Grzyby glebowe, ich występowanie i rola w rozkładzie substancji organicznej w glebie

Bodenpilze, ihr Auftreten und ihre Teilnahme in der Zerlegung der organischen Bodensubstanzen

LESŁAW BADURA

Procesy mineralizacji substancji organicznej przebiegające w glebie posiadają olbrzymie znaczenie, nie tylko z punktu widzenia teoretycznego, lecz również praktycznego. Toteż zagadnienie rozkładu substancji organicznej, powstanie próchnicy, jej dalszy rozkład przy aktywnej roli mikroorganizmów jest dzisiaj tak szeroko opracowane i tak z różnych stron atakowane, że nie sposób kusić się, aby omówić je w skrócie w ramach tego referatu. Ograniczam się więc do szczegółowszego przedstawienia roli grzybów glebowych jako jednego z wycinków tego złożonego procesu, jakim jest mineralizacja związków organicznych.

Grzybami glebowymi nie tylko w Polsce, ale w ogóle w świecie zaczęto zajmować się stosunkowo późno. Pierwsza praca nad grzybami glebowymi ukazała się w roku 1886, w której L. A d a m e t z opisał zaledwie kilka gatunków grzybów izolowanych z gleby.

Systematyczne badania nad ekologią i biologiczną działalnością grzybów glebowych rozpoczynają się jednak dopiero z początkiem XX wieku. Podstawy pod te badania dał przede wszystkim C. A. O u d e m a n s i C. J. K ö n i n g (1902), C. W e h m e r (1905—7), O. H a g e m (1907, 1910 a, b), C. N. J e n s e n (1912), E. D a l e (1912, 1914), W. D a s z e w s k a (1913) i S. A. W a k s m a n (1917, 1918).

Z badań ich, jak i późniejszych autorów wynika, że istnieją różnice we florze grzybowej tak ilościowe, jak i jakościowe, w zależności od szeregu czynników. Decydujące znaczenie ma tu niewątpliwie typ gleby, jej odczyn, zawartość Ca i związków organicznych, wilgotność, klimat, pora roku i temperatura oraz makroflora.

O. H a g e m, izolując *Mucoraceae* z gleb norweskich, stwierdza na przykład wybitne różnice w rozmieszczeniu tych grzybów, w zależności od tego, czy ma do czynienia z glebami uprawnymi, czy też z glebami leśnymi. A. A. R i c h t e r (1925 cyt. wg S. A. W a k s m a n a 1927) pracując nad rozmieszczeniem bakterii w glebie przeprowadza obserwacje nad ilo-

ściowym występowaniem grzybów w zależności od typu gleby i głębokości. Z badań tego autora wynika, że wraz ze wzrostem głębokości spada ilość grzybów, co ilustruje dobrze tabela 1.

TABELA 1

Typ gleby	Głębokość w cm	Liczba grzy- bów w 1 g gleby
Gleba leśna	0,0	47 000
" "	10,0	34 000
" "	20,0	7 000
Gleba glinkowata	0,0	5 000
" "	10,0	3 000
Gleba piaszczysta	0,0	3 000
" "	10,0	19 000
" "	20,0	3 000

Podobne wyniki spadku ilości grzybów wraz ze wzrostem głębokości obserwuje H. Stenton (1953) oraz H. Krzemieniowska i L. Badura (1954).

H. L. Jensen (1931a) obserwuje, badając różne typy gleb, że istnieją pewne gatunki wspólne dla wszystkich typów gleb, dalej że niektóre gatunki występują w jednych typach gleby, a brak ich jest, względnie bardzo mało, w innych typach gleby. Znajdował na przykład 50—60% *Penicillium* w glebach uprawnych. W glebach torfowych czy podmokłych występowały przede wszystkim *Mucorales*, natomiast w lasach i wrzosowiskach dominowała *Trichoderma*. On też wysunął przypuszczenie, że typowymi przedstawicielami gleb północnych są *Penicillium* i *Mucorales*, natomiast rodzaj *Aspergillus* zalicza do gatunków termofilnych. A. I. Raillio (1929)

TABELA 2

Nazwa ro- dzaju	Mur- mańsk	Lenin- grad	Stepy Woro- neskie
<i>Penicillium</i>	39	31	31
<i>Aspergillus</i>	1	—	20
<i>Mucorales</i>	20	18	2

stwierdza, że rodzaj *Aspergillus* występuje obficie w krajach o klimacie ciepłym. Obserwacje te potwierdza F. Johann (1932) badając występowanie grzybów w zależności od czynników klimatycznych i makroflory. Ponadto Johann potwierdza obserwacje E. Dale (1912, 1914), że w glebach leśnych występują w dużych ilościach *Penicillium* i *Trichoderma*, w mniejszych natomiast ilościach *Mucorales*. Niewielkie różnice w florze

grzybowej obserwuje H. E n g h u s e n (1956) przeprowadzając badania nad różnymi typami gleb w okolicach Stuttgartu. Podobne wyniki otrzymali poprzednio E. L. L e C l e r g i F. B. S h m i t h (1928) stwierdzając po przebadaniu kilku typów gleb, że we wszystkich typach w jednakowym nasileniu występowały *Penicillium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Verticilium*, *Spicaria*, *Hormodendrum* i inne. Podobnymi zagadnieniami zajmowali się również A. J a n k e i H. H o l z e r (1929), M c L e n n a n i S. C. D u c k e r (1954) oraz inni.

Nie bez wpływu na ilość grzybów pozostają też takie czynniki, jak wilgotność, pH gleby oraz nawożenie.

Jak wynika z badań M c L e n n a n a (1928), gleba wysuszona posiada mniejszą ilość grzybów niż ta sama w stanie świeżym. O. L e m m e r m a n i współpracownicy (1909) stwierdzają stymulujące działanie nawozu organicznego na rozwój *Penicillium*, a zwłaszcza *Mucorales*. Doświadczenia te potwierdzone zostały następnie przez W a k s m a n a i R. L. S t a r k e y (1924). J. M u s k a t (1955) stwierdza natomiast, że niektóre gatunki grzybów występują częściej w glebach o odczynie kwaśnym, inne w glebach o pH zasadowym. Dla gleb kwaśnych charakterystycznymi gatunkami są: *Penicillium*, *Zygorhynchus*, *Mucor*, *Absidia*, natomiast w glebach alkalicznych spotykał częściej *Rhizopus*, *Cunninghamella* i niektóre *Fungi Imperfecti*.

