

problemy agrofizyki

POLSKA AKADEMIA NAUK • ZAKŁAD AGROFIZYKI



ssolineum

zeszyt 39

rok 1983

P O L S K A A K A D E M I A N A U K
ZAKŁAD AGROFIZYKI W LUBLINIE

PROBLEMY AGROFIZYKI 39

**JAN GLIŃSKI, WITOLD STĘPNIEWSKI,
STANISŁAW ŁABUDA**

POBIERANIE TLENU I WYDZIELANIE DWUTLENKU WĘGLA W ŚRODOWISKU GLEBOWYM

WROCŁAW · WARSZAWA · KRAKÓW · GDAŃSK · ŁÓDŹ
ZAKŁAD NARODOWY IMIENIA OSSOLIŃSKICH
WYDAWNICTWO POLSKIEJ AKADEMII NAUK

1983

Komitety redakcyjne
prof. dr JAN GLIŃSKI (redaktor naczelny)
prof. dr IGNACY DECHNIK, doc. dr BOGUSŁAW SZOT

Okladkę projektował Zygmunt Ziemka

Redaktor Wydawnictwa Hanna Jurek
Redaktor techniczny Elżbieta Garnarczyk

© Copyright by Zakład Narodowy im. Ossolińskich — Wydawnictwo Wrocław 1983
Printed in Poland

PL ISSN 0137-6586

ISBN 83-04-01539-0

Zakład Narodowy im. Ossolińskich — Wydawnictwo. Wrocław 1983.
Nakład: 380 egz. Objętość: ark. wyd. 4,00, ark. druk. 4,75. Papier
offsetowy kl. V, 70 g, 61 x 86. Oddano do drukarni 31 I 1983. Druk
ukończono w marcu 1983. Wrocławska Drukarnia Naukowa.
Zam. 28/83 — H-13. Cena zł 30.—

WSTĘP

Jednym z ważnych glebowych czynników wzrostu i rozwoju roślin jest, oprócz wody i składników pokarmowych, powietrze glebowe. Według Clementsa /27/ pierwsze wzmianki na ten temat można znaleźć w pracach Mayowa w 1668 r. oraz Huygensa i Papina w 1674 r. Ale dopiero około 100 lat później Scheele i Priestley odkryli tlen i wkrótce potem została wyjaśniona jego rola w procesach respiracji organizmów żywych. W tym też czasie pracował inny pionier aeracji gleby - Ingen-Housz (cyt. za Grable, 62). Pierwsza praca na temat aeracji gleby została opublikowana we Francji w 1853 r. /17/, a wkrótce potem w 1874 r. Sorauner (cyt. za Grable, 62) stwierdził, że niedostateczne napowietrzenie gleby może być przyczyną chorób roślinnych, natomiast Buckingham /22/ w 1904 r. wyraził pogląd, że głównym mechanizmem wymiany gazów w glebie jest dyfuzja.

Na początku XX w. pojawiły się stosunkowo liczne prace na temat powietrza glebowego, z których podstawowe znaczenie mają publikacje Russela i Appleyarda /155/, Clementsa /27/ oraz Cannona i Free /23/.

Ci ostatni autorzy, jak również Hutchins /86/, wyrazili pogląd, że nie tyle zawartość tlenu w glebie, co jego dopływ do korzeni roślin decyduje o zaopatrzeniu roślin w tlen. Historyczną już metodę pomiaru zaopatrzenia korzeni roślin w tlen, opracowaną przez Hutchinsa, polegającą na umieszczaniu w glebie pochłaniacza tlenu, zastąpiła polarograficzna metoda redukcji tlenu na cylindrycznej mikroelektrodzie platynowej, zaproponowana w 1952 r. przez Lemona i Ericksona /109/.

Dalszy postęp badań nad wpływem warunków tlenowych w glebie na rośliny był związany również z wprowadzeniem nowych technik pomiaro-

wych, jak chromatografia gazowa (1952 r.) i tlenowe elektrody membranowe /193/.

Występują pewne niejasności terminologiczne w literaturze dotyczącej wpływu powietrza glebowego na rośliny. Termin "aeracja gleby" jest często używany w zbyt wąskim sensie do oznaczania wymiany gazów między glebą i atmosferą, lub też zawartości tlenu w powietrzu glebowym, a nawet niekiedy jako nazwa zabiegu sztucznego wprowadzania powietrza do gleby.

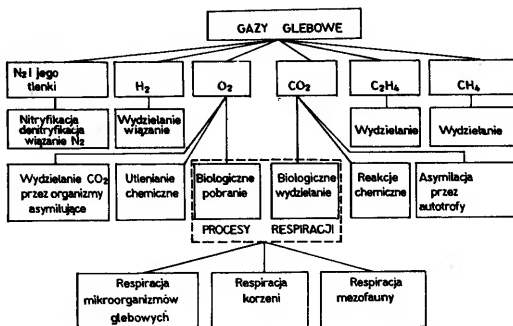
Według autorów niniejszego opracowania termin ten ma znaczenie szersze i dotyczy całości zagadnień związanych ze składem powietrza glebowego, jego rolą dla roślin oraz z procesami pobierania, wydzielania i transportu gazów w glebie. Dla określenia całokształtu zagadnień związanych z rozmieszczeniem stężenia tlenu w glebie i jego dostępności dla mikroorganizmów i korzeni roślin stosujemy używany przez Kowalika i Stępniewskiego /98/, a także Armstronga /9/ termin "natlenienie gleby".

Zagadnienie aeracji gleb jest dość złożone. Skład powietrza glebowego jest efektem wypadkowym biologicznych i chemicznych procesów pochłaniania i wydzielania gazów z jednej strony, a fizycznych procesów ich transportu, z drugiej strony. Reakcja roślin na aerację gleb zależy jednakże nie tylko od składu powietrza, ale również od związanych z nim procesów glebowych, istotnych dla roślin. Na temat aeracji gleb i jej znaczenia dla roślin są wprawdzie częściowe opracowania /9, 62, 98, 154, 166, 173, 199/, ale bardziej szczegółowy i zaktualizowany pogląd na ten temat jest konieczny.

Autorzy tego opracowania postanowili całościowo ująć wszystkie wymienione zagadnienia w kilku kolejnych zeszytach Problemów Agrofizyki. Niniejszy traktuje o pobieraniu tlenu i wydzielaniu dwutlenku węgla w środowisku glebowym. Dalsze będą dotyczyły takich zagadnień, jak:

- Przemieszczanie gazów w glebie.
- Zawartość i skład powietrza glebowego.
- Wpływ aeracji gleby na procesy chemiczne i biologiczne.
- Wpływ aeracji gleby na wzrost roślin.
- Metody pomiaru aeracji gleb.

Procesy pochłaniania i wydzielania gazów w glebie wiążą się z przemianami tlenu, dwutlenku węgla, azotu i jego tlenków, wodoru, metanu, etylenu i niektórych innych węglowodorów (rys. 1).



Rys. 1. Procesy związane ze składem powietrza glebowego

Niewątpliwie, podstawowe znaczenie dla składu powietrza glebowego mają przemiany tlenu i dwutlenku węgla. Tlen jest głównie pobierany w procesie oddychania (respiracji), jakkolwiek może być również wydzielany, np. przez organizmy asymilujące dwutlenek węgla, najczęściej glony. Obecność tych ostatnich w glebach pól ryżowych stanowi źródło tlenu dla gleby i zabezpiecza ryż przed chorobami /118a/.

Podobnie i dwutlenek węgla, obok dominującego procesu jego wydzielania jako produktu degradacji substancji organicznej, może być asymilowany przez autotrofy, a także przez niektóre heterotrofy glebowe, jak np. *Rhizobia* /108,164/.

Poza wymienionymi procesami biologicznymi, tlen i dwutlenek węgla mogą również wchodzić w reakcje chemiczne z mineralnymi i organicznymi składnikami gleby (np. utlenianie zredukowanych form żelaza, manganu, rozkład węglanów itp.).

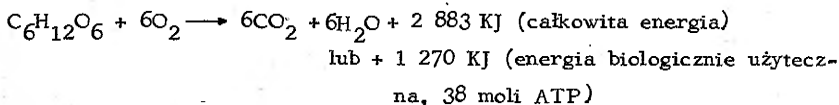
W tym opracowaniu zostaną przedstawione zagadnienia dotyczące metabolicznego pobierania tlenu i wydzielania dwutlenku węgla przez mikroorganizmy glebowe i korzenie roślin. Pozostałe procesy biologiczne i reakcje chemiczne, podobnie jak udział mezofauny, zostaną pominięte ze względu na ich niewielkie znaczenie w bilansie tlenu i dwutlenku węgla w glebie. Procesy dotyczące innych składników powietrza glebowego, jak: azot i jego tlenki, etylen, metan i wodór, będą opisane w zeszycie Problemów Agrofizyki dotyczącym związków między stanem natlenienia gleby a przemianami chemicznymi w glebach.

ODDYCHANIE I FERMENTACJA - OPIS OGÓLNY

Proces oddychania tlenowego można przedstawić najogólniej sumarycznym równaniem:



W przypadku glukozy /135/:



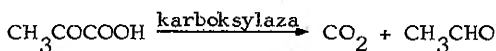
Stosunek molowy (objętościowy) wydzielonego dwutlenku węgla do zużytego tlenu nosi nazwę ilorazu oddychania (RQ). Iloraz ten zależy zarówno od rodzaju spalanego substratu, jak i od typu metabolizmu. W przypadku oddychania tlenowego jest on równy 1,3 dla kwasów organicznych, 1,0 dla węglowodanów, około 0,8 dla białek i około 0,7 dla tłuszczów.

Typowym przykładem przemian związanych z procesem oddychania jest utlenianie glukozy, podstawowego substratu tego procesu. Pierwszy etap utleniania glukozy nie wymaga obecności tlenu i jest identyczny w warunkach metabolizmu tlenowego jak i beztlenowego /91,135/. Etap ten polega na przemianie glukozy do kwasu pirogronowego i może przebiegać, zależnie od organizmu, trzema drogami: glikolizy, szlakiem pentozofosforanowym lub też szlakiem Entnera-Doudoroffa.

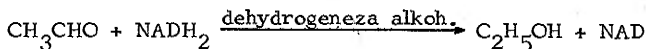
Od kwasu pirogronowego, będącego metabolitem centralnym, prowadzą dwie drogi dalszych przemian: tlenowa i beztlenowa. Na etapie kwasu pirogronowego następuje więc rozwidlenie dróg metabolicznych.

Na drodze tlenowej kwas pirogronowy jest utleniany w cyklu Krebsa do dwutlenku węgla, a uwalniane w tym procesie elektrony są przenoszone do cząsteczek tlenu poprzez łańcuch transportu elektronów, którego końcowym ogniwem jest oksydaza cytochromowa.

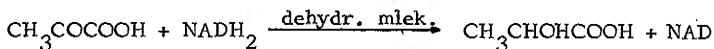
Przy niedostatecznym dopływie tlenu metabolizm może ulec zmianie, np. w kierunku dekarboksylacji kwasu pirogronowego do aldehydu octowego:



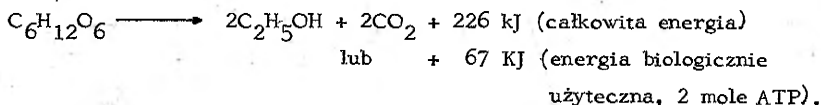
i dalszej jego redukcji do alkoholu etylowego:



albo też redukcji do kwasu mlekowego:



Sumaryczne równanie fermentacji alkoholowej ma postać /135/:



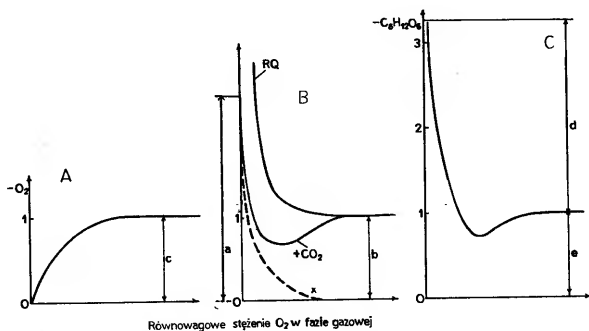
Jak widać, efektywność energetyczna fermentacji jest wielokrotnie niższa niż oddychania tlenowego.

W reakcji fermentacji wydzielą się dwutlenek węgla bez udziału tlenu i iloraz oddychania wzrasta do nieskończoności.

Fermentacja alkoholowa jest jednym z wielu typów fermentacji. Podobnie jak fermentacja mlekowa, występuje ona nie tylko u mikroorganizmów, ale także w organizmach zwierząt i roślin wyższych, z tym że fermentacja alkoholowa przeważa w tkankach roślinnych, mlekowa zaś - w zwierzęcych. Pozostałe typy fermentacji dominują u mikroorganizmów i niektórych niższych zwierząt, np. nicieni.

Zależność pomiędzy intensywnością oddychania a stężeniem tlenu w tkankach roślin wyższych, zwierząt i w komórkach fakultatywnych beztlenowców przedstawia rysunek 2.

W miarę obniżania się stężenia tlenu, zużycie substratu, jak i wydzielanie dwutlenku węgla, początkowo maleje, a następnie przy niskich stężeniach tlenu ponownie wzrasta.



Rys. 2. Wpływ stężenia O_2 na zużycie O_2 (A), wydzielanie CO_2 i wielkość ilorazu oddychania RQ (B) oraz zużycie glukozy (C) przez tkanki roślin wyższych, zwierząt i komórki fakultatywnych beztlenowców (na podstawie danych z Fizjologii roślin /135/). x oznacza punkt wskazujący na graniczne stężenie O_2 , poniżej którego rozpoczyna się oddychanie beztlenowe ($\text{RQ} > 1$). Linia przerywana oznacza ilość CO_2 wydzielonego w procesach beztlenowych. MQ (współczynnik Meyerhoffa) = $(a - b)/c$, PQ (współczynnik Pasteura) = d/e

Zjawisko wzrostu zużycia substratu oddechowego przez organizmy, które mogą oddychać zarówno tlenowo, jak i beztlenowo w warunkach beztlenowych nosi nazwę efektu Pasteura. Dla oceny tego efektu jest stosowany tzw. współczynnik Pasteura PQ :

$$\text{PQ} = \frac{\text{glukoza zużyta w war. beztlen.} - \text{glukoza zużyta w war. tlen.}}{\text{glukoza zużyta w warunkach tlenowych}}$$

Współczynnik ten waha się przeciętnie w zakresie 2-6,5 /135/, co oznacza, że zużycie substratu w warunkach beztlenowych wzrasta 3-7,5 raza w porównaniu do warunków tlenowych.

Innym wskaźnikiem wygodniejszym w oznaczeniach eksperymentalnych jest współczynnik Meyerhoffa MQ :

$$\text{MQ} = \frac{\mu\text{l CO}_2 \text{ w war. beztlen.} - \mu\text{l CO}_2 \text{ w war. tlen.}}{\mu\text{l O}_2 \text{ w warunkach tlenowych}}$$

Współczynnik ten waha się w zakresie 1-2,5 /135/.

Bardzo istotny jest zaznaczony na rysunku 2 punkt x (punkt ekstynkcji), wyznaczający stężenie tlenu, przy którym równolegle pojawia się metabolizm beztlenowy. Powyżej tego stężenia produkcja dwutlenku węgla zaczyna przeważać nad poborem tlenu, co implikuje wzrost wartości RQ powyżej 1. Wartość RQ dla gleby może być więc czułym wskaźnikiem jej natlenienia.

Dla roślin wyższych i mezofauny, charakterystyczny jest typ oddychania tlenowego. Oddychanie beztlenowe może również występować w korzeniach roślin. Jest to jednak stan nienaturalny, który roślinom udaje się przetrwać tylko w krótkim okresie czasu. Istnieje duże zróżnicowanie co do odporności roślin na anaerobiozę, zależne zarówno od cech gatunkowych, jak i od rodzaju tkanek. Zagadnienie to zostanie omówione szczegółowiej w następnych opracowaniach.

Mikroorganizmy natomiast, pod względem potrzeb tlenowych, można podzielić na tlenowce, beztlenowce warunkowe (fakultatywne) i beztlenowce (tab. 1). W glebie zawierającej tlen rozwijają się organizmy tlenowe i beztlenowce warunkowe; gdy tlen zanika, ustaje działalność mikrobów tlenowych, a beztlenowce warunkowe przestawiają się na oddychanie beztlenowe.

Ostatecznym akceptorem elektronów w procesie oddychania tlenowego jest tlen cząsteczkowy. Natomiast przy oddychaniu beztlenowym, funkcję tę pełnią utlenione związki nieorganiczne, jak: NO_3^- , Fe_2O_3 , MnO_2 , SO_4^{--} , H^+ oraz niektóre związki organiczne. Związki te przechodzą wówczas na niższy stopień utlenienia. Mogą one być z powrotem utleniane przez bakterie autotroficzne, zdolne do chemosyntezy związków organicznych z CO_2 przy wykorzystaniu energii utleniania tych związków. I tak, bakterie siarkowe utleniają S^{--} i $\text{S}_2\text{O}_3^{--}$ oraz wolną siarkę do SO_4^{--} ; żelazowe utleniają Fe^{++} do Fe^{+++} , nitryfikacyjne przeprowadzają NH_3 i NO_2^- w NO_3^- , a wodorowe - gazowy H_2 w jon H^+ . Wymienione procesy będą omówione szerzej w dalszych opracowaniach.

Obecność tlenu, obok substratów ulegających metabolizmowi, stanowi więc podstawowy czynnik decydujący o składzie mikroflory glebowej oraz o kierunku i typie przeprowadzanych przez nią przemian związków nieorganicznych i substancji organicznej.

ODDYCHANIE W GLEBIE

Oddychanie (respiracja) w glebie jest wynikiem działalności życiowej wszystkich organizmów glebowych, z których największe znaczenie ma aktywność respiracyjna (q) mikroorganizmów glebowych (oddychanie gleby) i korzeni roślin. Miarą tej aktywności jest ilość wydzielanego dwutlenku węgla lub pobranego tlenu w jednostce czasu na jednostkę objętości lub masy. Przykładowe wartości aktywności respiracyjnych różnych grup organizmów podaje tabela 2.

Tabela 2. Porównanie respiracji różnych organizmów (na podstawie danych z prac/46, 75 i 118a/)

Organizm	Pobór O_2 $cm^3 h^{-1} kg$ wagi ciała $^{-1}$
Ssaki zapadające w sen zimowy	8-1 500
Ptaki zapadające w sen zimowy	60-1 240
Duże ssaki nie zapadające w sen zimowy (ciężar ciała >100 kg)	110-395
Małe ssaki nie zapadające w sen zimowy (ciężar ciała < 1 kg)	530-5 300
Gady	5-1 100
Płazy	14-130
Ryby	15-540
Skorupiaki	10-360
Owady	37-15 000
Bakterie	do 2 500 000 ^x
Grzyby	do 10 000 ^x
Głony	do 40 000 ^x
Porosty	do 900 ^x
Korzenie roślin (patrz tab. 4)	do 1 600
Gleby (patrz tab. 3)	do 480

x - w przeliczeniu na suchą masę

Respiracja mikrobiologiczna gleby i czynniki na nią wpływające

Intensywność oddychania gleby według badań różnych autorów zestawiono w tabeli 3. Normalnie waha się ona w przedziałach od 0,1 do $20 \text{ cm}^3 \text{ O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Jednakże w szczególnych przypadkach, jak w niektórych glebach organicznych, w ściółce czy po dodaniu substancji organicznej do gleby, jest ona znacznie wyższa o jeden lub dwa rzędy wielkości.

