

MICHAŁ W. BORYS
Katedra Fizjologii Roślin WSR — Poznań

ZNACZENIE PROCESU ŁUGOWANIA U ROŚLIN WYŻSZYCH

Wstęp

Spośród ogólnie uznawanych funkcji roślinnych organów nadziemnych najczęściej wymieniane są u liści fotosynteza, transpiracja, oddychanie oraz u łodyg przewodzenie składników odżywczych i wody. Wymieniana jest co prawda inna funkcja liścia, a mianowicie wydzielanie substancji przez utwory specjalne, lecz nie przypisywano temu zjawisku w naszej literaturze większego znaczenia w życiu roślin.

Zanim przejdę do naszkicowania znaczenia tego procesu w życiu roślin wyższych, chciałbym bliżej określić ten termin. Pojęcie ługowania (leaching) jest określeniem ogólnym procesu usuwania składników z powierzchni organów roślinnych przez wodę, niezależnie od mechanizmu doprowadzania składników do powierzchni tych organów. Zjawisko ługowania będzie obejmowało proces usuwania składników wydzielonych (wydalonych) do powierzchni na skutek zachodzenia procesów określanych mianem „Stoffausscheidung, Kutikular excretion, Lixiviation, ekskrecji, sekrecji, rekrecji, egzoosmozy, gutacji”. Termin ługowanie (wymywanie) jest pojęciem niezależnym od mechanizmu wydalania czy wydzielania składników roślinnych i stąd wynika jego praktyczność stosowania.

Praktyczne znaczenie procesu ługowania jest uznawane od dawna w gleboznawstwie. W fizjologii roślin, prawdopodobnie po raz pierwszy, zwrócił uwagę na to zjawisko 160 lat temu Saussure (1804), który stwierdził, że liście obmywane wodą zawierały mniej składników od liści niemytych. Od tego czasu zjawisko ługowania wzbudzało od czasu do czasu zainteresowanie naukowców, między innymi interesowali się nim niektórzy ekolodzy. Problemem tym zajmowano się dość intensywnie w latach 30-tych tego stulecia. W okresie po drugiej wojnie światowej zwrócono baczniejszą uwagę na praktyczne znaczenie tego zjawiska, które zresztą sugerowano już w pracach wcześniejszych. Stwierdzono bowiem, że proces ługowania składników z części nadziemnych roślin może mieć istotne znaczenie dla kształtowania się zespołów roślinnych, obiegu składników mineralnych i organicznych, kształtowania się zespołów flory

i fauny glebowej, procesu rozmnażania wegetatywnego, wysokości plonu, wartości biologicznej (dietetycznej) plonu, procesu gojenia ran, występowania uszkodzeń u roślin uprawianych w warunkach szklarniowych czy polowych, procesu infekcji i rozprzestrzeniania się organizmów pasożytniczych oraz kształtowania się zespołów mikroflory na liściach, pniach i gałęziach w siedliskach leśnych oraz wykazano iż proces ten może mieć wpływ na następstwo roślin w uprawach wieloletnich (zmianowanie upraw sadowniczych), proponowanie doboru gatunków dla upraw współrzędnych i ustalania okresu pobierania prób do analiz chemicznych (Cholodny 1932, Arens 1934, Stenlid 1958, Grümmer 1955, Evenari 1961, Tukey i inni 1965, 1966).

Niewątpliwie zjawisko ługowania występuje w świecie roślinnym powszechnie. Poszczególne gatunki i ich odmiany mogą się jedynie różnić ilościowo składnikami, które są ługowane. Poznanie stopnia ługowania składników z organów roślinnych ma znaczenie nie tylko teoretyczne, poznawcze, lecz ma również sens czysto praktyczny. Przedyskutowanie znaczenia tego zjawiska i krótkie omówienie czynników modyfikujących intensywność występowania jest celem tego artykułu.

Składniki ługowane

Stwierdzono, że ługowaniu podlegają zarówno składniki nieorganiczne jak i organiczne. Ze składników organicznych ługowane są węglowodany, aminokwasy, kwasy organiczne oraz inne składniki (Gries 1943, Evenari 1961, Tukey i Morgan 1962).

Składniki roślinne są wymywane z części nadziemnych roślin w znacznych ilościach (Cholodny 1932, Gries 1943) i mogą być przyczyną znacznej obniżki plonów albo zamierania roślin. Według Cholodnego (1932) obniżka plonu zbóż może sięgać 30%. Tak wysokiej straty suchej masy jaką notował on w swoich doświadczeniach prawdopodobnie nie notuje się w warunkach polowych. Niemniej nowsze dane wskazują na możliwość znacznych strat w masie organicznej (Tabela 4). Należałoby w tych stratach uwzględnić jeszcze straty fenoli i glikozydów, które w znacznych ilościach są ługowane z pędów w okresie bezlistnym. Dane zawarte w tabelach 4, 6, 7 i 8 są o tyle interesujące, że obrazują ilościowo możliwość strat suchej masy, jakie mogą wystąpić przy długotrwałych deszczach lub stosowaniu deszczowni. Z danych tych wynika, że intensywność ługowania zależy w dużej mierze od wieku organu (tabela 4).

Procesowi ługowania podlegają również składniki nieorganiczne. Zjawisko wymywania soli z liści zaobserwował już Saussure (1805). Silniejszy wzrost traw, które rosną w zasięgu drzew tłumaczy Buchenau (1883) nie czym innym jak czynnikami chemicznymi, przypuszczalnie

Tabela 1

Składniki ługowane z liści roślin (Tukey i Morgan, 1962; Tukey 1962)

Nieorganiczne	Organiczne		
	węglowodany	aminokwasy	kwasy organiczne
Azot*	Alkohole wielowodorotlenowe	Alanina	Adipinowy
Chlor		β -alanina	Akonitowy
Cynk	Fruktoza	Arginina	Askorbinowy
Fosfor	Galaktany	Asparagina	Bursztynowy
Magnez	Glukoza	Asparaginowy kwas	Cytrynowy
Mangan	Laktoza	Cysteina	Fumarowy
Potas	Rafinoza	Fenylalanina	Glutarowy
Siarka	Sacharoza	γ -aminomasłowy	Glikolowy
Sód	Substancje	Glicyna	Jabłkowy
Stront	pektynowe	Glutamina	Maleinowy
Wapń		Glutaminowy kwas	Malonowy
Związki krzemu		Histydyna	Mlekowy
Żelazo		Hydroksyprolina	Pyrogronowy
		Izoleucyna	Winowy
		Leucyna	
		Lizyna	
		Metionina	
		Prolina	
		Seryna	
		Treonina	
		Tryptofan	
		Tyrozyna	
		Walina	

* Także w formach organicznych.

wymywaniem soli przez deszcze z roślin drzewiastych. Arens (1934) stwierdził znaczny ubytek substancji popielnych w liściach, bo sięgający aż 50%, po 24-godzinnym ługowaniu wodą. Stwierdził on także ługowanie soli K, Ca, Mg, P oraz związków organicznych. Badania Tukeya i Morgana (1962) wykazały, że składniki nieorganiczne ługowane są w różnych ilościach, zależnie od rodzaju pierwiastka i gatunku rośliny (tabela 2). Stwierdzono także, że łatwość ługowania z danej rośliny jest zależna od rodzaju pierwiastka (tabela 3). Ilość ługowanych składników zależy także w dużej mierze od wieku organów roślinnych. Procent wyługowanych składników, obliczony w stosunku do początkowej zawartości, u pszenicy w okresie kwitnienia, przy 5-minutowym moczeniu w wodzie wyniósł np. dla N — 1,4, Cl — 7,6, a w okresie pełnej dojrzałości roślin wyniósł dla N — 7,0, Cl — 6,0. Straty na skutek ługowania czterokrotnym deszczem po 25 mm opadu każdy wyniosły dla roślin pszenicy w stanie dojrzałości zbiorczej, np. dla N — 30%, Cl — 90%,

Tabela 2

Ubytek składników nieorganicznych z młodych roślin poprzez 24 godz. ługowanie liści wodą destylowaną (Tukey i Morgan, 1962)

Gatunek rośliny	Składniki ługowane						
	Ca	Mg	P	K	Rb ⁸⁶	Sr ⁸⁹	S ³⁵
	(procent wyługowania)**						
<i>Acalypha wilkensis</i>	31,3	27,1	20,0	12,7			
<i>Antirrhinum majus</i>	2,2*		0,7*				
<i>Brassica oleracea</i>	1,6*		0,1*		1,0		
<i>Chrysanthemum morifolium</i>	10,7	8,1	2,2	1,7	2,0	7,6	5,0
<i>Coleus spp.</i>	10,5*		9,6*		5,1	2,7	6,0
<i>Cucumis sativus</i>					4,3	9,7	
<i>Cucurbita pepo</i>	10,7	19,5	2,5	16,5			
<i>Episcia spp.</i>	11,6	6,2	2,6	2,2			
<i>Eranthemum nervosum</i>	8,4	7,1	5,1	3,4			
<i>Graptophyllum pictum</i>	5,2	4,3	4,4	1,8			
<i>Kohleria tubiflora</i>	5,0	6,1	6,0	3,4			
<i>Malvaviscus mollis</i>	4,5	7,0	4,3	3,4			
<i>Peperomia obtusifolia</i>	2,5	5,0	1,0	1,0			
<i>Phaseolus vulgaris</i>	14,1	22,6	4,3	10,1	6,9	9,3	4,5
<i>Pisum sativum</i>	2,4	11,0	0,9	0,4			
<i>Pothos aureus</i>	12,9	7,2	4,0	2,9			
<i>Ruellia spp.</i>	7,9	9,8	8,8	4,2			
<i>Sanchesia nobilis</i>	7,8	7,1	17,0	5,3			
<i>Zinnia spp.</i>	6,4*		1,7*		6,6	8,1	3,9

* Wyniki badań z zastosowaniem izotopów.

