

اثر رطوبت خاک بر شدت تنفس ریشه گندم و کلزا در دو بافت خاک

فاطمه مسکینی ویشکایی^۱، محمد حسین محمدی^{۱*}، محمد رضا نیشابوری^۲ و فرید شکاری^۳

^۱گروه خاکشناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، ایران. ^۲گروه خاکشناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، ایران. ^۳گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، ایران.

(تاریخ دریافت: ۹۳/۰۶/۱۲، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۳/۱۲/۲۶)

چکیده:

این پژوهش به صورت کشت گلدانی گندم و کلزا تحت شرایط رطوبتی نزدیک به اشباع تا رطوبت معادل ظرفیت زراعی (هفت تیمار مکش ماتریک خاک شامل ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰، ۱۱۰، ۳۰۰ و ۵۰۰ سانتیمتر) با سه تکرار در قالب طرح کاملاً تصادفی در شرایط گلخانه‌ای در دو سال متوالی انجام شد. در خاک لوم شنی با کاهش رطوبت خاک از حالت اشباع تا $0.22 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ (مکش ماتریک خاک ۱۱۰) و $0.24 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ (مکش ماتریک خاک ۸۰) به ترتیب شدت تنفس ریشه گندم و کلزا نیز افزایش یافت. محدوده رطوبتی دارای حداکثر شدت تنفس ریشه در خاک لوم شنی در گندم ($0.22-0.29 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ ، مکش ماتریک ۱۱۰-۴۰) نسبت به کلزا ($0.24-0.26 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ ، مکش ماتریک خاک ۷/۶۲ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) گسترده تر بود. همچنین در خاک لوم رسی، حداکثر شدت تنفس ریشه گندم و کلزا تقریباً برابر بوده ($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) و در یک رطوبت مشخص ($0.22 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) اتفاق می‌افتد. همچنین تخلخل تهویه‌ای نظیر با رطوبتی که حداکثر شدت تنفس ریشه را موجب می‌شود، در خاک لوم شنی برای گندم و کلزا به ترتیب ۱۳ و ۱۶ درصد و در خاک لوم رسی برای هردو گیاه ۱۷ درصد به دست آمد. نتایج نشان داد که در بین ویژگی‌های مورفولوژیکی متعدد ریشه، حجم ریشه مهمترین ویژگی کنترل‌کننده شدت تنفس ریشه گیاهان است.

کلیدواژه: تخلخل تهویه‌ای، شدت تنفس ریشه، ویژگی های مورفولوژیک ریشه

مقدمه:

جریان کربن (به شکل CO_2) از خاک به اتمسفر ناشی از تنفس خاک و واکنش‌های شیمیایی است. تنفس خاک مجموعه‌ای از تنفس ریشه‌ها و میکرو و ماکروارگانیسم‌های خاک می‌باشد (Sheppard et al., 1994). شدت و حجم این جریان در مقیاس جهانی بسیار بالا بوده و از 68 Pg C yr^{-1} تا 100 Pg C yr^{-1} (Raich and Schesinger, 1992) گزارش شده است و یکی از مسیرهای اصلی جریان کربن در چرخه جهانی کربن محسوب می‌گردد. با توجه به اینکه در شرایط رطوبتی مناسب سهم تنفس میکروبی در مصرف اکسیژن کل خاک تحت کشت کم

انتشار گازهای گلخانه‌ای از اکوسیستم‌های مختلف مانند: خاک‌های کشاورزی (Sainju et al., 2008)، خاک‌های جنگلی (Reth et al., 2005) و مراتع (van den Pol-van Dasselaar et al., 1998) مورد بررسی قرار گرفته است. خاک‌های کشاورزی در انتشار سه گاز گلخانه‌ای CO_2 (Fang et al., 1998)، N_2O (Clemens et al., 1999) و CH_4 (Prieme et al., 1996) نقش به‌سزایی دارند. CO_2 گاز مرجع برای محاسبه مقدار کل گازهای گلخانه‌ای می‌باشد، لذا آگاهی از مکانسیم انتشار این گاز از خاک و برآورد کمی آن ضروری می‌باشد (Allaire et al., 2012).