Tabela 3. Aktywność respiracyjna gleb (wg różnych autorów)

Gleba	Pobór O_2 $\text{cm}^3 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$	Wydzielanie CO_2
Gleby ciemnoszare /163/		0,26-2,00
Gleby ilaste /29/	2,2-28,0	
Gleby mineralne /136/	0,5-1,0	.
Gleby mineralne /153/	0,8-6,0	.
Piasek gliniany /58/	0,9	0,9
Gлина ciężka /131/	2,0-10,4	
Gleba darniowo-bielicowa /63/	0,4-6,0	0,4-4,0
Gleba piaszczysto-gliniasta /179/		0,14-1,63
Spiaszczone gliny i iły /19/	0,15-0,51	
Gleby mineralne /151/		0,6-90,0
Gleby mineralne /152/	1,45-17,0	
Gлина pylasta /115/	1,0-4,0	
Gлина pylasta + resztki roślinne /115/	4,0-20,0	
Gleba łąkowa glejowa i pseudo-glejowa /198/		2,4-5,0
Torf /19/	1,04-1,18	
Torfy /183/		1,0-15,0
Torfy /150/	2,4-117,0	
Ściółka leśna /63/	219-480	.
Ściółka leśna /202/		10-250
Ściółka leśna drzew iglastych /156/	3,0-85,0	

cd. tabeli 3.

Gleba	Pobór O_2 $cm^3 kg^{-1} h^{-1}$	Wydzielanie CO_2
Ściółka leśna drzew iglastych /171/		30-250
Ściółka leśna w różnych temperaturach /196/		40-400
Bielica próchniczno-żelazista /157/	1,0-12,0	

Aktywność respiracyjna gleby jest wypadkową działania całej populacji mikroorganizmów glebowych. Zależy ona więc od składu, liczebności i intensywności metabolizmu tej populacji, na co wywierają istotny wpływ takie czynniki, jak: wilgotność, stężenie tlenu, substancja organiczna, mineralne składniki odżywcze oraz takie parametry, jak: temperatura, stężenie dwutlenku węgla, gęstość gleby, odczyn gleby, pestycydy, metale ciężkie, sterylizacja gleby oraz czas. Parametr czasu wiąże się ze wszystkimi wymienionymi czynnikami i parametrami i będzie uwzględniany przy omawianiu każdego z nich.

Wilgotność

Mikroorganizmy glebowe, pod względem wymagań co do wilgotności, dzieli się na 3 grupy: hygrofile, mezofile i kserofile. Grupy te różnie reagują na niedostatek wilgoci /136/.

1. Hygrofile - aktywność zanika przy ciśnieniu ssącym gleby (powyżej 7,1 MPa (pF 4,85)).

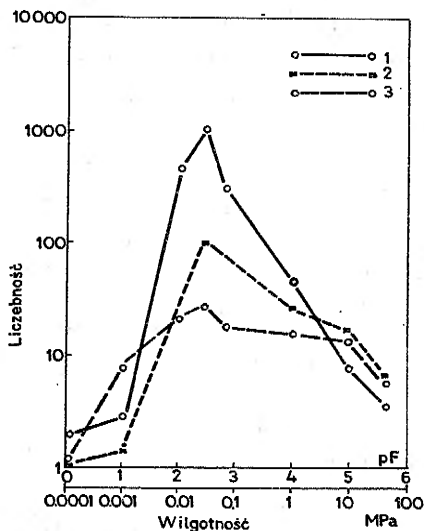
2. Mezofile - aktywność ustaje w granicach ciśnienia ssącego (od 7,1 do 30 MPa (pF 4,85-5,48))¹.

3. Kserofile - aktywność ustaje w granicach ciśnienia ssącego (powyżej 30 MPa. Górna granica aktywności znanych kserofili wynosi 48 MPa (pF 5,68)).

Większość bakterii, jak również drożdże i niektóre glony należą do grupy hygrofili. Przeważająca większość grzybów i niektóre bakterie należą do grupy mezofili. Jedynie niektóre niższe grzyby należą do kserofili, np. *Aspergillus niger*, *Aspergillus glaucus*, *Penicillium glaucum*.

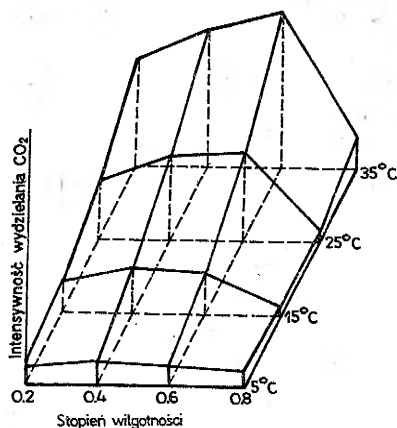
Przykład zależności liczebności poszczególnych grup mikroorganizmów w glebie od ciśnienia ssącego podaje rysunek 3.

Zależność aktywności respiracyjnej mikroorganizmów glebowych od wilgotności ma charakter krzywej wykazującej maksimum /3,18,45, 120, 136,147,148,179,182/. Jak widać na rysunku 4, zarówno w zakresie niskich, jak i wysokich stanów uwilgotnienia gleby, następuje obniżenie aktywności respiracyjnej.



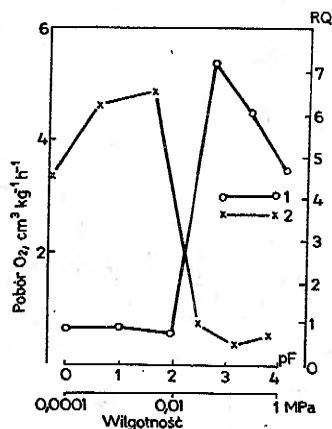
Rys. 3. Liczebność bakterii (1), promieniowców (2) i grzybów (3) w poziomie A₁ gleby Freshfield przy różnym ciśnieniu ssącym (na podstawie danych Williamsa i współaut.

/192/)



Rys. 4. Zależność wydzielania CO₂ w glebie piaszczysto-gliniastej od wilgotności i temperatury (na podstawie danych Tamma i współaut. /179/)

Maksimum respiracji mikrobiologicznej gleby występuje najczęściej w przedziale ciśnienia ssącego 0,01-1 MPa (pF 2-4), co pokazuje przykładowo rysunek 5.

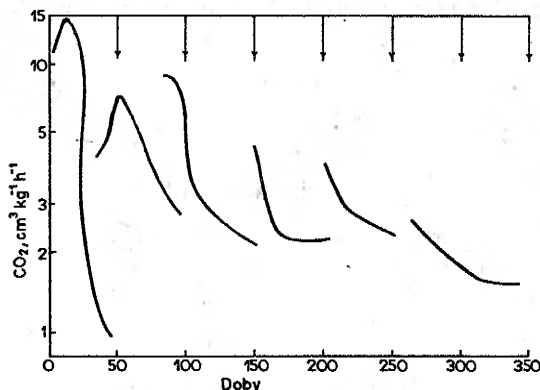


Rys. 5. Współzależność pomiędzy ciśnieniem ssącym i poborem O_2 (1) oraz RQ (2) w glebie ilastej (na podstawie danych Richardsona /147/)

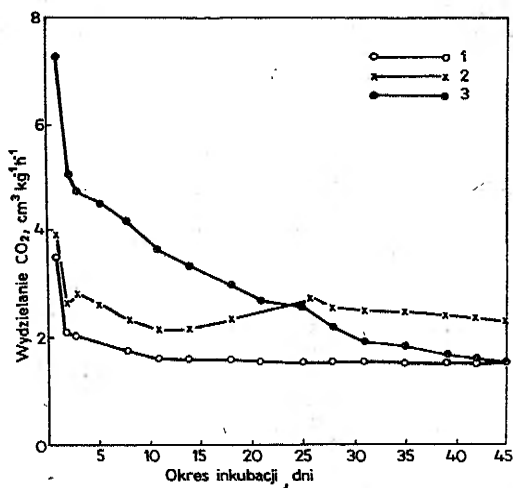
Przy niskim uwilgotnieniu spadek respiracji gleby jest związany ze zmniejszoną dostępnością wody dla mikroorganizmów glebowych. Zanikanie aktywności respiracyjnej najczęściej zaznacza się przy ciśnieniu ssącym około 10 MPa, tj. pF 5 /45,136, 194/, a więc w zakresie ciśnienia ssącego wyższego niż punkt trwałego wędnięcia. Natomiast w zakresie wysokiego uwilgotnienia, ograniczenie aktywności respiracyjnej następuje w wyniku zmniejszonej drożności porów i związanego z tym niewystarczającego dostępu tlenu w całej objętości gleby. Nie jest to więc spowodowane bezpośrednim wpływem wody na mikroorganizmy glebowe, lecz wynika pośrednio z fizycznej blokady wymiany gazów, co powoduje wzrost RQ powyżej 1.

Abrasimova /3/ stwierdziła histerezę wydzielania dwutlenku węgla w funkcji wilgotności gleby. Aktywność respiracyjna przy tej samej wilgotności gleby, ale uzyskanej metodą odwadniania wilgotnej próbki była niższa niż uzyskana na drodze nawilżania próbki suchej. Można to tłumaczyć różnym tempem rozwoju mikroorganizmów i różnym stopniem wykorzystania przez nie substratu w trakcie osiągania określonej wilgotności, przy czym istotnym czynnikiem jest czas osiągania tej wilgotności.

Należy podkreślić, że aktywność respiracyjna, przy danej wilgotności, maleje w czasie /96,151,152,179,183/, co przedstawiono przykładowo na rysunkach 6 i 7.



Rys. 6. Dynamika wydzielania CO_2 z gleby torfowej inkubowanej w eksykatorze z okresową wymianą powietrza (strzałki), gdy stężenie O_2 spadło do 10% (na podstawie danych Trybisa i współaut. /183/)



Rys. 7. Dynamika wydzielania CO_2 z różnych gleb mineralnych Nowej Zelandii w temp. 20°C (na podstawie danych Rossa i współaut. /151/) 1 - glina pylasta, 2 - glina pylasta, 3 - piasek gliniasty

Zależność tę można opisać równaniami:

$$q = a + b^{kt} / 131/$$

lub

$$q = \frac{a}{t^b} / 26/,$$

gdzie: q - aktywność respiracyjna,

a, b i k - stałe,

t - czas.

Aktywność respiracyjna gleby świeżo nawilżonej po okresie wysuszenia jest stosunkowo wysoka, maleje w czasie i ustala się po upływie kilku dni /29, 55, 88, 90, 131, 172/, a nawet kilku tygodni /32/.

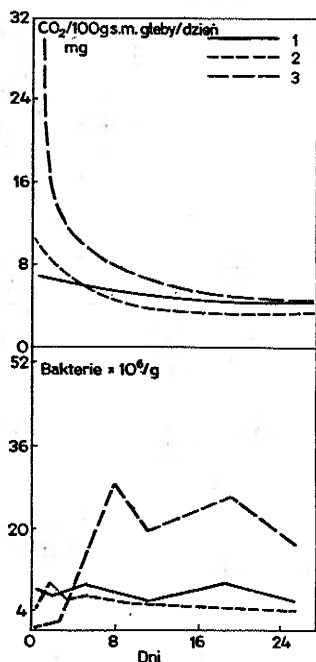
Stymulujący efekt suszenia gleby na intensywność pobierania tlenu lub wydzielania dwutlenku węgla bezpośrednio po jej ponownym nawilżeniu jest tym większy, im wyższa jest temperatura bądź im dłuższy czas suszenia. Pokazuje to przykładowo rysunek 8. Jako przyczyny tego zjawiska wymienia się /55/: fizjologiczną młodość organizmów, które przeżyły, pojawienie się nowych, dostępnych składników pokarmowych, rozkład substancji inhibitujących, występowanie wolnych enzymów w glebie, kielkowanie sporów i szybkość wzrostu grzybnii.

Stwierdzono również /88/, że w czasie pierwszych dni po nawilżeniu wysuszonej gleby znaczna część wydzielonego dwutlenku węgla jest wynikiem procesów chemicznych. Niemniej jednak, nawilżenie wysuszonej gleby powoduje wzrost liczebności mikroorganizmów glebowych (rys.8) na skutek zwiększonej podatności na rozkład biologiczny substancji organicznej, spowodowany częściowym jej utlenieniem podczas suszenia.

Również stan odwrotny, tj. nadmierne okresowe uwilgotnienie gleby, powodujące w niej procesy redukcyjne, wpływa na z wielokrotnie jej aktywności respiracyjnej po odprowadzeniu nadmiaru wody /65, 198/.

Grechin i współaut. /64/ stwierdzili, że gleba darniowo-bielicowa po długotrwałym okresie zalania wodą (189 dni), co spowodowało spadek potencjału redoks do -260 mV, wykazała po usunięciu nadmiaru wody 35-krotnie zwiększony pobór tlenu, a "tylko" 8-krotne zwiększenie wydzielania dwutlenku węgla.

Niski iloraz oddychania (0,3-0,16) świadczy, że większość tlenu była zużyta na utlenienie chemicznie związków powstałych w okresie zalania



Rys. 8. Wydzielanie CO_2 i liczba bakterii (wyhodowanych metodą płytkową w ciągu 3 dni inkubacji) w glebie piaszczystej w zależności od temperatury suszenia przed zwilżaniem (na podstawie danych Jagera /88/)

1 - gleba świeża- 2 - gleba suszona w 30°C, 3 dni, 3 - gleba suszona w 85°C, 1 dzień

gleby wodą. W świetle powyższego oczywiste jest, że powtarzające się cykle suszenia i nawilżania /64, 89/, jak też tlenowo-beztlenowe /139/, zwiększają aktywność respiracyjną gleby, a tym samym i tempo rozkładu substancji organicznej gleby, w porównaniu do warunków z ustaloną temperaturą i wilgotnością.

Temperatura

Mikroorganizmy glebowe pod względem wymagań co do temperatury dzieli się na: kriofile, mezofile i termofile. Każda z tych grup ma swoje optimum temperaturowe, wynoszące odpowiednio: poniżej 20°C, 20-40°C i powyżej 40°C /59/. W glebie, w której występują wszystkie wymienione grupy mikroorganizmów, aktywność respiracyjna w funkcji temperatury wykazuje maksimum, podobnie jak w przypadku wilgotności.

Już w 1896 r. Déherain i Demoussy /35/ stwierdzili, że w badanej

przez nich glebie, wykazującej maksimum wydzielania dwutlenku węgla przy temperaturze 65°C (maksimum respiracyjne), w temperaturze powyżej 90°C następował ponowny szybki wzrost wydzielania dwutlenku węgla związany z nasileniem się procesów utleniania chemicznego.

Maksimum respiracyjne występuje w glebach najczęściej w przedziale temperatur 40-70°C i nawet dla tej samej gleby może zmienić się zależnie od wilgotności /170, 179/. W zakresie temperatur stwierdzanych na ogół w glebach, temperatura maksymalnej respiracji nie jest osiągnięta

i w związku z tym obserwuje się zarówno wzrost poboru tlenu, jak i wydzielania dwutlenku węgla ze wzrostem temperatury /3, 42, 83, 151, 156, 170, 179, 182, 196/.

Zależność tę najczęściej opisuje się za pomocą dwóch typów równań, mianowicie Van't Hoffa i Arrheniusa, mających zastosowanie do reakcji chemicznych /82, 83, 196/.

Pierwsze z nich mówi, że prędkość reakcji chemicznej wzrasta ze wzrostem temperatury o 10°C, 2-3 razy. W odniesieniu do aktywności respiracyjnej otrzymujemy wzór:

$$\ln q = c + T \frac{\ln Q_{10}}{10},$$

gdzie: c - stała, Q_{10} - współczynnik temperaturowy wskazujący ile razy wzrasta intensywność respiracji ze wzrostem temperatury o 10°C. Dla procesów chemicznych wynosi on 2-3, a dla fizycznych (dyfuzja, przewodnictwo) leży w przedziale 1,2-1,3.

Wartość Q_{10} dla tkanek roślinnych i zwierzęcych mieści się w granicach 1,5-3, dla temperatur poniżej 25°C. W glebie wartość Q_{10} może zmieniać się w znacznie większym przedziale. Howard i współaut. /83/ dla różnych ściółek liściastych otrzymali wartości Q_{10} w granicach 1,70-5,30, Yoneda /202/ dla ściółki drzewnej znalazł 1,70, a dla różnych gleb leśnych /203/ podaje wartości 1,6-2,94. Abrasimova /2,3/ dla kilku gleb ornycy ZSRR stwierdziła wartości Q_{10} w granicach 1,6-7,6, natomiast Ross i współaut. /151/ dla 9 gleb otrzymali wartości 1,2-9,3. Wyższe współczynniki Q_{10} , stwierdzone w glebach w porównaniu do tkanek roślinnych i zwierzęcych, wynikają z faktu dwójakiego wpływu temperatury na aktywność respiracyjną gleby: poprzez zwiększenie aktywności życiowej poszczególnych organizmów oraz poprzez wzrost ich liczebności.

Wartość Q_{10} w odniesieniu do gleb ma niezbyt dużą przydatność, gdyż dla danej gleby nie jest to cecha stała, zależy bowiem od przedziału temperaturowego, w którym jest określana i na ogół maleje wraz ze wzrostem temperatury /2, 151/.

Drugim bardziej precyzyjnym sposobem opisywania zależności prędkości reakcji chemicznej w funkcji temperatury jest równanie Arrheniusa:

$$\ln k = \frac{-E}{RT} + a,$$

gdzie: k - stała prędkość reakcji, a - stała, R - stała gazowa, T - temperatura absolutna, E - energia aktywacji.

Dla intensywności oddychania biologicznego q_1 i q_2 , w temperaturach odpowiednio T_1 i T_2 , otrzymujemy równanie:

$$\ln \frac{q_2}{q_1} = \frac{E}{R} \frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2}.$$

Według tego modelu aktualna respiracja powinna być liniową funkcją $1/T$. Implikuje on również zmniejszenie się Q_{10} ze wzrostem temperatury, ponieważ przy $T_2 - T_1$ równym 10°C im wyższa jest temperatura absolutna, tym iloczyn $T_1 T_2$ jest większy, a zatem q_2/q_1 jest mniejsze, co potwierdzają dane doświadczalne.

Oba wymienione modele nie zawsze opisują zadowalająco wpływ temperatury na aktywność respiracyjną gleb, z uwagi na oddziaływanie innych czynników środowiska, jak: wilgotność, skład mikroflowy, rodzaj rozkładanego substratu i stopień jego rozłożenia, czas przebiegu procesu itp. W wielu przypadkach omawiane zależności dobrze opisuje równanie prostej /83/.

Ochładzanie gleb do stanu zamarzania nie wywiera jednoznacznego wpływu na aktywność respiracyjną /87, 88, 149/, choć zauważa się tendencję do jej spadku, szczególnie przy powtarzających się cyklach zamarzania i rozmarzania.

Franz /53/ stwierdził, że ze wzrostem wysokości npm. (100-5 200m), w granicach 25°C - 0°C , następowało zarówno zmniejszenie (ok. 100-krotne) liczebności bakterii tlenowych, jak też około 10-krotne zmniejszenie poboru tlenu przez gleby (w odniesieniu do 1 g substancji organicznej).

Dodatki organiczne

Zawartość substancji organicznej w glebach waha się w szerokich granicach od mniej niż 1% w glebach piaszczystych, do niemalże 100% w niektórych glebach torfowych. W warunkach naturalnych, zawartość tej substancji w glebie jest na ogół stała.