Występowaniem bakterii i grzybów w zależności od pory roku zajmował się D. F e h é r (1933) stwierdzając przy tym, że istnieje pewne maksimum w jesieni i na wiosnę. Obserwacje te pokrywają się z wynikami H. K r z e m i e n i e w s k i e j i L. B a d u r y (1954). Z badań ich prowadzonych w ciągu kilku lat wynika, że własności terenu wpływają na ilość gatunków grzybów i ich pojawiania się. Na obszarze rezerwatu bukowego wyróżniono tereny o różnej kwasocie gleby (pH 4,5—6,2 i 7,0—7,6), zawartości Ca i substancji organicznej. Również wyszły duże różnice w zależności od głębokości, z jakiej pobierano próbkę, i pory roku. Wyniki badań ilustruje wykres (ryc. 1 i 2)

Wpływ zmian pór roku na występowanie grzybów odbił się jednakowo we wszystkich trzech warstwach. Maksimum rozwojowe przypadało na miesiące jesienne, minimum w naszym wypadku przypadło na miesiąc marzec. Duża ilość gatunków (16%) nie wykazała żadnej wrażliwości na zmiany klimatyczne zachodzące w ciągu roku, natomiast takie rodzaje jak *Mucor*, *Trichoderma* i *Aspergillus* odznaczają się dużą wrażliwością. Rodzaj *Mucor* występował na przykład najobficiej jesienią, *Trichoderma* wiosną, a *Aspergillus* i *Chaetomium* latem. Podobne wyniki zależności występowania grzybów od głębokości i zmian pór roku uzyskał L. B a d u r a (praca w druku) w badaniach przeprowadzonych w latach 1955/56 w lesie iglastym. Skład gatunkowy mikoflory tego lasu różni się wyraźnie od miko-

flory lasu bukowego. Jakkolwiek istnieją gatunki wspólne dla obu terenów, to jednak występują tu gatunki nie znajdowane przez nas w lesie bukowym, podobnie jak i w lesie iglastym nie występowały gatunki typowe dla lasu bukowego. Obok różnic gatunkowych występowały różnice ilościowe. Uderzające jest to, że las bukowy bogatszy jest we florę grzybową niż las iglasty. Tłumaczyć to można tym, że związki eteryczne zawarte w żywicach są trujące dla grzybów (A. K o c h 1914). Występowały również różnice w sto-

Ryc. 1. Wykres ilustruje ilość znalezień w ciągu roku w warstwie I, II i III; jedna podziałka na osi rzędnych odpowiada 10 znalezieniom, oś odciętych reprezentuje daty pobierania próbek

Ryc. 2. Wykres ilustruje ilość gatunków znalezionych w ciągu roku w warstwie I, II i III; jedna podziałka na osi rzędnych odpowiada 10 gatunkom, oś odciętych reprezentuje daty pobierania próbek

sunkach ilościowych pomiędzy poszczególnymi rodzajami. W związku z tymi różnicami w stosunkach ilościowych między poszczególnymi rodzajami w różnych typach gleb ciekawą koncepcję wysunął w swej pracy B. P e y r o n e l (1955). Mianowicie uważa on, że nie można charakteryzować zespołów mikoflorystycznych na podstawie samych różnic gatunkowych, to znaczy czy dany gatunek występuje w danym typie gleby, czy też nie, lecz na podstawie różnic zachodzących w stosunkach ilościowych między poszczególnymi rodzajami lub określonymi grupami grzybowymi. Stosunki te ujmuje on w formę graficzną wykreślając na odpowiednich osiach ilość gatunków należących do danego rodzaju czy też określonej grupy, przy czym każdej osi odpowiada określona grupa czy rodzaj. Łącząc punkty odpowiadające ilości gatunków linią prostą otrzymuje diagram charakteryzujący stosunki mikoflorystyczne panujące w danym typie gleby (diagram na ryc. 3). Przedstawiony diagram charakteryzuje nam kształtowanie się mikoflory w zależności od typu gleby i klimatu.

Koncepcja taka, jakkolwiek bardzo ciekawa, może budzić pewne wątpliwości ze względów metodycznych. Mianowicie porównując wyniki różnych autorów przyjmuje się, że albo metody badań są takie same, albo że różne metody izolacji grzybów nie wpływają na całokształt wyników. Metod

izolowania grzybów z gleby jest kilkanaście: S. A. W a k s m a n a (1922), S. W i n o g r a d z k e g o (1925), H. i S. K r z e m i e n i e w s k i e h (1926) w modyfikacji H. K r z e m i e n i e w s k i e j i L. B a d u r y (1954), N. C h o ł o d n e g o (1930), C. G. C. C h e s t e r s a (1940), P. C. T. J o n e s a i J. E. M o l l i n s o n a (1948), J. H. W a r c u p a

Ryc. 3. Diagram ilustrujący stosunki mikoflorystyczne w danym typie gleby.

I — osie współrzędne odpowiadające nast. grupom: 1 — *Phycomycetes*, 2 — *Melanconiales*, 3 — *Tuberculariaceae*, 4 — *Aspergillus*, 5 — *Penicillium*, 6 — *Dematiaceae*, 7 — *Acomycetes*, 8 — *Moniliaceae*. II, III, IV — diagramy charakteryzujące stosunki ilościowe w różnych typach gleb (II — Gaik *Pinus Taeda* w Teksasie, III — Tereny rolne koło Turynu, IV — Las bukowy koło Wrocławia)

(1950) i innych. W dodatku istnieją też duże różnice w składzie gatunkowym w zależności od doboru pożywek (H. K r z e m i e n i e w s k a i L. B a d u r a 1954) itp. Wynika więc z tego, że obserwacje prowadzone przez różnych badaczy nie nadają się do ścisłego porównywania względem siebie. Natomiast wyniki mogłyby być porównywalne, gdyby analizy różnych typów gleb przez różnych autorów były prowadzone tymi samymi meto-

dami izolacji i na tych samych pożywkach. Takie postawienie zagadnienia nie dałoby nam natomiast możliwości izolowania wszystkich grzybów.

Zupełnie jednak zawodzą wszelkie próby porównywania ilości grzybów z bakteriami, na co zresztą już wcześniej zwracał uwagę W a k s m a n (1952). Ponadto problematyczne wyniki, jakie otrzymuje się licząc ilość bakterii i grzybów, nie nam nie mówią o składzie i o aktywności tych organizmów w glebie. A również jest jasne, że tysiące grzybów może mieć znacznie większą aktywność niż milion bakterii.

Mimo braku wspólnej podstawy do porównywania ilości bakterii i grzybów, a tym samym do ilościowego określania ich działalności fizjologicznej w glebie, to jednak już z początkiem XX wieku przypisywano grzybom dominującą rolę w rozkładzie substancji organicznej i przekształcenia jej w humus (K ö n i n g 1904, W a k s m a n 1918 i inni). Poglądy te kształtowały się na podstawie obserwacji nad występowaniem grzybów w glebach i pierwszych badaniach nad ich fizjologicznymi właściwościami jak: rozkład białek badany przez W. B u t k i e w i c z a (1903) i rozkład celulozy obserwowany przez van I t e r s o n a (1903 i 1904). Ten ostatni zajmując się rozkładem celulozy przez grzyby mikroskopowe stwierdza, że niektóre gatunki dawały ciemny pigment zachowujący się względem kwasów i zasad tak jak naturalne kwasy humusowe. O. H a g e m (1910a) badał fizjologiczne właściwości *Mucorales* i ich udział w rozkładzie białek z wydzielaniem amoniaku.

Ponadto z badań przeprowadzonych nad występowaniem grzybów i bakterii w zależności od pH gleby wynikało, że grzyby są bardziej tolerancyjne co do rozpiętości pH niż bakterie, które są organizmami rosnącymi lepiej na podłożach obojętnych, względnie słabo alkalicznych (E. R a m a n n 1920). Również o większym udziale grzybów w rozkładzie substancji organicznej mogą świadczyć wyniki badań R. S. P o t t e r a i R. S. S n y d e r a (1918) oraz J. R. N e l l e r a (1918), którzy obserwowali, że grzyby w glebie intensywniej produkują CO_2 niż bakterie. Dalsze prace W a k s m a n a i współpracowników (1924, 1926, 1944) oraz innych potwierdzają tezę o dominującej roli grzybów w rozkładzie substancji organicznej w glebach kwaśnych i przy dostatecznej ilości azotu nieorganicznego. Grzyby przy tym charakteryzują się wysokim współczynnikiem ekonomicznym w gospodarce węglem i resyntetyzują na swoje potrzeby około 30—50% węgla (W a k s m a n i H e u k e l e k i a n 1924 oraz W a k s m a n i S k i n n e r 1926). Podobne stanowisko o dominującej roli grzybów w glebach leśnych zajmuje C. S t a p p i H. B o r t e l s (1934 i 1935/36).

