

EFECTO DE ALUMINIO Y ACIDEZ SOBRE LA ELONGACION RADICAL DE CEBADA (*Hordeum vulgare* L.) Y AVENA (*Avena sativa* L.)¹

Effect of aluminium and acidity on root growth of barley (*Hordeum vulgare* L.) and oats (*Avena sativa* L.)

Fernando Borie B.², Bruno Stange J.², Alfredo Morales L.² y Mario Pino B.²

SUMMARY

Two experiments with different genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) and oats (*Avena sativa* L.) growing in nutrient solution were carried out for testing acidification capacity of each cultivar, and their different tolerance to acidity (H^+) and aluminium (Al). Both experiments were performed with the addition of $N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ and NH_4NO_3 as N source. Two barley (Andes 3.84 (F) and Frontera) and two oats genotypes (Llaofén-INIA and Nehuén-INIA) were used for testing acidification capacity and were grown in nutrient solution measured for pH at 14 and 18 days. For screening plant tolerance to H^+ and Al, four barley (Andes 3.84 (F), Andes 59.82, Andes 96.82 and Frontera) and the two oats genotypes from above were used. Plants were grown in nutrient solutions at pH 4.0, 4.5, 5.0 and 6.0 with the addition of 0, 25, 50 and 100 μM Al to barley seedlings and 0, 50, 100 and 200 μM Al to oats seedlings, respectively. Length and weight of root and aerial part were measured.

Results showed that $N-NH_4^+$ addition produced H^+ root excretion in both cultivars being higher in oats. As to $N-NO_3^-$ it produced OH^- extrusion which was also higher in oats cultivars. In relation to tolerance, oats were found more tolerant to H^+ and Al than barley. Available data allow the following rankings for barley: a) For H^+ sensitivity: Andes 96.82 > Andes 3.84 (F) > Andes 59.82 > Frontera; and b) For Al tolerance: Frontera > Andes 3.84 (F) > Andes 59.82 > Andes 96.82.

Key words: barley, oats, Al tolerance, nutrient solution.

INTRODUCCION

La acidificación es un proceso natural que ocurre muy lentamente en los suelos, como consecuencia de la constante pérdida de bases. Sin embargo, la principal causa de la acidificación de los suelos es de origen antropogénico. Así, una agricultura intensiva, muy extractiva y sin reposición de bases, o bien, la adición indiscriminada de fertilizantes acidificantes, especialmente amoniacales, necesariamente han traído como consecuencia una progresiva, y en ocasiones aguda, acidificación de los suelos.

La acidificación de los suelos conlleva fitotoxicidad en los cultivos que allí se siembran. Entre los factores detrimentales se encuentran los H^+ *per se*, conjuntamente con la liberación de Al y Mn desde la matriz del suelo, estos últimos consecuencia del incremento en la concentración de esos H^+ . Aunque

los tres elementos mencionados producen efectos tóxicos, pareciera haber consenso en que el factor más decisivo es Al (Wright, 1989; Ritchie, 1989).

Se sabe que el Al afecta negativamente el crecimiento radical, especialmente de las raíces secundarias, altamente absorbentes (Borie, Morales y Pino, 1992; Grauer y Horst, 1990). Desde el punto de vista fisiológico produce, entre otros, interferencia en la división celular de la raíz (Taylor, 1988; Little, 1988); modificación de la estructura y función de las membranas radicales (Minella y Sorrells, 1992); reducción en la absorción y utilización de nutrientes tales como P, N, Ca y Mg (Blamey, Edmeades y Wheeler, 1992) y disminución de la síntesis proteica (Marschner, 1991). No obstante, el efecto más visible de la toxicidad por Al se produce sobre las raíces, disminuyendo su longitud y, cuando el contacto es más prolongado, provocando engrosamiento de la raíz principal (Wright, 1989).

Es conocido que las raíces de las plantas liberan cantidades apreciables de sustancias carbonadas a la rizósfera, especialmente ácidos quelantes, dependiendo, ya sea de la especie vegetal y/o

¹Recepción de originales: 24 de febrero de 1994.