Pomimo że substancja organiczna w glebie ulega ciągłym przemianom, każda gleba zachowuje w określonych warunkach ekologicznych swoisty stan równowagi pomiędzy procesem tworzenia się nowych związków organicznych a rozkładem już istniejących. Stąd też nie jest łatwo zwiększyć zawartość substancji organicznej, szczególnie w postaci trwałych związków (próchnicy), nawet po wprowadzeniu do gleby znacznych ilości materii organicznej.

Wniesieniu bowiem substancji organicznej towarzyszy wzrost aktywności mikroorganizmów i przyspieszenie tempa mineralizacji. Przyspieszenie to czasami może prowadzić do negatywnego zjawiska zwiększonego rozkładu rodzimej substancji organicznej gleby [181]. Przyjmuje się ogólnie, że około $\frac{3}{4}$ do $\frac{4}{5}$ wnoszonej substancji organicznej ulega mineralizacji, natomiast reszta przekształca się w swoiste substancje próchniczne, które również, choć znacznie wolniej, ulegają rozkładowi. Ilość wnoszonej do gleb substancji organicznej może dochodzić do kilku ton na ha, a jej mineralizacja wymaga porównywalnych ilości tlenu.

Wpływ dodatku substancji organicznej do gleby na respiracyjną aktywność mikroorganizmów zależy od jej podatności na rozkład (od składu gatunkowego i wieku roślin). Szczałki roślinne wnoszone do gleb zawierają następujące składniki: a) celuloza 15-60% s.m., b) hemicelulozy 10-30% s.m., c) ligniny 5-30% s.m., d) związki rozpuszczalne w wodzie (cukry proste, aminokwasy, kwasy alifatyczne - 5-30% s.m., e) składniki rozpuszczalne w eterze i alkoholu (tłuszcze, woski, żywice, pigmenty), f) białka.

Zawartość białek i rozpuszczalnych w wodzie substancji organicznych maleje w miarę starzenia się roślin, natomiast wzrasta ilość celulozy, hemiceluloz i lignin, które są bardziej odporne na rozkład mikrobiologiczny.

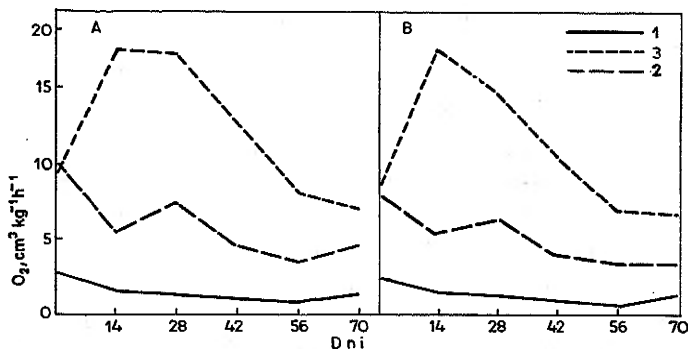
Oprócz normalnie dostających się do gleby substancji, takich jak: ściółka w lasach, resztki poźniwne w glebach ornych, do tych ostatnich są wprowadzane: obornik, gnojowica, komposty, ścieki, nawozy zielone. Substancje te okresowo, w dużym stopniu, zasilają glebę w związki organiczne.

Artyushenko /11/, stosując w doświadczeniu polowym nawożenie obornikiem i kompostem, i Das /32/ wprowadzając do gleby nawóz kurzy stwierdzili prawie dwukrotny wzrost ilości wydzielanego dwutlenku węgla z gleby w porównaniu z kontrolą, podczas gdy Grabert i współaut. /61/ wykazali aż 7-krotny wzrost wydzielania dwutlenku węgla pod wpływem nawożenia obornikiem.

Również wnoszenie do gleb trawy /181/, koniczyny /1/, słomy /58, 77/, resztek lucerny, owsa i sorgo /115/ stymulowało aktywność respiracyjną gleb, nawet do 5 razy.

Gilbert i współaut. /57/ działali na 12 różnych glebach lotnymi związkami wydzielonymi z lucerny, uzyskując 8-krotny wzrost aktywności respiracyjnej tych gleb.

Wpływ dodatków organicznych do gleby na jej aktywność respiracyjną przedstawia przykładowo rysunek 9, a także 14.



Rys. 9. Wpływ resztek roślinnych owsa (A) i bawełny (B) na ogólną aktywność respiracyjną gleby gliniastej (na podstawie danych Lyda i współaut. /115/).

1 - kontrola, 2-1% resztek roślinnych, 3-4% resztek roślinnych

Podobne efekty do opisanych stwierdzono wprowadzając do gleb inne związki organiczne, jak: glukozę /21, 85, 150, 151/, sacharozę /55/, skrobię, celulozę, mocznik i kazeinę /21/. Również etanol i aldehyd

octowy /69/, a także takie kwasy fenolowe, jak: gallusowy, 3,4-dwuhydroksybenzoesowy, wanilinowy, 4-hydroksy-3-metoksycynamonowy /kwas ferulowy/, p-hydroksycynamonowy, p-hydroksybenzoesowy i 2,4-dwuhydroksybenzoesowy /85/, wnoszone w niewielkich ilościach mogą stymulować aktywność respiracyjną gleb.

Należy nadmienić, że z praktycznego punktu widzenia szczególnej ostrożności wymaga wprowadzanie do gleb większych ilości takich dodatków jak: gnojowica i ścieki, które zwiększając aktywność respiracyjną, utrudniają wymianę gazów poprzez wzrost wilgotności gleby i zatykanie porów glebowych.

Tlen

Jak już wspomniano uprzednio, mikroorganizmy glebowe dzielą się, pod względem wymagań tlenowych, na: tlenowce, beztlenowce fakultatywne i beztlenowce.

Mikroorganizmy tlenowe wykorzystują tlen zarówno jako końcowy akceptor elektronów z oksydazy cytochromowej, jak również jako materiał do biosyntezy steroli i nienasyconych kwasów tłuszczowych oraz do reakcji utleniania pierścienia aromatycznego.

Szybkość reakcji oddychania w funkcji stężenia tlenu opisywana jest równaniem Michaelisa-Mentena:

$$q = \frac{q_{\max}}{1 + K_M / C_{O_2}},$$

gdzie: q - prędkość poboru tlenu, $q_{\max}$ - maksymalna prędkość poboru tlenu, K_M - stała Michaelisa, C_{O_2} - stężenie tlenu.

Wartość K_M jest równa stężeniu tlenu w roztworze, przy którym prędkość poboru tlenu wynosi połowę wartości maksymalnej. Wyznaczone przez Longmuira /112/ wartości K_M dla wielu bakterii wynoszą od $1,1 \times 10^{-8}$ mola l^{-1} (*Micrococcus candicans*) do $3,57 \times 10^{-6}$ mola l^{-1} (*Bacillus megatherium* (glycine)).

Podobne wyniki dla zawiesin wodnych 4 gleb uzyskał Greenwood /66/ : $2,7 - 4,4 \times 10^{-6}$ mola l^{-1} .

Typy relacji: pobór tlenu i wydzielanie dwutlenku węgla przez różne grupy mikroorganizmów w zależności od stężenia tlenu w otoczeniu przedstawia rysunek 10. Jak widać, ostry spadek aktywności respiracyjnej występuje dopiero w zakresie niskich stężeń tlenu, poniżej 1-2%.

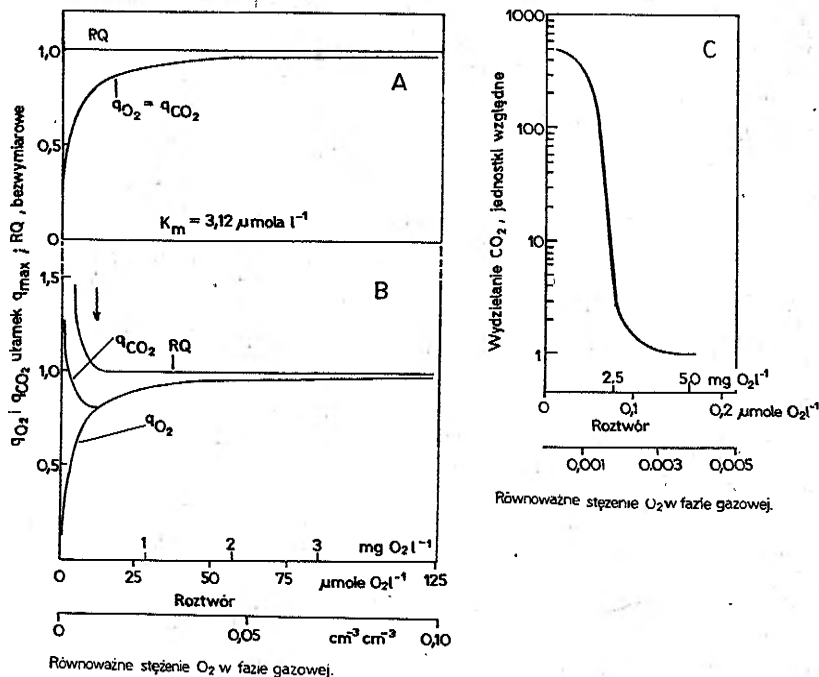
Równanie Michaelisa-Mentena, w przypadku mikroorganizmów tlenowych (rys. 10A) dobrze opisuje pobieranie tlenu, jak też równoważne mu wydzielanie dwutlenku węgla, gdyż iloraz oddychania RQ równy jest 1. Natomiast dla beztlenowców fakultatywnych (rys. 10B) stosuje się to równanie tylko do pobierania tlenu z uwagi na występowanie efektu Pasteura i wzrost RQ w zakresie niskich stężeń tlenu.

Zupełnie innych obraz uzyskujemy dla beztlenowców (rys. 10C), gdzie produkcja dwutlenku węgla zaznacza się dopiero przy stężeniu tlenu bliskim zeru.

Dla gleby, która zawiera wszystkie grupy mikroorganizmów, przebieg zależności pobierania tlenu i wydzielania dwutlenku węgla od stężenia tlenu w środowisku powinien mieć kształt jak w przypadku beztlenowców fakultatywnych. Niemniej jednak autorom nie udało się znaleźć w literaturze eksperymentalnych danych dotyczących poboru tlenu i wydzielania dwutlenku węgla w całym zakresie stężeń tlenu, które by pozwoliły zweryfikować to przypuszczenie.

Rysunek 11 przedstawia zależność poboru tlenu od jego stężenia dla gleby naturalnej. Z rysunku tego, jak i z innych danych, wynika, że obniżenie aktywności respiracyjnej gleby do połowy jej wartości maksymalnej występuje przy stężeniu tlenu poniżej 1 lub 2% /65, 134, 178/. Jednakże krytyczne stężenie tlenu, przy którym RQ zaczyna wzrastać powyżej 1, może być wyższe od 1-2%, szczególnie przy dużych agregatach glebowych. Wynika to z faktu, że w przypadku mikroorganizmów rozważaliśmy czystą kulturę, gdzie tlen dostawał się bezpośrednio z roztworu do komórek. W glebie pobieranie tlenu, a zatem i procesy oddychania są uzależnione od fizycznych właściwości gleby decydujących o dopływie tlenu do całej jej objętości, jak również od potencjalnej aktywności respiracyjnej gleby.

Przez potencjalną aktywność respiracyjną rozumiemy taką aktywność respiracyjną, przy której pobieranie tlenu nie jest ograniczane jego dos-

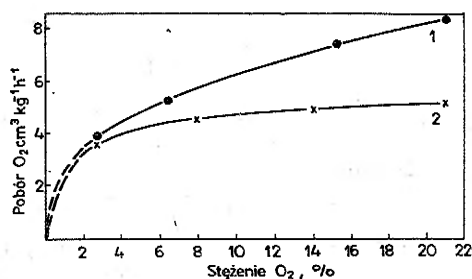


Rys. 10. Wyidealizowane przebiegi ilorazu oddychania (RQ), wydzielania CO_2 (q_{CO_2}) i pobierania O_2 (q_{O_2}) przez mikroorganizmy jako funkcja stężenia O_2 , w temp. $20^\circ C$.

A - dla tlenowców (q_{O_2} liczony z równania Michaelisa-Mentena, przy założeniu najwyższej wartości K_M podanej dla bakterii przez Longmuira [112]), B - dla fakultatywnych mikroorganizmów beztlenowych, przy tej samej wartości K_M , C - dla bakterii beztlenowych. Strzałka wskazuje krytyczne stężenia O_2 , przy którym RQ zaczyna wzrastać powyżej 1

tęпноścią (płaski odcinek krzywej na rys. 10A). Wartość ta jest identyczna z wartością q_{max} w równaniu Michaelisa-Mentena.

Jak wynika z powyższych rozważań, prawo Michaelisa-Mentena może być stosowane w odniesieniu do gleb jedynie do danego punktu gleby, a nie do całej heterogenicznej masy glebowej, w której, pomimo nawet



Rys. 11. Wpływ stężenia O_2 w powietrzu glebowym na aktywność mikrobiologiczną łakowej gleby gliniastej (bryły 3-7 cm z głębokości 5-15 cm) przy ciśnieniu ssącym 110 hPa (na podstawie danych Raportu ICW /145/)

1 - pierwszy dzień od pobrania próbki,
2 - czwarty dzień od pobrania próbki

przeciętnego wysokiego stężenia tlenu, mogą występować miejsca pozbawione tlenu.

Dwutlenek węgla

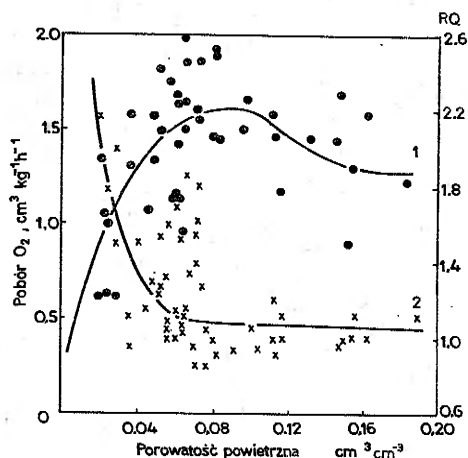
Jest oczywiste, że dwutlenek węgla, jako produkt oddychania, powinien hamować aktywność mikrobiologiczną. Efekt ten jednak w glebach był mało badany.

Macfadyen /116/ stwierdził, że wpływ dwutlenku węgla na aktywność mikrobiologiczną gleb zależał od ich składu mechanicznego.

W glebie piaszczystej 0,25% dwutlenku węgla powodowało znaczne obniżenie aktywności mikrobiologicznej, mierzonej ilością pobranego tlenu. Przy stężeniu 0,7% dwutlenku węgla, pobór tlenu całkowicie ustawał. Im cięższa była gleba, tym większe stężenie dwutlenku węgla było potrzebne do zmniejszenia aktywności respiracyjnej w tym samym stopniu. W najcięższej ze zbadanych gleb /ił pastwiskowy/ całkowite zahamowanie poboru tlenu występowało dopiero przy stężeniu dwutlenku węgla wynoszącym około 10%. Prawdopodobnie w ciężkich glebach mikroorganizmy są bardziej przystosowane do wyższych stężeń dwutlenku węgla niż w glebach lekkich.

Porowatość powietrzna, zagęszczenie gleby, wielkość agregatów glebowych

Wymienione parametry fizyczne gleby wpływają na jej aktywność respiracyjną pośrednio poprzez wpływ na transport tlenu i dwutlenku węgla.



Rys. 12. Zależność poboru O_2 (1) i RQ (2) od porowatości powietrznej dla gleby gliniastej (na podstawie danych Bridge'a i współaut. /18/).

Zakres porowatości odpowiada ciśnieniu ssącemu 0-300 hPa.

wierało, przy większym uwilgotnieniu, wpływ na oddychanie gleby poprzez zmniejszenie jej porowatości powietrznej.

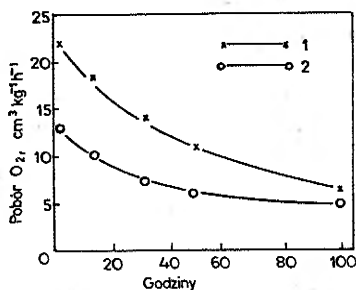
Agregaty glebowe stanowią specyficzne mikroobszary w glebie - ich porowatość powietrzna jest zawsze mniejsza od przeciętnej porowatości powietrznej gleby. Stąd też zahamowanie wymiany gazowej następuje najpierw wewnątrz agregatów, a tym samym procesy beztlenowe pojawiają się najpierw wewnątrz agregatów. Powoduje to, przy większej wilgotności, zmniejszenie się poboru tlenu w tych agregatach (rys. 13).

Odczyn gleby

Działalność mikroorganizmów glebowych jest ściśle związana z odczynem środowiska. Uwzględniając stopień wrażliwości drobnoustrojów na zakwaszenie, można wyróżnić następujące ich grupy /59/:

Przy małej porowatości powietrznej (najczęściej $0,1-0,2 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) w glebie następuje obniżenie aktywności respiracyjnej, czemu towarzyszy wzrost RQ powyżej 1 /18, 147, 148/. Zależność tę przedstawia rysunek 12. Świadczy to o niewystarczającym dostępie tlenu do całej masy gleby i pojawieniu się w części objętości gleby metabolizmu beztlenowego.

Odnosnie wpływu zagęszczenia gleby na jej oddychanie brakuje informacji w literaturze. Niemniej jednak wydaje się oczywiste, że zagęszczenie będzie wy-



Rys. 13. Wpływ wielkości agregatów na respirację gleby (na podstawie danych Croswella i współaut. /29/).

1 - agregaty < 0,18 mm, 2 - agregaty < 2 mm

czebnosc drobnoustrojów /4/, może oddziaływać na aktywność respiracyjną gleby. Oddziaływania te były jednak mało badane.

Bryant i współaut. /21/, badając wpływ pH na respirację dwóch gleb zakwaszanych w warunkach naturalnych (długotrwałe oddziaływanie składników siarki) i laboratoryjnych (traktowanie gleb H_2SO_4), stwierdzili, że w pewnych warunkach zakwaszenie powoduje obniżenie ogólnej aktywności respiracyjnej gleby, ale nie we wszystkich przypadkach (rys. 14). Hamujący wpływ zakwaszenia na respirację gleby, spowodowanego dodaniem siarki, stwierdzili również Solonius i współaut. /157/.

Minerały glebowe

Minerały wpływają na respirację mikroorganizmów pop. z sorpcyjne oddziaływanie z ich komórkami (adsorpcja komórek mikroorganizmów na powierzchni dużych cząsteczek minerałów, agregacja zbliżonych wielkością organizmów i minerałów, adsorpcja drobnych cząstek minerałów na powierzchni komórek drobnoustrojów), bądź ze składnikami chemicznymi

1. niewrażliwe na odczyn, rozwijające się w szerokich granicach pH, przy optimum pH zbliżonym do 7;

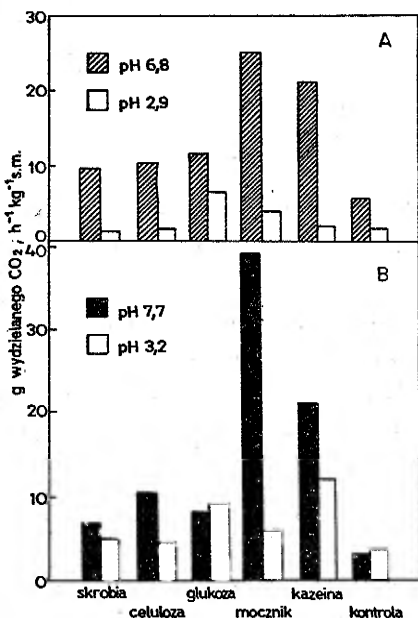
2. wymagające odczynu obojętnego, tj. wrażliwe na zakwaszenie i zalkalizowanie środowiska;

3. kwasolubne z optimum przy pH 2,0-3,5;

4. rosnące i rozwijające się przy wysokim odczynie wynoszącym przynajmniej pH 8.

