

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN
SUONTUTKIMUSOSASTON TIEDONANTOJA
1/1977

BOORI KASVIEN FYSILOGIASSA
Kirjallisuuskatsaus

Kimmo K. Kolari

Helsinki 1977

Kimmo K. Kolari

BOORI KASVIEN FYSIOLGIASSA

Kirjallisuuskatsaus

Kimmo K. Kolari

Sisällys

	Sivu
1. Johdanto	1
2. Kukinta	2
3. Vesitalous	4
4. Boori ja kalsium	9
5. Fotosynteesi ja valo	11
5.1 Fotosynteesi	11
5.2 Valo	12
6. Hiilihydraattiaineenvaihdunta	14
6.1 Sokerien kuljetus	14
6.2 Sokerien kasautuminen ja muodostus	15
6.3 Soluseinän polysakkaridit	17
6.4 Solukalvot ja soluseinä	18
6.4.1 Solukalvot	18
6.4.2 Soluseinä	19
6.5 Lignifikaatio	20
6.6 Pentoosifosfaatti -tie	21
7. Hengitys ja fosforiaineenvaihdunta	30
7.1 Hengitys	30
7.2 Mitokondriot	30
7.3 Fosforiaineenvaihdunta	31
8. Typpi- ja proteiiniaineenvaihdunta	35
9. Solunjakautuminen ja tuma-aineenvaihdunta	38
9.1 Solunjakautuminen	38
9.2 Tuma ja kromosomit	38
9.3 Nukleiinihappoaineenvaihdunta	39
10. Fenolijohdusteiden aineenvaihdunta ja kasvuhormonit	41
10.1 Fenolijohdannaiset	41
10.2 Kasvuhormonit	44
10.2.1 Indolietikkahappo	44
10.2.2 Gibberelliinit	45
10.3 Oksidaasit	45
10.3.1 Polyfenoli-, DOPA-, katekolioksideasi ja peroksideasi	45
10.3.2 IAA -oksideasi	47
11. Yksi- ja kaksisirkkaiset kasvit ja boori	53
12. Boorin merkitys kasveille	56
13. Liite: Yhdisteiden kemiallisia rakennekaavoja	64
14. Kirjallisuus	67

1. Johdanto

Boorin (B) tiedetään olevan kasveille välttämätön mikroravinne ja siemenkasveilla, varsinkin kaksisirkkaisilla, boorin tarpeen on havaittu olevan jopa huomattava (SOMMER ja LIPMAN 1926, SHKOLNIK 1939, SHIVE 1941, SHKOLNIK ja MAJEVSKAJA 1960, KRUPNIKOVA 1967, SHKOLNIK 1974). Tosin eräiden levien - Scenedesmus sp.-(DEAR ja ARONOFF 1968), sienten - Saccaromyces cerevisiae, Aspergillus niger, Neurospora crassa ja Penicillium chrysogenum-(BOWEN ja GAUCH 1966) ja eläinten (VOJNAR 1960, EPSTEIN 1972) ei katsota tarvitsevan booria normaaliin kasvuunsa eikä täten olevan näille välttämätön ravinne.

Boorin vaikutusta kasveihin on tutkittu noin 60 vuoden ajan, mutta vieläkään ei sen tarkkaa osaa kasvien fysiologiassa ole kyetty selvittämään. On mm. havaittu boorin vaikuttavan kasvien kasvusolukoiden aktiivisuuteen, kehitykseen ja erilaistumiseen, hengitykseen, fotosynteesiin, valkuaisainesynteesiin, tuma-, fosfori-, hiilihydraatti-, fenoli- ja aukiiniaineenvaihduntaan, vesitalouteen, kukintaan ja itämiseen. On myös todettu, ettei B ole minkään tunnetun entsyymisysteemin osa tai aktivaattori (HEWITT, 1963, KAILA 1963, NASON ja McELROY 1963, EPSTEIN 1972, SHKOLNIK 1974, JACKSON ja CHAPMAN 1975). Boori näyttää kuitenkin epäsuorasti vaikuttavan entsyymien toimintaan. JACKSONin ja CHAPMANin (1975) mukaan boorin merkitys onkin selvitetävissä vain epäsuorasti fysiologisin tutkimuksin ja käyttämällä apuna boorin puutteesta kärsiviä kasveja, koska perimmäiset boorin puutteen syyt ovat helpommin johdettavissa biokemiallisista tapahtumista.

Seuraavassa tarkastellaan tutkimuksia ja päätelmiä, joita on tehty pyrittäessä selvittämään boorin merkitystä kasvien fysiologiassa ja biokemiassa.

2. Kukinta

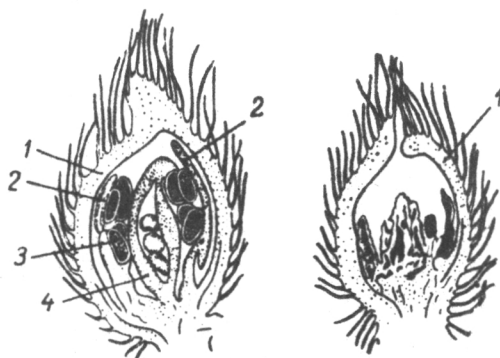
Puuvillalla (Gossypium sp.) kukkiminen on lisääntynyt kolminkertaiseksi booriruiskutuksella (SAINI ym. 1969), kun taas boorin puutteessa kukkimisen on havaittu estyvän osaksi tai jopa kokonaan (WARINGTON 1926, SMIRNOV 1932, REED 1947, WHITTINGTON 1957, HEWITT 1963, STONE ja WILL 1965, EPSTEIN 1972). Kasveilla onkin havaittu erityisesti kukissa, siemenaiheissa ja emin luotissa korkeita boorimääriä (GAUCH ja DUGGER 1954).

Boorin puutteessa todetun kukkien sterilitteen katsotaan olevan seuraus häiriöistä suvullisten lisääntymiselinten muodostuksessa (WARINGTON 1926, SCHROPP ja ARENZ 1938, LÖHNIS 1937, 1940, SHKOLNIK 1939, MONTGOMERY 1951, SHESTAKOV ym. 1956, SHKOLNIK ym. 1956, SHKOLNIK ja MAKAROVA 1957, HEWITT 1963, STANLEY ja LICHTENBERG 1963, TROITSKAJA ja BATYGINA 1970) (kuva 1, s. 3).

SHKOLNIKin (1939) mukaan heinäkasveilla ilmeni jyrkkiä boorinpuuteoireita vain suvullisten lisääntymiselinten muodostuksessa ja LÖHNIS (1937, 1940) havaitsi viljakasveilla boorin puutteessa heteiden ponsissa epämuodostumia, kun taas alkiorakko ja sitä ympäröivät solukot pysyivät muuttumattomina.

Boorilla on väitetty olevan suotuista vaikutus siitepölyhiukkasten itämiseen ja niiden kasvuun (O'KELLEY 1957). Useissa tutkimuksissa on boorin puutteessa havaittu siitepölyhiukkasen itämisen ja siiteputken kasvun estyneen joko itämättömän siitepölyhiukkasen halkeamisen tai siitä muodostuneen viallisen siiteputken (joka myös voi haljeta) johdosta. (SCHMUCKER 1933, 1934, BLACHA ja SCHMIDT 1939, HOLLEY ja DULIN 1939, LÖHNIS 1940, SCOTT 1941, 1944, MUHR 1942, MONTGOMERY 1951, ROMENSKAJA 1973).

WHITTINGTON (1957) havaitsi puna-apilalla (Trifolium pratense) ja härkävavulla (Vicia faba) heteen ponsien sporogeenisten (siitepölyhiukkasia muodostavien) kerrosten halkeamista, kun taas siitepölyhiukkasten itäminen ja siiteputken kasvu säilyivät normaaleina. Siiteputken halkeamisen on arveltu olevan seuraus häiriöistä seinämän muodostuksessa (GAUCH ja DUGGER 1954).



kuva 1. Soijan kukkanupun pitkittäisleikkaus. 1. verhiö, 2. terälehti, 3. heteen ponsi, 4. emiö alkiosilmuineen. Vasemmalla kukkanuppu booria saaneesta kasvista; oikealla kukkanuppu boorin puutteessa kasvaneesta kasvista, jossa lisääntymiselimet ovat kokonaan tuhoutuneet. Piirros SHKOLNIK ja MAKAROVA (1957) teoksessa JAMALAINEN (1968).

3. Vesitalous

Boorin on havaittu vaikuttavan kasvien protoplasman vesisuhteisiin, vedenottoon ja haihduntaan.

Trooppisilla lummekasveilla (Nymphaea sp.) boorin on oletettu vaikuttavan protoplasman vedenottokykyyn (SCHMUCKER 1933, 1934), kun taas soi-japavun lehdissä (Soja hispida) ja härkápavun sirkkajuurissa solukoiden vesipitoisuuksien ja boorilisäyksen välillä on havaittu selvä negatiivinen korrelaatio (MINARIK ja SHIVE 1939, SCHOLZ 1959).

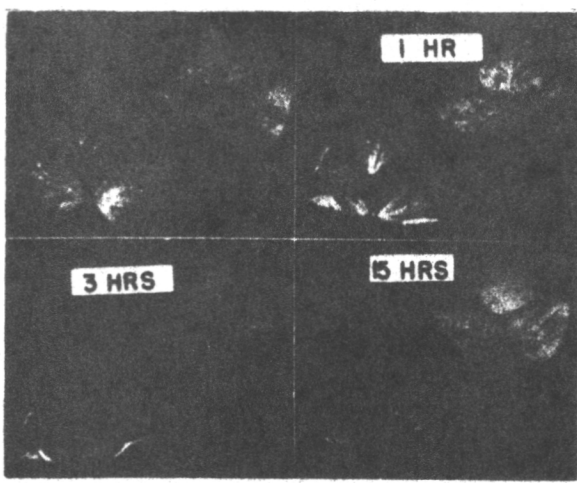
Viiniköynnöksellä (Vitis vinifera), hernekasveilla (Pisum sativum, Phaseolus vulgaris, Trifolium pratense, T. repens), viljatattarella (Polygonum fagopyrum) ja saarnella (Fraxinus pennsylvanica) boori-lannoitus on lisännyt haihduntaa vedensaannin ollessa riittävä (WIENKE 1940, DORFMÜLLER 1941, BIEBL 1942, SCHMIED 1953, BAKER ym. 1956, HINTERSTOISSER 1957, PUDOVA 1970). Soi-japavulla haihdunta on voimistunut vain heikosti (HINTERSTOISSER 1957), ja rehumailasella (Medicago sativa) haihdunta on laskenut jopa alle boorinpuutekasvien tason (SCHMIED 1953). Lisäksi lehtilannoituksena annetun boorin on havaittu lisäävän lehtien vedenpidätyskykyä omenapuulla (Malus sp.) ja syysvehnällä (Triticum aestivum) (VIKTOROV ja POPOVA 1972). Vedensaannin ollessa riittämätön boorilla lannoitettujen kasvien haihdunnan nopeus on heikentynyt, mitä ei puutekasveilla ole havaittu (DORFMÜLLER 1941, BIEBL 1942). Myös alhaisissa lämpötiloissa boorilannoituksen on havaittu vähentävän haihtumisvirtausta (LEBEDEVA 1973).

DORFMÜLLER (1941) on tutkimuksessaan todennut boorin puutetta kärsivien pavun ja puna-apilan irtileikattujen lehtien kuihtuvan nopeammin kuin kontrollikasveilla. BAKER ym. (1956) ovat todenneet tarhapavulla, auringonkukalla (Helianthus annuus) ja tomaatilla (Lycopersicum esculentum) ja LEAF (1953) tupakalla (Nicotiana

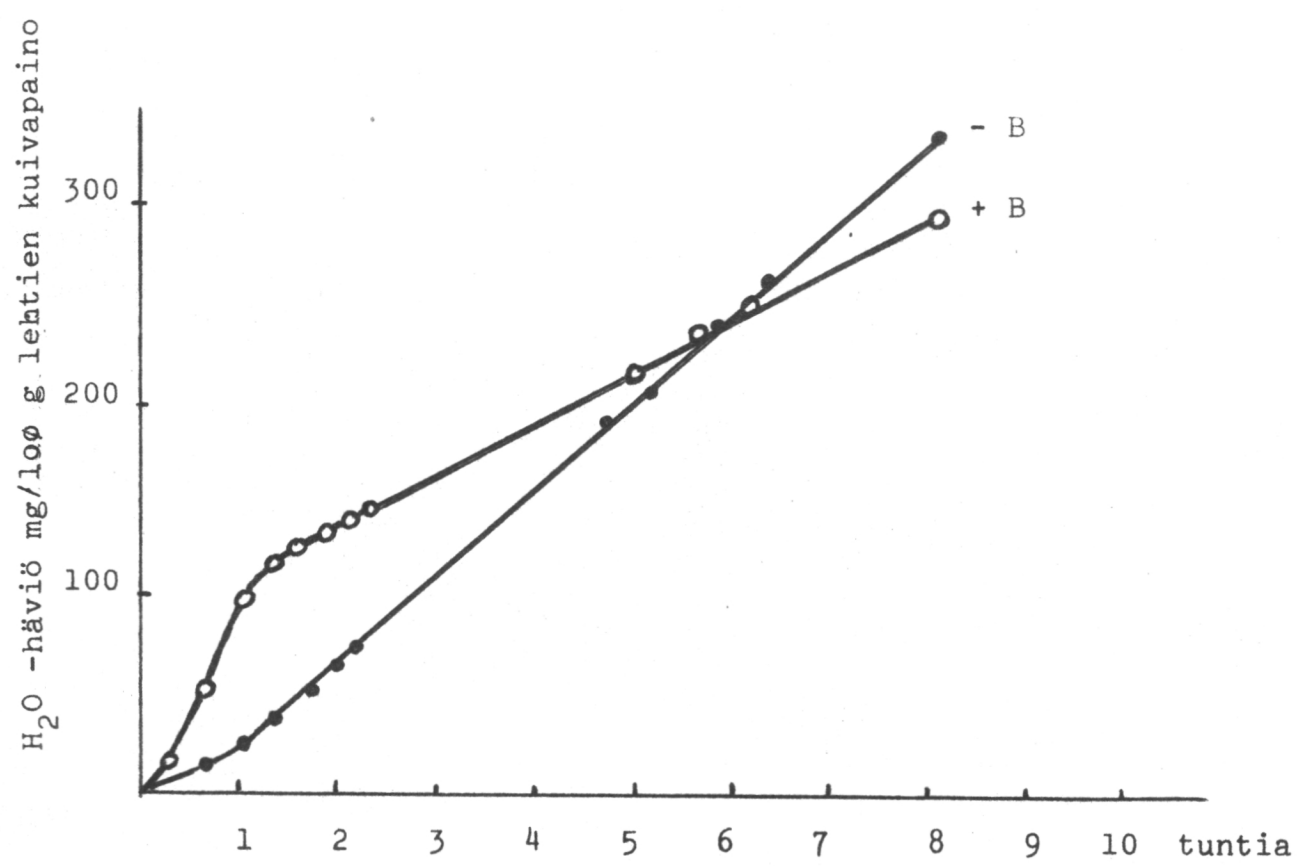
sp.) vastakkaisia tuloksia. Boorin puutteesta kärsivien kasvien irtileikatut lehdet kuihtuivat hitaammin kuin kontrollien (kuva 2, s.7). BAKERin ym. (1956) mukaan boorinpuutekasvien vesihäviö oli ajan funktiona tarkasteltuna lineaarinen, kun taas kontrollikasvien lehdet menettivät nopeasti vettä heti irroituksen jälkeen. Ensimmäisen tunnin jälkeen irroittamisesta kontrollikasvien lehtien haihdunta muuttui lineaariseksi ja sen nopeus oli alhaisempi kuin puutekasveilla (kuvat 3 ja 4, s. 7 ja 8). Syynä tulosten erilaisuuteen, verrattuna DORFMÜLLERin kokeeseen, BAKER ym. pitivät sitä, että DORFMÜLLER ei havainnut lehtien irroituksen jälkeistä välitöntä vesihäviötä koe-kasviensa lehdissä. Havaintojaan selvittääkseen BAKER ym. tutkivat myös lehtisolukoiden sähkönjohto- ja vedenpidätyskykyä sekä osmoottista painetta. He totesivat boorin puutteessa papujen lehtien sisältävän enemmän ei-elektrolyyttejä (sokereita) ja pidättävän enemmän vettä sekä tomaatin lehdissä suuremman osmoottisen paineen kuin kontrollikasvien lehdissä. Papujen lehdissä he totesivat lisäksi vaurioita epidermisoluissa, useita toimintakyvyttömiä ilmarakoja (huulisoluvauriota) sekä solukoiden ja solujen epäsäännöllistä kasvua, mikä näkyi paksumpina kohtina lehdissä (kuvat 5 ja 6, s. 8). Heidän mukaansa lehtien vähentynyt haihdunta boorin puutetta kärsivillä kasveilla oli seurausta kolmesta tekijästä; (1) Havaitusta vedenottonopeuden alentumisesta, joka ilmeisesti aiheutui kasvien heikentyneistä juuristoista. (2) Kasvien lehtien suuremmista sokeri- ja kolloidipitoisuuksista, mikä voi vaikuttaa haihduntaan, jos tähän liittyy läpäisykyvyltään erilainen solukalvo. (3) Toimintakykyisten ilmarakojen vähyydestä; seurauksena häiriöistä huulisoluissa sekä epidermisolujen solukoossa ja rakenteissa.

KIBALENKO (1974) arvelee booripitoisuudella ja lehtien ilmarakosysteemin muodostumisella olevan keskinäistä yhteyttä, sillä on voitu osoittaa, että sekä boorin puute että liika boori vaikuttavat negatiivisesti lehtien epidermin rakenteeseen ja aiheuttavat solujen

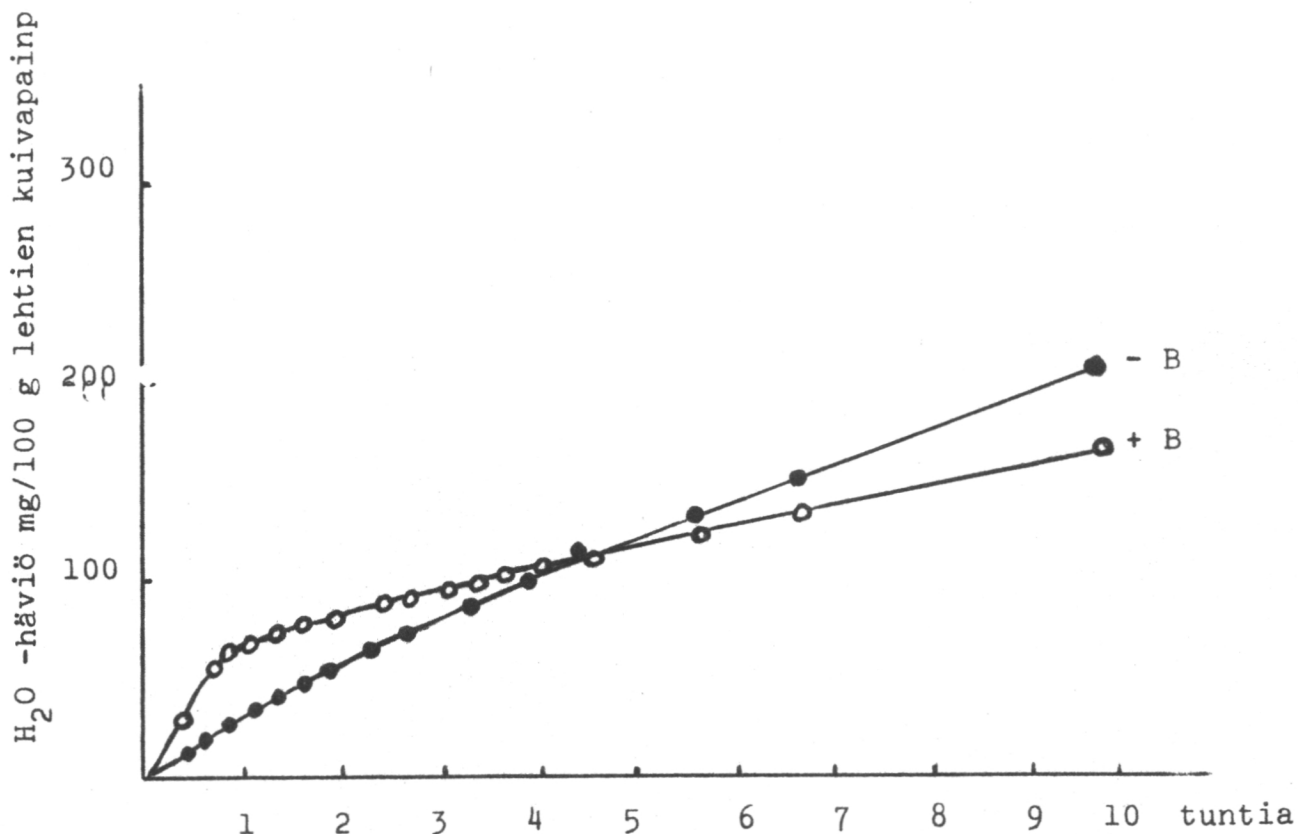
plastidisysteemeissä häiriöitä. Tällöin hänen mukaansa ATP- (adeno-
siinitrifosfaatti-)synteesi häiriintyy ja hiilidioksidin konsentraa-
tio kasvaa, millä katsotaan olevan vaikutusta ilmarakojen toimintaan.



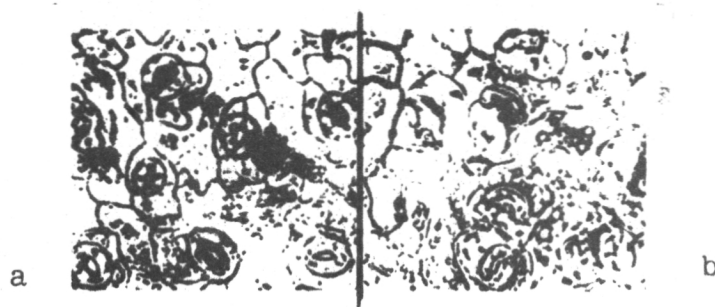
KUVA 2: Booria saaneiden (vasemmanpuoleinen) ja boorin puutteessa kasvaneiden (oikeanpuoleinen) papujen lehtien kuihtumisen vertailua. Kuva BAKER ym.(1956).



KUVA 3: Irtilaikattujen pavun lehtien vesihäviö. Piirretty BAKERin ym. (1956) mukaan.



KUVA 4: Irtileikattujen tomaatin lehtien vesihäviö. Päärretty BAKERin ym. (1956) mukaan.



KUVA 5: Valokuva pavun lehden epidermistä; a: booria saaneen pavun lehdestä, b: boorinpuutepavun lehdestä, jossa näkyy epämuodostuneita ilmarakoja. Kuva BAKER ym. (1956).



KUVA 6: Valokuva samanikäisistä booria saaneen (vasemmalla) ja boorin puutteessa kasvaneen (oikealla) pavun lehden poikkileikkauksesta. Kuva BAKER ym. (1956).

4. Boori ja kalsium

Boorin on todettu lisäävän kationien ottoa (niiden määrää kasvissa) ja vähentävän anionien ottoa palsamilla (Impatiens balsamina) sen vesiviljelmässä; tosin edellinen vaikutus oli paremmin havaittavissa happamissa ja jälkimmäinen emäksisissä olosuhteissa (REHM 1937). Boorin on todettu lisäävän kalsiumin ottoa ja määriä (WARINGTON 1934, SWANBACK 1939, MINARIK ja SHIVE 1939), mutta on myös ilmoitettu, että boori ei vaikuta kalsiumin määriin. (HOLLEY ja DULIN 1937), tai että se vaikuttaa kalsiumin määrää vähentävästi (TALIBLI 1935). Ehkä merkittävämpi havainto on saatu maissilla (Zea mays) tehdyissä kokeissa, missä varren kokonaiskalsiumpitoisuudet olivat riippumattomia annettuihin boorimääriin nähden, mutta liukoisen kalsiumin pitoisuudet korreloivat positiivisesti sekä kasvin liukoisen boorin ja kokonaisboorimäärän kanssa että kasvialustan boorimäärän kanssa (0-5.0 ppm) (MARSH ja SHIVE 1941). Viimemainitut päättelivät tästä, että kasvin boori, josta suuri osa oli liukoisessa muodossa ja jonka määrää kasvialustan boori vuorostaan määräsi, vaikutti liukosen kalsiumin määrään. Vastaavaa on myös todettu Siperian hirssillä (Setaria italica) mutta tällä myös kalsiumin kokonaismäärä kasvoi, kun kasvialustan boorimäärät olivat suuret (5.0-50.0 ppm) (McILRATH ja deBRUYN 1956).

Myös kalsiumin päinvastaista vaikutusta booriin on todettu. Tomaatilla sekä kokonaisboorimäärä että liukoisen boorin määrä olivat pienimmillä boorikäsittelyillä (0.001-0.5 ppm) melko riippumattomia alustan kalsiumpitoisuuksista, mutta suuremmilla boorikäsittelyillä (5.0-10.0 ppm) sekä kokonais- että liukoisen boorin määrät vähenivät solukoissa, kun alustan kalsiumpitoisuutta lisättiin (REEVE ja SHIVE 1944). Hirssillä kalsiumin lisäys (40.0-480.0 ppm) vähensi sekä liukoisen että kokonaisboorin määriä varressa, mutta vaikutus oli vähemmän selvä, kun alustan booripitoisuudet olivat pieniä (McILRATH ja deBRUYN 1956).

Edellä esitettyjen tulosten perusteella ei boorin osuutta kalsiumin otossa tai näiden aineiden vuorovaikutusta voida pitää selvitettyinä. Päätelmien tekoa vaikeuttavat tuloksissa havaitut erot voisivat osaksi selittyä koekasvien yksi- ja kaksisirkkaisuuden perusteella (SHIVE 1941, kts. luku 11).

5. Fotosynteesi ja valo

5.1 Fotosynteesi

Fotosynteesiaktiivisuuden on havaittu heikentyneen boorin puutteessa sokerijuurikkaalla (Beta vulgaris subsp. esculenta var. altissima) (MARINCHIK ja KURINNYI 1971) ja vastaavasti voimistuneen boorilannoituksen avulla (KIBALENKO 1974).

Kloroplastien määrissä ja rakenteissa on havaittu muutoksia boorin puutteessa (REED 1947, KIBALENKO 1966, 1974, TIMASHOV 1968, ALEKSEJEVA 1971). REEDin (1947) mukaan tomaatin lehtien solut sisälsivät normaalia vähemmän viherhiukkasia, kun taas oliivilla (Olea europaea) havaittiin klorofyllin hajoamista. Boorilannoituksen on todettu sekä lisäävän että vähentävän klorofyllipitoisuuksia kasvien lehdisissä. Pavulla boorilisäys lisäsi lehtien klorofyllipitoisuuksia (DOLMATOVA 1973), kun taas maapähkinällä (Arachis hypogaea) booraksilisäys vähensi sekä klorofylli a:n ja b:n että kokonaisklorofyllin määrää 10-30 % (SANKARAN ym. 1973). Öljypalmulla (Elaeis guineensis) ei kontrollikasvien ja ilman booria kasvaneiden (ei näkyviä oireita) kasvien välillä havaittu merkitsevää eroa klorofyllipitoisuuksissa mutta niillä palmuilla, joissa oli ns. kloroottisia juovia, klorofylli pitoisuudet olivat merkitsevästi pienemmät ($P < 0.05$) kuin kontrollipalmuilla.