Financiado parcialmente por el Proyecto N° 9217 de la Dirección de Investigación de la Universidad de La Frontera.

²Universidad de La Frontera, Casilla 54-D, Temuco, Chile.

variedad, como también de su estado nutricional e incluso, como respuesta a la adición de fertilizantes, sean éstos fosfatados o nitrogenados (Marschner, Römheld y Zhang, 1990; Liu Zhiyu y otros, 1990; Marschner, 1986). Esta diferencia en el pH rizosférico puede alcanzar hasta 2 unidades de pH, medido con microelectrodos y, por tanto, ser muy significativa en el desarrollo de toxicidad frente a Al. Uno de los aspectos que necesariamente debe conocerse para realizar un manejo adecuado del cultivo en suelos con toxicidad por Al, es un más acabado conocimiento de la acidificación rizosférica producida por los cultivos y variedades dentro de un cultivo y su respuesta frente a fertilizantes con N-NO_3^- y N-NH_4^+ .

Actualmente se está observando una disminución de la productividad de los suelos de la IX y X regiones, lo que se correlaciona con los resultados de los laboratorios de análisis que señalan un progresivo aumento en los contenidos de Al y una disminución en el contenido de bases de intercambio; ésto contribuye al incremento de la acidificación de estos suelos, lo que se relacionaría estrechamente con el aumento producido en el uso de fertilizantes amoniacales. Cada ión amonio, por efecto del proceso de nitrificación llevado a cabo en el suelo, produce dos iones hidrógeno. Adicionalmente, la asimilación del amonio a nivel fisiológico de la raíz, produce la excreción de iones hidrógeno a la rizósfera, disminuyendo el pH en torno a ella (Gijsman, 1990). Dicha excreción es de cuantía y calidad diferentes entre las especies e incluso entre variedades o genotipos dentro de una especie.

Si bien la adición de materiales encalantes es usado como un sistema correctivo en algunos suelos, el uso de variedades tolerantes y la aplicación de fertilizantes no acidificantes, podría constituirse en otra vía de solución para abordar problemas de esta misma naturaleza. En el país, no existen antecedentes científicos suficientes que permitan certificar que una variedad de un cultivo determinado sea más sensible o más tolerante a Al que otra.

El objetivo de este estudio consistió en determinar la capacidad de acidificación del entorno rizosférico y el grado de sensibilidad o tolerancia a H^+ y Al, de variedades de cebada y de avena, cultivadas en solución nutritiva, utilizando N-NO_3^- o N-NH_4^+ como fuente de nitrógeno.

MATERIALES Y METODOS

La investigación constó de dos experimentos: I. Evaluación de la capacidad de exudación de H^+ ante diferentes fuentes nitrogenadas y II. Evaluación del

desarrollo radical ante diferentes niveles de protones (H^+) y aluminio (Al).

En el primer experimento se utilizó una línea avanzada y una variedad de cebada, Andes 3.84 (F) y Frontera, respectivamente y dos variedades de avena, Llaofén-INIA y Nehuén-INIA, todas producidas por la Estación Experimental Carillanca del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA).

Semillas pre-germinadas de cebada y avena se trasladaron estérilmente a tubos de 50 mL, que contenían 10 mL de solución nutritiva basal de concentración (μM): 100 P como KH_2PO_4 ; 300 Ca como CaCl_2 ; 100 Mg como $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 10 Fe como Fe-EDTA; 3 B como H_3BO_3 ; 1 Mn como $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; 1 Zn como $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0,1 Cu como $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; 0,02 Mo como $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (Alva y otros, 1986). Como fuente de N (300 μM) se utilizó $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KNO_3 y NH_4NO_3 . El pH de las soluciones se ajustó a 5,5.

Los tubos con plántulas se colocaron en cámara de crecimiento, a 20 °C y fotoperíodo de 14 horas luz. Se utilizó un diseño factorial, con cinco repeticiones. A los 14 y 18 días de iniciado el experimento se midió, con microelectrodos y manteniendo las normas de asepsia para evitar posibles contaminaciones, el pH en las soluciones de cada tubo. Los resultados se sometieron al análisis de variancia y a la Prueba de comparación de rango múltiple de Duncan.

