

problemy agrofizyki

POLSKA AKADEMIA NAUK • ZAKŁAD AGROFIZYKI



POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT AGROFIZYKI
ul. Bielska 40, 20-031 Lublin
BIBLIOTEKA
ul. Dąbrowskiego 2, tel. 450-01
22-236-110, 17

Ossolineum

zeszyt 45

rok 1985



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

PROBLEMY AGROFIZYKI 45

WITOLD STĘPNIEWSKI, JAN GLIŃSKI

REAKCJA ROŚLIN NA STAN AERACJI GLEBY



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

1985

Komitet redakcyjny

prof. dr JAN GLIŃSKI (redaktor naczelny)

prof. dr IGNACY DECHNIK, doc. dr BOGUSŁAW SZOT

Okladkę projektował Zygmunt Ziemka

Redaktor Wydawnictwa Jacek Sikora

Redaktor techniczny Elżbieta Garnarczyk

© Copyright by Zakład Narodowy im. Ossolińskich — Wydawnictwo. Wrocław 1985
Printed in Poland

PL ISSN 0137-6586

ISBN 83-04-01931-0

Zakład Narodowy im. Ossolińskich — Wydawnictwo. Wrocław 1985.
Nakład: 400 egz. Objętość: ark. wyd. 4,20, ark. druk. 4,75. Papier
offsetowy kl. V, 70 g, 61 x 86. Oddano do druku 26. 10. 1984. Druk
ukończono w styczniu 1985. Wrocławska Drukarnia Naukowa.
Zam. 1193/84 — Z-7. Cena zł 50,—

- SPIS TREŚCI

Wstęp	5
Bezpośredni wpływ powietrza glebowego na rośliny.....	7
Reakcja roślin na niedobór tlenu	8
Wschody roślin	8
Pobór tlenu przez korzenie roślin	10
Akumulacja etanolu	12
Etylen	16
Inne metabolity beztlénowe	17
Zamykanie się szparek liściowych	18
Zużycie wody	20
Wzrost roślin	23
Korzenie	23
Części nadziemne	26
Pobieranie składników pokarmowych i skład mineralny roślin	27
Azot	28
Fosfor	28
Potas	36
Wapń i magnez	37
Sól	38
Chlor	38
Mikroelementy	38
Zagadnienie nadmiernego natlenienia korzeni roślin	39
Wpływ dwutlenku węgla na rośliny	40
Wpływ etylenu na rośliny	43

Pośredni wpływ powietrza glebowego na rośliny	44
Potencjał redoks	45
Odczyn gleby	46
Dostępność składników pokarmowych dla roślin	47
Substancje toksyczne w zredukowanym środowisku glebowym	48
Patogeny i szkodniki	48
Odporność i adaptacja roślin na zalanie gleby wodą	49
Podsumowanie	54
Bibliografia	55

WSTĘP

Oddziaływanie powietrza glebowego na rośliny jest złożone. Obejmuje ono bowiem efekty:

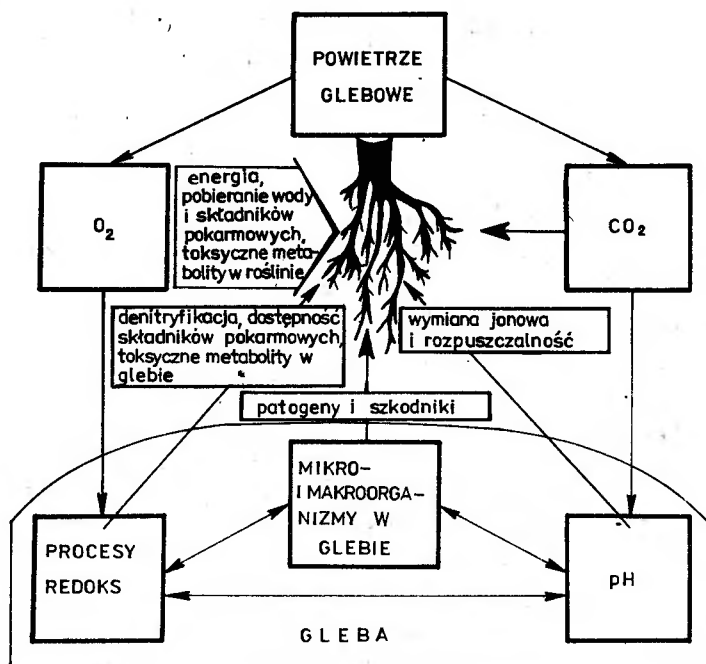
- a) bezpośrednie - związane z fizjologicznym wpływem tlenu i dwutlenku węgla jako podstawowych składników powietrza glebowego;
- b) pośrednie - związane z omówionymi uprzednio [65] rozlicznymi zmianami w środowisku glebowym, zachodzącymi wskutek zmian składu powietrza glebowego.

Efekty pośrednie ujmują oddziaływanie O_2 i CO_2 na procesy oksydo-redukcyjne, pH i organizmy glebowe, ich zaś współdziałanie warunkuje dostępność składników pokarmowych dla roślin oraz zdrowotność roślin.

Schematyczne ujęcie bezpośrednich i pośrednich efektów powietrza glebowego na rośliny przedstawia rysunek 1.

Skrajnym przypadkiem przy rozpatrywaniu zależności: powietrze glebowe - roślina jest zalanie gleby wodą. Wtedy to powietrze glebowe praktycznie nie występuje. Stan taki może utrzymywać się stale (np. w glebach bagiennych), okresowo (np. w glebach pól ryżowych) lub sporadycznie.

Odporność roślin na zalanie gleby wodą jest zróżnicowana. Istnieje całe spektrum roślin, od higrofitów - przystosowanych do stałego zalania gleby (np. ryż) - do mezofitów, wśród których są rośliny średnio odporne na zalanie wodą (większość traw i roślin uprawnych), jak też bardzo wrażliwe, które już po okresie kilkudniowego zalania obumierają - np. groch, tytoń. (Kserofity były w małym stopniu badane pod tym względem. Nawet jeśli ich system korzeniowy jest wrażliwy na niedobór tlenu, to z faktu, że część z nich może żyć ze zredukowanym systemem korzeniowym wynika zwiększona odporność na wszelkie bodźce działające na korzenie, a w tym i na niedobór tlenu.)

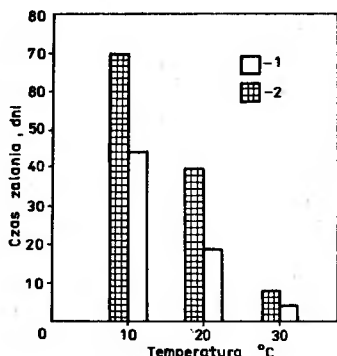


Rys. 1. Schemat oddziaływań w układzie: powietrze glebowe - gleba - roślina

Oczywiście, tolerancja roślin na zalanie gleby wodą jest rzeczą względną, gdyż zależy od wielu czynników. Jednym z nich jest faza rozwojowa rośliny. Z czynników środowiskowych najważniejsza jest temperatura gleby, co przedstawia rysunek 2.

Wpływ zalania gleby wodą na rośliny jest złożony i może obejmować wszystkie elementy wyszczególnione na rysunku 1. Na ogół uważa się, że najbardziej ważne skutki dla roślin w okresie zalania gleby wodą ma deficyt tlenu. Niemniej jednak stwierdzono [109], że uszkodzenie roślin (tytoń, pomidor, słonecznik) było większe w przypadku ich hodowli na glebie, niż na czystym piasku. Jest to potwierdzeniem występowania efektów pośrednich zredukowanego środowiska glebowego.

Niniejsze opracowanie jest kolejnym z cyklu poświęconego zagadnieniom natlenienia gleby i traktuje zarówno o bezpośrednich, jak i pośrednich skutkach istotnych dla roślin, a wynikających z aeracji gleby. Prace



Rys. 2. Czas zalania gleby wodą powodujący 50 i 100-procentowe obumarcie trawy *Poa pratensis* L. w trzech temperaturach: 10, 20 i 30°C (wg [12/])

poprzednie dotyczyły procesów pobierania tlenu i wydzielania dwutlenku węgla w środowisku glebowym [66/], transportu gazów i składu powietrza glebowego [183/ oraz procesów biologicznych i chemicznych zachodzących w glebie pod wpływem zmian jej natlenienia [65/.

BEZPOŚREDNI WPŁYW POWIETRZA GLEBOWEGO NA ROŚLINY

Trudno jest oddzielić bezpośredni wpływ powietrza glebowego na rośliny od efektów pośrednich; szczególnie w przypadku zagęszczenia gleby oraz jej zalania wodą lub ściekami. Efekt zagęszczenia zawiera w sobie, oprócz wszystkich aspektów związanych ze stanem natlenienia, również czynnik mechaniczny, który poważnie ogranicza penetrację korzeni i ich wzrost [23, 26/.

Większość ujemnych zjawisk związanych z wadliwą aeracją powodowana jest bezpośrednim deficytem tlenu w procesach metabolicznych. Efekty pośrednie ujawniają się, gdy niedostatek tlenu utrzymuje się przez dłuższy okres.

Pojęcie wadliwego natlenienia w powszechnym odczuciu wiąże się z niedoborem tlenu. Jednakże istnieją pewne sygnały (w literaturze) świadczące o szkodliwości nadmiaru tlenu w środowisku korzeni.

Reakcja roślin na niedobór tlenu

Wschody roślin

We wcześniejszych pracach [13, 70] jako wskaźnik dostępności tlenu korzeniom roślin stosowano jego stężenie w powietrzu glebowym. Zostało ono później zastąpione bardziej uniwersalnym wskaźnikiem, jakim jest ODR (oxygen diffusion rate) [183].

Rozpatrując wpływ natlenienia gleby na początkowy rozwój roślin, należy rozróżnić pojęcia kiełkowania i wschodów. Wiele roślin, np. pszenica [2, 37, 62, 103], sałata, nagietek lekarski, marchew, cebula i portulaka [161, 169], kiełkuje dobrze nawet przy niskich stężeniach tlenu, rzędu $0,02 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Inne rośliny, np. ryż, ogórek i grzebionatka [161, 169], zachowują zdolność kiełkowania nawet w warunkach całkowicie beztlenowych. Istnieją też rośliny wykazujące wzrost zdolności kiełkowania ze wzrostem koncentracji tlenu, praktycznie w całym zakresie stężeń, jakie mogą występować w powietrzu glebowym (trawy: *Agropyrum elongatum*, *Phalaris tuberosa*, *Oryzopsis holciformis*, *Agropyrum desertorum* [37] oraz pomidor [161, 169]).

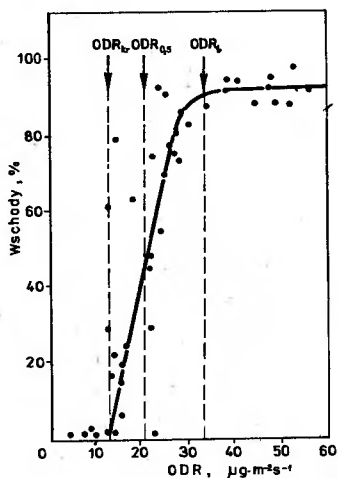
Moment wschodów roślin poprzedzony jest znacznym rozwojem systemu korzeniowego, stąd też wpływ dostępności tlenu glebowego na wschody roślin lepiej opisuje ODR niż stężenie tlenu.

Typowy przebieg zależności wschodów roślin od ODR przedstawia rysunek 3. Przy najwyższych wartościach ODR zróżnicowanie wschodów jest nieistotne. Dopiero po przekroczeniu tzw. wartości limitującej (ODR_l), powodującej istotne obniżenie wschodów końcowych w stosunku do wschodów maksymalnych, następuje gwałtowny liniowy spadek liczby wschodów w miarę obniżania się ODR, aż do zupełnego ich zaniku przy tzw. krytycznej wartości ODR (ODR_{kr}), uniemożliwiającej wschody w ogóle. Między wartością krytyczną a limitującą znajduje się wartość ODR odpowiadająca połowie wschodów ($\text{ODR}_{0,5}$), tj. wartość, przy której wschody osiągają połowę wartości maksymalnej.

Gliński i współautorzy [60-64, 67] przeprowadzili serię modelowych badań wschodów 9 roślin testowych pod wpływem 15 poziomów natlenienia różnych gleb. Uzyskane wyniki potwierdziły typowość przedstawionej na rysunku 3 zależności i pozwoliły na uszeregowanie badanych roślin według ich wzrastających wymagań tlenowych w okresie wschodów (tab.1).

Posługiwanie się powyższymi kryteriami nie gwarantuje jednak całkowitej porównywalności rezultatów badań z podawanymi przez innych. Wynika to z faktu, że cytowane w różnych pracach zakresy ODR są zbyt wąskie lub brak jest w nich danych na temat wschodów maksymalnych czy choćby zdolności kiełkowania nasion.

Dla kukurydzy, poza wartościami podanymi w tabeli 1, istnieją dane otrzymane przez Singha i Ghildyala [173] oraz Wengela [208]. Wyniki pierwszych sugerują wartości: $ODR_{0,5} = 65 \mu g m^{-2} s^{-1}$, $ODR_l = 100 \mu g m^{-2} s^{-1}$ i ODR_{kr} wynoszące poniżej $15 \mu g m^{-2} s^{-1}$. Z kolei dane Wengela wskazują na ODR równe $25 \mu g m^{-2} s^{-1}$, $ODR_{0,5} = 12 \mu g m^{-2} s^{-1}$, zaś ODR_{kr} - poniżej $7 \mu g m^{-2} s^{-1}$.



Rys. 3. Wschody owsa (po 8 dniach) w funkcji ODR (wg [67], zmienione)
 ODR_{kr} , ODR_l i $ODR_{0,5}$ - oznaczają wartości ODR: krytyczną, limitującą i odpowiadającą połowie wschodów roślin

Tabela 1. Wyznaczone graniczne wartości ODR dla wschodów niektórych roślin uprawnych (wg [67])

Roślina	ODR_l	$ODR_{0,5}$	ODR_{kr}
Jęczmień	25	17	8
Owies	30	20	12
Fasola	33	25	12
Pszenica ozimá	40	-	8
Len	40	25	13
Kukurydza	40	27	16
Pomidor	40	30	25
Burak cukrowy	50 ^x	30 ^x	13 [*]
Żyto	50	33	12

* wartości wystarczające do wschodów, ale nie gwarantujące dalszego przeżycia roślin.

Dane otrzymane przez Hanksa i Thorpa [84] dla pszenicy osiągają znacznie wyższe wartości niż zamieszczone w tabeli 1 i wynoszą: 135, 100 i $80 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (odpowiednio dla ODR_l , $\text{ODR}_{0,5}$ i ODR_{kr}).

Dla buraka cukrowego Erickson i van Doren [49] uzyskali dane, z których można wyprowadzić graniczne wartości ODR. I tak dla jednej z odmian buraka ODR_l wynosi około $55 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\text{ODR}_{0,5}$ - około $25 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i ODR_{kr} - poniżej $15 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dla drugiej odmiany ODR_{kr} jest takie samo jak dla pierwszej, przy czym ilość wschodów rosła linowo ze wzrostem ODR, osiągając 50% przy ODR równym $65 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Brak podanej zdolności kiełkowania nasion uniemożliwia w tym przypadku określenie ODR_l i $\text{ODR}_{0,5}$.

Wartości ODR określone przez Ericksona i van Dorena [49] dla ziemniaka wynoszą: $\text{ODR}_l = 100 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\text{ODR}_{0,5} = 70 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i $\text{ODR}_{kr} = 40 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Z danych dotyczących groszku można jedynie oszacować ODR_{kr} , które leży gdzieś pomiędzy 30 a $60 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Hughes i współautorzy [94] nie stwierdzili z kolei uzależnienia wschodów 2 gatunków traw od ODR w zakresie 16-150 $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Z porównania przytoczonych wartości, uzyskanych przez różnych autorów dla tej samej rośliny (burak cukrowy, kukurydza i pszenica), wynika brak zgodności. Jedynie w przypadku buraka cukrowego rezultaty uzyskane przez Glińskiego i współautorów [62] oraz uzyskane dla jednej z dwu badanych odmian przez Ericksona i van Dorena [49] są podobne. Przyczyn tych rozbieżności należy dopatrywać się w różnicach międzyodmianowych (obserwowanych przez Ericksona i van Dorena). Zdziwiająco wysokie graniczne wartości ODR, podane dla pszenicy przez Hanksa i Thorpa [84] mogą wynikać z nakładania się efektu natlenienia i zagęszczenia gleby w warunkach ich doświadczenia.

Pobór tlenu przez korzenie roślin

Procesem ograniczanym w pierwszej kolejności przez niedobór tlenu jest respiracja korzeni. Inne zaburzenia funkcji życiowych roślin, jak: wzrost, pobieranie wody i składników pokarmowych, są dopiero następstwem ograniczenia respiracji. Wpływ stężenia tlenu na respirację korzeni omówiono szczegółowo we wcześniejszym opracowaniu [66].

Najbardziej przekonującym w tym względzie wydaje się być pogląd [8, 9, 76], że respiracja korzeni nie obniża się dopóki stężenie tlenu na ich powierzchni nie jest niższe niż $0,01-0,02 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Wynika to z wysokiego powinowactwa do tlenu oksydazy cytochromowej, będącej końcowym jego akceptorem. W świetle tego podawane w literaturze wyższe wartości krytycznego stężenia tlenu [66] wynikają z obecności błonek wodnych na powierzchni korzenia. bądź też są skutkiem oporu dyfuzyjnego samej tkanki korzeniowej. Niemniej jednak faktem jest, że zjawisko zmniejszania poboru tlenu przez korzeń występuje przy stężeniach O_2 w powietrzu glebowym rzędu kilku procent [168/ 193/].

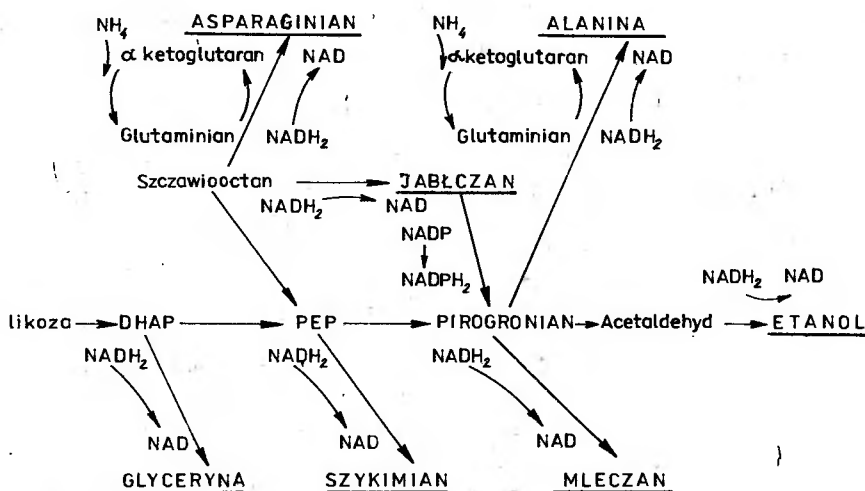
Powyższy obraz jest jednakże znacznym uproszczeniem, ponieważ praktycznie w korzeniach stosunkowo rzadko zachodzą, a być może w ogóle nie występują, warunki pełnego ich natlenienia, jak też i warunki całkowicie beztlenowe. Podkreśla to szczególnie Crawford [34/], który zwraca uwagę na fakt, że merystemy korzeni są częściowo niedotlenione i wykazują metabolizm beztlenowy nawet w kontakcie z powietrzem atmosferycznym. Świadczą o tym ich wysokie ilorazy oddychania oraz obecność w nich etanolu [34/]. W miarę obniżania się stężenia tlenu w otoczeniu korzenia strefa metabolizmu beztlenowego, zlokalizowanego w merystemie, rozszerza się na inne części systemu korzeniowego, rzadko - jeśli to kiedykolwiek możliwe - obejmując go w całości, ponieważ górne partie systemu korzeniowego zaopatrywane są w tlen na drodze dyfuzji wewnętrznej z części nadziemnych.