Myös kloroplastien booripitoisuuksia on tutkittu. Mantelikuorpitsan (Cucurbita sp.) lehtisolukoiden kloroplastit sisälsivät suhteellisen vähän booria (SMITH 1944), päinvastoin kuin auringonkukalla ja pavulla (Phaseolus aureus), joilla kloroplastien ja tumien booripitoisuudet olivat suhteellisesti suurempia kuin mitokondrio- ja mikrosomi-(submikroskooppisten hiukkasten) fraktiossa (OTTING 1951, SKOK ja McILRATH 1958).

Boorin on todettu myös kiihdyttävän hiilidioksidin yhteyttämistä fosfoenolipalorypäle happoon (PEP; tämä tie C_4 -kasveilla, joita tunnetaan n. 100 lajia, mm. maissi ja sokeriruoko) tai ribuloosi-1,5-difosfaattiin (fotosynteesin pimeäreaktio) (HUFFAKER ja WALLACE 1959) sekä lisäävän asyklistä fotofosforylaatiota (ATP:n adenosiini-trifosfaatin muodostumista fotosynteesin toisessa (II) valoreaktiossa). Lisäksi tetrafenyyliboraatin on todettu ehkäisevän elektronien kulkeutumista fotosysteemi II:ssa (fotosynteesin toisen valoreaktion valosäteilyä vastaanottavassa pigmentissä), protonien ottoa sekä hapen muodostusta (veden fotolyysiä) ja myös kiihdyttävän sähkökentän voimakkuuden nopeaa alenemista kloroplastien granatylakoideissa, minkä johdosta on arveltu kloroplasteissa olevan helposti tetrafenyyliboraatteja sitovia solukalvoryhmiä (AUGSTEN ja EICHHORN 1976).

5.2 Valo

Valojakson pituuden ja valon laadun on todettu vaikuttavan kasvien boorivaatimukseen. Pitkänpäivänkasvit olivat alttiimpia boorin puutteelle kuin lyhyenpäivänkasvit (WARINGTON 1933). Lyhyenpäivänkasveilla, sappiruoho (Xanthium pennsylvanicum) ja "Biloxi"-soijapavulla, ei voitu todeta boorin puutteen vaikutuksia lyhyenpäivän olosuhteissa (kuten kukkimisen estymistä), mutta pitkänpäivän olosuhteissa nämä kasvit osoittivat selviä boorin puutteen oireita, vaikka kasvu olikin heikentynyt sekä pitkän- että lyhyenpäivän olosuhteissa. Tomaatti ja auringonkukka, jotka ovat päivän pituuden suhteen neutraaleja, osoittivat äkillisiä boorinpuutosoireita sekä pitkän- että lyhyenpäivän olosuhteissa. Viljatatar, jota myös pidetään päivän pituuden suhteen neutraalina, osoitti kuitenkin puutosoireita pitkänpäivän olosuhteissa, jolloin jälleen aktiivisuus oli suuri, mutta ei lyhyenpäivän olosuhteissa, jolloin jälleen aktiivisuus oli pienempi (McVICAR ja STRUCKMEYER 1946, STRUCKMEYER ja McVICAR 1948). McVICAR ja STRUCKMEYER (1946) olettivat valojaksoon liittyvän kasvien herkkyyden boor-

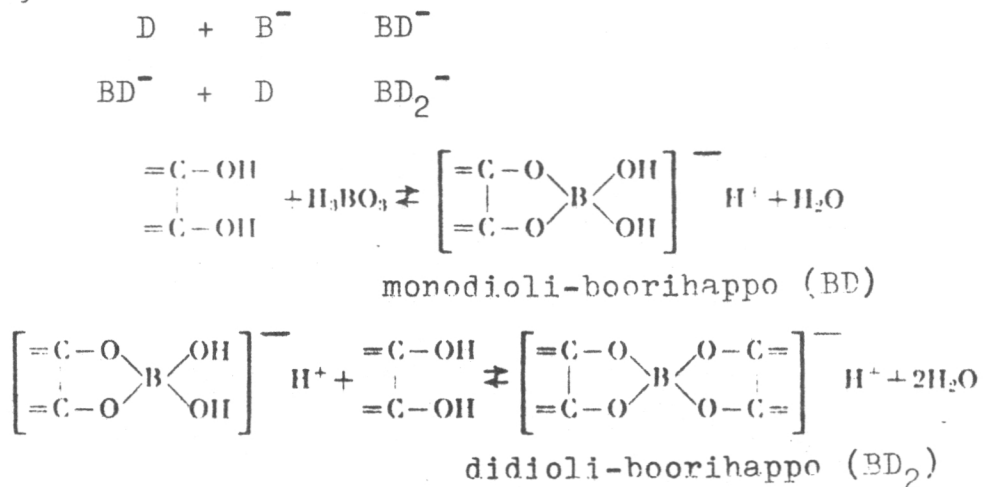
rin puutteelle olevan suoraan verrannollinen jakson keston aiheuttamaan jälleen aktiivisuuden kohoamiseen tai vähenemiseen. Tietyn valokäsittelyn aikaansaaman jälleen aktiivisuuden vähenemisen jälkeen ei boorin puutetta saatu valojaksoa muuttamalla syntymään.

Lyhyenpäivän olosuhteissa on voitu vähentää monilla kasveilla boorin puutteen ilmenemistä (WARINGTON 1933, LÖHNIS 1937, SKOK 1941, COLWELL 1943). Voimakkaassa valossa (kesällä) boorin myrkkyyvaikutusten on todettu vähentyvän (WARINGTON 1933, EATON F.M. 1944), kun taas heikossa valossa (kevällä ja syksyllä) boorinpuutosoireiden on todettu vähentyneen (EATON S.V. 1940, COLWELL 1943). HEWITT (1963) onkin edellä esitetyn perusteella päätellyt valolla olevan kaksi toisistaan riippumatonta vaikutusta kasvien boorintarpeeseen; vaikutusta jälleen aktiivisuuteen ja boorin uudelleenkulkeutumattomuuteen (immobilisaatioon). Hewittin mukaan tähän voi myös liittyä HUMPHRIESin (1961) tekemä havainto valon laadun vaikutuksesta kasvien boorin tarpeeseen. HUMPHRIESin mukaan lyhyenpäivän olosuhteissa (valojakso 8 tuntia) ei valon laadulla havaittu olevan vaikutusta niiden booria saaneiden kääpiöleikkopapujen juurten boorin tarpeeseen, jotka olivat muodostuneet pitkänpäivän olosuhteissa (valojakso 16 tuntia) kasvaneista alkeisvarsista. Niillä pavuilla taas, joita valotettiin lisäksi punavoittoisella valolla, sekä juurten kasvu että muodostus väheni. Vastaavan käsittelyn saaneilla boorin puutteesta kärsivillä pavuilla punainen valo ehkäisi juurten kasvua, mutta ei niiden muodostusta.

6. Hiilihydraattiaineenvaihdunta

6.1. Sokerien kuljetus

Boorilla tiedetään olevan taipumus muodostaa komplekseja erilaisten polyhydroksi (etenkin o -hydroksi)yhdisteiden kuten alkoholien, sokerien ja fenoliyhdisteiden kanssa (SCHMUCKER 1934, JOHNSTON ja DORE 1929, WINFIELD 1945, ISBELL ym. 1948, ZITTLE 1951, TORSSELL 1956, ODHNOFF 1961, WESER 1967). Boorihapon liittyminen polyhydroksiyhdisteisiin tapahtuisi BÖESEKENin ym. (1930) ja BÖESEKENin (1949) mukaan seuraavasti;



B^- on boraatti-ioni ja D on polyalkoholi. Jos booria on vähän verrattuna hiilihydraatteihin muodostuu didioli-boorihappoa (BD_2), mutta jos booria on runsaasti hiilihydraatteihin verrattuna pääosa komplekseista on monodioli-boorihappona (BD) (kts. ZITTLE 1951).

GAUCH ja DUGGER (1953) ovat havainneet boorin nopeuttavan sakkaroosin kulkeutumista lehdistä muihin kasvinosiin tomaatilla, kun lehdet kasteltiin booripitoisella sakkaroosiliuoksella. Pelkällä sokeriliuoksella kastelluissa lehdissä sakkaroosin kulkeutuminen hidastui ja estyi, eikä sakkaroosia kulkeutunut varren kärkeen ja nuoriin kehittyviin lehtiin kuten kontrollikasveissa. He esittivätkin hypoteesin minkä mukaan boorilla olisi tärkeä osa sokerien kuljetuksessa muodostamalla sokeri-boraattikomplekseja, jotka kykenisivät helpommin

läpäisemään solukelmun. Useat tutkimukset ovat tukeneet heidän hypoteesiaan (MITCHELL ym. 1953, SISLER ym. 1956, DUGGER ym. 1957, PARSHIKOV 1957, SHKOLNIK ym. 1957, SPURR 1957, SCHOLZ 1959, LEE ym. 1966, MARINCHIK ja KURINNYI 1971, KIBALENKO 1974). Radioaktiivisella hiilellä (^{14}C) on mm. havaittu sakkaroosin kulkeutuvan lehdistä muihin kasvinosiin, kun kasvin boorin saanti oli turvattu (SISLER ym. 1956), mutta kun kasvit siirrettiin boorittomalle kasvu- alustalle sakkaroosin kulkeutuminen väheni 2-4 päivässä. Gauchin ja Duggerin "koulukunta" on kuitenkin saanut osakseen kritiikkiä. Vastaväitteitä sekä epäilyksiä on esitetty boorin osuuteen sokerien kuljetuksessa (McILRATH ja PALSER, ZIEGLER 1956, ODHNOFF 1957, 1961, WHITTINGTON 1957, SKOK 1957a ja b, McILRATH ja SKOK 1958, NEALES 1959a ja b, TURNOVSKA - STARCK 1959, WHITTINGTON 1959, SHKOLNIK ym. 1961, WEISER ym. 1964, YIH ja CLARK 1965, SHKOLNIK 1967). Esimerkiksi siivilänesteen booripitoisuuden on todettu olevan alle 5 $\mu\text{g/ml}$ (5 ppm) joten sokeri-booriyhdisteiden kulkeutuminen (kaukokuljetus) näyttää ainakin suuremmassa laajuudessa olevan poissuljettu (ZIEGLER 1956).

6.2 Sokerien kasautuminen ja muodostus

Eri tutkimuksissa on boorin havaittu vaikuttavan sokerilajien kasautumiseen, esiintymiseen ja muodostumiseen. GAUCH ja DUGGER (1953) esittivät myös boorinpuutosoireiden olevan seurausta sokerien puutteesta kasvusolukoissa, kuten esim. jällessä, verson ja juurten kärjessä, kukissa ja hedelmissä. Useat tutkimukset eivät kuitenkaan ole tukeneet tätä väittämää (JOHNSTON 1928, JOHNSTON ja DORE 1929, JAMALAINEN 1936, BAKER ym. 1956, ODHNOFF 1957, 1961, NEALES 1959a ja b, WHITTINGTON 1959, YIH ja CLARK 1965). Esimerkiksi boorin puutteessa kasvunsa lopettaneiden pellavan (Linum usitatissimum) juurten on havaittu pystyvän ottamaan itseensä sakkaroosia sekä juurten myös boorin puutteessa sisältävän riittävästi sakkaroosia ja muita soke-

rilajeja (NEALES 1959a ja b) ja tomaatin juurenkärkien sisältävän suurempia määriä sekä liukoisia että hydrolysoituvia sokereita (YIH ja CLARK 1965).

Scholz 1962 }
Loughman 1961 } Lohk. alitsemul.

Boorin puutteessa on sokeri-tärkkelys -suhteissa havaittu muutoksia. Tätä on todettu mm. omenan hedelmissä (JAMALAINEN 1936), tomaatilla, turnipsilla (Brassica rapa var. rapifera) ja puuvillalla (Gossypium sp.) (McILRATH ja PALSER 1956) ja auringonkukalla (LEE ja ARONOFF 1966). Omenan hedelmissä, turnipsin lehdissä ja puuvillan eri osissa löydettiin enemmän tärkkelystä ja vähemmän sokereita boorin puutteessa kuin terveillä kasveilla (JAMALAINEN 1936). Saman lähteen mukaan omenalla kontrollipuiden hedelmät sisälsivät enemmän sakkaroosia, kun taas boorinpuutepuiden hedelmät sisälsivät enemmän glukoosia ja fruktoosia. Auringonkukalla todettiin boorinpuutteessa lehtien kloroplastien myös sisältävän runsaammin tärkkelystä (LEE ja ARONOFF 1966). Sokerijuurikkaan lehtilapojen todettiin, kuten yllä omenan hedelmien, myös sisältävän enemmän monosakkarideja (glukoosia ja fruktoosia) boorin puutteessa kuin kontrollikasvien lehtilapojen (KIBALENKO 1974).

Boorin (boraatin) on todettu lisäävän sakkaroosisynteesiä herneellä, sokeriruoólla (Saccharum officinarum var. CP50-28) ja sokerijuurikkaalla (DUGGER ja HUMPHREYS 1960, KIBALENKO 1974). DUGGERin ja HUMPHREYSin (1960) mukaan 10 μ moolia/ml booria stimuloi sakkaroosisynteesiä koekasvien uutteissa, joihin lisättiin uridiini-trifosfaattia (UTP), adensiini-trifosfaattia (ATP), heksokinaasia (entsyymi, joka "siirtää" fosforihappotähteen heksoosisokeriin), fosfoglukomutaasia (entsyymi, joka "siirtää" em. fosforin sokerimolekyylin sisällä) ja fruktoosia. Boori ei vaikuttanut heksokinaasiin, fosfoglukomutaasiin tai invertaasiin (sakkaroosia hajottava entsyymi), mutta boori kaksinkertaisti uridiini-difosfogluukoosi -(UDPG)pyrofosforylaasin aktiivisuutta; $UTP + G-1-P \rightarrow UDPG + PP$, (G=glukoosi, P=fosfaatti ja PP=pyrofosfaatti) sekä ehkäisi UDPG -transglukosylaasia (tärkkelyksen muodostukseen vaikuttava entsyymi). DUGGERin ja HUMPHREYSin mukaan boori edisti tai tasapainotti UDPG:n muodostusta.

Tärkkelyssynteessin on väitetty ehkäistyneen boorin vaikutuksesta 17 G-1-P:n kautta (WINFIELD 1945, DUGGER ym. 1957, SCOTT 1960), siten että boori estää tärkkelysfosforylaasin toimintaa muodostamalla kompleksin G-1-P:n (DUGGER ym. 1957) tai tärkkelysfosforylaasin kanssa (SCOTT 1960). Esitettyä tärkkelyssynteesitietä ja sen ehkäisyselelytystä ei nykyisin kuitenkaan pidetä mahdollisena seuraavista syistä: (1) Boorin ei katsota muodostavan komplekseja 4'-hiili-estereiden (sokerien, joissa fosfaatti on 4'-hiilessä) kanssa, mutta kyllä 6'- tai 5'-C-estereiden kanssa (HEWITT 1963) ja syynä tähän pidetään steerisiä (molekyylin kolmiulotteisesta rakenteesta johtuvia) esteitä (AUGSTEN ja EICHHORN 1976). (2) Olosuhteet korkeampien kasvien soluissa ovat tärkkelysfosforylaasille epäsuotuisat. (3) G-1-P:n konsentraatiot soluissa ovat liian pienet tärkkelyssynteessin laukaisemiseksi (RICHTER 1971). Viimeksi mainitun viitteen mukaan tärkkelyksen biosynteessin substraattina on UDPG tai ADPG (adenosiinidifosfaatti-glukoosi) ja fosforylaasilla on tietty tehtävä tärkkelyksen hajotuksessa. Boorin tärkkelyssynteesiä ehkäisevän vaikutuksen onkin oletettu johtuvan kompetitiivisesta inhibitiosta (AUGSTEN ja EICHHORN 1976), missä boori kilpailee rakennearanalogina luonnollisen substraatin (UDPG tai ADPG) kanssa paikasta entsyymin (UDPG- tai ADPG-tärkkelys-transglukosidaasin) aktiivisessa keskuksessa (vrt. DUGGER ja HUMPHREYS 1960 ja sakkaroosisynteesi).

6.3 Soluseinän polysakkaridit

SCHMUCKER (1932, 1933) on ensimmäisinä olettanut boorilla olevan merkitystä soluseinien rakenteiden muodostuksessa. Boorin tai sen puutteen vaikutusta koskevat tutkimustulokset ovat kuitenkin olleet ristiriitaisia. On sekä päätelty (MARSH ja SHIVE 1941, SMITH 1944, WINFIELD 1945, O'KELLEY 1957) että todettu (WHITTINGTON 1959, MARINCHIK ja KURINNYI 1971, UZIAK ja BOROVSKI 1972, MERKEL 1975), että boori edistää tai sen puute vähentää pektiinin muodostusta, kun taas

toisissa tutkimuksissa boorinpuutetasveilla on todettu enemmän pektiiniä, kuten auringonkukan lehdissä (ASHWORTH 1953, YAMANOUCI 1973), pavun lehdissä (BAKER ym. 1956), pavun ja soi-japavun juurissa (ODHNOFF 1957, YAMANOUCI 1973) ja öljypalmun juurissa (RAJARATNAM ja LOWRY 1974).

Boorin puutteessa on todettu selluloosamäärien (ODHNOFF 1957, 1961) ja hemiselluloosamäärien (ODHNOFF 1957, RAJARATNAM ja LOWRY 1974) olevan suurempia kuin kontrollikasveilla. Tupakan (Nicotiana tabacum Wisconsin var. n:o 38) ytimen tylppysolukossa ei boorin puutteessa ole havaittu pektiiniaineiden tai selluloosan suhteellisissa määrissä muutoksia, mutta galaktaanipitoisuus oli vähentynyt selvästi. Nuorissa solukoissa pektiini- ja selluloosamäärät kohosivat boorin puutteessa normaalien varttuneiden solukoiden tasolle (WILSON 1961). Sokerijuurikkaalla ja auringonkukalla on boorin kuitenkin todettu vähentävän selluloosan ja lisäävän hemiselluloosan määriä soluseinissä (KIBALENKO ja DEMTSHENKO 1969). On esitetty, vaikka tulokset ovatkin ristiriitaisia, että boorin puutteessa galaktaanisynteesi on spesifisesti ehkäistynyt tai että kaikkien polysakkaridien synteesit paitsi galaktaanin ovat kiihtyneet (AUGSTEN ja EICHHORN 1976). Viimemainitut ovat myös tehneet kaavion päätuloksista , joita on saatu tutkittaessa boorin vaikutuksia hiilihydraattaineenvaihdunnan säätelyyn (kuva 7, s. 23).

6.4 Solukalvot ja soluseinä

6.4.1 Solukalvot

Boorin osuutta ja esiintymistä solukalvoissa on monissa tutkimuksissa käsitelty. Jo 30 -luvun julkaisuissa oletetaan boorin osallistuvan kompleksien muodossa solukalvojen rakentumiseen (SCHMUCKER 1934). GAUCHin ja DUGGERin (1953) mukaan toisena sokerien kuljetukseen mahdollisesti vaikuttavana tekijänä on boorin sijainti solukalvossa,

missä se helpottaa sokerien läpipääsyä muodostamalla kalvon toisella puolella sokeri-boraattikompleksin, joka hajoaa sitten kalvon toisella puolella. Eräällä viherlevällä (Nitella syncarpa) boorilla on saatu aikaan primääristä biosähköistä toimintaa plasmalemmissä (soluseinään rajoittuvassa solukalvossa) ja erityisesti solun erilaisissa kalvoissa (VOROBEV ja PELKHANOV 1973). Neljä päivää vanhojen pimeässä kasvatettujen ja punaisella valolla valaistujen pavun taimien irtileikatuissa alkeisvarsissa on alhaisten boorimäärien havaittu vaikuttavan alkeisvarsien biosähköisiin kenttäpotentiaaleihin ja oletettu tästä syystä boorilla olevan tehtävä joissakin solukalvon toiminnoissa (TANADA 1974). On myös ilmoitettu boorin lisäävän fosfoproteiinien ja fosfolipien määriä solukalvossa ja väitetty boorin täten edistävän solukalvon muodostumista (KIBALENKO 1974).

6.4.2 Soluseinä

Sokeriboraattikompleksien on oletettu lisäävän soluseinien stabilisuutta (SCHMUCKER 1934). Booria on analyseissä havaittu soluseinissä ja arveltu boorin olevan edellytyksenä soluseinän hienorakenteen muodostumiselle (SPURR 1957). Boorin puutteen on havaittu aiheuttavan erilaisia häiriöitä soluseinissä; jäykistymistä (muutoksia plasti- suudessa ja elastisuudessa) (TORSSELL 1956, ODHNOFF 1957, 1961, WILSON 1961), epänormaalia paksuuntumista kurpitsan varren kärkikasvusolukossa (ALEXANDER 1942), sellerin (Apium graveolens var. dulce) lehtiruotien perussolukossa (SPURR 1957, kuva 8 s. 24), tomaatin ja pavun juurenkärjissä (ALBERT ja WILSON 1961, SLACK ja WHITTINGTON 1964), auringonkukalla (LEE ja ARONOFF 1966), pellavalla (ALEKSEJEVA 1971) tai ohentumista pavulla (WARINGTON 1926, WALKER 1944), sellerin lehtiruotien kollenkyymissä (elävää tukisolukkoa) (SPURR 1957). LEE ja ARONOFF (1966) totesivat auringonkukan mesofyellisolujen soluseinien paksuntuneen ja olevan karkean sahalaitaisia (kuva 9, s. 24), kun taas

ALEKSEJEVA (1971) havaitsi pellavan mesofyllisolujen (lehtien yhteyttämisiskykyisen perussolukon solujen) nurkissa soluseinän keskilevyjen alueella useita huokosia, putkimaisia rakenteita ja soluseinän epätasaista paksuntumista.

ODHNOFFin (1961) mukaan BD_2 -boraattikompleksisidokset aikaansaavat lujemman kytkennän hiilihydraattiketjujen kanssa kuin BD -sidokset, joiden arvellaan helpommin liukuvan toistensa lomaan ja täten lisäävän solujen elastisuutta. Boorin puutteessa soluissa oleva pieni boorimäärä olisi sitoutuneena lähinnä vain BD_2 -sidoksiin. Normaalisissa kasveissa ovat sekä BD - että BD_2 - sidokset mahdollisia, ja niin kauan kun booriatomit ovat suhteellisen lähellä soluseinää, ovat BD - sidokset vallitsevia ja soluseinien elastisuus on suuri. Hän arvelee BD_2 -siltojen hydroksyyli-ryhmien välillä olevan analogisia soluseinien kahden vierekkäisen molekyyliketjun karboksyyli-ryhmien välisten kalsiumsiltojen kanssa ja BD - siltojen olevan verrattavissa yksityisten ketjujen metyyli-ryhmiin.

6.5 Lignifikaatio (puutuminen)

Tutkimustulokset ovat osoittaneet boorin vähentävän ja toisinaan lisäävän solujen lignifikaatiota. Auringonkukan kallussolukoissa (solukkoviljelmän erilaistumatonta solukkoa) ja juurissa boorin puute on aiheuttanut lignifikaation heikentymistä sekä myös ligniinin kokonaismäärän pienenemistä (DUTTA ja MCILRATH 1964). Samoin on kevätsvehnän lehtilavoissa, lehtitupissa ja lehdenkärjissä havaittu ligniinin määrän vähenemistä boorin puutteessa (SLUSARCZYK 1975) ja kääntäen sokerijuurikkaan ligniinin määrän nousua boorin vaikutuksesta (KIBALENKO ja DEMTSHENKO 1969).

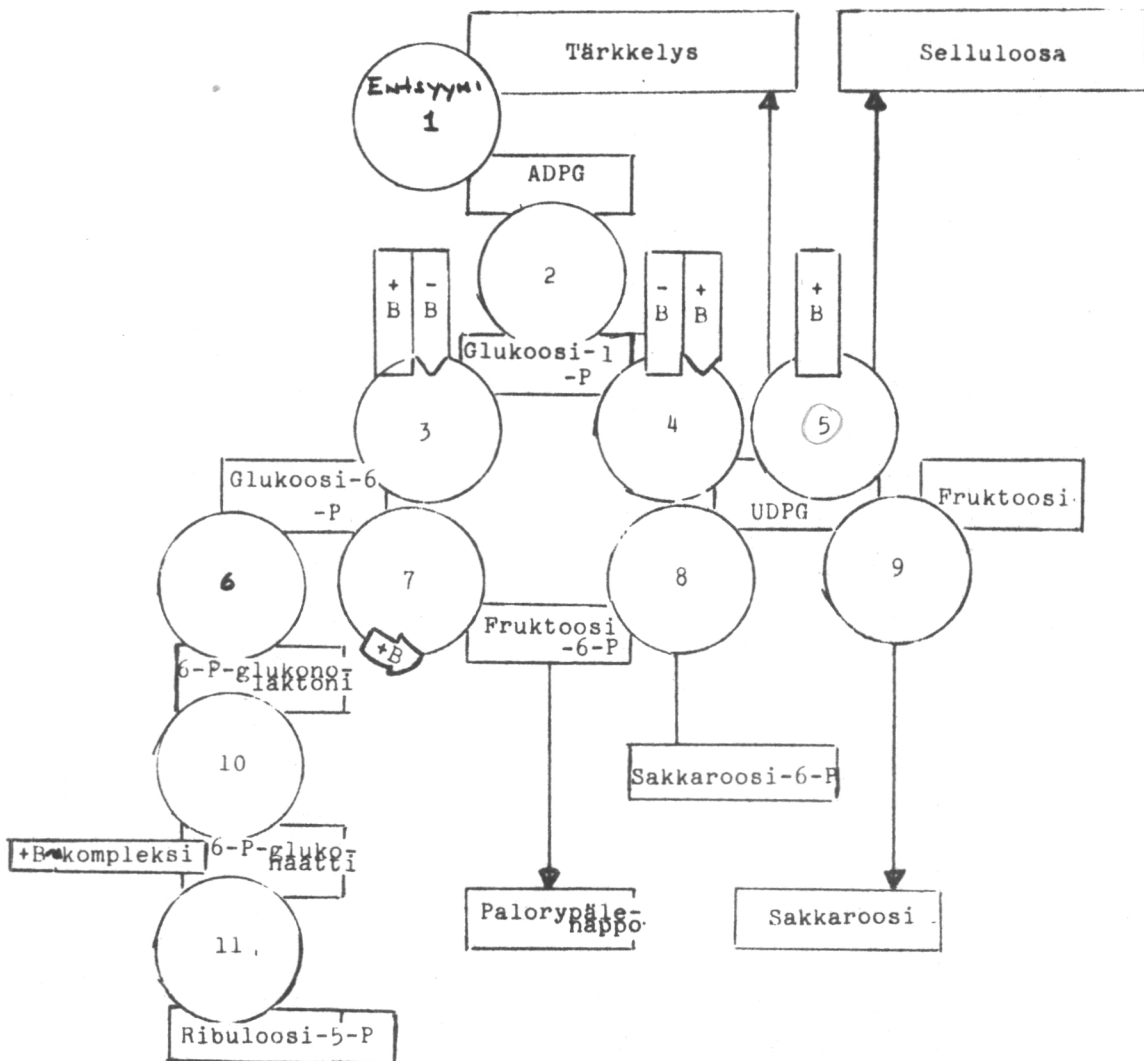
Päinvastaisia boorin puutteen vaikutuksia on todettu herneen juurenkärjissä (SOMMER ja SOROKIN 1928) ja pavulla (NFALES 1960; ODHNOFF

1961). Näillä boorin puute vahvisti lignifikaatiota.