Istotna zmiana odczynu gleby,

powodowana np. pobieraniem przez rośliny i wymywaniem z gleb składników pokarmowych lub zakwaszeniem poprzez zanieczyszczenia przemysłowe, wywierając wpływ na skład i li-



Rys. 14. Wpływ zakwaszenia na respirację gleby (na podstawie danych Bryanta i współaut. /21/).

A - gleba w pobliżu składowiska siarki, B - gleba ogrodowa, przy stosowaniu różnych dodatków organicznych

ich środowiska rozwoju (substraty i produkty działalności życiowej mikroorganizmów, jony wodorowe, antybiotyki itp).

Zagadnienie współdziałania mikroorganizmów z częściami mineralnymi gleby oraz jego efekty są opisane przez wielu autorów. Szczegółowe informacje na ten temat można znaleźć w opracowaniach przeglądowych: Burnsa /22a/, Hattorego /75, 76/, Filipa /49, 50, 51/, Marshalla /118/, Zvyagintzeva /205/, jak również Dąbek-Szreniawskiej i współaut. /34/.

Odnosnie wpływu wymienionych współdziałań na aktywność respiracyjną mikroorganizmów nie ma jednoznaczności. Autorzy donoszą zarówno o ujemnych, jak i o dodatnich efektach minerałów na aktywność respiracyjną mikroorganiz-

mów. Efekty te nie zostały w pełni wyjaśnione, gdyż są one związane z wieloma czynnikami, jak: typ minerału, rodzaj sorbowanych mikroorganizmów, rodzaj źródła węgla, pH, pojemność kationowymienna koloidów i rodzaj wysycających je kationów, powierzchnia właściwa koloidów /71, 76, 96, 102, 103, 132, 174, 175, 176, 177/.

Pośród minerałów glebowych największy wpływ na respirację mikroorganizmów mają minerały typu montmoryllonitu /174-177/. Montmoryllonit, na ogół stymuluje respirację bakterii, a hamuje grzybów, choć w przypadku tych ostatnich obserwowano również reakcję odwrotną /71/.

Istotną rolę odgrywa też rodzaj substratu /102, 132/, który może w tych samych warunkach nawet zmieniać kierunek wpływu minerału na respirację.

Nawozy mineralne

Nieliczne prace /32, 58, 144, 156, 157, 158, 159/ wskazują, że nawożenie mineralne wpływa istotnie na respirację gleby, ale nawet w przypadku podstawowych składników NPK nie ma jednoznaczności w literaturze.

Schinner i współaut. /159/, nawożąc glebę aluwialną pylastą NPK, stwierdzili po 6 tygodniach znaczne, bo około 50%, obniżenie się wydzielania z niej dwutlenku węgla w porównaniu z glebą kontrolną. Z kolei Schaffer /158/ zaobserwował wzrost wydzielania dwutlenku węgla z gleb uprawnych przy dawkach azotu do 60 kg na ha, podczas gdy wyższe dawki obniżały respirację.

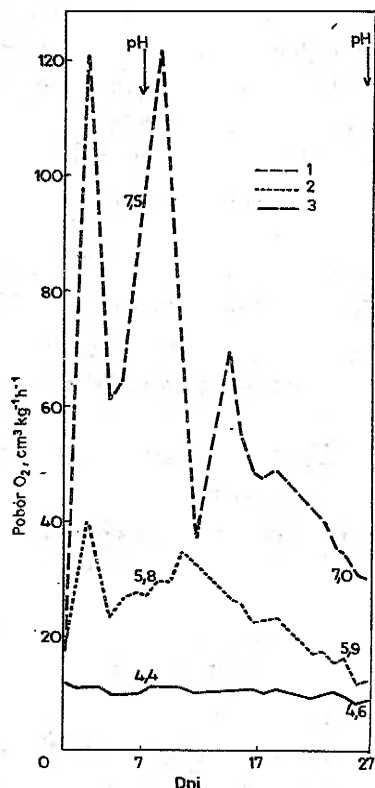
Większość prac donosi jednak o wzroście aktywności respiracyjnej gleb pod wpływem nawożenia, i tak Repnevskaya /144/ stwierdziła, że nawożenie NPK i wapnowanie gleby leśnej zwiększało wydzielanie dwutlenku węgla o 50-250%. Podobny wzrost aktywności zaobserwowano pod wpływem NPK /32/ i NPK Ca /58/ bezpośrednio po nawożeniu.

Samo wapnowanie leśnych gleb kwaśnych, zarówno w warunkach polowych, jak i laboratoryjnych, powodowało zwiększenie wydzielania dwutlenku węgla /111/.

Salonius i współaut. /157/ uzyskali, w przypadku gleby bielcowej nawożonej w warunkach laboratoryjnych mocznikiem, wielokrotny wzrost poboru tlenu w porównaniu z kontrolą (rys. 15). Wzrost ten nie był jednakże wynikiem tylko działania mocznika jako źródła azotu dla mikroorganizmów, ale również efektem podwyższenia pH.

Pestycydy

Chemizacja rolnictwa i leśnictwa wnosi, poza nawozami mineralnymi, nowy czynnik modyfikujący życie mikroorganizmów w glebie, w postaci środków ochrony roślin - pestycydów /165/. Wiele prac dotyczących



Rys. 15. Respiracja gleby w 20°C traktowanej mocznikiem (na podstawie Saloniusa i współaut. /157/). 1 - gleba + 16 mg N/g, 2 - gleba + 5 mg N/g, 3 - gleba nie nawożona (kontrola)

gleby rzędu 20-30% przy dawkach herbicydu 5-25 mg/kg gleby. Aktywność ta pozostawała na tym samym poziomie, gdy dawki zwiększano nawet do 625 mg/kg gleby.

Inny herbicyd - barban i jego formy handlowe Carbyne wpływały stymulująco, w okresie początkowym, na respirację gleb /12, 137/, jednakże w obecności dodatku różnych cukrów powodowały zmniejszenie poboru tlenu przez glebę /137/.

wpływu pestycydów na aktywność respiracyjną gleb odnosi się do herbicydów.

Związki te są wnoszone do gleby w niewielkich ilościach (najczęściej rzędu kilku kg/ha, tj. kilku mg/kg, przy założeniu ich oddziaływania na warstwę powierzchniową gleby miąższości 5 cm).

Oddziaływanie herbicydów na respirację gleby nie jest jednoznaczne i zależy od rodzaju związku, stosowanych dawek, rodzaju gleby, zawartości substancji organicznej, czasu itp. /12, 25, 47, 52, 70, 99, 101, 121, 137, 167, 168, 188, 190, 197/.

Stymulujący wpływ na aktywność respiracyjną gleby stwierdzono w przypadku simazinu przy dawce 10 mg/kg gleby /168/. Uzyskiwano też wyniki przeciwne, np. Kulińska (101) i Chandra /25/ przy dawkach połowych i 20-krotnie wyższych.

Moreim i współaut. /121/, stosując atrazyn na glebie bielcowej i czarnoziemie, stwierdzili obniżenie wydzielania dwutlenku węgla z

Ponadto stwierdzono obniżenie wydzielania dwutlenku węgla z gleb traktowanych połowymi i wyższymi dawkami diuronu, EPTC i 2,3,6-TBA /25/, dawkami joksiniłu, dalaponu, mekropropu, amitrolu -T i dwuchloropropu /197/. Odnosnie dwuchloropropu istnieje również informacja o braku jego wpływu na aktywność respiracyjną gleby /190/. Inhibicyjny wpływ łącznie MCPA i dwuchloropropu oraz pikloramu wystąpił dopiero przy dawkach 10-krotnie większych niż normalnie stosowane w praktyce rolniczej.

W literaturze rolniczej jest również wiele informacji, w których nie stwierdzono wpływu herbicydów, stosowanych w dawkach połowych, na aktywność respiracyjną gleby: 2,4-D /99, 101, 190/, 2,4-DB /52, 101, 190/, 2,5-D /101/, 2,4,5-T /101, 190/, amitrol /190/, atrazyn, TCA, monuron, DNPP i MCPA /101/ oraz DCPA /47/.

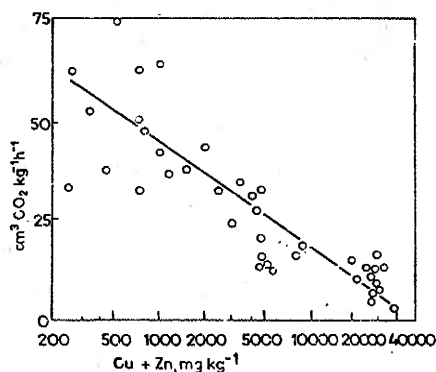
Wpływ insektycydów na aktywność respiracyjną gleb badał Tu (184, 185/, stwierdzając wzrost poboru tlenu przez glebę pod wpływem foratu, natomiast brakuje istotnego efektu przy stosowaniu: leptofosu, terbufosu, WL 24073, dieldrinu, chloropirifosu i Vorlexu.

Metale ciężkie

Niektóre metale ciężkie są znane i stosowane jako środki bakterio-bójcze w medycynie od stuleci. Jest rzeczą oczywistą, że będą one też wpływały, przy określonych stężeniach, na życie biologiczne gleby.

Jeśli chodzi o wpływ tych metali na aktywność respiracyjną gleby, najwięcej uwagi poświęcono ołowiu /40, 41, 43, 54, 92, 119, 171, 186/. Stwierdzono, że w glebach o niskiej pojemności kationo-wymiennej pierwiastek ten hamuje ich aktywność respiracyjną, przy czym oddziaływanie to może się utrzymać nawet przez kilka lat /41/. W glebach natomiast o wysokiej pojemności kationo-wymiennej, aktywność respiracyjna nie jest modyfikowana przy zawartości ołowiu nawet na poziomie najbardziej zanieczyszczonych gleb, tj. kilku tysięcy mg Pb/kg gleby.

Spśród innych metali ciężkich obserwowano inhibicyjny wpływ na aktywność respiracyjną ściółek i gleb: Hg > 100 mg/kg /171/, Cu i



Rys. 16. Współzależność pomiędzy respiracją gleby leśnej w pobliżu odlewni mosiądzu i zawartością w niej Cu + Zn (na podstawie danych Tylera /186/)

nie czynników, wywierających wpływ na aktywność respiracyjną gleby.

Czynnikiem takim może być zasolenie gleby, wpływające na jej potencjał osmotyczny, przy czym zagadnienie to było mało badane. Jedynie Wilson i współaut. /195/ stwierdzili, że intensywność respiracji kolonii różnych grzybów glebowych była wielokrotnie niższa przy potencjale osmotycznym rzędu od -4 do -8 MPa niż przy potencjale 0,1 MPa.

Innym czynnikiem nieobojętnym dla mikroflory glebowej jest metan, pochodzący z wycieków przewodów gazu ziemnego, który może zwiększać wielokrotnie aktywność respiracyjną gleby, powodując nawet powstawanie stref anaerobowych w pobliżu wycieków /5, 78, 79/.

Aktywność respiracyjną gleb mogą zwiększać ponadto wprowadzone doń syntetyczne środki strukturotwórcze /130, 204/, jak również zanieczyszczenie węglowodorami z ropy naftowej /39/ oraz popiół ze spalonych resztek roślinnych /138/.

Zn > 1.000 mg/kg /43, 97, 171/, Cd > 1.000 mg/kg /43, 171/, Ni > 1.000 mg/kg /171/ i Mn > 1.000 mg/kg /97/.

Z kolei Tyler /186/ stwierdził ujemną korelację pomiędzy wydzielaniem dwutlenku węgla z poziomu organicznego leśnej gleby zbielicowanej położonej w pobliżu odlewni mosiądzu a łączną zawartością Cu i Zn w glebie (rys. 16).

Inne czynniki

Istnieje wiele występujących sporadycznie bądź lokalnie

Respiracja korzeni

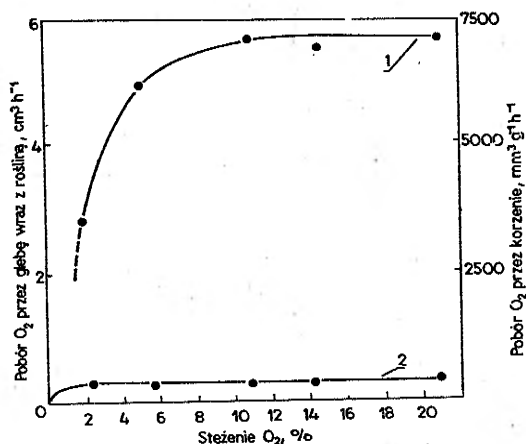
Korzenie roślin oddychają o wiele intensywniej niż gleba. Porównując dane tabeli 4 z tabelą 3 widać, że respiracja korzeni roślin jest nawet o trzy rzędy wielkości większa niż gleb. mineralnych. Żywe korzenie roślin stanowią w glebie "nitki" zwiększonej aktywności respiracyjnej. Stąd też, mimo że masa korzeni w stosunku do masy gleby stanowi niewielki ułamek, respiracja korzeni rosnących w glebie może być wielokrotnie większa niż całej masy glebowej, w której one rosną (rys. 17).

Tabela 4. Aktywność respiracyjna korzeni roślin (wg różnych autorów)

Roślina	O ₂ lub CO ₂	$\frac{\text{mm}^3 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}}{\text{cm}^3 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}}$		$\text{mm}^3 \text{ cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$	$\text{mm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$
		s.m. korzeni	ś.m. korzeni	objętość korzeni	powierzchnia korzeni
1	2	3	4	5	6
Fasola /161/	O ₂	5,050- 5,430	250- 325	225- 435	4,0-5,5
Fasola /110/	O ₂			257-373	
Soja /128/	O ₂		330- 470		
Łubin /110/	O ₂			200-813	
Kukurydza /145/	O ₂	2,850- 6,226			
Kukurydza /128/	O ₂		360- 580		
Kukurydza /110/	O ₂			240-630	
Kukurydza /114/	O ₂			47-475	
Kukurydza /84/	O ₂		30- 110		
Jęczmień /24/	O ₂		100- 650		
Jęczmień /117/	O ₂			205-443	
Ryż /114/	O ₂			25-900	

cd. tabeli 4.

1	2	3	4	5	6
Atriplex confertifolia /80/	CO ₂	20- 380			
Owies /48/	CO ₂		0- 1,500		
Derris elliptica /84/	O ₂	145- 165			
" " "	CO ₂	125- 160			
Senecio aquaticus /105/	O ₂	190- 380			
Senecio /6 odmian/ /105/	O ₂	3,500- 7,000			
Lucerna /110/	O ₂			135-550	
Marchew /128/	O ₂		115- 190		
Cebula /15/	CO ₂	5,100- 27,100	300- 1.600		
	O ₂	3,700- 24,000	100- 1.350		
Ziemniaki - cięte kłąby /128/	O ₂		41- 51		
Ziemniaki - cięte kłąby /129/	O ₂		240- 800		
Ziemniaki - całe kłąby /169/	O ₂		2,3- 3,2		
	CO ₂		2,7- 3,0		



Rys. 17. Pobór O_2 przez cały system korzeniowy żywej rośliny kukurydzy (w glebie) (1), oraz samej gleby (2) przy wilgotności 130 hPa w funkcji stężenia O_2 (na podstawie danych Raportu ICW /145/)

Część energii z procesów respiracji korzeni jest przetwarzana na podtrzymanie procesów życiowych i funkcji organizmu, część natomiast na przyrost masy korzeniowej (respiracja wzrostowa). Respiracja wzrostowa jest to ilość tlenu potrzebna na wyprodukowanie 1 g s.m. korzeni. Wartości tej respiracji wyznaczone przez Lambersa i współaut. (106, 107/ dla kilku gatunków roślin wynoszą 390 - 1.430 mgO_2/g s.m. Stwierdzono przy tym, że dla tej samej rośliny, (*Senecio aquaticus*) hodowanej w warunkach beztlenowych, respiracja wzrostowa była niemal trzykrotnie mniejsza niż roślin hodowanych w warunkach tlenowych /106/.

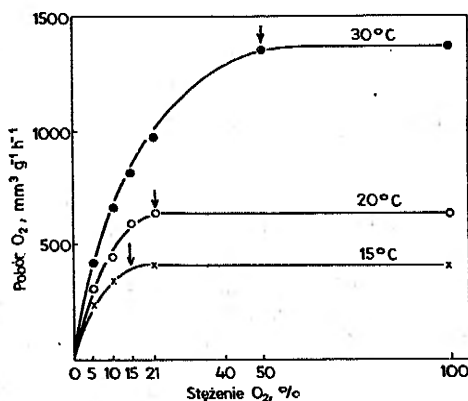
Dotychczasowe badania dotyczące respiracji korzeni roślin były prowadzone w warunkach laboratoryjnych, przeważnie na ciętych segmentach /14, 15, 24, 80, 110, 114, 117, 128, 129, 162/ bądź na całych systemach korzeniowych w płynnych pożywkach /105, 106, 107/, natomiast rzadko na nienaruszonych korzeniach żywych roślin rosnących w glebie /145, 161, 162/.

Aktywność respiracyjna korzeni zależy od czynników zewnętrznych (tlen, temperatura, dwutlenek węgla, opór mechaniczny gleby), a także od czynników wewnętrznych specyficznych dla danej rośliny, związanych z jej cechami gatunkowymi, wickiem, stanem fizjologicznym, aktywnością metaboliczną itp.

Czynniki zewnętrzne

Wpływ stężenia tlenu

Wpływ stężenia tlenu przy różnych temperaturach, na respirację ciętych korzeni przedstawia rysunek 18. Krzywa zależności ma dwie zasadnicze części: zakres ograniczenia prędkości respiracji przez stężenie tlenu oraz część płaską, gdzie respiracja nie zależy od stężenia tlenu.



Rys. 18. Wpływ stężenia O_2 przy różnej temperaturze na respirację korzeni cebuli - cięte segmenty 0-5 mm od końca korzenia (na podstawie danych Berry i współaut. /15/). Strzałki oznaczają krytyczne stężenie O_2 , poniżej którego następuje ograniczenie respiracji przez niewystarczający dostęp O_2

Respiracja w tym ostatnim zakresie osiąga swą maksymalną wartość dla danej temperatury i dalej będzie nazywana respiracją maksymalną (q_{max}). Krzywa ma przebieg podobny do charakterystyki respiracji mikroorganizmów tlenowych (patrz rys. 10), z tym, że krytyczne stężenie tlenu COC (od angielskiego critical oxygen concentration), poniżej którego następuje ograniczenie respiracji, jest znacznie wyższe w przypadku mikroorganizmów. Wzrasta ono wraz z temperaturą i wynosi np. dla ciętych korzeni cebuli 10-15% O_2 w temperaturze

15°C, osiągając wartości 20-50% O₂ w temperaturze 35°C /14, 15/.

Równie wysokie wartości COC dla respiracji ciętych korzeni *Eriophorum angustifolium* uzyskał Armstrong i współaut. /10/ : 15% O₂, Amoore /6/ około 20% O₂ dla ciętych korzeni groszku, Lambers /104/ 15% O₂ dla *Senecio aquaticus* w temperaturze 20°C.