En el segundo experimento se utilizaron los mismos cultivos y variedades anteriores, ampliándose el estudio con otras dos líneas avanzadas de cebada, Andes 59.82 y Andes 96.82, bajo las mismas condiciones y diseño experimental que en I. Las semillas pre-germinadas se trasladaron a tubos con solución nutritiva basal, a la cual se había ajustado previamente el pH a 4,0; 4,5; 5,0 y 6,0. A cada uno de estos tratamientos se agregó Al, a partir de una sal soluble $\text{KAl}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$, en concentraciones de 0, 25, 50 y 100 μM , para cebada y de 0, 50, 100 y 200 μM para avena, respectivamente. Con el propósito de evitar cambios drásticos de pH, la solución se renovó cada seis días. A los 18 días se midió longitud radical, longitud de hojas, peso de parte aérea y peso de raíces.

RESULTADOS Y DISCUSION

El pH resultante de la exudación al medio de sustancias de carácter ácido o alcalino por parte de las raíces de plántulas de cebada y avena, cultivadas en solución nutritiva en presencia de diferentes fuentes de N, aparece en los cuadros 1 y 2.

Allí se observa que, si bien existen algunas diferencias entre el pH medido a 14 días con aquél medido a 18 días, éstas, en términos generales, no son significativas. En cuanto a la fuente de N agregado, se observa, en ambos cultivos, que N-NO_3^- elevó significativamente el pH del medio, lo que conlleva una excreción neta de OH^- , mayor en avena que en cebada. Paralelamente, en aquellas soluciones en que se agregó NH_4^+ se produjo una excreción neta de H^+ , siendo ésta también mayor en avena que en cebada.

CUADRO 1. Acidificación producida por genotipos de cebada cultivadas en solución nutritiva en presencia de NO_3^- , NH_4^+ y NH_4NO_3 , considerando 14 y 18 días después de la siembra

TABLE 1. Acidification produced by barley genotypes grown in nutrient solution with the addition of NO_3^- , NH_4^+ and NH_4NO_3 , at 14 and 18 days after sowing

Fuente	pH			
	14 días		18 días	
	Andes 3.84(F)	Frontera	Andes 3.84(F)	Frontera
NO_3^-	5,8 a	5,8 a	5,7 a	6,1 a
NH_4^+	4,7 c	5,3 b	4,9 b	5,3 b
NH_4NO_3	5,1 b	5,2 b	5,1 b	5,3 b

Los valores seguidos por distintas letras, son estadísticamente diferentes ($P \leq 0,05$), según la Prueba de rango múltiple de Duncan.

CUADRO 2. Acidificación producida por dos variedades de avena cultivadas en solución nutritiva en presencia de NO_3^- , NH_4^+ y NH_4NO_3 , considerando 14 y 18 días después de la siembra

TABLE 2. Acidification produced by two oats genotypes grown in nutrient solution with the addition of NO_3^- , NH_4^+ and NH_4NO_3 , at 14 and 18 days after sowing

Fuente	pH			
	14 días		18 días	
	Llaofén-INIA	Nehuén-INIA	Llaofén-INIA	Nehuén-INIA
NO_3^-	6,1 a	6,4 a	5,8 a	6,4 a
NH_4^+	4,3 c	4,6 b	4,2 c	4,6 b
NH_4NO_3	4,9 bc	5,2 b	4,8 b	4,9 b

Los valores seguidos por distintas letras, son estadísticamente diferentes ($P \leq 0,05$), según la Prueba de rango múltiple de Duncan.

