowych, przemiany substancji pektynowych, synteza chlorofilu, synteza karotenu, absorbcja azotu i składników mineralnych, aktywność enzymów hydrolitycznych i utleniających, powstawanie nowych tkanek, podział jądra komórkowego, proces kwitnienia, zapłodnienia i owocowania, procesy decydujące o rozwoju roślin, procesy wpływające na naturę roślin i na dziedziczenie. Po takim zestawieniu każdego z badaczy uderzyć musi ta zdumiewająca różnorodność procesów, na które bor, mimo małej zawartości w tkankach roślinnych, może wywrzeć swój tak potężny wpływ. Co więcej, tej zdumiewającej wszechstronności boru nie można wytłumaczyć jego własnościami jako pierwiastka chemicznego.

Ale z przeglądu prac widzimy również, że, nawet w zdawałoby się prostych procesach, nie został dotąd określony mechanizm działania boru. Nie wiemy np., w jaki sposób składnik ten wpływa na przemianę węglowodanową czy na absorbcję składników mineralnych. Nie wiemy także, w których procesach bor bierze bezpośredni udział, a w których można uznać jego rolę tylko za pośrednią. Nie możemy np. powiedzieć z całą pewnością, że objawy głodu borowego w tkankach wierzchołkowych są związane z nieobecnością w nich boru; być może, że te objawy są następstwem nienormalnej przemiany węglowodanów i brakiem dopływu węglowodanów do tych części rośliny.

Wydaje się, że przy dokładniejszym zbadaniu roli boru ta wielka różnorodność funkcji sprowadzi się do jednej lub kilku podstawowych. Stąd niezbędna konieczność dalszych badań fizjologicznych i szczególnie biochemicznych, które pozwolą na ściślejsze zbadanie związków, które bor może tworzyć w roślinach. Wtedy dopiero będziemy mogli określić lepiej rolę boru, tego może najbardziej interesującego składnika substancji roślinnej.