Ponieważ aktywność oksydazy cytochromowej spada wyraźnie dopiero przy bardzo niskich stężeniach tlenu (poniżej 1%), można przyjąć, że przy COC na powierzchni korzeni stężenie tlenu w osi korzenia zbliża się do zera, COC zależy bowiem nie tylko od maksymalnej respiracji korzeni ($q_{\max}$), ale również od współczynnika radialnej dyfuzji tlenu (D_r) w tkance korzenia i od promienia tego korzenia (R), co wyraża równanie:

$$COC = \frac{q_{\max} R^2}{4D_r}$$

Z tego równania wynika, że im grubszy jest korzeń i im mniejszy jest współczynnik dyfuzyjności gazu w jego tkance, tym krytyczne stężenie tlenu jest wyższe.

Poza COC używane jest również stężenie tlenu odpowiadające połowie respiracji HRC (od angielskiego half respiration concentration), analogicznie do stałej Michaelisa. Wartości tego stężenia dla respiracji różnych segmentów korzeni kukurydzy wynoszą od 7,5 do 12%, zaś dla ciętych korzeni ryżu od 5,5 do 25,5% w temperaturze 25°C /114/, a dla *Senecio aquaticus* 2,5% /104/. Wyznaczone, opierając się na danych Berry i współaut. /15/, wartości HRC dla korzeni cebuli wynoszą 4 - 11%.

Istnieje pogląd, wyrażony przez Armstronga i współaut. /9, 10/, że te wysokie wartości COC, bądź HRC uzyskane dla ciętych korzeni *in vitro*, są artefaktem warunków pomiaru, a mianowicie zalaniem przestrzeni międzykomórkowych przez ciecz. Natomiast w nienaruszonych korzeniach *in vivo*, współczynnik dyfuzji gazów powinien być znacznie większy, a zatem COC powinno być mniejsze (patrz wzór).

Potwierdzeniem tego stanowiska są wyniki Armstronga i współaut. /10/, którzy uzyskali dla zanurzonych w agarze nienaruszonych korzeni całych roślin ryżu i *Eriophorum angustifolium*, wartość COC w granicach 1,6-2,7, HRC zaś wynosiło poniżej 0,1%.

Są to zatem wartości niemal o rząd wielkości niższe niż przytoczone uprzednio dla korzeni ciętych. Wyniki te są tym bardziej przekonujące, że ci sami autorzy, dla ciętych korzeni *Eriophorum angustifolium* stwierdzili, że COC dla respiracji wynosi 15%, HRC zaś 3%.

Również Lambers i współaut. /105/ podają dla całych systemów korzeniowych 6 odmian *Senecio*, rosnących w roztworze (ale odciętych od części nadziemnych), niskie wartości HRC, wynoszące około 2%, jakkolwiek wartość COC dla respiracji wydaje się być stosunkowo wysoka (ok. 20%).

Podobne wartości HRC korzeni gorczycy (0,5-2%) stwierdza Greenwood i współaut. /67, 68/.

Wartości COC, dla korzeni rosnących w warunkach glebowych, są zbliżone zarówno do wartości uzyskanych dla całych korzeni hodowanych w roztworze, jak i ciętych (tab. 5). Natomiast wartości HRC dla nienaruszonych korzeni w glebie są wyraźnie niższe niż dla korzeni ciętych, co jest zgodne ze stanowiskiem Armstronga i współaut. /10/, aczkolwiek nie są one tak niskie, jak autorzy ci sugerują.

Tabela 5. Porównanie wartości krytycznego stężenia tlenu (COC) i stężenia połowy respiracji (HRC) dla korzeni roślin (dane z różnych prac)

Korzenie	Roślina	COC, %	HRC, %
1	2	3	4
Cięte	Cebula /14, 15/ <i>Eriophorum angustifolium</i>	10-50	4-11
	/9/	15	3
	Groszek /6/	20	-
	Kukurydza /114/	-	7,5-12,0
	Ryż /114/	-	5,5-25,5
	<i>Senecio</i> /105/ <i>Eriophorum angustifolium</i>	15-20	2,0-2,5
Całe w roztworze	/9/ , ryż /9/ Gorczyca	1,6-2,7 ~20	< 0,1 0,5-10,0

cd. tabeli 5

1	2	3	4
	Kukurydza /145/	10	~2
Nienaruszone	Bawełna /178/	21	<1
w glebie	Groszek /162/	15	2-4

Ponieważ w warunkach glebowych trudno jest określić grubość błonki wodnej na powierzchni korzenia i jej rolę w ograniczaniu dopływu tlenu do korzeni nie łatwo jest stwierdzić na ile stężenie tlenu w powietrzu glebowym odpowiada jego stężeniu na powierzchni epidermy korzenia. Zagadnienie to będzie szerzej omówione w następnych opracowaniach.

Należy jednak podkreślić, że częściowe ograniczenie respiracji korzeni niekoniecznie oznacza zahamowanie ich wzrostu /68/. Efekty niedotlenienia korzeni będą pokazane w dalszych zeszytach Problemów Agrofizyki.

Wpływ dwutlenku węgla

Wiadomo, że dwutlenek węgla wywiera wpływ na szybkość respiracji tkanki roślinnej, ale dopiero przy wyższych stężeniach. Efekt ten na korzeniach był mało badany /126/ i stwierdzono jedynie, że respiracja korzeni jest w mniejszym stopniu uzależniona od stężenia dwutlenku węgla niż respiracja gleby.

Wpływ etylenu

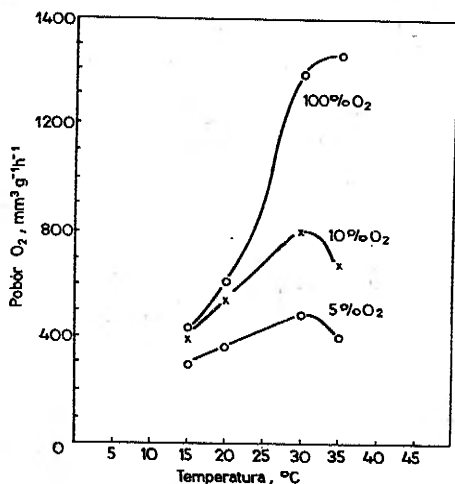
Nieliczne prace /141, 169/ wskazują, że etylen już w niskich stężeniach, porównywalnych z tymi, które występują w powietrzu glebowym (patrz dalsze części), wpływa stymulująco na respirację bulw ziemniaków.

Wpływ nawożenia NPK

Figlioli i współaut. /48/ stwierdzili, że aktywność respiracyjna korzeni owsa w roztworze pożywki była obniżana przy deficycie N i P. Dostępność K natomiast nie miała istotnego wpływu na respirację.

Wpływ temperatury

Podobnie jak respiracja mikroorganizmów, respiracja korzeni roślin wzrasta krzywoliniowo wraz z temperaturą (rys. 19). Początkowo gdy respiracja ograniczona jest przez reakcje chemiczne, wzrost ten jest szybki (Q_{10} około 2 lub więcej). Przy wyższych temperaturach transport substratów i produktów metabolizmu (tlen, dwutlenek węgla, cukry itp.), odbywający się głównie na drodze dyfuzji, staje się czynnikiem ograniczającym szybkość respiracji (Q_{10} wynosi ok. 1,2). W temperaturze powyżej 35°C układ protoplazmatyczny zaczyna się rozpadać.

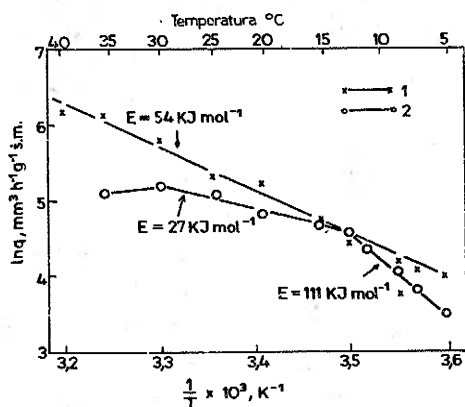


Rys. 19. Respiracja ciętych segmentów (0-5 mm od końca) korzeni cebuli w zależności od temperatury (na podstawie danych Berry /14/, Berry i współaut. /15/)

Arrheniusa, stwierdzając w większości przypadków /15, 24, 28, 110/ zmianę nachylenia prostej przedstawiającej zależność $\ln q$ dla korzeni od $1/T$ (rys. 20). Zmiana ta świadczy, iż czynnik ograniczający respirację zmienia się z temperaturą. Wyznaczone wartości energii aktywacji (E)

Ograniczenie respiracji poprzez procesy fizycznego transportu dyfuzyjnego występuje również w niższych temperaturach przy niższych stężeniach tlenu, co przedstawiają na rysunku 19 linie odpowiadające 5 i 10% O₂. Linie te zostały wykreślone na podstawie danych rysunku 18 z tym, że krzywe odpowiadające 5 i 10% O₂ odnoszą się do zakresu ograniczania respiracji przez tlen, natomiast krzywa dotycząca 100% O₂ wiąże się z ograniczeniem powodowanym przez inne czynniki niż dostęp tlenu.

Do reakcji oddychania korzeni stosowano równanie



Rys. 20. Respiracja ciętych korzeni jęczmienia (1) i kukurydzy (2) jako funkcja temperatury, przedstawiona wg równania Arrheniusa (na podstawie danych Carrey i współaut. /24/)

winno być wyższe. Zostało to potwierdzone na roślinach hodowanych zarówno w roztworze pożywki z mechaniczną przeszkodą w postaci kulek szklanych, gdzie badano pobór tlenu przez korzenie fasoli /161/, jak również w zagęszczonej glebie, w której oznaczono produkcję dwutlenku węgla przez korzenie bawełny /178/.

Należy zaznaczyć, że jakkolwiek przy zagęszczeniu gleby następuje nawet 5-krotny wzrost aktywności respiracyjnej korzeni w odniesieniu do jednostki masy, to masa całego systemu korzeniowego oraz całkowita jego aktywność respiracyjna są ujemnie skorelowane z zagęszczeniem (rys. 21).

Wpływ zasolenia gleby

Jednym z zewnętrznych czynników wpływających na aktywność respiracyjną korzeni jest stan zasolenia gleby. Stwierdzono /93/, że aktyw-

dla respiracji są dość zróżnicowane, i tak: Berry i współaut. /15/ dla korzeni cebuli podają wartości 7 - 59 kJ/mol, Lemon i współaut. /110/ też dla cebuli 45 - 75 kJ/mol, Carey zaś i współaut. /24/ dla kukurydzy 49 - 116 kJ/mol i dla jęczmienia 54 kJ/mol.

Wpływ oporu mechanicznego gleby

Korzenie roślin, penetrując zbitą warstwę gleby, wymagają większej ilości energii na pokonanie oporu mechanicznego. Stąd też ich zapotrzebowanie na tlen po-

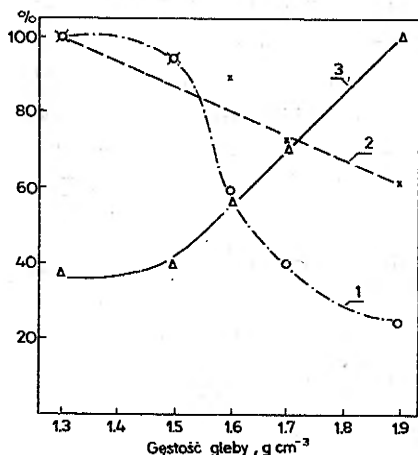
ność respiracyjna segmentów ciętych korzeni *Tamarix tetragyna* malała liniowo wraz ze wzrostem stężenia NaCl w środowisku.

Czynniki wewnętrzne

Ograniczenie respiracji

przez czynniki wewnętrzne jest związane z właściwościami oddychającej tkanki, uwarunkowanymi zarówno jej podłożem genetycznym i wiekiem fizjologicznym, jak i wpływem części nadziemnych roślin. Na ogół respiracja tkanek młodych jest wyższa niż starych.

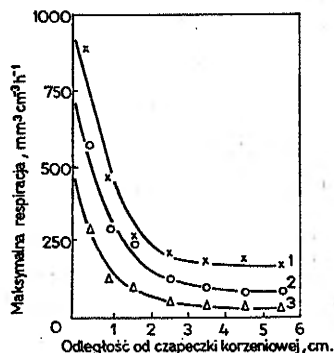
I tak stwierdzono, że respiracja korzeni jest największa w ich części epikalnej i wyraźnie maleje z odległością od czapeczki korzeniowej /14, 15, 114, 117/, co przykładowo pokazuje rysunek 22.



Rys. 21. Wpływ zagęszczenia gleby na respirację i masę korzeni bawełny, w % wartości maksymalnych (na podstawie danych Tacketta i współaut. /178/).

1 - masa suchych korzeni, 2 - ogólna produkcja CO₂ przez system korzeniowy, 3 - produkcja CO₂ z jednostki suchej masy korzenia

Respiracja korzeni w okresie vegetacji ulega swoistym zmianom, niezależnie od wpływu aktualnej temperatury czy wilgotności ośrodka. Respiracja korzeni wieloletniego krzewu pustynnego *Atriplex confertifolia*, mierzona nawet w stałej temperaturze, wykazuje maksimum wiosną i minimum jesienią. Zdaniem autorów może się to wiązać zarówno z następczym wpływem czynników środowiska, działających uprzednio, jak też z ogólnym, uwarunkowanym genetycznie, programem rozwoju rośliny /80/. W przypadku kukurydzy hodowanej w kontrolowanych warunkach, stwierdzono maksimum respiracji całego systemu korzeniowego, wynoszące około 0,8 l CO₂ na roślinę i dobę w fazie tworzenia wiechy. Następnie aktyw-



Rys. 22. Maksymalna respiracja korzeni ryżu jako funkcja odległości wzdłuż korzenia w atmosferze: 1 - 80% O_2 , 2 - 20,8% O_2 i 3 - 4,4% O_2 (na podstawie danych Luxmoora i współaut. [114/])

a zawartością cukrów w korzeniach, co wyklucza w tym przypadku poziom substratu jako przyczynę zmienności.

Jakkolwiek mechanizm opisanej zmienności nie został wyjaśniony, to nie ulega wątpliwości, że związany on jest z oświetleniem i obecnością części nadziemnych roślin [73, 74/].

Badania Hansena [73/] wykazały, że respiracja korzeni *Lolium multiflorum* L. w okresach 2-3-dniowych intensywnego oświetlenia była 3-4 razy większa niż w okresach niskiego oświetlenia. Po ścięciu liści respiracja zmalała i nie była uzależniona od naświetlenia, dopóki rośliny nie odrosły.

Stwierdzono również różnice w aktywności respiracyjnej korzeni roślin różnych stref klimatycznych [28/]. Respiracja korzeni rejonów chłodnych jest wyższa, w tych samych temperaturach, niż roślin rejonów cieplejszych. Zdaniem autorów większa respiracja korzeni roślin okolic chłodnych umożliwia im prowadzenie procesów życiowych w niskich tem-

ność respiracyjna malała do wartości około 0,4 l CO_2 na dobę i na roślinę, wokół której oscylowała aż do okresu starzenia się rośliny [8/].

Korzenie roślin, oprócz zmienności sezonowej, wykazują również zmienność dobową aktywności respiracyjnej. Huck i współaut. [84/] stwierdzili, że respiracja dzienna korzeni całych roślin (kukurydzy, soi i *Derris elliptica*), hodowanych w stałej temperaturze, była 25-50% większa niż w nocy. Badania natomiast przeprowadzane na segmentach korzeni odciętych od roślin w różnych porach dnia i nocy, nie wykazały dobowych zmian respiracji. Nie stwierdzono również korelacji między aktywnością respiracyjną

peraturach. Z drugiej strony cecha ta uniemożliwia im bytowanie w stre-
fie cieplejszej ze względu na nadmierne zużycie węglowodanów.

Lambers /104/ stwierdził, że respiracja *Senecio aquaticus* - rośliny odpornej na zalanie wodą, była w temperaturze 20°C niższa niż *Senecio jacobaea* - gatunku nieodpornego na zalanie wodą. Świadczyłoby to o tym, że niska aktywność respiracyjna korzeni może być cechą adaptacyjną, powodującą odporność rośliny na zalanie wodą.

Respiracja nasion w glebie

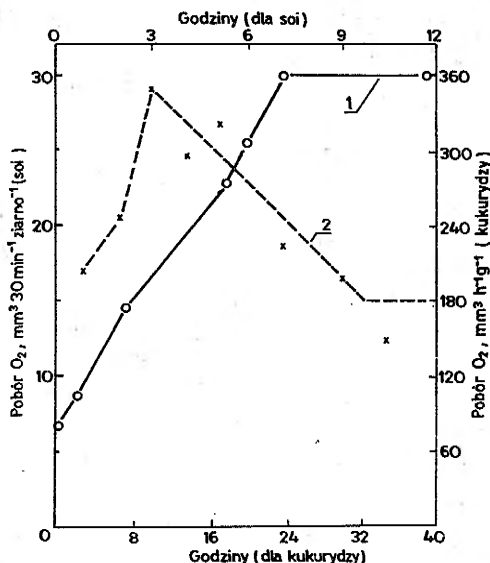
Niewiele jest danych odnośnie respiracji kiełkujących nasion w warunkach glebowych. Kiełkujące nasiona w początkowym okresie wchłaniania wody wielokrotnie zwiększają respirację w porównaniu do respiracji spoczynkowej (rys. 23). Zarówno intensywność respiracji, jak też prędkość jej przyrostu, są uzależnione od wilgotności, temperatury gleby, podobnie jak respiracja korzeni roślin.

W początkowym okresie wschodów istnieją przynajmniej dwa szlaki oddechowe, z których pierwszy "alternatywny" jest niewrażliwy na cjaniki a wrażliwy na kwasy hydroksyaminowe i na obniżenie stężenia tlenu, natomiast drugi jest normalnym oddychaniem poprzez system cytochromowy, wrażliwy na obniżenie stężenia tlenu. Przystawienie się jednego szlaku na drugi, w przypadku soi, następuje w ciągu pierwszych kilku godzin po namoczeniu nasion.

W odróżnieniu od korzeni roślin, respiracja nasion wzrasta ze stężeniem tlenu w całym zakresie stężenia występującego w glebie /33, 180, 189, 201/. Przykładowo zależność tę przedstawiono na rys. 24. Liniowy charakter zależności wskazuje, iż czynnikiem ograniczającym respirację jest w całym zakresie stężenia tlenu, dyfuzja tlenu.

RESPIRACJA GLEB W WARUNKACH POŁOWYCH

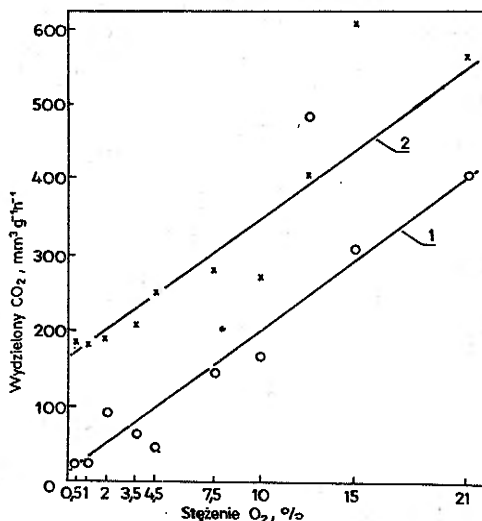
W warunkach polowych zapotrzebowanie roczne gleby na tlen wynosi przeciętnie wiele tysięcy kg na ha (tab. 6).



Rys. 23. Respiracja kiełkujących nasion kukurydzy (1) moczonych przez 14 godz. w wodzie przed rozpoczęciem pomiarów i soi (2) po uprzednim nasyceniu wodą przed rozpoczęciem pomiarów (na podstawie danych Yentura i współaut. /201/ i Wengela /189/)

Tlen ten jest zużywany na mikrobiologiczne utlenianie substancji organicznej w glebie oraz dla respiracji życiowej i wzrostowej korzeni. Względny udział tych trzech komponentów może wahać się w szerokich granicach (patrz dalej).

