

ANNA SKRZYPIK
ROMAN PRAŻAK
MARIA CHRZĄSTEK

Katedra Biologii Roślin, Wydział Nauk Rolniczych w Zamościu
Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie

Ocena tolerancyjności na glin siewek mieszańców BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L.

Evaluation of seedling tolerance to aluminum in BC₁ hybrids of (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L.

W rodzaju *Avena* L. występuje duże zróżnicowanie międzygatunkowe i wewnątrzgatunkowe pod względem tolerancyjności na toksyczne stężenia jonów glinu. Celem pracy była ocena tolerancyjności na glin 8 rodów mieszańcowych BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. oraz ich komponentów rodzicielskich. Nasiona badanych form kielkowano na bibule filtracyjnej w szalkach Petriego uzupełnionych roztworem wodnym glinu w stężeniach: 0 (kontrola) i 40 mg dm⁻³, w środowisku zakwaszonym (pH 4,2). Badano wpływ jonów glinu na kiełkowanie nasion oraz na maksymalną długość systemu korzeniowego, liczbę korzeni i maksymalną długość liści 10-dniowych siewek. Na podstawie pomiarów długości systemu korzeniowego wyznaczono indeks tolerancji glinu (I_T) według zmodyfikowanego testu Wilkinsa. Z przeprowadzonych badań wynika, że glin silnie ograniczał wzrost korzeni siewek, przyczyniając się do zwiększenia ich liczby oraz nieco słabiej wpływał na wzrost liści. Nie odnotowano istotnego wpływu badanego stężenia glinu na energię i zdolność kiełkowania nasion. Najwyższą tolerancyjnością na toksyczne stężenie jonów glinu wykazał się jeden z genotypów rodzicielskich owsa głuchego *A. fatua* L. nr 73 oraz odmiany owsa siewnego *A. sativa* L. — Kasztan, Kwant, Karol i Farys. Mieszance charakteryzowały się pośrednim poziomem tolerancyjności. Wśród nich najwyższą tolerancyjnością wyróżnił się mieszaniec Farys × *A. fatua* L. nr 73 × Farys. Najmniej tolerancyjne na glin okazały się genotypy owsa głuchego *A. fatua* L. nr 75, 77, 83 i 84.

Słowa kluczowe: *Avena sativa* L., *Avena fatua* L., rody mieszańcowe, toksyczność glinu, tolerancyjność siewek

Within the genus *Avena* L., a high interspecies and intraspecies variation exists in tolerance of toxic concentrations of aluminum ions. The purpose of the work was evaluation of seedling tolerance to aluminum in eight of (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. BC₁ hybrid strains. The samples of seeds were germinated on filter paper in Petri dishes moistened with water solution containing Al ions (as AlCl₃×6H₂O) in the concentrations: 0 (control) and 40 mg dm⁻³, in acid environment, pH 4.2. The influence of aluminum on the seed germination and on the maximal length of roots, number of roots and the maximal length of leaves of 10-day seedlings were examined. Index

of tolerance was calculated by means of modified Wilkins test. Aluminum strongly limited growth of seedling roots, caused increase of their number and less influenced growth of the seedlings' leaves. Aluminum ions did not influence seed germination. One of the parental genotypes of *A. fatua* L. nr 73 and the *A. sativa* L. cultivars — Kasztan, Kwant, Karol and Farys showed the highest tolerance. The hybrid strains showed intermediate tolerance level. Among them, the (Farys × *A. fatua* L. nr 73) × Farys hybrid showed the highest aluminum tolerance. The least tolerance to aluminum ions was recorded for the *A. fatua* genotypes denoted with the numbers 75, 77, 83 and 84.

