

ZOFIA KOTER

*Instytut Uprawy, Nawożenia i Gleboznawstwa — Puławy
Pracownia Fizjologii Żywienia Roślin*

ROLA POTASU W FOTOSYNTYZIE

Przystępując do omawiania roli potasu w procesie fotosyntezy, należy na wstępie podkreślić, że badania nad fizjologicznymi funkcjami tego składnika są utrudnione, głównie z tego względu, że dotychczas nie stwierdzono jego trwałego wbudowania w związki organiczne. Występuje on w roślinach wyłącznie jako jon wolny lub w luźnych połączeniach adsorbcyjnych z organicznymi strukturami komórki. Ogólnie znane jest jednak zjawisko, że całkowity jego brak w środowisku odżywczym pociąga za sobą zahamowanie wzrostu i stopniowe obumieranie rośliny oraz, że odpowiednie zaopatrzenie w ten składnik stanowi jeden z warunków właściwego przebiegu procesów metabolicznych, a w związku z tym uzyskanie wysokiego plonu roślin. O specyficzności funkcji potasu można ponadto wnioskować stąd, że wszelkie dotychczasowe próby całkowitego zastąpienia go przez inne pierwiastki należące do tej samej grupy (sód, rubid, cez), a więc o zbliżonych właściwościach chemicznych, nie dały rezultatu.

Zastosowanie metody izotopowej w tych badaniach nie jest celowe, ponieważ najczęściej stosowane izotopy potasu — ^{38}K i ^{42}K mają bardzo krótki okres połowicznego rozpadu, wynoszący 7,7 godz. dla ^{38}K i 12,4 godz. dla ^{42}K . Metoda ta okazała się przydatna głównie w doświadczeniach prowadzonych na glonach, natomiast oczywiste jest, że prześledzenie w tak krótkim czasie jego funkcji w roślinach wyższych staje się w większości przypadków niemożliwe; transport zaabsorbowanego przez korzenie jonu K^+ do części nadziemnych, a zwłaszcza do tych miejsc, w których procesy metaboliczne przebiegają z największą intensywnością, jak liście i stożki wzrostu, wymaga bowiem pewnego okresu czasu.

Z omówionych przyczyn badania nad funkcjami fizjologicznymi potasu, a więc i nad jego rolą w fotosyntezie, prowadzone są przede wszystkim drogą pośrednią, poprzez śledzenie w roślinach skutków jego braku względnie niedoboru w ich środowisku odżywczym. Obserwując występujące w tych warunkach zaburzenia w przemianie materii, można dopiero wnioskować o bezpośrednim lub pośrednim udziale potasu w niektórych procesach metabolicznych.

Największe nagromadzenie potasu obserwujemy w intensywnie rosnących częściach rośliny, a więc w miejscach o szybkiej przemianie materii, jak stożki wzrostu, młode liście i in. Natomiast w komórce, obok wakuoli, duże ilości potasu znaleziono w mitochondriach (Honda i Robertson 1956, Honda i in. 1958, Bowen i in. 1962) i chloroplastach (Menke 1940, Coic 1956, Stocking i Ongun 1962). Ponieważ organelle te stanowią główne centra, w których zachodzą procesy syntezy materii organicznej (chloroplasty) i jej rozkładu (mitochondria), nasuwa się przypuszczenie, że potas spełnia w nich jakieś określone funkcje.

Materiał badawczy dotyczący roli potasu w fotosyntezie jest bardzo obszerny, zwłaszcza jeżeli weźmiemy pod uwagę, że pierwsze doniesienia o istnieniu zależności pomiędzy zaopatrzeniem w ten składnik a produkcją organicznych związków w roślinach pojawiły się przed 100 laty. Już Liebig w połowie ubiegłego stulecia twierdził, że rośliny wytwarzające duże ilości węglowodanów wymagają obfitego nawożenia potasem. Spośród dawniejszych badań dotyczących tego zagadnienia należy jeszcze zwrócić uwagę na prace Nobbe'go i in., którzy już w 1871 r. wykazali spadek zawartości skrobi w roślinach rosnących w warunkach niedostatecznego zaopatrzenia w potas. Spostrzeżenia te zostały w zupełności potwierdzone w szeregu doświadczeń prowadzonych w późniejszych latach na różnych gatunkach roślin uprawnych (Janssen i Bartholomew 1929, Gregory i Sen 1937, Wall 1940a, 1940b, Nightingale 1943, Loustalot i in. 1950, Warchołowa i Koter 1963 i wielu innych, tabela 1).