6.6 Pentoosifosfaatti-tie

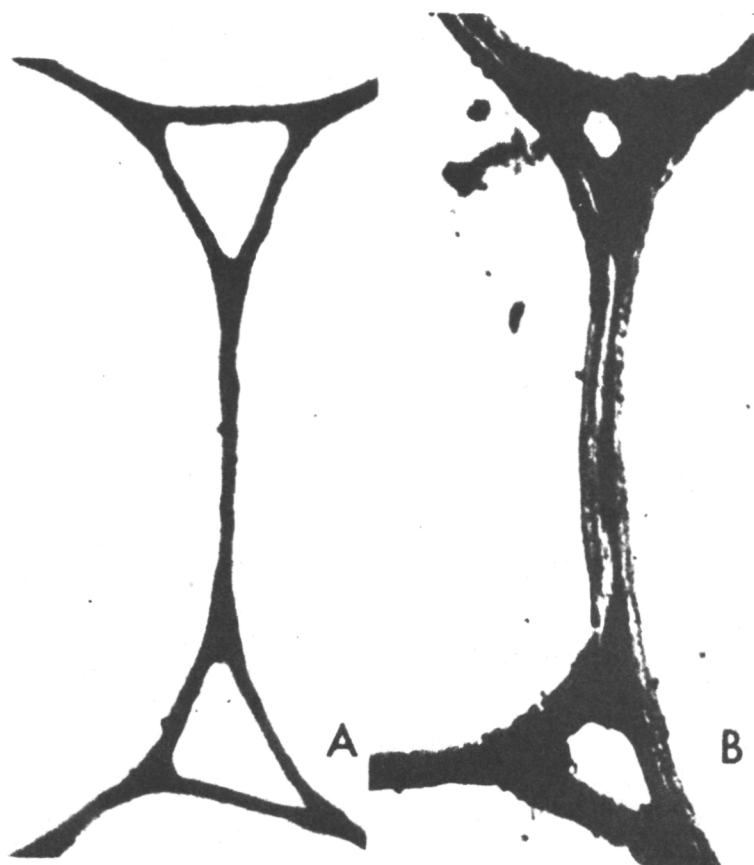
Boorilla katsotaan olevan hiilihydraattiaineenvaihduntaa säätelevää vaikutusta kasveilla (EPSTEIN 1972) siten, että se toimii "kytkimenä" glukoosin hapetusteiden; glykolyysin l. EMP -tien ja pentoosifosfaatti- l. PP -tien, hyväksikäytössä ja säätelee näin PP -tien aktiivisuutta ja toimintaa (LEE ja ARONOFF 1967). Leen ja Aronoffin mukaan boori (boraatti-ioni) voi liittyä 6-fosfoglukonihapon (PP -tien ensimmäisen välituotteen) kanssa muodostaen kompleksin, joka ehkäisee 6-fosfoglukonaatti-dehydrogenaasin toimintaa (kuvat 10-12, s. 25-27). Boorin puutteessa vaikutus on havaittu päinvastaiseksi (LEE ja ARONOFF 1967, AUGSTEN ja HUNDT 1970, TIMASHOV 1970, EICHHORN ja AUGSTEN 1974, SHKOLNIK ja ILINSKAJA 1975). Dehydrogenaasin inhibition lakatessa entsyymin vapaan ja kiihtyneen toiminnan tuloksena PP -tien toiminta kasvaa ilman säätelyä ja tuottaa muodostuvan erytroosi-4-fosfaatin ja glykolyysissä muodostuvan fosfoenolipalorypälehapon välisen reaktion tuloksena fenoliyhdisteitä, jotka kasautuvat (LEE ja ARONOFF 1967). Tällä boorin puutteesta tehdyllä havainnolla on ilmeisiä seurauksia kasveille, sillä PP-tien eräänä tehtävänä katsotaan olevan varastohiilihydraattien muuttaminen eri hiilirungoiksi, joita tarvitaan erilaisissa synteeseissä kuten: (1) nukleinihapposynteesissä (riboosi-5-fosfaatti) (2) shikkimihapposynteesissä (erytroosi-4-fosfaatti), joka toimii tärkeänä välivaiheena aromaattisten aminohappojen ja muiden aromaattisten yhdisteiden (fencli johdannaiset, ligniinit, indolietikkahappo l. IAA ym.) synteeseissä. PP-tien tehtävänä näyttää lisäksi olevan pelkistyneiden ko-entsyymien (NADPH + H⁺) tuottaminen näihin synteesi-reaktioihin (STREET ja COCKBURN 1972) Kuva 13a ja b, s. 28-29).

FOWLER (1971) on esittänyt mm. glukoosi-6-fosfaatin ja transketolaasiin toimivan aineenvaihdunnan säätelyssä. Hän perustaa väitteensä leimatun ^{14}C -hiilidioksidin vapautumiseen $1\text{-}^{14}\text{C}$ - ja $6\text{-}^{14}\text{C}$ - glukosista vuorivaahteran (Acer pseudoplatanus) solukkoviljelmäkokeissa. Kasvun alkuvaiheessa oli $1\text{-}^{14}\text{C}$ -glukosista lähtöisin oleva hiilidioksidi vallitseva, mikä osoitti molempien sokerien hapetusteiden (glykolyysin ja PP-tien) toimintaa (voimistunutta hiilihydraattiainenvaihduntaa), kun taas kasvun loppuvaiheessa todettiin hiilihydraattien hapetuksen tapahtuvan pääasiassa glykolyysin kautta: ts. $1\text{-}^{14}\text{C}$ - ja $6\text{-}^{14}\text{C}$ - hiilidioksidin määrät olivat liki yhtäsuuret. Näin ollen, jos boori säätelee PP-tietä, boorin tarve aktiivisen kasvun aikana (kasvusolukoissa) kasvaisi suhteessa kasvun aktiivisuuteen ja nikäli boorista tulee puute PP-tien säätelymekanismi lakkaa toimimasta ja PP-tien toiminnan suhde glykolyysin toimintaan muuttuu. AUGSTEN ja EICHHORN (1974) ovat taas havainneet boorin puutteessa autotrofisesti ja miksotrofisesti (auto- ja heterotrofisesti) kemostaatissa viljeltyjen vesikasvien (*Wolffia arrhiza*) populaatioiden hiilihydraattipitoisuuksien kasvavan, ^{olei havaittu} ja myös nuorilla kasveilla hiilihydraattien määrän kasvun olevan voimakkaampaa kuin vanhoilla. Heidän mukaansa hiilihydraattien hajotus nuorilla booriköyhällä alustalla viljellyillä kasveilla voimistui PP-tien kautta.



KUVA 7: Kaavamainen yhteenveto boorin osuudesta hiilihydraattiaineenvaihdunnan säätelyyn. \Rightarrow = edistävä vaikutus; \square = ehkäisevä vaikutus. Boorin puutteessa toimii tärkkelyssynteesi ensisijaisesti fosfoglukomutaasin (3) lisääntyneen toiminnan ja UDPG-pyrofosforylaasin (4) ehkäistyneen toiminnan kautta ja heksoosisokereiden hajotus kiihtyy PP-tien kautta. Boorin vaikutuksesta toimivat sakkaroosisynteesi (UDPG-tärkkelys-glukosyyliitransferaasin (5) toiminta ehkäistyy) ja glykolyysi (glukoosifosfaatti-isomeraasin (7) toiminta) ensisijaisesti. (1) ADPG-tärkkelys-glukosyyliitransferaasi; (2) ADPG-pyrofosforylaasi; (3) fosfoglukomutaasi; (4) UDPG-pyrofosforylaasi; (5) UDPG-tärkkelys-glukosyyliitransferaasi (6) glukoosi-6-fosfaatti-dehydrogenaasi; (7) glukoosifosfaatti-isomeraasi; (8) UDPG-fruktoosi-6-fosfaatti-glukosyyliitransferaasi; (9) UDPG-fruktoosi-glukosyyliitransferaasi; (10) glukonolaktonaasi; (11) 6-fosfoglukonaatti-dehydrogenaasi.

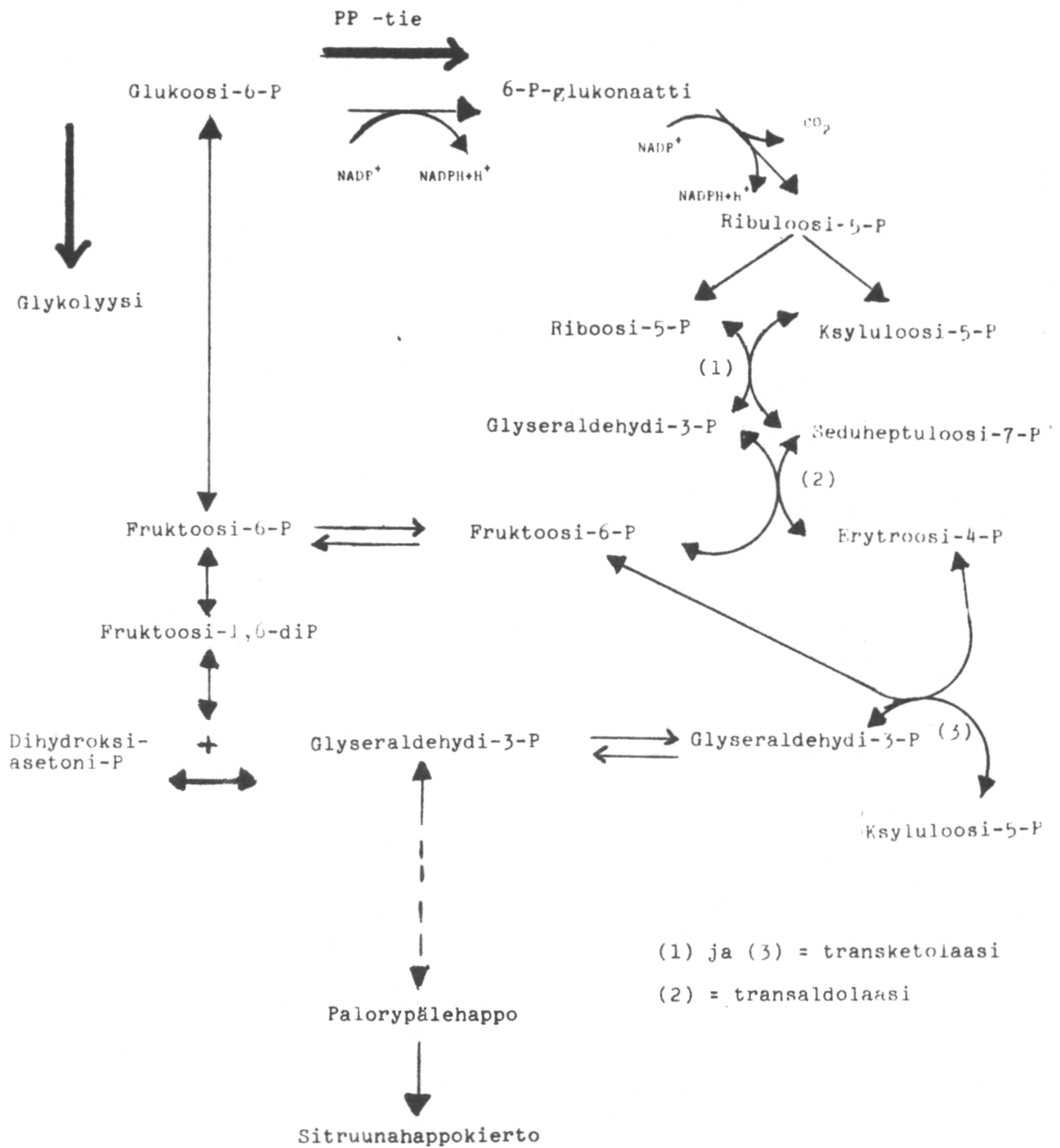
AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan.



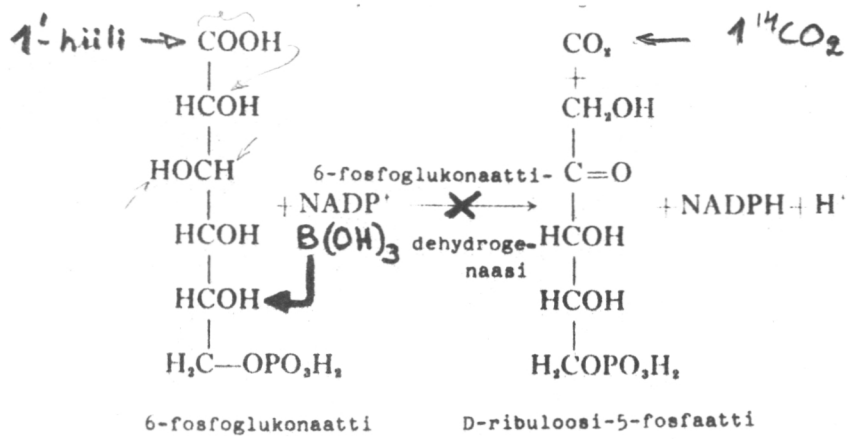
KUVA 8: Boorin vaikutus soluseinän rakenteisiin sellerillä. Normaalin (A) ja boorin puutteesta kärsineen (B) kasvin perussolukon soluseinä selluloosaa turvottavan aineen käsittelyn jälkeen. (Kuva SPURR (1952).



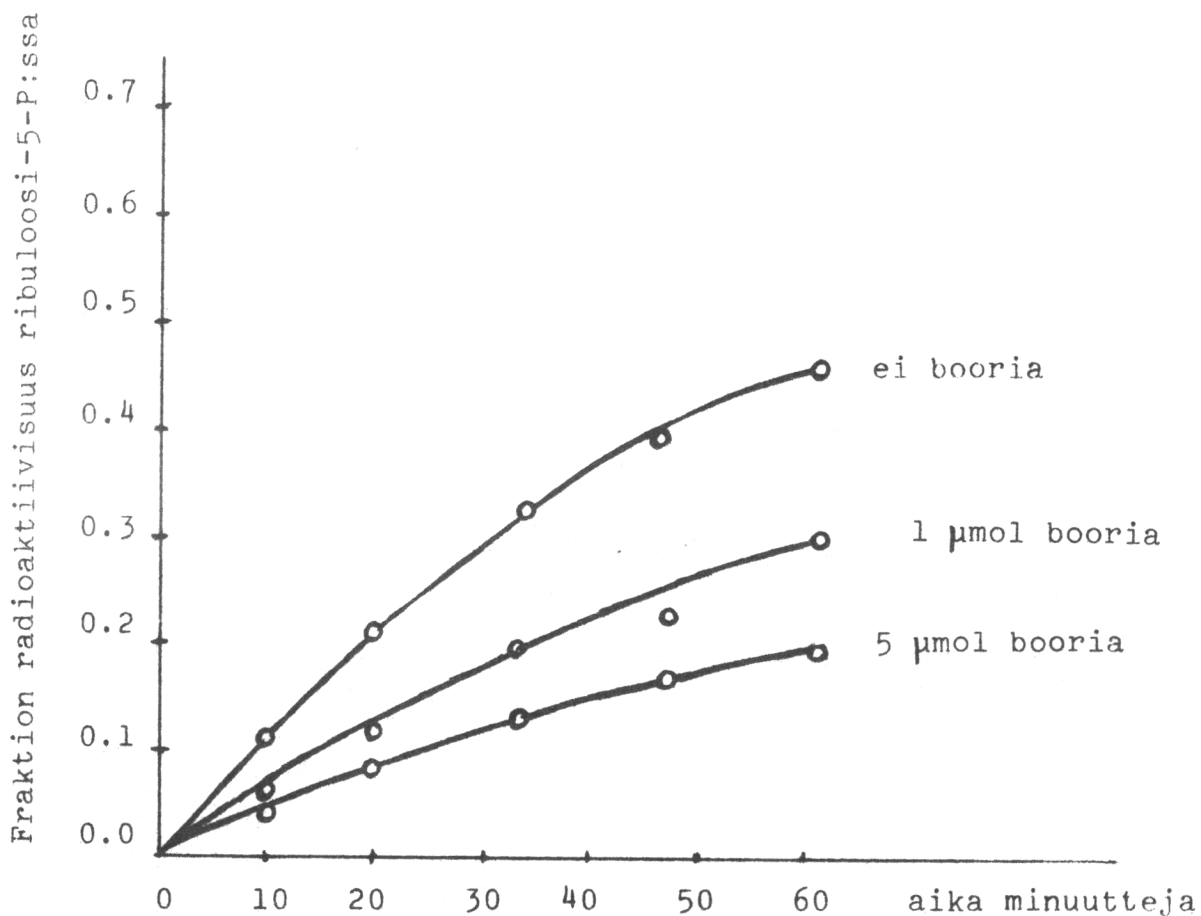
KUVA 9: Seitsemän päivää vanhan boorin puutteesta kärsivän auringonkukan soluja, joiden välisessä soluseinässä epämuodostumia. CW= soluseinä; Ch= kloroplasti; Suurennos 28.600x. Kuva LEE ja ARONOFF (1966).



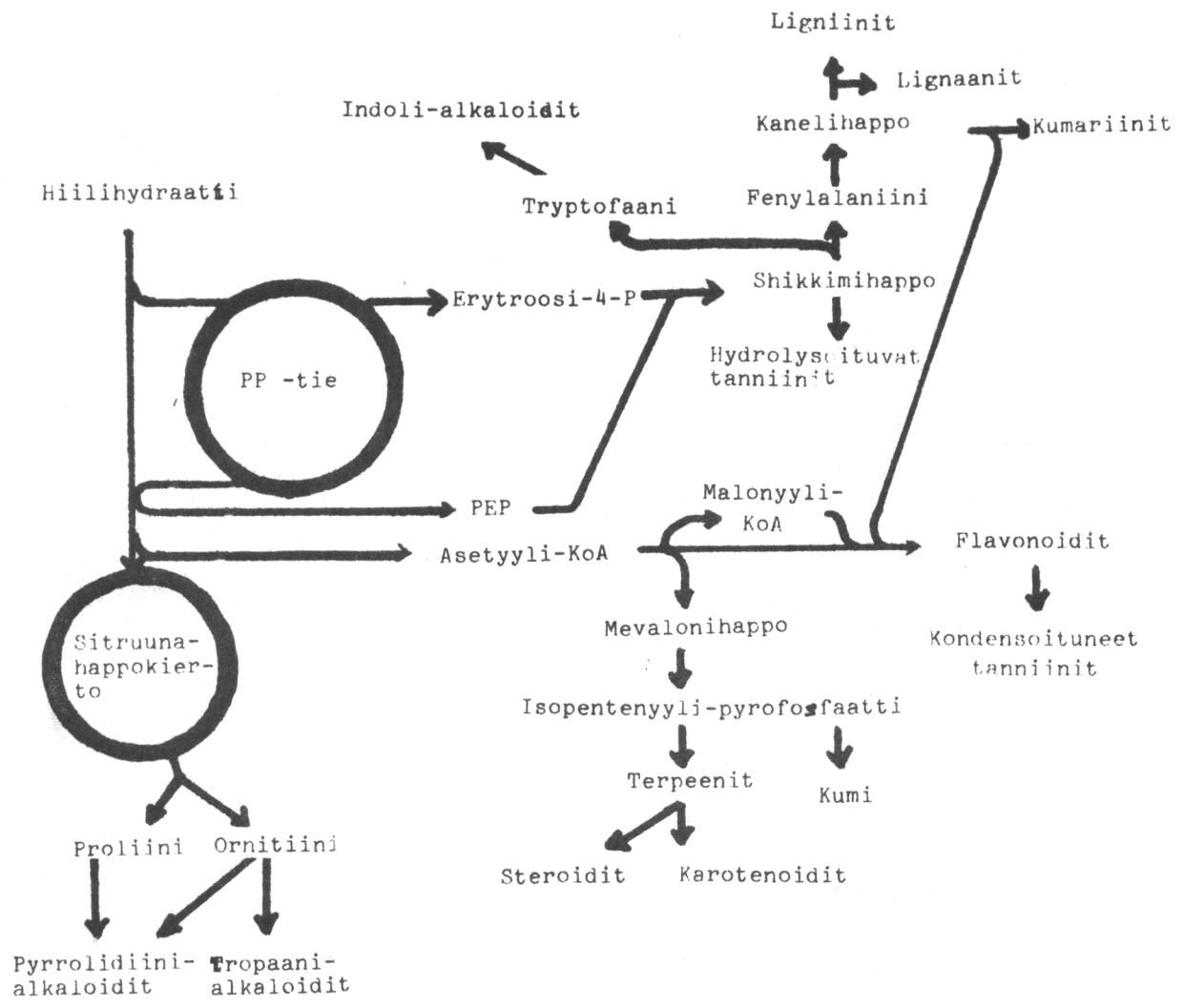
KUVA 10: Glukoosiaineenvaihdunnan reaktiotiet ja niiden keskinäinen vuorovaikutus (M.W. Fowlerin mukaan teoksessa STREET ja COCKBURN 1972).



KUVA 11: Oletettu boorin ehkäisykohta (blokki) PP -tien säätelyssä; reaktiossa, jossa 6-fosfoglukonaatista muodostuu ribuloosi-5-fosfaattia. PP- tien toimissa hiilidioksidia muodostuu sokerin 1'- hiilestä (karboksyyliryhmästä).

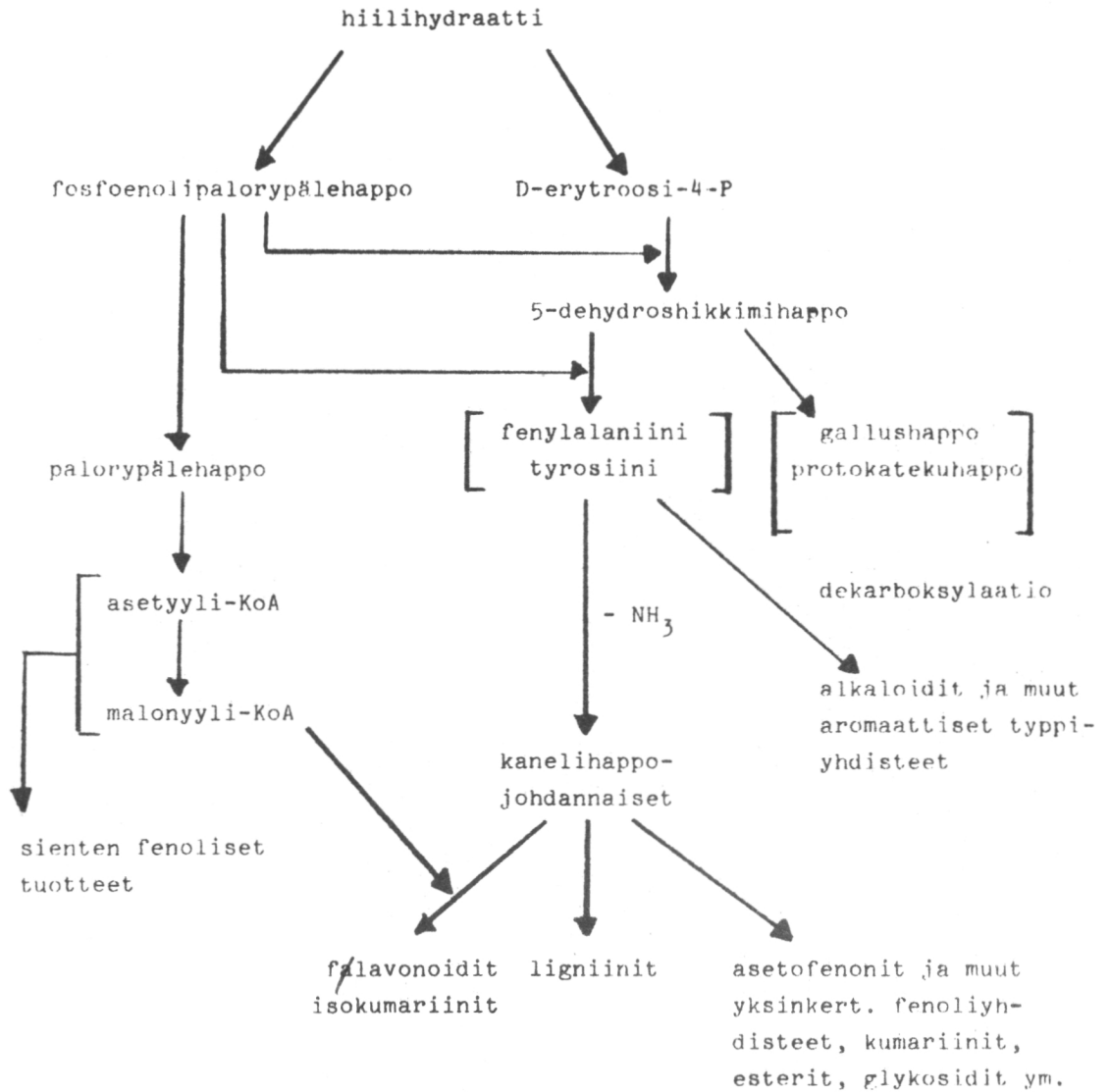


KUVA 12: Boorin vaikutus 6-fosfoglukonaatti-dehydrogenaasin aktiivisuuteen reaktioseoksessa, jossa oli nikotiiniamidi-adeniini-dinukleotidifosfaattia (NADP^+), 6-fosfoglukonaattia ($0.25 \mu\text{mol}$), ^{14}C -6-fosfoglukonaattia ($0.25 \mu\text{mol}$), Hepes-puskuria (Calbiochem, $25 \mu\text{mol}$, pH 7.55), $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$:a ($15 \mu\text{mol}$) ja entsyymiä 0.087 mg . Keskimmäisen käyrän reaktiossa oli käytetty boorimäärä 1 ja alimmaisena $5 \mu\text{mol}$. Reaktioseoksen tilavuus oli 1.63 ml ja pH 7.7 . Reaktiotuote erotettiin paperielektroforeettisesti. LEE:n ja ARO-NOFFin (1967) mukaan.



PEP = fosfoenolipalorypalehappo
 KoA = ko-entsyymi A

KUVA 13a: Kaavakuva primäärisen ja sekundäärisen aineenvaihdunnan keskinäisistä suhteista ja sekundääristen kasviainesten (-tuotteiden) synteesitiet. STREETin ja COCKBURNin (1972) mukaan.



KUVA 13b: Mahdolliset pääbiosynteesitiet fenoliyhdisteiden muodostamisessa. NEISHin 1964 mukaan.

7. Hengitys ja fosforiainenvaihdunta

7.1 Hengitys

Tomaatin juurissa on havaittu hengityksen kiihtymistä (WINFIELD 1945) sekä tomaatin ja soijapavun lehtien solu-uutteissa kohonnutta hapenkulutusta (McVICAR ja BURRIS 1948) boorin puutteessa. Myös boorin puutteen vaikutus PP-tien säätelyyn (LEE ja ARONOFF 1957, SHKOLNIK ja ILINSKAJA 1975, SHKOLNIK ym. 1975) sekä eräät muut tutkimukset (TIMASHOV 1970, EICHHORN ja AUGSTEN 1974) viittaavat aktiivisempaan hengitykseen (hapenkulutukseen) ja muutokseen hengitysketjussa (endoksidatiossa), sillä on päätelty endoksidatiossa tapahtuvan osittaisista kytkennän muuttumista fenolioksidaasin toimintaa edistäväksi (EICHHORN ja AUGSTEN 1974) tai erään syanideille vastustuskykyisen sytokromin osallistuvan elektronien kuljetukseen hengitysketjussa (TIMASHOV 1970). AUGSTENin ja EICHHORNin (1976) mukaan kyseessä voisi olla sytokromi P₄₅₀ (kuva 14, s. 34).