Key words: *Avena sativa* L., *Avena fatua* L., hybrid strains, aluminum toxicity, seedlings tolerance

WSTĘP

Rodzaj *Avena* L. obejmuje zarówno gatunki uprawne, jak i dziko rosnące w środowisku naturalnym. Wśród gatunków uprawnych największe znaczenie ma owies zwyczajny (*Avena sativa* L.). Według GUS powierzchnia uprawy owsa w Polsce, w siewie czystym wynosiła w roku 2008 około 550 tys. ha. W rolnictwie polskim owies dostarcza cennego ziarna paszowego, posiada wysoką wartość odżywczą jako pokarm dla ludzi oraz jest cenną rośliną w płodozmianie, szczególnie w warunkach dużego udziału zbóż w strukturze zasiewów (dobrze znosi uprawę po zbożach, a sam jest dość dobrym przedplonem dla innych zbóż). Jest rośliną o stosunkowo niewielkich wymaganiach glebowych i cieplnych. Z uwagi na to, że uprawa owsa na żyznych glebach kompleksów pszennych i pszenno-żytnich jest mało uzasadniona, owies uprawiany jest głównie na słabszych glebach kompleksów żytnich oraz na glebach kompleksu zbożowo-pastewnego. W celu utrzymania wysokiego plonowania owsa na glebach gorszych niezbędna wydaje się wiedza na temat tolerancyjności odmian owsa na kwaśny odczyn środowiska glebowego. Skutki zakwaszenia gleby dotyczą w pierwszej kolejności wzrostu koncentracji jonów Al^{3+} , H^+ , Mn^{2+} , a następnie zmian kierunku procesów i reakcji chemicznych zachodzących w glebie. Na glebach kwaśnych zawierających toksyczne stężenia jonów glinu obserwuje się u roślin niedobór takich pierwiastków jak P, Ca, Mg, K i Mo (Liu i Luan, 2001). Z różnych badań wynika, że rośliny dobrze rozwijają się nawet przy pH ok. 4, jeżeli w roztworze glebowym nie występują jony Al^{3+} , a różna wrażliwość roślin na pH wynika m.in. z różnej ich wrażliwości na toksyczne stężenia jonów glinu (Gorlach i Mazur, 2002). Według Gorlacha i Curyło (1990), ze szkodliwym działaniem jonów H^+ należy się liczyć dopiero przy $pH < 3,0$. Niekorzystny wpływ glinu na rośliny uzewnętrznia się przede wszystkim zmianą wielkości i morfologii systemu korzeniowego (Kinraide, 1991). Rośliny wykształciły różne mechanizmy tolerancyjności na toksyczne stężenia jonów glinu. Ogólnie, mechanizmy te można podzielić na apoplastyczne i symplastyczne. Mechanizmy apoplastyczne są oparte na wydzielaniu kwasów organicznych przez wierzchołki korzeni. Kwasy organiczne tworzą trwałe kompleksy z jonami glinu Al^{3+} . Mechanizmy symplastyczne pozwalają na akumulację i detoksykację glinu wewnątrz komórek (Taylor, 1991). Jednak glin indukuje odkładanie się kalozy w plazmodesmach, ograniczając transport substancji między komórkami w symplacie (Sivaguru i in., 2000). U owsa, żyta i tolerancyjnego na glin pszenżyta apoplastyczny mechanizm tolerancyjności na toksyczne jony glinu oparty jest głównie na wydzielaniu kwasów jabłkowego i cytrynowego. Tolerancyjne na glin odmiany pszenicy zwiększają wydzielanie kwasu jabłkowego (Ma i in., 2001). Wśród zbóż

najbardziej tolerancyjne na glin są żyto, następnie owies, pszenżyto, najmniej pszenica i jęczmień (Nava i in., 2006). Z badań przeprowadzonych w Brazylii wynika, że tolerancyjność na glin u owsa *Avena sativa* L. jest kontrolowana przez jeden lub dwa geny dominujące (Oliveira, 2002). Gatunek ten charakteryzuje się bardzo wąską pulą genową. Potencjalnym źródłem obcej zmienności dla owsa zwyczajnego są gatunki dzikie, m.in. *Avena fatua* L. Dzikie gatunki oraz ich mieszańce F₁ i dalsze pokolenia uzyskane drogą krzyżowań wstecznych stanowią cenny materiał wyjściowy dla hodowli owsa (Chrząstek i in., 2007).