** Procent składnika w stosunku do zawartości w liściach.

Tabela 3

Ługowanie pierwiastków z młodych liści *Cucurbita pepo* i *Phaseolus vulgaris* (Tukey, Tukey i Wittwer, 1958)

Składniki ługowane*		
łatwo 25—54%	względnie łatwo 1—10%	trudno <1%
Na ²² Mn ⁵⁴	Ca ⁴⁵ Mg ²⁸ S ³⁵ K ⁴² Sr ⁹⁰ — y ⁹⁰	Fe ⁵⁵ — ⁵⁹ Zn ⁶⁵ P ³² Cl ³⁶

* Procent w stosunku do zawartości w liściu.

K — 65% (LeClerc i Breazeale 1908). Dane wymienionych autorów wskazują na to, że wyniki uzyskane przez Tukeya i innych (1958) mogą

kształtować się inaczej przy badaniu liści starszych. LeClerc i Breazeale (1908) wykazali, że straty składników na skutek wymywania są szczególnie wysokie z tkanek martwych.

Tabela 4

Zmniejszenie się zawartości węglowodanów w owocach truskawki (*Fragaria Spp.*) w wyniku 24 godz. moczenia w wodzie destylowanej (Tukey, Tukey, i Wittwer, 1958)

Stopień dojrzałości owoców	Strata węglowodanów	
	mg	% suchej masy
Bardzo dojrzały	83,94	6,02
Dojrzały	66,96	4,10
Lekko dojrzały	65,02	3,60
Niedojrzały	4,03	1,65

Przytoczone wartości odnośnie wpływu ługowania na zawartość składników w roślinach są bardzo interesujące. W świetle przedstawionych przykładów bardziej zrozumiałe stają się różnice w zawartości składników, jakie występują pomiędzy obiektami wyrosłymi w szklarniach, szczególnie w doświadczeniach wazonowych, a wyrosłymi w warunkach polowych. Przytoczone dane wskazują także na konieczność ustalania terminu pobierania prób do analiz chemicznych, przed czy też po deszczu, czy też kilka dni po okresie deszczowym. Dane te wskazują także na jedną z przyczyn wahań w wartości biologicznej zielonek zbieranych do spożycia bezpośredniego, silosowania czy w celu otrzymania pasz suchych (siana).

Ługowanie składników a konkurencja roślin

Jednym z autorów, którzy stosunkowo wcześniej zwrócili uwagę na możliwość oddziaływania składników roślinnych na kształtowanie się zespołów roślinnych był Pickering (1917). W kilka lat później zwrócono uwagę na praktyczne znaczenie tego przypuszczenia. Stwierdzono bowiem, że z liści szeregu gatunków orzecha ługowane są składniki organiczne, działające trująco na inne gatunki, jak np. lucernę, ziemniaki czy pomidory. Stwierdzono dalej, że hydrojuglon ługowany z liści i kory *Juglans nigra* i *J. cinerea* oraz kory korzeni tych gatunków nie jest trujący. Jednakże substancja ta, ulegając szybkiemu utlenieniu do juglonu, staje się silnie trująca dla innych roślin (Cook 1921, Massey 1925, Schneiderhan 1927, Davis 1928, Gries 1943). W tym przypadku mamy do czynienia z bezpośrednim działaniem składników ługowanych

z jednego gatunku na rośliny innego gatunku (obumieranie drzew jabłoniowych rosnących w sąsiedztwie *J. nigra* — Schneiderhan 1927). Danych w literaturze o oddziaływaniu wydzielin roślinnych jednego gatunku na drugi jest dość dużo i są one omawiane przez Grümmera (1955) i Evenarię (1961).

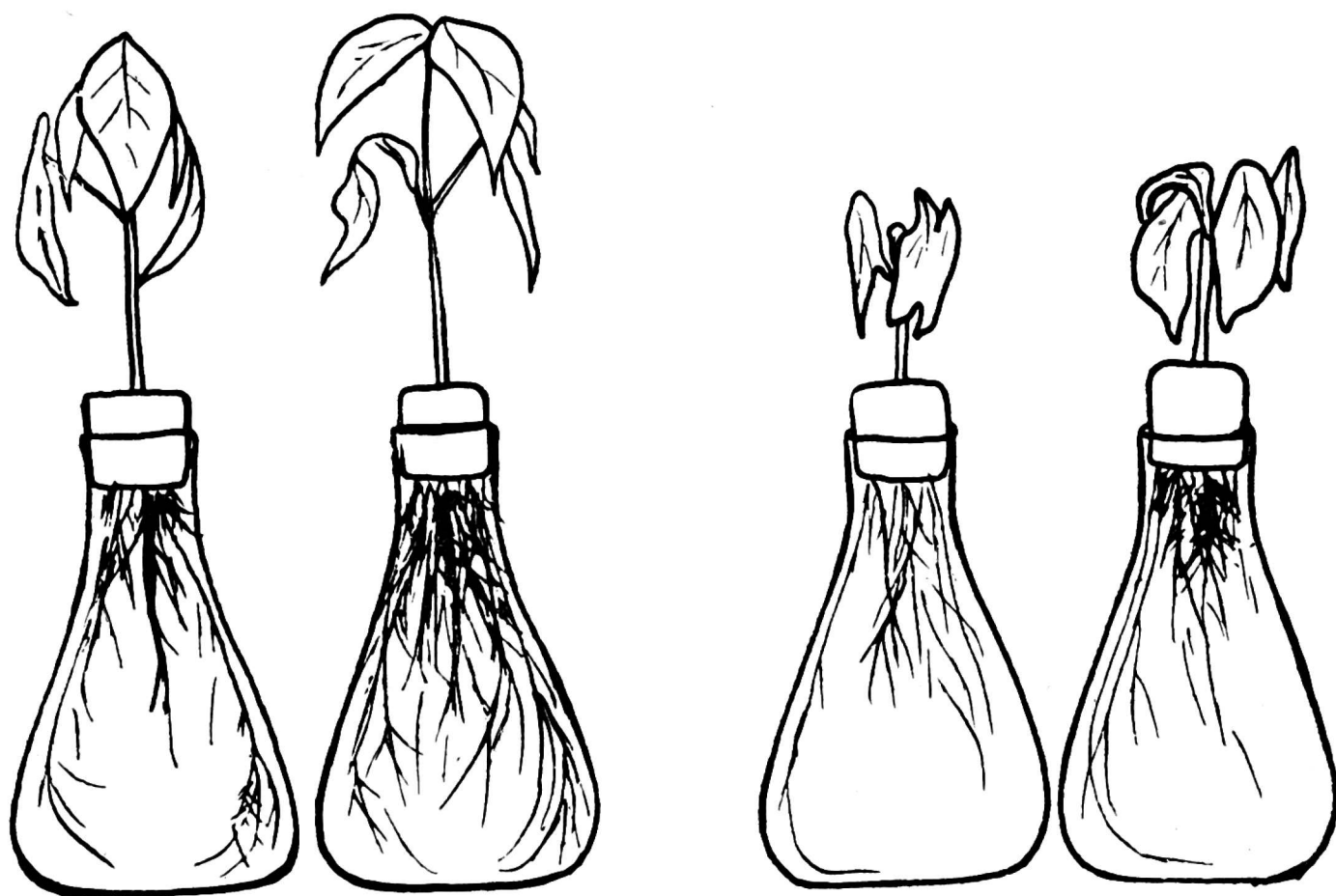
Mozemy zanotować także występowanie bardziej skomplikowanych zależności, a mianowicie wyługowane składniki organiczne, które same przez się nie są toksyczne, po zetknięciu się z mikroorganizmami glebowymi nabierają właściwości silnie toksycznych dla tego samego gatunku, z którego zostały wyługowane, lub dla gatunków innych (Börner 1963). Oddziaływanie składników ługowanych przybiera na sile w miarę starzenia się organizmów roślinnych i osiągnąć może swoje maksimum, gdy liście opadną (rys. 3).