*نویسنده مسؤول، نشانی پست الکترونیکی: mohammadi@znu.ac.ir

است، بنابراین می‌توان فرض نمود که تنفس خاک معادل سرعت تنفس ریشه های موجود در خاک است (Mohammadi et al., 2010). علاوه بر فعالیت‌های میکروبی، عوامل ذیل بر جریان انتشار CO₂ از سطح خاک مؤثر می‌باشند: (۱) خصوصیات فیزیکی خاک مانند دما و رطوبت (Reth et al., 2005)، بافت و تراکم خاک (Bauer et al., 2006)، تخلخل کل خاک (De Figueiredo Brito et al., 2009)، (۲) خصوصیات بیوشیمیایی خاک مانند مقدار ماده آلی (Fang and Moncrieff, 2005) و وضعیت چرخه‌های کربن و ازت (Sainju et al., 2008)، (۳) شرایط محیطی مانند بارندگی (Rochette and Angers, 1999)، (۴) مدیریت زراعی مانند مصرف کود و شخم (Bauer et al., 2006) و (۵) فعالیت رشد ریشه (Lambers et al., 1996).

دما و رطوبت خاک دو عامل محیطی اصلی مؤثر بر تغییرات شدت تنفس خاک می‌باشند (Davidson et al., 2000). به همین دلیل ارزیابی اثرات تغییر اقلیم بر چرخه کربن اکوسیستم مستلزم کمی کردن اثر دما و رطوبت بر شدت تنفس خاک می‌باشد (Betts, 2000). Gulbranson و همکاران (۲۰۱۱) مشاهده نمودند که در مقیاس زمانی روزانه، تغییرات زمانی غلظت CO₂ نزدیک سطح خاک تابعی از رطوبت خاک می‌باشد. همچنین، در مقیاس مزرعه‌ای، رطوبت خاک دارای تغییرات بیشتری نسبت به دمای خاک است. به همین دلیل در بسیاری از مطالعات به عنوان مهمترین عامل تعیین‌کننده تنفس خاک ذکر شده است (Fiener et al., 2011).

تغییرات کم در سرعت تنفس خاک منجر به تغییرات مهمی در چرخه جهانی کربن می‌گردد (Fiener et al., 2011). چون مناطق خشک و نیمه خشک بیش از ۴۰ درصد سطح زمین را می‌پوشانند (Reynolds, 2001) و تنفس خاک یکی از روش های عمده اتلاف کربن از خاک‌های خشک و نیمه خشک محسوب می‌شود (Conant et al., 2000). بنابراین، با توجه به خشک و نیمه خشک بودن اکثر نواحی کشور ایران، مطالعه شدت تنفس خاک برای خاک‌ها و گیاهان غالب منطقه، امری ضروری به نظر می‌رسد.

در مجموع نیمی از اراضی زیر کشت کشور ایران تحت کشت گندم (*Triticum a.*) به عنوان محصول عمده غذایی می‌باشند. همچنین کلزا (*Brassica napus L.*) به عنوان یکی از مهم‌ترین دانه‌های روغنی از بیش‌ترین میزان رشد سالانه سطح زیر کشت در بین گیاهان روغنی مهم جهان و نیز کشورمان برخوردار است. به همین دلیل بررسی اثر شرایط رطوبتی مختلف خاک و همچنین بافت خاک بر روند تغییرات شدت تنفس خاک در این دو گیاه حائز اهمیت بسیار می‌باشد.

اهداف این پژوهش عبارتند از: (۱) بررسی اثر دامنه وسیعی از شرایط رطوبتی خاک بر شدت تنفس ریشه در دو خاک تحت کشت گندم و کلزا، (۲) بررسی اثر نوع بافت خاک بر تغییرات شدت تنفس ریشه، و (۳) بررسی رابطه الگوی شدت تنفس ریشه با ویژگی‌های مورفولوژیکی ریشه در این دو گیاه.