Tempo respiracji gleby w terenie zmienia się zarówno w czasie, jak i w przestrzeni, zależnie od omówionych już wcześniej czynników, takich jak: temperatura, wilgotność, substancja organiczna, a ponadto od rodzaju gleby, rodzaju i stanu pokrywy roślinnej, zabiegów rolniczych. Wartości dobowe respiracji różnych gleb w odmiennych warunkach przedstawia tab. 7.



Rys. 24. Wpływ stężenia tlenu na respirację kiełkujących nasion pszenicy (1) i *Agropyrum desertorum* (2). Wartości średnie (na podstawie danych Dasberga i współaut. /33/)

Tabela 6. Roczna respiracja gleb (dane z różnych prac)

Gleby	Wydzielony CO ₂	Wyliczony pobór O ₂ (przy założeniu RQ=1)
	kg ha ⁻¹	rok ⁻¹
1	2	3
Gleby wytworzone z glin pylastych, Kanada /36/	1 800-23 800	1 300-17 300
Gleby lasu mieszanego, Tennessee, USA /44, 140/	38 100	27 700
Gleby prerii, Missuori, USA /100/	16 750	12 180
Gleby leśne strefy chłod- nej, Minnesota, USA /142, 143/	26 000-29 000	18 900-21 200

1	2	3
Gleby tropikalne wiecznie zielonego lasu, Malajazja /127/	52 100	38 000
Gleby wiecznie zielonego lasu strefy ciepłej, Japonia /95, 123, 203/	30 900-47 200	22 500-34 300
Gleby leśne podgórskie i górskie, Japonia /94/	20 300-30 100	14 077-21 900
Gleby piaszczyste, lessowe i gliniaste, Niemcy /146/	9 400-12 800	6 800-9 300
Gleby Anglii /31/	8 000-12 200	5 800-8 900

Respiracja w profilu glebowym

Jakkolwiek jest oczywiste, że respiracja gleby szybko maleje wraz z głębokością, ze względu na zmniejszenie się ilości substancji organicznej masy korzeni, a często i temperatury, brak jest potwierdzenia tego bezpośrednimi pomiarami w warunkach polowych z powodu trudności metodycznych. Istniejące dane pochodzą z pomiarów respiracji przeprowadzonych w laboratorium, zwykle w innych (zazwyczaj wyższych temperaturach) niż w terenie /63, 64, 198/, jak również z wyliczeń aktywności respiracyjnej w oparciu o pomiary współczynnika dyfuzji i rozkładu stężenia tlenu w glebie /38, 146/.

Uzyskane wyniki z tego zakresu wskazują, że ponad 90% aktywności respiracyjnej gleby jest związane z poziomem próchnicznym lub ściółki.

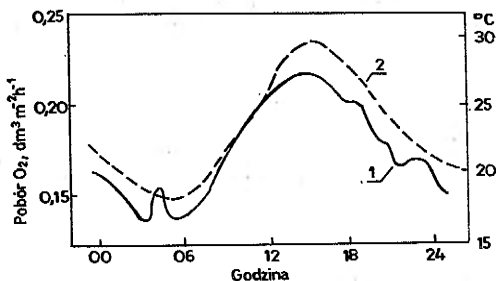
Roczna i dobowa dynamika respiracji gleb w polu

Respiracja gleb ulega dynamice zarówno dobowej, jak i rocznej. Przebieg dobowy respiracji przedstawia przykładowo rysunek 25. Wykazuje on maksimum w godzinach wczesnego popołudnia, co jest ściśle związane z maksimum temperaturowym. Minimum respiracji jest najczęściej nad ranem, przed wschodem słońca /20, 31, 124, 146/.

Tabela 7. Respiracja gleby w warunkach połowych w przedziale dobowym /dane z różnych prac/

Gleba	Wydzielanie CO ₂ dm ³ m ⁻² doba ⁻¹	Gleba	Wydzielanie CO ₂ dm ³ m ⁻² doba ⁻¹
Gleba torfowa /13/:		Gleba pod kukurydzę /122/	4,2
bez roślin	0,6-1,1	Gleba darniowo-bielicowa /124/:	
pod różnymi roślinami	1,2-2,2	pod lasem	3,9-12,7
Darniowo-bielicowe gleby		pod trawami	4,2-14,3
pod lasem /16/	0,1-1,5	pod żytem	3,5-10,4
Różne gleby w lizymetrach /19/	1,8-11,0 ^x	Gleby Anglii /133/	0,17-0,38
Gлина pyłasta pod bur.cukr. /20/	2,3-3,9	Gleby /146/:	
Gleby mineralne /31/	0,1-5,1	piaszczysta	12,1-15,8
Ciężka gleba ilasta /37/	0,3-2,8	lessowa	4,8-6,1
Gliny pyłaste /37/	1,1-7,9	gliniasta	6,1-7,3
Gleba piaszczysta pod		Gleby tropikalne /160/	3,7-31,0
peluszką /56/	0,2-1,0	Gleby lasu tropikalnego,	
Różne gleby /113/	1,6-28,4	Jawa /187/	2,0-2,4
Gleby nieobsiane /121/	1,8-6,9	Gleba łąkowa klimatu aridowego /191/	0,3-2,2
" obsiane /121/	4,0-20,2	Gleba leśna /203/	1,2-13,3

^x Pobór O₂



Rys. 25. Dzienna respiracja gleby (1) i dynamika temperatury (2), (na podstawie danych Currie /31/)

Aktywność respiracyjna gleb w warunkach polowych zmienia się w ciągu roku w zależności od temperatury i wilgotności gleby oraz stanu i wieku pokrywy roślinnej, a także zabiegów uprawowych i stosowanych środków chemicznych. Większość publikowanych danych na ten temat uzyskano dla warunków klimatu umiarkowanego, gdzie występuje wyraźne maksimum wydzielania dwutlenku węgla w okresie letnim /31, 36, 37, 124, 182, 191, 203/.

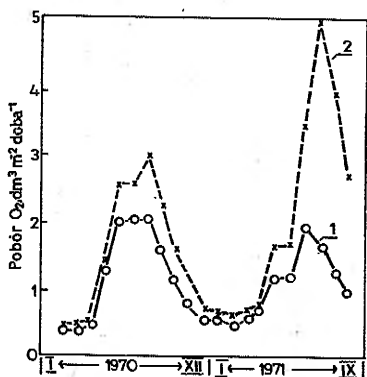
Typowy przykład takiego przebiegu pokazuje rysunek 26.

Wpływ pokrywy roślinnej na respirację gleby w polu

Wpływ pokrywy roślinnej na bilans tlenu i dwutlenku węgla w glebie zmienia się w trakcie rozwoju tej pokrywy /13, 19, 30, 31, 36, 113, 121, 125/. W szczytowym okresie aktywności roślin (intensywny wzrost, kwitnienie) spowodowany przez nie przyrost wydzielania dwutlenku węgla z gleby może przewyższać respirację samej gleby (rys. 26).

Z reguły jednak wzrost respiracji gleby pod wpływem obecności pokrywy roślinnej, stanowi 40-100% respiracji glebowej.

Nie cały jednak przyrost tej respiracji można przypisać oddychaniu żywych korzeni, gdyż istotną rolę odgrywa tutaj rozkład ich wydzielin



Rys. 26. Roczna respiracja gleby bez roślin (1) i z roślinami (2) w Anglii (na podstawie danych Currie /31/)

ni roślin aktualnie rosnących (3/5) oraz rodzimej substancji organicznej (ok. 1/5) zawartej w glebie wziętej do doświadczenia.

oraz korzeni i ich szczątków obumarających w czasie wegetacji.

Sauerbeck i współaut. /157a/ stwierdzili, na przykładzie pszenicy i gorczycy hodowanych w obecności $^{14}\text{CO}_2$, że w okresie wegetacji tych roślin ulegało mineralizacji około 3-krotnie więcej węgla niż wynosiła jego ilość pozostawiona w glebie w korzeniach podczas zbioru roślin. Tylko około 1/5 całkowitej ilości dwutlenku węgla wydzielonego w okresie wegetacji pochodziła, zdaniem autorów, z oddychania żywych korzeni, natomiast reszta była wynikiem rozkładu wydzielin korzeniowych i szczątków obumarłych korzeni

Wpływ innych czynników na respirację gleby w warunkach polowych

Spośród innych czynników wpływających na respirację gleby w polu należy wymienić zabiegi agrotechniczne, sposób użytkowania gleby, rzeźbę terenu.

Nie ma zgodności poglądów co do wpływu orki na aktywność respiracyjną gleby. Richter /146/ na trzech glebach stwierdził większą aktywność respiracyjną przy uprawie zerowej, w porównaniu do uprawy głębokiej grabką. Grabert /60/ natomiast podaje, że wraz z pogłębieniem orki następuje zwiększenie całkowitej respiracji gleby.

De Jong /36/, porównując aktywność respiracyjną gleby gliniastej ugorowanej, pod uprawą roślin zbożowych i pod użytkowaniem zielonym, z

uwzględnieniem rzeźby terenu, stwierdził najniższą aktywność respiracyjną w glebie ugorowanej, a najwyższą pod użytkiem zielonym. Aktywność ta wyraźnie zwiększała się w dół zbocza, będąc u podnóża dwukrotnie wyższa niż na wierzchowinie.

Hall i współaut. /72/, badając wpływ spasanania i koszenia łąki na respirację gleby, stwierdzili większą aktywność respiracyjną gleby spasananej.

PODSUMOWANIE

Celem badań respiracji środowiska glebowego, z punktu widzenia jego aeracji, jest umożliwienie ilościowego określenia wielkości respiracji (w przestrzeni i w czasie) w dowolnym stanie zmniejszających się dynamicznie warunków tego środowiska.

Dotychczas rozpoznano czynniki wpływające na respirację, a w przypadku ważniejszych z nich, jak temperatura, wilgotność i stężenie tlenu podjęto próby ilościowego ujęcia ich wpływu. Próby te nie zawsze są zadowalające i nie ujmują warunków skrajnych, takich jak: okresy bez-tlenowe, przegrzanie, przesuszenie czy zamrożenie gleby.

Z drugiej strony istnieje wprawdzie wiele prac, np. odnośnie wpływu substancji organicznej na respirację gleby, ale różnorodność materii organicznej nie pozwala na ilościowe ujęcie ich wpływu.

W przypadku innych czynników zarówno bezpośrednich (np. zasobność w składniki pokarmowe, pH, obecność zanieczyszczeń), jak i pośrednich (np. zabiegi uprawowe) badania mają charakter fragmentaryczny lub początkowy.

Należy podkreślić, że przy oddziaływaniu każdego z tych czynników na respirację gleb sytuację komplikuje zjawisko histerezy (powszechne w układach biologicznych), które nie było praktycznie w dotychczasowych badaniach uwzględniane.

Respiracja środowiska glebowego obejmuje zasadniczo dwie składowe: respirację mikroorganizmów glebowych oraz respirację części podziemnych i nasion roślin. Udział tych składowych jest zmienny w czasie i w szczy-

towym okresie wzrostu roślin respiracja korzeni może przewyższać respirację mikroorganizmów.

Należy nadmienić, że obie składowe respiracji środowiska glebowego są z sobą powiązane. Obecność bowiem korzeni w glebie nie tylko zwiększa wielkość ogólnego zapotrzebowania na tlen o respirację żywych korzeni, ale również stymuluje respirację mikrobiologiczną samej gleby poprzez wnoszenie wydzielin korzeniowych i resztek obumierających korzeni stanowiących łatwo rozkładalny substrat dla mikroorganizmów.

Obie wymienione składowe respiracji są uzależnione zasadniczo od tych samych czynników, ale nie w ten sam sposób np. mikroorganizmy są bardziej odporne na przesuszenie niż korzenie roślin. Niektóre zaś z czynników dotyczą jednej ze składowych, np. zwężność wpływa tylko na respirację korzeni, z kolei zaś substancja organiczna gleby - na respirację mikroorganizmów.

Z powyższych rozważań widać, że istnieje konieczność pogłębiania znajomości wpływu poszczególnych czynników na respirację środowiska glebowego, jak też ich łącznego oddziaływania, z uwzględnieniem wpływu czasu i związanego z tym zjawiska histerezy.

Autorzy są wdzięczni Panu Profesorowi dr hab. Władysławowi Myśkowowi z IUNG Puławy za krytyczne przejrzenie pracy i cenne uwagi.

PIŚMIENNICTWO

1. Abdel-Ghaffar A.S., El-Shakweer M.H.A., Bakakat M.A., Effect of organic matter and salts on the activity of some soil enzymes, [W:] "Soil Organic Matter Studies", Proc. Symp. IAEA, FAO and Agrochimica, Braunschweig, Sept. 1976, Vol. II, Vienna, Austria, IAEA, 319, 1977.
2. Abrasimova L.N., Use of manometric method for studying gas exchange processes in soil (Ros.), Pochvov., 11, 133, 1973.
3. Abrasimova L.N., Hysteresis and temperature dependences of O_2 and CO_2 gas exchange processes in soils (Ros.), Pochvov., 6, 86, 1979.

4. Adamczyk-Winiarska Z., Król M., Kobus J., Microbial oxidation of elemental sulphur in brown soil, *Plant and Soil*, 43, 95, 1975.
5. Adamse A.D., Hoeks J., de Bont J.A.M., van Kessel J.F., Microbial activities in the soil near a leak of natural gas (Hol.), SIAB-report 6, The Hague, 15 pp., 1972.
6. Amooore J.E., Dependence of mitosis and respiration in roots upon oxygen tension, *Proc. Royal Soc.*, 154, 109, 1961.
7. Andersen J.M., Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *J. Ecology*, 10, 361, 1973.
8. André M., Massimino D., Daguenet A., Daily patterns under the life cycle of a maize crop. I. Photosynthesis, transpiration, respiration, *Physiol. Plant.*, 43, 397, 1978.
9. Armstrong W., Aeration in higher plants. *Adv. in Botanical Res.*, 7, 225, 1979.
10. Armstrong W., Gaynard T. J., The critical oxygen pressures for respiration in intact plants, *Physiol. Plant.*, 37, 200, 1976.
11. Artyushenko O.F.; A contribution to biological soil activity (Ros.), *Pochvov.*, 4, 134, 1969.
12. Bartha R., Lanzilotta R. P., Pramer D., Stability and effects of some pesticides in soil, *Appl. Microbiology*, 15, 67, 1967.
13. Belkovsky V.I., Reshetniak A.P., Dynamics of CO₂ emanation from the peaty soil under various crops (Ros.). *Pochvov.*, 6, 57, 1981.
14. Berry L. J., The influence of oxygen tension on the respiration rate in different segments of onion roots, *J. Cell and Comp. Physiol.*, 33, 41, 1949.
15. Berry L. J., Norris W. E., Studies of onion root respiration I. Velocity of oxygen consumption in different segments of roots at different temperatures as a function of partial pressure of oxygen, *Biochim. Biophys. Acta*, 3, 593, 1949.
16. Blijev Yu. K., Martynov A.N., Effect of chemical maintenance of forests on the biological activity and agrochemical properties of the soil (Ros.). *Pochvov.*, 12, 89, 1978.

17. Boussignault J., Lévy A., Mémoire sur la composition de l'air confiné dans le terre végétale. Ann. de Chemie et Physique, Serie 3, 37, 5, 1853.
18. Bridge B. J., Rixon A. J., Oxygen uptake and respiratory quotient of field soil cores in relation to their air - filled pore space, J. Soil Sci., 27, 279, 1976.
19. Brown N. J., Fountaine E. R., Holden M. R., The oxygen requirement of crop roots and soils under near field conditions, J. Agric. Sci., 64, 195, 1965.
20. Brown K.W., Rosenberg N. J., Energy and CO₂ balance of an irrigated sugar beet (*Beta vulgaris*) field in the Great Plains, Agron. J., 63, 207, 1971.
21. Bryant R. D., Gordy E. A., Laishley E. J., Effect of soil acidification on the soil microflora, [W:] "Water, Air, and Soil Pollution", D. Reidel Publishing Co., Dodrecht, Holland; and Boston, USA, 437, 1979.
22. Buckingham E., Contributions to our knowledge of the aeration of soils, U. S. Dept. Agr. Bur. Soils Bul., 25, 1, 1904.
- 22a. Burns R. G., Microbial activity at soil colloid surfaces, Bull. ISSS, 60, 79, 1981/82.
23. Cannon W. A., Free E. E., Physiological features of roots with especial reference to the relation of roots to aeration of the soil, Carnegie Inst. Wash. Publ., 368, 1, 1925.
24. Carey R. W., Berry J. A., Effects of low temperature on respiration and uptake of rubidium ions by excised barley and corn roots, Plant Physiol., 61, 858, 1978.
25. Chandra P., Furtick W. R., Bollen W. B., The effect of four herbicides on microorganisms in nine Oregon soils, Weeds, 8, 589, 1960.
26. Chase F. E., Gray P. H. H., Use of the Warburg respirometer to study metabolic activity in soil, Nature, 171, 481, 1953.
27. Clements F. E., Aeration and air content. The role of oxygen in root activity, Carnegie Inst. Wash. Publ., 315, 1, 1921.

28. Crawford R. M. M., Palin M. A., Root respiration and temperature limits to the North-South distribution of four perennial maritime plants, *Flora*, 171, 338, 1981.
29. Croswell E. T., Waring S. A., Effect of grinding on the decomposition of soil organic matter II. Oxygen uptake and nitrogen mineralization in virgin and cultivated cracking clay soils, *Soil Biol. Biochem.*, 4, 435, 1972.
30. Currie J. A., Movement of gases in soil respiration, [W:] "Sorption and Transport Processes in Soil", S.C.I. Monograph No. 37, Soc. of Chem. Industry, London, 152, 1970.
31. Currie J. A., Soil respiration, *Techn. Bull.*, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, 29, 461, 1975.
32. Das A. C., Carbon dioxide evolution from soils. Part 1-A preliminary study, *Technology*, 7, 252, 1970.
33. Dasberg S., Enoch H., Hillel D., Effect of oxygen and carbon dioxide concentration on the germination of range grasses, *Agron. J.*, 58, 206, 1966.
34. Dąbek-Szreniawska M., Drażkiewicz M., Problems of Microorganisms Sorption in Soils (Pol.), *Problemy Agrofizyki*, Ossolineum, Wrocław-Warszawa-Kraków-Gdańsk, pp. 55, 1977.
35. Dehérain P. P., Demoussy E., Sur l'oxydation de la matière organique du sol, *Ann. Agron.*, 22, 305, 1896.
36. de Jong E., Soil aeration as affected by slope position and vegetative cover, *Soil Sci.*, 131, 34, 1981.
37. de Jong E., Redmann R. E., Ripley E. A., A comparison of methods of measure soil respiration, *Soil Sci.*, 127, 300, 1979.
38. de Jong E., Schappert H. J. V., Calculation of soil respiration and activity from CO₂ profiles in the soil, *Soil Sci.*, 113, 328, 1972.
39. Dobson A. L., Wilson A. A., Respiration studies on soil treated with some hydrocarbons, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 28, 536, 1964.
40. Doelman P., Haanstra L., Effect of lead on soil respiration and hydrogenase activity, *Soil Biol. Biochem.*, 11, 475, 1979.