La respuesta de los cultivos frente a las diferentes fuentes de N agregados era previsible de acuerdo al balance aniónico-catiónico y a la respuesta fisiológica de la planta (Kirkby y Mengel, 1967; Gijsman, 1990). Sin embargo, este estudio permite predecir que con una fertilización amoniacal, la cebada Andes 3.84(F), cultivo que se sabe es más sensible, se encontraría más expuesta a la toxicidad del Al en un suelo con alto contenido de este elemento, por la mayor acidificación producida. Es obvio que el riesgo disminuiría al máximo con la fertilización con nitrato, toda vez que los OH^- producidos precipitarían Al como $\text{Al}(\text{OH})_3$, insoluble. Por otra parte, el comportamiento del NH_4NO_3 tuvo un efecto intermedio, pero más cercano a los valores obtenidos con N amoniacal; dichos resultados eran esperables toda vez que se sabe que la planta metabólicamente está predispuesta a la absorción preferencial de N-NH_4^+ frente a N-NO_3^- , al menos en los primeros estadios de crecimiento (Marchner, 1986).

El efecto de la acidificación de los suelos sobre el crecimiento vegetal se le ha asociado al efecto detrimental de los H^+ libres, aluminio, manganeso o la asociación de todos ellos. Sin embargo, en algunos suelos puede estar afectando al crecimiento y desarrollo de la planta, solamente la acidez del entorno radical y no los elementos Al y Mn, los que en otros suelos se liberan como consecuencia de la acidez. Determinar solamente el efecto de la acidez lo permite el estudio de crecimiento de plantas en soluciones nutritivas. Así, en las figuras 1 y 2, en los tratamientos sin la adición de Al, se puede observar el efecto del pH de la solución nutritiva sobre la elongación radical de las cuatro variedades de cebada y dos de avena, respectivamente. En todas ellas se determinó el largo radical y se lo comparó a aquél obtenido a pH 6,0, el que se supuso no produciría efecto alguno sobre el crecimiento de las raíces.

De allí se desprende de que la avena, en general, es más tolerante a la acidez que la cebada, ya que ambas variedades, Nehuén-INIA y Llaofén-INIA, se lograron deprimir, en forma significativa, al 75% de su crecimiento normal tan sólo a pH 4,0, el que es difícil de alcanzar en los suelos agrícolas, aunque sí es posible a nivel rizosférico. Si bien la cebada es uno de los cultivos más sensibles, la variedad menos sensible (o más tolerante) a la acidez resultó ser Frontera, seguida de Andes 59.82, con una depresión del 20 y 34%, a pH 4,0, respectivamente. A su vez, Andes 3.84(F) comenzó su depresión a pH 4,5, mientras que el sistema radical de Andes 96.82 disminuyó al 60% a pH 5,0, situación muy común en algunos suelos en los que, además, se han agregado fertilizantes acidificantes.