Celem badań była ocena tolerancyjności na glin mieszańców międzygatunkowych wytworzonych w wyniku krzyżowania odmian *Avena sativa* L. z *Avena fatua* L.

MATERIAŁ I METODY BADAŃ

Badania przeprowadzono w latach 2008–2009 w Katedrze Biologii Roślin, Wydziału Nauk Rolniczych w Zamościu Uniwersytetu Przyrodniczego w Lublinie. Przedmiotem badań było 8 rodów mieszańcowych BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. Analizie poddano również wszystkie komponenty rodzicielskie biorące udział w powstaniu mieszańców, tj. genotypy owsa głuchego *Avena fatua* L.: nr 73 (AVE 270 GAT), nr 75 (AVE 1322 GAT), nr 76 (AVE 2407 GAT), nr 77 (AVE 2804 GAT), nr 84 (52188 IHAR), nr 83 (51635 IHAR) oraz odmiany owsa siewnego (zwyczajnego) *Avena sativa* L.: Deresz, Farys, German, Hetman, Karol, Kasztan, Kwant (tab. 1). Ziarniaki form rodzicielskich owsa pochodziły z Instytutu Genetyki i Hodowli Roślin w Gatersleben w Niemczech oraz Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie. Mieszańce BC₁ uzyskano z Instytutu Genetyki, Hodowli i Biotechnologii Roślin, Uniwersytetu Przyrodniczego w Lublinie.

Nasiona badanych form kiełkowano na bibule Whatmana nr 10, w szalkach Petriego (10 nasion na szalkę) uzupełnionych roztworem wodnym glinu (w formie AlCl₃×6H₂O) w koncentracjach: 0 (kontrola) i 40 mg·dm⁻³ (Prażak, 2001). Odczyn roztworów ustalono na poziomie pH 4,2. Od momentu wysiewu do 10 dniowej siewki, kultury prowadzono w termostacie, w temperaturze 25°C. W każdej kombinacji wykonano po trzy powtórzenia. Po 5 i 10 dniach zbadano wpływ glinu na energię i zdolność kiełkowania nasion. Po 10 dniach wykonano pomiary maksymalnej długości systemu korzeniowego i liści siewek oraz oznaczono liczbę korzeni. Na podstawie pomiarów długości systemu korzeniowego wyznaczono indeks tolerancji glinu (I_T) według zmodyfikowanego testu Wilkina (1978):

$$I_T = \frac{\text{średnia długość korzeni roślin traktowanych Al}}{\text{średnia długość korzeni roślin kontrolnych}} \times 100\%$$

Wyniki opracowano statystycznie i przedstawiono w tabeli 1 i na rysunku 1. Kolejność analizowanych form w tabeli i na rysunku jest taka sama. Istotność różnic oceniono za pomocą testu Tukeya przy p = 0,05.

WYNIKI I DYSKUSJA

W przeprowadzonych badaniach nie odnotowano istotnego wpływu jonów glinu na energię i zdolność kiełkowania nasion owsa. W środowisku zakwaszonym obecność glinu silnie ogranicza rozwój systemu korzeniowego (Foy i in., 1978). Niekorzystny wpływ glinu na system korzeniowy roślin pszenicy, żyta i pszenżyta potwierdziły badania Anioła (1985). W badaniach własnych glin silnie ograniczał wzrost korzeni siewek i nieco słabiej liści (tab. 1, rys. 1). Spośród analizowanych form najwyższą wartością indeksu tolerancji na glin charakteryzował się dziki gatunek *Avena fatua* L. oznaczony numerem 73 ($I_T = 46,6\%$) (tab. 1). W przypadku pozostałych genotypów owsa głuchego *Avena fatua* L. odnotowano niskie wartości indeksu tolerancji na glin ($I_T = 3,4\text{--}14,0\%$).