Tabela 1

Wpływ potasu na procentową zawartość sacharozy w korzeniach buraków cukrowych. Warchołowa i Koter (1963)

Dawka K ₂ O mg/wazon	Sacharoza %			
	1958 r.	1959 r.	1960 r.	1961 r.
0	7,99	7,79	6,66	11,98
1000	12,30	14,32	14,14	15,11
1500	13,05	14,81	—	—
2000	14,67	16,09	16,45	17,33
3000	16,05	17,50	17,00	17,90

Istnieją ponadto przypuszczenia, że dodatni wpływ potasu na plon roślin oraz na zawartość w nich węglowodanów może ujawniać się wyraźnie w warunkach niedostatecznego oświetlenia, a tym samym zmniejszonej intensywności fotosyntezy. Górski (1960) podaje wyniki wieloletnich doświadczeń polowych z ziemniakami, w których stwierdzono dodatnie działanie potasu w latach pochmurnych o małej liczbie godzin słonecznych. Podobne wyniki podaje Russel (1936) dla zbóż. Rów-

niez Warchołowa i Koter (1963) stwierdziły, że buraki cukrowe rosnące w warunkach zmniejszonej o 50% intensywności światła wymagały obfitszego nawożenia potasem dla uzyskania maksymalnego plonu w porównaniu z roślinami rosnącymi przy pełnym świetle dziennym.

W każdym razie na podstawie przytoczonych wyżej wyników prac należy wnioskować, że uzyskiwany na drodze fotosyntezy przyrost substancji organicznej, a przede wszystkim węglowodanów, związany jest z żywieniem potasowym rośliny. Znacznie większe trudności nastęrcza natomiast wyjaśnienie samego mechanizmu oddziaływania potasu na procesy związane z powstawaniem związków organicznych. Jakkolwiek wraz z rozwojem metod badawczych zagadnieniu temu poświęcano coraz więcej uwagi, to jednak dotychczasowe wyniki nie dają jeszcze podstaw do twierdzenia, aby problem ten uważać za całkowicie rozwiązany.

Jednym z pierwszych badaczy, który dostarczył bardziej bezpośrednich dowodów na udział potasu w procesie asymilacji CO_2 na świetle, był Pirson (1937, 1939). Zastosował on metodę opracowaną dla badań nad wpływem różnych składników odżywczych na proces fotosyntezy. Metoda ta polega na hodowaniu szybko rosnących glonów na pożywkach o bardzo niskim stężeniu badanego pierwiastka. Przyjęto, że jeśli uzupełnienie niedoboru tego składnika powoduje szybki (w ciągu 3—4 godzin) wzrost natężenia asymilacji CO_2 , to są podstawy do twierdzenia, że bierze on bezpośredni udział w fotosyntezie. Pirson w szeregu doświadczeń prowadzonych na glonach (głównie na *Chlorelli*) dokonywał bezpośrednich pomiarów wymiany gazowej przy różnych poziomach potasu w pożywce. Z badań tych wynikało, że w warunkach niedoboru tego składnika następuje znaczny spadek intensywności przyswajania dwutlenku węgla przy równoczesnym wzroście natężenia procesów oddechowych. W miarę zwiększania dawki potasu w pożywce asymilacja CO_2 ulegała wzmożeniu, natomiast intensywność oddychania powracała do normalnego poziomu (tabela 2). Te zmiany w intensywności fotosyntezy i oddychania zostały następnie potwierdzone na innych obiektach (Pirson i Seidel 1950, Amberger 1953 Daniel 1956, Jackson i Volk 1964) i zaliczone do typowych i stosunkowo wcześniej ujawniających się objawów głodu potasowego.