Obecnie można z całą pewnością powiedzieć, że grzyby mikroskopowe w glebach kwaśnych spełniają pierwszorzędą rolę w rozkładzie takich związków, jak cukry proste i złożone, hemicelulozy i pektyny, białka, tłuszcze, garbniki. Natomiast w niewielkich ilościach rozkładają ligniny.

Te ostatnie silnie rozkładane są przez grzyby należące do klasy Podstawczaków.

Jak powiedzieliśmy, grzyby mogą rozkładać substancje białkowe wydzielając wolny amoniak. Grupą szczególnie uprzywilejowaną pod tym względem są *Mucorales* (Hagem 1910, Pistor 1930, Krzemieniewski i Badura 1954 oraz inni). Jest jednak rzeczą ciekawą, że przy obecności łatwo przyswajalnego źródła węgla grzyby wykorzystują wyłącznie z białek azot, natomiast przy braku innych związków węgla mogą wykorzystywać z białek zarówno azot, jak i węgiel (Waksman 1927 oraz Krzemieniewski i Badura 1954). Pierwszymi też organizmami pojawiającymi się na resztkach roślinnych są *Mucorales* (Waksman 1933 cyt. wg W. Kubiena i Ch. E. Renn 1934/35), a następnie dopiero pojawiają się grzyby rozkładające celulozę. Obserwacje Krzemieniewskie i Badury oraz Badury wykazały, że rodzaj *Mucorales* występował najliczniej zarówno w lesie iglastym, jak i liściastym, w warstwie I, co wytłumaczyć można większą zawartością azotu białkowego w tej warstwie. Nie tylko białka jednak, ale również inne związki azotowe mogą być zużywane, jak na przykład: mocznik, kwas moczowy (A. Kossowicz 1912 cyt. wg Waksmana 1927), a nawet cyjamidy z wydzielaniem amoniaku (H. Kappen 1910). Ciekawą jest również rzeczą, że grzyby mogą korzystać z gzołu zawartego w związkach heterocyklicznych (A. Rippe-Baldes 1952). Poza *Mucorales* dużą aktywnością w rozkładzie ciał białkowych charakteryzują się *Aspergillaceae*, zwłaszcza *Penicillium* należące do grupy *Roqueforti* (A. Niethammer 1951), *Moniliaceae* i *Dematiaceae*. Nie też dziwnego, że H. C. McLean i G. W. Wilson (wg Waksmana 1927) przypisywali już wcześniej większe znaczenie grzybom niż bakteriom w rozkładzie związków białkowych w glebie. Rozkład ten jest przy tym stymulowany obecnością fosforu (Waksman 1927).

Olbrzymią ilość prac poświęcono zagadnieniu rozkładu celulozy przez grzyby glebowe. Zagadnieniem tym zajmowali się prawie wszyscy mikolodzy glebowi, wobec czego ograniczam się do wymienienia tylko niektórych dotychczas nie cytowanych autorów: A. E. Traaen (1914), H. L. Jensen (1930), H. Flesz-Karnicka (1935), E. T. Reese i M. H. Davining (1951), L. M. Ames (1950, 1951), R. G. Siu i E. T. Reese (1953), E. T. Reese i H. S. Levison (1952), E. Kox (1954). Ilość dzisiaj znanych gatunków korzystających z celulozy jako jedyne źródła węgla jest olbrzymia i przekracza setkę. Według Waksmana (1933) największa rola w rozkładzie celulozy przypada gatunkom z rodzaju *Trichoderma*, *Humicola*, *Penicillium* i *Aspergillus*. C. Stapp i H. Bortels (1934) potwierdzają dominującą rolę *Trichodermy* w rozkładzie celulozy w glebach o charakterze kwaśnym, natomiast według nich *Dicoccum asperum*, *Melanogone puccinoides* i *Cephalosporium curtipes* rozwijają się w środowisku słało alka-

licznym i mogą spełnić w takiej glebie pewną rolę w rozkładzie celulozy. Reasumując można dzisiaj powiedzieć, że najaktywniejszymi gatunkami i zarazem pospolicie występującymi jest: *Trichoderma*, duża ilość gatunków należących do rodziny *Aspergillaceae*, gatunki z rodzaju *Chaetomium*, *Sordaria* i cały szereg gatunków należących do *Fungi Imperfecti*. Jedyne grzyby należące do rodziny *Mucoraceae* nie są znane jako celulozowe i nie mogą z niej korzystać (W a k s m a n i współpracownicy 1924 i 1926).

H. L. J e n s e n (1931 b, cyt. wg W a k s m a n a 1952) badał rozkład celulozy w glebie o różnej kwasocie i stwierdził, że w glebach przy pH 6,5—7,0 rozkład celulozy jest przeprowadzany przez *Vibrio*, natomiast przy pH 5,7—6,2 rozkładały celulozę *Spirochaeta cytophaga* (choć znajdował tam niektóre gatunki grzybowe, jak *Mycogone nigra*, *Stachybotrys* i *Botryosporium*). W glebach jeszcze kwaśniejszych rozkład celulozy przypisywał rodzajom takim, jak: *Trichoderma* i *Penicillium*. Ciekawe jednak zjawisko zaobserwowali S. A. W a k s m a n i I. J. H u t c h i n g s (1937). Mianowicie stwierdzili oni, że jeżeli na przykład pędy lucerny zaszczerpi się jakimś gatunkiem z rodzaju *Trichoderma* (znanym z intensywnego rozkładu celulozy), to grzyb ten nie zaatakuję, jakby się zdawało, błonnika zawartego w materiale roślinnym, lecz będzie hydrolizował przede wszystkim białka. Jeżeli jednak taki materiał zakazi się równocześnie i innym gatunkiem znanym ze swych zdolności silnego rozkładu białek (na przykład gatunkiem z rodzaju *Rhizopus*), to wtedy *Trichoderma* z miejsca atakuje i wykorzystuje na swoje cele błonnik zawarty w roślinie. Podobne obserwacje uczynił E. K o x (1954) stwierdzając, że grzyby zdolne w warunkach laboratoryjnych do rozkładu czystej celulozy czy też pektyn, gdy zaszczerpi się nimi materiał roślinny, nie wykazują żadnej aktywności i nie hydrolizują ani błonnika, ani pektyn. Jeżeli jednak materiał roślinny zakazi się nie jednym określonym gatunkiem, lecz mieszaniną grzybów czy też grzybów i bakterii, a więc materiałem biologicznie nie czystym, to proces rozkładu zarówno celulozy, jak i pektyn, przebiega z dużą szybkością.