Tabela 1

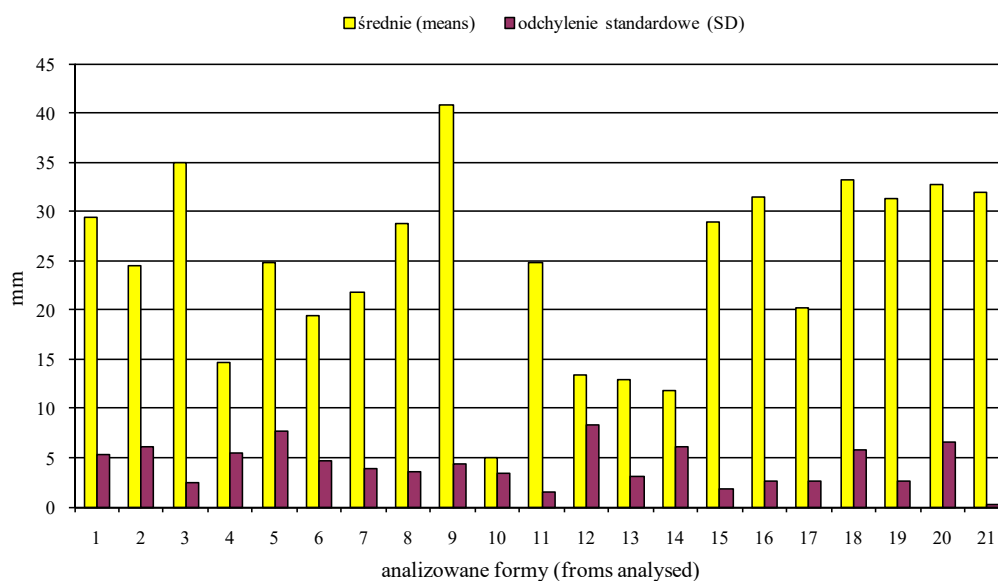
Wpływ glinu na siewki mieszańców BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. oraz ich komponentów rodzicielskich w środowisku zakwaszonym (pH 4,2)
Influence of aluminum on seedlings of BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. hybrids and their parental components in acid environment (pH 4.2)

Analizowane formy Forms analyzed	Długość korzeni (mm) Length of roots (mm)		Długość liści (mm) Length of leaves (mm)		Indeks tolerancji (%) Tolerance index (%)	
	Al (mg dm ⁻³)		Al (mg dm ⁻³)		Al (mg dm ⁻³)	
	0	40	0	40	0	40
1. (Deresz × <i>A. fatua</i> nr 83) × Deresz	131,5	29,4*	89,6	61,2*	100,0	22,4
2. (Deresz × <i>A. fatua</i> nr 84) × Deresz	109,9	24,4*	76,4	63,6	100,0	26,7
3. (Farys × <i>A. fatua</i> nr 73) × Farys	125,5	34,9*	94,0	76,5*	100,0	27,8
4. (German × <i>A. fatua</i> nr 77) × German	92,4	14,7*	78,3	67,9	100,0	16,7
5. (Hetman × <i>A. fatua</i> nr 73) × Hetman	138,8	24,7*	97,2	91,0	100,0	18,2
6. (Karol × <i>A. fatua</i> nr 76) × Karol	131,2	19,4*	87,4	53,8*	100,0	14,9
7. (Kasztan × <i>A. fatua</i> nr 75) × Kasztan	143,0	21,7*	90,8	64,4*	100,0	15,2
8. (Kwant × <i>A. fatua</i> nr 75) × Kwant	122,3	28,7*	96,4	67,6*	100,0	22,7
9. <i>A. fatua</i> nr 73	87,9	40,8*	73,8	74,4	100,0	46,6
10. <i>A. fatua</i> nr 75	134,0	4,9*	91,4	40,8*	100,0	3,4
11. <i>A. fatua</i> nr 76	112,6	24,7*	95,7	79,8	100,0	25,1
12. <i>A. fatua</i> nr 77	95,7	13,4*	88,1	60,9*	100,0	14,0
13. <i>A. fatua</i> nr 83	120,8	12,9*	105,0	67,5*	100,0	11,7
14. <i>A. fatua</i> nr 84	98,4	11,8*	99,1	64,6*	100,0	11,9
15. Deresz	144,7	28,9*	85,8	69,2*	100,0	20,5
16. Farys	114,2	31,4*	86,5	80,7	100,0	27,5
17. German	122,4	20,2*	92,6	76,4*	100,0	17,6
18. Hetman	156,5	33,2*	102,7	82,2*	100,0	21,4
19. Karol	117,3	33,2*	80,7	66,5	100,0	28,0
20. Kasztan	91,6	32,8*	78,3	81,5	100,0	36,3
21. Kwant	105,5	32,0*	85,4	75,3	100,0	30,8