Pirson zaobserwował ponadto, że wraz ze zwiększaniem poziomu potasu w pożywce komórki glonów zawierały większe ilości chlorofilu (tabela 2). Można było w związku z tym przypuszczać, że obniżenie intensywności fotosyntezy w warunkach niedoboru potasu wywołane jest zmniejszeniem się zawartości zielonego barwnika w komórkach roślin. Pirson zaprzecza jednak temu przypuszczeniu, stwierdził bowiem, że wprowadzenie związków potasu do pożywki glonów z jego niedo-

borem powodowało szybki wzrost intensywności fotosyntezy przy niezmienionej zawartości chlorofilu. Według autora, zmniejszona ilość zielonego barwnika nie jest pierwszą, bezpośrednią przyczyną obniżenia fotosyntezy również dlatego, że po wykluczeniu potasu z pożywki glonów intensywność tego procesu spadała wcześniej, zanim jeszcze nastąpiły zmiany w zawartości chlorofilu w ich komórkach.

Tabela 2

Asymilacja CO₂ i oddychanie Chlorelli w zależności od zawartości potasu w pożywce Pirson (1937)

Ilość potasu w pożywce w molach K	Zawartość chlorofilu w 10 cm ³ zawiesiny g ⁻⁶	Asymilacja mm ³ O ₂ /godz.		Oddychanie mm ³ CO ₂ /godz.
0	74	(-4,5)	(-6,0)	3,8
0,8.10 ⁻⁶	105	3,9	1,3	9,3
1,6.10 ⁻⁵	109	82,5	84,5	10,5
2,4.10 ⁻⁵	115	100,0	98,0	8,3
4,0.10 ⁻⁵	146	133,0	131,0	7,1
2,0.10 ⁻⁴	160	151,0	139,0	5,1

Wielokrotnie obserwowano natomiast, że w początkowym okresie głodu potasowego liście roślin przybierają nawet ciemnozielone zabarwienie. Neeb (1952) w doświadczeniach prowadzonych również na glonach stwierdził, że wzrost komórek jest wówczas silniej hamowany aniżeli powstawanie w nich chlorofilu. Stąd też występowanie ciemnozielonego zabarwienia liści w tych warunkach może być wynikiem większego stężenia zielonego barwnika na jednostkę objętości chloroplastu. Silna chloroza, prowadząca do brązowienia blaszek liściowych, a nawet do obumierania całej rośliny, następuje przy pogłębiającym się deficycie potasu. Niewątpliwie ta zmniejszona ilość chlorofilu staje się również jednym z czynników ograniczających fotosyntezę, ale dopiero po dłuższym okresie trwania głodu potasowego. Żaden z dotychczasowych wyników nie świadczy zresztą o tym, że zmniejszenie intensywności przyswajania CO₂ w początkowym okresie niedoboru potasu jest bezpośrednim skutkiem obniżania się zawartości zielonego barwnika w komórce roślinnej. Ogólnie biorąc, wyniki te świadczą natomiast, że przy niedostatecznym zaopatrzeniu w ten składnik następuje pogorszenie bilansu węglowego w roślinie, na co wskazuje obserwowany obok obniżenia fotosyntezy wzrost intensywności oddychania.

Dalsze badania zmierzające do wyjaśnienia roli potasu w fotosyntezie szły w wielu kierunkach, przy czym zakładano istnienie różnych możliwości jego działania. I tak Arens (1933) sugerował, że węglan potasu może służyć jako przenosiciel CO₂ wewnątrz komórki

i w ten sposób ułatwia jego dostęp do chloroplastów. Według Rathje'go (1952) natomiast jony K^+ służą do zobojętniania kwasów organicznych powstających w drodze przemian produktów fotosyntezy. Rohde (1936) twierdził, że właściwe rozprowadzenie żelaza w roślinach jest związane z ich odpowiednim żywieniem potasowym. Jak wiadomo, żelazo należy do pierwiastków odgrywających bardzo ważną rolę w fotosyntezie (układy cytochromowe, ferredoksyna). Przypuszczano ponadto, że promieniowanie radioaktywne naturalnie występującego potasu (^{40}K) wywiera działanie stymulujące fotosyntezę. Według Strebeyki (1955), emisja przez ^{40}K promieni β , której towarzyszy słabe promieniowanie γ , może nie pozostawać bez wpływu na przebieg pewnych procesów fizjologicznych, jakkolwiek ilość dostarczanej tą drogą energii jest znikoma i według autora jest 10^{11} razy mniejsza od ilości energii, której źródło stanowi proces oddychania.