7.2 Mitokondriot

Pavun ja auringonkukan lehti- ja silmu-uutteissa on havaittu, että mitokondriot ja mikrosomit sisältävät vähemmän booria kuin plastidit, tumat ja liukoinen solufraktio (SKOK ja McILRATH 1958), kun taas sokeri-juurikkaan ja tupakan lehdissä pääosan boorista on havaittu olevan kloroplasteissa ja mitokondrioissa (KIBALENKO 1974). SKOKin ja McILRATHin (1958) mukaan boorin sijainnilla ja sen määrällä ei olisi yhteyttä fysiologisiin boorista riippuviin toimintoihin. Merkittävämpänä havaintona heidän tutkimuksessaan oli kuitenkin muutos supernatanttifraktiossa (tässä partikkeliton sytoplasma), sillä kun ravintoliuoksen boori oli kulutettu loppuun supernatantin liukoinen boorifraktio väheni jyrkästi ja oli lopulta nollassa, kun kasveilla todettiin selviä boorinpuutosoireita. Supernatantin liukenematon boorifraktio pysyi kuitenkin tänä aikana melkein vakiona (kuva 15, s. 34). Tekijäin mu-

kaan em. havainnot osoittavat, että se pieni boorimäärä, jota kasvit tarvitsevat, on supernatantin sitoutumattomassa boorifraktiossa, ja että tämä fraktio on se vapaa boori, jota ei vielä ole hyväksikäytetty. He arvelivat kuitenkin, että tällä vapaalla boorilla ei ole mitään tiettyä fysiologista (aineenvaihdunnallista) tehtävää itsessään, mutta että se voi olla käyttökelpoista tietyissä tehtävissä kasveilla, kuten esimerkiksi rakenneyksikköinä (SKOK 1957).

Mitokondrioiden määrien on boorin puutteessa havaittu kasvavan tomaatin ja auringonkukan mesefyllisoluissa (REED 1947, LEE ja ARONOFF 1966) ja näissä on myös havaittu myeliinin (proteiinisäiemuoto) kaltaisia rakenteita (LEE ja ARONOFF 1966).

Boorin puutteessa on todettu myös rakennehäiriöitä mitokondrioissa (REED 1947, TIMASHOV 1968) kuten säiemäisyyttä (REED 1947), mutta toisaalta ALEKSEJEVA ja SHKOLNIK (1970) eivät ole todenneet niissä häiriöitä boorin puutteessa.

7.3 Fosforiaineenvaihdunta

Sellerin juurenkuorissa on todettu boorin puutteessa runsaasti fosforiyhdisteitä sekä suurempia fosfataasipitoisuuksia ja auringonkukanvarressa ja lehdissä epäorgaanisen fosforin suhteen kokonaisfosforimäärään (kuivapainosta) samoin kuin fosfataasipitoisuuden kohonneen (REED 1947). Vastaavaa fosfaattimäärien kohoamista ovat havainneet COOK ja MILLER (1970), SMITH ja REUTHER (1951) ja ODHNOFF (1961).

Toisenlaisiakin tuloksia on julkaistu (TIMASHOV 1968a, HUNDT ym. 1970, TRIFU 1971, VIKTOROV ja POPOVA 1972, LOUGHMAN ja ROBERTSON 1973, KIBALENKO 1974, ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974a, TEARE 1974). VIKTOROV ja POPOVA (1972) havaitsivat lehtilannoituksena annetun boorin (0.15% boorihapon) lisäävän sekä kokonais- että orgaanisen fosfaatin määrää, että myös lehtien happaman fosfataasin aktiivisuutta. TEARE (1974)

totesi pavun taimien juurten boorin puutteessa sisältävän fosforia (kuivapainosta) vain noin puolet kontrollikasvien juurten määrästä ja pääosan tästä fosforimäärästä olevan epäorgaanista. Myös fosforin varastomuotojen kuten inositolin, inositoli- di-, -tri-, -heksafosfaatin, heksoosifosfaatin ja UDPG:n (vrt. DUGGER ja HUMPHREYS 1960, luku 6.2) vähenivät boorin puutteessa.

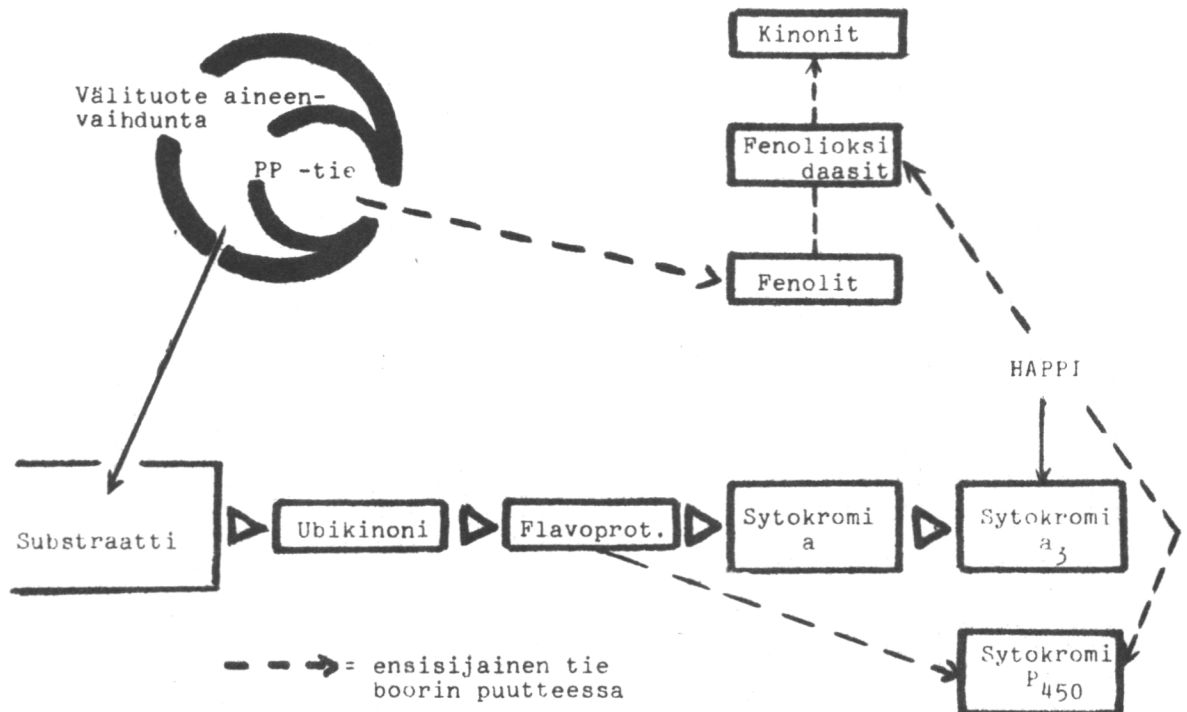
Boorin tiedetään vaikuttavan fosfaattien ottoon ja niiden sitoutumiseen sokereihin ja nukleosideihin. Härkäpavulla on koko kasvissa sekä juurenkärkien alueella todettu boorin puutteessa fosfaattien oton vähentymistä (ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974a ja b), mutta jälkeempään lisätyn boorin havaittiin nopeasti tehostavan fosforin ottoa (ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974a) Tässä tutkimuksessa boorin puute, huolimatta sekä otetun että kuljetetun absoluuttisen fosfaatin vähenemisestä, ei vaikuttanut juuresta versoon kulkeutuneen fosfaatin prosentuaaliseen määrään, mutta heikensi fosfaattien kuljetusta juurissa.

Härkäpavun juurenkärjissä on myös havaittu epäorgaanisen fosfaatin lisääntyntä sitoutumista nukleiinihappoihin boorin puutteessa (CORY ym. 1966, CORY ja FINCH 1967). Toisaalta puutteen on havaittu myös vähentävän leimatun fosforin (^{32}P -ortofosfaatin) sitoutumista nukleiinihappofraktioon tai alentavan leimatun RNA:n aktiivisuutta pavulla ja auringonkukalla (SHKOLNIK ja KOSIZIN 1962, TIMASHOV 1967, SHERSTNEV 1967, RAPOTA 1970, ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974a ja b) sekä lisäävän leimatun fosforin liittymistä heksoosifosfaatteihin (ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974a).

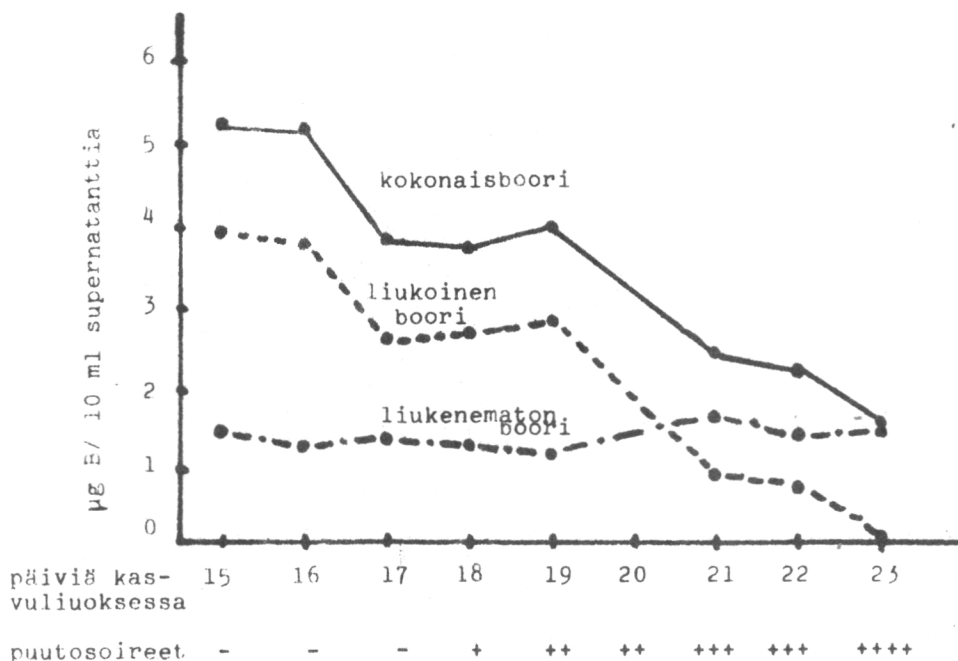
Boorin puutteen ja fosfaattien lisääntyneen esteröitymisen seurauksena on todettu ATP-tasojen laskevan ja ATP-aasi (ATP:tä hajottavan entsyymin) -aktiivisuuden kasvavan tai vastaavasti boorin vähentäneen ATP-aasi-aktiivisuutta (KIBALENKO 1974, AUGSTEN ja EICHHORN 1976).

Boorin puute on saanut aikaan mitokondriopreparaateissa häiriöitä oksidatiivisessa fosforylaatioissa (TIMASHOV 1968a ja b) ja foto-fosforylaatioissa (TIMASHOV 1967, 1968a ja b, KIBALENKO 1974). TIMASHOVin (1968a) mukaan boorin puute vaikuttaa siten, että se kytkee oksidatiivisen fosforylaation irti hengityksestä. Tetrafenyyliboraatin on todettu ehkäisevän elektronien kuljetusta ja kytkevän myös oksidatiivisen fosforylaation irti samalla kun hengitys ja ATP:n hydrolysoituminen kiihtyvät (AUGSTEN ja EICHHORN 1976).

TIMASHOV (1967, 1968b) on havainnut boorin puutteen ehkäisevän eristetyissä kloroplasteissa fosfaattien esteröitymistä sokereihin l. vähentävän fotofosforylaatiota. Hän on myös (1968a) esittänyt, että boorin puutteessa havaitut kasvupisteiden kuolemiset ovat seurausta solujen energiavarojen ehtymisestä, mikä taas aiheutuu häiriöistä sekä oksidatiivisessa että fotofosforylaatioissa. SHKOLNIK ja KOPMANE (1970) eivät ole tätä havainneet, joskin he ilmoittavat todenneensa pientä energiarikkaiden yhdisteiden vähentymistä.



KUVA 14: Kaavakuva boorin vaikutuksista kasvien hapenottoon (hengitysreaktio). Boorin puutteessa seuraa fenoliyhdisteiden voimistunut muodostus PP -tien kautta sekä myös fenolioksidaasien aktivoituminen. Boorin puute aiheuttaa todennäköisesti myös syaniidille vastustuskykyisessä hapenotossa "oikosulun" sytokromi P₄₅₀ kautta. AUGSTENin ja EICHHORNin (1976) mukaan.



KUVA 15: Supernatanttifraktion boorimäärä (105.000 x G/ 30 min) auringonkukan solukossa. Kasvien ravintoliuos sisälsi booria yhteensä 50 µg. Piirretty SKOKin ja McILRATHin (1958) mukaan.

8. Typpi- ja proteiiniainenvaihdunta

Boorilla on havaittu olevan vaikutusta kasvien typpitalouteen. Tutkimusten mukaan on tyypeä; ammonium (NH_4^+)-tyypeä (WADLEIGH ja SHIVE 1939, BRIGGS 1943, SCRIPTURE ja McHARGUE 1943), liukoista orgaanista ja epäorgaanista tyypeä (SCRIPTURE ja McHARGUE 1943, ODHNOFF 1957) ja proteiinityppeä (YIH ja CLARK 1965) kasautunut boorin puutteessa eri kasvinosiin. Pavun varressa on liukoisen typen määrä kasvanut boorin puutteessa, mutta proteiinitypen määrissä ei ole havaittu eroa kontrollikasveihin verrattuna. Lehdissä ja juurissa typpimäärät olivat 5-10 % pienemmät kuin kontrolleilla (ODHNOFF 1957). Liukoisen ja kokonaistypen määrä on boorin puutteessa pokennut vain vähän tai ei ollenkaan juurikkaalla ja pavun juurissa kontrollikasveihin verrattuna (LORENZ 1942, ODHNOFF 1961).

Päinvastoin kuin edellisissä tutkimuksissa on tomaatilla todettu sekä kokonais- että orgaanisen typen määrän vähentymistä boorin puutteessa (MERKEL 1975) ja kääntäen omenapuulla boorilannoituksen on todettu lisänneen kokonais- ja proteiinitypen määriä (VIKTOROV ja POPOVA 1972).

Boorin puutteessa on proteiinien määrissä, lisääntyneestä typpimäärästä huolimatta, havaittu vähentymistä (WADLEIGH ja SHIVE 1939, BRIGGS 1943, SCRIPTURE ja McHARGUE 1943, BERGER 1949). Vastakkaisia tuloksia on saanut LORENZ (1942).

Boori näyttää myös vaikuttavan aminohappojen ja happoamidien määrään sekä niiden esiintymiseen. Aminohappojen määrät ovat boorin puutteessa lisääntyneet (STEINBERG 1949, PERKINS 1957, TROITSKAJA ym.

1975). Pavun juurissa on boorin puutteessa todettu asparagiini- ja glutamiinimäärien kasvaneen, mutta tyrosiinimäärien vähentyneen (SLACK ja WHITTINGTON 1964). Myös α -alaniini-, seriini-, glutamiinihappo- ja glysiinimäärien on todettu vähentyneen boorin puutteessa (STEINBERG ym. 1956, STEWARD ym. 1959). Kääntäen on kasvisoluissa

havaittu boorin edistävän tyrosiinin, fenylalaniinin, tryptofaanin ja proliinin muodostusta (KIBALENKO ja DEMTSHENKO 1969, KIBALENKO 1974, SLUZARCZYK 1975). sekä todettu maidon yhdisteiden sisältävän booria (KIBALENKO ja DEMTSHENKO 1969, KIBALENKO 1974). Proteiineihin sidottujen aminohappojen on todettu sekä vähentyneen (puutteen alkaessa) että kasvaneen (puutteen jatkuessa) ohralla (Hordeum vulgare) (NOVIKOV ja BARANOVA 1972). Liukoisten aminohappojen (tyrosiinin, fenylalaniinin, leusiinin, isoleusiinin, proliinin ja histidiinin) määrien on havaittu vähentyneen boorin puutteessa (BARANOVA 1969, NOVIKOV ja BARANOVA 1972), mutta omenapuun lehdissä boorilannoitus taas vähensi liukoisten aminohappojen määriä. (VIKTOROV ja POPOVA 1972).

Papujen juurista eristetyissä ribosomeissa on boorin puutteessa havaittu proliinin ja N-päätteisten alaniinijänteiden vähentymistä, mistä syystä on oletettu boorin olevan ribosomien hienorakenteen välttämätön komponentti (KALITSHAVA ja SHERSTNEV 1974).

Vitamiinien; tiamiinin (B_1), riboflaviinin (B_2), biotiinin (H), pantoteenihapon (B_2) ja nikotiinihapon, pitoisuuksien on todettu nousseen boorin avulla. Tiamiinipitoisuus nousi 10-20 %, biotiinin 43-66 %, pantoteenihapon 46-100 %, nikotiinihapon 73-95 % ja riboflaviinin 10-70 % (KIBALENKO 1974). Kibalenkon mukaan boorin aikaansaama riboflaviinin synteesin voimistuminen nopeuttaisi RNA:n biosynteesiä.

Boorin liittymisen amiineihin tai aminohappoihin on ilmoitettu edistävän näiden pysyvyyttä sekä lisäävän näiden vastustuskykyä hydrolyytistä hajotusta vastaan. Fenyliboorihapot ovat taas ehkäisseet proteaasien (proteiineja hajottavien entsyymien), natriumtetraboraatti lisännyt ureaasin (ureaa hajottavan entsyymin) sekä ehkäissyt glutamiinihappo-oksaalietikkahappo-transaminaasin (entsyymin, joka siirtää aminoryhmiä) aktiivisuutta (AUGSTEN ja EICHHORN 1976). Viimemainitusta syystä hidastuu heidän mukaansa asparagiinihapon muodostuminen.

BORSCHENKO (1970) on havainnut boorin puutteen estävän valkuaisainesynteesiä ribosomien pinnalla, sillä tällöin aminohappojen aktivaatio ehkäistyy eivätkä ne liity siirtäjä-RNA:han. Myös ribosomien ryhmittäminen on estynyt, sillä polysomien on todettu puuttuvan sytoplasman kelmustoista.

Kromosomien kromatiinin ns. toiminnallisessa rakenteessa on havaittu muutoksia boorin puutteessa (SHERSTNEV ja SHNEER 1970, TROITSKAJA ja BATYGINA 1970, ALEKSEJEVA 1971, SHKOLNIK ym. 1972b, KHODZHANAZAROV ja KAMALOVA 1974, SHERSTNEV 1974). ALEKSEJEVAN (1971) ja SHKOLNIKIN ym. (1972b) mukaan diffuusinen l. aktiivinen kromatiini tiivistyi, kun taas KHODZHANAZAROVIN ja KAMALOVAN (1974) mukaan pavulla kromatiinin histonit (emäksiset proteiinit) koostuivat 17:stä proteiinifraktios- ta vastaavan määrän kontrollikasveissa ollessa 20.

9.3 Nukleinihappoaineenvaihdunta

Dna-pitoisuuksien ei ole havaittu juuri poikkeavan boorin puutteessa pavun sirkkajuurten kärjissä (WHITTINGTON 1959), tomaatin juurissa (ALBERT 1965) ja pavun juurissa (JACKSON ja CHAPMAN 1975), kun taas kaksisirkkaisten kasvien eri kasvinosissa (SHKOLNIK ja SOLOVJOVA 1961, SHKOLNIK ym. 1961, SHKOLNIK 1965, SHERSTNEV 1967) ja öljypalmun solu- koissa RAJARATNAM ja LOWRY 1974) todettiin DNA -pitoisuuksien vähen- tymistä sekä kurpitsan juurissa DNA -synteesin loppumista (COHEN ja ALBERT 1974). Leimatulla (^{14}C -) tymidiinillä (DNA:n yksi prekursori) suoritetuissa kokeissa boorin puute heikensi tämän leimautumista DNA:han- mikä viittaisi myös heikentyneeseen DNA-synteesiin (JACKSON ja CHAPMAN 1975).

RNA-pitoisuudet ovat boorin puutteessa eri kasveilla vähentyneet (SHKOLNIK ym. 1961, SHKOLNIK ja SOLOVJOVA 1961, ALBERT 1965, SHERSTNEV ja RAZUMOVA 1965, SHKOLNIK 1965, TIMASHOV 1966 b, JOHNSON ja ALBERT 1967, RAJARATNAM ja LOWRY 1974). Myös ribosomien RNA-pitoisuudet ovat vähentyneet (TIMASHOV 1966 a).

Boorin puutteessa on lisäksi osoitettu kohonnutta RNA-aasi aktiivisuut- ta (TIMASHOV 1963, SHKOLNIK ym. 1964, SHERSTNEV ja RAZUMOVA 1965, SHKOLNIK ym. 1970, SMIRNOV ym. 1971, CHAPMAN ja JACKSON 1974, JACKSON ja CHAPMAN 1975), häiriöitä siirtäjä-RNA:n (TIMASHOV 1966b) sekä DNA:n

9. Solunjakautuminen ja tuma-aineenvaihdunta

9.1 Solunjakautuminen

Juurikkaan (Beta sp.) ja kaalin (Brassica oleracea var. capitata) varren ytimessä on solunjakautumisen todettu lisääntyneen boorin puutteen aikaessa kun taas pavun kasvusolukoissa (ODHNOFF 1957) ja härkävavun primääristen juurten juurenkuoressa (ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974b) tätä ei ole havaittu. Pavulla kuitenkin solujen erilaistuminen estyi ja härkävavulla jakautuminen muuttui säteensuuntaiseksi. Solunjakautumisen estymistä on boorin puutteessa havaittu herneen juurenkärjissä (SOMMER ja SOROKIN 1928), puna-apilan ja härkävavun kasvusolukoissa (WHITTINGTON 1959), kurpitsan juurenkärjissä (COHEN ja ALBERT 1974) ja tomaatin taimien juurenkärjissä (KOUCHI ja KUMAZAWA 1975). Lisäksi härkävavulla havaittiin kaksitumaisia soluja (ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974b). JOHNSON ja ALBERT (1972) ja COHEN ja ALBERT (1973) ovat tuoneet esiin ajatuksen boorin osuudesta mitoosin G_1 - ja G_2 - sykliin ja sen täten vaikuttavan solunjakautumiseen ja mitoosiin.

9.2 Tuma ja kromosomit

Boorin puutteessa on tumissa esiintynyt erilaisia häiriöitä; tomaatilla suurentuneita tumia varren jälkikasvusolukossa ja lehden putkiloihin rajoittuvissa soluissa, sellerillä ylikromaattisia (tumaväriaineilla erittäin voimakkaasti värjäytyviä) tumia varren jälkikasvu- ja kärkikasvusolukossa, auringonkukalla litistyneitä soikeita tumia erilaistumattomissa perussolukoissa (REED 1947), kokoonvetäytyneitä tumia heteen ponsissa (LÖHNIS 1937, 1940), pellavalla epämuodostuneita tumia mesofyllisoluissa (ALEKSEJEVA 1971) ja härkävavulla ylikromaattisia ja suurentuneita tumia (ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974b).

ja RNA:n rakenteissa ja koostumuksessa (BORSCHENKO 1970, KIBALENKO ja DEMTSHENKO 1970, BOZHENKO ym 1972,1973, SHERSTNEV 1974, JACKSON ja CHAPMAN 1975). KIBALENKO ja DEMTSHENKO (1970) totesivat boorin puutteessa RNA:n fysikaalis-kemiallisissa ominaisuuksissa häiriöitä, kuten despiraalisaatiota (kierteisen rakenteen purkautumista) ja sekundääri-rakenteen hajoamista. BOZHENKOn ym.(1972) mukaan boorin puute ja korkea lämpötila aiheutti DNA:n sytosiini-guaaniini(C-G)-emäsparien vähentymistä ja sytosiinin metyloitumisasteen alentumista lähes puoleen. JACKSON ja CHAPMAN (1975) totesivat myös puutteen myöhäisemmissä vaiheissa ^(144 h) muutoksia RNA:n emäsparikoostumuksissa, mutta ei puutteen alkuvaiheessa (48 h).

RNA:n emäsprekursoreilla suoritetuissa kokeissa on adeniini-8- ¹⁴C (SHERSTNEV ja KURILENOK 1962) vähentänyt ja uridiini-¹⁴C (JACKSON ja CHAPMAN 1975) lisännyt RNA:n merkkautumista boorin puutteessa.

Boorinpuutosoireiden syntyminen (esim. kasvupisteiden kuoleminen) on voitu estää lisäämällä ravintoliuokseen vapaata RNA:ta (MAJEVSKAJA 1962). Myös juurten pituuskasvun estyminen ja RNA+pitoisuuksien vähentyminen on estetty lisäämällä ravintoliuokseen tyymiiniä, guaniinia, ja sytosiinia (JOHNSON ja ALBERT 1967). Samoin on boorin puutteessa havaittuja transkriptiohäiriöitä (lähetti RNA:n muodostuminen DNA:n mallin mukaan vapaista RNA -molekyyleistä) voitu vähentää lisäämällä RNA:ta (SHERSTNEV 1967).

Boorin puutteessa lisääntyvää RNA-aasi-aktiivisuutta on löydetty ribosomi- (TIMASHOV 1966a), mitokondrio- ja kloroplastifraktiossa (AUGSTEN ja EICHHORN 1976). Boorilisäys boorivapaaseen systeemiin (esim. mitokondrioihin) on pysäyttänyt RNA-aasin hydrolysoivan toiminnan ja on mahdollista, että boorin puutteessa nukleinihappojen (etenkin RNA:n) ja eräiden suurimolekyylisten yhdisteiden (mahdollisesti histonit, joilla on tehtävä nukleinihappojen rakenteissa) muodostamat sidokset avautuvat (AUGSTEN ja EICHHORN 1976).

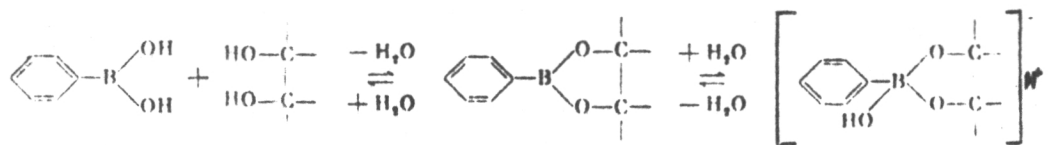
10. Fenolijohdusteiden aineenvaihdunta ja kasvuhormonit

10.1 Fenolijohdannaiset

Boorin puutteen biokemiallisena oireena on usein todettu eri fenolijohdusteiden kasautuminen (REED 1947, SPURR 1952, PERKINS ja ARONOFF 1956, PERKINS 1957, NEALES 1960, WATANABE ym. 1961, 1964, DEAR ja ARONOFF 1965, DMITRIJEVA ja KRUPNIKOVA 1965, LEE ja ARONOFF 1967, DUGGER 1971, SHKOLNIK ja ABYSHEVA 1971, WALKER 1973, RAJARATNAM ja LOWRY 1974, ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974b, SHKOLNIK ja ILINSKAJA 1975).