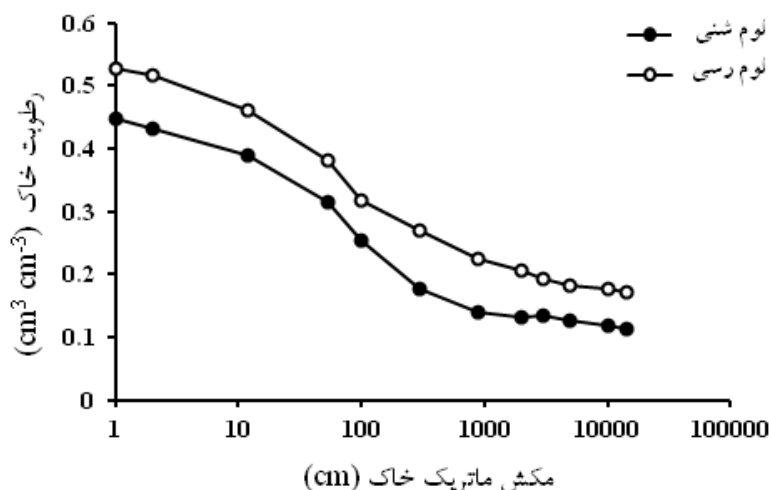
مواد و روش‌ها:

ویژگی‌های خاک: در این پژوهش دو نمونه خاک از عمق ۰-۳۰ سانتی‌متری از اراضی دانشگاه زنجان نمونه‌برداری و به آزمایشگاه منتقل شد. پس از کوبیدن و خشک نمودن از الک‌های ۸ میلی‌متری (برای آزمایشات گلدانی) و دومیلی‌متری (برای تجزیه‌های فیزیکی و شیمیایی) عبور داده شد. برخی از خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک‌های مورد مطالعه در جدول ۱ و منحنی رطوبتی آنها در شکل ۱ آمده است. براساس نتایج آزمون خاک، کمبود عناصر ضروری خاک در سه مرحله‌ی رشد گیاه محلول پاشی شد. منحنی توزیع اندازه ذرات خاک (PSD) به روش هیدرومتر و الک (Gee and Or, 2002) تعیین گردید. به منظور تعیین منحنی مشخصه آب خاک، ابتدا نمونه‌ها با محلول کلرید کلسیم ۰/۰۱ نرمال از پائین اشباع و رطوبت آنها با استفاده از ستون قیف آویزان (۰/۱-۱۵ کیلوپاسکال)، دستگاه صفحات فشاری (۳۰-۱۰۰ کیلوپاسکال) و غشای فشاری (مکش ۱۰۰-۱۵۰۰ کیلوپاسکال) تعیین گردید (Dane and Hopmans, 2002).

کشت گیاه: این پژوهش به صورت کشت گلدانی و در قالب طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی گروه خاکشناسی دانشگاه زنجان (E 48°24' N 36°41' و

جدول ۱- برخی از ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک‌های مورد مطالعه

ماده آلی (%)	N (%)	P (ppm)	K (ppm)	ویژگی‌های فیزیکی خاک		
				بافت خاک	جرم مخصوص ظاهری (g/cm ³)	رس (%) سیلت (0.05-0.002mm)
۱/۳	۰/۱۲	۲۶/۹	۴۲۴/۷	لوم شنی	۱/۵	۱۴
۱	۰/۰۹	۱۳/۵	۲۱۱	لوم رسی	۱/۲۵	۳۰