Przytoczone prace, jakkolwiek reprezentują różne punkty widzenia, nie wyjaśniają jednak przyczyny znacznego spadku natężenia fotosyntezy obserwowanego przy silnym niedoborze potasu. Nie ulega wątpliwości, że i te ewentualności powinny być brane pod uwagę i że pod wymienionymi względami potas odgrywa prawdopodobnie pewną rolę w metabolizmie, jednakże nie mogą one służyć jako przekonujące dowody dla pełnego wyjaśnienia mechanizmu jego działania w procesie asymilacji CO_2 .

Dopiero prace prowadzone w ostatnim dwudziestoleciu ujmują zagadnienie wpływu potasu na fotosyntezę z zupełnie innego punktu widzenia. Badacze opierają się tutaj na spostrzeżeniach, że przebieg pewnych procesów enzymatycznych, jak również aktywność niektórych enzymów, są w dużym stopniu uzależnione od obecności jonu potasowego. Przede wszystkim zwrócono uwagę na enzymy związane z gospodarką węglowodanową. Okazało się bowiem, że przy niewielkim niedoborze potasu, który nie powoduje jeszcze silnego obniżenia fotosyntezy, gromadzą się w roślinach cukry redukujące, natomiast ulega zakłóceniu synteza sacharozy oraz węglowodanów wysokocząsteczkowych, innymi słowy wzrasta wielkość stosunku pomiędzy cukrami prostymi i złożonymi (Wal 1940, Woskriesieńskaja 1948, Loustalot i in. 1950, Ward 1960, Warchołowa i Koter 1963, Rendig i in. 1964, tabela 3). Według Woskresieńskiej, to nagromadzenie monocukrów może być również czynnikiem ograniczającym fotosyntezę. Wniosek ten popiera autorka wynikami własnych badań, według których wprowadzenie potasu drogą infiltracji do liści roślin rosnących w warunkach jego deficytu prowadziło do zmniejszania się ilości monocukrów na skutek enzymatycznej syntezy sacharozy, a jednocześnie następował wzrost asymilacji CO_2 .

Wykazano następnie, że jon potasowy działa stymulująco na aktywność niektórych enzymów odpowiedzialnych za przenoszenie wysokoenergetycznych grup fosforylowych, jak fosfoheksokinaza, kinaza kwasu pirogronowego i in. (Miller i Evans 1957, Latzko i Claus 1958a, 1958b, McCollum i in. 1958, 1960, Hiatt i Evans 1960). Natomiast w ostatnich latach przedmiotem szczególnej uwagi stało się zagadnienie znaczenia potasu w procesach związanych z powstawaniem wysokoenergetycznych połączeń fosforowych. Okazało się, między innymi, że oksydacyjna fosforylacja, a więc estryfikacja fosforu nieorganicznego zachodząca w mitochondriach jest uzależniona od obecności jonu K^+ . Załeność tę stwierdzono po raz pierwszy w badaniach na mitochondriach zwierzęcych (Pressman i Lardy 1952, 1955), a ostatnio potwierdzone to zostało na roślinach wyższych. I tak Rivenbark i Hanson (1962) stwierdzili stymulujące oksydacyjną fosforylację działanie potasu w mitochondriach kukurydzy. Wyskrebieńcewa (1963) wykazała następnie, że pierwiastek ten wzmaga zarówno pobieranie fosforu nieorganicznego przez korzenie ze środowiska, jak i jego wbudowanie w fosforoorganiczne, wysokoenergetyczne związki. Autorka stwierdziła, że w warunkach braku potasu większość fosforu znajdowała się w korzeniach w formie nieorganicznej, co wskazywało na zahamowanie jego estryfikacji.

Tabela 3

Zawartość cukrów redukujących i sacharozy w liściach i korzeniach buraka cukrowego przy różnych poziomach potasu (w procentach świeżej masy).
Warchołowa i Koter (1963)

Dawka K_2O mg/waz.	Liście			Korzenie		
	cukry red.	sacharoza	cukry red. sacharoza	cukry red.	sacharoza	cukry red. sacharoza
0	2,58	0,14	18,43	0,82	7,79	0,105
1000	3,25	0,48	6,77	0,44	14,32	0,030
1500	2,79	1,12	2,49	0,36	14,81	0,024
2000	1,65	0,97	1,70	0,75	16,09	0,045
3000	2,20	0,96	2,29	0,75	17,50	0,043