Tak więc fizjologiczne znaczenie zmniejszenia poboru tlenu przez system korzeniowy jako całość, obserwowane poniżej krytycznej wartości jego stężenia w otoczeniu, może być dużo większe niż sama wielkość tego obniżenia wyrażona w stosunku do wartości respiracji maksymalnej. Obszary beztlenowe, jakkolwiek w ograniczonym zasięgu, lokalizują się bowiem w częściach korzenia najbardziej istotnych dla jego funkcjonowania.

Należy podkreślić, że po krótkim okresie beztlenowym, który nie powoduje trwałych uszkodzeń korzenia, występuje zwiększony pobór tlenu, tzw. "respiration rebound" - zjawisko obserwowane zarówno w korzeniach ciętych [220/], jak i w korzeniach nienaruszonych [44, 214/].

Akumulacja etanolu

Metabolizm korzeniowy w warunkach beztlenowych nabiera cech fermentacji, przy czym możliwych jest kilka jej typów, co przedstawiono na rysunku 4. W przypadku roślin najczęściej pojawia się fermentacja alkoholowa [32, 34, 35, 105].

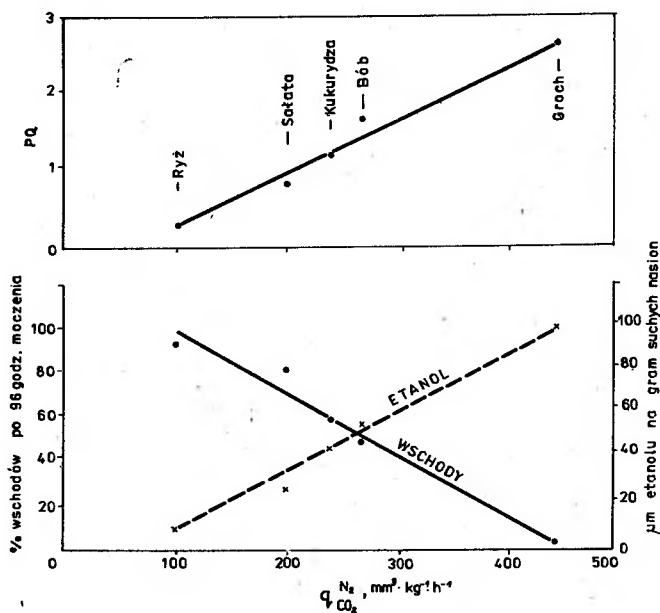


Erytrozo-4-fosforan

Rys. 4. Schemat ilustrujący różne sposoby metabolizowania produktów glikolizy u roślin dostosowanych do przetrwania dłuższych okresów deficytu tlenu w glebie (wg [33])

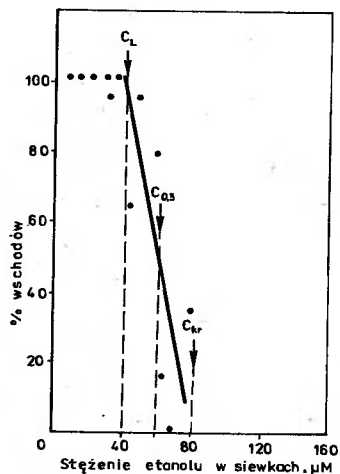
Etanol występuje w merystemie korzeni nawet gdy są one w kontakcie z powietrzem atmosferycznym, a jego stężenie szybko maleje w miarę oddalania się od czapeczki korzenia [33]. Alkohol ten występuje powszechnie również w kielkujących nasionach [34, 35].

Obecność C_2H_5OH w kielkujących nasionach, jak również w korzeniach roślin znajdujących się w warunkach niedotlenienia, wiąże się z odpornością roślin na przetrwanie okresów zalania wodą. Stwierdzono, że etanol w namoczonych nasionach roślin odpornych na zalanie akumuluje się w znacznie mniejszych ilościach niż w nasionach roślin nieodpornych, co przedstawiono na rysunku 5.



Rys. 5. Zależność efektu Pasteura (mierzonego współczynnikiem $PQ = \frac{[3q_{CO_2} \text{ (w azocie)} - q_{CO_2} \text{ (w powietrzu)}]}{q_{CO_2} \text{ (w powietrzu)}}$), żywotności nasion pięciu roślin uprawnych po 96 godzinach moczenia i akumulacji etanolu w nasionach od wydzielania CO_2 w warunkach beztlenowych - q_{CO_2} (w azocie) (wg [33, 34])

Jak widać, rośliny odporne na zalanie wykazują zmniejszoną intensywność respiracji nasion, a także słabiej wyrażony efekt Pasteura, który zdaniem Crawforda [33] stanowi jedno z zagrożeń dla przeżycia rośliny w warunkach beztlenowych. Korzenie wielu roślin zielnych i drzewiastych dobrze znoszących zalanie wodą oraz nasiona odporne na moczenie nie wykazują efektu Pasteura, charakterystycznego dla gatunków nieodpornych na zalanie. Zalanie wodą korzeni roślin nieodpornych na ten stan powoduje znacznie większe nagromadzenie etanolu (2-5 razy w stosunku do rośliny niezalanej) niż u roślin odpornych, u których wzrost ilości C_2H_5OH nie przekracza dwukrotnej wartości stężenia w roślinach kontrolnych. U niektórych gatunków obserwuje się wręcz spadek stężenia omawianego związku [34]. Podobne zależności stwierdzono



Rys. 6. Zależność wschodów grochu (po różnych okresach inkubacji w warunkach beztlenowych) od zawartości etanolu w siewkach w momencie przenoszenia ich z warunków beztlenowych do tlenowych (wg [11/, zmienione); C_L , C_{Kr} i $C_{0,5}$ - oznaczają wartości stężenia etanolu: limitującą, krytyczną i odpowiadającą połowie wschodów roślin

dłuższy okres czasu w warunkach niedoboru O_2 , a ponadto stężenie to zależy od wieku fizjologicznego rośliny [10/.

Przeprowadzając badania bilansu etanolu w pomidorach Bolton i Erickson [17/ oraz Fulton i Erickson [51/ wykazali, że jego stężenie w roślinie wzrasta ze wzrostem temperatury zarówno gleby, jak i powietrza oraz z intensywnością oświetlenia. Należy podkreślić, że odkładanie tego alkoholu zachodzi szybko (w ciągu kilku godzin) i rozszerza się z korzeni na całą roślinę. Maksymalne stężenia obserwowano w dolnej części łodygi i w górnych partiach korzeni, gdzie wynosiły $300-350 \mu g g^{-1}$. Mniejszą koncentrację C_2H_5OH w dolnych częściach

w przypadku dehydrogenazy alkoholowej, która jest dodatnio skorelowana z zawartością etanolu w roślinie [34/.

W przypadku roślin nieodpornych na zalanie wodą (np. groch) istnieje związek między zawartością etanolu w siewkach a ilością wschodów [11/ (rys. 6). Odkładanie się C_2H_5OH w ilościach przekraczających $40 \mu mol dm^{-3}$ powoduje ograniczenie wschodów, które przy stężeniu $60 \mu mol dm^{-3}$ obniżają się do połowy i zupełnie zanikają przy stężeniach $80 \mu mol dm^{-3}$.

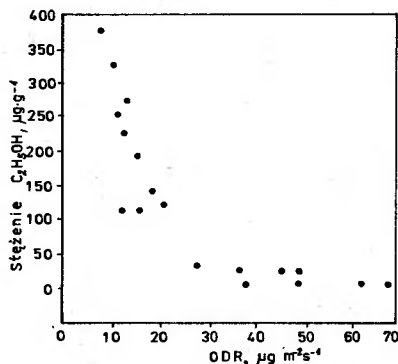
Powstawanie omawianego alkoholu w korzeniach roślin jest ściśle związane z warunkami glebowymi. Fulton i Erickson [51/ stwierdzili, że gromadzenie się etanolu w tkankach pomidorów hodowanych w warunkach nadmiernego uwilgotnienia gleby było ściśle związane z wartością ODR w niej (rys. 7). Dalsze badania wykazały, że stężenie C_2H_5OH jest wyższe w roślinach poddanych nagłemu niedotlenieniu, niż w roślinach rosnących przez

korzeni wymienieni autorzy tłumaczą wydzielaniem go do gleby (do 20% ilości wytworzonej w roślinie). Ubytek alkoholu w częściach nadziemnych rośliny spowodowany jest jego metabolizacją; straty spowodowane transpiracją nie przekraczają 5% całkowitej ilości wytworzonej w roślinie.

Toksyczność etanolu w odniesieniu do tkanek rośliny wiąże się z jego stężeniem, jak też z tolerancją nań rośliny. Zawartość tego alkoholu jest wy-

padkową procesów jego wytwarzania (wielkość efektu Pasteura w danej roślinie) i usuwania przez korzenie oraz części nadziemne, jak też zdolności remetabolizowania w roślinie. Wszystkie te czynniki mogą zatem decydować o przetrwaniu przez roślinę okresu niedotlenienia korzeni. Crawford [33] podaje przykład ryżu i bagiennego drzewa tupelo (*Nyssa sylvatica*), które z łatwością usuwają etanol poprzez korzenie przybyzowe i dobrze znoszą zalanie gleby wodą, mimo iż wykazują efekt Pasteura, a etanol jest głównym produktem ich oddychania beztlenowego.

Szkodliwe oddziaływanie etanolu na tkanki roślin polega na uszkodzeniu membran komórkowych [106], co powoduje wyciek elektrolitu, aminokwasów i cukrów z korzeni [79, 135]. Zdaniem Crawforda [33] efekt Pasteura, tj. przyspieszenie prędkości glikolizy obserwowane u roślin wrażliwych na zalanie wodą, spowodowany jest inaktywacją enzymów mitochondrialnych, co prowadzi z kolei do obniżenia poziomu ATP w komórce, a w konsekwencji do zwiększenia produkcji etanolu. Zdaniem tego autora, autokatalityczny charakter omówionego procesu wyjaśnia obserwowaną wrażliwość wielu roślin [48, 93] nawet na krótkotrwałe niedobory tlenu.



Rys. 7. Zależność od ODR zawartości etanolu w soku wydzielonym z ksylemu pomidora (wg [51], zmienne)

Etylen

Etylen zawsze występuje w roślinie, przy czym na wzrost jego zawartości mają wpływ różnego rodzaju stresy: termiczne, wodne, chorobowe, mechaniczne i chemiczne [1, 81]. Ponadto ważnym czynnikiem jest stan natlenienia korzeni. Jak wiadomo [183], powstawanie etylenu w korzeniach wymaga pewnej ilości tlenu, natomiast jego produkcja w częściach nadziemnych jest stymulowana przez warunki beztlenowe korzenia. Mechanizm tej stymulacji - wyjaśniony stosunkowo niedawno - polega na zwiększonej syntezie ACC (kwas 1-aminocyklopropano-1-karboksylowy) w warunkach beztlenowych. Związek ten będący prekursorem etylenu [4, 19], jest transportowany poprzez ksylem do części nadziemnych, gdzie w obecności tlenu ulega przekształceniu w etylen. Pojawienie się większych ilości ACC w częściach nadziemnych pomidora (niekiedy do $3 \mu\text{mol dm}^{-3}$) stwierdzono po 12 godzinach od chwili zalania korzeni w glebie wodą, a już po 4 godzinach od momentu potraktowania azotem korzeni rosnących w pożywce [19]. Natomiast wzrost produkcji etylenu w częściach nadziemnych pomidora obserwowano już po 24 godzinach od zalania gleby wodą [18, 99].

Istnieje szereg prac potwierdzających wzrost produkcji (nawet kilkakrotny) etylenu w częściach nadziemnych pod wpływem niedotlenienia korzeni. I tak w stożkach wzrostu pomidora produkcja etylenu w warunkach dobrego natlenienia wynosząca $0,7-1,7 \text{ mm}^3 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ wzrasta po zalaniu korzeni wodą do $3,2-9,6 \text{ mm}^3 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ [99]. W innych partiach części nadziemnych pomidora wydzielanie tego gazu jest mniej intensywne i wynosi w warunkach dobrego natlenienia korzeni $0,04-0,4 \text{ mm}^3 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$, natomiast po zalaniu korzeni wodą wzrasta do wartości $0,4-1,5 \text{ mm}^3 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ [19, 97, 99].

Zwiększona produkcja etylenu w warunkach zalania korzeni wodą sprawia, że jego zawartość w częściach nadziemnych pomidora wzrasta do około $4 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ (w warunkach dobrego natlenienia korzeni nie więcej niż $0,4 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$) [96, 104]. Wzrost stężenia tego gazu w roślinach obserwowano już po upływie 24 godzin od momentu zalania korzeni wodą [96]. Należy zaznaczyć, że może być on też spowodowany częściowym zamykaniem się szparek w warunkach niedotlenienia korzeni (patrz dalej)

i związanym z tym zmniejszeniem się wydzielania etylenu do atmosfery [99]. Podwyższenie zawartości etylenu w częściach nadziemnych powoduje epinastię, tj. zmianę kąta odchylenia ogonka liścia od łodygi. Zjawisko to występuje po upływie 8-24 godzin od zalania systemu korzeniowego wodą [19, 96, 97, 99, 182] lub od traktowania korzeni azotem [18].

Z obecnością etylenu związane jest także powstawanie korzeni przybyszowych zawierających aerenchymę [41].

Inne metabolity beztlenowe

Poza omówionymi już metabolitami (etanol, etylen i jego prekursor ACC) oraz dwutlenkiem węgla, który będzie omówiony dalej, w warunkach ograniczonego natlenienia korzeni roślin może pojawiać się w nich szereg innych substancji, których zarówno powstawanie, jak i rola nie są w pełni poznane.

Crawford [31, 34] oraz Fühler [185] podają, że w warunkach beztlenowych w nasionach pojawia się kwas mlekowy i bursztynowy, natomiast w korzeniach - kwasy: pirogronowy, fumarowy, octowy, asparaginowy, glutaminowy, propionowy, masłowy, jabłkowy, szikimowy, glikolowy i α -aminomasłowy oraz gliceryna, alanina, seryna i prolina.

Z kolei Labanauskas i współautorzy [117, 118] w liściach sadzonek cytryny i pomarańczy, rosnących w warunkach niskiego stężenia tlenu w powietrzu glebowym, stwierdzili zmniejszenie zawartości aminokwasów białkowych (lizyny, histydyny, kwasu asparaginowego, treoniny, seryny, izoleucyny, leucyny, kwasu glutaminowego, glicyny, alaniny, waliny, metioniny, tyroniny i fenyloalaniny), a wzrost ilości aminokwasów wolnych (tryptofanu, histydyny, argininy, proliny).

Również i inni autorzy [33, 52, 124] donoszą o wzroście produkcji aminokwasów w warunkach niedotlenienia korzeni.

Prawdą jest też i to, że nie stwierdzono istotnej zmiany w zawartości wymienionych wyżej aminokwasów - tak wolnych, jak i białkowych - w pszenicy rosnącej na glebie zalanej wodą lub glebie, do której wprowadzano azot [115], a Heinrichs [89] obserwował zmniejszenie ilości białka surowego u dziewięciu roślin motylkowych po zalaniu ich korzeni wodą.

Również zawartość węglowodanów w roślinach może być uzależniona od warunków tlenowych w glebie. I tak Visser i współautorzy [202] odnotowali wzrost ilości tych związków w liściach jabłoni rosnącej zarówno w zalanej wodą glebie, jak i w nienapowietrzanej pożywce. Korzenie natomiast wykazywały niższą zawartość węglowodanów w przypadku nienapowietrzania pożywki i wyższą w przypadku gleby zalanej wodą. Wzrost zawartości węglowodanów w roślinach jęczmienia po zalaniu gleby wodą obserwowała także Sawickaja [166/].

U tytoniu warunki niedotlenienia korzeni powodowały spadek zawartości nikotyny w korzeniach i liściach oraz wzrost w łodygach [87/]. Całkowita zawartość nikotyny w roślinach malała.

Murch i Paxton [142/] stwierdzili 50% spadek zawartości gliceoliny w soi - zarówno w przypadku zalania gleby wodą, jak i przy traktowaniu korzeni czystym azotem lub helem. Obniżenie zawartości tej substancji prawdopodobnie zmniejsza odporność fizjologiczną soi na choroby.

Wyniki uzyskane przez Blevisa i współautorów [16/] wskazują na wzrost ilości reduktazy azotanowej EC 1.9.6.1 (particulate, viologen utilizing nitrate reductase) w korzeniach jęczmienia znajdujących się w sterylnych warunkach beztlenowych.

Zamykanie się szparek liściowych

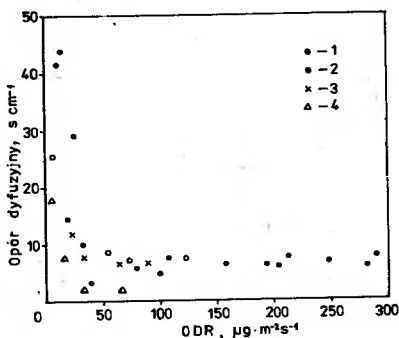
Regulacja aparatu szparkowego jest jednym z najważniejszych mechanizmów regulacyjnych rośliny. Decyduje ona bowiem o transpiracji, bilansie cieplnym i prawdopodobnie o fotosyntezie i oddychaniu. Do niedawna uważano, że głównymi czynnikami regulującymi ten aparat są: ciśnienie cząstkowe dwutlenku węgla, światło, potencjał wody w roślinie i temperatura [165/]. Ostatnio zwrócono uwagę na zamykanie się szparek w warunkach niedotlenienia korzeni. Zjawisko to było obserwowane pośrednio przez pomiar oporu dyfuzyjnego liści takich roślin, jak: pomidor [99/], słonecznik i jojoba (cyt. za [179/]), bawełna [137/], pszenica [180/], fasola [177, 178/] oraz topola i wierzba [153/].

Zależność oporu dyfuzyjnego (R_D) liści od ODR przedstawiona jest na rysunku 8. Wyraźny spadek R_D szparek widoczny jest przy ODR poniżej $35 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Zależność tę opisuje równanie wykładnicze [179/]:

$$R_D = a \cdot ODR^b, \quad (1)$$

gdzie: a i b - parametry charakteryzujące roślinę, zależne m.in. od jej wieku.