Oliivin lehtien mesofyllissä havaittiin fenolikasveja, sellerin juurenkuoressa katekolon määrän kasvua ja auringonkukan lehtien pylvästylyssä fenolipitoisia jyväsiä (REED 1947). SPURRin (1952) selleristä boorin puutteessa löytämän sinistä valoa fluoresoivan yhdisteen, joka myös on löydetty tomaatista, salaattista (Lactuca sativa), retiisistä ja auringonkukasta, ovat PERKINS ja ARONOFF (1956) tunnistaneet klorogeenihapoksi (kaffeinihapon ja kiniinihapon esteriksi; CGA) ja kaffeinihapoksi (CA). Retiisin, auringonkukan ja salaatin lehdissä on boorin puutteessa kasautunut CGA:ä ja CA:a. (PERKINS 1957) ja härkävavun juurissa sekä auringonkukan kasvupisteissä CA:a (NEALES 1960, DEAR ja ARONOFF 1965). CA/CGA -suhte on boorin puutteessa kasvanut huomattavasti tomaatin lehdissä ja auringonkukan kasvupisteissä kontrollikasveihin verrattuna (NASON ym. 1952, DEAR ja ARONOFF 1965). Muita boorin puutteessa kasautuvia tai erityisesti puutteen yhteydessä esiintyviä fenolijohdannaisia ovat: skopoletiinin (6-metoksi-7-hydroksikumariinin) glukosidi tupakan lehdissä (WATANABE ym. 1961), skopoliini (6-metoksi-7-glukosyyli-oksikumariini) ja gentisiinihapon (2,5-dihydroksi-bentsoehapon) glukosijohdannainen auringonkukalla (WATANABE ym. 1964, TROITSKAJA ym. 1971), vanilliinihappo (3-metoksi-4-hydroksibentsoehappo) ja feruliinihappo, jotka ovat kanelihapon johdannaisia, öljypalmulla (RAJARATNAM ja LOWRY 1974); vain boorin puutteessa aurin-

gonkukalla löydetty eskuliini (6-glukosyyli-oksi-7-hydroksikumariini), isokversetiini (3,3',4',5,7-pentahydroksiflavonin 3-mono-glukosidi ja skopoletiini (WATANABE ym. 1964). Boorin puutteessa on myös kasautunut (jppa 249% enemmän) eri flavonoidiyhdisteitä; flavaani johdannaisia kuten katekiineja (flavaani-3-oleja), leukoantosyanideja (flavaani-3,4-dioleja) ja flavonoleja viljatattarella (SHKOLNIK ja ABYSHEVA 1971) sekä rutiinia (flavonoidi; kversetiini-3-rutinosidi) tomaatilla viljatattarella (ABYSHEVA 1973). LEE ja ARONOFF (1967) ja WALKER (1973) ovat esittäneet fenolien kasautumiseen liittyen, että boori voi, paitsi muodostaa kompleksin 6-fosfoglukonaatin kanssa, myös sitoutua kiihtyneen PP-tien toiminnan tuloksena kasautuneiden fenolihappojen kanssa (muodostaa tällöin esim. fenyyliboorihappoja). Näin voi muodostua autokatalyyttinen järjestelmä, joka ehkäisee vielä lisäksi 6-fosfoglukonaatti-dehydrogenaasin inhibitiota ja aiheuttaa fenoliyhdisteiden kasautumisen lisäystä. Tällaisen autokatalyyttisen järjestelmän kautta muodostuvien fenyyliboorihappojen (Phb) on todettu muodostavan komplekseja sokerien kanssa suuremmissa määrin kuin boorihappojen, mutta Phb voi muodostaa vain BD -tyypin (vrt. s. 14) kompleksisidoksen (TORSSELL 1957).



Phb toimii myös kasvihormonin tavoin. Se lisää pieninä määrinä pavun juurten (ODHNOFF 1961) ja kauran koleoptiilin ja juurten (TORSSELL 1956) kasvua, mutta on suurina määrinä toksinen ja aiheutti tomaatilla samanlaisia oireita kuin 2,6-dikloro-bentsonitriili (synteettinen aukiini) ja boorin puute (MILBORROW 1964). ODHNOFFin (1961) mukaan Phb:n toiminta on verrattavissa osaksi vajaatoimintaiseen boorihappoon, sillä boorilla on kahtalainen toiminta juurten kasvussa; se sekä edistää kasvua, että samanaikaisesti vakauttaa soluseinien ra-

kennetta ehkäisten liiallista pituuskasvua, kun taas Phb:llä on vain kasvua edistävä vaikutus.

TORSSELL (1956) on myös esittänyt, että aryyliboorihapot (Phb) ovat erittäin aktiivisia yhdisteitä, ja että sen lipofiilinen ryhmä (fenoli) mahdollistaa kompleksin pääsyn solukalvon läpi.

Boorin puutteessa havaittu runsas juurten sivukasvusolukoiden muodostuminen juurten pituuskasvun estyessä saattaa osaksi olla seurausta fenoliyhdisteiden, auksiinien ja hiilihydraattien kasautumisesta. On nimittäin todettu eräiden fenoliyhdisteiden, joilla on hydroksyyli-ryhmä orto - asemassa ja vapaa para -asema, olevan biologisesti aktiivisia juurenmuodostajia. Näille yhdisteille on myös usein tyypillistä yhteisvaikutus indolietikkahapon kanssa, minkä takia näitä yhdisteitä kutsutaan "juurenmuodostus-ko-faktoreiksi". Tällaisia ovat isoklorogeenihappo ja katekoli (HESS 1969). Hess on yhdistänyt eri tutkimuksista saadut tulokset ja päätelmät kaavion muotoon (kuva 16, s. 50) olettaen auksiinilla ja ko-faktoreilla olevan suora vuorovaikutus keskenään juurten muodostuksessa. (kts. myös luku 9.2.1).

Kasveilla on myös todettu β -glukosidaasiaktiivisuuden (β -glykosidisiä sidoksia hajottava entsyymi) lisääntymistä boorin puutteessa (SHKOLNIK 1974, MAJEVSKAJA ym. 1974, MAJEVSKAJA ja ANDREEVA 1975, SHKOLNIK ym. 1975). MAJEVSKAJA ym. (1974) ilmoittivat auringonkukkailla β -glukosidaasiaktiivisuuden olevan sirkkavarressa ja pääteversossa suuremman kuin kontrollikasveilla ja aktiivisuuden kasvun olevan riippumaton boorin puutteen kestosta. Boorin puutteessa on β -glukosidaasiaktiivisuuden kasvaessa kasautunut pienimolekyylisiä fenoliyhdisteitä ja eräänä sen mahdollisena substraattina pidetään skopoliinia (SHKOLNIK 1974). Skopoliinin toimiminen substraattina on mahdollista, sillä fenylalaniinin ja tyrosiinin tiedetään muuttuvan helposti elävissä solukossa kanelihapon kautta kumariiniksi, jonka synteesin viimeistä reaktiota kataly-

soi spesifinen β -glukosidaasi. Samoin arvellaan myös eskuletiinin ja skopoletiinin muodostuvan vastaavasti tämän entsyymin avulla kaffeini- ja feruliinihaposta (NEISH 1965, kuva 17, s. 51).

Boorin tehtäviksi onkin esitetty toiminta mm. fenoliaineenvaihdunnassa (SHKOLNIK 1974), sokerien hapetusteiden säätelyssä (LEE ja ARONOFF 1967) ja flavonoidien (öljypalmulla ja männyllä (Pinus Merkusii) leukoantosyanidiinien) synteeseissä (RAJARATNAM ym. 1971, RAJARATNAM ja LOWRY 1974).

10.2 Kasvuhormonit

10.2.1 Indolietikkahappo (IAA)

Boorin ja IAA:n välisestä vuorovaikutuksesta esitetään kirjallisuudessa kahdenlaisia tietoja. ODHNOFF (1957) ei ole pavulla yksinkertaisissa kasvukokeissa havainnut boorin ja IAA:n välillä suhdetta, joskin hän ilmoitti havainneensa pavun versossa hieman suurempia auksiinimääriä boorin puutteessa. Vapaiden auksiinien määrien on todettu vähentyvän boorin puutteessa, mutta sidottujen auksiinien (pieni- ja suurimolekyylisten) määrien on taas todettu lisääntyneen (SHKOLNIK 1964). Tähän liittyvänä seikkana on mainittava, että edellä mainittuihin sidottuihin auksiineihin kuuluu myös fysiologisesti aktiivisia muotoja; ns. IAA-konjugaatteja (VARGA ym. 1967).

Pavun juuret ovat kuitenkin ^{boorin puutteessa} sisältäneet IAA:n kaltaisia aineita, jotka ehkäisivät kasvua enemmän kuin kontrollipapujen juuriutteet. (COKE ja WHITTINGTON 1968). Samassa tutkimuksessa IAA ja boorin puute ehkäisivät yhdessä kasvua enemmän kuin boorin puute tai auksiinikäsittely erillisinä: juuret toipuivat nopeammin lisätyn IAA:n ehkäisyvaikutuksista, jos kasvualustassa oli runsaasti booria (0.5 ppm), kuin jos sitä oli vähän (0.1 ppm). Lisäksi pavulla havaitut selvät puutosoireet olivat hyvin samankaltaisia kuin korkeiden IAA-määrien ja auksiinierbisidien aiheuttamat oireet. Coke ja Whittington esittivätkin,

että pavun juurten solukot kärsivät liiasta aukiinista boorin puutteessa seurauksena joko aukiinien kasautumisesta; esim. jonkin aukiinia vaativan kasvuprosessin häiriytyessä tai fenoli-inhibiittorien aiheuttamasta IAA -oksidaasin toimintahäiriöstä, jota oksidaasia boori muutoin inaktivoisi kompleksinmuodostuksen kautta. RAJARATNAM ja LOWRY(1974) havaitsivat myös aukiinien kasautumista öljypalmulla boorin puutteessa. Boorin puute lisäsi IAA-pitoisuuksia palmun taimissa runsaasti; boorin puutteesta kärsivillä taimilla IAA-pitoisuus oli 663 ppm (keskivirhe \pm 286), kun taas booria saaneilla taimilla se oli < 1 ppm.

10.2.2 Gibberelliinit

Boorin on todettu voimistavan kasvuaineiden vaikutuksia; laajenemiskasvun edistämistä ja solunjakautumista sekä nukleiinihappojen ja proteiinien hajotuksen estymistä (AUGSTEN ja EICHHORN 1976), mutta sen on myös ilman näitä kasvuaineita todettu ehkäisevän vanhenemisoireita hidastamalla klorofyllin, RNA:n, DNA:n, ja proteiinien hajotusta (PARMAR ja HAMMOND 1971).

Karyopseilla (kasveilla, joilla pähkylän siemenkuori ja siemenen seinä ovat yhteenkasvaneet; esim. heinäkasvit) boorikäsittelyt ovat edistäneet sekä lepokauden ennen aikaista päättymistä että itämistä. Vaikutus on boorille spesifinen ja aikaansaas gibberelliinien kanssa lisävaikutuksen (AUGSTEN ja EICHHORN 1976). CRESSWELLin ja NELSONin (1972, 1973) mukaan boori ja gibberelliinihappo (GA_3) vaikuttaisivat ainakin osaksi eri mekanismien välityksellä.

10.3 Oksidaasit

10.3.1 Polyfenoli-, DOPA-, katekolioksidaasi ja peroksidaasi

Kasvien booriravitsemustila on vaikuttanut polyfenoli-, dihydroksifenyylalaniini- (DOPA), katekoli- ja peroksidaasiaktiivisuuteen ja melaniinien (tummien väriaineiden) muodostukseen ja vaikutus on ollut käänteinen kasvien boorisäilytykseen ja annettuihin boorimääriin nähden (HEWITT 1963).

Histokemiallisissa tutkimuksissa on boorin puutteesta kärsivillä kasveilla (oliivi, selleri, retiisi ja auringonkukka), verrattuna normaaleihin kasveihin, havaittu suurempia oksidaasiaktiivisuuksia (polyfenoli-, katekoli- ja mahdollisesti tyrosinaasi), mikä aiheutti muutoksia eri kasvinosien soluukoissa ja ilmeni erilaisten fenolihdisteiden irreversiibelinä hapettumisena ja näiden polymerisoitumisena melaniiniaineiksi (REED 1947). Vastaavaa polyfenolioksidaasi- (polyfenolaasi-) aktiivisuuden lisääntymistä havaittiin tomaatin varressa (NASON ym. 1952) ja sen soluttomassa uutteessa (McVICAR ja BURRIS 1948, KLEIN 1951), missä DOPA:n, jonka on osoitettu olevan kaffeinihapon prekursori (MACLEOD ja PRIDHAM 1963), Hapetus tilavuutta kohti kasvoi boorin puutteessa n. 45 % (McVICAR ja BURRIS 1948). KLEIN (1951) totesi myös, että DOPA:n ja katekolin lisääntynyt hapettuminen ehkäistyi kontrolliutteissa, joissa oli 0.1 ppm booria.

(in vitro)

Boorihappo on vähentänyt tyrosinaasin aktiivisuutta (HERZINGER 1940, KLEIN 1951) ja estänyt täten melaniinien muodostusta, mutta kun fosfaattia oli läsnä reaktioliuoksessa pH:n ollessa 6-8 aktiivisuuden vähentymistä ei todettu. Käänteisesti on kasvisoluukoissa todettu boorin puutteessa tyrosinaasiaktiivisuuden lisääntyvän verrattuna kontrollikasveihin (KLEIN 1951, STEINBECK 1951). Boraatti-ionit ehkäisivät myös katekolin (orto-dihydroksifenolin) hapettumista vesiliuoksessa (SLACK ja WHITTINGTON 1964), mikä voisi viitata boorin puutteessa tapahtuvaan melaniiniaineiden muodostukseen, sillä orto-dihydroksifenolit kuuluvat tyrosiinin hapettumisen (tämä tie heinäkasveilla STREETin ja COCKBURNin (1972) mukaan) välituotteisiin sen hapettuessa melaniineiksi.

Peroksidaasiaktiivisuuden on havaittu kiihtyneen boorin puutteessa (NASON ym. 1952, ODHNOFF 1957, NEALES 1959, ROBERTSON ja LOUGHMAN 1974b), joskin NASON ym. (1952) totesivat tämän ohimeneväksi ilmiöksi. DUTTA ja McILRATH (1964) havaitsivat päinvastoin peroksidaasiaktiivisuuden vähentyvän boorin puutteessa.

Boori on myös vaikuttanut katalaasiaktiivisuuteen. Kurpitsan juurissa ilmeni lyhytaikaista aktiivisuuden kohoamista (ALEXANDER 1942), kun taas riisillä (Oryza sativa)(PATTANAİK 1950) ja sokeriruokolla (JAKOVLEVA 1947) sen aktiivisuus väheni.

10.3.2 IAA -oksidaasi

IAA -oksidaasiaktiivisuuteen kaksisirkkaisilla kasveilla vähentynyt boorin puutteessa (SHKOLNIK ym. 1964), kun taas maissilla aktiivisuus on jopa kasvanut (KRUPNIKOVA 1967). BOHNSACK ja ALBERT (1973) ovat myös havainneet suurempia IAA-oksidaasiaktiivisuuksia, mutta eivät pidä sitä syynä havaittuun kasvun estymiseen.

Boorin puutteessa aiemmin mainitun auksiinien kasautumisen syynä pidetään tiettyjen fenoliyhdisteiden (fenyylipropanoidit, kumariinit ja flavonoidit) määrien nousua, sillä ne voivat toimia IAA-oksidaasin inhibiittoreina.

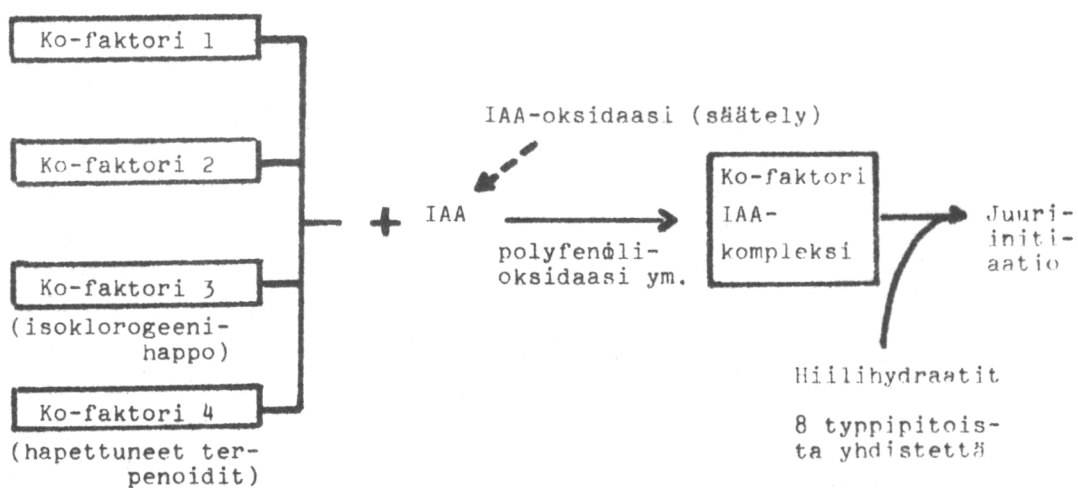
Tiedetään, että IAA-oksidaasin ko-faktorit ovat monofenoleja, joilla on yksi vapaa hydroksyyli-ryhmä (OH-) aromaattisessa renkaassa sekä tavallisesti joku korvaava ryhmä para -asemassa fenoliryhmään nähden (GORTNER ja KENT 1958, STENLID 1963). Entsyymien inhibiittoreita ovat yleensä polyfenolit, joilla on yksi tai useampi hydroksyyli-ryhmä aromaattisessa renkaassa orto- tai para-asemassa toiseen hydroksyyli-ryhmään nähden. Poikkeuksen tekevät feruliinihappo (GORTNER ja KENT 1958) ja skopolettiini (ANDREAE 1952), joilla on vain yksi hydroksyyli-ryhmä. Suurin ehkäisyvaikutus on yhdisteillä, joilla on orto-dihydroksiryhmä 3'- ja 4'-asemassa (GORTNER ja KENT 1958, STENLID 1963, HARE 1964), ja mm. kaffeinihappo on tällainen yhdiste. Flavonoidiyhdisteillä, joilla on A-renkaan 7'-asemassa hydroksyyli-ryhmä, IAA-oksidaasin ehkäisyvaikutus kasvaa huomattavasti; esim. kversetiini ja rutiini (STENLID 1963).

Pitkänpäivän olosuhteiden on todettu lisäävän IAA-oksidaasin fenoli-inhibittorien määrää (SAGI ja GARAY 1961) ja päivän pituuden on katsottu vaikuttavan fytokromien (kasvien valoherkkien pigmenttien) punainen/tummanpunainen valo -systeemin kautta, koska pavun silmuissa punainen valo lisäsi ja tummanpunainen valo vähensi IAA-oksidaasin inhibiittorin muodostusta (HILLMAN ja GALSTON 1957). Smithin, Bottomleyn ja Galstonin mukaan (kts. COKE ja WHITTINGTON 1968) punaisen valon aktivoitessa fytokromia kasvaa kversetiini-2-glukosidi-p-kumariinihapon (QGC:n) muodostus, joka on IAA-oksidaasin inhibiittori. COKE ja WHITTINGTON (1968) arvelevatkin, että boraatti voi pysäyttää IAA-oksidaasin inhibition, jonka punainen valo saa aikaan kiihdyttämällä QGC:n synteesiä, ja että HUMPHRIESin (1961) havaitsema valon laadun vaikutus pavun juurten kasvuun ja muodostukseen voi liittyä IAA-oksidaasin inhibitioon. Tällöin boraatin juurten muodostusta edistävä vaikutus liittyisissä kykyyn muodostaa kompleksi IAA-oksidaasin inhibiittorin kanssa. (kts. boori ja valo luku 5.2).

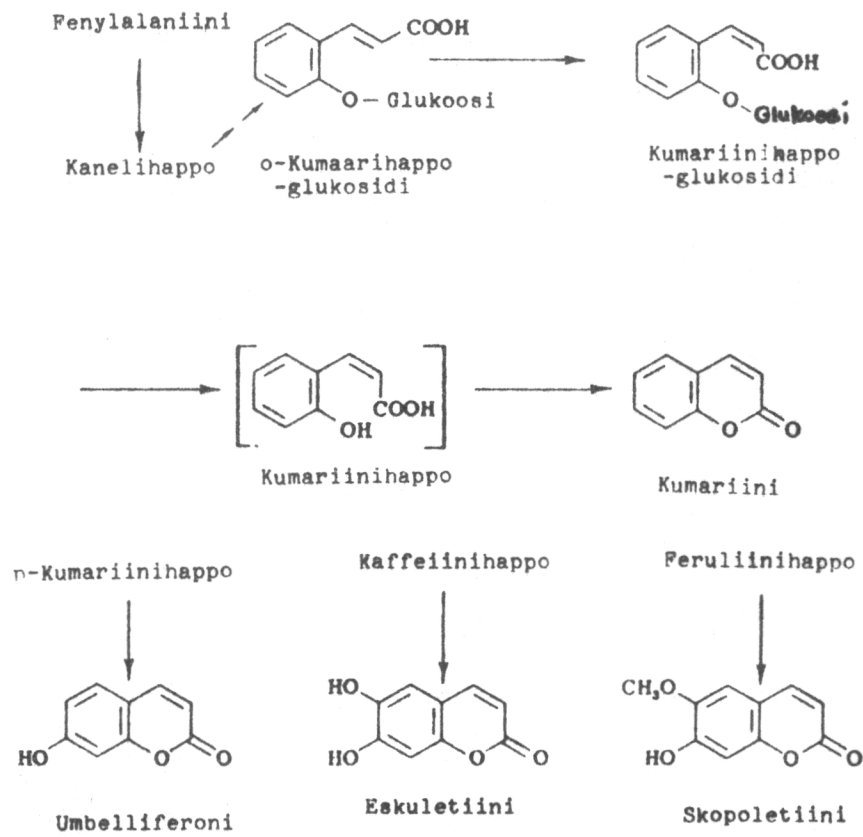
Boorin puutteessa kasautuvia, IAA-oksidaasin inhibiittoreina toimivia, fenolijohdannaisia ovat: guaiakoli (GOLDACRE 1951, STUTZ 1957, GORTNER ja KENT 1958), feruliinihappo (GORTNER ym. 1958, GORTNER ja KENT 1958), katekoli (WAYGOOD ym. 1956, STUTZ 1957, GORTNER ja KENT 1958), kaffeinihappo (RABIN ja KLEIN 1957, STUTZ 1957, GORTNER ja KENT 1958), klorogeenihappo (RABIN ja KLEIN 1957, GORTNER ja KENT 1958), hydrokinoni (WAYGOOD ym. 1956, STUTZ 1957, GORTNER ja KENT 1958), 3,4-dihydroksi-fenylalaniini (STUTZ 1957, GORTNER ja KENT 1958), skopoletiini (ANDREAE 1952, WAYGOOD 1956), eskuletiini (GORTNER ja KENT 1958) sekä eri flavonoidiyhdisteet, kuten kversetiini ja sen glukosidit (FURUYA ym. 1961, 1962, STENLID 1963).

(1968)
COKE ja WHITTINGTON ovat esittäneet, että boorilla olisi kasvien aineenvaihdunnassa suojarooli, siten että se muodostaa kompleksin dife-

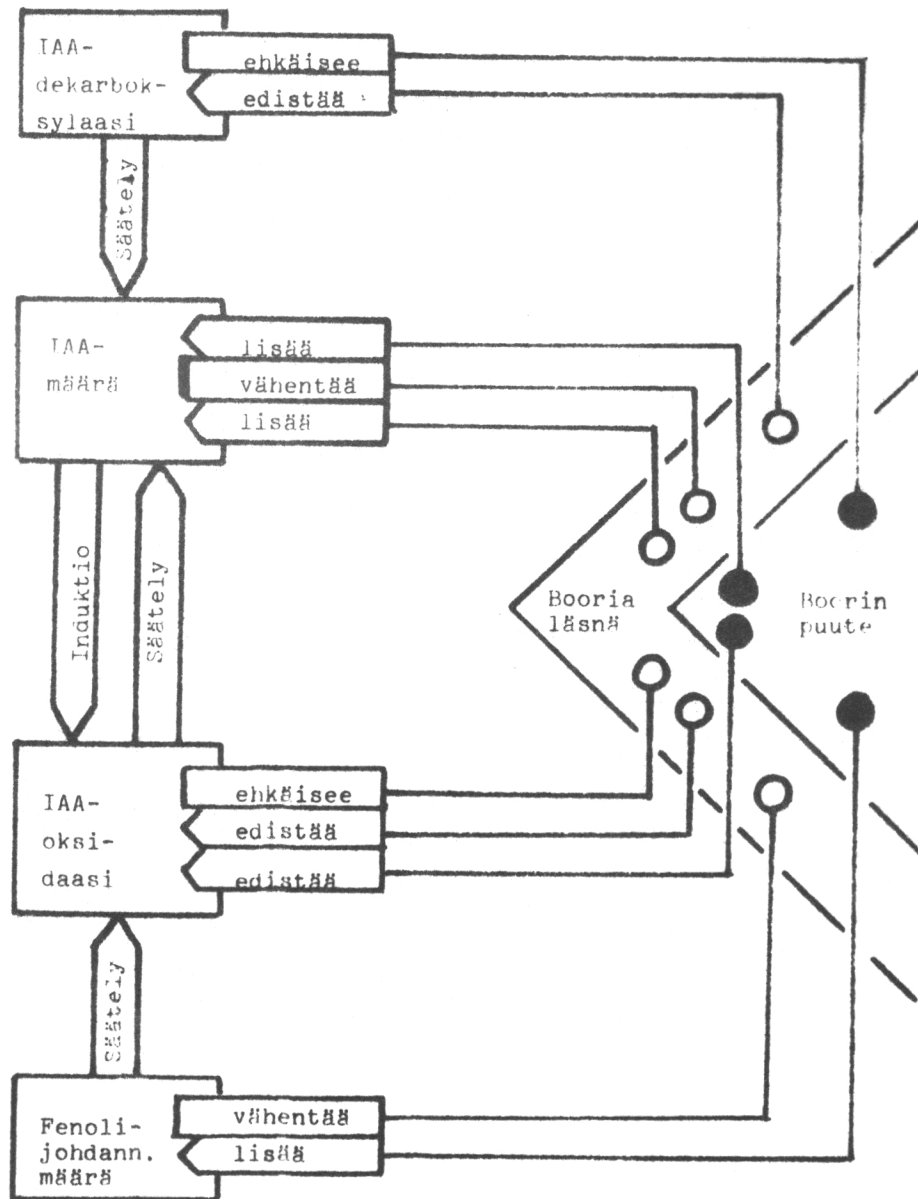
nolisen IAA -oksidaasin inhibiittorin kanssa, joka muutoin sitoutuisi oksidaasiin (kohtaan, johon IAA-ko-faktori normaalisti liittyy) ja aiheuttaisi IAA:n kasautumista. Näin boori ehkäisee inhibiittorin toiminnan ja IAA ja IAA-oksidaasi voivat muodostaa aktiivisen kompleksin, minkä seurauksena IAA hapettuu. Augsten ja EICHHORN (1976) ovat tehneet kaavakuvan boorin ja boorin puutteen vaikutuksista auksiiniaineenvaihduntaan (kuva 18, s. 52).