Spektrum gatunków, u których stwierdzono występowanie zjawiska ługowania, jest bardzo szerokie. Występuje ono u drzew liściastych i iglastych, drzew owocowych, roślin runa i podszycia leśnego, roślin zbożowych i drobnoowocowych. Zjawisko ługowania występuje we wszystkich strefach klimatycznych (Homeyer 1883, Leclerc i Breazeale 1908, Cholodny 1932, Arens 1934, Boner 1950, Grümmer 1955). Powszechność tego zjawiska wskazuje na to, że może mieć ono duże znaczenie ekologiczne.

Znaczenie tego zjawiska uwidacznia się szczególnie u roślin rosnących pod okapem drzew, u traw (Buchenau 1883), mchów (Tamm 1953), które wykorzystują składniki mineralne ługowane z roślin wyższych pięter. Trawy, według Buchenau (1883), rosną znacznie intensywniej w początkowych fazach wzrostu pod okapem drzew. Tamm (1953) zaznacza, że spadająca z drzew woda stanowi dla niższych roślin doskonałe źródło składników mineralnych i umożliwia intensywniejszy ich wzrost.

Jak dotychczas, stwierdzono w szeregu przypadków korzystny wpływ ługowania składników mineralnych tylko na wzrost roślin niższych pięter, jak i niektórych roślin poddanych ługowaniu (stanowisk słonych). Istnieje jednak prawdopodobnie zależność pomiędzy ługowaniem składników mineralnych a rozmieszczeniem geograficznym roślin (Arens 1934), ale nie ma danych, które świadczyłyby o wpływie ługowania składników mineralnych na kształtowanie się zespołów roślinnych (Stenlid 1958).

Dotychczas dowiedziono eksperymentalnie, że substancje ługowane korzystnie wpływają na wzrost roślin (rys. 1) i że te składniki mineralne są absorbowane zarówno przez liście jak i korzenie (Wittwer i Tender 1959, Mecklenburg i Tukey 1963, Tukey i Mecklenburg 1964). Stwierdzono także, że w określonym układzie czynników wyługowane składniki z liści wyżej położonych mogą być intensywniej pobierane przez liście niżej położone aniżeli przez korzenie. Ponowne wykorzystywanie skład-



Rys. 1. Wpływ produktów przemiany materii wymytych z liści *Cucurbita melopepo* na wzrost siewek *Phaseolus vulgaris*. Z lewej — rośliny wyrosłe na przewietrzanym, zagęszczonym materiale wylugowanym z liści *C. melopepo*. Z prawej — rośliny wyrosnięte na przewietrzanej wodzie destylowanej. Okres wzrostu 6 tygodni, „pożywkę” zmieniano co tydzień (Tukey i Mecklenburg, 1964)

ników wylugowanych wskazuje na to, że proces ten jest jednym z czynników ekologicznych wpływających na wzrost roślin.

Z przytoczonych danych wynika, że substancje ługowane z roślin, ich części nadziemnych lub resztek „pożniwnych” mogą działać na rośliny tego samego gatunku lub innych gatunków stymulująco, neutralnie albo toksycznie w sposób bezpośredni lub pośredni. Pośrednie działanie wynikać może z dodatkowego udziału mikroorganizmów w łańcuchu przemian wylugowanych substancji, w wyniku których powstają związki działające fitotoksycznie lub fitostatycznie. W takim właśnie działaniu może się wyrażać ich wpływ na kształtowanie się zespołów roślinnych. Należy przyjąć za pewnik przypuszczenie wyrażone przez Pickeringa (1917), a później omawiane szerzej przez innych autorów (Arens 1934, Boner 1950, Grümmer 1955, Evenari 1961), że ługowane składniki mogą wpływać na kształtowanie się zespołów roślinnych zarówno w warunkach naturalnych jak i w uprawie roślin wieloletnich o mieszanym składzie gatunkowym.

Ługowanie składników a uprawy mieszane

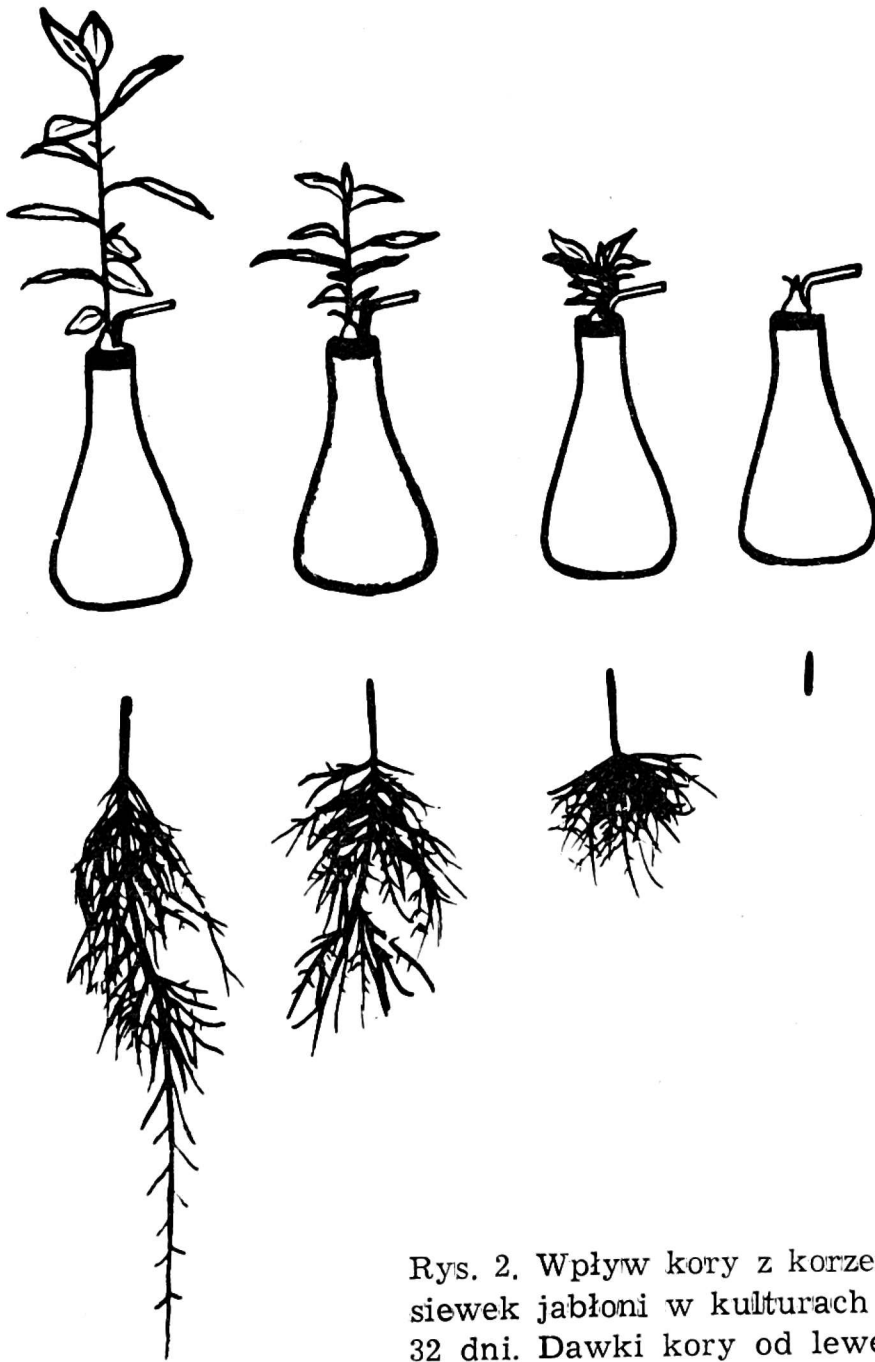
W warzywnictwie występuje dość powszechnie zjawisko niezgodności pomiędzy pomidorami i rzodkiewką. Zjawisko to występuje bardzo wyraźnie przy uprawie tych roślin w kulturach piaskowych. Drugim, znanym już od dawna przykładem antagonizmu między uprawianymi roślinami może być uprawa współrzędna jabłoni i orzechów *J. nigra* czy *J. cinerea*. W tej kombinacji gatunków obserwowano nawet zamieranie jabłoni (Schneiderhan 1927). Czynnikiem sprawczym w tym drugim przykładzie okazał się juglon (5-hydroksy-1,4-naftochinon), który występuje w pędach i liściach orzechów. Ten sam składnik okazał się także toksyczny dla lucerny, pomidorów i ziemniaków (Cook 1921, Massey 1925, Davis 1928, Gries 1943). Szereg innych przykładów toksycznego działania substancji ługowanych z orzechów na inne rośliny omawia Massey (1925). Wszystkie wymienione dane wskazują na to, że powodzenie upraw mieszanych zależy od doboru gatunkowego. Gatunki roślin mogą być uprawiane współrzędnie, o ile są wobec siebie neutralne lub oddziałują na siebie korzystnie.