Zamykanie się szparek pod wpływem niedoboru tlenu w korzeniach było dokładnie dyskutowane przez Sojkę i Stolzy'ego [179]. Ich zdaniem, a także Jacksona i współautorów [99], zjawiska tego nie można wyjaśnić za pomocą mechanizmu biernego, powodującego spadek potencjału wody w roślinie pod wpływem zmniejszenia się przepuszczalności wodnej korzeni w warunkach beztlenowych (patrz dalej), ponieważ zamykanie się szparek obserwowano nawet przy wysokich potencjałach wody w roślinie. W wielu bowiem przypadkach potencjał wody w roślinach z zalanymi wodą korzeniami jest wyższy niż u roślin z dobrze natlenionym systemem korzeniowym, właśnie na skutek zamykania się szparek i co za tym idzie - zmniejszenia się transpiracji [99].



Rys. 8. Opór dyfuzyjny liści pszenicy (1), jojoby (2), słonecznika (3) i bawełny (4) w zależności od ODR (wg [179])

Sojka i Stolzy sugerują istnienie przynajmniej dwóch mechanizmów mogących regulować zamykanie się szparek liści w warunkach niedoboru tlenu w korzeniach. Jeden z nich może być związany z ewentualnym wytwarzaniem jakiejś substancji aktywnej fizjologicznie, takiej jak np. etylen. Na rzecz tej hipotezy przemawia fakt wzrostu wytwarzania tego związku w warunkach np. suszy, czemu towarzyszy zamykanie się szparek. Jako drugi możliwy mechanizm autorzy rozpatrują zmiany dopływu jonu potasowego do komórek towarzyszących, powodujące zmiany ich turgoru. Na poparcie tej tezy przytaczają fakty obniżania się zawartości potasu w częściach nadziemnych roślin w warunkach niedotlenienia ich systemu korzeniowego (patrz dalej) oraz otwierania się szparek przy wyższych stężeniach potasu w roślinie [30, 152]. Ponadto obaj autorzy sugerują [179],

że zamykanie się szparek w warunkach niedotlenienia korzeni jest przyczyną obserwowanego wzrostu odporności roślin na toksyczne działanie ozonu w tych warunkach /189, 190/.

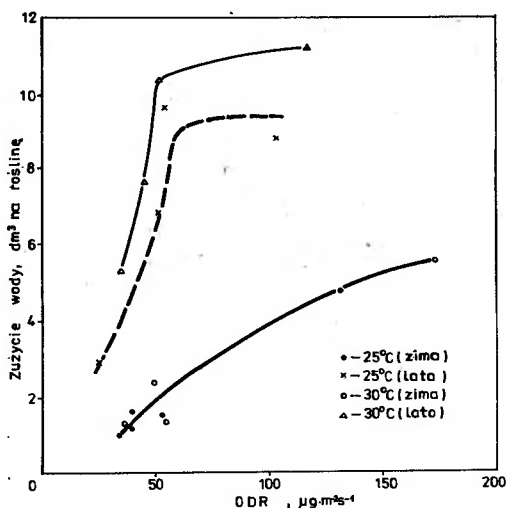
Spadek prędkości transpiracji przy niedotlenieniu korzeni - przynajmniej częściowo - spowodowany jest zamykaniem się szparek i podobne wytłumaczenie dotyczy obserwowanego spadku prędkości fotosyntezy w tych warunkach.

Zużycie wody

Już dawno stwierdzono, że zalanie korzeni roślin wodą w glebie powoduje częściowe lub całkowite zahamowanie transpiracji, a w niektórych przypadkach (np. /109, 113/) paradoksalne zjawisko wędnięcia roślin, których korzenie mają pod dostatkiem wody. Przegląd wcześniejszych prac z tego zakresu zrobił Bergman /13/.

Opisane zjawisko zostało również potwierdzone w pracach późniejszych /2, 3, 21, 91, 97, 99, 125, 197, 214, 218/. Wykazano przy tym, że pierwszym symptomem naruszenia stosunków wodnych rośliny, na skutek niedotlenienia korzeni wywołanego zalaniem gleby wodą, jest zanik gutacji /197/ (przykład zależności transpiracji od stężenia tlenu ilustruje rys. 9). Próbowano to tłumaczyć spadkiem przepuszczalności wodnej korzeni w warunkach ich niedotlenienia /101, 109-113, 138/, co miało powodować obniżenie potencjału wody w liściach w wyniku transpiracji i w konsekwencji zamykanie się szparek. I rzeczywiście - kilku autorów /45, 58, 109 i 113/ zaobserwowało wymienione procesy objawiające się pod wpływem zalania korzeni. Jednakże w wielu przypadkach mechanizm ten nie został potwierdzony, a obserwowano niekiedy efekt przeciwny, tj. wzrost potencjału wody w liściach w warunkach niedotlenienia korzeni wywołanego zarówno zalaniem ich wodą /99, 153, 197/, jak i wprowadzeniem do gleby azotu /180/. Oznacza to, że spadek przepuszczalności wodnej korzeni nie jest w tym przypadku jedynym czynnikiem zmniejszającym transpirację. Istotną rolę odgrywa tu bowiem zjawisko zamykania się szparek, ale sygnałem powodującym je nie jest obniżanie się potencjału wody w roślinie.

Warto podkreślić, że w żadnej ze znanych nam prac nie badano rów-

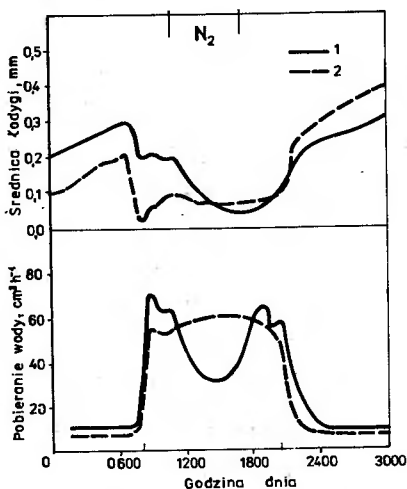


Rys. 9. Zużycie wody przez sadzonki pomarańczy (*Citrus sinensis*) w zależności od ODR (wg 191)

nocześnie oporu dyfuzyjnego liści (zamykania się szparek) i przepuszczalności wodnej korzeni. W związku z tym trudno jest ocenić względny udział tych obu czynników w obniżaniu transpiracji roślin w warunkach zalania korzeni wodą lub też traktowania inhibitorami respiracji [147, 161/.

Holder i Brown [91/ stwierdzili dodatnią korelację liniową pomiędzy poborem tlenu przez korzenie a zużyciem wody przez rośliny z nie-naruszonym systemem korzeniowym. Korelacja ta zanikała, gdy system korzeniowy został uszkodzony w wyniku nagłego niedoboru tlenu.

Willey [214/ stwierdził, że obniżenie transpiracji u tytoniu występuje już w kilka minut po wprowadzeniu azotu do środowiska wzrostu korzeni i ustala się po upływie około 0,5 godziny (rys. 10). Obniżeniu się transpiracji towarzyszył wzrost stresu wodnego rośliny, mierzonego średnicą łodygi. Po 6 godzinach utrzymywania korzeni w atmosferze azotu, przywracano im dostęp powietrza. Rezultatem był powrót prędkości transpiracji do poziomu wyjściowego w ciągu kilku minut i po-



Rys. 10. Zmiany pobierania wody i średnicy łodygi w ciągu doby u sadzonek tytoniu pod wpływem traktowania roztworu ich pożywki powietrzem (1) i azotem (2) (wg [214/])

wania roślin, w tym także pobierania wody.

Stosunkowo mało wiadomo na temat zmian transpiracji roślin przystosowanych do życia w środowisku wodnym, a ulegających opisanym wyżej oddziaływaniom.

Należy uwzględnić też fakt, że - oprócz bezpośredniego wpływu niedotlenienia korzeni - na zmiany transpiracji roślin (wywołane zamykaniem się szparek lub obniżaniem się przepuszczalności wodnej korzeni; rys. 10) mogą nałożyć się efekty pośrednie związane ze zmianą wielkości systemu korzeniowego i powierzchni liści. Może to mieć miejsce zwłaszcza podczas dłuższego niedotlenienia.

Throught i Drew [198/] badając młode sadzonki pszenicy stwierdzili, że od momentu zalania ich korzeni wodą jej zużycie przez rośliny pozostawało na stałym poziomie w ciągu dwóch tygodni zalania. Natomiast transpiracja - odniesiona do jednostki powierzchni liści - malała. Rośliny kontrolne wykazały w tym okresie 8-krotny wzrost zużycia wody (na

większenie średnicy łodygi. Niestety, autor nie mierzył stanu zamknięcia szparek. Niezależnie jednak od tego czy miało ono miejsce czy też nie, zmniejszanie się średnicy łodygi w okresie niedotlenienia zdaje się świadczyć o spadku przepuszczalności wodnej systemu korzeniowego.

Z kolei Grineva [78/] stwierdziła, że kukurydza i słonecznik w warunkach deficytu tlenu utrzymującego się przez 18 godzin wykazywały zmniejszenie transpiracji w tym okresie. Po usunięciu tej przyczyny stosunki wodne roślin powracały do stanu początkowego. Natomiast 24-godzinny niedobór O_2 powodował trwałe naruszenie funkcjo-

roślinę) spowodowany zwiększeniem powierzchni transpirującej. Stwierdzono również, na przykładzie pszenicy [6, 21/ i pomidora (159/, że w warunkach niedotlenienia korzeni zmniejsza się efektywność zużycia wody przez roślinę, tzn. wzrasta zużycie wody na wyprodukowanie jednostki masy plonu.

Wzrost roślin

Korzenie

Reakcja korzeni na warunki beztlenowe przejawia się w różnorodny sposób.

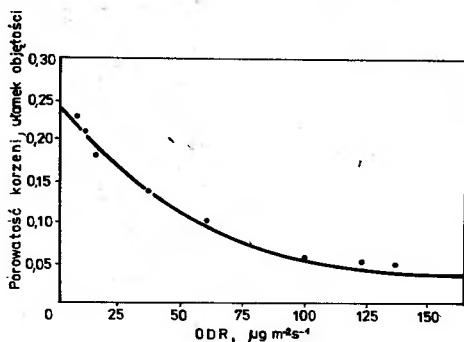
Zupełny brak tlenu całkowicie hamuje wzrost korzeni już po upływie 2-3 minut, co obserwowano u soi i bawełny [93/. O ile to niedotlenienie nie trwało dłużej niż 30 minut to prędkość wzrostu korzeni powracała do normy. Natomiast gdy ostry deficyt O_2 trwał ponad 3 godziny w przypadku bawełny i 5 godzin w przypadku soi to następowało obumieranie korzeni pałowych.

Obumieranie korzeni roślin najbardziej wrażliwych na niedotlenienie (np. tytoń, rośliny motylkowe) w warunkach zalania gleby wodą ma miejsce po upływie kilku dni [90, 109, 216, 218/, ale pierwsze ujemne symptomy mogą pojawiać się po 1-2 godzinach, zaś trwałe uszkodzenia roślin - po 24 godzinach, szczególnie w ciepłe i słoneczne dni [113/.

Jak już wspomniano, u roślin zdolnych do przeżycia kilkudniowego niedotlenienia korzeni następuje zmniejszanie prędkości wzrostu korzeni, co obserwowano u: pomidora [97/, kukurydzy [55, 56, 59, 199/, jęczmienia [54-56/, pszenicy [171/, groszku [29, 54-56/, dębu [170/, lwiej paszczy [188/, tulipanów [213/, buraka cukrowego (210/ i gorczycy [77/. W rezultacie masa systemu korzeniowego wytworzonego w tych warunkach jest mniejsza niż u roślin z dobrze natlenionymi korzeniami. Stwierdzono to u: sorgo [92/, jęczmienia [42/, owsa [206/, pszenicy [3, 16, 197, 201, 206, 211/, kukurydzy [40, 134/, jabłoni [202/, buraka cukrowego [210/, cytryny [117, 119, 186/, pomarańczy [116, 186, 205/, jojoby [158/, awokado [123/, traw [126, 204/, bawełny [148/, roślin motylkowych [29/, trzciny cukrowej [151/, bobu, kapusty i ziemniaka [211/.

Masa korzeni roślin wrażliwych na zalanie wodą zmniejsza się w warunkach niedotlenienia szybciej i w większym stopniu niż masa części nadziemnych. Stąd też stosunek masy części nadziemnych do masy korzeni jest większy w opisywanych warunkach, co obserwowano u pszenicy [3, 197], cytryny [114], jojoby [158], pomarańczy [205] i jabłoni [202].

Korzenie rosnące w warunkach niedoboru tlenu są grubsze, krótsze, mniej rozgałęzione, odznaczają się jaśniejszą barwą [29, 204], mają większe komórki [154], a w przypadku roślin motylkowych zawierają mniej brodawek [29]. Ich porowatość jest większa, co stwierdzono u: pszenicy [3, 201], jęczmienia [154], ryżu [57, 134], kukurydzy [134, 140] i kostrzewy [140]. Wynika to ze zjawiska stymulacji wzrostu korzeni przybyszowych, odznaczających się wysoką porowatością (ze względu na zawartość aerenchymy), co zauważono np. u: pomidora [97], jęczmienia [42] czy kukurydzy [40]. Obrazuje to rysunek 11.



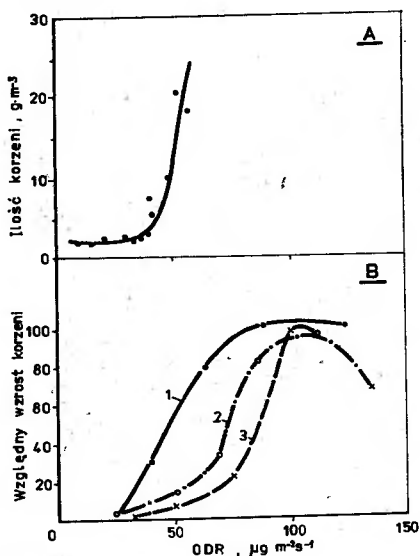
Rys. 11. Porowatość korzeni ryżu w fazie intensywnego krzewienia w zależności od ODR gleby (wg [57])

Korzenie roślin znajdujące się w pobliżu strefy beztlenowej gleby wykazują zdolność jej omijania [171], czego skutkiem jest płytki system korzeniowy [41, 132, 193], a niekiedy aerotropizm (polegający na ujemnym geotropizmie) i wychodzenie ich na powierzchnię gleby [97, 204, 212]. Płytkie korzenienie się roślin, jak stwierdził Huck [93], wynika ze stymulacji wzrostu korzeni bocznych w następstwie obumarcia korzenia palowego po napotkaniu przezeń strefy beztlenowej.

Zagęszczenie gleby jest czynnikiem wpływającym na wzrost korzeni zarówno poprzez zwiększenie oporu mechanicznego gleby, jak też przez zmniejszenie dostępności tlenu do korzeni. Scott i Erickson [167], poprawiając warunki tlenowe przez dodanie CaO_2 do gleby zagęszczonej (do $1,9 \text{ Mg m}^{-3}$) obserwowali wzrost ilości korzeni lucerny, pomidora i buraka cukrowego.

Wiadomo już, że wskaźnikiem ujmującym najbardziej kompleksowo bezpośredni wpływ tlenu glebowego na rośliny jest ODR. Uzależnienie korzeni różnych roślin od ODR przedstawia rysunek 12. Jak z niego widać, ilość korzeni pszenicy w glebie (rys. 12A) zaczyna się zmniejszać już przy $\text{ODR} < 50 \text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a spada gwałtownie (ponad 5-krotnie) przy $\text{ODR} 40\text{--}50 \text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Wartość ODR równą $40 \text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ można zatem uznać za krytyczną, natomiast $50 \text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ - za limitującą wzrost korzeni pszenicy. Podobną zależność widać w odniesieniu do korzeni krzewów pustynnych; ich wzrost ograniczany jest przy $\text{ODR} = 50 \text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, zupełnie zaś jego zahamowanie ma miejsce przy $\text{ODR} = 30\text{--}35 \text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (rys. 12B).

Krytyczne wartości ODR dla wzrostu korzeni innych roślin są zróżnicowane i wynoszą (w $\text{ } \mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$): 25 dla jęczmienia [129], 42 i 20 dla kukurydzy [14, 38], 33 dla słonecznika [127, 129], lwiej paszczy [188] i bawełny [127]. Wzrost korzeni traw był hamowany przy $\text{ODR} = 25 \text{ } \mu\text{g}$



Rys. 12. Reakcja korzeni na wartość ODR w glebie. Diagram A - ilość korzeni pszenicy w glebie w warunkach polowych (wg [171], zmienione); diagram B - względna prędkość wzrostu korzeni trzech krzewów pustynnych: *Franseria dumosa* (1), *Larrea tridentata* (2) i *Artemisia tridentata* (3) (wg [133]).

$\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ w przypadku turfgrasu i $17 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ - rajgrasu [73, 126], $15 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ dla jednej z odmian wiechliny łąkowej (Kentucky bluegrass), a $33 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ - dla drugiej (Newport Kentucky bluegrass) [126]. Krzewy pustynne *Artemisia tridentata*, *Larrea tridentata* i *Franseria dumosa* [133] charakteryzowały się krytycznymi wartościami ODR (dla wzrostu korzeni) w granicach $30\text{--}35 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Korzenie roślin dostosowanych do życia w warunkach stałego zalania gleby wodą (np. ryż) będąc niezalane wykazują gorszy wzrost. W typowych dla nich warunkach (zalania) zmniejsza się stosunek masy części nadziemnych do masy korzeni [102, 134]. Rośliny takie mają bardziej porowate tkanki korzeni, a niektóre z nich - np. czarne mangrowy (*Avicennia nitida*) - wytwarzają specjalne korzenie powietrzne (pneumatofory) - zawierające aerenchymę - które dostarczają tlen korzeniom normalnym.

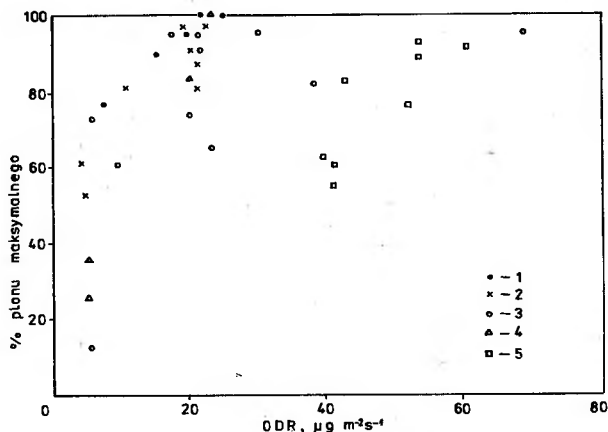
Części nadziemne

Reakcja części nadziemnych roślin (wzrost) na warunki tlenowe w glebie ma ścisły związek z reakcją korzeni, w stosunku do której jest ona spóźniona, co przejawia się zwiększeniem stosunku masy części nadziemnych do masy korzeni w warunkach niedotlenienia tych ostatnich.