KUVA 16: Hypoteettinen kaavio jälki-(adventiivi-)juurten muodostuksesta. HESSin (1969) mukaan.



KUVA 17: Kumariinien biosynteesi. NEISHin (1965) mukaan.



KUVA 18: Kaavamainen yhteenveto boorin vaikutuksesta auksiiniaineen-
vaihunnan säätelyyn. AUGSTENin ja EICHHORNin (1976) mukaan.

11. Yksi- ja kaksisirkkaiset kasvit ja boori

Jo vuonna 1926 ovat SOMMER ja LIPMAN tuoneet esiin ajatuksen, että kaksisirkkaiset kasvit ovat boorin puutteelle alttiimpia kuin yksisirkkaiset. Kaksisirkkaisten suuremman boorin tarpeen on selitetty olevan seurausta niiden suuremmasta herkkyydestä kuparin myrkkyyvaikutuksille, koska kupari toimisi boorin anatagonistina (SHKOLNIK ja PTAKAROVA 1950). Viimemainitut sekä SCHROPP ja AHRENZ (1940), ovat myös esittäneet, koska kasvusolukoiden tiedetään tarvitsevan runsaasti booria, että selityksenä eroon olisi jällen esiintyminen kaksisirkkaisilla ja sen puuttuminen yksisirkkaisilta.

Kaksisirkkaisten (härkäpapu) ja yksisirkkaisten (maissi) välinen ero on SHIVEN (1941) mukaan siinä, että härkäpavulla kalsiumin ja boorin määrät ovat yleensä suuremmat kuin maissilla, mutta härkäpavulla vain pieni osa boorista on liukoisessa muodossa, kun maissilla melkein kaikki boori on liukoista. Kummallakin kasvilla liukoisen kalsiumin määrä oli suoraan verrannollinen liukoisen boorin määrään, mikä riippui kokonaisboorin määrästä, mikä taas määräytyi kasvualustan boorimäärästä. SHIVEN mukaan kaksisirkkaisten liukoisen boorin pienempi osuus selittäisi näiden kasvien suuremman (5-10x) boorin tarpeen.

MARSH (1942) on havainnut yksisirkkaisilla kasveilla liukoisen kalsiumin suhteen kokonaiskalsiumin määrään olevan suurempi kuin kaksisirkkaisilla ja katsoi tämän selittävän yksisirkkaisten kasvien suhteellisen pienen boorin tarpeen verrattuna kaksisirkkaisiin.

NEALES (1960) on esittänyt eron yksi- ja kaksisirkkaisten välillä selittyvän niistä eroista ligniinisynteesissä, joita BROWN ym. (1959) ovat havainneet.

Nukleinihappopaineenvaihunnassa todettujen häiriöiden arvellaan olevan tyypillistä vain kaksisirkkaisille kasveille (SHKOLNIK 1974), sillä esim. ohran kasvulliset kasvinosat kehittyivät normaalisti boorin puut-

teessa eikä ribonukleaasin aktiivisuudessa todettu kiihtymistä (SMIR-NOV 1971).

Glukoosi-6-fosfaatti-dehydrogenaasin aktiivisuudessa on myös havaittu eroja. Kaksisirkkaisilla entsyymien aktiivisuus boorin puutteessa kasvoi, mutta viljakasveilla (vehnä) tätä ei havaittu. Vehnällä boorin puute ei estänyt kasvullisten kasvinosien kasvua, mutta entsyymien aktiivisuus jopa väheni (SHKOLNIK ja ILINSKAJA 1975, SHKOLNIK ym. 1975). SHKOLNIKin ym. (1975) mukaan myös tämä on osoitus kaksisirkkaisten kasvien suuremmasta boorin tarpeesta : ilmeten voimakkaana PP-tien aktiivisuutena ja fenolijohdannaisten määrän kasvuna.

Boorin puutteessa kasautuvissa eri fenolijohdannaisissa on todettu eroja yksi- ja kaksisirkkaisten välillä. Kaksisirkkaisilla on boorin puutteessa kasautunut mm. klorogeeni-, kaffeini-, ja feruliinihappoa, mutta maisilla on kanelihappojohdannaisten (klorogeeni-, neoklorogeeni-, feruliini- ja kumariinihappojen) määrä päinvastoin alentunut (SHKOLNIK ym. 1972 a), kun taas öljypalmulla klorogeeni- tai kaffeinihappoa ei havaittu kasautuvan (RAJARATNAM ym. 1971). Öljypalmun lehdistä feruliini-, vanilliinihappo ja tuntematon, vaaleansinistä valoa fluoresoiva, yhdiste kasautuivat boorin puutteessa, mutta leukoantosyanidiinia ei havaittu lainkaan, kun taas kontrollipalmuilla tätä esiintyi (RAJARATNAM ym. 1971, RAJARATNAM ja LOWRY 1974).

Erojen β -glukosidaasiaktiivisuuksissa boorin puutteessa yksi- ja kaksisirkkaisilla kasveilla ~~katsetaan~~ viittaavan niiden erilaisiin boorivaatimukseen; kaksisirkkaisilla on selvä boorin tarve ja huomattava entsyymien aktiivisuuden kasvu boorin puutteessa, yksisirkkaisilla taas melko pieni boorin tarve ja vähäinen entsyymien aktiivisuuden kasvu (MAJEVSKAJA ym. 1974, MAJEVSKAJA ja ANDREEVA 1975, SHKOLNIK ym. 1975).

KRUPNIKOVA (1967) on maissilla todennut, päinvastoin kuin auringonkukulla (DMITRIJEVA ja KRUPNIKOVA 1965), boorin puutteessa eroja IAA-

IAA-oksidaasisuhteessa, sillä kun auringonkukalla entsyymin aktiivisuus väheni niin maissilla se lisääntyi. SHKOLNIKin (1974) mukaan maissi eroaa auringonkukasta IAA-oksidaasin inhibiittorien suhteen, joita maissilla on ilmeisesti vähemmän, mikä olisi yksi mahdollinen syy heinäkasvien pienempään boorin tarpeeseen.

12. Boorin merkitys kasveille

Boorin primäärivaikutusta ovat monet tutkijat pyrkäneet selvittämään ja useita hypoteeseja aihepiiristä onkin esitetty. GAUCHin ja DUGGERin (1953) hypoteesi boorin osuudesta kasvien sokeritalouteen ei ole saanut laajaa kannatusta, mutta hypoteesin sisältämä ajatus sokeri-boraattikompleksin toiminnasta tekee sen edelleen käyttökelpoiseksi yhtenä boorin vaikutustapojen selittäjänä.

SCOTT (1960) on esittänyt, että boorilla on kasveilla suojaava tehtävä, koska se estäisi sokerien liiallista polymerisoitumista, siellä missä sokerien synteesi tapahtuu (vrt. esim. boori ja tärkkelys, s.17).

HEWITTin (1963) mukaan havainnot boraatti-ionin helposta liittymisestä polyhydroksiyhdisteisiin, joissa hydroksyyli-tyt ovat orto-asemassa, voisi ehkä selittää sen osallisuuden neljään eri aineenvaihduntamekanismin kasveille:

- (1) tehtävä sokerien kuljetuksessa mahdollisesti heikosti ionisoituvina negatiivisesti varautuneina yhdisteinä;
- (2) säätelytehtävä polyfenolioksidaasien avulla tapahtuvissa hapetusreaktioissa;
- (3) tehtävä fosfaattiestereiden aineenvaihduntatasapainon muutoksissa
- (4) tehtävä vaikuttaa orto-difenolien katalyyttisten vaikutusten laajuuteen solun aineenvaihdunnassa, kuten IAA-oksidaasin inhibitioon ja mahdollisesti pyridiin nukleotidi-kinoni-reduktaasin aktiivisuuteen, joka etenkin juurissa on korkea. Hewittin mukaan minne tahansa hypoteesin tulisi selittää miksi kasvien boorin tarve on suuri ja miksi mikro-organismien ja eläinten boorin tarve on pieni tai miksi sitä ei tarvita lainkaan.

SHKOLNIKin (1974) mukaan tärkeimpiä selvittämättömiä ongelmia boorin fysiologiassa ovat:

1) eläimet (SKOK 1958, VOJNAR 1960, EPSTEIN 1972) ja sienet

(BOWEN ja GAUCH 1966) eivät tarvitse booria.

2) eräät levät kuten piilevät (LEWIN 1966) tarvitsevat booria, mutta

- toiset (Scenedesmus sp.) eivät tarvitse (DEAR ja ARONOFF 1968)
- 3) kaksisirkkaisten kasvien poikkeuksellinen boorin puutteen spesifisyys, kuten juurten kasvun loppuminen ja kasvupisteiden kuoleminen
 - 4) heinäkasvien kyky (toisin kuin kaksisirkkaisilla) kehittää boorin puutteessa normaaleja kasvullisen kasvun kautta muodostuvia versoja (SHKOLNIK 1939) ja kyky ilmentää jyrkkiä boorinpuutosoireita ainoastaan suvullisten lisääntymiselinten muodostuksessa
 - 5) auringonkukalla ja tomaatilla nopeasti ja samanaikaisesti tapahtuva juurten kasvun loppuminen ja kasvupisteiden kuoleminen, kun taas herneellä kasvupisteen kuoleminen on hidasta ja juurten kasvun loppuminen nopeata
 - 6) maissin kykenemättömyys (toisin kuin muilla heinäkasveilla) kasvat-
taa boorin puutteessa kasvullisesti versoja (SHKOLNIK
ja BOZHENKO 1960)
 - 7) mahdollisuus poistaa boorinpuutosoireet (kasvupisteiden kuoleminen)
kaksisirkkaisilla lisäämällä alhaisissa lämpötiloissa ravintoliuok-
seen vapaata RNA:ta
 - 8) mahdollisuus saada aikaan tilapäinen boorinpuutosoireiden heikkene-
minen lisäämällä germaniumia (SKOK 1957, BROWN ja JONES 1972)
 - 9) mahdollisuus saada sama aikaan kuin edellisessä kohdassa lisäämällä
ravintoliuokseen vetyperoksidia (SHKOLNIK ja STEKLOVA 1951)
 - 10) juurien kasvun loppumisen ehkäiseminen lisäämällä ravintoliuokseen
nukleiinihappojen eri tyyppeiksi (JOHNSON ja ALBERT 1967)
 - 11) kasvien boorin tarpeen voimakas kasvu korkeissa lämpötiloissa
(LEWIN 1966)
 - 12) boorin tarpeen kasvu pitkänpäivän olosuhteissa (WARINGTON 1933,
kts. luku 5.2)
 - 13) boorin puutteessa tapahtuvat häiriöt suvullisten lisääntymiselin-
ten muodostuksessa, ja joiden seurauksena kukat tulevat steriileik-
si (SHESTAKOV ym. 1956, SHKOLNIK ym. 1956, TROITSKAJA ja BATYGINA
1970).

- 14) mahdollisuus pelkästään boorin avulla saada aikaan kukkien muodostus juurettomilla lehtiruusuksilla kasveilla (TSALAHJAN 1951)
- 15) juurten geotrooppisen reaktion katoaminen boorin puutteessa (ALEXANDER 1942)
- 16) kaksisirkkaisilla kasveilla tavatut pömpömuodostumat soluissa ja solukoissa (SHKOLNIK ja MAJEVSKAJA 1960)
- 17) soluseinien rakenteessa havaitut jyrkät häiriöt ennen ulkoisten boorinpuutosoireiden ilmenemistä (ALEKSEJEVA 1971).

(1974)
 SHKOLNIKin mukaan on avainta boorin fysiologisen tehtävän ratkaisemiseksi myös etsittävä boorin vaikutuksista sellaisiin systeemeihin, joita tavataan vain kasveilla mutta ei eläimillä. Hänen mukaansa COKEN ja WHITTINGTONIN (1968) esittämä hypoteesi on sellainen, sillä se selittää hyvin boorin tehtävää indolietikkahappo -indolietikkahappo-oksidaasisysteemin säätelyssä ja tämä systeemi on tyyppillinen vain kasveille. Tosin Shkolnik on korjannut tätä hypoteesia hieman viittaamalla kahden tutkimukseen. Ensiksi DMITRIJEVA ja KRUPNIKOVA (1965) ovat havainneet fenoli-inhibiittoreista puhdistetun IAA-oksidaasin aktiivisuuden kasvun samanlaiseksi sekä booritta kasvaneiden että booria saaneiden auringonkukan uutteisissa, ^(kuva 19, s. 62) mikä viittasi -B -uutteessa olevan enemmän IAA-oksidaasin inhibiittoreita, jotka aiheuttivat entsyymien aktiivisuuden vähentymistä. Toiseksi hän viittaa KRUPNIKOVAN (1967) havaintoon maissilla, ^(n. 54) jolla IAA-oksidaasin aktiivisuus kasvoi boorin puutteessa. Näin ollen IAA-oksidaasin aktivoitumisen syynä olisi se, että boori alentaisi entsyymien inhibiittorien määrää eikä kuten Coke ja Whittington esittivät boorin kyvyssä kompleksoitua IAA-oksidaasin inhibiittorien kanssa, ja hypoteesi koskisi vain kaksisirkkaisia kasveja. Inhibiittorien määrän vähenemisen syynä SHKOLNIK pitää LEEN ja ARONOFFIN (1967) havaintojen mukaisesti boorin PP-tietä säätelevää vaikutusta, so. lisättäessä booria boorinpuutetasveille fenoliⁱⁿ muodostuminen vähenee. Korjattu hypoteesi selittäisi SHKOLNIKIN (1974) mukaan eräitä aiemmin esille tulleita boorin tarvetta koskevia ongelmia:

- 1) Boorin tarpeettomuuden sienille, sillä ne kestävät suuria IAA-konsentraatioita ja ne suhtautuvat neutraalisti aukiineihin.
- 2) Boorin puutteessa tapahtuvat häiriöt suvullisissa lisääntymiselimissä. Häiriöt voidaan selittää sillä, että nämä elimet ovat vähemmän kestäviä suurien aukiinikonsentraatioiden suhteen (vrt. havainnot boorin määristä suvullisissa lisääntymiselimissä, luku 2).
- 3) Herneen juurten jyrkemmät boorinpuutosoireet kuin versoissa. Syynä pidetään sitä, että juuret kestäisivät heikommin suuria aukiinikonsentraatioita. Esimerkiksi WAREINGin ja PHILLIPSin (1970) mukaan useissa tutkimuksissa on havaittu juurten solukoiden sisältävän alhaisia IAA-määriä ja korkeita IAA-oksidaasi-pitoisuuksia.
- 4) Häiriöt tuma-aineenvaihdunnassa, membraani-(kalvosto)ysteemeissä ja kloroplastien rakenteissa (PILET ja BRAUN 1970).

SHKOLNIK (1974) on esittänyt oman hypoteesinsa, joka lähenee LEE:n ja ARONOFFin (1967) ja COKE:n ja WHITTINGTONin (1968) yhdistettyä hypoteesiä, jonka mukaan boorilla on merkitystä kasvien fenoliaineenvaihdunnassa. Boorin puutteessa tapahtuva fenolijohdannaisten kasautuminen selittäisi hänen mukaansa vielä eräitä ongelmia:

- 1) Boori on tarpeeton eläimille, sillä niillä ei ole polyfenoli-polyfenolioksidaasi- eikä IAA-IAA-oksidaasisysteemiä.
- 2) Boori on tarpeeton sienille, sillä ne pystyvät hajottamaan flavonoleja ja mahdollisesti myös muita polyfenoleja.
- 3) Eri kasvilajeilla ja kasviryhmillä on eri boorin tarve (kts. esim. luku 11.).
- 4) Boorin puutteessa esiintyy suvullisten lisääntymiselinten muodotuksessa ja hedelmöityksessä häiriöitä (esim. luku 2.).
- 5) Vetyperoksidin avulla voidaan boorin puutosoireita poistaa; kasvin peroksidaasiaktiivisuus kasvaa, jolloin myös IAA:n hajotus voimistuu (COKE ja WHITTINGTON 1968).

- 6) Germaniumilla voidaan boorin puutteen oireita ja puutetta tilapäisesti vähentää, sillä se kompleksoituu helposti fenolien kanssa.
- 7) Epämuodostumien synty solukoissa seurauksena häiriöistä tuma-aineenvaihdunnassa, valkuaisainesynteesissä, kromosomeissa ja solunjakautumisessa johtuen fenoliaineiden ja aoksiinien myrkkyyvaikutuksista.

Boorin puutosoireiden primäärisyynä SHKOLNIK pitää kaksisirkkaisilla kasveilla fenolien kasautumista, joka saa aikaan häiriöketjun fysiologisissa prosesseissa; Aluksi fenolien ja aoksiinien kasautuminen johtaa häiriöihin eri aineenvaihduntaprosesseissa, minkä seurauksena on havaittavissa epämuodostumia kärkikasvusoikeissa. Myöhemmin kärkeistyneessä boorin puutteessa solukot tummuvat (fenolijohdannaiset), mihin liittyy vakuolien tonoplastien läpäisyn voimistuminen kasaantuneiden fenoliyhdisteiden takia (vrt. Phb, luku 10.1) ja ne tunkeutuvat sytoplasmaan. Täällä fenoliyhdisteet hapettuvat polyfenolioksidaisien toimesta, jolloin muodostuu kinonien kaltaisia yhdisteitä (melaniiniaineiden muodostus), jotka aikaansaavat kasvupisteiden kuolemisen.

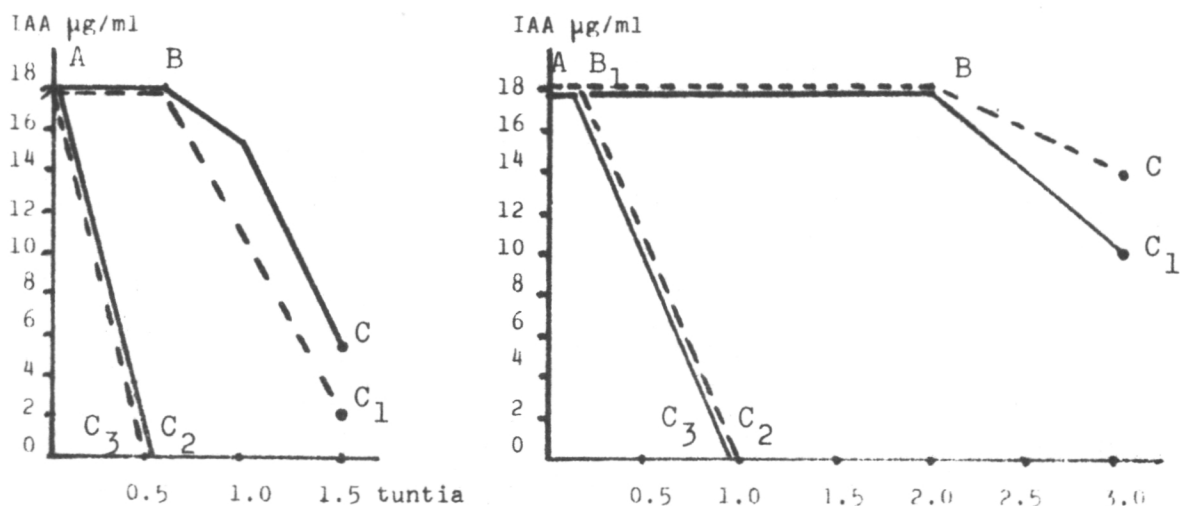
AUGSTEN ja EICHHORN (1976) pitävät boorin kompleksinmuodostuskykyä boorin vaikutuksen perusmallina. He katsovat boorin moninaisten vaikutusten viittaavan siihen, että sen vaikutus olisi melko epäspesifinen. Boorin laaja ja monitahoinen osallistuminen eri reaktioihin olisi osoitus sen "kompartmentoitumisesta". Saattaisi olla, että boorin vaikutus on jakautunut selviin eri tahoilla solussa ja kasvissa oleviin reaktiokohtiin ja -keskuksiin (kuva 20, s. 63).

Edellä esitettyjen tulosten ja päätelmien perusteella näyttää siltä, että boorin merkitys kasvien fysiologiassa perustuu sen epäspesifiseen kykyyn muodostaa komplekseja eri polyhydroksiyhdisteiden (sokerien, alkoholien, fenolien ym.) kanssa, ja että ^{boori} tätä kautta säätelee eri aineenvaihduntatoimintoja. Näin boorin kulloinkin kysymykseen tuleva vaikutus - aktiivisen (liukoisen ja sitoutumattoman) boorin sitoutumi-

nen komplekseiksi ja näiden kompleksien osallistuminen kasvien solukoiden ja solujen aineenvaihdunnan (anabolisen ja katabolisen) reaktioiden säätelyyn - riippuisi kasvin tai kasvinosan iästä, kehitysvaiheesta, kasvin systemaattisesta luokasta (yksi- tai kaksisirkkainen) kuten myös solukoiden ja solujen iästä, sijaintipaikasta ja tehtävästä (esim. kärki- ja sivukasvu-, perus- ja tukisolukot).

Havaitut kasveille spesifisten boorin vaikutustapojen ja puutteen erot sieniin ja eläimiin verrattuna olisivat selitettävissä eroina niiden aineenvaihduntareaktioissa, joissa boorin säätelytehtävä puuttuisi tai olisi vähäinen. Boorin puutteen vaikutuksen erilaisuus yksi- ja kaksisirkkaisten välillä selittyisi osaksi erona niiden fenoliaineenvaihduntareaktioissa (mahdollisesti erot tyrosiini/fenylalaniinittiessä fenoli johdannaisten synteesissä ja erot IAA-oksidaasin fenoli-inhibiittoreissa).

Edellä esitetty "suunnattu kompartmentaatio -hypoteesi", millä pyritään korostamaan sekä boorin vaikutuksen monilohkoisuutta, mikä perustuu sen kykyyn muodostaa komplekseja, että sen painottunutta merkitystä fenoliaineiden ja aukiinien aineenvaihdunnassa, mikä erityisesti ilmenee boorin puutteessa, ja joka pitää sisällään GAUCHin ja DUGGERin (1953), SCOTTin (1960), HEWITTin (1963), SHKOLNIKin sekä AUGSTENin ja EICHHORNIN (1976) esittämät hypoteesit, selittänee parhaiten eri havainnot boorin vaikutuksista ja puutteesta. Tästä "hypoteesista" on kuitenkin vielä pitkä matka selviin boorin toiminta- ja vaikutusmalleihin. Lisätutkimusten tarve, etenkin boorin "hienomekaanisen" toiminnan suhteen, on ilmeinen. Nykyisiä tietoja kokoamalla voidaan hypoteeseja kehittää tähän suuntaan.

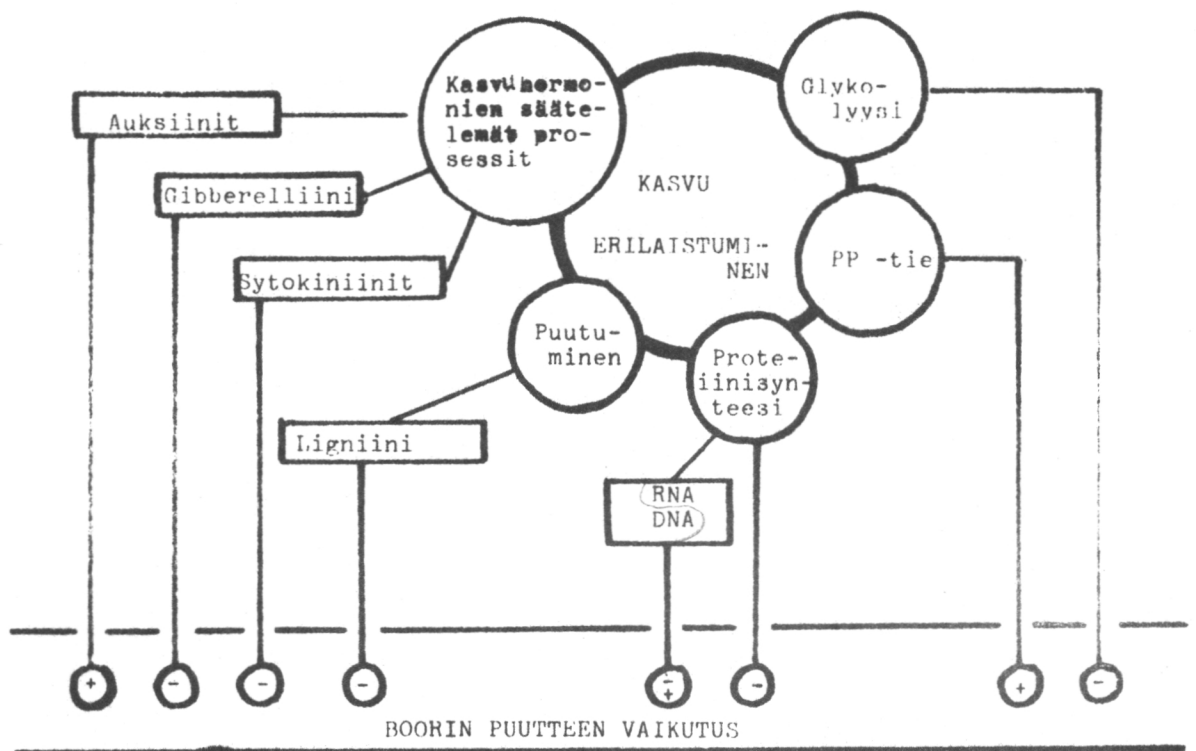


KUVA 19: Auksiinioksidaasin aktiivisuuden kasvu maissin juurissa (vasemmalla) ja auringonkukan juurissa (oikealla). Entsyymin puhdistus on tehty Sephadexissa.

Vasemmalla: AB = lag-vaihe; ABC = IAA:n hajoaminen inkubaattoriaineessa (18 µg/ml) +B-kasvista saadulla puhdistamattomalla entsyymillä; ABC₁ = sama -B-kasvista; AC₂ = IAA:n hajoaminen +B-kasvista saadulla puhdistetulla entsyymillä; AC₃ = sama -B-kasvista

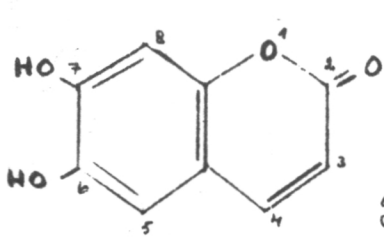
Oikealla: AB = lag²-vaihe; ABC = IAA:n hajoaminen -B-kasvista saadulla puhdistamattomalla entsyymillä; ABC₁ = sama +B-kasvista; AB₁C₂ = IAA:n hajoaminen -B-kasvista saadulla puhdistetulla entsyymillä; AB₁C₃ = sama +B-kasvista.

DMITRIJEVAN ja KRUPNIKOVAN (1965) mukaan julkaisussa SIKOLNIK (1974).

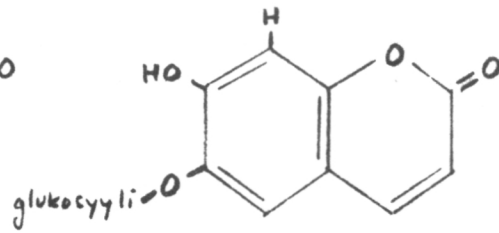


KUVA 20: Kaavakuva boorin puutteen vaikutuksista eräisiin aineenvaihduntateihin. + = edistävää so. positiivinen vaikutus; - = ehkäisevä so. negatiivinen vaikutus. AUGSTENin ja EICHHORNin (1976) mukaan.