Rola grzybów nie ogranicza się tylko do rozkładu celulozy czy białek, lecz również organizmy te są zdolne do rozkładu hemiceluloz i pektyn zawartych w glebie. Ilość pektyn w glebie zależy od materiału roślinnego i waha się w dość szerokich granicach (A. N e m e c 1930). Czynne tu są przede wszystkim grzyby z rodzaju *Aspergillus* (H. H e r i s s e y 1903 cyt. wg W a k s m a n a 1927), *Zygorhynchus*, *Rhizopus*, *Penicillium*, *Trichoderma* oraz *Humicola* (S. A. W a k s m a n i R. A. D i e h m 1931). Ciekawa jest też obserwacja E. G. S c h m i d t a i współpracowników (1923) nad szybkością rozkładu pentoz przez czyste kultury grzybów i mikroorganizmów izolowanych z wyciągu glebowego. Z doświadczeń tych wynika, że grzyby w kulturach czystych intensywniej hydrolizują i wykorzystują na swoje cele pentozy, niż to czynią kultury mieszane, pochodzące

z wyciągu glebowego. Według badań E. K o x a (1954) najczynniejszymi organizmami w rozkładzie pektyn są *Rhizopus nigricans*, pewne gatunki z rodzaju *Aspergillus* i *Penicillium*, następnie *Botrytis*, *Alternaria* oraz *Cladosporium*. Autor ten, na podstawie swoich i innych badań, wyraża przypuszczenie, że grzyby stoją na pierwszym miejscu w rozkładzie pektyn w warunkach tlenowych.

Istnieje też spora ilość badań nad rozkładem tłuszczów przez grzyby. A. N i e t h a m m e r (1937) np. podaje szereg gatunków z rodzaju *Penicillium*. L. B a d u r a (praca nie publ.) badał szereg gatunków z rodzaju *Aspergillus* i *Chaetomium* chcąc się dowiedzieć, jaka jest możliwość wykorzystania oleju rycynowego jako jedynego źródła węgla. Większość przebadanych gatunków była zdolna do korzystania z tego rodzaju tłuszczu. A. M. S t e r n (1954) i współpracownicy badali rozkład kwasu stearynowego, olejowego i innych przez *Mucor mucedo*. Nie więc dziwnego, że już wcześniej przypisywano dużą rolę grzybom w rozkładzie ciał tłuszczowych w glebie (W a k s m a n 1927).

Stosunkowo słabiej są poznane grzyby mikroskopowe rozkładające ligniny. Wymienić tu można zaledwie kilka gatunków: *Fusarium* sp. i *Alternaria* sp. (W a k s m a n i H u t c h i n g s 1936) oraz *Trichoderma lignorum* i *Tr. koningi*, *Alternaria tenuis*, *Fusarium solani*, *F. nivale* i inne (F i s c h e r 1953). Jak natomiast kształtuje się intensywność tego procesu między poszczególnymi gatunkami, ilustruje tabela 3.

TABELA 3

Nazwa gatunku	Ubytek lignin w %
<i>Trichoderma lignorum</i>	34,6
„ <i>konigi</i>	17,3
<i>Alternaria tenuis</i>	29,3
<i>Fusarium solani</i>	37,5
„ <i>nivale</i>	57,3
„ sp.	58,6
„ sp.	60,3
<i>Stemphylium botryosporium</i> var. <i>botrytis</i>	25,3
<i>Macrosporium</i> sp.	18,6

Przypuszczać jednak należy, że tego rodzaju mikroorganizmom nie można dzisiaj przypisywać dużej roli w rozkładzie lignin. Natomiast ligniny są skutecznie atakowane przez podstawczaki (W. B a v e n d a m m 1928 i następne jego prace, G. L i n d e b e r g 1955, V. R y p á č e k 1957 i inni).

B a v e n d a m m (1928) wykazuje, że grzyby rozkładające ligniny posiadają enzym fenoloksydazę, natomiast te, które tylko korzystają z ce-

lulozy, enzymu tego nie mają. Enzym ten ma przypuszczalnie pewne znaczenie przy powstawaniu kwasów humusowych, gdyż jest odpowiedzialny za produkcję i wydzielanie ciemnego pigmentu o charakterze fenolowym, a zachowującym się względem kwasów i zasad jak naturalne kwasy próchniczne. Wspomnę też tu krótko, że grzybom tym obecnie przypisuje się duże znaczenie w wytwarzaniu próchnicy powstającej w procesie rozkładu lignino-celulozy. Jedne bowiem gatunki (*Merulius lacrimans*) wykorzystują przede wszystkim celulozę nie hydrolizując ligniny, inne natomiast (*Polyporus*) atakują przede wszystkim ligniny zostawiając celulozę nietkniętą (A. R i p p e l - B a l d e s 1952). Natomiast do dobrze rozkładających ligniny i celulozę zaliczyć można *Clavartię*, *Clitocybe*, *Collybia*, *Lepiota*, *Marasmius*, *Mycena* (L i n d e n b e r g 1955). Natomiast bakterie — jak się wydaje — nie biorą żadnego udziału w rozkładzie ligniny (R i p p e l - B a l d e s 1952).

Sporo czasu poświęcono również zagadnieniu rozkładu przez grzyby mikroskopowe jednej z najważniejszej składowej gleb — próchnicy. Pierwsze prace nad rozkładem próchnicy, a ściślej mówiąc humianu sodowego, sięgają 1900 r., kiedy to F. R e i n i t z e r opublikował swoje obserwacje nad możliwością wykorzystywania humianu sodowego przez *Penicillium crustosum*. Wynik był jednak negatywny. Po szeregu doświadczeń doszedł on do wniosku, że humian sodowy może służyć jedynie jako źródło azotu, nie może być natomiast wykorzystywany jako źródło węgla. Podobne wyniki otrzymał J. N i k i t y n s k y (1902) badając *Aspergillus niger* i *Penicillium glaucum*. Zagadnieniem tym interesowali się również R. P i s t o r (1930), C. T r e s c h o w (1942), J. W. A l e x a n d r o w a (1953), H. K r z e m i e n i e w s k a i L. B a d u r a (1954) i inni. Ostatnio tym zagadnieniem zajmował się W. F l a i g i H. L. S c h m i d t (1957). Przebadali oni szereg gatunków z rodzaju *Penicillium* i okazało się, że wynik

TABELA 4

Nazwa gatunków	Masa grzybni w kontroli	Masa grzybni na pożywce z wyciągiem próchnicznym
<i>P. frequentans</i>	15,7 ± 0,04	87,5 ± 7,52
<i>P. lilacinum</i>	16,4 ± 0,06	66,3 ± 6,41

co do możliwości zużywania humianu sodowego jako jedyne źródła węgla był we wszystkich wypadkach ujemny. Dodatni wynik otrzymali natomiast z *Penicillium frequentans* i *P. lilacinum*, gdy badali ich możliwości wykorzystywania azotu zawartego w preparatach humusowych. Wyniki ich badań ujmuje tabela 4.

Wszystkie dotychczasowe badania nad możliwością rozkładu próchnicy przez grzyby glebowe są ujemne. Ostatnio przypisuje się pewne znaczenie w rozkładzie tych związków grzybom mikoryzowym (A. R i p p e l - B a l d e s 1952).