Przytoczone przykłady odnoszą się do wzajemnego oddziaływania roślin uprawnych wieloletnich. Przykłady podobnego oddziaływania można znaleźć i wśród innych grup roślinnych (Grümmer 1955, Evenari 1961). Wśród leczniczych roślin uprawnych klasycznym przykładem negatywnego działania jest *Artemisia absinthium* L. na *Foeniculum vulgare* L. (Bode 1940). Substancją, która działa na wzrost *F. vulgare*, jest absyntyna (Absinthin) ługowana z liści *A. absinthium* L. Uprawa współrzędna tych gatunków jest niemożliwa.

Oprócz oddziaływania składników organicznych ługowanych z części nadziemnych, często obserwuje się działanie substancji ługowanych z korzenia (Cook 1921, Massey 1925, Davis 1928, Gries 1943). Ten typ oddziaływania wzajemnego roślin różnych gatunków, poprzez systemy korzeniowe, został szeroko omówiony przez Bonnera (1950), Grümmera (1955) oraz Börnera (1960, 1960a). Efekty, jakie uzyskano, są bardzo interesujące i tłumaczą niektóre zjawiska, jak np. występowanie niektórych chwastów wśród określonych roślin uprawnych.

Börner (1960, 1960a) omawia także zjawisko zmęczenia gleb, które może wynikać z dyfuzji składników organicznych z systemu korzeniowego do gleby. Ten sam autor omawia także działanie resztek poźniwnych i ich wpływ na rośliny tego samego lub innego gatunku (Börner 1960a). Problem oddziaływania resztek poźniwnych w uprawach wieloletnich przy wysadzaniu np. jabłoni po jabłoniach, czy pestkowych po pestkowych, zaznacza się dość ostro w takich rejonach sadowniczych,

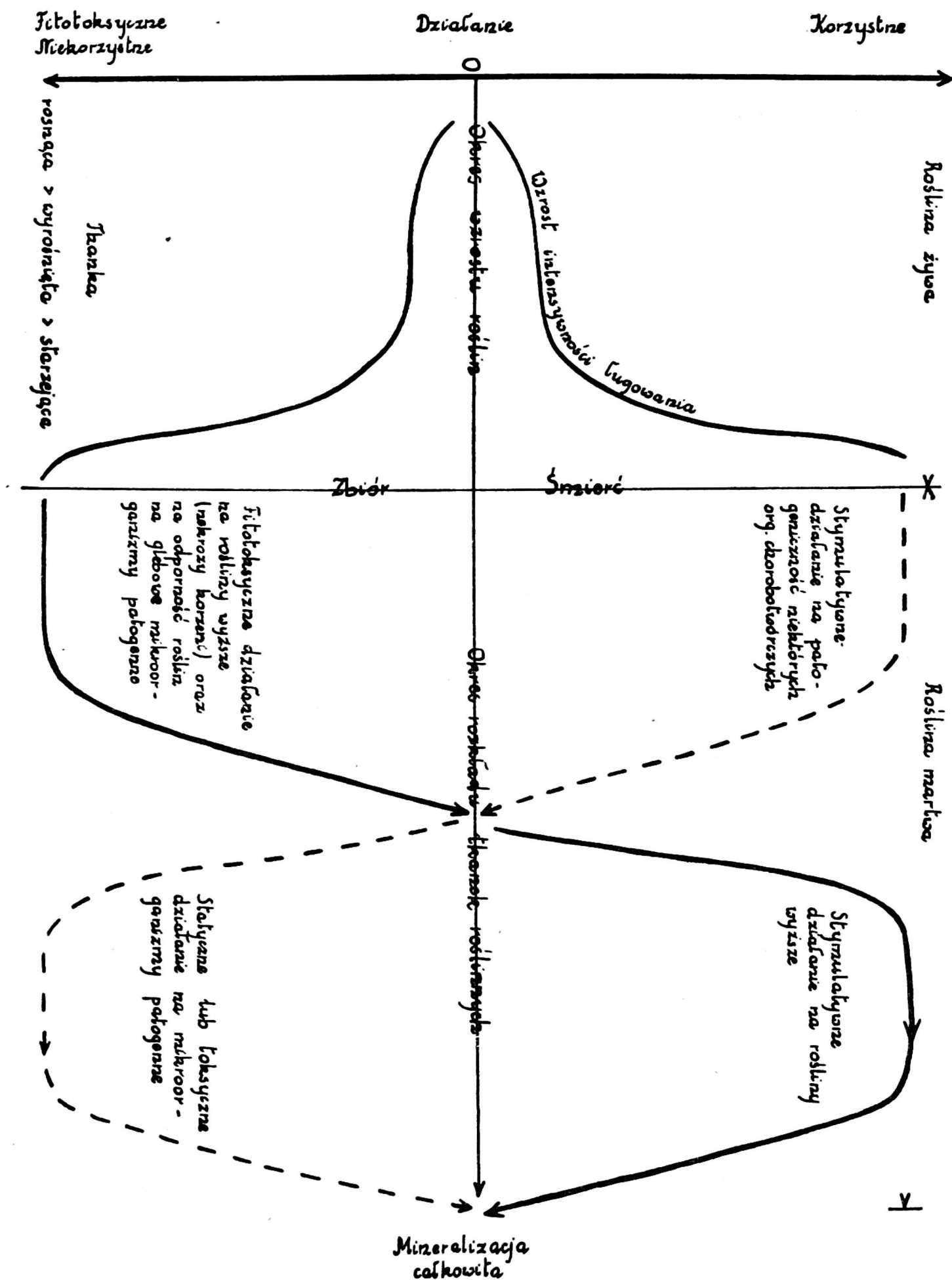
w których zmienianie odmian tego samego gatunku jest częstym zjawiskiem (Kalifornia w USA, Kanada).



Rys. 2. Wpływ kory z korzeni jabłoni na wzrost siewek jabłoni w kulturach wodnych, w okresie 32 dni. Dawki kory od lewej do prawej: 0, 0,2, 1,0, 10,0 g na 500 ml pożywki (Börner, 1960)

Zjawisko fitotoksyczności wynikające z rozkładu resztek poźniwnych było przedmiotem badań Patricka i innych (1963). Stwierdzili oni, że substancje fitotoksyczne występowały w takich stężeniach, w których hamowały kiełkowanie nasion lub wzrost siewek sałaty, fasoli, brukselki, tytoniu. Na te substancje szczególnie czule reagowały korzenie. Toksyczne działanie zmniejszało się z upływem okresu rozkładu materiału roślinnego i po 30 dniach otrzymywano nawet substancje, które działały stymulująco na rośliny testowe.

Przytoczyłem te dane dlatego, bo wskazują one na silne działanie produktów rozkładu martwej materii. Jest to, sądzę, nowy aspekt dzia-



Rys. 3. Działanie substancji ligowanych z roślin żywych i z martwych organizmów roślinnych

łania związków próchnicznych, którym dotychczas nie zajmowano się szerzej. Dane te wskazują także na konieczność wprowadzenia pewnego okresu „rekonwalescencji” dla gleby, która była pod uprawą jednego gatunku, zanim zostanie obsadzona tym samym gatunkiem lub innym, który ujemnie reaguje przy obsadzaniu gleby bezpośrednio po zbiorze. Być może, że to jest jedną z przyczyn dość częstego zjawiska wypadania roślin w intensywnych uprawach ogrodniczych (rys. 3).

Można więc przyjąć, że jedną z teoretycznych podstaw zmianowania roślin jest walka z zatruciem gleb, które wynika z wprowadzenia do gleb substancji organicznych z liści, pędów i korzeni w okresie wegetacji, z dyfuzji substancji trujących z systemu korzeniowego oraz rozkładu resztek poźniwnych. Przypuszczać należy, że te same procesy w pewnym stopniu regulują długowieczność udziału poszczególnych gatunków w mieszankach wieloletnich rolniczych co i w uprawach współrzędnych roślin sadowniczych. Jednakże należy podkreślić to, że oddziaływanie na siebie poszczególnych gatunków jest problemem złożonym. Jednym z elementów tego oddziaływania może być ługowanie określonych składników z danych roślin, które mogą działać różnorodnie na pozostałe gatunki. Stąd przy doborze gatunków do upraw współrzędnych, łącznie z kompozycjami parkowymi, należy brać pod uwagę ewentualne toksyczne działanie wymywanych substancji z dobieranych roślin.