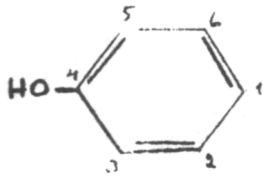
13. Liite: Yhdisteiden kemiallisia rakennekaavoja



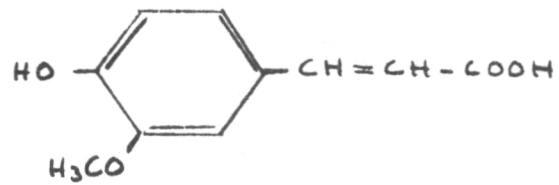
eskuletiini



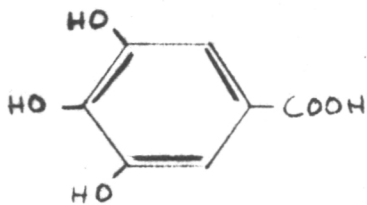
eskuliini



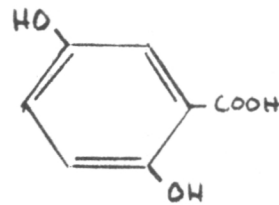
fenoli



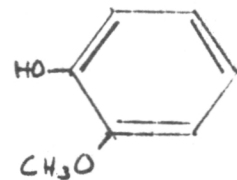
feruliinihappo



gallushappo



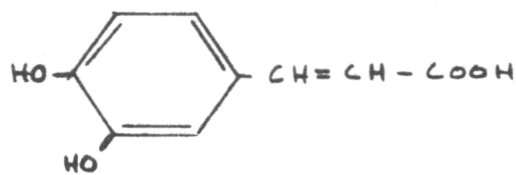
gentisiinihappo



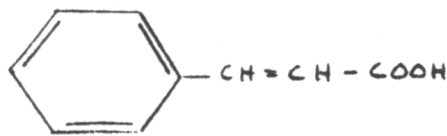
guaiakoli



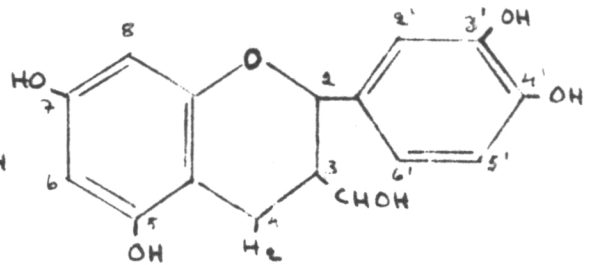
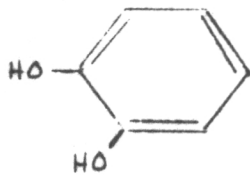
hydrokinoni



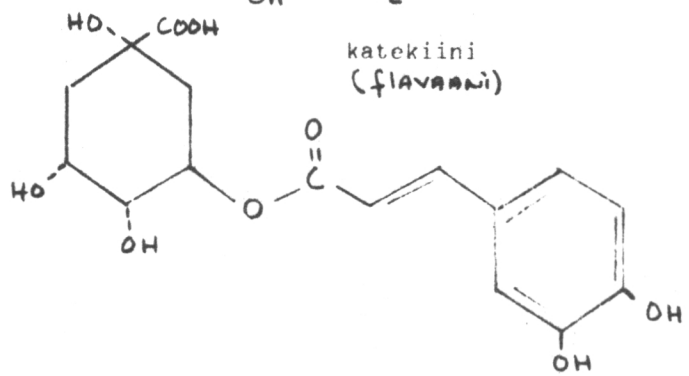
kaffeinihappo



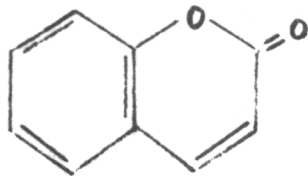
kanelihappo

katekiini
(flavaani)

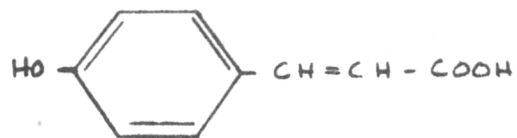
katekoli



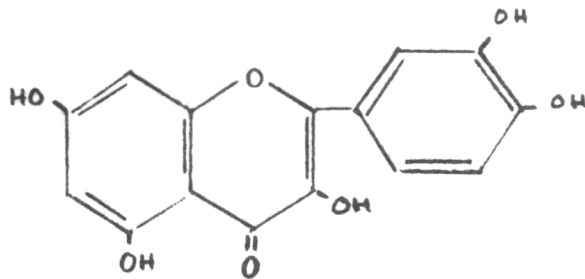
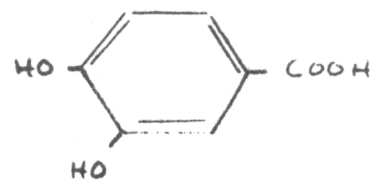
klorogeenihappo



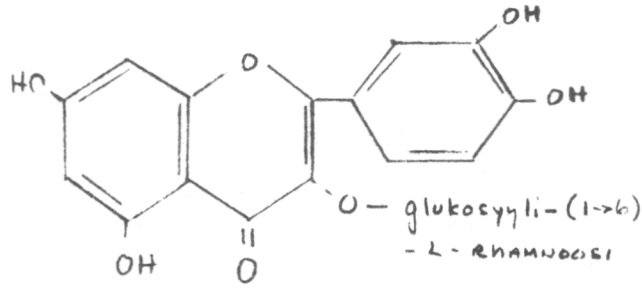
kumariini



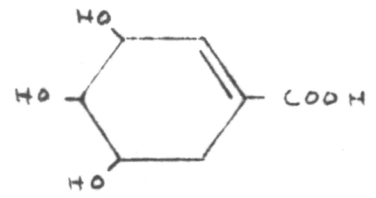
kumariinihappo

kversetiini
(flavoni)

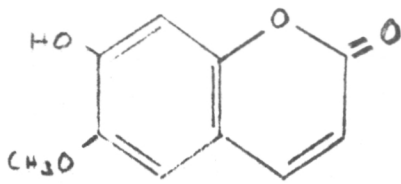
protokatekuhappo



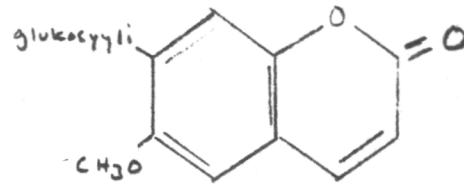
cutiini



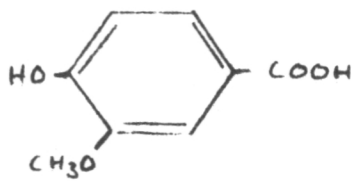
shikkimihappo



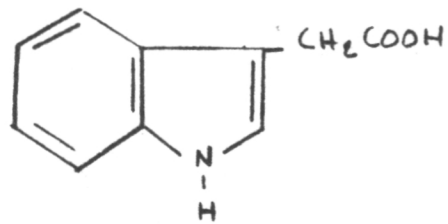
skopoletiini



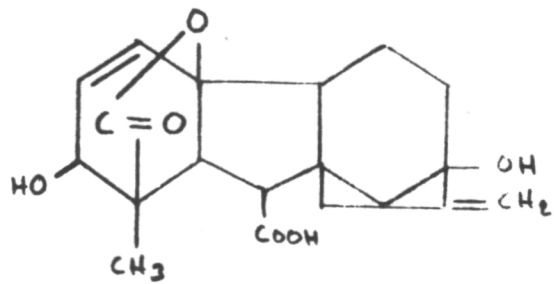
skopoliini



vanilliinihappo



indoli-3-etikkahappo



gibberelliinihappo (GA₁)

14. Kirjallisuus

- ABYSHEVA, L.M. 1973. [Kasvien flavonoidiyhdistepitoisuus boorimäärästä riippuen]. Kandidaattiväitöskirjan referointi. Botan.in-t im. V.L. Komarova, Leningrad. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- ANDREAE, W.A. 1952. Effect of scopoletin on indoleacetic acid metabolism. *Nature* 170:83-84.
- ALBERT, L.S. 1965. Ribonucleic acid content, boron deficiency symptoms, and elongation of tomato root tips. *Plant physiol.* 40:649-652.
- ALBERT, L.S. & WILSON, C.M. 1961. Effect of boron on elongation of tomato root tips. *Plant physiol.* 36:244-251.
- ALEKSEJEVA, H.A. 1971. [Boorin puutteen vaikutus solun fosfolipidipitoisuuteen ja hienorakenteeseen]. Kandidaattiväitöskirjan referointi. Botan.in-t im. V.L. Komarova, Leningrad. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- ALEKSEJEVA, H.A. & SHKOLNIK, M.J. 1970. V.sb. Fiziologitsheskaja rolj mikroelementov u rastenij. 81. Nauka. (Sit. SHKOLNIKin 1974 muk.)
- ALEXANDER, T.A. 1942. Anatomical and physiological responses of squash to various levels of boron supply. *Bot. Gaz.* 103:475-491.
- ASHWORTH, P.R. 1953. Effects of boron on pectins and other constituents in sunflower. Ph. D. thesis, Univ. of Washington. (sit. WILSONin 1961 mukaan).
- AUGSTEN, H. & EICHHORN, M. 1976. Biochemie und Physiologie der Borwirkung bei Pflanzen. *Biol. Rdsch.* 14: 268-285.
- & HUNDT, M. 1970. Untersuchungen zum Einfluss des Bors auf den Atmungsstoffwechsel von Helianthus annuus L. *Biol. Zbl.* 89: 497-505.
- BAKER, J.E., GAUCH, H.G. & DUGGER, W.M. 1956. Effect of boron on the water relations of higher plants. *Plant physiol.* 31:89-94.
- BARANOVA, L.S. 1969. [Dynamics of free amino acids in barley apical points in connection with boron nutrition]. 139:119. (Sit. Chemical abstracts (C.A.) 1971, 75(1): abstr. 4738 mukaan).
- BERGER, K.C. 1949. Boron in soils and crops. *Adv. Agron.* 1:321-351. (Sit. RAJARATNAMin ja LOWRYn 1974 mukaan).

- BIEBL, R. 1942. Borwirkungen auf Pisum sativum. Jb. wiss. Bot. 90:731-749. (Sit. BIEBLin 1957 mukaan).
- 1958. Der Einfluss der Mineralstoffe auf die Transpiration. Teoksessa: RUHLAND, W. (toim.) Handbuch der Pflanzenphysiologie IV. Springer Verlag. s.382-426.
- BLACHA, J. & SCHMIDT, J. 1939. Wirkung von Bor auf die Pollenkeimung von Obstbäumen. Sbornik Cesk. Akad. Zemědelske 14:186. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).
- BOHNSACK, Ch.W. & ALBERT, L.S. 1973. Amer. J. Bot. 60, Suppl. 23. (Sit. AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).
- BORSCHENKO, G.P. 1970. Fiziologitsheskaja rolj mikroelementov u rastenij 61. Nauka. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- BOWEN, J.E. & GAUCH, H.G. 1966. Non essentiality of boron in Fungi and the nature of its toxicity. Plant. physiol. 41:319-324.
- BOZENKO, V.P., BELJAJEVA, V.N., KOKURINA, N.A. & VANJUSHIN, B.F. 1972. [Effect of boron deficit and high temperatures on nucleotide composition of total DNA in the growing point and roots of sunflower]. Fiziol. Rast. 19:1235. (Sit. ROBERTSONin ja LOUGHMANin 1974 ja SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- , -- & SHKOLNIK, M.J. 1973. Fiziol. Biochim. Kult. Rast. 5:135. (Sit. SHKOLNIKin 1974 ja AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).
- BRIGGS, G.B. 1943. Effect of boron in the substrate on the rate of nitrate absorbtion and on nitrogen distribution in Nasturtium. Plant physiol. 18:415-432.
- BROWN, J.C. & JONES, W.E. 1972. Effect of germanium in utilization of boron in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.). Plant physiol. 49:651-653.
- BROWN, S.A., WRIGHT, D. & NEISH, A.C. 1959. Studies of lignin biosynthesis using isotopic carbon. VII. The role of p-hydroxyphenylpyruvic acid. Can. J. Biochem. and Physiol. 37: 25-34.
- BÖESEKEN, J. 1949. The use of boric acid for the determination of the configuration of carbohydrates. Adv. Carbohydrate Chemistry 4:189-210. Academic Press, New York.
- , VERMAAS, N. & KÜCHLIN, A.Th. 1930. La composition et l'acidité des acides boro-glycoliques. Rec. trav. chim. 49:711. (Sit. TORSSELLin 1956 mukaan).

- CHANDLER, F.B. 1941. Mineral nutrition of the genus Brassica with special reference to boron. Maine Agr. Expt. Sta. Bull. 404:307-400. (Sit. HEWITT in 1963 mukaan).
- CHAPMAN, K.S.R. & JACKSON, J.F. 1974. Increased RNA labelling in boron-deficient root tip segments. *Phytochem.* 13:1311-1318.
- COHEN, M.S. & ALBERT, L.S. 1974. Autoradiographic examination of meristems of intact boron-deficient Squash roots treated with tritiated thymidine. *Plant physiol.* 54:766-768.
- COKE, L. & WHITTINGTON, W.J. 1968. The role of boron in plant growth. IV. Interrelationships between boron and indo-3yl-acetic acid in the metabolism of bean radicles. *J.exp. Bot.* 19:295-308.
- COLWELL, W.E. 1943. A biological method for determining the relative boron contents of soils. *Soil Sci.* 56:71-94. (Sit. HEWITT in 1963 mukaan).
- COOK, R.L. & MILLER, C.E. 1940. The effect of boron on yield, appearance and mineral composition of spinach and sugar beet. *Proc. Soil Sci. Am.* 5:227. (Sit. ROBERTSON in ja LOUGHMAN in 1974 a mukaan).
- CORY, S. & FINCH, L.R. 1967. Further studies on the incorporation of [³²P] phosphate into nucleic acids of normal and boron-deficient tissue. *Phytochem.* 6:211-215.
- , -- & HINDE, R.W. 1966. The incorporation of [³²P] phosphate into nucleic acids of normal and boron-deficient bean roots. *Phytochem.* 5:625-634.
- CRESSWELL, C.F. & NELSON, H. 1972. The effect of boron on the breaking, and possible control of dormancy of seed of Themeda triandra (Forsk.) *Ann. Bot.* 36:771-780.
- & -- 1973. Influence of boron on the RNA level, α -amylase activity, and level of sugars in germinating Themeda triandra (Forsk.) seed. *Ann. Bot.* 37:427-438.
- DEAR, J. & ARONOFF, S. 1965. Relative kinetics of chlorogenic and caffeic acids during the onset of boron deficiency in sunflower. *Plant physiol.* 40: 458-459.
- & -- 1968. Non essentiality of boron for Scenedesmus. *Plant physiol.* 43:997-998.

- DERLINGASIS, PIPINYS, J. & SMALIUKAS, D. 1973. [Effect of boron, manganese, and calcium on the yield of roots and quality of the yield of the Polygonum coriarium variety vilniaus]. Polez. Rast. Priblat. Respub. Beloruss. Nauch. Konf., 2nd: 151-159. (Sit. Boron Agric. 1975, 109:abstr. 24 mukaan).
- DMITRIJEVA, N.N. & KRUPNIKOVA, T.A. 1965. Dokl. AN SSSR 164:205. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- DOLMATOVA, M.I. 1973. [Effect of trace elements on growth, some physiological indices and productivity of Haricot bean and lentil]. Tr. Vses. Sel'skokhoz. Inst. Zaobnogo Obrazovaniya 58:21-29. (Sit. Boron Agric. 1975, 108:abstr. 22 mukaan).
- DORFMÜLLER, W. 1941. Über den Einfluss des Bors auf den Wasserhaushalt der Leguminosen. Planta 32:51-65.
- DUGGER, M. 1971. Functional aspects of boron in plants. Amer. Chem. Soc., 162nd Nat. Meeting, Sept. 1971, Washington, D.C., Abstr. WATR 94. (Sit. FLAIGIN 1973 mukaan).
- DUGGER, W.M.Jr. & HUMPHREYS, T.E. 1960. Influence of boron on enzymatic reactions associated with biosynthesis of sucrose. Plant physiol. 35:523-530.
- , -- & CALHOUN, B. 1957. The influence of boron on starch phosphorylase and its significance in translocation of sugars in plants. Plant physiol. 32:364-370.
- DUTTA, T.R. & McILRATH, W.J. 1964. Effects of boron on growth and lignification in sunflower tissue and organ cultures. Bot. Gaz. 125:89-96.
- EATON, F.M. 1944. Deficiency, toxicity, and accumulation of boron in plants. J. Agric. Research 69:237-279. (Sit. HEWITTIN 1963 mukaan).
- EATON, S.V. 1940. Effects of boron deficiency and excess on plants. Plant. physiol. 15:95-107.
- EICHHORN, M. & AUGSTEN, H. 1974. Der Einfluss des Bors auf verschiedenaltrige Populationen von Wolffia arrhiza (L) Wimm. in Chemostaten-Kultur. Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP) 165: 371-385.
- EPSTEIN, E. 1972. Mineral nutrition of plants; Principles and perspectives. John Wiley & Sons. 412 s.

- FLAIG, W. 1973. Bedeutung von Mikroelementen bei der Bildung und Umwandlung aromatischer Verbindungen in der Pflanze. *Agrochimica* 17:11-43.
- FOWLER, M.W. 1971. Studies on the growth in culture of plant cells. XIV Carbohydrate oxydation during the growth of *Acer pseudoplatanus* L. cells in suspension culture. *J. exp. Bot.* 22:715-724.
- FURUYA, M., GALSTON, A.W. & STOWE, B.B. 1961. Isolation and partial characterization of the indoleacetic acid oxidase inhibitor of etiolated peas. V Int. Biochem. Congr. Moscow. (Sit. HAREn 1964 mukaan).
- , -- & -- 1962. Isolation from peas of cofactors and inhibitors of indole-3-acetic acid oxidase. *Nature* 193:456-457.
- GAUCH, H.G. & DUGGER, W.M.Jr. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant physiol.* 28:457-466.
- & -- 1954. The physiological role of boron in higher plants: A review and interpretation. *Univ. Maryland Agr. Expt. Sta. Tech. Bull. A 80.* (Sit. HEWITTin 1963 mukaan).
- GOLDACRE, P.L. 1951. Hydrogen peroxide in the enzymic oxidation of heteroauxin. *Austral. J. Sci. Res. B* 4:293-302. (Sit. RABINin ja KLEINin 1957 mukaan).
- GORTNER, W.A. & KENT, M.J. 1958. The coenzyme requirement and enzyme inhibitors of pineapple indoleacetic acid oxidase. *J. Biol. Chem.* 233:731-735.
- , -- & SUTHERLAND, G.K. 1958. Ferulic and p-coumaric acids in pineapple tissue as modifiers of pineapple indoleacetic acid oxidase. *Nature* 181:630-631.
- HARE, R.C. 1964. Indoleacetic acid oxidase. *Bot. Rev.* 30:129-165.
- HERZINGER, F. 1940. *Bodenkunde und Pflanzenernährung* 16:141. (Sit. WINFIELDin 1945 mukaan).
- HEWITT, E.J. 1963. Essential nutrient elements for plants. Teok-sessa: STEWARD, F.C. (toim). *Plant physiology III.* Academic Press. s. 137-360.
- HILLMAN, W.S. & GALSTON, A.W. 1957. Inductive control of indole-acetic acid oxidase activity by red and near infra-red light. *Plant physiol.* 32:129-135.

- HINTERSTOISSER, F. 1957. Einfluss der Spurenelemente Bor, Zink, Kupfer, Mangan auf die Chlorophyllbildung, Transpiration und den Habitus einiger Kulturpflanzen. Diss. Wien 1957. (Sit. BIEBLin 1957 mukaan).
- HOLLEY, K.T. & DULIN, T.O. 1939. Einfluss von Bor auf die Blütenknospenentwirkung. J. Agric. Res. 59:541. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).
- HUFFAKER, R.C. & WALLACE, A. 1959. Soil Sci. 88:317-321. (Sit. AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).
- HUMPHRIES, E.C. 1961. Effects of quality of light on development of roots of dwarf bean hypocotyls in presence and absence of boron. Nature 190:701-703.
- HUNDT, I., SCHILLING, G., FISCHER, F. & BERGMANN, W. 1970. [Investigations on the influence of the micronutrient boron on the nucleic acid metabolism and the tissue structure of Helianthus annuus L]. Albrecht - Thaer - Archiv 14:725-737.
- ISELL, H.S., BREWSTER, J.F., HOLT, N.B. & FRUSH, H.L. 1948. Behaviour of certain sugars and sugar alcohols in the presence of tetraborates. J. Research Natl. Bur. Standards Washington 40:129-149 (Sit. ZITTEEn 1951 mukaan).
- JACKSON, J.F. & CHAPMAN, K.S.R. 1975. The role of boron in plants. Teoksessa: NICHOLAS, D.J.D. & EGAN, A.R. (toim.). Trace elements in soil-plant-animal systems. Academic Press, s. 213-225.
- JAKOVLEVA, V.V. 1947. [The influence of boron on the biochemical changes in the roots and leaves of sugar beet]. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 58:625-627. (Sit. C.A:n -45(3):abstr. 8091 mukaan).
- JAMALAINEN, E.A. 1936. [The effect of boron on the occurrence of cork disease in apple]. Staatl. landw. Vers. Veröff. Nr. 89.
- 1968. Kasvien puutostaudit. Kirjayhtymä. Helsinki, 128s.
- JOHNSON, D.L. & ALBERT, L.S. 1967. Effect of selected nitrogen bases and boron on ribonucleic acid content, elongation and visible deficiency symptoms of tomato root tips. Plant physiol. 42:1307-1309.
- & -- 1972. Effect of boron deficiency on the mitotic cycle of Cucurbita pepo L. Amer. J. Bot. 59:652.

- JOHNSTON, E.S. 1928. Potato plants grown in mineral nutrient media. *Soil Sci.* 26:173-177.
- & DORE, W.H. 1929. The influence of boron on the chemical composition and growth of the tomato plant. *Plant physiol.* 4:31-62.
- KAILA, A. 1963. Hivenravinteet. Moniste. Helsingin yliopiston monistustoimisto, s. 1-30.
- KALITSHAVA, N.A. & SHERSTNEV, E.A. 1974. [Amino acid composition and N-terminal groups of proteins in ribosomes of boron-deficient peaplants]. *Fiziol. Biochim. Kult. Rast.* 6:601-604. (Sit. C.A:n 1975, 82:abstr. 135666 mukaan).
- KHODZHANAZAROV, Sh. M. & KAMALOVA, N.I. 1974. Fractional composition of histones of the choramatin of boron-deficient plants. *Uzb. Biol. Zh.* 18(3):32-33. (Sit. C.A:n 1974, 81:abstr. 103898 mukaan).
- KIBALENKO, A.P. 1966. Tr. Simpoz. po. stimul. rast. Sofia. (Sit. SHKOLNIKIn 1974 mukaan).
- 1974. [Boori kasvien elämässä ja tuottavuudessa]. *Fiziol. Biochim. Kult. Rast.* 6: 330-331. (Käännös).
- & DEMTSHENKO, T.I. 1969. [Change in composition of cell walls under the effect of boron]. *Mikroelem. Biosfere Primen. Ikh. Sel. Khoz. Med. Sib. Dal'nego Vostoka, Dokl. Sib. Konf.* 3rd 1969: 248-252. (Sit. C.A:n 1973, 79: abstr. 135904 mukaan).
- & -- 1970. Biologitsheskaja rolj mikroelementov i ih primenie v seljskom hozjajstve i meditsine 1: 316. *Nauka.* (Sit. SHKOLNIKIn 1974 mukaan).
- KLEIN, R.M. 1951. The relation of gas exchange and tyrosinase activity of tomato tissues to the level of boron nutrition of the plants. *Arch. Biochem.* 30: 207-214.
- KOUCHI, H. & KUMAZAVA, K. 1975. Anatomical responses of root tips to boron deficiency. II. Effect of boron deficiency on the cellular growth and development in root tips. *Soil Sci. Plant Nutr.* (Tokio) 21: 137-150. (Sit. Boron Agric. 1976, 113: abstr. 11 mukaan).
- KRUPNIKOVA, T.A. 1967. Mikroelementy v biosfere i ih primenie v selj'skom hozjajstve i meditsine Sibiri i Daljnego Vostoka 318. *Ulan-ude.* (Sit. SHKOLNIKIn 1974 mukaan).

- LEAF, G.L. 1953. Boron in relation to water balance in plants. Proc. Iowa Acad. Sci. 60: 176-191. (Sit. BAKERin ym. 1956 mukaan).
- LEBEDEVA, L.A. 1973. [Effect of trace elements on the state of water in cucumber leaves in relation to their resistance to low positive temperatures]. Uch. Zap. Kazan Gos. Pedagog. Inst. 119: 24-31. (Sit. C.A:n 1975, 83: abstr. 5346 mukaan).
- LEE, K.W., WHITTLE, C.M. & DYER, H.J. 1966. Boron deficiency and translocation profiles in sunflower. *Physiol. Plant.* 19: 919-924.
- LEE, S.G. & ARONOFF, S. 1966. Investigations on the role of boron in plants. III. Anatomical observations. *Plant physiol.* 41: 1570-1577.
- & -- 1967. Boron in plants: A biochemical role. *Science* 158: 798-799.
- LORENZ, O.A. 1942. Internal breakdown of table beets. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem. 246. (Sit. HEWITTin 1963 mukaan).
- LOUGHMAN, B.C. & ROBERTSON, G.A. 1973. Boron and phosphate utilization in higher plants. *Agrochimica* 17: 490. (Sit. ROBERTSONin ja LOUGHMANin 1974a mukaan).
- LÖHNIS, M.P. 1937. [Plant development in the absence of boron]. Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen 41(3). (Sit. HEWITTin 1963 mukaan).
- 1940. Histology of symptoms of boron deficiency in plants. *Ibid.* 44: 3-36. (Sit. HEWITTin 1963 mukaan).
- MacVICAR, R. & BURRIS, R.H. 1948. Relation of boron to certain plant oxydases. *Arch. Biochem.* 17: 31-39.
- & STRUCKMEYER, B. E. 1946. The relation of photoperiod to the boron requirements of plants. *Bot. Gaz.* 107: 454-461.
- MAJEVSKAJA, A.N. & ANDREEVA, E.N. 1975. *Fiziol. Rast.* 22: 571-575. (Sit. AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).
- , TROITSKAJA, E.A. & TEMP, G.A. 1974. [Effect of a boron deficiency on the activity of β -glucosidase in sunflowers]. *Fiziol. Rast.* 21: 619-622. (Sit. C.A:n 1974, 81: abstr. 90468 mukaan).
- MARINCHIK, A.F. & KURINNYI, F.J. 1971. [Mechanism of action of boron and the interaction of boron and manganese in sugar beet plants]. *Sb. Nauch. Tr. Fiziol. Anat. Biokhim. Technol. Sakh. Svekly:* 304-318. (Sit. C.A:n 1973, 79: abstr. 135799 mukaan).