شکل ۱- منحنی مشخصه آب خاک در دو خاک مورد مطالعه

خارج شده از خاک بر حسب مقدار CO₂ در واحد سطح خاک در واحد زمان گزارش شد. سپس با وارد نمودن عمق توسعه ریشه، مقدار شدت تنفس خاک محاسبه گردید. در انتهای رشد گیاه، قسمت هوایی، ریشه و دانه به طور مجزا برداشت شدند. ریشه گیاهان بوسیله پراکنده سازی خاکدانه‌های خاک توسط کالگن و پراکنش مکانیکی توسط الک از خاک جدا شدند و تصویر دیجیتالی از آنها تهیه و الگوی پراکنش آنها تعیین گردید. طول ریشه‌ها با استفاده از نرم افزار Image Analysis (Himmelbauer et al., 2004) و حجم ریشه‌ها با استفاده از یک استوانه مدرج تعیین گردید. سپس ریشه‌ها در آون با دمای ۷۰ درجه سانتیگراد به مدت حداقل ۷۲ ساعت خشک و سپس توزین شدند. چگالی بافت ریشه (RTD) (Root tissue density)، وزن ریشه تقسیم بر حجم ریشه، (g cm⁻³) و چگالی طولی ریشه (RLD) (Root length density)، طول ریشه تقسیم بر حجم خاک، (cm cm⁻³) با استفاده از حجم گلدانها، حجم

ارتفاع ۱۶۵۱ متر) در دو سال متوالی (۱۳۹۱ و ۱۳۹۲) با ۸ ساعت تاریکی و ۱۴ ساعت روشنایی با شدت تابش ۱۱ تا ۱۴ کیلو لوکس بسته به ساعات روز با نور طبیعی یا توسط نور لامپ انجام شد. در طول دوره رشد دمای گلخانه در دامنه ۱۸ تا ۲۲ درجه سانتی گراد حفظ گردید. گیاهان در گلدان‌های با حجم تقریباً ۱۱ لیتر و ارتفاع ۲۷ سانتیمتر کشت شدند. پس از استقرار گیاهان، ۳ گیاهچه کلزا و ۸ گیاهچه گندم در هر گلدان حفظ شدند. پس از استقرار گیاه‌ها، ۷ تیمار مکش خاک شامل ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰، ۱۱۰، ۳۰۰ و ۵۰۰ سانتیمتر بر گلدان‌ها اعمال شدند. در طول دوره رشد مکش خاک با دو نوع تانسیومتر معمولی و حساس کنترل و اندازه گیری گردید. پس از رسیدن گیاهان به مرحله گلدهی، شدت تنفس ریشه با استفاده از شدت انتقال دی اکسید کربن از خاک به هوا توسط دستگاه لامبادا (Lambada, U. K. ADC Company) به مدت ۴۵ روز با فواصل یک روز در میان اندازه‌گیری شد. شدت جریان CO₂

طول و وزن ریشه‌ها محاسبه شدند.

برای تجزیه و تحلیل آماری اطلاعات به دست آمده از نرم افزار SPSS 19 استفاده شد.

نتایج و بحث:

آماره‌های برخی از خصوصیات مورفولوژیکی ریشه، عملکرد و میزان شدت جریان CO_2 خارج شده از سطح خاک و شدت تنفس ریشه برای گندم و کلزا در هر دو بافت خاک لوم شنی و لوم رسی در جدول ۲ آمده است. بیشترین عملکرد خشک بخش هوایی (Yield) مربوط به گندم در خاک لوم شنی می باشد (۸۷ g در هر گلدان). به طور متوسط وزن و حجم ریشه‌ها برای کلزا در هر دو نوع بافت خاک نسبت به گندم بیشتر می باشد (جدول ۲)، ولی بالاتر بودن شاخص RLD در گندم (۱/۱۵) نسبت به کلزا (۰/۴۶۸) در بافت لوم رسی نشان‌دهنده گسترده‌تر بودن سیستم ریشه و ایجاد ریشه‌های فرعی بیشتر در این گیاه است. همچنین جدول ۲ نشان می‌دهد که سیستم ریشه در هر دو گیاه در خاک لوم شنی نسبت به خاک لوم رسی گسترش بیشتری دارد.