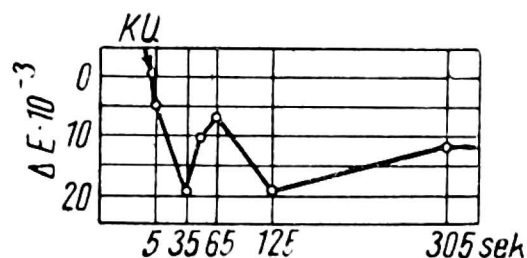
Okazało się również że bardzo podobne działanie wywiera potas w procesie fosforylacji świetlnej, czyli fotosyntetycznej. Jak wiadomo, fosforylacja fotosyntetyczna (cykliczna i niecykliczna) zachodzi w chloroplastach i prowadzi, podobnie jak fosforylacja tlenowa, do estryfikacji fosforu nieorganicznego z utworzeniem organicznych, wysokoenergetycznych związków. Różnica pomiędzy obydwoimi tymi typami fosforylacji polega na tym, że fosforylacja tlenowa przebiega kosztem energii uwalnianej w procesie oddychania, natomiast świetl-

na zachodzi dzięki światłu pochłanianemu przez chlorofil. Według obecnych poglądów (Tagawa, Tsujimoto, Arnon 1963) proces fosforylacji fotosyntetycznej, czyli indukowana przez światło synteza ATP, uważany jest za podstawową reakcję świetlną w fotosyntezie.

Do wyjaśnienia roli potasu w procesie fosforylacji świetlnej przyczyniły się przede wszystkim prace Latzko i Mechsnera (1958), Mechsnera (1959) oraz Badoura (1959). Autorzy oznaczali szybkość wbudowywania fosforu nieorganicznego w wysokoenergetyczne związki w zależności od oświetlenia i od obecności potasu. Stwierdzili w doświadczeniach prowadzonych na glonach, że dodatek KCl do zawiesiny pozbawionej tego pierwiastka prowadził na świetle do szybkiego zmniejszenia się zawartości fosforu nieorganicznego w pożywce (rys. 1), a jednocześnie następował odpowiedni wzrost frakcji fosforu organicznego w komórkach glonów. Proces ten nie zachodził zarówno po wykluczeniu potasu z pożywki, jak i po zaciemnieniu kultur zawierających potas. A więc dowodem, że działanie potasu dotyczy rzeczywiście fosforylacji świetlnej jest według autorów fakt, że oświetlanie uprzednio zaciemnionej zawiesiny glonów w obecności potasu wywiera ten sam wpływ na poziom organicznego fosforu, co wprowadzenie potasu do zawiesiny glonów pozostającej na świetle.

Rola wysokoenergetycznych związków fosforowych w procesie fotosyntezy została już obszernie omówiona w jednej z poprzednich prac A. Nowotny-Mieczyska — Rola fosforu w fotosyntezie). Należałoby tylko jeszcze raz podkreślić ścisły związek pomiędzy powstawaniem tych związków a przyswajaniem CO_2 i jego redukcją do poziomu węglowodanów. Fakt, że potas wpływa stymulująco na fosforylację świetlną, może wyjaśniać jego ważną rolę w fotosyntezie. Badania te były wprawdzie prowadzone na glonach i dotychczas nie mamy jeszcze ich

Rys. 1. Zmniejszenie się zawartości fosforu nieorg. wywołane dodaniem KCl (końc. stęż. 10^{-4}) na świetle. $\Delta E \cdot 10^{-3} = 0,36 \text{ PO}_4/\text{mg s. m.}$ Latzko i Mechsner (1958)



potwierdzenia na roślinach wyższych, ale zakładając, że mechanizm fotosyntezy jest ten sam u wszystkich zielonych roślin, należy przypuszczać, że potas spełnia podobną funkcję i w roślinach wyższych. Ponadto obserwowane przez Stockinga i Onguna (1962) duże nagromadzenie potasu w chloroplastach być może pozostaje również w związku z jego oddziaływaniem na proces fosforylacji świetlnej.