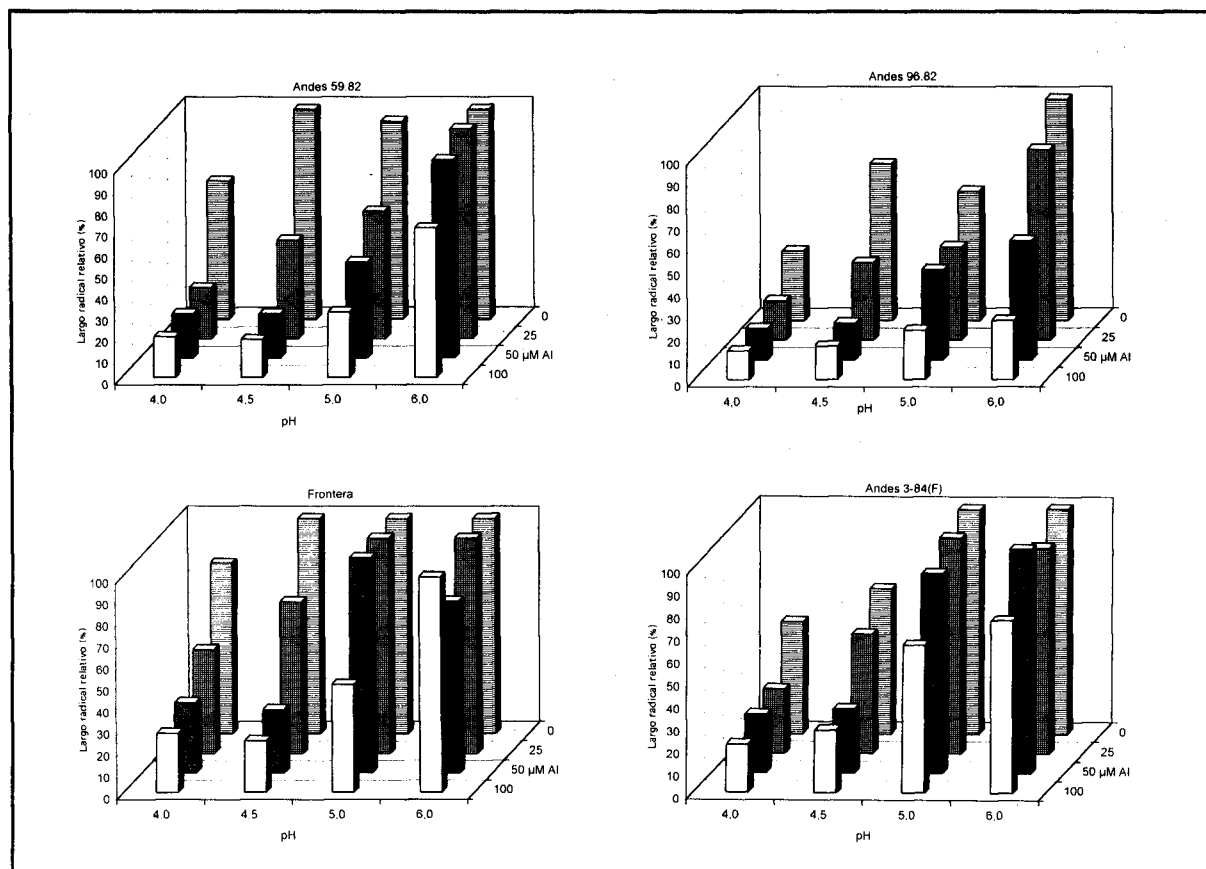


FIGURA 1. Efecto del pH y concentración de Al (μM) sobre la elongación relativa de las raíces de variedades de cebada crecidas en solución nutritiva.

FIGURE 1. Effect of pH and Al concentration (μM) on relative root growth of barley genotypes grown in nutrient solution.

En síntesis, ambas variedades de avena mostraron tolerancias similares frente a H^+ y, en las cebadas, más sensibles que la avena, el orden en el grado de sensibilidad de las líneas y variedades fue: Andes 96.82 > Andes 3.84(F) > Andes 59.82 > Frontera.

En la Figura 1, se puede observar el efecto de la concentración de Al sobre el desarrollo radical de cuatro genotipos de cebada cultivadas en solución nutritiva a distintos pH. El 100% de referencia se asignó al resultado obtenido a pH 6,0, sin adición de Al, pues es conocido que el pH condiciona las formas de Al, las que pueden tener distinto grado de toxicidad frente a las diferentes variedades de una especie (Wright, 1989; Borie, Morales y Pino, 1992). A pH 6,0, el cultivar Frontera no se afectó a ningún nivel de Al; en cambio, cebada Andes 3.84(F) y Andes 59.82 se afectaron solamente con la adición de 100 μM en Al y, finalmente, Andes 96.82 lo fue al nivel más bajo de Al (25 μM). A pH

5,0 todas las cebadas, a excepción de Frontera, se vieron afectadas con la adición de 50 μM en Al, pero a pH 4,5 y 4,0 las cuatro variedades se afectaron significativamente al adicionar aluminio.