در گندم کمترین و بیشترین میزان شدت خروج CO_2 از سطح خاک به ترتیب برابر با مقدار $۱/۰۲$ و $۳/۴۶ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ بود که هر دو مقدار، در خاک لوم رسی مشاهده گردید. اما، کمترین شدت جریان CO_2 خروجی از سطح خاک در کلزا از خاک لوم شنی ($۱/۱۰ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)، و بیشترین مقدار آن از خاک لوم رسی ($۳/۴۴ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) به دست آمد. محدوده مقادیر شدت جریان CO_2 خروجی از سطح خاک به دست آمده در این پژوهش در هر دو گیاه، کمی بیشتر از مقدار شدت جریان CO_2 خروجی گزارش شده در مطالعات گذشته برای سویا ($۰/۴۲-۲/۰۳ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)، گوجه فرنگی ($۰/۲۲-۰/۲۹ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) است (Liu et al., 2006; Edwards and Norby, 1999; Shishido et al., 1999). اما، تقریباً مشابه مقادیر گزارش شده توسط Liu و همکاران (۲۰۰۶) برای گندم بهاره می‌باشد. آنها اثر مقدار رطوبت خاک را بر تنفس ریشه بررسی نموده و مشاهده کردند که میزان شدت جریان CO_2 خروجی از سطح خاک برای گندم

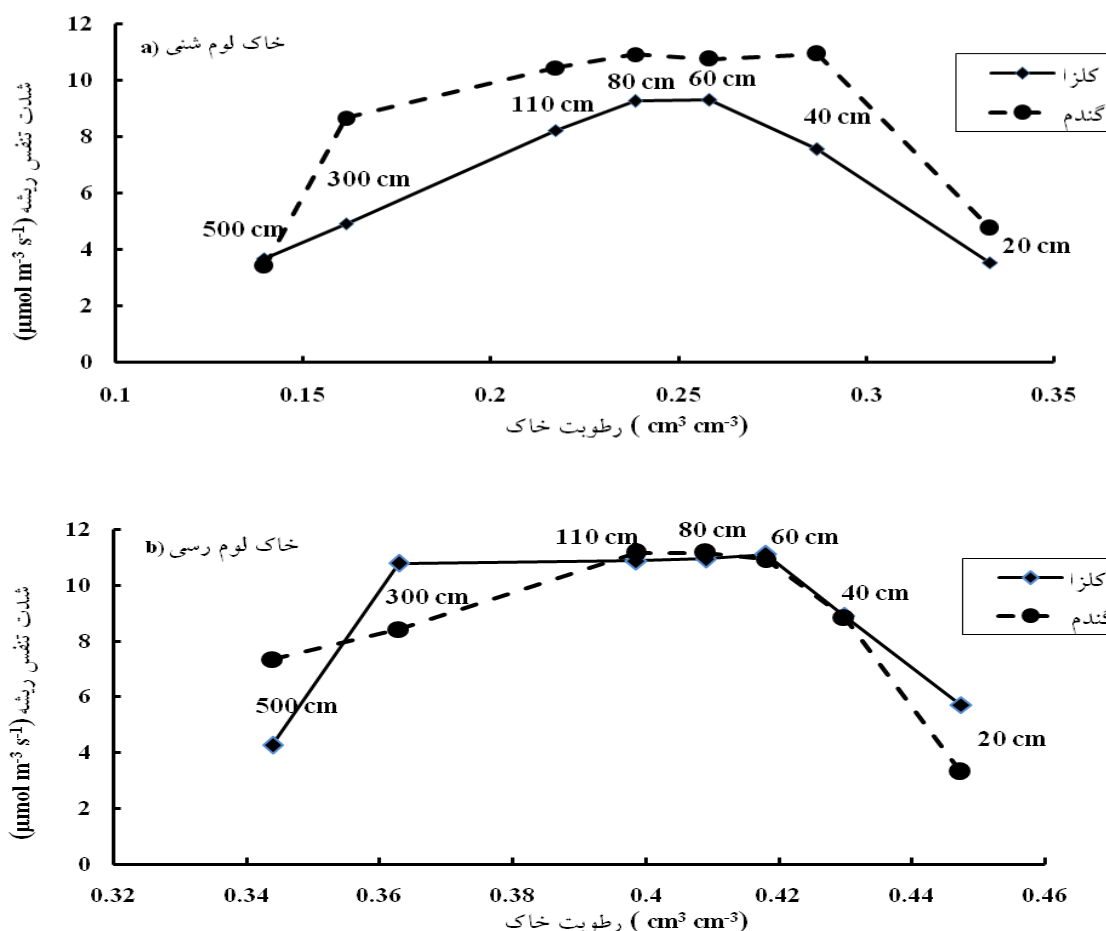
از $۰/۸۸$ تا $۲/۷۲ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ متغیر است. Allaire و همکاران (۲۰۱۲) نیز بیان کردند که میانگین شدت جریان CO_2 خروجی از سطح خاک‌های کشاورزی کانادا $۱/۴۸ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ - $۱/۸۲$ است که تا حدی کمتر از میانگین مقادیر مشاهده شده در این پژوهش (مقادیر جدول ۲) می‌باشد که دلیل احتمالی آن سردتر بودن خاک‌های کشاورزی کانادا می‌باشد. Bouma و همکاران (۱۹۹۷) نشان دادند که در شرایط طبیعی، وجود لایه لاشبرگ در سطح خاک مانع خروج CO_2 از خاک و تجمع آن در سطح خاک می‌گردد و در نتیجه منجر به کمتر شدن شدت تنفس ریشه گیاهان می‌شود. از آنجاییکه این پژوهش تحت شرایط کنترل‌شده گلخانه‌ای انجام شده، احتمالاً عدم وجود لایه لاشبرگ موجب سهولت خروج شدت جریان CO_2 از سطح خاک و شدت بیشتر تنفس ریشه گیاهان شده است.