Czy w warunkach naturalnych rola grzybów w utlenianiu związków próchnicznych jest niewielka, trudno na to pytanie dzisiaj dać pewną odpowiedź. Faktem jest, że związki próchniczne mineralizują się szybko w warunkach aeracji gleby i optymalnych stosunkach wilgotnościowych, zaś nagromadzają się w warunkach beztlenowych (W a k s m a n 1952), a więc w glebach podmokłych, w środowisku silnie zakwaszonym, przy niskiej temperaturze itp. Również niejednokrotnie stwierdzano, że grzyby na przykład znane ze swych właściwości rozkładu w kulturach czystych jakiegoś związku nie atakują go, gdy znajduje się w materiale roślinnym w stanie surowym. Materiał taki zaszczerpiiony mieszaniną grzybów czy grzybów i bakterii ulega szybko rozkładowi (K o x 1954). Już w literaturze wcześniejszej są wzmianki o pełniejszym rozkładzie substancji organicznej przez kultury mieszane „Begleitmikroben” (A. R o k i t z a 1949). Wytlumaczyć to zjawisko można w ten sposób, że w procesie rozkładu nagromadzają się substancje trujące, działające hamująco na wzrost jednego organizmu, które są z kolei szybko utleniane przez inne towarzyszące mikroorganizmy (R i p p e l - B a l d e s 1952). Jest również druga możliwość, że w kulturach mieszanych istnieje wzajemne uzupełnianie się ciałami czynnymi, na przykład witaminami lub enzymami. Można wysunąć przypuszczenie, że niektóre związki organiczne, ciała niejednokrotnie bardzo złożone (np. lignina, próchnica), często nie mogą być rozkładane przez jeden określony gatunek, lecz przez szereg różnych mikroorganizmów zarówno bakteryjnych, jak i grzybowych, przy współudziale promieniowców, a nawet pierwotniaków, przy czym każdy z tych organizmów atakowałby jakieś wiązanie chemiczne. Być może, że proces mineralizacji próchnicy w glebie przebiega właśnie w ten sposób. Za tym, że grzyby glebowe mogą spełniać pewną rolę w rozkładzie tych związków przemawiałby jeszcze fakt, że zdolne są do utleniania fenoli, które jak obecnie się przypuszcza, stanowią podstawowy pierścień budowy kwasów humusowych.

Badania nad utlenianiem i wykorzystaniem garbników sięgają roku 1787, kiedy to K. S c h e e l e wykazał, że niektóre gatunki grzybów mogą rosnąć na galasówkach. W roku 1867 P. E. v a n T i e h g e m stwierdza, że taniny zawarte w galasówkach rozkładane są przez grzyby z rodzaju *Penicillium* i *Aspergillus*. Zagadnieniem tym zajmuje się następnie szereg badaczy: A. K o c h (1922), J. K e s e l i n g (1929) A. R i p p e l i J. K e s e l i n g (1930) i inni. Badania R i p p l a i K e s e l i n g a oraz innych wykazują jednak, że nie wszystkie grzyby posiadają zdolność rozkładania taniny. Do takich grzybów mikroskopowych, nie rozkładających taniny,

można zaliczyć na przykład *Botrytis* i *Fusarium*. Również grzyby rozkładające drewno są hamowane w rozwoju przez taninę (B a w e n d a m m 1928/29).

Nie tylko jednak tanina może być rozkładana i wykorzystywana zawarta w niej glukoza, lecz również część aglukonowa, mianowicie kwas gallusowy ulega dalszemu utlenianiu (A. K o c h i A. O e l s n e r 1916, N. N. N i c h o l s o n 1931, H. K r z e m i e n i e w s k a i L. B a d u r a 1954, H. F r i e d r i c h 1956 i inni). Z badań H. J. W a t e r m a n a (1915) wynika, że *Penicillium glaucum* może korzystać jako z jedyne go źródła węgla z innych pochodnych fenolowych jak: *pirokatechiny*, *rezorcyny*, *hydrochinonu*, *pirogallolu*, *floroglucyny* i kwasu *benzoesowego*, o ile te związki znajdują się w pożywce w niewielkich ilościach (0,2%). Podobne wyniki otrzymał W. B u t k i e w i c z (1925) badając *Citromyces glaber* i *Aspergillus niger*. H. C o u p i n (1927) stwierdza, że *Penicillium* może korzystać z taniny, kwasu gallusowego i kwasu hipurowego. Z badań K r z e m i e n i e w s k i e j i B a d u r y (1954) wynika, że większość badanych gatunków *Penicillium* może korzystać z kwasu gallusowego, *pirokatechiny* i *salicylanu sodowego*. *Aspergillus niger* może rosnąć również na kwasie chinowym (W. W. P e r w o z w a n s k y 1930, A. N i e t h a m m e r 1951 i inni). H. F r i e d r i c h (1956) badał zdolność rozkładu *rezorcyny*, *hydrochinonu*, *pirogallolu* przez *Aspergillus niger*. Stwierdza przy tym, że *hydrochinon* był słabiej utleniany niż *rezorcyna*. Utlenianiu nie ulegał natomiast *chinon*. Ciekawe są również obserwacje, nad utlenianiem α -naftolu. Związek ten w stężeniu 0,01—0,001 Mol. działa szkodliwie na grzyby glebowe, nie działa natomiast na grzyby rozkładające ligninę (R i p p e l - B a l d e s 1952). Ogólnie też można powiedzieć, że grzyby znacznie lepiej wykorzystują związki o budowie aromatycznej niż czynią to bakterie.

Ważnym problemem, jakim należałoby się zająć, jest chemizm powstawania próchnicy, a ściślej mówiąc proces powstawania jednej ze składowych próchnicy, tj. kwasów humusowych.

Nad rozwiązaniem tego zagadnienia pracowało wielu badaczy, wiele też istnieje hipotez starających się wyjaśnić ten złożony proces. Obecnie przyjmuje się istnienie kilku możliwości niezależnych od siebie powstawania kwasów humusowych w glebie. Znamienny jest jednak przy tym fakt, że u podstaw wszystkich tych koncepcji leży jako ogniwo podstawowe pierścień benzenowy, a zwłaszcza jego pochodne fenolowe.

Duże znaczenie ma obecnie hipoteza mówiąca o powstawaniu kwasów humusowych z rozkładu lignin, która — jak wynika z badań K l a s o n a (1925 cyt. wg W a k s m a n a 1927), K. F r e u d e n b e r g a i jego współpracowników (1936, 1943a, 1943b, 1955) i J. B o n n e r a (1950) — jest produktem pochodnym fenoli. Za tym poglądem wypowiedzieli się F. H o p p e - S e y l e r (1889 cyt. wg W a k s m a n a 1926), S. A. W a k s m a n

(1927), A. R i p p e l-B a l d e s (1952) i inni. Można też dzisiaj przyjąć, że obok rozkładu lignin niemniej ważnym, bezpośrednim źródłem kwasów humusowych są garbniki i polifenole. Otrzymywaniem sztucznych „próchnic” z fenoli (hydrochinon, chinon i pirokatechina) zajmowali się: W. E l l e r i A. K o c h (1920), C. S c h m i d t i M. A t t e r (1927), T. H. J a m e s i A. W i e s s b e r g e r (1938), W. F l a i g i H. S c h u l c e (1952), E. K ü s t e r (1952), H. E r d t m a n (1955) i inni. Z badań ich wynika, że fenole ulegają łatwemu utlenianiu w środowisku alkalicznym dając ciemno-brunatne ciała, zachowujące się względem kwasów i zasad analogicznie do preparatów z naturalnej próchnicy. Również ciężar cząsteczkowy tych utlenionych fenoli wykazuje dużą zbieżność z ciężarem cząsteczkowym naturalnych kwasów humusowych (E. W e l t e i w s p ó ł p r. 1954). Ponadto jak wynika z badań S. i Z. G u m i Ń s k i e h (1953), Ł. A. C h r i s t i e w y (1953), W. F l a i g a (1955) i innych, efekt fizjologiczny sztucznych próchnic jest taki sam, jak preparatu z próchnicy naturalnej. Wreszcie trzecim dowodem, przemawiającym za poglądem możliwości powstawania „próchnicy” z garbników i fenoli zawartych w roślinach, mogą być obserwacje K r z e m i e n i e w s k i e j i B a d u r y (1954). Znaleźli oni w liściach świeżych, traktowanych podobnie jak przy metodzie otrzymywania wyciągów próchnicznych z gleby, „kwasy humusowe”, jeżeli nie identyczne to bardzo bliskie tym, jakie otrzymuje się z gleb. Wyniki te ilustruje tabela 5.