A pH 4,0 el Al está prácticamente todo como Al^{+3} libre, especie química que se la ha señalado como tóxica; sin embargo, las especies de Al que se las conoce como las más tóxicas, en general, se forman entre pH 4,5 y 5,0 y son las especies conocidas como Al monomérico (Wagatsuma y Ezoé, 1985). En este estudio se observa, en especial con la adición de 50 y 100 μM en Al, que el efecto más depresivo se obtuvo a pH 4,5. Dado que este pH se alcanza sin dificultad a nivel rizosférico, es que actualmente se determina la toxicidad frente a Al en soluciones ajustadas a pH 4,8. En síntesis, el orden de las líneas o variedades en el grado de sensibilidad frente a Al, sería: Andes 96.82 > Andes 59.82 > Andes 3.84(F) > Frontera.

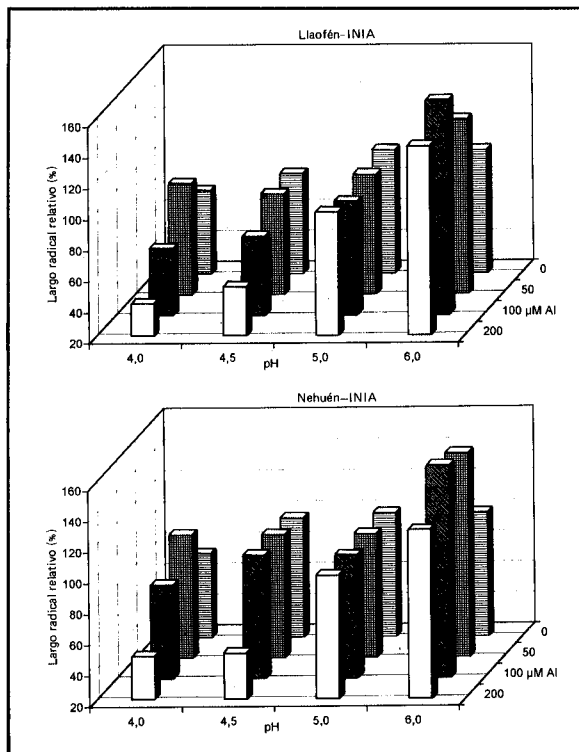


FIGURA 2. Efecto del pH y concentración de Al (μM) sobre la elongación relativa de las raíces de dos cultivares de avena crecidas en solución nutritiva.

FIGURE 2. Effect of pH and Al concentration (μM) on relative root growth of oats cultivars grown in nutrient solution.

En la Figura 2 aparece el efecto de la concentración de Al (μM) sobre el desarrollo radical de dos variedades de avena. A diferencia de la cebada, la adición de Al no produjo una disminución en la longitud de las raíces a pH 6,0 e incluso, a pH 5,0. Es más, a pH 6,0 el Al estimuló el crecimiento radical, en ambos cultivares, hecho que no fue significativo a pH 5,0. A pH 4,5 ambas variedades se afectaron significativamente a 200 μM en Al, al igual que a pH 4,0. En este caso, no hubo mayor diferencia entre pH 4,0 y 4,5, como en el caso de cebada. Aunque los comportamientos de ambas variedades de avena fueron similares, es posible plantear que Nehuén-INIA es una variedad poco más tolerante que 'Llaofén-INIA'.

El efecto del pH, sólo o adicionado de Al a diferentes concentraciones, no afectó significativamente, en el período de los 18 días, a la longitud y peso de la parte aérea, por lo que los valores obtenidos no aparecen tabulados. Lo anterior, se debe al tiempo reducido de seguimiento en el crecimiento de las plantas y es coincidente con lo observado por Borie, Morales y Pino (1992), en trébol blanco y rosado cultivados en solución nutritiva. No

obstante lo anterior, hubo diferencias significativas en el peso seco de las raíces tanto de cebada como avena, pero dado que el Al produce engrosamiento de éstas, el peso no es buen indicativo del efecto tóxico de las condiciones de acidificación en que se desarrolló el experimento.