41. Doelman P., Haanstra L., Effect of lead on the decomposition of organic matter, *Soil Biol. Biochem.*, 11, 481, 1979.
42. Drobnik J., The effect of temperature on soil respiration, *Folia microbiol.*, 7, 132, 1962.
43. Ebregt A., Boldewijn J. M. A., Influence of heavy metals in spruce forest soil and amylase activity, CO_2 evolution from starch and soil respiration, *Plant and Soil*, 47, 137, 1977.
44. Edwards N. T., Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components, *Ecology*, 54, 406, 1973.
45. Ekpete D. M., Cornfield A. H., Effect of varying static and changing moisture levels during incubation on the mineralization of carbon in soil, *J. Agric. Sci.*, 64, 205, 1965.
46. *Environmental Biology*, Altman P. L., Dittmer D. S., Eds., Fed. Amer. Soc. for Experimental Biology, Biological Handbooks, Bathesda, Maryland, pp. 694, 1966.
47. Fields M. L., Der R., Hemphill D. D., Influence of DCPA on selected soil microorganisms, *Weeds*, 15, 195, 1967.
48. Figliolia A., Izza C., Pagliara S., Effect of some nutritive elements on *Avena sativa* root respiration (Wł.), Note I, Istituto Sperimentale per la Nutrizione delle Piante, Roma, 1, 1977.
49. Filip Z., Clay minerals as a factor influencing the biochemical activity of soil microorganisms, *Folia Microbiol.*, 18, 56, 1973.
50. Filip Z., Interrelationships between microorganisms and clay minerals and their influence on soil dynamics (Niem.). Habilitation thesis, Justus Liebig-Univ., Giessen, pp. 173, 1975.
51. Filip Z., Haeber K., Montin J. P., Influence of clay minerals on growth and metabolic activity of *epicoccum nigrum* and *stachybotrys chartarum*, *Soil Biol. Biochem*, 4, 135, 1972.
52. Fletcher W. W., The effects of herbicides on soil microorganisms, [W:] "Herbicides and the Soil", Woodford E. K., Sagar G. R., Eds., Blackwell G. R. Sci. Publ., Oxford, 20, 1960.

53. Franz G., The influence of altitude, precipitation and temperature in the investigated region on humus content and microbial activity in soil samples from Nepal, *Pedobiol.*, 16, 136, 1976.
54. Fujihara M. P., Gorland T. R., Wildung R. E., Drucker H., Response of microbiota to the presence of heavy metals in soils, *Ann. Meeting of the Amer. Soc. Microbiol.*, 73, 32, 1973.
55. Funke B. R., Harris J. O., Early respiratory responses of soil treated by heat or drying, *Plant and Soil*, 28, 38, 1968.
56. Giedrojć B., Kowaliński S., The influence of moisture on the CO₂ and O₂ content in the air of a sandy soil (Pol.), *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.*, 88, 33, 1968.
57. Gilbert R. G., Griebel G. E., Stimulation of soil respiration by volatiles from alfalfa, *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, 33, 270, 1969.
58. Gliński J., Stepniewski W., The influence of different substances on the accumulation of high CO₂ concentrations in soils, *Polish J. Soil Sci.*, 6, 63, 1973.
59. Gołębiowska J., *Agricultural Microbiology (Pol.)*, PWRiL, Warszawa, pp. 99, 1975.
60. Grabert D., Measurements of soil respiration in a model experiment on the deeping of the arable layer (Niem.), *Albrecht-Thaer-Arch.*, 12, 681, 1968.
61. Grabert D., Steinbrenner K., Some basic investigations on subsoil improvement of sandy soils. I. The composition of the atmosphere and soil respiration (Niem.), *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene, Zweite-Naturwissenschaftliche-Abteilung*, 127, 471, 1972.
62. Grable A. R., Soil aeration and plant growth, *Adv. Agron.*, 18, 58, 1966.
63. Grechin I. P., Ignatiev N. N., Molecular oxygen consumption and carbon dioxide production by soddy-podzolic soils (Ros.), *Dokl. Timiriaz. Selskhoz. Akad.*, 139, 287, 1968.
64. Grechin I. P., Ignatiev N. N., Adsorption of molecular oxygen and release of carbon dioxide by some soils (Ros.), *Pochvov.*, 6, 46, 1969.

65. Greenwood D. J., The effect of oxygen concentration on the decomposition of organic materials in soils, *Plant and Soil*, 14, 360, 1961.
66. Greenwood D. J., Nitrification and nitrate dissimilation in soil, II. Effect of oxygen concentration. *Plant and Soil*, 17, 378, 1962.
67. Greenwood D. J., Root growth and oxygen distribution in soil, *Trans. 9th Int. Congr. Soil. Sci., Adelaide, Austr.*, 1, 823, 1968.
68. Greenwood D. J., Goodman D., Studies on the supply of oxygen to the roots of mustard seedlings (*Sinapis alba* L.), *New Phytol.*, 70, 85, 1971.
69. Griebel G. E., Owens L. D., Nature of the transient activation of soil microorganisms by ethanol or acetaldehyde, *Soil Biol. Biochem.*, 4, 1, 1972.
70. Grossbard E., The effect of repeated field applications of four herbicides on the evolution of carbon dioxide and mineralization of nitrogen in soil, *Weed Research*, 11, 263, 1971.
71. Haider K., Filip Z., Martin I. P., Influence of montmorillonite on the biomass production and matter exchange between products caused by some microorganisms (Niem.), *Arch. Mikrobiol.*, 73, 201, 1970.
72. Hall D. M., Grossbard E., The effect of grazing or cutting a perennial ryegrass and white clover sward on the microflora of the soil, *Soil Biol. Biochem.*, 4, 199, 1972.
73. Hansen G. K., Utilization of photosynthates for growth, respiration, and storage in tops and roots of *Lolium multiflorum*, *Physiol. Plant.*, 42, 5, 1978.
74. Hansen G. K., Jensen C. R., Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum*, *Physiol. Plant.*, 39, 275, 1977.
75. Hattori T., *Microbial Life in the Soil, An Introduction*, Marcel Dekker, Inc., New York, 43, 1973.
76. Hattori T., Furusaka H., Chemical activities of *Azotobacter agilis* adsorbed on a resin, *J. Biochem. (Tokyo)*, 50, 312, 1961.

77. Heising W., Seeboldt M., Influence of straw manuring on the biological activity of a lessivé chernozem (Niem.). *Zbl. Bakt., II. Abt.*, 134, 480, 1979.
78. Hoeks J., Changes in composition of soil air near leaks in natural gas mains, *Soil Sci.*, 113, 46, 1972.
79. Hoeks J. Effect of leaking natural gas on soil and vegetation in urban areas, Pudoc, Centre for Agricultural Publishing and Documentations, Wageningen, pp. 120, 1972.
80. Holthausen R. S., Caldwell M. M., Seasonal dynamics of root system respiration in *Atriplex confertifolia*, *Plant and Soil*, 55, 307, 1980.
81. Hopkins R. M., Patrick W. H., Combined effects of oxygen concentration and soil compaction on root penetration, *Soil Sci.*, 108, 408, 1969.
82. Howard P. J. A., Relations between activity of organisms and temperature and the computation of the annual respiration of microorganisms decomposing leaf litter, IV Int. Coll. Soil Zoology. *Ann. Zool. Animale Hors, Serie*, 197, 1971.
83. Howard P. J. A., Howard D. M., Respiration of decomposing litter in relation to temperature and moisture, *Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter*, *Oikos*, 33, 457, 1979.
84. Huck M. G., Hageman R. H., Hansen J. B., Diurnal variation in root respiration, *Plant Physiol.*, 37, 371, 1962.
85. Huntjens J. L. M., Odsterveld-van Vliet W. M., Sayed S. K. Y., The decomposition of organic compounds in soil, *Plant and Soil*, 1-2, 227, 1981.
86. Hutchins L. M., Studies on the oxygen supplying power of the soil together with quantitative observations on the oxygensupplying power for seed germination, *Plant and Soil*, 1, 95, 1926.
87. Ivarson K.C., Sowden F. J., Effect of frost action and storage of soil at freezing temperatures on the free aminoacids, free sugars and respiratory activity of soil, *Can. J. Sci.*, 50, 191, 1970.
88. Jager G., Changes in the activity of soil microorganisms influenced by physical factors (drying-remoistening, freezing-thawing), *Proc.*

- Coll. on Dynamics of Soil Communities, Progress in Biology, Friedr. Vieweg and Sohn GmbH, North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Braunschweig, 178, 1967.
89. Jager G., Bruins E. H., Effect of repeated drying at different temperatures on soil organic matter decomposition and characteristics and on the soil microflora, *Soil Biol. Biochem.*, 7, 153, 1975.
 90. Jagnow G., Soil respiration, nitrogen mineralization and humus decomposition in East African soils after drying and re-wetting, *Z. Pfl. Bodenkunde*, 131, 56, 1972.
 91. James W. O., Plant respiration, [W.] "An Introduction to Plant Physiology", Oxford Univ. Press, Chap. 3, 1973.
 92. Jensen V., Effects of lead on biodegradation of hydrocarbons in soil. *Oikos*, 28, 220, 1977.
 93. Kalir A., Poljakoff-Mayber A., Effect of salinity on respiratory pathways in root tips of *Tamarix tetragyna*. *Plant Physiol.*, 57, 167, 1976.
 94. Kanazawa S., Asami T., Takai Y., Characteristics of soil organic matter and soil respiration in subalpine coniferous forest of Mt. Shigayama, 3. Soil respiration under field conditions (Jap.). *J. Sci. Soil Manure*, 47 /12/, 549, 1976.
 95. Kirita H., Studies of soil respiration in warm-temperate evergreen broadleaf forests of southwestern Japan (Jap.). *Jap. J. Ecol.*, 2, 230, 1971.
 96. Kobus J., Pacewiczowa T., Effect of clay minerals on the biological activity of light soils (Pol.). *Roczn. Glebozn.*, 16, 53, 1966.
 97. Komai Y., Yamada K., Yamaguchi M., Effects of heavy metals on several microbiological activities in soil, 1. Effects on carbon dioxide evolution, nitrogen immobilization and urease activity, *J. Sci. Soil and Manure, Japan*, 52, 305, 1981.
 98. Kowalik P., Stępniewski W., The significance of soil aeration for plants, *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.*, 220, 61, 1979.
 99. Kratochvil D. E., Determination of the effect of several herbicides on soil microorganisms, *Weeds*, 1, 25, 1951.

100. Kucera C. L., Kirkham D. R., Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri, *Ecology*, 52, 912, 1971.
101. Kulińska D., Effect of herbicides on oxygen uptake by soil (Pol.), *Rocz. Nauk Roln.*, 93-A-2, 229, 1967.
102. Kunc F., Stotzky G., Effect of clay minerals on heterotrophic microbial activity in soil, *Soil Sci.*, 118, 186, 1974.
103. Lahav N., Keynan A., The influence of bentonite and attapulgite on the respiration of *Bacillus subtilis*, *Canad. J. Microbiol.*, 8, 565, 1962.
104. Lambers H., Respiration and NADH-oxidation of the roots of flood-tolerant and flood-intolerant *Senecio* species as affected by anaerobiosis, *Physiol. Plant.*, 37, 117, 1976.
105. Lambers H., Smakman G., Respiration of the roots of floodtolerant and flood-intolerant *Senecio* species: affinity for oxygen and resistance to cyanide, *Physiol. Plant.*, 42, 163, 1978.
106. Lambers H., Steingröver E., Efficiency of root respiration of a flood-tolerant and a flood-intolerant *Senecio* species as affected by low oxygen tension, *Physiol. Plant.* 42, 179, 1978.
107. Lambers H., Steingröver E., Growth respiration of a floodtolerant and a flood-intolerant *Senecio* species: correlation between calculated and experimental values, *Physiol. Plant.*, 43, 219, 1978.
108. Lawrie A. C., Wheeler C. T., Nitrogen fixation in the root nodules of *Vicia faba* L., in relation to the assimilation of carbon. II. The dark fixation of carbon dioxide. *New Phytol.*, 74, 437, 1975.
109. Lemon E. R., Erickson A. E., The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode, *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, 16, 160, 1952.
110. Lemon E. R., Wiegand C. L., Soil aeration and plant root relations. II. Root respiration, *Agron. J.*, 54, 171, 1962.
111. Lomberger I., Máté F., Investigations of relationship between biological activity and liming of acid soils (Węg.), *Agrokem. Talaj.*, 19, 197, 1970.

112. Longsmuir I. S., Respiration rate of bacteria as a function of oxygen concentration, *Biochem. J.*, 57, 81, 1954.
113. Lundegårdh H. G., Carbon dioxide evolution of soil and crop growth, *Soil Sci.*, 23, 417, 1927.
114. Luxmoore R. J., Stolzy L. H., Letey J., Oxygen diffusion in the soil-plant system, II. Respiration rate, permeability, and porosity of consecutive excised segments of maize and rice roots, *Agron. J.*, 62, 322, 1970.
115. Lyda S. D., Robinson G. D., Soil respiratory activity and organic matter depletion in an arid Nevada soil, *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, 33, 92, 1969.
116. Macfadyen A., Inhibitory effects of carbon dioxide on microbial activity in soil, *Pedobiologia*, 13, 140, 1973.
117. Machlis L., The respiratory gradient in barley roots, *Amer. J. Bot.*, 31, 281, 1944.
118. Marshall K. C., Sorptive interactions between soil particles and microorganisms, [W] *Soil Biochemistry*, vol. 2, McLaren A. D., Skujins J., Eds., Marcel Dekker, Inc., New York, 1971.
- 118a. Marszewska-Ziemiecka J., *Microbiology of Soil and Manures /Pol/, PWRiL, Warszawa, 1969.*
119. Mikkelsen J. P., Effects of lead on the microbiological activity in soil, *Tidsskrift for Plantea*, 78, 509, 1974.
120. Miller R. D., Johnson D. D., The effect of soil moisture tension on carbon dioxide evolution, nitrification, and nitrogen mineralization, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 28, 644, 1964.
121. Moneim A., Kruglov Yu. V., Effect of the herbicide Atrazine on the biological activity of soils and the microflora of maize rhizobium, *Pochvov.*, 5, 64, 1981.
122. Moss D. N., Musgrave R. B., Lemon E. R., Photosynthesis under field conditions, III. Some effects of light, carbon dioxide, temperature and soil moisture on photosynthesis, respiration and transpiration of corn, *Crop Sci.*, 1, 83, 1961.

123. Nakane K., Dynamics of soil organic matter in different parts of a slope under evergreen oak forest (Jap.), Jap. J. Ecol., 25, 206, 1975.
124. Nikolaeva I. N., Air Conditions of Soddy-Podzolic Soils, Izd-vo "Kolos", Moskva, pp. 160, 1970.
125. Nilouskaya N. T., Kovalenko V. K., Laptev V. V., Uptake and liberation of carbon dioxide by plants and microorganisms under artificial environment conditions (Ros.), Sov. Plant Physiol., 17, 567, 1970.
126. Norris W. E., Wiegand C. L., Johanson L., Effect of carbon dioxide on respiration of excised onion root tips in high oxygen atmospheres, Soil Sci., 88, 144, 1959.
127. Ogawa H., Litter production and carbon cycling in Pasch Forest, Malaysian IBP Synthesis Meeting, Kuala Lumpur, August 1974.
128. Ohmura T., Howell R. W., Inhibitory effect of water on oxygen consumption by plant materials, Plant Physiol., 35, 184, 1960.
129. Owings T. R., Iritani W. M., Nagel C. W., Respiration rates and sugar accumulation in normal and moisture stressed Russet Burbank potatoes, Amer. Potato J., 55, 211, 1978.
130. Palissa A., Koepke E., Biological effect of a synthetic soil conditioner (Niem.), Zbl. Bakteriell. Parasit, Infektionskrankh., Hyd., 125, 273, 1970.
131. Papendick R. I., Runkles R., Transient-state diffusion in soil, II. A case when rate of oxygen consumption varies with time, Science, 102, 4, 223, 1966.
132. Pareilleux A., Maignan C., Metabolic activity of *Candida lipolytica* absorbed on bentonites with hydrophobic chains, Can. J. Microbiol., 22, 1065, 1976.
133. Parkinson K. J., An improved method for measuring soil respiration in the field, J. Appl. Ecology, 18, 221, 1981.
134. Parr J. F., Reuszer H. W., Organic matter decomposition as influenced by oxygen level and method of application to soil, Proc. Soil Sci. Soc. Am., 23, 214, 1959.

135. Plant Physiology (Pol.), Zurzycki J., Michniewicz M., Eds., PWRiL, Warszawa, 263, 1977.
136. Prusinkiewicz Z., Microbiological activity of soils as a function of the soil-water potential, Polish J. Soil Sci., 7, 81, 1974.
137. Quilt P., Grossbard E., Wright S. J. L., Effects of the herbicide barban and its commercial formulation Carbyne on soil micro-organisms, J. Appl. Bacteriology, 46, 431, 1979.
138. Raison R. J., McGarity J. W., Effects of ash, heat, and the ash-heat interaction on biological activity in two contrasting soils, I. Respiration rate, Plant and Soil, 55, 363, 1980.
139. Reddy K. R., Patrick W. H., Effect of alternate aerobic and anaerobic conditions on redox potential, organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil, Soil Biol. Biochem., 7, 87, 1975.
140. Reichle D. E., Dinger B. E., Edwards N. T., Harris W. F., Sollins P., Carbon flow and storage in a forest ecosystem, [W:] "Carbon and the Biosphere", Woodwell G. M., Pecan E. V., Eds., US Atomic Energy Commission, 345, 1973.
141. Reid M. S., Pratt H. K., Effects of ethylene on potato tuber respiration, Plant Physiol., 49, 252, 1972.
142. Reiners W. A., Carbon dioxide evolution from the floor of three Minnesota forests, Ecology, 49, 471, 1968.
143. Reiners W. A., Reiners N. M., Energy and nutrient dynamics of forest floors in three Minnesota forests, J. Ecol., 58, 497, 1970.
144. Repnevskaya M. A., Release of CO₂ from soil in pine woods of the Kola peninsula (Ros.), Pochvov., 8, 81, 1967.
145. Report 1975 ICW, Wageningen, Holland, Mededeling 153, 54, 1975.
146. Richter J., A comparative study of soil gas regimes in a soil tillage experiment with different soils, I. Field measurements (Niem.) Z. Pflanzenern. Bodenkd., 137, 135, 1974.
147. Rixon A. J., Oxygen uptake and nitrification at various moisture levels by soils and mats from irrigated pastures, J. Soil Sci., 19, 56, 1968.

148. Rixon A. J., Bridge B. J., Respiratory quotient arising from microbial activity in relation to matric suction and air filled pore space of soil, *Nature*, 218, 961, 1968.
149. Ross D. J., Effects of freezing and thawing of some grassland topsoils on oxygen uptakes and dehydrogenase activities, *Soil Biol. Biochem.*, 4, 115, 1972.
150. Ross D. J., Campbell I. B., Bridger B. A., Biochemical activities of organic soils from subantarctic tussock grasslands on Campbell Island, I. Oxygen uptakes and nitrogen mineralization, *N. Z. J. Sci.*, 22, 161, 1979.
151. Ross D. J., Cairns A., Influence of temperature on biochemical processes in some soils from tussock grasslands, *N. Z. J. Sci.*, 21, 581, 1978.
152. Ross D. J., Cairns A., Speir T. W., Effect of irrigation with municipal water or sewage effluent on the biology of soil cores, IV. Respiratory and enzyme activities, *N. Z. J. of Agric. Res.*, 21, 411, 1978.
153. Ross D. J., Roberts H. S., A study of activities of enzymes hydrolyzing sucrose and starch and of oxygen uptake in a sequence of soils under tussock grassland, *J. Soil Sci.*, 19, 186, 1968.
154. Russel M. B., Soil aeration and plant growth, [W.] "Soil Physical Conditions and Plant Growth", Shaw B. T., Ed., *Agron., Academic Press*, New York, 253, 1952.
155. Russel E. J., Appleyard A., The atmosphere of the soil: its composition and the cause of variation, *J. Agric. Sci.*, 7, 1, 1915.
156. Salonijs P. O., Effects of mixing and various temperature regimes on the respiration of fresh and air-dried coniferous raw humus materials, *Soil Biol. Biochem.*, 10, 479, 1978.
157. Salonijs P. O., Mahendrappa M. K., Respiration and nitrogen immobilization in forest soil treated with sulfur and urea, *Soil Sci.*, 127, 358, 1979.
- 157a. Sauerbeck D. and Johnen, B., The turnover of plant roots during the growth period and its influence on "soil respiration". *Z. Pflanzenern. . Dung. Bodenkd.*, 3, 309, 1976.