* Wynik istotnie różny od kontroli (0 mg·dm⁻³ Al)

* Result significantly different in relation to the control (0 mg·dm⁻³ Al)

Rody mieszańcowe BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. charakteryzowały się średnim poziomem tolerancyjności. Wśród nich najwyższą tolerancyjnością wyróżnił się ród Farys × *A. fatua* L. nr 73 × Farys ($I_T = 27,8\%$), natomiast najniższą odznaczał się mieszańiec Karol × *A. fatua* L. nr 76 × Karol ($I_T = 14,99\%$) (tab. 1). Rody mieszańcowe pszenicy z dzikimi gatunkami *Aegilops* L., badanymi przez Prażaka (2001), również charakteryzowały się średnią tolerancyjnością na glin.



Rys. 1. Wpływ jonów glinu w stężeniu 40 mg dm^{-3} na długość korzeni siewek mieszańców BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. (nr 1-8) oraz ich komponentów rodzicielskich *Avena fatua* L. (nr 9-14) i *Avena sativa* L. (nr 15-21). Przedstawiono wartości średnie i odchylenia standardowe międzygrupowe z 3 powtórzeń

Fig. 1. Influence of aluminum ions in concentration 40 mg dm^{-3} on seedling root length of (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. BC₁ hybrids (no. 1-8) and their parental components *Avena fatua* L. (no. 9-14) and *Avena sativa* L. (no. 15-21). Means and SD of 3 replications are shown

Spośród odmian *Avena sativa* L. najbardziej tolerancyjnymi na glin okazały się Kasztan, Kwant, Karol i Farys ($I_T = 27,5\text{--}36,3\%$). W przypadku pozostałych odmian owsa siewnego (*Avena sativa* L.) wartość indeksu tolerancji wahała się od 21,4% do 17,64% (tab. 1). Wyniki te świadczą o zróżnicowaniu cechy tolerancyjności na glin wśród odmian owsa, o czym informował Bilski (1985). Według Nava i wsp. (2006) różne genotypy owsa *Avena sativa* L. charakteryzują się dużą zmiennością jeżeli chodzi o tolerancyjność na glin. Genotypy $Al_a Al_a$ cechuje tolerancja na glin, natomiast genotypy $al_a al_a$ wykazują się wrażliwością na ten metal. Oliveira i wsp. (2005) oceniając wpływ glinu na odrost korzeni siewek owsa *Avena sativa* L. zidentyfikowali dwa geny tolerancyjności na glin — Al_1 i Al_2 i jeden wrażliwości — al .