La acidificación en el entorno rizosférico, producido por las diferentes especies y variedades e influenciadas por la adición de N-amoniaco, puede conllevar toxicidad por aluminio o manganeso en un suelo determinado. Así, si la acidificación producida por la excreción radical consiste mayoritariamente en ácidos orgánicos, con una excelente capacidad quelante, como lo son, entre otros, el ácido cítrico y málico, la acidificación no producirá fitotoxicidad, debido a que el Al se inactiva por formación de un complejo estable, de alta carga, el que no es absorbido por la raíz (Suhayda y Haug, 1986). Tal es el caso de *Lupinus albus*, el que secreta gran cantidad de ácido cítrico por sus raíces, no manifestando síntomas de toxicidad frente a Al ó Mn (Gardner, Barber y Parbery, 1983; Borie, 1990; Meredith, 1990). De este modo, si bien es importante conocer la cuantía de la acidificación producida por especies y variedades, tal vez, más importante sea el conocer la naturaleza de los exudados producidos.

Es de extrema importancia el conocer la tolerancia de las plantas frente a la acidificación, como un elemento complementario a la enmienda de los suelos, en particular en agricultura extensiva, de modo de tener a disposición del técnico, una serie de especies y variedades y su tolerancia relativa frente Al.

La selección de plantas tolerantes a condiciones de acidez se lleva a cabo en suelo, sea en campo como en invernadero. Sin embargo, una alternativa bastante ventajosa es la selección de variedades por medio del uso de soluciones nutritivas (Scott y Fisher, 1989). La ventaja de los experimentos de investigación en tolerancia a Al y Mn en solución, radica en que se puede ejercer un mayor control sobre el nivel de exposición del elemento tóxico, el nivel de otros nutrientes y el pH del entorno. Además, es una excelente herramienta de ayuda a los fitomejoradores para el lanzamiento al mercado de variedades tolerantes, en un tiempo más reducido. El desafío que se les plantea a los autores de este trabajo es que, mediante estas técnicas y otras como la tinción con hematoxilina y las pruebas rápidas de toxicidad, complementadas con estudios realizados en invernadero y campo, en el corto plazo, se pueda disponer de una clasificación, lo más completa posible, de sensibilidades y tolerancia Al de las especies y variedades de mayor uso en la agricultura del sur del país.

RESUMEN

Con el objeto de determinar la capacidad acidificante y el grado de sensibilidad o tolerancia a la acidez (pH) y aluminio (Al), de líneas y variedades de cebada (*Hordeum vulgare* L.) y avena (*Avena sativa* L.), se realizaron experimentos en solución nutritiva, en presencia de $N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ y NH_4NO_3 , como fuentes de N. Para la medición de la capacidad acidificante se utilizó una línea avanzada (Andes 3.84(F)) y una variedad (Frontera) de cebada y dos variedades de avena (Llaofén-INIA y Nehuén-INIA) cultivadas en solución nutritiva, a la que se midió el pH a los 14 y 18 días. Para la determinación del grado de sensibilidad a la acidez y Al se utilizaron tres líneas (Andes 3.84(F), Andes 59.82 y Andes 96.82) y una variedad de cebada (Frontera) y las mismas dos variedades de avena. Las plantas se hicieron crecer en solución nutritiva a pH 4,0; 4,5; 5,0 y 6,0 y en presencia de 0, 25, 50, 100 μM

en Al, para cebada y 0, 50, 100 y 200 μM , para avena, midiéndose largo y peso de raíz y parte aérea.

Los resultados señalaron que la adición de $N-NH_4^+$ provoca la liberación de H^+ en ambos cultivos, siendo mayor en avena. Por su parte, $N-NO_3^-$ produjo un aumento significativo de pH, por liberación de OH^- , siendo ésta igualmente mayor en avena. Ambas variedades de avena son mucho más tolerantes a H^+ y Al que las cebadas. El orden de líneas o variedades en el grado de sensibilidad frente a H^+ de las cebadas fue: Andes 96.82 > Andes 3.84(F) > Andes 59.82 > Frontera. En cuanto a la sensibilidad frente a Al el orden de éstas fue: Andes 96.82 > Andes 59.82 > Andes 3.84(F) > Frontera.

Palabras claves: cebada, avena, aluminio, tolerancia, solución nutritiva.