Ługowanie a tolerancja roślin na zasolenie lub niedobór składników

Stosunkowo częstym zjawiskiem są „oparzenia” brzegów liści, zaznaczające się w formie żółknięć, które mogą przejść w nekrozy. Oparzenia te są bardzo częste w uprawach szklarniowych, w pomieszczeniach źle wietrzonych. Szczególnie silnie występuje to zjawisko w uprawach wazonowych, w doświadczeniach prowadzonych w kulturach piaskowych, hydroponicznych. Rośliny, które mają dużo wody w obrębie systemu korzeniowego, silnie gutują i krople gutacyjne, o ile nie są otrząsane, wysychają pozostawiając osad soli. Zjawisko to zresztą jest również częstą przyczyną zamierania brzegów blaszek liściowych roślin doniczkowych uprawianych w mieszkaniach, jednakże w tych ostatnich są one znacznie rzadsze aniżeli u roślin uprawianych w szklarniach. Przyczyną tych różnic jest częste mycie roślin domowych.

W uprawach szklarniowych, gdzie nie stosuje się zraszania roślin, bardzo często spotykamy się z nadmierną akumulacją składników mineralnych w tkankach roślinnych lub na ich powierzchni. W wyniku ługowania liści gatunków, które znoszą zraszanie, rośliny tracą stosunkowo dużo soli mineralnych i w ten sposób unikają uszkodzeń. Natomiast rośliny,

które nie mogą być zraszane, często reagują nekrozą tkanek w wyniku nagromadzenia nadmiernej ilości soli.

Biorąc pod uwagę tolerancyjność roślin na zasolenie, Arens (1934) wydzieliła dwie grupy roślin — grupę roślin zawierających względnie dużą ilość składników mineralnych i grupę przeciwną. Arens (1934) twierdzi, że zdolność gromadzenia soli w tkankach roślinnych jest jedną z cech przystosowawczych do warunków klimatycznych. Rośliny, takie jak ziemniak, nie są tolerancyjne na zbyt wysoki stopień zasolenia tkanek i dlatego preferują taką strefę klimatyczną, w której opady umożliwiają wyługowanie nadmiaru soli z części nadziemnych. Podkreśla on, że rosa może posiadać szczególne znaczenie w obszarach suchszych i w lata suche. Arens (1934) ziemniakowi przeciwstawia łubin, roślinę tolerancyjną na nagromadzenie składników. Łubin jest rośliną przystosowaną do suchszego klimatu i nie wymaga ługowania nadmiaru składników mineralnych. Arens (1950) dowiódł doświadczalnie, że rośliny *Ricinus communis* nie cierpiały od nadmiaru soli, gdy opryskiwano je codziennie wodą. Tukey i Morgan (1962) także sugerują, że wpływ opadów na rozmieszczenie roślin i ich wzrost powinien być rozpatrywany w świetle ługującego ich działania.

Oprócz korzystnego działania ługowania na tkanki roślinne, może wystąpić także ujemne działanie. Przy niedoborze składników mineralnych w glebie a intensywnym procesie ługowania może ujawnić się deficyt w stosunku do jakiegoś składnika w tkankach roślinnych. Wpływ długotrwałych opadów deszczowych na występowanie ostrych niedoborów składników mineralnych w liściach omawia Stenlid (1958). W naszych warunkach klimatycznych, w uprawach polowych, temu niekorzystnemu działaniu należy poświęcić większą uwagę ze względu na występujące w naszych glebach niedobory w stosunku do szeregu składników (potas i magnez).

Ługowanie a plon roślin

Przytoczone uprzednio dane wskazują na to, że ługowaniu podlegają zarówno składniki organiczne jak i nieorganiczne. Ilość ługowanych składników roślinnych obydwu grup może być znaczna i może wpłynąć na skład jakościowy plonu i zawartość poszczególnych składników. przy czym wysokość strat będzie zależała w dużym stopniu od stadium dojrzałości rośliny i jej organów. Szereg danych ilustrujących ilość ługowanych składników podano w tabelach 2 i 3.

Spośród czynników, od których zależy intensywność procesu ługowania (tabela 5), przytoczę dane świadczące o wpływie opadów deszczowych na ilość ługowanych składników oraz wysokość plonu (tabela 6 i 7).

Tabela 5

Czynniki wpływające na ługowanie składników z liści (zestawienie oparte o dane z doświadczeń). Tukey i Morgan, 1962

Wewnętrzne	Zewnętrzne
Gatunek, odmiana rośliny	Roztwór ługujący
Składnik ługowany	Warunki świetlne (światło, ciemność)
Charakterystyka liści	Temperatura
a) łatwość zwilżania	Czas trwania
b) okrywa woskowa	Intensywność i ilość opadów deszczu
c) kutikula	Uszkodzenia (choroby, owady, uszkodzenia mechaniczne, uszkodzenia meteorologiczne, żywieniowe)
d) włoski	Występowanie rosy
e) hydatory	Zawartość składników w środowisku korzeniowym
Wiek fizjologiczny liści	
Zawartość składników	
Choroby fizjologiczne	

Tabela 6

Wpływ zraszania na akumulację materiałów zapasowych w nasionach zbóż
(Cholodny, 1932; dośw. z 1932 r.)*

Gatunek Kombinacja	W okresie dojrzałości młeczej		W okresie pełnej dojrzałości	
	plon przed zraszaniem g	plon po zraszaniu g	plon g	Obniżenie plonu %
Żyto				
kontrola	0,600	0,882	1,088	
Zraszane od 21—25.6.	0,600	0,652	0,850	21,9
Jęczmień „Zaja”				
kontrola	0,916	1,835	4,700	
Zraszane od 28.6.—2.7.	0,916	1,272	3,340	29,0
Jęczmień „Chos-Chos”				
kontrola	1,080	1,905	4,980	
Zraszane od 28.6.—2.7.	1,080	1,380	3,640	26,9
Pszenica jara				
<i>T. durum hordeiforme</i>				
kontrola	0,493	0,863	4,620	
Zraszane	0,493	0,402	3,200	30,8

* Powietrznie sucha masa 100 nasion.

Tabela 7

Wpływ zraszania na plon nasion w zależności od stadium rozwojowego roślin
(Cholodny, 1932)

Gatunek	Okres, w którym zraszano rośliny	Obniżenie plonu %
Żyto (1932)	21—25.VI	21,9
Żyto (1932)	25—28.VI	16,4
Jęczmień „Chos-Chos” (1932)	28.VI—2.VII	26,9
Jęczmień „Chos-Chos” (1932)	2.VII—6.VII	19,9
Jęczmień (1931, dośw. wazonowe)	30.VI—4.VII	47,7
Jęczmień (1931, dośw. wazonowe)	7.VII—11.VII	25,8

Są to dane z doświadczeń przeprowadzonych przez Cholodnego (1932) z żytem ozimym, jęczmieniem oraz pszenicą jarą. Rośliny te w okresie dojrzałości mleczej poddano działaniu sztucznego deszczu przez okres 3—4 dni. Doświadczenie wykonano w warunkach polowych. Cholodny (1932) stwierdził znaczne obniżenie plonu ziarna w wyniku działania wody na kłosa. Strata plonu wynosiła od 21,9 do 30,8% w stosunku do roślin nietraktowanych. W innej serii doświadczeń przeprowadzonych w kulturach wazonowych i na poletkach straty wyniosły od 16,5 do 48%. Według Cholodnego (1932) straty te należy tłumaczyć ługowaniem składników z ziarn.

Cholodny (1932) stwierdził także, że ilość ługowanych składników zależy również od stadium rozwojowego roślin (tabela 7). Obserwował on największe straty w plonie nasion przy zraszaniu roślin w okresie dojrzałości mleczej. Straty wynikały głównie z ługowania składników suchej masy z kłosów. W doświadczeniach z ługowaniem owoców mięsistych Cholodny (1932) stwierdził, że ilość wyługowanych cukrów (ta-

Tabela 8

Wpływ zraszania na ilość wyługowanych cukrów z owoców (Cholodny, 1932)

Gatunek	Data	Liczba owoców traktowanych	Czas trwania doświadczenia godz.	Ilość zebranej wody ml	Ilość cukrów wyługowanych mg
Maliny	20.VII	4	15	310	21,7
Jeżyny	22.VII	3	16	850	14,45
Wiśnie	25.VII	2	15	90	2,88
Czerwone porzeczki	25.VII	2	15	143	2,145

bela 8) może wahać się od 2,1 mg u porzeczki czerwonej do 21,7 mg u malin. Jego dane, jak i wyniki doświadczeń Tukeya i innych (1958), są zgodne z obserwacjami praktycznymi. Wyniki tych doświadczeń potwierdzają notowane zjawisko pogarszania się wartości smakowych wielu owoców zbieranych po okresie opadów (truskawki, maliny, jeżyny, czereśnie i wiśnie). U niektórych owoców, np. u truskawki, notuje się pogarszanie się barwy w wyniku wymywania antocyjanów.