- MARSH, R.P. & SHIVE, J.W. 1941. Boron as a factor in the calcium metabolism of the corn plant. *Soil. Sci.* 51: 141-151.
- McILRATH, W.J. & deBRUYN, J.A. 1956. Calcium-boron relationships in Siberian millet. *Soil Sci.* 81: 301-310.
- & PALSER, B.F. 1956. Responses of tomato, turnip, and cotton to variations in boron nutrition. I. Physiological responses. *Bot. Gaz.* 118: 43- .
- & SKOK, J. 1958. Boron requirement of Chlorella vulgaris . *Bot. Gaz.* 119: 231- .
- McLEOD, N.J. & PRIDHAM, J.B. 1963. Deamination of β -(3,4-dihydroxyphenyl) - L- alanine by plants. *Biochem. J.* 88: 45P.
- MERKEL, D. 1975. [The effect of boron on the cation-anion equilibrium in tomato plants]. *Z. PflErnähr. Bodenk.* 4/5: 417- 425. (Sit. *Soils and Fert.* 1976, 39: abstr. 3170 mukaan).
- MILBORROW, B.V. 1964. 2,6 -dichlorobenzonitrile and boron deficiency. *J. exp. Bot.* 15: 515-524.
- MINARIK, K.J. & SHIVE, J.W. 1939. The effect of boron in the substrate on calcium accumulation by soybean plants. *Amer. J. Bot.* 26: 827-831.
- MITCHELL, J.W., DUGGER, W.M.Jr. & GAUCH, H.G. 1953. Increased translocation of plant growth-modifying substances due to application of boron. *Science* 118: 354-355.
- MONTGOMERY, F.H. 1951. The effect of boron on the growth and seed production of alsike clover, Trifolium hybridum L.. *Canad. J. Bot.* 29: 597-606.
- MUHR, G.R. 1942. Plant symptoms of boron deficiency and the effects of borax on the yield and chemical composition of several crops. *Soil Sci.* 54: 55-65.
- NASON, A. & McELROY, N.D. 1963. Modes of action of the essential mineral elements. Teoksessa: STEWARD, F.C. (toim). *Plant Physiology* III. Academic Press, s. 451-536.
- , OLDEWURTEL, H.A. & PROPST, L.M. 1952. Role of micronutrient elements in the metabolism of higher plants. I. Change in oxidative enzyme constitution of tomato leaves deficient in micronutrient elements. *Arch. Biochem. Biophys.* 38: 1-13.
- NEALES, T.F. 1959a. Effect of boron supply on the sugars, soluble in 80 per cent ethanol in flax seedlings. *Nature* 183: 483.

- NEALES, T.F. 1959b. The boron requirement of flax roots grown in sterile culture. *J. exp. Bot.* 10: 426-436.
- 1960. Some effects of boron on root growth. *Australian J. Biol. Sci.* 13: 232-248.
- NEISH, A.C. 1957. Coumarins, phenylpropanes, and lignin. Teoksessa: BONNER, J. & VARNER, J.E. (toim). *Plant Biochemistry*, Academic Press, s. 581-617.
- NOVIKOV, V.A. & BARANOVA, L.S. 1972. [Physiological role of boron]. *Zap. Leningrad Sel'skokhoz Inst.* 194: 28-38. (Sit. C.A:n 1974, 80: abstr. 119546 mukaan).
- ODHNOFF, C. 1957. Boron deficiency and growth. *Physiol. Plant.* 10: 984-1000.
- 1961. The influence of boric acid and phenylboric acid on the root growth of bean (*Phaseolus vulgaris*). *Physiol. Plant.* 14: 187-220.
- O'KELLEY, J.C. 1957. Boron effects on growth, oxygen uptake and sugar absorption by germinating pollen. *Amer. J. Bot.* 44: 239-245.
- OTTING, W. 1951. Borgehalt und Verteilung des Bors in verschiedenen Pflanzen. *Z. PflErnähr. Düng. u. Bodenk.* 55: 235-247. (Sit. SKOKin ja McILRATHin 1958 mukaan).
- PARMAR, A.S. & HAMMOND, H.D. 1971. The effect of boron and gibberellic acid on the senescence of leaf discs from *Lycopersicon esculentum* var. Rutgers. *Physiol. Plant.* 25: 169-177.
- PARSHIKOV, V.M. 1957. [Effect of boron on the development and productivity of hops]. *Dopvidi Akad. Nauk. Ukrainskol RSR* 6: 602. (Sit. ODHNOFFin 1961 mukaan).
- PATTANAIK, S. 1950. The effect of boron on katalase activity of rice plant. *Curr. Sci.* 19: 153-154. (Sit. DUTTAN ja McILRATHin 1964 mukaan).
- PERKINS, H.J. 1957. Chemistry of boron in plants. Thesis. Iowa State College. (Sit. RAJARATNAMin ja LOWRYn 1974 mukaan).
- & ARONOFF, S. 1956. Identification of the blue-fluorescent compounds in boron deficient plants. *Arch. Biochem. Biophys.* 64: 506-507.
- PILET, E. & BRAUN, A. 1970. *Physiol. Veget.* 8: 277. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

- PUDOVA, R.A. 1970. [Effect of trace elements on the transpiration of Fraxinus pennsylvanica seedlings]. Fiziol. Rast. 17(5): 1086-1088. (Sit. For.Abstr. 32: abstr. 2423 mukaan).
- RABIN, R.S. & KLEIN, R.M. 1957. Chlorogenic acid as a competitive inhibitor of indoleacetic acid oxydase. Arch. Biochem. Biophys. 70: 11-15.
- RAJARATNAM, J.A. & LOWRY, J.B. 1974. The role of boron in the oil-palm (Elaeis guineensis). Ann. Bot. 38: 193-200.
- , -- , AVADHANI, P.N. & CORLEY, R.H.V. 1971. Boron: Possible role in plant metabolism. Science 172: 1142.
- RAPOTA, V.V. 1970. Fiziol. Biochim. Kul't Rast. 2: 210. (Sit. JACKSONin ja CHAPMANin 1975 mukaan).
- REED, H.S. 1947. A physiological study of boron deficiency in plants. Hilgardia 17: 377-411.
- REEVE, E. & SHIVE, J.W. 1944. Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition. Soil Sci. 57: 1-15.
- REHM, S. 1937. Der Einfluss der Borsäure auf Wachstum und Salzaufnahme von Impatiens balsamina. Jb. wiss. Bot. 85: 788-814. (Sit. SCHARRERin 1955 ja STILESin 1961 mukaan).
- RICHTER, G. 1971. Stoffwechselfysiologie der Pflanzen. 2. painos. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 439 s.
- ROBERTSON, G.A. & LOUGHMAN, B.C. 1974a. Reversible effects of boron on the absorption and incorporation of phosphate in Vicia faba L. New Phytol. 73: 291-298.
- & -- 1974b. Response to boron deficiency: A comparison with responses produced by chemical methods of retarding root elongation. New Phytol. 73: 821-832.
- ROMENSKAJA, E.I. 1973. [The effect of growth stimulators on fruit formation in tomatoes]. Tr. Kishinevskii Sel'skokhoz. Inst. 104: 36-40. (Sit. Boron Agric. 1975, 108: abstr. 31 mukaan).
- SAGI, S. & GARAY, A. 1961. Effect of gibberellic acid on growth and indoleacetic acid oxidase of Lupinus albus L. exposed to different photoperiods. Nature 191: 824- 825.
- SAINI, H.S., DANI, H.M., ALLAG, J.S. & SAREEN, K. 1969. Curr.Sci. (India) 38: 356. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

- SANKARAN, N., MORACHAN, Y.B. & SENNAIAN, P. 1973. Effect of calcium and boron on the chlorophyll components of groundnuts (Arachis hypogaea var. TMV-7). Madras Agr. J. 60(8): 1022-1023. (Sit. C.A:n 1974, 81: abstr. 103817 mukaan).
- SCHARRER, K. 1955. Biochemie der Spurenelemente. Paul Parey, Berlin. 404 s.
- SCHMIED, E. 1953. Spurenelementdüngung und Wasserhaushalt einiger Kulturpflanzen. Österr. bot. Z. 100: 552-578. (Sit. BIEBLin 1957 mukaan).
- SCHMUCKER, T. 1932. Bor als physiologisch entscheidendes Element. Naturwissenschaften 20: 839-
- 1933. Über den Einfluss von Borsäure auf Pflanzen ins besondere keimende Pollenkörner. Planta 18: 641-650.
- 1934. Über den Einfluss von Borsäure auf Pflanzen ins besondere keimende Pollenkörner. Planta 23: 264-283.
- SCHOLZ, G. 1959. Über die physiologische Wirkung des Bors auf Keimwurzeln von Vicia faba. Flora (Jena) 148: 295-305.
- SCHROPP, W. & ARENZ, B. 1938. Über die Wirkung von Bor und Mangan auf das Wachstum der Maispflanzen. Phytopath. Z. 11: 588-606. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).
- & -- 1940. Versuche mit Bor zu einigen Gramineen. Bodenk. u. Pflernähr. 16: 169. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).
- SCOTT, L.E. 1941. [Ein Beispiel von Bormangel unter Feldbedingungen]. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 38: 375. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).
- SCOTT, E.G. 1960. Effect of supra-optimal boron levels on respiration and carbohydrate metabolism of Helianthus annuus. Plant physiol. 35: 653-661.
- SCRIPTURE, P.N. & McHARGUE, J.S. 1943. Effect of boron on the soluble nitrogen and carbohydrate content of alfalfa. J. Am. Soc. Agron. 35: 988-992. (Sit. HEWITTin 1963 mukaan).
- SHERSTNEV, E.A. 1967. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 175: 1190-1192. (Sit. SHKOLNIKin 1974, JACKSONin ja CHAPMANin 1975ja AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).

- SHERSTNEV, E.A. 1974. [Protein and nucleic acid metabolism in plants during a boron deficiency]. Biol. Rol. Mikroelem. Ikh. Primen. Sel'sk Khoz. Med.: 263-272. (Sit. C.A:n 1975, 82: abstr. 97016 mukaan).
- & KURILENOK, G.V. 1962. [The influence of boron on the incorporation of adenine-¹⁴C into RNA of leaves and roots of sunflower]. DAN SSSR 142(5). (Sit. SHERSTNEVIN ja RAZUMOVAN 1965 ja JACKSONIN ja CHAPMANIN 1975 mukaan).
- & RAZUMOVA, M.V. 1965. The effect of boron deficiency on the ribonuclease activity in young leaves of sunflower plants. Agrochimica 9: 348-350.
- & SCHNEER, V.S. 1970. Fiziol. rolj mikroelem. u. rast. 72: Nauka. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- SHESTAKOV, A.G., NELJUBOVA, G.I. & PRJANISHNIKOVA, Z.D. 1956. Mikroelementyij v selj'skom hozjajstve i meditsine 553, Riika. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- SHIVE, J.W. 1941. Significant roles of trace elements in the nutrition of plants. Plant physiol. 16: 435-445.
- SHKOLNIK, M.J. 1934. [Über die physiologische Rolle des Bors]. C.r. Acad. Sci. USSR 1: 143-146. (Sit. SCHARRERIN 1955 mukaan).
- 1939. Rolj i znatshenie boŗa i drugih mikroelementov v zhiznii rastenij. Izd-vo AN SSSR. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- 1965. [The physiological role of boron in plants]. Proc. Inter. Symp. on mineral nutrition of plants and animals held at Jena.
- 1967. Botan. zh. 52: 259. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- 1974. [Boorin fysiologinen merkitys kasveille ; Yleinen luonnehdinta]. Fiziol. Rast. 21(1): 174-186.
- & ABYSHEVA, L.N. 1971. [Effect of boron deficiency on the levels of catechins, leucoantosyanins, and flavonols in Fagopyrum esculentum (Buckwheat)]. Bot. zh. 56: 543-548. (Sit. C.A:n 1971, 75(11): abstr. 75437 mukaan).

SHKOLNIK, M.J. & BOZHENKO, V.P. 1960. Tr. BIN, ser. IV. Eksperim. bot. 14; 284, (Sit. SHKOLNIKin 1974-mukaan).

-- & ILINSKAJA, N.L. 1975. [Effect of boron deficiency on the activity of glucose-6-phosphate dehydrogenase in plants with different boron requirements]. Fiziol. Rast. 22(4): 801-805. (Sit. C.A:n 1975, 83: abstr. 177373 mukaan).

-- & KOPMANE, I.V. 1970. Tr. BIN, ser. IV. Eksperim. bot. 20: 108. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

-- & KOSIZIN, A.V. 1962. [Effect of boron on rate of incorporation of ^{32}P into nucleic acids of sunflower]. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 144(5): 622-624. (Sit. SHERSTNEVIN ja RAZUMOVAN 1965, ALBERTIN 1965, ROBERTSONIN ja LOUGHMANIN 1974a ja JACKSONIN ja CHAPMANIN 1975 mukaan).

-- , KRUPNIKOVA, T.A. & DAVYDOVA, V.N. 1972a. [Effect of boron deficiency on content of hydroxycinnamic acids in maize leaves]. Fiziol. Rast. 19: 1240. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

-- , -- & DMITRIJEVA, N.N. 1964. Fiziol. Rast. 11: 188. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

-- & MAJEVSKAJA, A.N. 1960. Botan. zh. 45: 805. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

-- & -- 1962. Fiziol. Rast. 9: 270. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

-- , -- & SOLOVJOVA, E.A. 1961. [The significance of boron in the nucleate metabolism]. Ref. V. Intern. biochem. Congr. 2: 468. (Sit. SHERSTNEVIN ja RAZUMOVAN 1965 mukaan).

-- , -- , TROITSKAJA, E.A., KRUPNIKOVA, T.A., ILINSKAJA, N.L., BOZHENKO, V.P., SMIRNOV, J.S. & TEMP, G.A. 1975. XII. Internat. Bot. Congr., Leningrad 1975, Abstracts II: 455.

-- & MAKAROVA, M.A. 1957. Mikroelem. v sel'sk hoz. Akad. Nauk., nauksno-popul. ser., Moskova-Leningrad, 290 s. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

-- , -- , STEKLOVA, M.M. & JESSEJEVA, L.N. 1956. Fiziol. Rast. 3: 191. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).

- SHKOLNIK, M.J. & PTAKAROVA, N.A. 1950. Über die möglichen Ursachen des verschiedenen Borbedarfs der Mono- und Dikotyledonen. Ref. Ber. Phys. 69: 289. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).
- , SMIRNOV, J.S. & AHMETOV, R.R. 1972b. Fiziol. i biochim. kuljt. rast. 4: 10. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- & SOLOVJOVA, E.A. 1961. [On the physiological role of boron]. Botan. zh. 46(2): 161. (Sit. SHERSTNEVIN ja RAZUMOVAN 1965 mukaan).
- & STEKLOVA, M.M. 1951. [Physiological role of boron in plants]. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 77:137-140. (Sit. C.A:n 1951, 45: abstr. 8089 mukaan).
- , STEKLOVA, M.M., MAKAROVA, N.A., KOVALJEVA, N.V. & GRETSHISTSHEVA, V.V. 1957. Role physiologique du bore chez les plantes. Analyse des plantes et problèmes des fumures minerales. I.R.H.O., Paris, 69 s. (Sit. ODHNOFFin 1961 mukaan).
- SISLER, E.C., DUGGER, W.M.Jr. & GAUCH, H.G. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. Plant physiol. 31: 11-17.
- SKOK, J. 1941. Effect of boron on the growth and development of the radish. Bot. Gaz. 103: 280-294.
- 1957. The substitution of complexing substances for boron in plant growth. Plant physiol. 32: 308-312.
- & McILRATH, W.J. 1958. Distribution of boron in cells of dicotyledonous plants in relation to growth. Plant physiol. 33: 428-431.
- SLACK, C.R. & WHITTINGTON, W.J. 1964. The role of boron in plant growth. III. The effects of differentiation and deficiency on radicle metabolism. J. exp. Bot. 15: 495-514.
- SLUSACZYK, M. 1975. [The effect of boron on the composition of spring wheat culms]. Pamietnik Putawski 62: 197-205. Pracownia Biochemii Zwiasków Makromolekularnych, IUNG, Putawy, Poland. (Sit. Soils and Fert. 1976, 39: abstr. 2966 mukaan).
- SMIRNOV, A.J. 1932. Der Einfluss des Bors auf das Wachstum des Tabaks unter Berücksichtigung des Reaktionszustandes der Nährlösung und der Stickstoff-form. Staatl. Inst. für Tabakkunde, Augsburg, 70, Krasnodar 1930. Biedermanns Zentralblatt 61: 512. (Sit. SCHARRERin 1955 mukaan).

- SMITH, M.E. 1944. The role of boron in plant metabolism. I. Boron in relation to the absorption and solubility of calcium. Austral. J. Expt. Biol. Med. Sci. 22: 257-263. (Sit. SKOKIN ja McILRATHIN 1958 mukaan).
- SMITH, P.F. & REUTHER, W. 1951. The response of young orange trees to differential boron supply in sand culture. Plant physiol. 26: 110-114.
- SOMMER, A.L. & LIPMAN, C.B. 1926. Evidence on the indispensable nature of zinc and boron for higher green plants. Plant physiol. 1: 231-249.
- & SOROKIN, H. 1928. Effects of the absence of boron and some other essential elements on the cell and tissue structure of the root tips of Pisum sativum. Plant physiol. 3: 237-254.
- SPURR, A.R. 1952. Fluorescence in ultraviolet light, in the study of boron deficiency in celery. Science 116: 421-423.
- 1957. The effect of boron on cell wall structure in celery. Amer. J. Bot. 44: 637-650.
- STANLEY, R.G. & LICHTENBERG, E.A. 1963. The effect of various boron compounds on (in vitro) germination of pollen. Physiol. Plant. 16: 337-346.
- STEINBECK, O. 1951. Untersuchungen über Bormangelercheinungen bei Kartoffeln. Bodenkultur. 5: 57. (Sit. SLACKIN ja WHITTINGTONIN 1964 ja STILESIN 1961 mukaan).
- STEINBERG, R.A. 1949. A possible explanation of symptom formation in tobacco with frencing and mineral deficiencies. Science 110: 714-715.
- , BOWLING, J.D. & McMURTREY, J.E.Jr. 1950. Accumulation of amino acids as a chemical basis for physiological symptoms in tobacco manifesting frencing and mineral deficiency symptoms. Plant physiol. 25: 279-288.
- STENLID, G. 1963. The effects of flavonoid compounds on oxydative phosphorylation and on the enzymatic destruction of indoleacetic acid. Physiol. Plant. 16: 110-120.

STEWART, F.C., CRANE, F., MILLAR, K., ZACHARIAS, R.M., RABSON, R. & MARGOLIS, F. 1959. Nutritional and environmental effects on the nitrogen metabolism of plants. Teoksessa: Utilisation of nitrogen and its compounds by plants. Symposia Soc. Exptl. Biol. 13: 148-175. (Sit. HEWITTin 1963 mukaan).

STILES, W. 1961. Trace elements in plants. 3. painos. Univ. Press, Cambridge. 249 s.

STONE, E.L. & WILL, G.M. 1965. Boron deficiency in Pinus radiata and P. pinaster. For. Sci. 11: 425-433.

STREET, H.E. & COCKBURN, W. 1972. Plant metabolism. 2. painos. Pergamon Press. 321 s.

STRUCKMEYER, B.E. & MacVICAR, R. 1948. Further investigations on the relation of photoperiod to the boron requirements of plants. Bot. Gaz. 109: 237-249

STUTZ, R.E. 1957. The indole-3-acetic acid oxidase of Lupinus albus L. Plant physiol. 32: 31-39.

SWANBACK, T.R. 1939. Studies on antagonistic phenomena and cation absorption in tobacco in the presence and absence of manganese and boron. Plant physiol. 14: 423-446.

TALIBLI, G.A. 1935. Bedeutung von Mikroelementen und des Verhältnisses von Ca/Mg für das Pflanzenwachstum bei Kalkungen **säurer** Boden. Z. Pfl. Ernähr. Düng. u. Bodenk. A 39: 257-264 (Sit. STILESin 1961 mukaan).

TANADA, T. 1974. Boron-induced bioelectric field change in mung bean hypocotyl. Plant physiol. 53: 775-776.

TEARE, I. D. 1974. Boron nutrition and acid-soluble phosphorus compounds in bean roots. Hort. Science. 9 (3): 236-238. (Sit. C.A:n 1974, 81:abstr. 103861 mukaan).

TIMASHOV, N.D. 1963 Mikroelem. v selj'sk hoz. i med. 72. Kiev. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).

- TIMASHOV, N.D. 1966a. Tez. dokl. 3 nautshn. kong. po nukleinovym kislutam u rastenij. Ufa. (Sit. SHOKOLIKin 1974 mukaan).
- 1966b. Dokl. Acad. Nauk. SSSR 169: 1459. (sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- 1967. Dokl. Acad. Nauk. SSSR 175: 240-242 (sit. JACKSONin JA CHAPMANin 1975 ja AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).
- 1968. Effect on boron on oxydative phosphorylation and some other biochemical properties of sunflower and barley mitochondria. Fiziol. Rast. 15: 597-604. (Sit. SHOKOLNIKin 1974 ja AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan.)
- 1970. Effect of boron deficiency on respiration and esterification of ^{32}P in the intact sunflower plants. Fiziol. Rast. 17: 1004-1011. (Sit. AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan.)
- TORSSELL, K. 1956. Chemistry of arylboric acids. VI. Effects of arylboric acids on wheat roots and the role on boron in plants. Physiol. Plant. 9: 652-664.
- TRIFU, M. 1971. Dynamics of phosphorus nutrition as influenced by some microelements. Boron Agric. 1972. 98: abstr. 4. (sit. ROBERTSONin ja LOUGHMANin 1974a mukaan).
- TROITSKAJA, E. A. & BATYGINA, T.B. 1970. Fiziologitsheskaja rolj mikroelementov u rastenij 22. Nauka. (Sit. SHOKOLNIKin 1974 mukaan).
- , DRANIK, L.I., & SHKOLNIK, M.J. 1971. [Phenol composition of sunflower leaves during boron deficiency]. Fiziol. Rast. 18: 393-396. (Sit. C.A:n 1971, 75: abstr. 4734 mukaan).
- , MAJEVSKAJA, A.N. & TEMP, G. 1975. [Hydroxyproline content in cell walls of plants with different boron requirements]. Fiziol. Rast. 22: 976-980. (Sit. C.A:n 1976, 84: abstr. 14689 mukaan).
- TSHAJLAHJAN, M.H. 1951. Dokl. Acad. Nauk. 77:1115. (Sit. SHKOLNIKin 1974 mukaan).
- TURNOVSKA-STARCK, Z. 1959. [Absorbtion of sucrose by the epidermis of Allium cepa] Acta Soc. Bot. Polon. 28: 409. (Sit. ODHNOFFin 1961 mukaan).

- UZIAK, Z. & BOROVSKI, E. 1972. [Effect of boron applied to the roots or leaves on the pectin content in tomatoes]. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sect. E 27: 181-196. (Sit. C.A:n 1974, 80: abstr. 132085 mukaan).
- VARGA, M., KOVES, E. & SIKORMAN, F. 1967. Z. Pflanzenphysiol. 60: 1. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- VIKTOROV, D.P. & POPOVA, V.T. 1972. [Effect of boron and auxin-group growth regulators on metabolism of apple trees]. Fiziol. Fiz.-Khim. Mekh. Regul. Obmennykh Protsessov Organizma 1: 11-13. (Sit. C.A:n 1974 81: abstr. 164609 mukaan).
- VOJNAR, A.I. 1960. Biologitsheskaja rolj mikroelementov v organizme zhivotnyh i tsheloveka. Vysshaja shkola. (Sit. SHKOLNIKIN 1974 mukaan).
- VOROBEV, I.N. & PELKHANOV, S.E. 1973. [Possible effect of boron on the potassium-sodium permeability of membranes of the plant cells Mitella syncarpa]. Kharov Vodorosli Ikh Ispol'z Issled. Biol. Protsessov Kletski, Mater, Vses. Symp.: 394-403. (Sit. C.A:n 1975, 83: abstr. 53914 mukaan).
- WADLEIGH, C.H. & SHIVE, J.W. 1939. A microchemical study of the effects of boron deficiency in cotton seedlings. Soil Sci. 47: 33-36.
- WAGNER, H. & MICHAEL, G. 1971. Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP) 162: 147-158. (Sit. AUGSTENIN ja EICHHORNIN 1976 mukaan).
- WALKER, J.C. 1944. Histologic-patologic effects of boron deficiency. Soil Sci. 57: 51-54.
- WALKER, J.R.L. 1973. Mauri Ora 1: 137-140. (Sit. AUGSTENIN ja EICHHORNIN 1976 mukaan).
- WARINGTON, K. 1923. The effect of boric acid and borax on the broad bean leaf and certain other plants. Ann. Bot. 37: 629-672.
- 1926. The changes induced in the anatomical structure of Vicia faba by the absence of boron from nutrient solution. Ann. Bot. 40: 27-42.
- 1933. The influence of length of day on the response of plants to boron. Ann. Bot. 47: 429-457.
- 1934. Studies in the absorption of calcium from nutrient solutions with special reference to the presence or absence of boron. Ann. Bot. 48: 743-776.

- WATANABE, R., CHORNEY, W., SKOK, J. & WENDER, S.H. 1964. Effect of boron deficiency on polyphenol production in the sunflower. *Phytochem.* 3: 391-393.
- WAYGOOD, E.R., OAKS, A. & MacLACHLAN, J.A. 1956. Enzymatically catalyzed oxidation of indoleacetic acid. *Canad. J. Bot.* 34: 905-926.
- WEISER, C.J., BLANEY, L. & LI, P. 1964. The question of boron and sugar translocation in plants. *Physiol. Plant.* 17: 589-599.
- WESER, U. 1967. Structure and Bonding 2: 160-180. (Sit. AUGSTENin ja EICHHORNin 1976 mukaan).
- WHITTINGTON, W.J. 1957. The role of boron in plant growth. I. The effect on general growth, seed production and cytological behaviour. *J. exp. Bot.* 8: 353-367.
- 1959. The role of boron in plant growth. II. The effect on growth of the radicle. *J. exp. Bot.* 10: 93-103.
- WIENKE, L. 1940. Untersuchungen über den Einfluss des Elektrolytgehaltes des Bodenwassers auf die Transpirationsgeschwindigkeit von Reben. *Planta* 31: 22-31.
- WILSON, C.M. 1961. Cell wall carbohydrates in tobacco pith parenchyma as affected by boron deficiency and by growth in tissue culture. *Plant physiol.* 36: 336-340.
- WINFIELD, M.E. 1945. The role of boron in plant metabolism. 3. The influence of boron on certain enzyme systems. *Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci.* 23: 267-272.
- ZITTLE, C.A. 1951. Reaction of borate with substances of biological interest. Teoksessa: NORD, F.F. (toim). *Advances in enzymology (and related subjects of biochemistry)* 12. Interscience Publishers Inc., s. 493-527.
- ZIEGLER, H. 1956. Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. *Planta* 47: 447-500.
- YAMANOUCI, M. 1973. The role of boron in higher plants. 2. The influence of boron on the formation of pectic substances. *Bull. Fac. Agric. Tottori Univ.* 25: 21-27. (Sit. Boron Agric. 1975, 108: abstr. 42 mukaan).
- YIH, R.Y. & CLARK, H.E. 1965. Carbohydrate and protein content of boron-deficient tomato root tips in relation to anatomy and growth. *Plant physiol.* 40: 312-315.