Oznakami świadczącymi o niedotlenieniu korzeni są: chloroza, epinastia, więdnienie i obumieranie liści [42, 43, 109, 113, 197, 206, 218], osłabienie krzewienia [42, 43, 180, 206] oraz częściowe lub całkowite zahamowanie wzrostu części nadziemnych u: pomidorów [97, 109], pszenicy [3], jęczmienia [42, 55, 56], owsa [163], tytoniu [217], jabłoni [202], kukurydzy [54-56], bobu [55], *Narthecium ossifragum* [192], grochu i ziemniaka [56]. Prowadzi to do zmniejszenia masy i plonu roślin, a dowiedziono tego w następujących przypadkach: owsa [206], pszenicy [6, 21, 22, 122, 197, 207, 211], jęczmienia [43, 54, 130, 166, 206], kukurydzy [59, 199, 215], roślin motylkowych [89, 136], bobu [211], pomidora [20], jojoby [158], sorgo [215], ziemniaka [211], rzepaku [24], tytoniu [85], lwiej paszczy [125], awokado [123], białej koniczyny [74], kapusty [211], grochu [28], bawełny [137], oraz cytryny i pomarańczy [114, 118, 119, 187, 205]. Nie-

kiedy, w przypadku krótkotrwałych zaburzeń w dostarczaniu tlenu, następuje jedynie opóźnienie rozwoju rośliny, bez ujemnego wpływu na plon końcowy.

Przykłady zależności plonów od ODR przedstawiono na rysunku 13.



Rys. 13. Plon roślin w funkcji ODR. 1 - sorgo, 2 - kapusta, 3 - soja, 4 - kukurydza (wszystkie dane z doświadczeń lizymetrycznych [215/]), 5 - ziemniak (dane z doświadczeń polowych [164/])

Niektóre gatunki, jak np. pewne trawy [204] czy młode sadzonki cytryn i pomarańczy [118, 186/], ignorowały obniżenie stężenia tlenu w glebie, a ryż nie tylko nie reagował ujemnie, ale nawet wykazywał czasem wyższą plon [102, 149, 200/].

Campbell i Ferguson [21/ oraz Campbell i współautorzy [22/ stwierdzili, że spadek plonu pszenicy spowodowany wadliwym natlenieniem korzeni związany był głównie ze sterylizacją pyłku postępującą od góry kłosa. W takiej sytuacji sztuczne zapylenie roślin w znacznym stopniu niwelowało ten efekt. Podobne zjawisko u jęczmienia stwierdzili Aleksandrowa i Skazkin [5/.

Pobieranie składników pokarmowych i skład mineralny roślin

Niedotlenienie korzeni roślin powoduje zaburzenia całości funkcjonowania rośliny, a w tym i pobierania przez nią składników odżywczych (co ob-

jawia się stosunkowo prędko, z uwagi na obniżenie masy rośliny w warunkach deficytu O_2) oraz zmiany jej składu mineralnego - szczególnie przy bardziej drastycznym braku tlenu.

Azot

Zestawienie prac dotyczących zmian zawartości azotu w roślinach pod wpływem braku tlenu przedstawiono w tabeli 2. Jak z niej wynika, kierunek zmian zawartości azotu w roślinie pod wpływem niedotlenienia korzeni jest różny u różnych roślin, a nawet u tego samego gatunku, co stwierdzono w przypadku: cytryny, pszenicy i awokado. Najprawdopodobniej związane jest to z fazą rozwojową rośliny, w której poddana jest ona niedotlenieniu.

U młodych roślin pszenicy, których korzenie zalano wodą, stwierdzono całkowite zahamowanie pobierania azotu z gleby przy częściowym, ale wyraźnym zahamowaniu wzrostu roślin [198]. Powodowało to zmniejszenie zawartości azotu w tkance roślinnej (na jednostkę masy), a także w soku ksylemu ("efekt rozcieńczania"). Równocześnie następowało przemieszczanie tego pierwiastka z liści starych do młodych, widoczne już po 4 dniach zalania wodą gleby. Po 2 tygodniach zalania około 80% azotu uległo przemieszczeniu. Ohya i Kumazawa [146] stwierdzili, że intensywność wiązania azotu w brodawkach soi była proporcjonalna do stężenia tlenu, przy czym w warunkach beztlenowych (w atmosferze azotu) intensywność wiązania azotu wynosiła zaledwie 1,5% wartości wyjściowej.

Szczególnie wrażliwa na niedotlenienie korzeni jest zawartość azotanów w roślinie. W opisanych wyżej warunkach (zalanie korzeni) zawartość azotanów w pszenicy zmniejszała się 8-krotnie [198] i 30-krotnie w jęczmieniu [42].

U wszystkich badanych roślin (tab. 2) pobranie azotu było zawsze mniejsze w warunkach niedotlenienia korzeni, co miało związek z ogólną tendencją obniżania się masy i plonu roślin w tych warunkach.

Fosfor

Dane dotyczące wpływu niedotlenienia gleby na pobieranie i zawartość fosforu w roślinach (tab. 2) wskazują jednoznacznie na spadek

Tabela 2. Zawartość i pobranie różnych pierwiastków przez rośliny w warunkach niedotlenienia korzeni (wg różnych autorów)

Roślina	Zawartość					Pobranie		
	k	n	l	l	z	c	k	n
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Azot								
Cytryna [121/	+	-				-		
Cytryna [114/	+	-				-	-	-
Cytryna [119/	+		+	+		-		
Cytryna, pomarańczowa [186/	-			-		-		
Cytryna, pomarańczowa [117/			+	-		o		
Jabłoń [202/	-	-						
Jojoba [158/	+		+	+		-		
Awokado [123/	+	-				-		
Awokado [174/	-		o	-		-		
Ziemniak [211/							-	-
Pszenica [211/								-
Pszenica [122/					o			-
Pszenica [201/		-						
Pszenica [198/		-				-		
Jęczmień [43/	-	-					-	-
Jęczmień [42/		-						-
Jęczmień [130/		-						
Bób [211/								-
Kapusta [211/								-
Tytoń [85/				-				-
Groch [29/	-	-					-	-
Kukurydza [40/		-						
Ryż [200/		o						
Bawełna [137/		-						
Fosfor								
Cytryna [121/	o	-				-		
Cytryna [114/	o	-				-		
Cytryna [119/						-	-	-

c.d. tabeli 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cytryna, pomarańcza [186/		-	-				-		
Cytryna, pomarańcza [117/				o	-		-		
Jojoba [158/		-		o	o		-		
Awokado [123/		o	-				-		
Awokado [174/		o		o	-		-		
Ziemniak [211/								-	-
Pszenica [211/									-
Pszenica [122/									-
Pszenica [198/			-				-		-
Jęczmień [43/							-		
Jęczmień [42/			-				-		
Jęczmień [130/			-						
Bób [211/							-		
Kapusta [211/							-		
Tytoń [85/					-				-
Groch [29/		-	-					-	-
Ryż [102/			-				-		
Ryż [200/			-						
Ryż [149/			+						+
Kukurydza [40/			-						
Lwia paszcza [125/			-						
Bawełna [137/			+				-		

Potas

Cytryna [121/	o	-					-		
Cytryna [114/	-	-							
Cytryna [119/							-	-	-
Pomarańcza [205/					o				
Cytryna, pomarańcza [186/	-	-					-		
Cytryna, pomarańcza [117/				-	-		-		
Jojoba [158/	-			-	-				
Awokado [123/	-	-							
Awokado [174/	-			-	-				

c.d. tabeli 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ziemniaki /211/								-	
Bób /211/									-
Kapusta /211/									-
Pszenica /211/						o			
Pszenica /122/			-				-		
Pszenica /198/			-				-		
Tytoń /85/					-		-		
Jęczmień /43/							-		
Jęczmień /42/		-					-		
Jęczmień /130/		-							
Groch /29/		-	-					-	-
Kukurydza /40/			-						
Lwia paszcza /125/			-						
Jabłoni /202/		-	-						
Żyto /47/			-						
Rajgras /47/			-						
Koniczyna /47/			-						
Bawełna /137/			-				-		
			Wapń						
Cytryna /121/		o	-				-		
Cytryna /114/		-	o				-		
Cytryna /119/							-	-	-
Pomarańcza, cytryna /186/		-		-	-		-		
Pomarańcza, cytryna /117/				-	-		-		
Jojoba /158/		o		+	-		-		
Awokado /123/		+	-				-		
Awokado /174/		o		o	-		-		
Ziemniak /211/							-	-	
Bób /211/							-	-	
Kapusta /211/							-	-	
Pszenica /211/							-	-	
Pszenica /198/			-				-		

c.d. tabeli 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Pszenica [122/						o			-
Tytoń [85/					-				-
Groch [29/			-	+				-	-
Kukurydza [40/			-						
Lwia paszcza [125/			o						
Ryż [200/			-						
Jabłoń [202/		-			-				
Żyto [47/			o						
Rajgras [47/			-						
Koniczyna [47/			o						
Bawełna [137/			-				-		
Magnez									
Cytryna [121/		-	-				-		
Cytryna [114/		o	+				-		
Cytryna [119/							-	-	-
Pomarańcza [205/					o				
Pomarańcza, cytryna [186/		o	-				-		
Pomarańcza, cytryna [117/			-	-			-		
Jojoba [158/		-		+	-		-		
Awokado [123/		-	-				-		
Awokado [174/		-		o	-		-		
Tytoń [85/			-				-		
Groch [29/		o	+					-	-
Pszenica [122/						o			-
Żyto [47/			o						
Rajgras [47/			-						
Koniczyna [47/			-						
Bawełna [137/			+				-		
Sód									
Cytryna [121/		o	+				o		
Cytryna [114/		+	+				+		

c.d. tabeli 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cytryna [119/							-	-	+
Cytryna, pomarańcza [186/				+	o		o		
Cytryna, pomarańcza [117/				+	o		o		
Jojoba [158/		-		+	+		-		
Awokado [123/		-	+				-		
Awokado [174/		+		+	o		-		
Lwia paszcza [125/			+						
Pszenica [122/						o			
Ryż [200/			o						
Bawełna [137/			+				-		

Chlor

Cytryna [121/	-	+					-		
Cytryna [114/	-	o					-		
Cytryna [119/							-	-	+
Cytryna, pomarańcza [186/	-			+	o		-		
Cytryna, pomarańcza [117/				+	o		-		
Awokado [123/	-	o					-		
Awokado [174/	-			o	o		-		
Ryż [200/			+						
Bawełna [137/			+						

Bor

Cytryna [117/	o			o	-		-		
Cytryna [121/	o	+					o		
Cytryna [114/	+	-					-		
Cytryna [119/							-	-	-
Cytryna, pomarańcza [186/	o	-					-		
Jojoba [158/	+			+	-		-		
Awokado [174/			-				-		
Bawełna [137/			+				-		

c.d. tabeli 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cynk								
Cytryna [117/	+		o	+				
Cytryna [121/	o	-				-		
Cytryna [114/	+	o				-		
Cytryna [119/						-	-	o
Pomarańcza [205/				o				
Pomarańcza, cytryna [186/	o	o				o		
Pszenica [122/					-	-		
Joba [158/	o		+	-		-		
Awokado [123/		o				-		
Awokado [174/	+		o	-		-		
Ryż [102/						-		
Miedź								
Cytryna [117/	+		o	-		-		
Cytryna [121/	o	+				o		
Cytryna [114/	-	-				-		
Cytryna [119/						-	-	o
Pomarańcza [205/				-				
Pomarańcza, cytryna [186/	+	o				-		
Joba [158/	o		-	o		-		
Awokado [123/		o				-		
Awokado [174/	o		-	-		-		
Pszenica [122/					o			-
Bawełna [137/		-				-		
Mangan								
Cytryna [117/	+		-	-		-		
Cytryna [121/	o	o				o		
Cytryna [114/	+	+				-		
Cytryna [119/						-	-	o
Pomarańcza [205/				-				
Pomarańcza, cytryna [186/	+	o				o		

c.d. tabeli 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Jojoba [158/	+		+	-		-		
Awokado [123/		o				-		
Awokado [174/	o		-	-		-		
Trawy [204/		+						
Ryż [102/						+		
Pszenica [198/		+						
Pszenica [122/					+	-		
Jęczmień [130/		o						

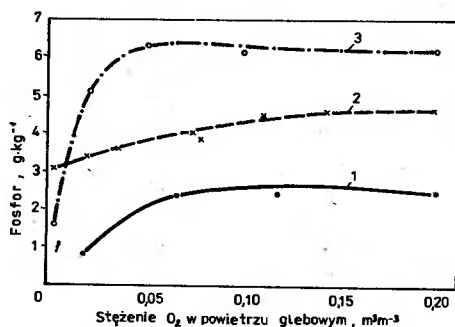
Żelazo

Cytryna [117/	+		o	-		o		
Cytryna [121/	o	-				-		
Cytryna [114/	+	+				-		
Cytryna [119/						-	-	-
Pomarańcza [205/		-				-		
Pomarańcza, cytryna [186/	+	-						
Jojoba [158/	-		+	-		-		
Awokado [123/		+				-		
Awokado [174/	o		o	+		-		
Ryż [102/		-				+		
Ryż [149/		-						
Pszenica [198/		-						
Pszenica [122/					o	-		

Objaśnienia: (-) - obniżenie, (+) - wzrost, (o) - bez zmian; c - cała roślina, k - korzeń, n - części nadziemne, l - łodygi, l - liście, z - ziarno.

pobrania tego pierwiastka we wszystkich badanych przypadkach. Natomiast zawartość fosforu w tych warunkach nie zmienia się lub ulega także obniżeniu. Jak wynika z rysunku 14, zmniejszenie ilości omawianego pierwiastka w roślinach następuje przy stężeniu tlenu poniżej $0,05 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.

Throught i Drew [198/ stwierdzili, że w warunkach zalania korzeni pszenicy wodą, podobnie jak w przypadku azotu, następuje zupełne zaha-



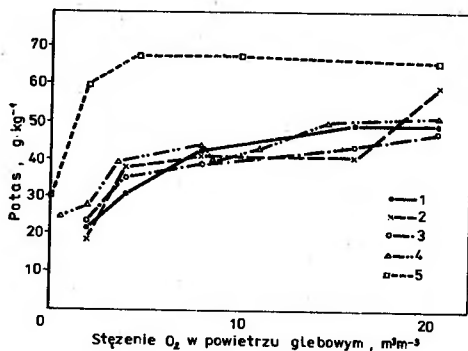
Rys. 14. Zawartość fosforu w roślinach w zależności od stężenia tlenu w powietrzu glebowym. 1 - korzenie jojoby (wg [158/], 2 - lwia paszcza (wg [129/], liście jęczmienia (wg [125/],

stwierdzili, że zahamowanie pobierania fosforu przez tytoń następuje już po dniu niedotlenienia korzeni.

Potas

Zmiany zawartości potasu w roślinach, w warunkach niedotlenienia gleb, mają jednoznaczny charakter. Jak wynika z tabeli 2 i rysunku 15, niedotlenienie korzeni powoduje obniżenie zawartości tego pierwiastka we wszystkich częściach roślin. Ma to oczywiście wpływ na obniżenie pobrania przez nie potasu.

Rys. 15. Zawartość potasu w częściach nadziemnych roślin w funkcji stężenia tlenu w powietrzu glebowym. 1 - żyto, 2 - rajgras, 3 - koniczyna (wszystko wg [47/], 4 - lwia paszcza (wg [125/]) i 5 - jęczmień (wg [129/])



mowanie pobierania fosforu przez tę roślinę pomimo kontynuacji jej wzrostu, oczywiście wolniejszego. Skutkiem tego następowało obniżenie zawartości fosforu w liściach starszych, widoczne już po 2 dniach zalania. W młodych liściach obserwowano tendencję przeciwną i po 2 tygodniach zalania gleby ponad 80% fosforu przemieściło się z liści starszych do młodszych.

Harris i van Bavel [86/ stosując metody izotopowe

Zalanie korzeni pszenicy wodą we wczesnych stadiach rozwoju całkowicie hamuje pobieranie potasu, podobnie jak azotu i fosforu [198]. Także i w przypadku tego pierwiastka następuje jego przemieszczanie się z liści starych do młodych widoczne już po 2 dniach zalania, a osiąga-
jące 80% po 2 tygodniach.

Niektórzy autorzy uważają, że potas w pewnych roślinach jest najbardziej wrażliwym składnikiem pokarmowym na niedotlenienie korzeni. Oznacza to, że obniżenie jego zawartości w roślinie następuje wcześniej i jest większe niż w przypadku innych jonów. Objawia się to między innymi, spadkiem stosunku $K/(Ca+Mg)$ w warunkach niedotlenienia, co wykazali Elkins i Hoveland [47] na przykładzie żyta.

Wapń i magnez

Zawartość wapnia i magnezu w roślinach wydaje się być mniej uzależniona od niedotlenienia korzeni niż zawartość azotu, potasu i fosforu (tab. 2). Potwierdzają to badania Harrisa i van Bavela [86] oraz Leteya i współautorów [125]. Throught i Drew [198] wykazali, że pobieranie tych pierwiastków przez pszenicę w warunkach zalania korzeni wodą jest w mniejszym stopniu hamowane niż azotu, fosforu i potasu, a (w odróżnieniu od tych ostatnich) rośliny nie wykazywały żadnej tendencji do przemieszczania wapnia i magnezu z liści starszych do młodszych.

Harris i van Bavel uszeregowali 5 ważniejszych składników pokarmowych według malejącej wrażliwości na natlenienie korzeni tytoniu, w następującej kolejności: $K > N > P > Mg = Ca$. Uszeregowanie tych pierwiastków otrzymane przez Letey'a i współautorów dla lwiej paszczy jest podobne: $K > P > Ca + Mg$.

Elkins i Hoveland przeprowadzając badania w jednakowych warunkach doświadczalnych stwierdzili, że jeśli chodzi o zawartość Ca i Mg to różne rośliny reagują odmiennie na warunki tlenowe w glebie. I tak zawartość wapnia w życie i koniczynie nie zależy od stanu natlenienia korzeni, natomiast w rajgrasie zmniejsza się w warunkach niedotlenienia korzeni do 1/3 normalnej zawartości. Ilość Mg w życie (w omawianych warunkach) nie zmieniła się, zmniejszała się zaś w koniczynie i rajgrasie.

Niedotlenienie korzeni roślin powoduje przeważnie zwiększenie zawartości sodu w częściach nadziemnych (tab. 2). Czasem obserwuje się obniżenie zawartości tego pierwiastka w korzeniach. Co do pobrania sodu przez rośliny, to tylko u cytryny zanotowano jego wzrost w warunkach niedotlenienia. Występująca ogólnie tendencja spadkowa wynika z faktu, że obniżenie masy roślinnej, spowodowane niedotlenieniem korzeni, przeważa nad przyrostem stężenia sodu w tkankach.

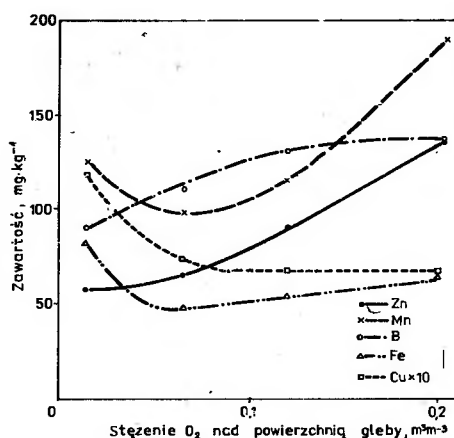
Chlor

Tabela 2 wskazuje jednoznacznie na tendencję zmniejszania się stężenia chloru w korzeniach roślin oraz wzrostu jego zawartości w częściach nadziemnych w warunkach niedotlenienia gleb. Pobranie tego pierwiastka we wszystkich przypadkach wykazuje natomiast generalną tendencję spadkową.