W związku z tymi faktami warto by zwrócić uwagę na wpływ deszczowania na uprawy warzywne oraz rośliny drobnoowocowe w okresach dojrzewania. Nawadnianie przez deszczowanie powinno być przeprowadzane w tych okresach wzrostu roślin, w których ługowanie składników będzie najśłabsze albo należałoby zastosować inną technikę nawadniania.

Badania LeClerc i Breazeale (1908) przeprowadzone na materiale martwym wykazały, że straty na skutek ługowania są szczególnie duże przy ługowaniu martwego materiału roślinnego. Materiał zaschnięty, np. siano, może utracić znaczną ilość składników mineralnych. Zielone lecz suche liście jabłoni poddane kilkuminutowemu ługowaniu utraciły następującą ilość składników: N — 3, P — 25, K — 18, Na — 22, Ca — 6, Mg — 12, Cl — 40% w stosunku do ilości wyjściowej. W świetle tych danych, jak i danych ilustrujących zależność między stadium dojrzałości a ilością składników ługowanych, zrozumiały stały się wpływ terminu cięcia na jakość siana. Dane te również podkreślają ważność szybkiej zwózki siana i uzasadniają wprowadzenie suszarń. Wartość biologiczna materiału roślinnego może zmienić się pod wpływem ługowania jeszcze wtedy, gdy roślina jest żywa.

Przytoczone dane wskazują na to, że działanie długotrwałych opadów lub nawadniania deszczownicami może obniżyć jakość plonu przez wymycie składników organicznych i mineralnych oraz może obniżyć plon roślin. Należy jednakże pamiętać o tym, że obniżenie plonu ogólnego może wynikać także z inhibicji wzrostu wywołanej działaniem substancji organicznych wymywanych np. z chwastów (Grümmer 1955, Evenari 1961).

Rozmnażanie wegetatywne roślin a ługowanie składników

Wśród wielu wariantów rozmnażania wegetatywnego można znaleźć rozmnażanie z sadzonek zdrewniałych pozbawionych liści, sadzonek ulistnionych półzdrewniałych oraz zielonych. Podstawową trudność przy tych sposobach rozmnażania stanowi utrzymanie odpowiedniej wilgotności powietrza i podłoża. Najczęściej, aby utrzymać wilgotność na odpowiednim poziomie, stosuje się mgławicowanie sadzonek wodą. Jednakże

stosowanie mgławicowania wodą jest w niektórych przypadkach dość niebezpieczne, ponieważ może spowodować wymywanie soli mineralnych oraz składników organicznych z sadzonek (Sweet i Carlson 1955). Zmniejszenie zawartości tych składników w okresie, gdy sadzonki nie są jeszcze ukorzenione, opóźnić może proces ukorzeniania i może osłabić intensywność tworzenia się brody korzeniowej.

Można przypuszczać, na podstawie uprzednio przytoczonych danych, że proces ługowania sadzonek zdrewniałych będzie intensywniejszy od ługowania u sadzonek zielnych. Z kolei ługowanie sadzonek zielnych wierzchołkowych będzie słabsze od ługowania sadzonek zielnych z przyrostów starszych. Analogiczne różnice spowodowane stopniem dojrzałości wystąpią przy rozmnażaniu roślin z liści. Ciekawe jest to, że siła korzenia się sadzonek jest w wielu przypadkach związana z łatwością ługowania składników z sadzonek. Im trudniej są ługowane materiały zapasowe, tym lepiej sadzonki się korzenia. Niedobory, które pojawiają się u sadzonek poddanych mgławicowaniu, są spowodowane ługowaniem składników, szybkim wzrostem oraz brakiem dopływu składników mineralnych (Evans 1951, Sweet i Carlson 1955). Ponieważ stwierdzono, że pobieranie składników mineralnych odbywać się może poprzez liście oraz pędy, warto by zastosować mgławicowanie sadzonek rozcieńczonymi roztworami pożywkowymi (Tukey, Wott, Good 1965—1966). Mgławicowanie pożywkami gatunków, które reagują dodatnio, przeciwdziałałoby procesowi ługowania co najmniej składników mineralnych. Dodatnio reagowały na mgławicowanie pożywkami zdrewniałe sadzonki *Rosa multiflora* oraz półzdrewniałe sadzonki *Forsythia*, *Philadelphus*, *Lonicera*, *Myrtus*. Jednakże niektóre gatunki mogą reagować ujemnie na mgławicowanie roztworami pożywkowymi, np. sadzonki zdrewniałe *Evonymus fortunei* „*vegetus*” w porównaniu z mgławicowaniem wodą. Niektóre gatunki reagują lekko lub nie wykazują żadnej reakcji na mgławicowanie pożywkami (Tukey, Wott, Good 1965—1966).

Ługowanie roślin a obieg składników mineralnych i procesy glebotwórcze

Powszechnie przyjmuje się, że składniki mineralne pobrane z gleby ulegają akumulacji w roślinach. W ten sposób są one jak gdyby eliminowane na pewien okres z obiegu. Przyjmowano bowiem, że ilość składników, jaka ewentualnie może być wymyta z roślin, jest nieduża. W świetle danych z literatury wydaje się, że składniki pobierane przez roślinę wracają w znacznej mierze do gleby jeszcze za życia roślin. W każdym bądź razie w zespołach leśnych, w uprawach ozimych oraz w środowiskach o większej ilości opadów deszczowych czy mgieł składniki mineralne w znacznej części wracają do roztworu glebowego i to

wcześniej aniżeli po całkowitej mineralizacji resztek roślinnych. Wskazują na to wyniki uzyskane przez LeClerca i Breazeale (1908), Arensa (1934), Tamma (1951) oraz Tukeya i Morgana (1962), którzy stwierdzili, że ilość wymywanych składników z żywych tkanek roślinnych dochodzić może do 60% ilości wyjściowej. Trudno nie uwzględnić tych danych przy omawianiu obiegu składników w przyrodzie.

Ten przyspieszony obieg składników jest możliwy z tego względu, że roślina jako całość składa się z elementów żywych i martwych, które są ze sobą w ciągłym kontakcie. Zarówno martwe jak i żywe elementy organizmu roślinnego są poddawane działaniu wody opadowej wolnej od soli mineralnych. Stąd do wody opadowej dyfundują składniki mineralne z głębi tkanek stosunkowo swobodnie i spływają do gleby.

Przyjmując, że ługowanie składników zachodzi u roślin żywych, należy się zastanowić nad ewentualną funkcją roślin wyższych i procesu ługowania organizmów roślinnych w procesach glebotwórczych. Wydaje się, że aktywny, dynamiczny udział roślin wyższych w procesach glebotwórczych uwidacznia się w pobieraniu składników mineralnych z fazy stałej gleby i w tym, iż część z nich obiega glebę i roślinę prawdopodobnie kilkakrotnie. Należy przyjąć, że składniki mineralne i organiczne, niektóre o własnościach chelatujących, wyługowane z roślin będą brały udział w procesach fizyko-chemicznych zachodzących w glebie (wymiana i wypieranie z kompleksu sorpcyjnego). Wydaje się, że ługowanie roślin wyższych w dużej mierze przyczynia się do nieekonomicznego wyzbywania się składników mineralnych z fazy stałej gleby, ponieważ część składników wyługowanych będzie także odpływała z pól do drenów właśnie dzięki ługowaniu roślin.

Występowanie pasożytów pochodzenia roślinnego a ługowanie składników

Substancje, które dyfundują z tkanek roślinnych lub są wydzielane na zewnątrz w roztworze gutacyjnym albo z prądem transpiracyjnym, mogą oddziaływać w niektórych przypadkach stymulująco na kiełkowanie zarodników pasożyta (Gäumann 1959, Evenari 1961). Przyczyna tego stymulującego działania może być dwojaka. Po pierwsze może nastąpić korzystna zmiana pH wody pokrywającej tkankę i po drugie środowisko wytworzone w wyniku dyfuzji soli mineralnych oraz związków organicznych stwarza dogodne warunki rozwoju pasożyta (Arens 1929, 1934, Gäumann 1959). Składniki rozpuszczone w wodzie pokrywającej liście stwarzają dogodne warunki dla niektórych grzybów, np. *Botrytis cinerea* Pers. (Gäumann 1959) albo niekorzystne (Kovacs, Szeöke 1956). Substancje organiczne albo nieorganiczne rozpuszczone w wodzie pokrywającej liście czy inne organy, jeżeli nie są usuwane,

wywołać mogą reakcję chemotropową u strzępek grzyba. Zdolność grzyba do wzrostu w kierunku zmniejszającego się gradientu stężenia dyfundujących substancji determinuje w zasadniczy sposób proces wnikiwania grzyba do wnętrza tkanek roślinnych (Gäumann 1959).