Na zakończenie należałoby jeszcze wspomnieć o oddziaływaniu jonu potasowego na fizyko-chemiczne właściwości plazmy komórkowej,

a przede wszystkim na jej hydratację i przepuszczalność, od których z kolei uzależniony jest właściwy przebieg procesów metabolicznych w żywej komórce. Niedobór tego składnika, zwłaszcza w obecności antagonistycznie działających jonów wapnia, może prowadzić do częściowego odwodnienia plazmy, a tym samym powodować dezorganizację zachodzących w niej procesów. Wydaje się więc słuszne założenie, że rola potasu może polegać między innymi na stwarzaniu w komórce roślinnej warunków sprzyjających przebiegowi procesów metabolicznych, a więc i fotosyntezy.

Ostatnio zwrócono uwagę na występowanie zależności pomiędzy żywieniem potasowym roślin a wielkością powierzchni liściowej i asymilacją netto. Asymilacja netto jest, jak wiadomo, wskaźnikiem sprawności działania liści jako aparatu fotosyntetycznego, określa ona bowiem ilość wyprodukowanej masy roślinnej przypadającą na jednostkę powierzchni liści w określonym czasie, już po uwzględnieniu strat związanych ze zużyciem substancji organicznej w procesie oddychania. Warchołowa i Koter (1965) w doświadczeniach przeprowadzonych na burakach cukrowych wykazały, że zarówno powierzchnia liściowa, jak i asymilacja netto zależały od zaopatrzenia tych roślin w potas (tabela 4). Wysokie dawki tego składnika działały w kierunku zwiększenia obydwu tych wielkości, co znalazło swoje odbicie w wysokości otrzymanego plonu.

Tabela 4

Wpływ potasu na asymilację netto u buraków cukrowych s. m. mg/dcm²/dzień

Dawka K ₂ O mg/wazon	Okres wzrostu w dniach	1—30	30—45	45—60	60—75
	250		40,60	102,71	61,98
1000		37,39	125,90	77,60	42,94
2000		32,75	109,22	79,72	52,36
3000		18,43	130,59	90,29	73,66

Reasumując, należy podkreślić, że zagadnienia roli potasu w fotosyntezie nie można jeszcze uważać za całkowicie wyjaśnione. Wprawdzie przytoczone prace z ostatnich lat, zwłaszcza dotyczące jego wpływu na proces fosforylacji świetlnej, rzucają już pewne światło na ten problem, jednakże stanowią one dopiero pierwsze, nieliczne próby wyodrębnienia z cyklu przemian fotosyntetycznych tych reakcji, które są bezpośrednio uzależnione od obecności jonów K⁺. W każdym razie w świetle wyżej omówionych badań należy za bezsporny uznać fakt, że uzyskiwany na drodze fotosyntezy przyrost organicznej substancji roślinnej jest, między innymi, w dużym stopniu uzależniony od po-

ziomu potasu w środowisku odżywczym roślin. Oczywiście tego rodzaju działanie potasu obserwujemy tylko przy zwiększaniu jego dawek do pewnej wysokości, przy czym optymalna dawka jest różna dla różnych gatunków roślin, a ponadto zależy ona od wielu innych czynników (warunki glebowe, nasłonecznienie, temperatura i in.). Dalsze zwiększanie jego poziomu w środowisku może nie tylko nie wywierać już stymulującego działania, ale nawet wpływać hamująco na wegetację roślin i przyswajanie CO₂.