158. Schaffer G., Soil respiration under the influence of long term differentiated soil fertilization (Niem.), Z. Pflanzenern. Dung. Bodenkd., 67, 219, 1954.
159. Schinner F. A., Niederbacher R., Neuwinger I., Influence of compound fertilizer and cupric sulfate on soil enzymes and CO₂ - evolution, Plant and Soil, 57, 85, 1980.
160. Schulze E. D., Soil respiration of tropical vegetation types, Ecology, 48, 652, 1967.
161. Schumacher T. E., Smucker A. J. M., Mechanical impedance effects on oxygen uptake and porosity of drybean roots, Agron. J., 73, 51, 1981.
162. Scotter D. R., Thurtell G. W., Tanner C. B., Measuring oxygen uptake by the roots of intact plants under controlled conditions, Soil Sci., 104, 374, 1967.
163. Shurikova V. I., Sorption of O₂ and outgo of CO₂ in dark grey forest soils of different erosion degree (Ros.), Pochvov., 1, 82, 1978.
164. Simpson F. B., Maier R. J., Evans H. J., Hydrogen-stymulated CO₂ fixation and coordinate induction of hydrogenase and ribulose-biphosphate carboxylase in H₂-uptake positive strain of Rhizobium japonicum, Arch. Microbiol., 123, 1, 1979.
165. Simon-Sylvestre G., Fournier J. C., Effects of pesticides on the soil microflora, Adv. agronomy, 31, 1, 1979.
166. Smith K. A., Soil aeration, Soil Sci., 123, 284, 1977.
167. Smith J. E., Fletcher W. W., 3 : 5-Dihalogeno-4-hydroxy-benzo-nitryles and soil micro-organisms, Hort. Research, 3, 60, 1964.
168. Smith M. S., Weeraratna C. S., A study of the effect of Simazine on soil microbial activity and available nitrogen, Trans. 10th ISSS Congress, Moscow, "Nauka", III, 173, 1974.
169. Solomos T., Laties G. G., The mechanism of ethylenic and cyanide action in triggering the rise in respiration in potato tubers, Plant Physiol., 55, 73, 1975.
170. Solovyov E. V., Construction of a mathematical model for the process of CO₂ outgo from chernozem samples (Ros.), Pochvov., 5, 130, 1978.

171. Spalding B. P., Effects of divalent metal chlorides on respiration and extractable enzymatic activities of Douglas fir needle litter, *J. Environ. Qual.*, 8, 105, 1979.
172. Stevenson I. L., Some observation on the microbial activity in remoistened air-dried soils, *Plant and Soil*, 7, 170, 1957.
173. Stolzy L. H., Soil atmosphere, [W:] "The Plant Root and its Environment", Carson E. W., Ed., Univ. of Virginia, Charlottesville, Virginia, 335, 1974.
174. Stotzky G., Influence of clay minerals on microorganisms, II. Effect of various clay species, homoionic clays, and other particles on bacteria, *Canad. J. Microbiol.*, 12, 831, 1966.
175. Stotzky G., Influence of clay minerals on microorganisms, III. Effect of particle size, cation exchange capacity, and surface area on bacteria, *Canad. J. Microbiol.*, 12, 1235, 1966.
176. Stotzky G., Rem L. T., Influence of clay minerals on microorganisms, I. Montmorillonite and kaolinite on bacteria, *Canad. J. Microbiol.*, 12, 547, 1966.
177. Stotzky G., Rem L. T., Influence of clay minerals on microorganisms, IV. Montmorillonite and kaolinite on fungi, *Canad. J. Microbiol.*, 13, 1535, 1967.
178. Tackett J. L., Pearlson R. W., Oxygen requirements of cotton seedlings roots for penetration of compacted soil cores, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 28, 600, 1964.
179. Tamm E., Krzysch G., The effect of soil temperature and moisture on carbon-di-oxide production in a sandy loam (Niem.), *Z. Acker.-Pflanzenbau.*, 117, 359, 1963.
180. Taylor D. I., Influence of oxygen tension on respiration, fermentation and growth of wheat and rice, *Am. J. Bot.*, 29, 721, 1942.
181. Terry R. E., Nitrogen mineralization in Florida Histosols, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 44, 747, 1980.
182. Tesařová M., Gloser J., Total CO₂ output from alluvial soils with two types of grassland communities, *Pedobiologia*, 16, 364, 1976.
183. Trybis W. P., Aviedeev L. B., Gas exchange dynamics in a peat soil during incubation (Ros.), *Pochvov.*, 7, 101, 1978.

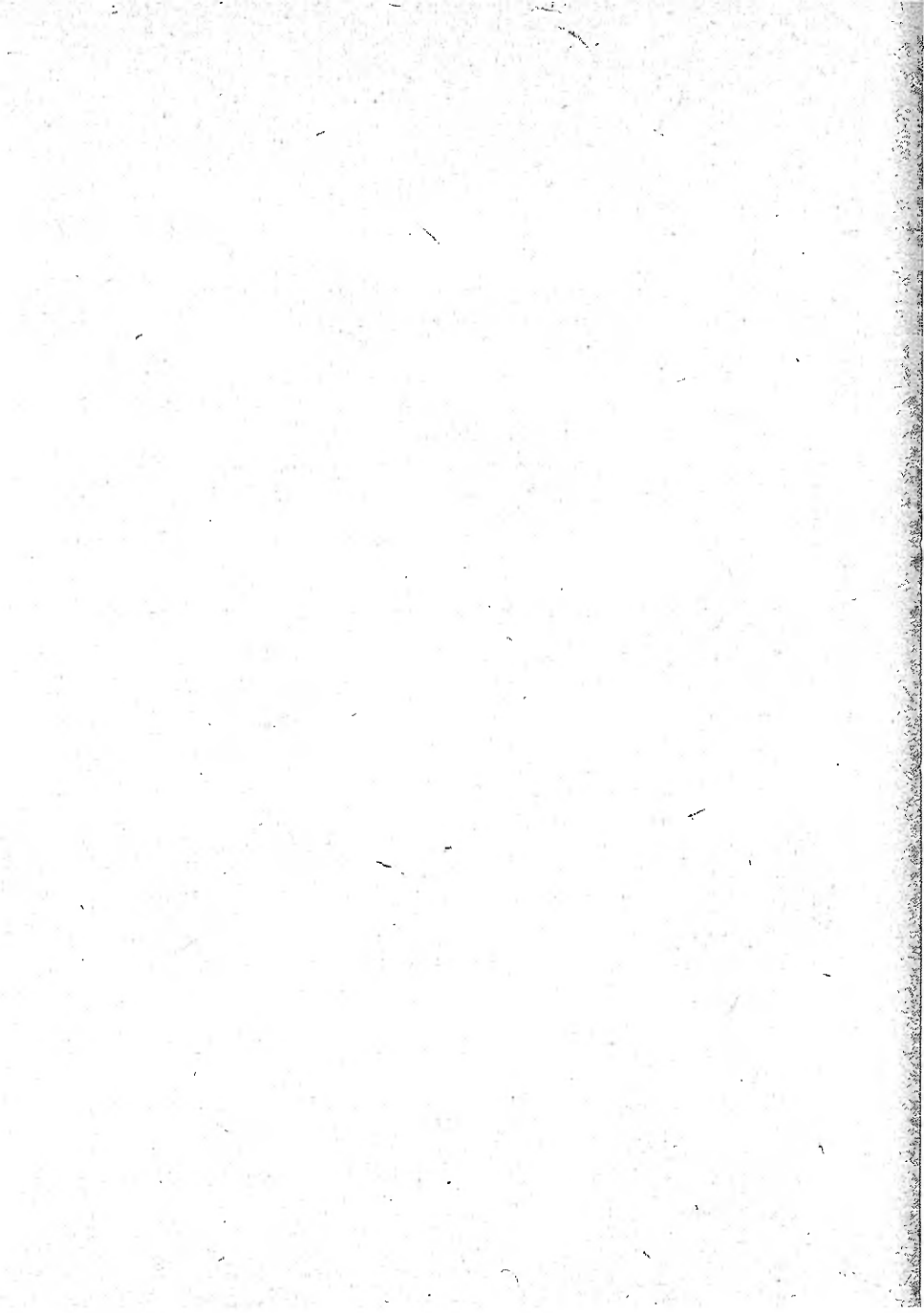
184. Tu C. M., Effects of insecticides on populations of microflora, nitrification and respiration in soil, *Soil Sci. and Plant Anal.*, 9/7/, 629, 1978.
185. Tu C. M., A screening technique for assessing effects of pesticides on population and activities of non-targeted soil microorganisms, *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 20, 212, 1978.
186. Tyler G., Heavy metal pollution and soil enzymatic activity, *Plant and Soil*, 41, 303, 1974.
187. Wanner H., Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest, *J. Ecol.*, 58, 543, 1970.
188. Weeraratna C. S., Effect of 2-Chloro-4, 6-bis (ethylamino)- S-triazine (Simazine) on some soil microbial processes, *Zbl. Bakt. II. Abt.*, 134, 115, 1979.
189. Wengel R. W., Emergence of corn in relation to soil oxygen diffusion rates, *Agron. J.*, 58, 69, 1966.
190. Whiteside J. S., Alexander M., Measurements of microbiological effects of herbicides, *Weeds*, 8, 204, 1960.
191. Wildung R. E., Garland T. R., Buschbom R. L., The interdependent effects of soil temperature and water content on soil respiration and plant roote decomposition in arid grassland soils, *Soil Biol. Biochem.*, 7, 373, 1975.
192. Williams S. T., Shameemullah M., Watson E. T., Mayfield C. I. Studies on the ecology of actinomycetes in soil, IV. The influence of moisture tension on growth and survival, *Soil Biol. Biochem.*, 4, 215, 1972.
193. Willey C. R., Tanner C. B., Membrane-covered electrode for measurement of oxygen concentration in soil, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 27, 511, 1963.
194. Wilson J. M., Griffin D. M., Water potential and the respiration of microorganism in the soils, *Soil. Biol. Biochem.*, 7, 199, 1975.
195. Wilson J. M., Griffin D. M., Respiration and radial growth of soil fungi at two osmotic potentials, *Soil Biol. Biochem.*, 7, 269, 1975.

196. Van Cleve K., Patrick I. C., Goodwin E., Johnson C., Kelley M.,
A comparison of four methods for measuring respiration in organic
material, *Soil Biol. Biochem.*, 11, 237, 1979.
197. Van Schreven D. A., Lindenberg D. J., Koridon A., Effect of
several herbicides on bacterial populations and activity and the
persistence of these herbicides in soil, *Plant and Soil*, 33, 513,
1970.
198. Velich J., Honz J., Microbial activity in gleyed meadow soil and
pseudogley soil under permanent meadow (Czech.), *Rostlinná Vy-
roba*, 17, 1203, 1971.
199. Vilain M., L'aération du sol, *Ann. agron.*, 14, 967, 1963.
200. Vlamis D., Davis A. R., Germination, growth and respiration of
rice barley seedlings at low oxygen pressures, *Plant Physiol.*, 18,
685, 1943.
201. Yentur S., Leopold A. C., Respiratory transition during seed ger-
mination, *Plant Physiol.*, 57, 274, 1976.
202. Yoneda T., Studies on the rate of decay of wood litter on the fo-
rest floor, II. Dry weight loss and CO₂ evolution of decaying wood,
Japanese J. Ecology, 25, 132, 1975.
203. Yoneda T., Kirita H., Soil respiration, [W:] "Biological Production
in a Warm-Temperate Oak Forest of Japan", Kira T., Ono Y., Ho-
sokawa T., Eds., Japanese Comm. for the Int. Biol. Progr. Univ.
of Tokyo Press, 7 IBP Synthesis, Tokyo, 18, 239, 1978.
204. Young A., Harris P. J., Preliminary investigation into biodegradabi-
lity of polyvinyl alcohol and polyvinyl acetate, *Med. Fac. Landbouww.
Rijksuniv. Gent*, 41/1, 253, 1976.
205. Zvyagintsev D. G., Interaction of Microorganisms with Solid Sur-
face (Ros.), Moscow Univ., Moscow, 1973.

SPIS TREŚCI

Wstęp	3
Oddychanie i fermentacja - opis ogólny	6
Oddychanie w glebie	11
Respiracja mikrobiologiczna gleby i czynniki na nią wpływa- jące	12
Wilgotność	13
Temperatura	18
Dodatki organiczne	20
Tlen	23
Dwutlenek węgla	26
Porowatość powietrzna, zagęszczenie gleby, wielkość agregatów glebowych	26
Odczyn gleby	27
Minerały glebowe	28
Nawozy mineralne	30
Pestycydy	30
Metale ciężkie	32
Inne czynniki	33
Respiracja korzeni	34
Czynniki zewnętrzne	37
Wpływ stężenia tlenu	37
Wpływ dwutlenku węgla	40
Wpływ etylenu	40
Wpływ nawożenia NPK	40
Wpływ temperatury	41

Wpływ oporu mechanicznego gleby	42
Wpływ zasolenia gleby	42
Czynniki wewnętrzne	43
Respiracja nasion w glebie	45
Respiracja gleb w warunkach polowych	45
Respiracja w profilu glebowym	48
Roczna i dobowa dynamika respiracji gleb w polu	48
Wpływ pokrywy roślinnej na respirację gleb w polu	50
Wpływ innych czynników na respirację gleb w warunkach polowych	51
Podsumowanie	52
Piśmiennictwo	53



Dotychczas ukazały się następujące zeszyty
PROBLEMÓW AGROFIZYKI

1. Jan Gliński, Witold Stępniewski - Zastosowanie chromatografii gazowej w badaniach gleboznawczych. 1972.
2. Piotr Kowalik - Podstawy teoretyczne pomiarów potencjału wody glebowej. 1972.
3. Jan Gliński, Jerzy Duliban - Potencjał oksydoredukcyjny w glebach. 1972.
4. Małgorzata Dąbek-Szreniawska - Mikrobiologiczne aspekty tworzenia się agregatów glebowych. 1972.
5. Bogusław Szot - Rozwój badań właściwości fizycznych materiałów rolniczych. 1972.
6. Igancy Dechnik, Janusz Stawiński - Powierzchnia właściwa w badaniach fizykochemicznych i fizycznych właściwości gleb. 1973.
7. Adam Pukos, Ryszard Walczak - Podstawy teoretyczne badania właściwości mechanicznych gleb. 1973.
8. Bogusław Szot, Grażyna Kolemba - Metody oceny wylegania zbóż. 1973.
9. Janusz Haman, Bogusław Szot, Wanda Woźniak - Zagadnienie wymiany ciepła i masy w materiałach roślinnych. 1973.
10. Materiały seminarium poświęconego fizyce wody glebowej. Praca zbiorowa. 1973.
11. Henryka Czachor, Ryszard Walczak - Zamknięte źródła radioizotopowe w badaniach fizycznych właściwości gleb. 1974.
12. Zastosowanie analizy spektralnej w badaniach rolniczych. Praca zbiorowa. 1974.

13. Krystyna Konstankiewicz, Adam Pukos, Ryszard Walczak - Domenowa teoria histerezy dla termodynamicznych procesów w glebie. 1974.
14. Jerzy Szczypa, Zofia Sokołowska - Zastosowanie radiozotopów do badania fizykochemicznych właściwości gleb. 1975.
15. Janusz Haman, Adam Pukos - Aktualne zagadnienia mechaniki gleb. 1975.
16. Jan Głiński, Zofia Stępniewska - Zastosowanie elektrod selektywnych w badaniach gleboznawczych. 1975.
17. Ignacy Dechnik, Jerzy Lipiec - Zwięzłość gleby jako czynnik środowiska rozwoju roślin. 1975.
18. Ignacy Dechnik, Stanisław Tarkiewicz - Zmiany właściwości agrofizycznych gleb pod wpływem działania narzędzi aktywnych. 1975.
19. Ryszard Walczak, Barbara Witkowska - Metody badania i sposoby opisywania agregacji gleby. 1976.
20. Władysław Byszewski, Janusz Pała - Niektóre aspekty związku między poziomem mechanizacji produkcji roślinnej a właściwościami fizycznymi roślin. 1976.
21. Ignacy Dechnik, Ryszard Dębicki - Czynniki zaskorupiania gleb oraz metody przeciwdziałania temu zjawisku. 1976.
22. Helena Lisowa, Janusz Haman, Tadeusz Lis - Właściwości cieplne ciał kapilarno-porowatych i metody ich pomiaru. 1976.
23. Ignacy Dechnik, Ryszard Dębicki - Wykorzystanie syntetycznych środków do ulepszania gleb. 1977.
24. Ludomir Pavel, Stanisław Uziak - Metody badania składu i właściwości mineralnych wysokodispersyjnych składników gleb. 1977.
25. Małgorzata Dąbek-Szreniawska, Maria Drążkiewicz - Zagadnienie sorpcji mikroorganizmów w glebach. 1977.
26. Ryszard Turski, Henryk Domżał, Anna Słowińska-Jurkiewicz, Jan Hodera - Metody badania i wskaźniki oceny agrofizycznego efektu działania narzędzi uprawowych na glebę. 1977.
27. Jan Kossowski, Ewa Sikora - Ciepłe właściwości gleb i metody ich wyznaczania. 1978.
28. Edmund Ślusarczyk, Ewa Kośmider - Potencjał wody w glebie i roślinie oraz metody jego oznaczania. 1978.

29. Bogusław Szot, Jerzy Tys - Przyczyny osypywania się nasion roślin oleistych i strączkowych oraz metody oceny tego zjawiska. 1979.
30. Jolanta Kaniewska, Piotr Kowalik - Numeryczne równania przepływu wody w glebie. 1979.
31. Marek Malicki - Przegląd metod pomiaru wilgotności gleb i oceny ich przydatności w badaniach polowych. 1979.
32. Ignacy Dechnik, Jerzy Lipiec - Przewodnictwo wodne gleby w strefie nienasyconej i metody jego pomiaru. 1980.
33. Bogusław Szot, Józef Horabik - Zagadnienia mechaniki ośrodków sypkich pochodzenia roślinnego. 1980.
34. Jerzy Szczypa, Jerzy Czajkowski - Stabilność układów zdyspergowanych a procesy flokulacji i aglomeracji. 1980.
35. Stanisław Dąbrowski, Józef Grochowicz, Wiktor Pietrzyk - Elektryczne właściwości nasion i ich praktyczne wykorzystanie. 1981.
36. Słownik agrofizyczny. Praca zbiorowa. 1981.
37. Piotr Staszczuk, Andrzej Waksmundzki - Właściwości warstewek hydratacyjnych na powierzchni ciał stałych. 1981.
38. Grażyna Skubisz - Zagadnienie sprężystości źdźbła zbóż. 1982.

Problemy Agrofizyki można nabyć w księgarni
OR PAN PAŁAC KULTURY I NAUKI,
00-901 Warszawa