LITERATURA CITADA

- ALVA, A.K., EDWARDS, D.G., ASHER, C.J. and BLAMEY, F.P. 1986. Relationships between root length of soybean and calculated activities of aluminum monomers in nutrient solution. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50: 959-962.
- BLAMEY, F.P.C., EDMEADES, D.C., and WHEELER, D.M. 1992. Empirical models to approximate calcium and magnesium ameliorative effects and genetic differences in aluminum tolerance in wheat. *Plant and Soil* 144: 281-287.
- BORIE, F. 1990. Phosphorus. D. von Baer (ed.). *Proc. VIth International Lupin Conference*, November, Pucón, Chile. p.:192-200.
- BORIE B., FERNANDO, MORALES L., ALFREDO y PINO B., MARIO. 1992. Influencia del aluminio y acidez sobre la elongación radical de trébol rosado y trébol blanco. *Agricultura Técnica (Chile)* 52: 134-138.
- KIRKBY, E.A. and MENGEL, K. 1967. Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea, or ammonium nutrition. *Plant Physiol.* 42: 6-14.
- GARDNER, W.K., BARBER, D.A. and PARBERY, D.G. 1983. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanisms by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant and Soil* 70: 107-124.
- GRAUER, U.E. and HORST, W.J. 1990. Effect of pH and nitrogen source on aluminum tolerance of rye (*Secale cereale* L.) and yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). *Plant and Soil* 127: 13-21.
- GIJSMAN, A.J. 1990. Rhizosphere pH along different root zones of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) as affected by sources of nitrogen. *Plant and Soil* 124: 161-167.
- LITTLE, R. 1988. Plant soil interactions at low pH. Problem solving the genetic approach. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 19: 1.239-1.257.
- LIU ZHIYU, SHI WEIMING and FAN XIAOHUI. 1990. The rhizosphere effects of phosphorus and iron in soils. *Int. Soc. Soil Sci. Trans. XIVth Int. Congress of Soil Science.* 12-18 August, Kyoto, Japan. Vol. II: 147-152.
- MARSCHNER, H. 1986. Mineral nutrition of higher plants. Adaptations of plants to adverse chemical soil conditions. Academic Press, New York. p.: 442-447.
- MARSCHNER, H. 1991. Mechanisms of adaptations of plants to acid soils. *Plant and Soil* 134: 1-20.
- MARSCHNER, H., RÖMHELD, V. and ZHANG, F.S. 1990. Mobilization of mineral nutrients in the rhizosphere by root exudates. *Int. Soc. Soil Sci. Trans. XIVth Int. Congress of Soil Science.* 12-18 August, Kyoto, Japan. Vol. II: 158-163.
- MEREDITH, H.L. 1990. Lupin nutrition studies. D. von Baer (ed.). *Proc. VIth International Lupin Conference.* November, Pucón, Chile. p.: 201-212.
- MINELLA, E. and SORRELLS, M. 1992. Aluminum tolerance in barley: Genetic relationships among genotypes of diverse origin. *Crop. Science* 32: 593-598.
- RITCHIE, G.S.P. 1989. The chemical behaviour of aluminium, hydrogen, and manganese in acid soils. In: A.D. Robson (ed.). *Soil acidity and plant growth.* Academic Press. Australia. p.: 1-49.

SCOTT, B.J. and FISHER, J.A. 1989. Selection of genotypes tolerant of aluminum and manganese. In: A.D. Robson (ed.). *Soil acidity and plant growth*. Academic Press. Australia. p.: 167-196.

SUHAYDA, G.C. and HAUG, A. 1986. Organic acids reduces aluminum toxicity in maize root membranes. *Physiol. Plant.* 68: 189-195.

TAYLOR, G.J. 1988. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 15: 1.179-1.194.

WAGATSUMA, T. and EZOE, Y. 1985. Effect of pH on ionic species of aluminum in medium and aluminum toxicity under solution culture. *Soil Sci. Plant Nutr.* 31: 547-661.

WRIGHT, R.J. 1989. Soil aluminum toxicity and plant growth. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 20: 1.479-1.497.