LITERATURA

1. Amberger A.: *Biochem. Z.*, 323, 437—438; 1953.
2. Arens K.: *Planta*, 20, 621—658; 1933.
3. Badour S. S. A.: *Analytisch-chemische Untersuchung des Kalimangels bei Chlorella in Vergleich zu anderen Mangelzuständen*. Diss. Göttingen, 1959; cyt. wg Pirson A.: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, V, II., 123—151; 1960.
4. Bowen H. J. M., Cawse P. A., Thick J.: *J. Exp. Bot.*, 13, 257—267; 1962.
5. Coic Y.: *Le potassium dans la cellule.*, Kalium Symposium Intern. Kaliinstitut Bern., 1956.
6. Daniel A. L.: *Stoffwechsel und Mineralsalzernahrung einzelliger Grünalgen*. III. *Atmung und oxidative Assimilation von Chlorella*, *Flora (Jena)*, 143; 31—66; 1956.
7. Górski M.: *Chemia Rolnicza*, PWRiL. Warszawa, 1960.
8. Gregory F. G., Sen P. K.: *Ann. of Bot. (London)*, 50, 521—561; 1937.
9. Hiatt A. J., Evans H. J.: *Plant. Physiol.*, 35, 673—677; 1960.
10. Honda S. J., Robertson R. N.: *Austr. J. Biol. Sci.*, 9, 305—320; 1956.
11. Honda S. J., Robertson R. N., Gregory J. M.: *Austr. J. Biol. Sci.*, 11, 1—15; 1958.
12. Jackson W. A., Volk R. J.: *VIII Intern. Congress of Soil Science*, Bucharest-Rumania, 1964.
13. Janssen G., Bartholomew R. P.: *J. Agric. Res.*, 38, 447—465; 1929.
14. Latzko E., Claus D.: *Naturwiss.*, 45, 59—60; 1958 a.
15. Latzko E., Claus D.: *Landw. Forsch. Sonderheft 111*, 101—109; 1958 b.
16. Latzko E., Mechsner K.: *Naturwiss.* 45, 247—248; 1958.
17. Loustalot A. J., Gilbert S. G., Drosdoff M.: *Plant Physiol.*, 25, 394—412; 1950.
18. McCollum R. E., Hageman R. H., Tyner E. H.: *Soil Sci.*, 86, 324—331; 1958.
19. McCollum R. E., Hageman R. H., Tyner E. H.: *Soil Sci.*, 87, 49—52; 1960.
20. Mechsner Kl.: *Bioch. Biophys. Acta*, 33, 150—158; 1959.
21. Menke W.: *Hope-Seylers Zeit., Physiol. Chem.* 263, 100—106; 1940.
22. Miller G., Evans H. J.: *Plant. Physiol.*, 32, 346—354; 1957.
23. Neeb O.: *Flora (Jena)*, 139, 39—95; 1952.
24. Nightingale G. T.: *Soil Sci.*, 55, 73—78; 1943.
25. Nobbe F., Schroeder P., Erdmann R.: *Bot. Ztg.*, 29, 809—810; 1871.
26. Pirson A.: *Zeitschr. f. Bot.*, 31, 193—267; 1937.
27. Pirson A.: *Planta (Berlin)*, 29, 231—261; 1939.
28. Pirson A., Seidel F.: *Planta* 38, 431—473; 1950.
29. Pressman B. C., Lardy H. A.: *J. Biol. Chem.* 197, 547—556; 1952.

30. Pressman B. C., Lardy H. A.: *Biochim. Biophys. Acta*, 18, 482—487; 1955.
31. Rathje W.: *Zeitschr. Pflern. Düngung u. Bodenkunde*, 57, 151—163; 1952.
32. Rendig W. W., McComb E. A., Mehrad B.: VIII Intern. Congress of Soil Science, Bucharest-Rumania, 1964.
33. Rivenbark W. L., Hanson J. B.: *Plant. Physiol.* 37, suppl. XXXi, 1962.
34. Rohde G.: *Zeitschr. Pflern. Düng. Bodenkunde*, 44, 1—24; 1936.
35. Russel E. J.: *Boden und Pflanze*. Verlag Steinkopf, Dresden, 1936.
36. Stocking C. R., Ongun A.: *Amer. J. Bot.*, 49, 284—289; 1962.
37. Strebeyko P.: *Roczn. Nauk Roln.* A-71, 221—238; 1955.
38. Tagawa K., Tsujimoto H. Y., Arnon D. J.: *Nature* 199, nr 4900, 1247, 1963.
39. Wall M. E.: *Soil Sci.*, 49, 315—331; 1940 a.
40. Wall M. E.: *Soli Sci.*, 49, 393—409; 1940 b.
41. Warchołowa M., Koter Z.: *Pam. Puławski*, 11, 49—67; 1963.
- 41a. Warchołowa M., Koter Z.: *Pam. Puławski*, 21, 1965.
42. Ward G. M.: *Canad. J. Plant. Sci.*, 40, 729—735; 1960.
43. Woskriesieńskaja N. P.: *Tr. Inst. Fizjoł. Rast.*, 6, 53—68; 1948.
44. Wyskrebieńcewa E. I.: *Fizjoł. Rast.* 10, 40—47; 1963.