Z badań Bilskiego (1985) prowadzonych na owsie i pszenicy wynika, że najwyraźniejsze symptomy toksyczności glinu występują na glebach o pH poniżej 4,5. W przedziale pH 3,8–4,0, przy wzroście zawartości glinu w pożywce z 12 ppm do 16 ppm, autor odnotował największą obniżkę masy korzeni u wszystkich badanych odmian owsa i pszenicy. Przy dalszym obniżaniu pH roztworu szkodliwy wpływ glinu na organizmy roślinne może ulec zmniejszeniu przy jednoczesnym ujawnieniu się oddziaływania jonów wodoru (Kaczor, 1998). Toksyczność glinu u roślin przejawia się głównie zahamowaniem

wzrostu systemu korzeniowego. Korzenie reagują wcześniej na glin ruchomy niż części nadziemne. Na skutek zahamowania ich wzrostu elongacyjnego są one skrócone, zgrubiałe i skręcone. Cały system korzeniowy rośliny staje się słaby i kruchy (Kaczor, 1998). Najwyraźniej symptomy toksycznego wpływu jonów glinu na system korzeniowy uzewnętrzniły się na formach najmniej tolerancyjnych, tj. na genotypach owsa głuchego (*Avena fatua* L.) oznaczonych numerami 77, 84, 83, 75. U genotypów wrażliwych na glin często następowało również zwiększenie liczby korzeni przybyszowych.

Fizjologiczno-biochemiczne przyczyny ujemnego wpływu nadmiernego stężenia glinu na wzrost systemu korzeniowego nie są jednak dokładnie poznane. Mercik i Sas (1998) podają, że pierwotnym miejscem oddziaływania glinu na rośliny jest czapeczka korzeniowa, gdzie wiąże się on z DNA, hamując w ten sposób podziały komórkowe. Ograniczenie wzrostu korzeni jest uważane za podstawową przyczynę ograniczania plonu na glebach kwaśnych (Mercik i Sas, 1998). Efekt toksyczności glinu na częściach nadziemnych roślin jest niespecyficzny i trudny do zidentyfikowania (Wiewióra, 1999). Jony tego metalu są transportowane przez system korzeniowy tylko w niewielkich ilościach. Z tego powodu objawy toksycznego działania glinu są trudne do zauważenia na częściach nadziemnych roślin (Kaczor, 1998).

W badaniach własnych odnotowano mniejsze zahamowanie wzrostu liści siewek na pożywce z glinem, niż to miało miejsce w przypadku korzeni (tab. 1).

Uszkodzenia części nadziemnych roślin mają najczęściej charakter wtórny i wynikają z niedoboru pierwiastków, których pobieranie jest ograniczone w obecności glinu (głównie P, Mg i Ca). Potwierdzają to badania prowadzone przez Filipka i Badorę (1993) na podstawie których ustalono, że choroba fizjologiczna żyta na glebach silnie zakwaszonych uzewnętrzniała się objawami braku magnezu, fosforu i potasu. Jak podają autorzy badań objawy niedoboru Mg i P na roślinach oraz nadmiaru Mn należy ściśle wiązać z silnym zakwaszeniem gleb i wysoką koncentracją glinu ruchomego. Przytoczone dane sugerują, że objawy toksycznego działania glinu na części nadziemne roślin nie są jednoznaczne i specyficzne. Należy jednak wyraźnie podkreślić, że wartości graniczne powyżej których glin bezpośrednio lub pośrednio oddziałuje na rośliny są bardzo płynne (Kaczor, 1998).

Uzyskane wyniki potwierdzają duże zróżnicowanie międzygatunkowe i wewnątrzgatunkowe w rodzaju *Avena* L. pod względem tolerancyjności na toksyczne stężenia jonów glinu.

WNIOSKI

1. W środowisku zakwaszonym (pH 4,2) badane genotypy owsa charakteryzowały się zróżnicowaną reakcją na wysokie stężenie jonów glinu ($40 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$). Wśród form uprawnych, dzikich i ich mieszańców występowały genotypy o wysokiej, średniej i niskiej tolerancyjności na toksyczne stężenie jonów glinu.
2. Rody mieszańcowe BC₁ (*Avena sativa* L. × *Avena fatua* L.) × *Avena sativa* L. cechowała najczęściej średnia tolerancyjność na glin.