TABELA 5

	Liście buka zebrane z drzewa		Liście buka świeżo opadłe		Liście tworzące suchą warstwę	
	%		%		%	
	s. m.	w sub. org.	s. m.	w sub. org.	s. m.	w sub. org.
Substancja organiczna	94,04	—	91,81	—	90,87	—
Kwasy hamulcowe	10,05	10,69	15,49	16,85	13,72	15,09

Na podobne zjawisko już wcześniej zwrócił uwagę R. A. G a r t n e r (1916), gdy zaobserwował, że niektóre części vegetatywne roślin, traktowane ługiem jak humus, dawały ciała próchnico-podobne. W związku z tym już wtedy wyraził wątpliwość, czy próchnica rzeczywiście jest produktem działania mikroorganizmów, czy też ciała humuso-twórcze znajdują się w samej roślinie. Za takim przypuszczeniem przemawiałyby również doświadczenia M. K o n o n o w e j (1951) stwierdzające prawie identyczny skład elementarny kwasów humusowych otrzymanych z liści konicyzny i korzeni lucerny w stanie początkowego rozkładu, ze składem kwasów humusowych z gleb. Współpracownicy K o n o n o w e j stwierdzili ponadto, że otrzy-

mane w ten sposób „kwasy humusowe” zawierają pirokatechinę i kwas parakatechinowy, produkty występujące w preparatach z naturalnej próchnicy. Również z badań S. i Z. G u m i ń s k i c h (1953) wynika, że liście dębowe zawierają pirokatechinę i kwas gallusowy, a więc fenole zachowujące się względem kwasów i zasad tak jak naturalne kwasy humusowe. Również z obserwacji ich wynika, że efekt fizjologiczny wyciągów z liści dębowych czy bukowych jest podobny w swym działaniu do preparatów humusowych.

Trzecia wreszcie możliwość powstawania kwasów humusowych to wydzielanie przez grzyby, promieniowce i bakterie barwników o budowie fenolowej, zachowujących się względem kwasów i zasad podobnie do naturalnych kwasów próchnicznych.

Już M. W. B e i j e r i n c k (1900) obserwował w hodowanych przez siebie na podłożu białkowym kulturach *Streptothrix humificola* wydzielanie barwników ciemnych o budowie chinonowej. Gatunkowi temu przypisywał wtedy duże znaczenie w wytwarzaniu próchnicy. Obserwacje te zostały później potwierdzone przez F. M ü n z e r a (1913), A. K r a i n s k i e g o (1914) i innych. Z badań tych autorów wynikało, że zarówno białka, jak i same kwasy aminowe mogą być przekształcane w związki humuso-podobne. Z kwasów aminowych najlepiej do tego celu nadawał się kwas glutaminowy. W. F l a i g, E. K ü s t e r i współpracownicy (1952) przebadali 42 szczepy *Streptomyces* hodowanych na podłożu białkowym i wykazali, że z przebadanych gatunków 20 było zdolnych wytwarzać ciemny pigment, który był zbliżony do naturalnych kwasów humusowych. Podobny wynik otrzymali W. L a a t s c h i współpracownicy (1952) hodując na podłożu glicerynowo-peptonowym *Spicarię elegans*. E. K ü s t e r (1955) badał zachowanie się mikroorganizmów na podłożu białkowym i stwierdził również wydzielanie się ciemnych pigmentów. Pigment ten po oczyszczeniu badał dokładnie i stwierdził daleko idące podobieństwo do preparatu z próchnicy naturalnej. Znana jest również rzecz, że autolizaty grzybowe dają także ciemny pigment o podobnym zachowaniu się jak naturalna próchnica (C. W e h m e r 1925, G. B e h r 1930). Te ostatnie wyniki tłumaczyłyby nam zjawisko znajdowania azotu w próchnicy naturalnej.

Nie wyjaśniona jest również rola przekształcania się innych barwników wydzielanych masowo przez grzyby, a posiadających strukturę pierścieniową, jak np: cjanodontina wydzielana przez *Helmentosporium*, spinulozina i ω -hydroksyemodina wydzielana przez *Penicillium* oraz citrinina przez *Aspergillus* (H. R a i s t r i c k i współpr. 1931 cyt. wg K ü s t e r a 1952, R i p p e l-B a l d e s 1952).

Działania mikroorganizmów w procesie powstawania próchnicy, w świetle tego co zostało wyżej powiedziane, nie można ograniczyć tylko do prostego przekształcania lignin czy celulozy. Na podstawie tych faktów można wyjaśnić tę dużą różnorodność związków wchodzących w skład próchnicy naturalnej.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Mineralisationsprozesse der organischen Substanzen, welche im Boden verlaufen, haben sowie aus theoretischen wie auch aus praktischen Gründen sehr wichtige Bedeutung. Das so umfangreiche Problem erlaubt nicht die Betrachtung sämtlicher Mikroorganismen, die in diesem Prozess teilnehmen.

In diesem Artikel bespreche ich lediglich das Auftreten der Bodenpilze und ihre Teilnahme an der Zerlegung der organischen Substanzen.

Aus einigen Arbeiten geht hervor, dass die Verteilung der Pilze im Boden sowie ihre quantitative und qualitative Zusammensetzung von einigen Faktoren abhängt, wie z.B. von der Bodenart, pH, vom Inhalt des Ca, der organischen Verbindungen, der Feuchtigkeit, der Jahreszeit, der Makroflora.

Obwohl die Methoden zur Vergleichung biologischer Tätigkeit der Bakterien und Pilze nicht genug genau sind, schreibt man den letzten eine wichtige Rolle in der Zersetzung der organischen Substanzen im Boden und Waldstreu zu, vor allem in der Zersetzung solcher Pflanzenprodukte wie Eiweiss, Zucker samt Zellulose, Pektinsubstanzen sowie Gärbstoffe.

Es scheint aber, dass die mikroskopischen Bodenpilze im Prozess der Zersetzung von Lignin eine mässige Rolle abspielen. Diese werden meistens durch die Basidiomyceten zerlegt.

In vielen Arbeiten wurde der Zersetzungsprozess des Humus im Vitro betrachtet. Aus den bisherigen Experimenten kann man schliessen, dass die Humussäure für die Bodenpilze nicht als Kohlenstoffquelle dient, sondern als Stickstoffquelle.

Ob sich die Bodenpilze auch in natürlichen Verhältnissen aktiv gegen Humus verhalten, kann man heute nicht beweisen.