Mikroelementy

Badania wpływu niedotlenienia gleb na zawartość i pobieranie mikroelementów przez rośliny były prowadzone w odniesieniu do: boru, cynku, miedzi, manganu i żelaza (tab. 2).

Rys. 16. Zawartość Zn, Mn, B, Fe i Cu w liściach dwuletniej jojoby (*Simmondsia chinensis*) rosnącej przez 6 miesięcy w warunkach zróżnicowanego stężenia tlenu nad powierzchnią gleby (wg [158])



Przykład jojoby (rys. 16) dowodzi istnienia związku między obecnością mikroelementów w jej liściach a natlenieniem gleby. U różnych roślin ma to się jednak różnie (tab. 2). Jedynie w przypadku manganu wystąpiła ogólna tendencja wzrostu jego zawartości w korzeniach i obniżenie w liściach.

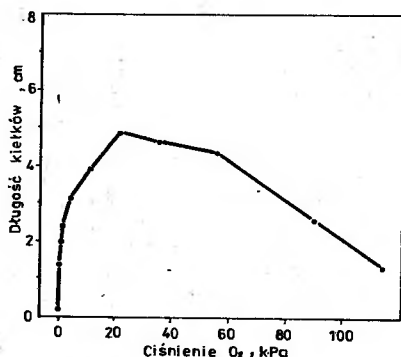
Pobranie mikroelementów, podobnie jak większości makroelementów, jest zmniejszone w warunkach niedotlenienia gleb, a tylko w niektórych przypadkach nie stwierdzono istotnych zmian. Ryż, jako roślina przystosowana do życia w warunkach zalania gleb wodą, wykazuje wzrost pobrania żelaza i manganu w tych warunkach.

Zagadnienie nadmiernego natlenienia korzeni roślin

Oprócz powszechnie znanej szkodliwości niedoboru tlenu w korzeniach istnieje też niekorzystny wpływ nadmiernego ich natlenienia.

Zjawisko to samo w sobie nie jest czymś nieoczekiwanym, gdyż zasadniczo wpływ wszystkich czynników środowiska na rośliny charakteryzuje się jakimś optimum, wykroczenie poza które powoduje mniej lub bardziej niepożądane rezultaty. Znany jest wszakże fakt szkodliwego oddziaływania nadmiaru tlenu na zwierzęta i człowieka. W przypadku roślin chodzi o stwierdzenie czy są wśród nich takie, dla których to nadmierne stężenie O_2 jest mniejsze od koncentracji tlenu w przyziemnej warstwie atmosfery, tj. w zakresie stężeń, które występują w glebie.

Zagadnieniu nadmiernego natlenienia korzeni poświęcono niewiele uwagi. Możliwość występowania takiego problemu była sugerowana przez Andersona i Kempera [7] oraz Eliassona [46], a następnie została potwierdzona przez Anayę i Stolzy'ego [6], którzy stwierdzili obniżenie plonu pszenicy ozimej przy stężeniu tlenu w powietrzu glebowym powyżej $0,1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Zdaniem tych autorów [6] obniżenie plonu spowodowane jest w tym przypadku "luksusową" konsumpcją tlenu i węglowodanów.



Rys. 17. Długość kielków 65-godzinnych siewek kukurydzy w zależności od ciśnienia całkowitego czystego tlenu wysycającego wodę w okresie 17 godzin moczenia nasion (wg [199])

głównie; jedynie w przypadku roślin o niskich wymaganiach tlenowych mogą ewentualnie powstać zaburzenia ich rozwoju.

Zależność między długością kielków kukurydzy a ciśnieniem parcjalnym tlenu pokazuje rysunek 17. Wynika z niego, że optymalne stężenie O₂ jest bliskie atmosferycznemu, przy czym wyraźny spadek długości korzenia następuje dopiero przy stężeniach znacznie wyższych.

Dotychczasowe badania - wykazujące dodatnią reakcję roślin na wzrost stężenia tlenu w zakresie poniżej stężenia atmosferycznego świadczą, że skutki nadmiernego natlenienia gleb mają znaczenie mar-

Wpływ dwutlenku węgla na rośliny

Bezpośredni wpływ dwutlenku węgla w glebie na rośliny może być zarówno dodatni, jak i ujemny.

Wielu autorów stwierdziło, że niskie stężenia CO₂ wpływają stymulująco na rośliny. I tak Geisler [55, 56] obserwował korzystny wpływ CO₂ w stężeniach 0,01-0,02 m³ m⁻³ na wzrost zarówno korzeni, jak i części nadziemnych jęczmienia ozimego, kukurydzy, groszku i bobu. Było to szczególnie wyraźnie widoczne w zakresie niskich stężeń tlenu (od 0 do 0,07 m³ m⁻³); przy wyższych zjawisko zanikało. Korzystny wpływ CO₂ stwierdzono również u grochu hodowanego w kulturze wodnej, do której wprowadzano powietrze zawierające 0,02-0,1 m³ m⁻³ CO₂ [53]. Podobnie rzecz się ma z bocznymi korzeniami rzodkiewki (0,01 m³ m⁻³ CO₂ + etylen) [156]. Również kielkowanie kukurydzy i soi przebiegało korzystnie [70, 71], nawet przy stężeniach CO₂ do 0,2 m³ m⁻³. Koncentracja omawianego gazu w zakresie do 0,13 m³ m⁻³ powodowała wy-

dłużanie się kielków kukurydzy; optymalna dla ich wzrostu zawartość CO_2 wynosiła $0,02 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ [190]. Podobny, dodatni wpływ CO_2 (do $0,15 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$) na kiełkowanie i początkowy wzrost pszenicy i czterech traw stwierdzili Dasberg i współautorzy [37].

Dwutlenek węgla w ilości $0,08 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ może stymulować tuberyzację stolonów ziemniaka [141].

Labanauskas i współautorzy [120] wykazali, że dwutlenek węgla w stężeniu $0,12 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ powodował zwiększenie wysokości i masy części nadziemnych oraz zmniejszenie masy korzeni sadzonek cytryny. Równocześnie następowało obniżenie zawartości N, P, Ca, Mg i Mn w częściach nadziemnych oraz N, P, K i B w korzeniach przy wzroście Mg i Mn także. Istotny wzrost całkowitego pobrania miał miejsce tylko w przypadku Mg i K.

Istnieje szereg doniesień o niekorzystnym wpływie dwutlenku węgla na rośliny, a stężenia, przy których się to objawia są dość zróżnicowane. I tak Stolwijk i Thimann [184] obserwowali ujemny wpływ koncentracji CO_2 rzędu $0,01 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ na wzrost korzeni groszku, fasoli, słonecznika i bobu hodowanych w kulturach żwirowych. Przy stężeniach $0,065 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ korzenie tych roślin zupełnie przestawały rosnąć; wzrost zaś na przykład korzeni owsa i jęczmienia był ograniczany tylko w małym stopniu. Również Radin i Loomis [156] stwierdzili inhibujący wpływ $0,01 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ CO_2 na wydłużenie i ilość korzeni bocznych u rzodkwi. Goss [69] wymienia soję i groch jako wrażliwe na dwutlenek węgla w obecności jonu amonowego oraz kukurydzę i pszenicę jako rośliny mało wrażliwe.

We wspomnianych już pracach Geislera [55, 56] istotny statystycznie spadek masy części nadziemnych i korzeni: jęczmienia, grochu, kukurydzy i bobu miał miejsce przy stężeniach CO_2 w powietrzu glebowym powyżej $0,04\text{--}0,08 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.

Z kolei Harris i van Bavel [87] stwierdzili zupełne zahamowanie oddychania korzeni tytoniu, kukurydzy i bawełny przy stężeniu omawianego gazu równym $0,05 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.

Istnieje też szereg roślin o znacznej odporności na wysokie stężenia dwutlenku węgla w glebie. I tak u soi i kukurydzy ujemny wpływ

CO_2 zaznaczył się dopiero przy stężeniach powyżej $0,4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, przy czym nawet przy $0,8 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ CO_2 nie następowało obumieranie roślin [72]. Jeżeli koncentracja bezwodnika kwasu węglowego nie przekraczała $0,14 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, to system korzeniowy soi cechował się znaczną gęstością, a korzenie były cienkie i długie. Powyżej wskazanej zawartości CO_2 , korzenie ulegały zgrubieniu, skróceniu, były mniej rozgałęzione, przybierały ciemne zabarwienie. Gdy stężenie omawianego gazu przekroczyło pułap $0,2 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ pojawiała się chloroza liści zarówno u soi, jak i kukurydzy, u której ponadto notowano obniżenie pobierania żelaza. W przypadku bawełny [194] stężenie dwutlenku węgla w powietrzu glebowym do $0,1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ w niewielkim stopniu wpływało na wzrost korzeni i nawet przy $0,25 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ rosły one tylko o 30% wolniej niż w warunkach kontrolnych.

Tytoń, jak już wspomniano, jest jedną z najbardziej wrażliwych roślin na zalanie gleby wodą. Nie reaguje natomiast na CO_2 w powietrzu glebowym aż do stężenia równego $0,1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ [85, 86]. Pewien ujemny wpływ zaznacza się dopiero przy koncentracji $0,2 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ [217, 218], ale przeważa zgodna opinia [85, 86, 214, 216-218], że wrażliwość tytoniu na zalanie wodą korzeni nie wynika z akumulacji CO_2 w glebie, lecz z niedoboru tlenu. Również skład mineralny tytoniu nie zmieniał się w zakresie stężeń CO_2 nieprzekraczających $0,1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Przy wyższych stężeniach obserwowano obniżenie zawartości składników, przy czym ich kolejność według malejącej wrażliwości była następująca: $\text{K} > \text{N} > \text{P} > \text{Mg} > \text{Ca}$ [86]. Podobną zależność podają również Chang i Loomis [27].

Zaobserwowane skutki działania - zarówno korzystne, jak i niekorzystne - glebowego dwutlenku węgla na rośliny nie są dokładnie wyjaśnione. Korzystny wpływ CO_2 wydaje się być związany z jego przeniesieniem z korzeni do części nadziemnych roślin [181], gdzie może być wykorzystywany jako substrat w fotosyntezie, a także może zapobiegać akumulacji etanolu w tkankach [139]. To ostatnie zjawisko jest prawdopodobnie wytłumaczeniem faktu zaobserwowanego przez Geislera [54], polegającego na pobudzającym wpływie niskich stężeń CO_2 tylko przy niedostatku lub braku tlenu. Akumulacja bowiem etanolu jest podstawo-

wą przyczyną uszkodzania roślin w warunkach niedotlenienia korzeni, co było omówione wcześniej.

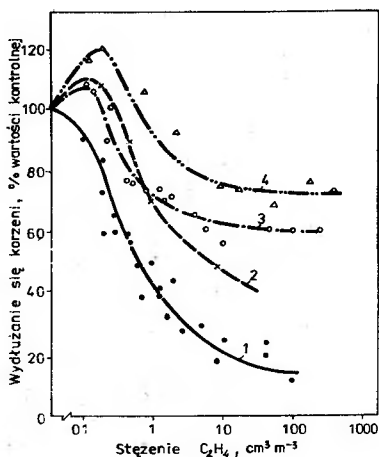
Wiadomo, że stężenia dwutlenku węgla w powietrzu glebowym rzadko przewyższają $0,1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Dlatego wyrażany jest niekiedy pogląd, że nie wpływają one na rośliny. Jednak jak z powyższego wynika, pogląd ten nie zawsze jest uzasadniony i istnieje potrzeba pogłębienia badań w tym zakresie, bo nawet przy niskich stężeniach CO_2 mogą występować zarówno efekty ujemne, jak i dodatnie.

Wpływ etylenu na rośliny

Etylen znany był jako inhibitor wzrostu korzeni już od 1915 roku [88]. Ostatnio jednak stwierdzono, że w niższym zakresie stężeń (poniżej $1 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$) może on działać stymulująco. Zauważono to u: bobu [175], pomidora i gorczycy [108], żyta [156] i niektórych odmian ryżu [108, 175]. Wyższe stężenia etylenu hamują wzrost korzeni wymienionych roślin. Obserwowane jest to również i u innych (kukurydza [98], rzodkiewka [156], jęczmień [36, 175, 176], owies i pszenica [175], groch i koniczyna biała [68], winorośl [95] i niektóre odmiany ryżu [175]). Zależność wzrostu korzeni kilku roślin od stężenia etylenu przedstawiono przykładowo na rysunku 18.

Z innych efektów oddziaływania omawianego gazu na korzenie można wymienić: zmniejszenie liczby brodawek u fasoli przy stężeniach powyżej $0,4 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ [80], u grochu i koniczyny przy stężeniach powyżej $10 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ [68]. Redukcji ilości brodawek towarzyszyło obniżenie aktywności nitrogenazy u wymienionych roślin. Z kolei Mingo-Castel i współautorzy [141] stwierdzili inhibicję tuberyzacji i akumulacji skrobi u ziemniaka.

Korzenie winogron traktowane etylenem w stężeniu $5 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ przestawały rosnąć, przybierały zabarwienie brązowe, wykazywały zgrubienie przy końcach [95]. Równocześnie następowało zmniejszenie ilości korzeni bocznych oraz wzrost ilości korzeni z uszkodzonymi przetchlinkami. Ponadto, pod wpływem etylenu zmniejszała się zawartość P i Mg w korzeniach.



Rys. 18. Wydłużanie się korzeni różnych roślin znajdujących się w atmosferze o różnej zawartości etylenu. 1 - jęczmień, 2 - pomidor, 3 - żyto (wszystko wg [175]) oraz 4 - ryż (wg [108])

wpływało na pobranie i zawartość K, Ca i P w roślinach. Z kolei Ishii [95] podaje, że koncentracja równa $5 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ powodowała obniżenie zawartości P i K w liściach winogron. Ujemny wpływ etylenu na masę części nadziemnych stwierdzono także w przypadku winogron [95] i pomidorów [97].

Istnieją też zjawiska przeciwne do opisanych - niektórzy autorzy notowali korzystny wpływ etylenu na części nadziemne roślin. I tak u soi $1-10 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ etylenu w powietrzu glebowym stymulowało wzrost i masę części nadziemnych [143] i dopiero wyższe stężenia hamowały wzrost [131]. Również w przypadku bawełny i sorga stwierdzono, że wprowadzenie do gleby etylenu może stymulować ich wzrost i wydajność [50].

POŚREDNI WPŁYW POWIETRZA GLEBOWEGO NA ROŚLINY

Jak już poprzednio zaznaczono, pośredni wpływ powietrza glebowego na rośliny wiąże się z tymi wszystkimi przemianami w środowisku gle-

Ważnym skutkiem oddziaływania omawianego gazu na korzenie roślin jest stymulacja powstawania korzeni przybyszowych i wytwarzania aerenchymy [41].

Wpływ etylenu glebowego na części nadziemne roślin był mniej badany. Stwierdzono, że w stężeniu $10 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ powodował on zmniejszenie długości łodyg i świeżej masy koniczyny (po 6 tygodniach traktowania tym gazem) oraz suchej masy grochu (po 7 tygodniach traktowania) [68]. U jęczmienia [36] stężenie etylenu w powietrzu glebowym rzędu $1-10 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ powodowało po okresie 7-21 dni zmniejszenie masy części nadziemnych, natomiast nie

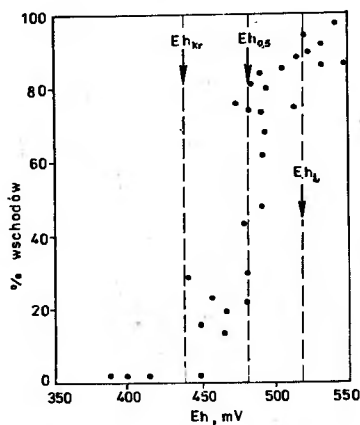
bowym, które następują pod wpływem zmian ilości i składu powietrza glebowego. Dotyczą one potencjału redoks, odczynu gleby, dostępności składników pokarmowych, stanu patogennej flory glebowej oraz szkodników glebowych, a także pojawienia się związków toksycznych w glebie.

Potencjał redoks

Według naszej wiedzy, potencjał redoks per se nie wywiera bezpośredniego wpływu na rośliny, ale jest nierozdzielnie związany ze zmianami w składzie chemicznym roztworu glebowego wywołanymi stanem natlenienia gleby. W związku z tym może być stosowany jako wskaźnik do oceny i przewidywania reakcji roślin na warunki tlenowe w glebie. Jego przydatność jest szczególnie duża w zakresie bardzo niskich stężeń tlenu, dla których wskaźnik ODR (dający bezpośrednią ocenę dostępności tlenu roślinom) staje się mało przydatny.

Potencjał redoks, jako wskaźnik oceny reakcji roślin na warunki tlenowe gleb, był w znacznie mniejszym stopniu stosowany niż ODR. Wykazano jego użyteczność do oceny stanu natleniania gleby w okresie wschodów: jęczmienia, owsa [64], fasoli, kukurydzy [67], pomidora [60, 67], pszenicy [62, 67] i żyta [64, 67]. Przykład takiej zależności przedstawiono na rysunku 19.

Podobnie, jak w przypadku ODR (tab. 1), wyróżniono następujące pro-
gowe wartości potencjału redoks (Eh): limitującą, połowy wschodów i krytyczną, które dla wymienionych roślin zestawiono w tabeli 3. W przypadku lnu [62, 67] i buraka cukrowego [63, 67] możliwe było wyznaczenie tylko wartości krytycznej Eh.



Rys. 19. Wschody owsa (po 8 dniach) w zależności od potencjału redoks gleby (wg [67], zmienione)

Tabela 3. Wyznaczone graniczne wartości Eh dla wschodów niektórych roślin uprawnych (wg [67])

Roślina	Eh _t	Eh _{0.5}	Eh _{kr}
Jęczmień	400	380	370
Owies	520	480	440
Fasola	510	450	370
Pszenica ozima	460	390	370
Len	-	-	430
Kukurydza	400	370	340
Pomidor	520	470	450
Burak cukrowy	-	-	400*
Żyto	540	480	440

* wartość wystarczająca do wschodów, ale nie gwarantująca dalszego przeżycia roślin.

Bardzo interesujące ujęcie zagadnienia umożliwiające powiązanie dynamiki Eh z plonem roślin, przedstawił Carter [25]. Dowiódł on mianowicie w doświadczeniach mikropoletkowych, że plon trzciay cukrowej był ujemnie skorelowany z ilością dni, w których Eh wynosiło poniżej 332 mV, przy czym obniżenie plonu - zależnie od roku - wynosiło dziennie 0,2 i 0,3 t.

Odczyn gleby

Zmiany odczynu gleby pod wpływem jej warunków tlenowych mogą wynosić ponad 2 jednostki pH i są wywoływane zarówno zmianami stężenia CO₂ w powietrzu glebowym, jak i udziałem jonów H⁺ w reakcjach redoks [65].

Reakcje roślin na wahania odczynu środowiska glebowego są powszechnie znane i omawiane w wielu podręcznikach (np. [15, 162]) stąd też nie będą tutaj bliżej rozważane. Ograniczymy się jedynie do konkluzji, że zmiany pH w glebie wywołane zmianami stanu jej natlenienia mogą być znaczące dla roślin, aczkolwiek nie można przytoczyć eksperymentalnego potwierdzenia, że same zmiany pH - poza chemicznymi - wywierały ten wpływ.