Oprócz wyżej wymienionego oddziaływania składników mineralnych ługowanych z tkanek roślinnych na pierwszą fazę rozprzestrzeniania się pasożytów, ługowanie tychże składników może obniżyć reakcje obronne organizmu gospodarza przez obniżenie zawartości składników mineralnych w tkankach. Obawa ta jest o tyle uzasadniona, ponieważ znaczna ilość składników może być wymyta, a od ilości tych składników w tkankach zależy cały metabolizm komórek. Jeżeli zawartość substancji nieorganicznych lub organicznych jest bardzo niska i leży na granicy niedoboru, to ługowanie może pogłębić ten niekorzystny układ i może wywołać obniżenie „potencjału” obronnego tkanek roślinnych. Powiązanie pomiędzy metabolizmem składników mineralnych a ilością tych składników i odpornościowymi procesami omawiane są przez Borysa (1960, 1965).

Oprócz niekorzystnego działania ługowanych składników komórkowych na procesy porażania roślin może wystąpić także działanie korzystne. Z korzystnym działaniem możemy się spotkać w tych przypadkach, gdy jednym z czynników warunkujących istnienie zjawiska odporności roślin przeciwko pasożytom grzybowym lub bakteryjnym jest to, że posiadają one określony zasób substancji fungistatycznych. Ługowanie tych substancji z części roślinnych do gleby, w bezpośrednim zasięgu rośliny, powoduje wytworzenie się wokół niej pewnej strefy hamującej proces kiełkowania i wzrostu organizmów chorobotwórczych.

Odporność roślin zależy w niektórych przypadkach od zawartości składników fungistatycznych w tkankach okrywających martwych. Długotrwałe deszcze mogą wyługować zawarte w tych tkankach związki fungistatyczne i obniżyć odporność cebul na pasożyta. Przykładem tego jest odporność cebuli jadalnej na *Colletotrichum circinans* (Berk.), która warunkowana jest występowaniem w łuskach tej rośliny kwasu protokatechusowego (3,4-dwuhydroksybenzenu) oraz pirokatechiny (1,2-dwuhydroksybenzenu) Link, Angeli, Walker (1929), Link i Walker (1933).

Poruszając współzależność, jaka zachodzi między ługowaniem a pasożytowaniem, należy zwrócić jeszcze uwagę na efekt produktów rozpadu resztek późniwnych na porażenie korzeni roślin przez grzyby pasożytnicze występujące w glebie. Stosunkowo niedawno, bo dopiero w końcu lat 50-tych tego stulecia stwierdzono, że we wczesnych fazach rozpadu resztek późniwnych mogą pojawiać się substancje fitotoksyczne. Substancje te, jak stwierdzono w doświadczeniach, zwiększały stopień porażenia roślin testowych przez *Fusarium solani* f. *phaseoli*, *Thielaviopsis*

basicola i *Rhizoctonia solani*, jeżeli korzenie tych roślin (fasola) poddano przed inokulacją działaniu fitotoksycznych produktów rozkładu materii organicznej (Toussoun i Patrick 1963). Warto to podkreślić, ponieważ dotychczas interesowano się działaniem produktów rozpadu materii organicznej (związki próchniczne) wyłącznie w aspekcie gleboznawczym oraz fizjologicznym. Zagadnienie roli produktów rozpadu resztek poźniwnych w układzie [(gleba : resztki poźniwne) : (roślina wyższa)] : (pasożyty) jest zupełnie nowe i warto je zasygnalizować. Badaniem tak złożonych zależności zajmują się w tej chwili fitopatolodzy. O ile dotychczas fitopatolodzy zajmowali się głównie produktami roślinnymi znajduwanymi na powierzchni organów, stymulującymi lub hamującymi kiełkowanie organizmów pasożytniczych na żywych roślinach, to obecnie rozszerzyli oni znacznie sferę zainteresowania (rys. 3).

Można więc stwierdzić, że ługowanie składników organicznych i nieorganicznych z tkanek roślinnych albo nawet produktów ich rozpadu jest jednym z czynników w kształtowaniu się ognisk chorobotwórczych, rozprzestrzeniania się pasożytów grzybowych i bakteryjnych i stopnia odporności na pasożyty pochodzenia roślinnego.

Wpływ niektórych czynników na intensywność ługowania

Ilość wyługowanych składników z organów roślinnych zależy od całego szeregu czynników (Arens 1934, Tukey i Morgan 1962). Tukey i Morgan (1962) dotychczas dowiedli, że czynniki wymienione w tabeli 5 mają istotny wpływ na intensywność procesu ługowania części nadziemnych.

Tabela 9

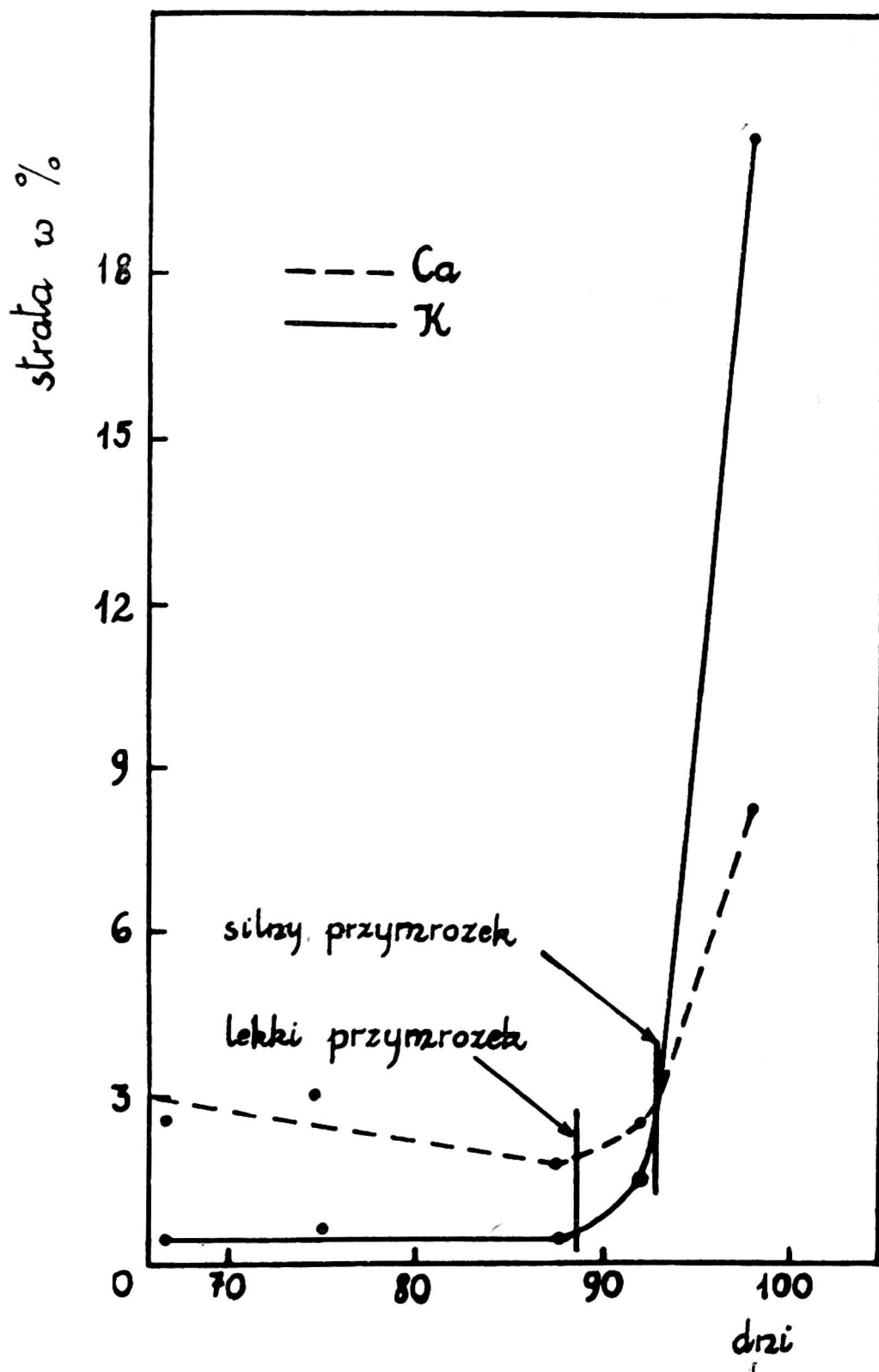
Wpływ uszkodzeń spowodowanych niedoborem wody, wysoką temperaturą oraz środkiem toksycznym na ługowanie wodą Ca^{45} i P^{32} z młodych liści (Tukey, Morgan, 1963)

Czynnik działający	Gatunek rośliny	Składnik ługowany	Kombinacja	Strata na skutek ługowania *	
				liczba uderzeń/min.	%
Niedobór wody	Fasola	Ca^{45}	Kontrola	491	1,0
			Więdnięcie	3696	8,2
Wysoka temperatura	Fasola	P^{32}	Kontrola	148	0,2
			Uszkodzenia	34414	57,8
Substancja toksyczna	Dynia	P^{32}	Kontrola	21	0,1
			Obecność oleju	823	3,0

* Procent w stosunku do zawartości składnika w liściach.