Man weist jedoch bestimmt, dass bei Anwesenheit von Sauerstoff eine schnelle Degradation des Humus stattfindet. Es wurde auch öfters festgestellt, dass die Bodenpilze in Reinkulturen einige Substraten nicht zerlegen wollten (z.B. die Zellulose in Pflanzenresten), dagegen eine aktive Tätigkeit in Mischkulturen hervorgebracht haben. Das legt die Annahme nahe, dass eine Pilzart allein nicht im Stande ist, den Humus, welcher eine zusammengesetzte Substanz ist, zu zerlegen, sondern es müssen mehrere Mikroorganismen gleichzeitig tätig sein, von denen jeder eine der chemischen Bindungen angreift. Die Aktivität der Bodenpilze in der Zerlegung der Humussäure ist umsomehr plausibel, dass die mikroskopischen Pilze die Eigenschaft haben, die Poliphenole und die Gärbstoffe zu verwerten. Mit dieser Eigenschaft stehen letzters in enger Verbindung Vermutungen auf die Herkunft der Humussäure aus Poliphenolen.

Für diese Annahme sprechen auch die Anschauungen von S. A. W a k s m a n und anderen die die Meinung vertreten, dass das Lignin — das

sich doch aus Phenolen ableitet — das Ausgangsmaterial für die Humussäuren bildet. Dafür sprechen übrigens auch die von E l l e r u. K o c h (1920) durchgeführten Versuche mit künstlicher Humussäure. Diese und andere Forschungen haben gezeigt, dass die Oxydation der Phenole in alkalischen Medien dunkelbraune Substanzen lieferte, die sich gegen Säuren und Alkalien analog verhalten, wie natürliche Humussäuren. Auch in physiologischen Wirkungen verhältet sich der künstliche Humus ähnlich, wie der natürliche (Z.u. St. G u m i ń s k i 1953 u.a.).

Einen weiteren Beweis, der für die Möglichkeit der Entstehung des Humus aus sich in Pflanzen befindenden Gärstoffe und Phenolen zu sprechen scheint, liefern die Beobachtungen von H. K r z e m i e n i e w s k a u. L. B a d u r a (1954). Ähnlich, wie in der Methode zur Erhaltung von Humussäuren aus Boden, haben sie frische Laubblätter mit Lauge betrachtet und erhielten dunkelbraune Substanzen, die sich gegen Alkalien und Säuren analog verhielten, wie natürliche Humussäuren. In diesen Blättern fand S. G u m i ń s k i (1953) Poliphenole.

Diese bietet gleichzeitig eine zweite Möglichkeit der Entstehung natürlicher Humussäuren aus Phenolen und Gärstoffen, die sich im Pflanzenmaterial befinden.

Schliesslich gibt die aktive Ausscheidung phenolartiger Farbstoffe durch Pilze, Bakterien und Actinomycetes, die im Eiweissmedium wachsen, noch eine Möglichkeit der Entstehung von Humussäuren. Diese enthalten Stickstoff.

Aus dem oben gesagten scheint die grosse Verschiedenheit der Bestandteile des Humus klar zu sein.

LITERATURA

1. A l e x a n d r o w a I. W., 1953, Poczwowiedienije 6 : 23—30.
2. A m e s L. M., 1950, Mycologia 42 (5): 643—645.
3. A m e s L. M., 1951, Mycologia 43 (1): 29—33.
4. B a v e n d a m m W., 1928, Zeit. f. Pflanzenkrankheiten 38: 257—276.
5. B a v e n d a m m W., 1928, Zentrbl. f. Bakt. Ab. II, 75: 426—457.
6. B a v e n d a m m W., 1928/29, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 76: 172—227.
7. B e h r G., 1930, Arch. f. Mikrob. 1: 418—444.
8. B e i j e r i n c k M. W., 1900, Zentrbl. f. Bakt. II, 6: 2—12.
9. B o n n e r J., 1950, Plant Biochemistry, Ac. Press, Inc., Pub. New. York.
10. B u t k i e w i c z Wl., 1903, Jahrb. wiss. Bot. 38: 147—240.
11. B u t k i e w i c z Wl., 1925, Bioch. Zeitschr. 159: 395—413.
12. C h e s t e r s C. G. C., 1940, Trans. Brit. Mycol. Soc. 24: 352—355.
13. C h r i s t i e w a L. A., 1953, Poczwowiedienije 10: 45—56.
14. C h o ł o d n y N., 1930, Arch. f. Mikrob. 1 (4): 620—662.
15. C o u p i n H., 1927, Comp. rend. Acad. Scien. 185: 145—164 (ref. Chem. Zentrbl. 98 (II): 1971, rok 1927).
16. D a l e E., 1912, Ann. Mycol. 10: 452—477.

17. Dale E., 1914, *Ann. Mycol.* 12: 32—62.
18. Daszewska W., 1913, *Bull. Soc. Bot. Geneva* II, 4: 255—316.
19. Eller W., Koch A., 1920, *Ber. Deutsch. chem. Ges.* 53: 1469—1476.
20. Enghusen H., 1956, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 109 (5/8) 157—171.
21. Erdtman H., 1955, *Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod.* 63 (114): 38—43.
22. Fehér D., 1933, *Untersuchungen über die Mikrobiologie des Waldbodens* Ver. Berlin.
23. Fischer G., 1953, *Arch. f. Mikrob.* 18 (4): 397—424.
24. Flaig W., Küster E., Seglar-Holzeissig G., Beutelspacher H., 1952, *Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod.* 57 (102): 42—51.
25. Flaig W., Schulze H., 1952, *Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod.* 58 (103): 59—67.
26. Flaig W., 1955, *Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod.* 69 (114): 43—50.
27. Flaig W., Schmidt H. L., 1957, *Arch. f. Mikrob.* 27: 1—32.
28. Flesz-Karnicka H., 1935, *Pam. Państ. Inst. Nauk. Gosp. Wiejsk.* 16: 1—48.
29. Freudenberg K., Janson A., Knopt E., Haag A., 1936, *Ber. Deutsch. chem. Ges.* 69: 1415—1425.
30. Freudenberg K., Richtzenhain H., 1943a, *Ber. Deutsch. chem. Ges.* 76: 997—1006.
31. Freudenberg K., Walch H., 1943b, *Ber. Deutsch. chem. Ges.* 76: 305—308.
32. Freudenberg K., 1955, *Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod.* 69 (114): 1—2.
33. Friedrich H., 1956, *Arch. f. Mikrob.* 25: 293—307.
34. Gartner R. A., 1916, *Soil Sci.* 2: 395—441; 539—548.
35. Gumiński St. Z., 1953, *Act. Soc. Bot. Pol.* 22: 771—785.
36. Hagem O., 1907, *Vidensk. Selsk. I Math. Nat.* 10: 1—50.
37. Hagem O., 1910a, *Vidensk. Selsk. I Math. Nat.* 10: 1—150.
38. Hagem O., 1910b, *Ann. Mycol.* 8: 265—268.
39. James T. H., Weissberger A., 1938, *Jour. Am. Chem. Soc.* 60: 98—104.
40. Janke A., Holzer H., 1929, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 79: 50—74.
41. Jensen C. N., 1912 (Cornell.), *Univ. Agr. Exp. Stat. Bull.* 315: 414—501.
42. Jensen H. L., 1930, *Proc. Linn. Soc. New. South. Wales* 155: 699—707 ref. *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 84: 458, rok 1931).
43. Jensen H. L., 1931a, *Soil Sci.* 31: 123—158.
44. Johann F., 1932, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 85: 305—338.
45. Jones P. C. T., Molison J. E., 1948, *Jour. Gen. Microb.* 2: 54—69.
46. Kappen H., 1910, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 26: 633—634.
47. Keseling J., 1929, *Untersuchungen über Tanin als einzige Kohlenstoffquelle für Mikroorganismen*. Göttingen (ref. *Bot. Zentrbl.* 16: 166, rok 1930).
48. Koch A., 1914, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 41: 545—572.
49. Koch A., Oelsner A., 1916, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 45: 107—135.
50. Koch A., 1922, *Mikrobiologischen Prakticum*, Springer Verl., Berlin.
51. Köning C. J., 1904, *Arch. Neerland Sci. Ser. II*, 9: 34—107.
52. Kononowa M., 1951, *Problema poczwinnowo gumusa i sowremiennyje zadacz i ewo izuczenija*, Akad. Nauk SSSR, Moskwa.
53. Kox E., 1954, *Arch. f. Mikrob.* 20 (2): 111—144.
54. Krainsky A., 1914, *Zentrbl. f. Bakt. Abt. II*, 41: 649—688.
55. Krzemieniewscy H., S., 1926, *Act. Soc. Bot. Pol.* 4: 1—54.
56. Krzemieniewska H., Badura L., 1954, *Act. Soc. Bot. Pol.* 23: 545—587.