3. Jako źródło tolerancyjności na glin dla odmian uprawnych owsa można wykorzystać jeden z badanych genotypów owsa głuchego (*A. fatua* L. nr 73), który charakteryzował się najwyższą wartością indeksu tolerancji.

LITERATURA

- Anioł A. 1985. Podstawy hodowli roślin odpornych na toksyczne działanie jonów glinu. Biul. IHAR 156: 185 — 194.
- Bilski J. 1985. Metody szybkiej oceny odporności odmian pszenicy i owsa na obniżone pH. Biul. IHAR 156: 13 — 20.
- Chrząstek M., Paczos-Grzęda E., Kruk K. 2007. Efektywność krzyżowań wstecznych mieszańców międzygatunkowych owsa. Zesz. Prob. Post. Nauk Rol. 517: 819 — 826.
- Filipek T., Badora A. 1993. Reakcja zbóż na silne zakwaszenie gleb. Roczn. Gleboznawcze XLIV: 47 — 54.
- Foy C. D., Chaney R. L., White M. C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 511 — 566.
- Gorlach E., Curyło T. 1990. Wpływ odczynu gleby na pobieranie potasu. Roczn. Gleboznawcze 41: 117 — 131.
- Gorlach E., Mazur T. 2002. Chemia Rolna. PWN, Warszawa.
- Kaczor A. 1998. Odżywianie się roślin w warunkach gleb silnie zakwaszonych. Zesz. Prob. Post. Nauk Rol. 456: 55 — 62.
- Kinraide L. V. 1991. Identify of the rhizotoxic aluminum species. Plant Soil 134: 167 — 178.
- Liu K., Luan S. 2001. Internal aluminum block of plant inward K⁺ channels. Plant Cell 13: 1453 — 1465.
- Ma J. F., Ryan P. R., Delhaize E. 2001. Aluminum tolerance in plants and the complex role of organic acids. Trends in Plant Sci. 6(6): 273 — 278.
- Mercik S., Sas L. 1998. Ujemny wpływ nadmiernego zakwaszenia gleby na rośliny. Zesz. Prob. Post. Nauk Rol. 456: 29 — 39.
- Nava I. C., Delatorre C. A., Duarte I. T. de Lima, Teixeira P. M., Federizzi L. C. 2006. Inheritance of aluminum tolerance and its effects on grain yield and grain quality in oats (*Avena sativa* L.). Euphytica 148/3: 353 — 358.
- Oliveira P. H., de Federizzi L., C., Milach S. C. K., Gotuzzo C., Sawasato J. T. 2005. Inheritance in oat (*Avena sativa* L.) tolerance to soil aluminum toxicity. Crop Breed. and Appl. Biotechnology 5(3): 302 — 309.
- Prażak R. 2001. Ocena tolerancyjności siewek mieszańców *Aegilops ventricosa* Tausch. i *Aegilops juvenalis* (Thell.) Eig. z *Triticum durum* Desf. i *Triticum aestivum* L. na toksyczne stężenie jonów glinu. Biul. IHAR 218/219: 161 — 167.
- Sivaguru M., Fujiwara T., Samaj J., Baluska F., Yang Z., Osawa H., Maeda T., Mori T., Volkmann D., Matsumoto H. 2000. Aluminum-induced 1-3-B-D-Glucan inhibits cell-to-cell trafficking of molecules through plasmodesmata. A new mechanism of aluminum toxicity in plants. Plant Physiol. 2: 991 — 1006.
- Taylor G. J. 1991. Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminum resistance. Plant Soil 171: 89 — 103.
- Wiewióra M. 1990. Tolerancyjność polskich odmian i rodów pszenicy jarej na toksyczne działanie glinu. Biul. IHAR 212: 59 — 64.
- Wilkins D. A. 1978. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. New Phytol. 80: 623 — 633.