Spośród wymienionych czynników wpływających na ilość wyługowanych składników kilka zostało już omówionych poprzednio. Tutaj, spośród wielu, wymienić należy wpływ niedoboru składników nieorganicznych

nych, deficytu wody w tkankach, niskiej temperatury oraz mechanicznych uszkodzeń (tabela 9, rys. 4). Warto zwrócić uwagę na to, że czas kontaktu wody z tkanką roślinną oraz intensywność opadów deszczowych ma zasadniczy wpływ na ilość wyługowanych składników. Najwięcej składników łąguje się na początku okresu łągowania. Najwięcej składników roślinnych przenika z liści do wody przy opadach łagodnych, długotrwałych, a szczególnie podczas tworzenia się rosy, opadów z mgieł oraz w wyniku gutacji.



Rys. 4. Ubytek potasu i wapnia z uszkodzonych mrozem liści *Chrysanthemum morifolium* (Tukey i Morgan, 1963)

Wśród wielu wyników przytoczonych przez Tukeya i Morgana (1963) w tabeli 9, ciekawe jest stwierdzenie 8-krotnie silniejszego ługowania ze zwiedniętych liści aniżeli z liści roślin kontrolnych. Wymienieni autorzy na podstawie uzyskanych danych stwierdzają, że niezależnie od przyczyny uszkodzenia, liście uszkodzone są bardziej podatne na ługowanie od liści zdrowych. Podkreślają oni także to, że ługowanie pogłębia szkodliwy efekt uszkodzenia roślin. Przytoczone przez Tukeya i Morgana (1962) wyniki wskazują na to, że znacznie więcej Ca^{45} i P^{32} wyługowano z roślin wyrosłych na niedoborowym poziomie Ca lub P aniżeli na poziomie wystarczającym dla normalnego wzrostu roślin. Do czynników wymienionych przez Tukeya i Morgana (1962) oraz Arensa (1934) wliczone zostaną niewątpliwie także środki ochrony roślin, zwilżacze stosowane w tych preparatach, jak i zwilżacze stosowane przy użyciu preparatów hormonalnych.

Czynniki wymienione w tabeli 5 należy uzupełnić o działanie toksycznych związków, jakie powstają przy rozpadzie resztek poźniwnych. Związki te, jak to wykazali Tousson i Patrick (1963), o ile zetkną się z żywymi tkankami, powodują zmiany przepuszczalności błon plazmatycznych i w efekcie następuje wzrost procesu przenikania szeregu związków organicznych do otoczenia. Niewątpliwie analogicznie działać będą produkty przemiany niektórych pasożytów lub drobnoustrojów saprofitycznych, produkty przemiany gazowej, środki ochrony roślin i inne.

Zakończenie

W niniejszym przeglądzie literatury dotyczącej znaczenia procesu ługowania u roślin wyższych zamieszczono szereg prac obrazujących jego znaczenie. Przytoczone dane wskazują na udział procesu ługowania w kształtowaniu się naturalnych zespołów roślinnych, na udział tego procesu w obiegu składników mineralnych oraz na ewentualne znaczenie ługowania składników z roślin wyższych w procesach glebotwórczych. Wiele z przytoczonych prac świadczy o tym, że proces ten może mieć duże znaczenie praktyczne. Znaczenie to może się uwidocznic w uprawach współrzędnych, kształtowaniu się plonu i jego wartości biologicznej, w występowaniu pasożytów roślinnych i ich rozprzestrzenianiu, technice rozmnażania wegetatywnego oraz technice nawadniania. Poznanie tego procesu, jego intensywności w poszczególnych stadiach wzrostu roślin rzutuje na technikę postępowania z materiałem roślinnym zarówno w pracach poznawczych jak i w praktyce rolniczej.

*

*

*

Mgr H. Łukomskiej za wykonanie rysunków oraz dr Z. Krzywańskiemu za krytyczne uwagi i korektę tekstu składam serdeczne podziękowanie.

LITERATURA

1. Arens K., 1934. *Jb. Wiss. Bot.* 80: 248—300.
2. Arens K., 1929. *Jb. Wiss. Bot.* 70:57—157.
3. Arens K., 1950. cyt. za Tukeyem i Morganem, 1962.
4. Bode H. R., 1940. *Planta* 30:567—589.
5. Bode H. R., 1958. *Planta* 51:440—480.
6. Bonner J., 1950. *Bot. Rev.* 16:51—63.
7. Borys M., 1960. Hort. Dept., Rutgers Univ., New Brunswick, N.J., 1—13.
8. Borys M. W., 1965. *Biul. Inst. Ochrony Roślin* 31:261—281.
9. Börner H., 1960. *Bot. Rev.* 26:393—424.
10. Börner H., 1960a. *Angew. Bot.* 34:192—211.
11. Buchenau Fr., 1883. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 1:108—109.
12. Cholodny N., 1932. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 50:562—570.
13. Cook M. T., 1921. *Phytopath.* 11:346.
14. Dalbro S., 1955. *Proc. XIV Intern. Hort. Congr.* 770—778.
15. Davis E. F., 1928. *Amer. J. Bot.* 15:620.
16. Engel H., 1939. *Jb. Wiss. Bot.* 88:816—861.
17. Evans H., 1951. *Trop. Agr.* 28:147—203.
18. Evenari M., 1961. *Encycl. Plant Physiol.*, Berlin IV:691—736.
19. Gäumann E., 1959. *Nauka o infekcyjnych chorobach roślin*. PWRiL, s. 748.
20. Gries G. A., 1943. *North. Nut Grow. Assoc., Rpt.* 34:52—55.
21. Grümmer G., 1955. *Die geg. Beinfl. höh. Pflanz. Allelopathie*. Jena, 162 str.
22. Grümmer G., 1958. *Flora (Jena)* 146:158—177.
23. Homeyer E. F., 1883. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 1:471.
24. Kovács A., Szeöke E., 1956. *Phytopath. Z.* 27:335—349.
25. LeClerc, J. A., Breazeale J. F., 1908. *U.S.D.A., Yearbook 1908*: 339—402.
26. Link K. P., Angeli H. R., Walker J. C., 1929. *J. Biol. Chem.* 81:369—375.
27. Link K. P., Walker J. C., 1933. *J. Biol. Chem.* 100:379—383.
28. Massey A. B., 1925. *Phytopath.* 15:773—784.
29. Mecklenburg R. A., Tukey H. B., Jr., 1964. *Plant Physiol.* 39:533—536.
30. Patrick Z. A., i inni 1963 *Phytopath.* 53:152—161.
31. Pickering S., 1917. *Ann. Bot.* 31:181—187.
32. Schneiderhan F. J., 1927. *Phytopath.* 17:529—540.
33. Stenlid G., 1958. *Encycl. Plant Physiol.*, Berlin, IV:621—626.
34. Sweet D. V., Carlson R. E., 1955. *Mich. State Agr. Expt. Sta. Quart. Bull.*, 38:258—267.
35. Tamm C. O., 1951. *Physiol. Plantarum* 4:461—469.
36. Tamm C. O., 1953. *Medd. Stat. Skogsforkn. Inst.* 43:1—140.
37. Toussoun T. A., Patrick Z. A., 1963. *Phytopath.* 53:265—270.
38. Tukey H. B., Jr., i inni 1957. *Science* 126:120—121.
39. Tukey H. B., Jr., i inni. 1958. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 71:496—506.
40. Tukey H. B., Jr., 1962. *Proc. Plant Propagators Soc.* 63—70.
41. Tukey H. B., Jr., Morgan J. V., 1962. 14th Intern. Hortic. Congress, Brussels 153—160.
42. Tukey H. B., Jr., Ketellapper H. J., 1963. *Amer. J. Bot.* 50:110—115.
43. Tukey H. B., Mecklenburg R. A., 1963. *Nature* 198:562—563.
44. Tukey H. B., Morgan J. V., 1963. *Physiologia Plant.* 16:557—64.
45. Tukey H. B., Jr., i inni. 1965. *Intern. Atomic Energy Agr.*, Vienna 371—385.
46. Tukey H. B., Jr., i inni. 1965—66. *Cornell Plant.* 21:53—55.
47. Wittwer S. H., Teubner F. G., 1959. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10:13—32.