57. Kubiena W., Renn Ch. E., 1934/35, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 91: 267—292.
58. Küster E., 1952, Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod. 57 (102): 51—57.
59. Küster E., 1955, Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod. 67 (114): 137—142.
60. Laatsch W., Hoops I., Bieneck O., 1952, Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod., 58 (103): 258—268.
61. Le Clier E. L., Shmith F. B., 1928, Soil Sci. 25: 433—441.
62. Lemmerman O., Fischer H., Kappen H., Blanck E., 1909, Landw. Jahr. 38: 319—364.
63. Lindeberg G., 1955, Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod. 69 (114): 142—150.
64. McLennan E., 1928, Ann. Appl. Biol. 15: 95—109.
65. McLennan E. J., Ducker S. C., 1954, Nature 174: 1060—1061.
66. Münzer F., 1913, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 36: 362—381.
67. Muskat J., 1955, Arch. f. Mikrob. 22: 1—20.
68. Neller J. R., 1918, Soil Sci. 5: 225—241.
69. Nemeš A., 1930, Zeit. Pflanzenähr. Düng. Bod. 18: 65—104.
70. Niethammer A., 1937, Die Mikroskopischen Bodenpilze, W. Junk, Gravenhage.
71. Niethammer A., Ungerer S., 1951, Arch. f. Mikrob. 16 (4): 303—318.
72. Nicholson N. N., 1931, Biochem. Jour. 25: 752—758.
73. Nikitynsky J., 1900, Jahr. f. wissen. Bot. 37: 365—420.
74. Oudemans C. A., J. A., Köning C. J., 1902, Arch. Neer. Sci. Nat. Ser. II; 7: 266—298.
75. Peyronel B., Dal Vesco G., 1955, Allionia (Torino) 2 (2): 357—417.
76. Perwozwansky W. W., 1930, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 81: 372—392.
77. Pistor R., 1930, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 80: 169—200; 378—410.
78. Potter R. S., Snyder R. S., 1918, Soil Sci. 5: 359—377.
79. Raillo A. I., 1929, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 78: 515—524.
80. Ramman E., 1920, Bodenkunde, Springer Ver., Berlin.
81. Reese E. T., Dawning M. H., 1951, Mycologia 43: 16—28.
82. Reese E. T., Levinson H. S., 1952, Physiol. Plantarum 5 (3): 345—366.
83. Reinitzer F., 1900, Bot. Zeit. 58: 59—73.
84. Rypáček V., 1957, Biologia Dřevokazných Hub, Nadkl. Česk. Akad. Věd, Praha.
85. Rippel A., Keseling J., 1930, Arch. f. Mikrob. 1 (1): 60—77.
86. Rippel-Baldes A., 1952, Grundriss der Mikrobiologie, Springer Ver., Berlin.
87. Rokitzka A., 1949, Allgemeinde Mikrobiologie, C. Hansen Ver., München.
88. Schmidt E. G., Peterson W. H., Fred E. B., 1923, Soil Sci. 15: 479—485.
89. Schmidt C., Atterer M., 1927, Ber. Deutsch. chem. Ges. 60: 1671—1679.
90. Siu R. G. H., Reese E. T., 1953, The Bot. Rev. 19 (7): 377—416.
91. Stapp C., Bortels H., 1934, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 90: 28—66.
92. Stapp C., Bortels H., 1935/36, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 93: 45—56.
93. Stenton H., 1953, Trans. Brit. Mycol Soc. 36 (4): 304—314.
94. Stern A. M., Ordal Z. J., Halvorson H. O., 1954, Jour. of Bact., 67: 24—37 (ref. Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 108) 21 (22): 632, r. 1955).
95. van Itersson C., 1903, Versl. d. k. Akad. Wet. 99: 807—820.
96. van Itersson C., 1904, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 11: 689—698.
97. Traaen A. E., 1914, Nyt. Mag. f. Naturvid. Christ. 52: 20—121.
98. Treschow C., 1942, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 104: 186—188.

99. Waksman S. A., 1916, Soil Sci. 2: 103—155.
100. Waksman S. A., 1917, Soil Sci. 3: 565—589.
101. Waksman S. A., 1918, Soil Sci. 6: 137—155.
102. Waksman S. A., 1922, Jour. of Bact. 7: 339—341.
103. Waksman S. A., 1924, Ecolog. 5: 54—59.
104. Waksman S. A., 1926, Soil Sci. 22: 121—162; 221—232; 323—333; 395—406; 424—436.
105. Waksman S. A., 1927, Principles of Soil Microbiology, The Williams & Wilkins Comp., Baltimore.
106. Waksman S. A., 1944, Soil Sci. 58: 89—114.
107. Waksman S. A., 1952, Soil Microbiology, J. Wiley & Sons, Inc. New York.
108. Waksman S. A., Diehm R. A., 1931, Soil Sci. 32: 73—95; 97—117.
109. Waksman S. A., Heukelekian H., 1924, 4-th. Int. Con. Pedology Rome, 3: 216—228 (ref. Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 69: 266—267, rok 1924).
110. Waksman S. A., Hutchings I. J., 1936, Soil Sci. 42: 119—130.
111. Waksman S. A., Hutchings I. J., 1937, Soil Sci. 43: 77—92.
112. Waksman S. A., Skinner C. E., 1926, Jour. of. Bact., 12: 57—84.
113. Waksman S. A., Starkey R. L., 1924, Soil Sci. 17: 373—378.
114. Warcup J. H., 1950, Nature 166: 117—118.
115. Waterman H. J., 1915, Zentrbl. f. Bakt. Abt. II, 42: 639—688.
116. Wehmer C., 1905/7, Lafar's' Handb. Tech. Mycol. 4: 112—238.
117. Wehmer C., 1925, Bren. Chem. 6: 101—104.
118. Welte E., Niemann A., Ziechmann W., 1954, Die Naturwiss. 41: 334—344.
119. Winogradsky S., 1925, Ann. Inst. Past. 39: 299—354.