Dostępność składników pokarmowych dla roślin

Stan natlenienia gleby wpływa na rozpuszczalność [65/], a tym samym i na dostępność roślinom wielu składników pokarmowych.

Według Sillanpää [172] rozpuszczalność jest odzwierciedleniem dostępności, ale w wielu przypadkach nie stwierdza się korelacji między ekstrahowalnymi formami składników pokarmowych a ich pobieraniem przez rośliny.

Tlen glebowy może wpływać na pobieranie składników pokarmowych przez rośliny:

- a) poprzez zmiany ich dostępności w glebie,
- b) przez zmiany funkcjonowania samych korzeni.

Rozróżnienie obu sposobów nie jest łatwe, a tym bardziej trudno jest określić wzajemny ich udział w reakcji rośliny na warunki tlenowe panujące w glebie.

Zmiany pobierania składników pokarmowych związane z funkcjonowaniem korzeni w warunkach niedotlenienia były omówione wcześniej. Tu zatem zasygnalizujemy tylko, że istnieją pewne dane świadczące o uzależnieniu zmian pobierania składników pokarmowych w warunkach niedotlenienia gleby od ich dostępności. Odnosi się to w pierwszym rzędzie do ryżu, którego funkcjonowanie korzeni jest w małym stopniu uzależnione od stanu natlenienia gleby. Badania wskazują, że dostępność fosforu, krzemu, żelaza, manganu i glinu wzrasta po zalaniu gleby wodą [155/]. W skrajnych przypadkach może wywołać to ich toksyczność, co sygnalizowano w odniesieniu do żelaza [219/], manganu i glinu [150/]. Dla ryżu na przykład orientacyjną granicą toksyczności Fe w formie rozpuszczalnej w wodzie jest wartość $50-100 \text{ mg kg}^{-1}$ [219/].

W przypadku innych pierwiastków może pojawić się zjawisko ich niedoboru. Tak właśnie jest z cynkiem w warunkach zalania gleby wodą [157/].

Dobrze znanym przykładem związku dostępności roślinom składnika pokarmowego z przemianami redoks jest miedź w glebach organicznych. Jej dostępność po osuszeniu takich gleb gwałtownie maleje, powodując zaburzenia w wykształcaniu się ziarna zbóż [157/].

Substancje toksyczne w zredukowanym środowisku glebowym

Zredukowane środowisko glebowe może zawierać pewne fitotoksyczne produkty metabolizmu beztlenowego gleb. Należą do nich przede wszystkim siarczki i kwasy organiczne.

Jony siarczkowe powstają w warunkach silnie zredukowanych [65/; ich rozpuszczalność zmniejsza się w wyniku wytrącania się FeS a także siarczków innych metali ciężkich.

Kwasy: octowy, propionowy i masłowy w stężeniach 1-10 mmol dm^{-3} (występujące w glebach w warunkach beztlenowych właśnie w takiej koncentracji) zmniejszają masę i wysokość roślin ryżu, hamują wzrost korzeni i powstawanie nowych oraz powodują obniżenie stężenia fosforu w częściach nadziemnych i zmniejszanie pobrania fosforu i potasu u tej rośliny [145/]. Przy stężeniu tych kwasów wynoszącym 1 mmol dm^{-3} siewki ryżu więdną, przy 5 mmol dm^{-3} następuje brązowienie końców liści, zaś przy 10 mmol dm^{-3} siewki zamierały po upływie 24 godzin.

Nie stwierdzono natomiast toksycznego wpływu metanu na siewki ryżu [144. 203/.

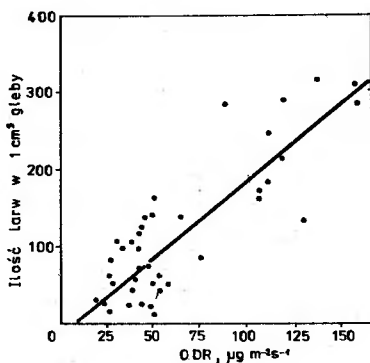
Patogeny i szkodniki

Przeglądu wcześniejszych prac dotyczących wpływu warunków tlenowych w glebie na choroby roślin dokonał Bergman [13/]. Wynika z niego, że w warunkach niedotlenienia następuje u wielu roślin wzrost występowania chorób korzeni (gnicie). Wykazano także, że patogenne grzyby (np. *Phytophthora omnivora*, *Fusarium eumartii* i *Fusarium oxysporum*) rozwijają się w warunkach nadmiaru dwutlenku węgla lub deficytu tlenu. Nie stwierdzono jednakże w sposób jednoznaczny, czy warunki beztlenowe w większym stopniu oddziałują na organizm roślinny (osłabiając jego podatność na choroby) czy na atakujący go patogen.

Jeśli chodzi o odporność roślin na choroby, to w przypadku soi stwierdzono, że w warunkach niedotlenienia korzeni maleje w jej tkankach zawartość gliceoliny będącej fitoaleksyną, tj. związkiem warunkującym odporność roślin na infekcję [142/.

Badania liczebności populacji patogenów glebowych w zależności od stanu natlenienia gleby przeprowadzano w odniesieniu do grzybów atakujących korzenie drzew cytrusowych [107, 116, 118, 187] i *Rishbach cocoa* [160]. Uzyskane wyniki nie pozwoliły jednak na jednoznaczne stwierdzenie jakiegoś związku.

Wyniki badań dotyczących wpływu warunków tlenowych na nicianie glebowe są już bardziej jednoznaczne. Ilość larw *Tylenchulus semipenetrans* Cobb (atakujących korzenie cytrusów) wzrasta ze wzrostem wartości ODR w glebie [191], co pokazano na rysunku 20. Inne nicianie glebowe - *Hemicycliophora arenaria* Raski, które atakują cytrusy i pomidory, są również ściśle związane z warunkami tlenowymi w glebie. Wykazują liniowy wzrost ilości znoszonych jajeczek w miarę zwiększania się ODR aż do wartości $70 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i wyraźnie większą śmiertelność przy ODR poniżej $20 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [83]. Jest to przyczyną znacznego spadku liczebności nicieni w glebie w warunkach polowych pod wpływem nawadniania [82].



Rys. 20. Ilość larw niciania *Tylenchulus semipenetrans* w glebie w funkcji wartości ODR (wg [191])

ODPORNOŚĆ I ADAPTACJA ROŚLIN NA ZALANIE GLEBY WODĄ

Względna odporność poszczególnych gatunków i odmian roślin na zalanie gleby wodą nie jest zawsze jednakowa, gdyż zależy od takich czynników, jak temperatura gleby czy faza rozwojowa roślin. Niemniej jednak wielu autorów próbowało porównywać różne rośliny w ustalonych warunkach eksperymentalnych. I tak np. Kramer [109] stwierdził, że słonecznik jest bardziej odporny na zalanie gleby wodą niż pomidor, który z kolei jest bardziej odporny niż tytoń. Ta ostatnia roślina, jak również groszek należą do gatunków najbardziej wrażliwych na zalanie gleby [100].

Wśród roślin motylkowych istnieje znaczne zróżnicowanie pod tym względem. Ich odporność na zalanie gleby wynosi od 20 do 5 dni zalania; przy czym kolejność według malejącej odporności jest następująca: *Lotus corniculatus* L. - odmiana Leo = *Trifolium repens* L. - odmiana Pilgrim = *Trifolium fragiferum* L. > *Trifolium pratense* L. - odmiana Altaswede = *Trifolium hybridum* L. - odmiana Aurora = *Medicago media* Pers. - odmiana Rambler > *Melilotus alba* Desr. - odmiana Arctic = *Astragalus cicer* L. > *Onobrychis viciifolia* Scop. - odmiana Krasnodar [89, 90].

Również trawy wykazują znaczne zróżnicowanie pod względem odporności na zalanie gleby wodą. Przykładowo *Agrostis palustris* Huds. jest rośliną bardzo odporną, *Poa pratensis* L. i *Poa annua* L. są średnio odporne, natomiast *Festuca rubra* L. jest zupełnie nieodporna [12].

Badania porównawcze przeprowadzone przez Tadano i współautorów [195] wykazały, że odporność roślin na zalanie niekoniecznie musi odpowiadać ich odporności na wysokie stężenia dwutlenku węgla czy na brak tlenu. Na podstawie tych trzech rodzajów testów można było uszeregować 18 gatunków roślin pod względem ogólnej niewrażliwości na wadliwą aerację gleby, poczynając od najbardziej odpornego ryżu, a kończąc na najbardziej wrażliwej kapuście chińskiej (patrz tab. 4).

Zróżnicowanie roślin pod względem zdolności przetrwania w środowisku pozbawionym tlenem (głównie skutkiem okresowego lub długotrwałego zalania gleby wodą) wynika z istnienia kilku mechanizmów adaptacji roślin do takich warunków. Przystosowanie to wydaje się być bardziej ukierunkowane na alternatywny sposób doprowadzenia tlenu do korenia niż na alternatywny metabolizm w jego tkankach. Na ogół wyróżnia się trzy rodzaje adaptacji roślin do warunków beztlenowych w glebie, a mianowicie:

- morfologiczną, usprawniającą transport wewnętrzny gazów,
- płytkie korzenie się roślin,
- metaboliczną.

Wewnętrzny transport gazów, dzięki wytworzeniu ciągłych przestrzeni powietrznych wewnątrz rośliny, jest najważniejszym sposobem adaptacji. Zdolność ta może mieć charakter cechy stałej (jak np. w

przypadku ryżu i innych roślin wodnych, których korzenie transportują tlen w ilościach wystarczających nie tylko na pokrycie własnych potrzeb, ale także na utlenianie otaczającej je gleby) lub też może pojawiać się albo wzmacniać dopiero w warunkach niedoboru tlenu. Głównym przejawem tej adaptacji jest wytwarzanie korzeni przybyszowych zawierających aerenchymę. Taka reakcja roślin na niedobór tlenu w środowisku jest często spotykana. Niektóre gatunki wytwarzają wyspecjalizowane korzenie kolankowe i pneumatofory stanowiące drogę do dyfuzji gazów [58, 196]. Te, których korzenie z trudnością wytwarzają aerenchymę, np. groszek [39], należą do najbardziej wrażliwych na zalanie.

Płytkie korzenienie się stanowi drugi sposób przystosowania się rośliny do życia w środowisku glebowym ubogim lub pozbawionym tlenem. Dzięki niemu korzenie pozostają w powierzchniowej warstwie gleby, bardziej zasobnej w tlen niż warstwy głębsze. Ponadto droga dyfuzji gazów jest w tym przypadku krótsza niż u roślin rosnących w środowisku dobrze natlenionym. Według Hucka [93] płytkie, poziome korzenienie się można wyjaśnić stymulacją wzrostu korzeni bocznych po obumarciu korzenia palowego w następstwie napotkania przezeń strefy beztlenowej. Innym mechanizmem odpowiedzialnym za płytkie korzenienie się roślin jest aerotropowy wzrost korzeni [204, 212]. Wskutek tego rosną one niekiedy tuż przy powierzchni gleby, a nawet ponad nią (np. [92]).

Adaptacja metaboliczna roślin do przetrwania warunków deficytu tlenu w glebie była ostatnio dyskutowana przez Crawforda [33], Drewa [39] i Wiedenrotha [209], lecz jej mechanizm - który obejmuje: zmniejszenie efektu Pasteura, usuwanie etanolu z tkanek rośliny, alternatywne szlaki metaboliczne prowadzące nie do etanolu, ale do mniej toksycznych produktów końcowych (kwas jabłkowy, kwas mlekowy czy gliceryna) - nie jest w pełni wyjaśniony.

Odrębnym zagadnieniem jest zróżnicowanie podatności roślin na obecność toksycznych metabolitów w środowisku glebowym. Niektórzy autorzy [75] sugerują, że korzenie roślin zaadaptowanych do życia w warunkach zalania gleby wodą, dzięki wewnętrznemu transportowi tlenu, detoksyfikują środowisko glebowe utleniając je.

Tabela 4. Porównanie odporności różnych roślin uprawnych na: zalanie gleby wodą, warunki beztlenowe, i wysokie stężenie dwutlenku węgla (wg /195/)

Roślina	Kształtowanie się wielkości plonu w różnych warunkach aeracji (odniesione do wartości kontrolnej) [%]				
	zalanie (12 dni)	N ₂ (7 dni)	CO ₂ (5kPa przez 3 dni)	CO ₂ (20 kPa przez 13 dni)	wartość średnia
Ryż (<i>Oryzae sativa</i> L.)	106	95	95	90	96,5
Fasola (<i>Phaseolus radiatus</i> L. var. <i>aurea</i> Prain)	105	66	105	33	77
Cebula (<i>Allium cepa</i> L.)	102	80	75	36	73
Kukurydza (<i>Zea mays</i> L.)	93	30	95	60	70
Pszenica (<i>Triticum aesti- vum</i> L.)	77	60	85	55	69
Marchew (<i>Daucus carro- ta</i> L.)	55	41	102	35	66
Soja (<i>Glycine max.</i> L. <i>Me- rill</i>)	92	37	90	37	64
Fasola (<i>Phaseolus vulga- ris</i> L.)	88	70	85	13	64

Ogórek (<i>Cucumis sativus</i> L.)	91	51	93	15	62,5
Papryka (<i>Capsicum annum</i> L.)	101	65	65	12	61
Chryzantema (<i>Chrysanthemum coronarium</i> L.)	55	49	100	28	58
Oberżyna (<i>Solanum melongena</i> L.)	75	37	90	27	57
Rzodkiew (<i>Raphanus sativus</i> L. var. hortensis Backer)	107	37	55	12	53
Kapusta (<i>Brassica cle-racea</i> L. var. capitata L.)	75	51	52	27	51,2
Burak cukrowy (<i>Beta vulgaris</i> L. var. saccharifera Allfeld)	57	30	85	30	50,5
Groch (<i>Pisum sativum</i> D.C.)	87	40	60	10	50
Pomidor (<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.)	64	25	50	12	37,7
Kapusta chińska (<i>Brassica pe-leneusis</i> Repur.)	45	30	44	10	32,5

PODSUMOWANIE

Reakcja roślin na wadliwe stosunki powietrzne w glebie zależy od samej rośliny oraz od pewnych warunków środowiskowych, głównie od temperatury gleby. Biorąc pod uwagę odporność na niedotlenienie, można wyróżnić całą gamę roślin odmiennie tolerujących zalanie gleby - od higrofitów (przystosowanych do życia w środowisku wodnym) do roślin bardzo wrażliwych i ulegających znacznemu uszkodzeniu już po upływie 1-2 dni. Reakcja roślin na warunki tlenowe w glebie zależy od ich stadium rozwojowego.

Zróżnicowanie poszczególnych gatunków pod względem wymagań aeracyjnych wynika z kilku mechanizmów adaptacyjnych, takich jak: płytkie korzenienie się, morfologiczna adaptacja korzeni umożliwiająca wewnętrzny transport gazów, zdolność przeprowadzania metabolizmu beztlenowego, a także odporność na toksyczne metabolity beztlenowe w środowisku glebowym.

Oznaki niedotlenienia korzeni roślin mogą pojawiać się zarówno na nich samych, jak i na częściach nadziemnych. Do objawów obserwowanych na korzeniach należą: słaby wzrost, a w skrajnych przypadkach ich obumieranie, stymulacja wytwarzania korzeni przybyszowych zawierających aerenchymę, wzrost porowatości korzeni i w niektórych przypadkach aerotropowy ich wzrost. Na częściach nadziemnych występują: zahamowanie wzrostu, więdnienie, epinastia i starzenie się liści oraz opadanie kwiatów.

Do zaburzeń fizjologicznych związanych z niedotlenieniem korzeni należą: zmniejszenie transpiracji, akumulacja etylenu, etanolu i innych metabolitów w roślinie oraz zmiany w pobieraniu składników pokarmowych przez rośliny.

Efekty związane z oddziaływaniem niedotlenienia gleby na rośliny mają charakter bezpośredni (wynikają z wpływu głównych składników powietrza glebowego - O_2 i CO_2 - na korzenie roślin) lub pośredni (zmiany zachodzące w glebie związane ze zmianami jej natlenienia). Ich rozdzielenie jest trudne, a niekiedy wręcz niemożliwe. Większość efektów szkodliwych obserwowanych po krótkich okresach niedoboru tlenu

w glebie wydaje się być wynikiem bezpośredniego niedotlenienia korzeni, a rola dwutlenku węgla jest znacznie mniejsza.

Złożoność oddziaływań powietrze glebowe - roślina powoduje, że zależność ta nie może być ujęta za pomocą jednego wskaźnika pomiarowego. W związku z tym stosuje się kilka różnych, odzwierciedlających poszczególne aspekty tego zagadnienia.

Najlepszym wskaźnikiem bezpośredniej dostępności roślinom tlenu jest ODR, efekty pośrednie zaś najlepiej ujmują potencjał redoks.

Dla lepszego zrozumienia opisanych tu złożonych oddziaływań powietrza glebowego na rośliny, ze szczególnym uwzględnieniem zmian w funkcjonowaniu korzeni, a także określenia progowych wartości wskaźników natlenienia dla poszczególnych gatunków roślin w różnych fazach ich rozwoju potrzebne jest prowadzenie intensywnych badań w tym kierunku.

BIBLIOGRAFIA

1. Abeles F.B., Ethylene in Plant Biology, Acad. Press Inc., New York - London 1973.
2. Aceves-Novarro E., Stolzy L.H., Mehuys G.R., Combined effect of low oxygen and salinity on germination of a semidwarf Mexican wheat, Agron. J., 1975, 67, 530.
3. Aceves-Novarro E., Stolzy L.H., Mehuys G.R., Response of three semidwarf Mexican wheats to different aeration conditions in the rooting medium at a constant salinity level, Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1975, 39, 515.
4. Adams D.O., Yang S.F., Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene, Proc. Nat. Acad. Sc. USA, 1979, 76, 170.
5. Aleksandrova A.Z., Skazkin F.D., Influence of surplus soil moisture to barley at different development stages, Dokl. AN SSSR, 1964, 159, 205.
6. Anaya M.G., Stolzy L.H., Wheat response to different soil water-aeration conditions, Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1972, 36, 485.

7. Anderson W.E., Kemper W.D., Corn growth as affected by aggregate stability, soil temperature, and soil moisture, *Agron. J.*, 1964, 56, 453.
8. Armstrong W., Aeration in higher plants, *Adv. Bot. Res.*, 1979, 7, 325.
9. Armstrong W., Gaynard T.J., The critical oxygen pressures for respiration in intact plants, *Physiol. Plant.*, 1976, 37, 200.
10. Aubertin G.M., Rickman R.W., Letey J., Plant ethanol content as an index of the soil-oxygen status, *Agron. J.*, 1966, 58, 305.
11. Barclay A.M., Crawford R.M.M., Temperature and anoxic injury in pea seedlings, *J. Exp. Bot.*, 1981, 32, 943.
12. Beard J.B., Martin D.P., Influence of water temperature on submersion tolerance of four grasses, *Agron. J.*, 1970, 62, 257.
13. Bergman H.F., Oxygen deficiency as a cause of disease in plants, *Bot. Rev.*, 1959, 25, 417.
14. Bertrand A.R., Kohnke H., Subsoil conditions and their effects on oxygen supply and growth of corn roots, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1957, 21, 135.
15. Black C.A., *Soil - Plant Relationships*, J. Wiley and Sons Inc., New York - London - Sydney 1968.
16. Blevis D.G., Lowe R.H., Staples L., Nitrate reductase in barley root under sterile, low oxygen conditions, *Plant Physiol.*, 1976, 57, 458.
17. Bolton E.F., Erickson A.E., Ethanol concentration in tomato plants during soil flooding, *Agron. J.*, 1970, 62, 220.
18. Bradford K.J., Dilley D.R., Effects of root anaerobiosis on ethylene production, epinasty, and growth of tomato plants, *Plant Physiol.*, 1978, 61, 506.
19. Bradford K.J., Yang S.F., Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants, *Plant Physiol.*, 1980, 65, 322.
20. Bryce J.H., Focht D.D., Stolzy L.H., Soil aeration and plant growth response to urea peroxide fertilization, *Soil Sci.*, 1982, 134, 111.

21. Campbell C.A., Ferguson W.S., Influence of air temperature, light intensity, soil moisture stress and soil aeration on moisture use by wheat, *Can. J. Plant Sci.*, 1969, 49, 129.
22. Campbell C.A., McBean D.S., Green D.G., Influence of moisture stress, relative humidity and oxygen diffusion rate on seed set and yield of wheat, *Can. J. Plant Sci.*, 1969, 49, 29.
23. Cannell R.Q., Soil aeration and compaction in relation to root growth and soil management, *Appl. Biol.*, 1977, 2, 1.
24. Cannell R.Q., Belford R.K., Effects of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of winter oil seed rape (*Brassica napus* L.), *J. Sc. Food Agric.*, 1980, 31, 963.
25. Carter C.E., Redox potential and sugarcane yield relationship, *Trans. ASAE*, 1980, 23, 924.
26. Chancellor W.J., Compaction of soil by agricultural equipment, *Division of Agric. Sci. Univ. Calif., Bull.*, 1977, 1881.
27. Chang H.T., Loomis W.E., Effect of CO₂ on absorption of water and nutrients by roots, *Plant Physiol.*, 1945, 20, 221.
28. Clements F.E., Aeration and air content. The role of oxygen in root activity, *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 1921, 315, 1.
29. Cline R.A., Erickson A.E., The effect of oxygen diffusion rate and applied fertilizer on the growth, yield, and chemical composition of peas, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1959, 23, 333.
30. Cooper R.B., Blaser R.E., Brown R.H., Potassium nutrition effects on net photosynthesis and morphology of alfalfa, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 1967, 31, 231.
31. Crawford R.M.M., Physiological ecology: a comparison of adaptation to oxygen-poor environments in plants and animals, *Flora*, 1972, 161, 209.
32. Crawford R.M.M., Tolerance of anoxia and the regulation of glycolysis in tree roots, [w:] *Tree Physiology and Yield Improvement*, Cannel M.G.R., Last F.T. eds., *Acad. Press*, London 1976.
33. Crawford R.M.M., Metabolic indicators in the prediction of soil anaerobiosis, [w:] *Nitrogen in the Environment*, Vol. 1.-

- Nitrogen Behaviour in Field Soil, Nielson D.R., McDonald J.G. eds., Acad. Press Inc., New York - San Francisco - London 1978.
34. Crawford R.M.M., Biochemical and ecological similarities in marsh plants and diving animals, *Izv. AN SSSR, ser. Biol.*, 1981, 1, 77.
 35. Crawford R.M.M., Baines M.A., Tolerance of anoxia and the metabolism of ethanol in intact roots and seeds, *New Phytol.*, 1977, 79, 519.
 36. Crossett R.N., Campbell D.J., The effects of ethylene in the root environment upon the development of barley, *Plant Physiol.*, 1975, 42, 453.
 37. Dasberg S., Enoch H., Hillel D., Effect of oxygen and carbon dioxide concentration on the germination of range grasses, *Agron. J.*, 1966, 58, 206.
 38. Diest A. van, Effect of soil aeration and compaction upon yield, nutrient uptake and variability in a greenhouse fertility experiment, *Agron. J.*, 1962, 54, 515.
 39. Drew M.C., Plant responses to anaerobic conditions in soil and solution culture, *Curr. Adv. in Plant Sci.*, 1979, 36, 1.
 40. Drew M.C., Chamel A., Garrec J.P., Fourcy A., Cortical air spaces (aerenchyma) in roots on corn subjected to oxygen stress; structure and influence on uptake and translocation of ⁸⁶Rb ions, *Plant Physiol.*, 1980, 65, 506.
 41. Drew M.C., Jackson M.B., Giffard S., Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L., *Planta*, 1979, 147, 83.
 42. Drew M.C., Sisworo E.J., The development of waterlogging damage in young barley plants in relation to plant nutrient status and changes in soil properties, *New Phytol.*, 1979, 82, 301.
 43. Drew M.C., Sisworo E.J., Saker L.R., Alleviation of waterlogging damage to young barley plants by application of nitrate and a synthetic cytokinin, and comparison between the effects of waterlogging, nitrogen deficiency and root excision, *New Phytol.*, 1979, 82, 315.

44. Effer W.R., Ranson S.L., Respiratory metabolism in buckwheat seedlings, *Plant Physiol.*, 1967, 42, 1042.
45. El-Beltagy A.S., Hall M.A., Effect of water stress upon endogenous ethylene levels in *Vicia faba*, *New Phytol.*, 1974, 73, 47.
46. Eliasson L., The inhibitory effect of oxygen on the growth of wheat roots, *Physiol. Plant.*, 1958, 11, 572.
47. Elkins Ch.B., Hoveland C.S., Soil oxygen and temperature effect on tetany potential of three annual forage species, *Agron. J.*, 1977, 69, 626.
48. Erickson A.E., Short-term oxygen deficiencies and plant responses, [w:] *Conf. Proc. Am. Soc. Agr. Eng., Drainage and Efficient Crop Production*, Chicago, Ill., 1965.
49. Erickson A.E., Doren D.M. van, The relation of plant growth and yield to soil oxygen availability, [w:] *Trans. 7th Int. Congr. Soil Sci.*, Madison, Wisc., 1960, IV, 54, 428.
50. Freytag A.M., Lira E.P., Effects of soil-injected ethylene on yields of cotton and sorghum, *Agron. J.*, 1972, 64, 524.
51. Fulton J.M., Erickson A.E., Relation between soil aeration and ethyl alcohol accumulation in xylem exudate of tomatoes, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1964, 28, 610.
52. Garcia-Novo F., Crawford R.M.M., Soil aeration, nitrate reduction and flooding tolerance in higher plants, *New Phytol.*, 1973, 72, 1031.
53. Geisler G., Morphogenic influence of $(\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-)$ on roots, *Plant Physiol.*, 1963, 38, 77.
54. Geisler G., Interactive effects of CO_2 and O_2 in soil on root and top growth of barley and peas, *Plant Physiol.*, 1967, 42, 305.
55. Geisler G., The influence of carbonic acid $(\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-)$ in the range of low oxygen concentration (O_2) in soil air on shoot and root growth of cultivated plants, *Z. Acker Pflanzenbau*, 1969, 130, 1.
56. Geisler G., The influence of oxygen and carbon dioxide concentration on growth of roots and shoots of winter barley, maize and peas, *Bayerisches Landw. Jahrbuch.*, 1969, 46, 259.

57. Ghildyal B.P., Nature, physical properties and management of submerged rice soils, Trans. 12th Int. Congr. Soil Sc., New Delhi, [in:] Vertisols and Rice Soils of the Tropics, symposium papers, II, 1982, 121.
58. Gill C.J., The flooding tolerance of woody species - a review, For. Abstr., 1970, 31, 671.
59. Gingrich J.R., Russell M.B., Effect of soil moisture tension and oxygen concentration on the growth of corn roots, Agron. J., 1956, 48, 517.
60. Gliński J., Dobrzański B., Łabuda S., Stępniewski W., Soil oxygen conditions for emergence of tomato seedlings, Pol. J. Soil Sci., 1978, 11, 81.
61. Gliński J., Łabuda S., Oxygen diffusion rate and redox potential as indices of the oxygenation of flax and bean roots during emergence, Pol. J. Soil Sci., 1979, 12, 75.
62. Gliński J., Łabuda S., Stępniewski W., Oxygen content, redox potential, and ODR as indices characterizing soil oxygen conditions for winter wheat emergence, Zesz. Probl. Post.Nauk Roln., 1979, 220, 125.
63. Gliński J., Przywara G., Stępniewski W., Wpływ warunków tlenowych w glebie na wschody buraków cukrowych. Roczn. Gleb., 1981, 32, 61.
64. Gliński J., Stępniewski W., Modelowe badania wpływu natlenienia gleby na wschody roślin zbożowych. Folia Soc. Sciens. Lublinensis 23, Biol., 1981, 1, 49.
65. Gliński J., Stępniewski W., Procesy biologiczne i chemiczne w glebie uzależnione od jej stanu natlenienia, Probl. Agrofiz., 1984, 44.
66. Gliński J., Stępniewski W., Łabuda S., Pobieranie tlenu i wydzielanie dwutlenku węgla w środowisku glebowym, Probl. Agrofiz., 1983, 39.
67. Gliński J., Stępniewski W., Łabuda S., Przywara G., Graniczne wartości ODR i Eh w glebie dla wschodów wybranych roślin uprawnych, Roczn. Gleb., 1984, 35, 1, 3-10.

68. Goodlass G., Smith K.A., Effects of ethylene on root extension and nodulation of pea (*Pisum sativum* L.) and white clover (*Trifolium repens* L.), *Pl. Soil*, 1979, 51, 387.
69. Goss J.A., Ammonium bicarbonate in plant nutrition, *Soil Sci.*, 1960, 89, 296.
70. Grable A.R., Soil aeration and plant growth, *Adv. Agron.*, 1966, 18, 58.
71. Grable A.R., Danielson R.E., Effect of carbon dioxide, oxygen, and soil moisture suction on germination of corn and soybeans, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1965, 29, 12.
72. Grable A.R., Danielson R.E., Influence of CO₂ on growth of corn and soybean seedlings, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1965, 29, 233.
73. Gradwell M.W., Soil physical conditions of winter and the growth of ryegrass plants; 1. Effects of compaction and puddling, *N.Z.J. Agric. Res.*, 1965, 8, 238.
74. Gradwell M.W., Soil oxygen and the growth of white clover, *N.Z.J. Agric. Res.*, 1969, 12, 615.
75. Green M.S., Etherington J.R., Oxidation of ferrous iron by rice (*Oryza sativa* L.) roots: a mechanism for waterlogging tolerance? *J. Exp. Bot.*, 1977, 28, 678.
76. Greenwood D.J., The effect of oxygen concentration on the decomposition of organic materials in soils, *Pl. Soil*, 1961, 14, 360.
77. Greenwood D.J., Goodman D., Studies on the supply of oxygen to the roots of mustard seedlings (*Sinapis alba* L.), *New Phytol.*, 1971, 70, 85.
78. Grineva G.M., The effect and after-effect of anaerobic conditions of the water relations and respiration of plants, *Fiziol. Rast.*, 1960, 7, 673.
79. Grineva G.M., Alcohol formation and excretion by plant roots under anaerobic conditions, *Fiziol. Rast.*, 1963, 10, 361.
80. Grobbelaar N., Clarke B., Hough M.C., The nodulation and nitrogen fixation of isolated roots of *Phaseolus vulgaris* L.; 3. The effect of carbon dioxide and ethylene, *Pl. Soil*, 1971, spec. vol. 215.

81. Guinn G., Nutritional stress and ethylene evolution by young cotton balls, *Crop Sci.*, 1976, 16, 89.
82. Gundy S.D. van, McElroy F.D., Cooper A.F., Stolzy L.H., Influence of soil temperature, irrigation and aeration on *Hemicycliphora arenaria*, *Soil Sci.*, 1968, 106, 270.
83. Gundy S.D. van, Stolzy L.H., The relationship of oxygen diffusion rates to the survival, movement and reproduction of *Hemicycliphora arenaria*, *Nematologica*, 1963, 9, 605.
84. Hanks R.J., Thorp F.C., Seedling emergence of wheat as related to soil moisture content, bulk density, oxygen diffusion rate, and crust strength, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1956, 20, 307.
85. Harris D.G., Bavel C.H.M. van, Growth, yield and water absorption of tobacco plants as affected by the composition of the root atmosphere, *Agron. J.*, 1957, 49, 11.
86. Harris D.G., Bavel C.H.M. van, Nutrient uptake and chemical composition of tobacco plants as affected by the composition of the root atmosphere, *Agron. J.*, 1957, 49, 176.
87. Harris D.G., Bavel C.H.M. van, Root respiration of tobacco, corn, and cotton plants, *Agron. J.*, 1957, 49, 182.
88. Harvey E.M., Rose R.C., The effect of illuminating gas on root systems, *Bot. Gaz.*, 1915, 60, 27.
89. Heinrichs D.H., Flooding tolerance of legumes, *Can. J. Plant Sci.*, 1970, 50, 435.
90. Heinrichs D.H., Root-zone temperature effects on flooding tolerance of legumes, *Can. J. Plant. Sci.*, 1972, 52, 985.
91. Holder C.B., Brown K.W., The relationship between oxygen and water uptake by root of intact bean plants, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1980, 44, 21.
92. Hopkins R.M., Patrick W.H., Combined effects of oxygen concentration and soil compaction on root penetration, *Soil Sci.*, 1969, 108, 408.
93. Huck M.G., Variation in tap-root elongation rate as influenced by composition of the soil air, *Agron. J.*, 1970, 62, 815.
94. Hughes T.D., Stone J.F., Huffine W.W., Gingrich J.R.,

- Effect of soil bulk density and soil water pressure on emergence of grass seedlings, *Agron. J.*, 1966, 58, 549.
95. Ishii T., Fusao K., Mizutani F., Iwasaki K., Kadoya K., Ethylene evolution in the rhizosphere of grape-vines, and growth disorders as affected by ethylene, *Mem. Coll. Agr. Ehime Univ.*, 1982, 2, 97.
 96. Jackson M.B., Campbell D.J., Waterlogging and petiole epinasty in tomato: the role of ethylene and low oxygen, *New Phytol.*, 1976, 76, 21.
 97. Jackson M.B., Campbell D.J., Effects of benzyladenine and gibberellic acid on the responses of tomato plants to anaerobic root environments and to ethylene, *New Phytol.*, 1979, 82, 331.
 98. Jackson M.B., Drew M.C., Giffard S.C., Effects of applying ethylene to the root system of *Zea mays* on growth and nutrient concentration in relation to flooding tolerance, *Physiol. Plant.*, 1981, 52, 23.
 99. Jackson M.B., Gales K., Campbell D.J., Effect of waterlogged soil conditions on the production of ethylene and on water relationships in tomato plants, *J. Exp. Bot.*, 1978, 29, 183.
 100. Jackson M.B., Goss M.J., Can stress experienced by root systems be alleviated by exogenous growth regulators?, *Proc. Joint BCPC and BPCRG Symposium "Opportunities for Chemical Plant Growth Regulation"*, 1978, 95.
 101. Jackson W.T., The relative importance of factors causing injury to shoots of flooded tomato plants, *Am. J. Bot.*, 1956, 43, 637.
 102. Jugsujinda A., Patrick W.H., Growth and nutrient uptake by rice in a flooded soil under controlled aerobic-anaerobic and pH conditions, *Agron. J.*, 1977, 69, 705.
 103. Kaack K., Kristensen K., Emergence and seedling growth related to oxygen content and oxygen diffusion rate in different soils, *Agron. J.*, 1967, 59, 541.
 104. Kawase M.J., Anaerobic elevation of ethylene concentration in water-logged plants, *Am. J. Bot.*, 1978, 65, 736.

105. Kenefick-D.G., Formation and elimination of ethanol in sugar beet roots, *Plant Physiol.*, 1962, 37, 434.
106. Kiyosawa W., Studies on the effects of alcohols on membrane water permeability of *Nitella*, *Protoplasma*, 1975, 86, 243.
107. Klotz L.J., Stolzy L.H., Wolfe T.A. de, Szuszkiewicz T.E., Rate of oxygen supply and distribution of root-rotting fungi in soils, *Soil Sci.*, 1965, 99, 200.
108. Konings H., Jackson M.B., A relationship between rates of ethylene production by roots and the promoting or inhibiting effects of exogenous ethylene and water on root elongation, *Z. Pflanzenphysiol.*, 1979, 92, 385.
109. Kramer P.J., Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil, *Plant Physiol.*, 1951, 26, 722.
110. Kramer P.J., Permeability in relation to respiration, [w:] *Encycl. of Plant Physiol*, Ruhland W. ed., 1956, 2, 358.
111. Kramer P.J., Physical and physiological aspects of water absorption, [w:] *Encycl. of Plant Physiol.*, Ruhland W. ed., 1956, 3, 124.
112. Kramer P.J., *Plant and Soil Water Relationships: A Modern Synthesis*, McGraw-Hill, New York 1969.
113. Kramer P.J., Jackson W.T., Causes of injury to flooded tobacco plants, *Plant Physiol.*, 1954, 29, 241.
114. Labanauskas C.K., Letey J., Stolzy L.H., Valoras N., Effects of soil-oxygen and irrigation on the accumulation of macro- and micronutrients in citrus seedlings (*Citrus sinensis* var. Osbeck), *Soil Sci.*, 1966, 101, 378.
115. Labanauskas C.K., Luxmoore R.J., Stolzy L.H., Soil temperature and soil aeration effects on protein and free amino acid concentrations in wheat grain, *Pl. Soil*, 1974, 41, 351.
116. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Handy M.F., Protein and nonprotein amino acids in citrus leaves as affected by *Phytophthora* spp. root infestation and soil oxygen content, *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1972, 97, 433.
117. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Handy M.F., Concentrations and total amounts of nutrients in citrus seedlings (*Citrus si-*

- nensis var. Osbeck) and in soil as influenced by differential soil oxygen treatments, Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1972, 36, 454.
118. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Handy M.F., Soil oxygen and Phytophthora spp. root infestation effects on the protein and free amino acids in Lemon and orange leaves, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1974, 99, 497.
 119. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Klotz L.J., Wolfe T.A. de, Effects of soil temperature and oxygen on the amounts of macronutrients and micronutrients in citrus seedlings (Citrus sinensis var. Bessie), Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1965, 29, 60.
 120. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Klotz L.J., Wolfe T.A. de, Soil carbon dioxide and mineral accumulation in citrus seedling (Citrus sinensis var. Bessie), Pl. Soil, 1971, 35, 337.
 121. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Klotz L.J., Wolfe T.A. de, Soil oxygen diffusion rates and mineral accumulations in citrus seedlings (Citrus sinensis var. Osbeck), Soil Sci., 1971, 11, 386.
 122. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Luxmoore R.J., Soil temperature and soils aeration effects on concentrations and total amounts of nutrients in "Yecora" wheat grain, Soil Sci., 1975, 120, 450.
 123. Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Zentmyer G.A. Szuszkiewicz T.E., Influence of soil oxygen and soil water on the accumulation of nutrients in avocado seedlings (Persea americana Mill.), Pl. Soil, 1968, 29, 391.
 124. Lambers H., Respiration and NADH-oxidation of the roots of flood-tolerant and flood-intolerant Senecio species as affected by anaerobiosis, Physiol. Plant., 1976, 37, 117.
 125. Letey J., Lunt O.R., Stolzy L.H., Szuszkiewicz T.E., Plant growth, water use and nutritional response to rhizosphere differentials of oxygen concentration, Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1961, 25, 183.
 126. Letey J., Morgan W.C., Richards S.J., Valoras N., Physical soil amendments, soil compaction, irrigation, and wetting

- agents in turfgrass management. 3. Effects on oxygen diffusion rate and root growth, *Agron. J.*, 1966, 58, 531.
127. Letey J., Stolzy L.H., Blank G.B., Lunt O.R., Effect of temperature on oxygen diffusion rates and subsequent shoot growth, root growth and mineral contents of two plant species, *Soil Sci.*, 1961, 92, 314.
 128. Letey J., Stolzy L.H., Lunt O.R., Younger V.B., Growth and nutrient uptake of Newport bluegrass as affected by soil oxygen, *Pl. Soil*, 1964, 20, 143.
 129. Letey J., Stolzy L.H., Valoras N., Szuszkiewicz T.E., Influence of oxygen diffusion rate on sunflower growth at various soil and air temperatures, *Agron. J.*, 1962, 54, 316.
 130. Leyshon A.J., Sheard R.W., Influence of short-term flooding on the growth and plant nutrient composition of barley, *Can. J. Soil Sci.*, 1974, 54, 463.
 131. Lira E.P., Freytag A.H., Effect of ethylene and 2, 3, 5-triiodobenzoic acid on soybean seedlings grown in hydroponic culture, *Trans. Ill. State Acad. Sci.*, 1971, 64, 309.
 132. Lundengårdh H.G., Carbon dioxide evolution of soil and crop growth, *Soil Sci.*, 1927, 23, 417.
 133. Lunt O.R., Letey J., Clark S.B., Oxygen requirements for root growth in three species of desert shrubs, *Ecology*, 1973, 54, 1356.
 134. Luxmoore R.J., Stolzy L.H., Root porosity and growth responses of rice and maize to oxygen supply, *Agron. J.*, 1969, 61, 202.
 135. Matthews S., Whitebread R., Factors influencing preemergence mortality in peas, *Plant Pathol.*, 1968, 17, 11.
 136. Meek B.D., Donovan T.J., Graham L.E., Summertime flooding effects on alfalfa mortality, soil oxygen concentrations, and matric potential in a silty clay loam soil, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1980, 44, 433.
 137. Meek B.D., Owen-Bartlett E.C., Stolzy L.H., Labanas C.K., Cotton yield and nutrient uptake in relation to water table depth, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1980, 44, 301.

138. Mees G.C., Weatherley P.E., The mechanism of water absorption by roots. 2. The role of hydrostatic pressure gradients across the cortex, *Proc. R. Soc. Land. B.*, 1957, 147, 381.
139. Mer C.L., Carbon dioxide and ethanol as factors controlling the growth of etiolated oat seedlings, *Nature*, 1961, 191, 260.
140. Mingeau M., Root porosity and tolerance to flooding, *Ann. Agron.*, 1977, 28, 171.
141. Mingo-Castel A.M., Smith O.E., Kumamoto J., Studies on the carbon dioxide promotion and ethylene inhibition of tuberization in potato explants cultured in vitro, *Plant Physiol.*, 1976, 57, 480.
142. Murch R.S., Paxton J.D., Rhizosphere anaerobiosis and glyceollin accumulation in soybean, *Phytopathol. Z.*, 1979, 96, 91.
143. Nakayama M., Shimura K., Ota Y., Physiological action of ethylene in crop plants. 4. Effect of ethylene application to roots on the growth of tomato and soybean plants, *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan*, 1973, 42, 493.
144. Niranjana Rao D., Mikkelsen D.S., Effects of CO_2 , CH_4 and N_2 on growth and nutrition of rice seedlings, *Pl. Soil*, 1977, 47, 313.
145. Niranjana Rao D., Mikkelsen D.S., Effects of acetic, propionic, and butyric acids on rice seedling growth and nutrition, *Pl. Soil*, 1977, 47, 323.
146. Ohya T., Kumazawa K., Nitrogen assimilation in soybean nodules. 3. Effect of rhizosphere pO_2 on the assimilation of $^{15}\text{N}_2$ in nodules attached to intact plants, *Soil Sci. Plant. Nutr.*, 1980, 26, 321.
147. Overbeek J. van, Water uptake by excised root systems of the tomato due to non-osmotic forces, *Ann. J. Bot.*, 1942, 29, 677.
148. Patrick W.H., Delaune R.D., Engler R.M., Soil oxygen content and root development of cotton in Mississippi river alluvial soils, *La. Agr. Exp. State Bull.*, 1973, 673.
149. Patrick W.H., Fontenot W.J., Growth and mineral composition of rice at various soil moisture tension and oxygen levels, *Agron. J.*, 1976, 68, 325.

150. Patrick W.H., Mikkelsen D.S., Plant nutrient behavior in flooded soil, [w:] Fertilizer Technology and Use (2nd ed.), Soil Sci. Soc. of Am. Inc., Madison, Wisc., 1971, 187.
151. Patrick W.H., Turner F.T., Delaune R.D., Soil oxygen, content and root development of sugar cane, La. Agr. Exp. State Bull., 1969, 641.
152. Peaslee D.E., Moss D.N., Stomatal conductivities in K-deficient leaves of maize (*Zea mays* L.), Crop Sci., 1966, 8, 427.
153. Pereira J.S., Kozłowski T.T., Variations among woody angiosperms in response to flooding, Physiol. Plant., 1977, 41, 184.
154. Pitman M.G., Adaptation of barley roots to low oxygen supply and its relation to potassium and sodium uptake. Plant Physiol., 1969, 44, 1233.
155. Ponnampetuma F.N., The chemistry of submerged soils, Adv. Agron. 1972, 24, 29.
156. Radin J.W., Loomis R.S., Ethylene and carbon dioxide in the growth and development of cultured radish roots, Plant Physiol., 1969, 44, 1584.
157. Randhawa N.S., Katyal J.C., Micronutrients management for submerged rice soils, Trans. 12th Int. Congr. Soil Sci., New Delhi, [w:] Vertisols and Rice Soils of the Tropics, symposium papers, II, 1982, 192.
158. Reyes D.M., Stolzy L.H., Labanauskas C.K., Temperature and oxygen effects in soil on nutrient uptake in jojoba seedlings, Agron. J., 1977, 69, 647.
159. Rickaman R.W., Letey J., Stolzy L.H., Plant responses to oxygen supply and physical resistance in the root, environment. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1966, 30, 304.
160. Rishbeth J., Armillaria on cacao in Sao Tome, Trop. Agric., 1980, 57, 155.
161. Rosene H.F., Effect of cyanide on rate of exudation in excised onion roots, Ann. J. Bot., 1944, 31, 127.
162. Russell W.E., Soil Conditions and Plant Growth, William Clowes, London 1973.

163. Saini G.R., Relationship between soil oxygen diffusion rate and yields of oats in a coastal alluvial soil at critical salinity level, *Agron. J.*, 1973, 65, 841.
164. Saini G.R., Relationship between potato yield and oxygen diffusion rate of subsoil, *Agron. J.*, 1976, 68, 823.
165. Salisbury F.B., Ross C., *Plant Physiology*, Wodsworth Publ. Comp. Inc., Belmont, Calif., 1969, chap. 6.
166. Savickaya N.N., Influence of waterlogging on barley at different stages of development, *Dokl. AN SSSR*, 1959, 128, 850.
167. Scott T.W., Erickson A.E., Effect of aeration and mechanical impedance on the root development of alfalfa, sugar beets and tomatoes, *Agron. J.*, 1964, 56, 575.
168. Scotter D.R., Thurtell G.W., Tanner C.B., Measuring oxygen uptake by the roots of intact plants under controlled conditions, *Soil Sci.*, 1967, 104, 374.
169. Siegel S.M., Rosen L.A., Effect at reduced oxygen tension on germination and seedling growth, *Phys. Plantarum*, 1962, 15, 437.
170. Sikes D.A., Pettit R.D., Soil temperature, oxygen, and water level effects on sand shinnery oak, *Soil Sci.*, 1980, 130, 344.
171. Silberbush M., Gornat B., Goldberg D., Effect of irrigation from a point source (trickling) on oxygen flux and on root extension in the soil, *Pl. Soil*, 1979, 52, 507.
172. Sillanpää M., *Micronutrient and the Nutrient Status of Soils*, *FAO Soils Bull.*, 48, Rome 1982, chap. 2.
173. Singh R., Ghildyal B.P., Influence of soil edaphic factors and their critical limits on seedlings emergence of corn (*Zea mays* L.) *Pl. Soil*, 1977, 47, 125.
174. Slowik K., Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Zentmyer G.A., Influence of rootstocks, soil oxygen, and soil moisture on the uptake and translocation of nutrients in young avocado plants, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1979, 104, 172.
175. Smith K.A., Robertson P.D., Effect of ethylene on root extension of cereals, *Nature*, 1971, 234, 148.

176. Smith K.A., Russell R.S., Occurrence of ethylene, and its significance, in anaerobic soil, *Nature*, 1969, 222, 769.
177. Smucker A.J.M., Interactions of soil oxygen and water stresses upon growth, disease, and production of navy beans, Report of the Bean Improvement Coop., 1975, 77.
178. Smucker A.J.M., Schumacher B.D., Kenezek B.D., Erickson A.E., Oxygen requirements for the growth and development of navy beans, [w:] *Agron. Abstr.*, 1976, 123.
179. Sojka R.E., Stolzy L.H., Soil-oxygen effects on stomatal response, *Soil Sci.*, 1980, 130, 350.
180. Sojka R.E., Stolzy L.H., Kaufmann M.R., Wheat growth related to rhizosphere temperature and oxygen levels, *Agron. J.*, 1975, 67, 591.
181. Stemmet M.C., Bruyn J.A. de, Zeeman P.B., The uptake of carbon dioxide by plant roots, *Pl. Soil*, 1962, 17, 357.
182. Stewart E.R., Freebairn H.T., Ethylene, seed germination, and epinasty, *Plant Physiol.*, 1969, 44, 955.
183. Stępniewski W., Gliński J., Procesy transportu gazów w glebie i skład powietrza glebowego, *Probl. Agrofiz.*, 1984, 42.
184. Stolwijk J.A.A., Thimann K.V., On the uptake of carbon dioxide and bicarbonate by roots, and its influence on growth, *Plant Physiol.*, 1957, 32, 513.
185. Stolzy L.H., Flühler H., Measurement and predication of anaerobiosis in soils, [w:] *Nitrogen in the Environment*, vol. 1 - Nitrogen Behaviour in Field Soil, Nielsen D.R., McDonald A.G. eds. Acad. Press, New York - San Francisco - London 1978, 363.
186. Stolzy L.H., Labanauskas C.K., Klotz L.J., Wolfe T.A., de, Nutritional responses and root rot of Citrus limon and Citrus sinensis under high and low soil oxygen supplies in the presence and absence of *Phytophthora* spp., *Soil Sci.*, 1975, 119, 136.
187. Stolzy L.H., Letey J., Klotz L., Wolfe T.A. de, Soil aeration and root-rotting fungi as factors in decay of citrus feeder roots, *Soil Sci.*, 1965, 99, 403.
188. Stolzy L.H., Letey J., Szuszkiewicz T.E., Lunt O.R.,

- Root growth and diffusion rates as functions of oxygen concentration. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1961, 25, 463.
189. Stolzy L.H., Taylor O.C., Dugger W.M., Mersereau D., Physiological changes in an ozone susceptibility of the tomato plant after short periods of inadequate oxygen diffusion to the roots, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1964, 28, 305.
 190. Stolzy L.H., Taylor O.C., Letey J., Szuszkiewicz T.E., Influence of soil-oxygen diffusion rates on susceptibility of tomato plants to air-borne oxidants, *Soil Sci.*, 1961, 91, 15.
 191. Stolzy L.H., Gundy S.D. van, Labanauskas C.K., Szuszkiewicz T.E., Response of *Tylenhulus semipenetrans* infected-citrus seedlings to soil aeration and temperature, *Soil Sci.*, 1963, 96, 292.
 192. Summerfield R.J., Rieley J.O., Growth of *Narthecium ossifragum* in relation to the dissolved oxygen concentration of the rooting substrate (short communication), *Pl. Soil*, 1974, 41, 701.
 193. Tackett J.L., Pearson R.W., Oxygen requirements of cotton seedlings roots for penetration of compacted soil cores; *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1964, 28, 600.
 194. Tackett J.L., Pearson R.W., Effect of carbon dioxide on cotton seedling root penetration of compacted soil cores, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1964, 28, 741.
 195. Tadano T., Kirimoto K., Aoyama J., Tanaka A., Comparison of tolerance to high moisture conditions in the soil among crop plants. Studies on the comparative plant nutrition, *J. Sci. Soc. Marure*, 1979, 50, 261.
 196. Tjepkema J., The role of oxygen diffusion from the shoots and nodule roots in nitrogen fixation by root nodules of *Myrica gale*, *Can. J. Bot.*, 1978, 56, 1355.
 197. Throught M.C.T., Drew M.C., The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.); 1. Shoot and root growth in relation to changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution, *Pl. Soil.*, 1980, 54, 55.

198. Throught M.C.T., Drew M.C., The development of water-logging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivus* L.); 2. Accumulation and redistribution of nutrients by the shoot, *Pl. Soil*, 1980, 56, 187.
199. Unger P.W., Danielson R.E., Influence of oxygen and carbon dioxide on germination and seedling development of corn (*Zea mays* L.), *Agron. J.*, 1965, 57, 56.
200. Valoras N., Letey J., Soil oxygen and water relationships to rice growth, *Soil Sci.*, 1966, 101, 210.
201. Varade S.B., Stolzy L.H., Letey J., Influence of temperature, light intensity, and aeration on growth and root porosity of wheat, *Triticum aestivum*, *Agron. J.*, 1970, 62, 505.
202. Visser J., Locher J.Th., Brouwer R., Effects of aeration and mineral supply on growth and mineral content of shoots and roots of apple trees (var. "Golden Delicious" on M IX), *Neth. J. Agric. Sci.*, 1971, 19, 125.
203. Vlamis D., Davis A.R., Germination growth and respiration of rice barley seedlings at low oxygen pressures, *Plant Physiol.*, 1943, 18, 685.
204. Waddington D.V., Baker J.H., Influence of soil aeration on the growth and chemical composition of three grass species, *Agron. J.*, 1965, 57, 253.
205. Wallihan E.F., Garber N.J., Sharpless R.G., Printy W.L., Effects of soil oxygen deficit on iron nutrition of orange seedlings, *Plant Physiol.*, 1961, 36, 425.
206. Watson E.R., Lapins P., Barron R.J.W., Effect of water-logging on the growth, grain and straw yield of wheat, barley and oats, *Austr. J. Exp. Agric. and Animal Husbandry* 1976, 16, 116.
207. Welp G., Herms U., Brümmer G., Influence of soil reaction, redox conditions and organic matter on the phosphate content of soil solutions, *Z. Pfl. Bodenkd.*, 1983, 146, 38.
208. Wengel R.W., Emergence of corn in relation to soil oxygen diffusion rates, *Agron. J.*, 1966, 58, 69.
209. Wiedenroth E.M., Relations between photosynthesis and root me-

- tabolism of cereal seedlings influenced by root anaerobiosis, *Photosynthetica*, 1981, 15, 575.
210. Wiersma D., Mortland M.M., Response of sugar beets to peroxide fertilization and its relationship to oxygen diffusion, *Soil Sci.*, 1953, 75, 355.
 211. Wiersum L.K., Potential subsoil utilization by roots, *Pl. Soil*, 1967, 27, 383.
 212. Wiersum L.K., Presumed aerotropic growth of roots of certain species, *Die Naturwiss.*, 1967, 54, 203.
 213. Wiersum L.K., Tulip root behaviours and aeration requirements, *Acta Horticulturae*, 1971, 23, 318.
 214. Willey C.R., Effect of short periods of anaerobic and near-anaerobic conditions on water uptake by tobacco roots, *Agron. J.*, 1970, 62, 224.
 215. Williamson R.E., The effect of root aeration on plant growth, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 1964, 28, 86.
 216. Williamson R.E., Effect of soil gas composition and flooding on growth of *Nicotiana tabacum* L., *Agron. J.*, 1970, 62, 80.
 217. Williamson R.E., Splinter W.E., Effect of gaseous composition of root environment upon root development and growth of *Nicotiana tabacum* L., *Agron. J.*, 1968, 60, 365.
 218. Williamson R.E., Splinter W.E., Effects of light intensity, temperature, and root gaseous environment on growth of *Nicotiana tabacum* L., *Agron. J.*, 1969, 61, 285.
 219. Yu Tian-ren, Oxidation-reduction properties of paddy soils, [w:] *Proc. Symposium Paddy Soils of China*, Nanjing, China 1980; *Inst. Soil Sci., Acad. Sinica ed., Sci. Press Beijing - Springer Verl., Berlin - Heilderberg - New York* 1981, 95.
 220. Zimmerman J.F., Berry L.J., Studies of onion root respiration. 3. Amperometric titration as a method for the measurement of respiratory overshoot, *Biochem. Biophys. Acta*, 1949, 3, 615.

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. Ignacy 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. Henryk 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 radioizotopów do badania fizykochemicznych właściwości gleb. 1975.
15. Janusz Haman, Adam Pukos - Aktualne zagadnienia mechaniki gleb. 1975.
16. Jan Gliński, 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 Pala - Niektóre aspekty związku między poziomem mechanizacji roślinnej a właściwościami fizycznymi roślin. 1976.
21. Ignacy Dechnik, Ryszard Dębiński - 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 Dębiński - Wykorzystanie syntetycznych środków do ulepszania gleb. 1977.
24. Ludomir Pavel, Stanisław Uziak - Metody badania składu i właściwości mineralnych wysokodyspersyjnych składników gleb. 1977.
25. Małgorzata Dąbek-Szreniawska, Maria Drażkiewicz - Zagadnienie sorpcji mikroorganizmów w glebach. 1977.
26. Ryszard Turski, Henryk Domżał, Anna Słowińska-Jurkiewicz, Jan Hoda-ra - Metody badania i wskaźniki oceny agrofizycznego efektu działania narzędzi uprawowych na glebę. 1977.
27. Jan Kossowski, Ewa Sikora - Ciepłne 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 Małicki - 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 żdźbła zbóż. 1982.
39. Jan Gliński, Witold Stępniewski, Stanisław Łabuda - Pobieranie tlenu i wydzielanie dwutlenku węgla w środowisku glebowym. 1983.
40. Jerzy Lipiec - Możliwość oceny przewodnictwa wodnego gleb na podstawie ich niektórych właściwości. 1983.
41. Ryszard Walczak - Modelowe badania zależności retencji wodnej od parametrów fazy stałej gleby. 1983.
42. Witold Stępniewski, Jan Gliński - Procesy transportu gazów w glebie i skład powietrza glebowego. 1983.
43. Jan Gieroba, Kazimierz Dreszer - Proces przemieszczania ziarna w przenośnikach śrubowych i zabierakowych. 1984.
44. Jan Gliński, Witold Stępniewski - Procesy biologiczne i chemiczne w glebie uzależnione od jej stanu natlenienia. 1984.

Problemy Agrofizyki można
nabyć w księgarni OR PAN
Pałac Kultury i Nauki,
00-901 Warszawa