شکل ۲a و b، الگوی تغییرات شدت تنفس ریشه گندم و کلزا را در رطوبت‌های مختلف دو خاک لوم شنی و لوم رسی نشان می‌دهد. در خاک لوم شنی، ریشه گندم در تمام شرایط رطوبتی نسبت به ریشه کلزا دارای شدت تنفس بیشتری می‌باشد (شکل ۲a). با کاهش رطوبت خاک از حالت اشباع، شدت تنفس ریشه گندم افزایش می‌یابد و در رطوبت $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ $۰/۲۹$ (مکش ماتریک خاک ۴۰ cm) به حداکثر مقدار خود ($۱۲/۵۴ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) می‌رسد. در رطوبت‌های نزدیک اشباع به دلیل زیاد بودن منافذ پر از آب در خاک، انتقال CO_2 در طول پروفیل خاک محدود شده سبب تجمع CO_2 در منطقه ریشه و در نتیجه موجب کاهش شدت تنفس ریشه گیاه می‌گردد (Wiaux et al., 2014). علاوه بر این Liu و همکاران (۲۰۰۴) گزارش کردند که با کاهش رطوبت خاک، گیاه با گسترش سیستم ریشه موجب افزایش قابلیت دسترسی عناصر غذایی و آب در نتیجه افزایش شدت تنفس خاک می‌گردد. در محدوده رطوبتی $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ $۰/۲۲-۰/۲۹$ (مکش ماتریک خاک $۴۰-۱۱۰ \text{ cm}$)، شدت تنفس ریشه گندم دارای مقدار حداکثر و تقریباً ثابتی است ($۱۲ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). سپس با کاهش بیشتر رطوبت خاک (مقدار رطوبت کمتر از $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ $۰/۲۲$)، و کاهش فراهمی آب خاک، شدت تنفس ریشه گندم تا رطوبت

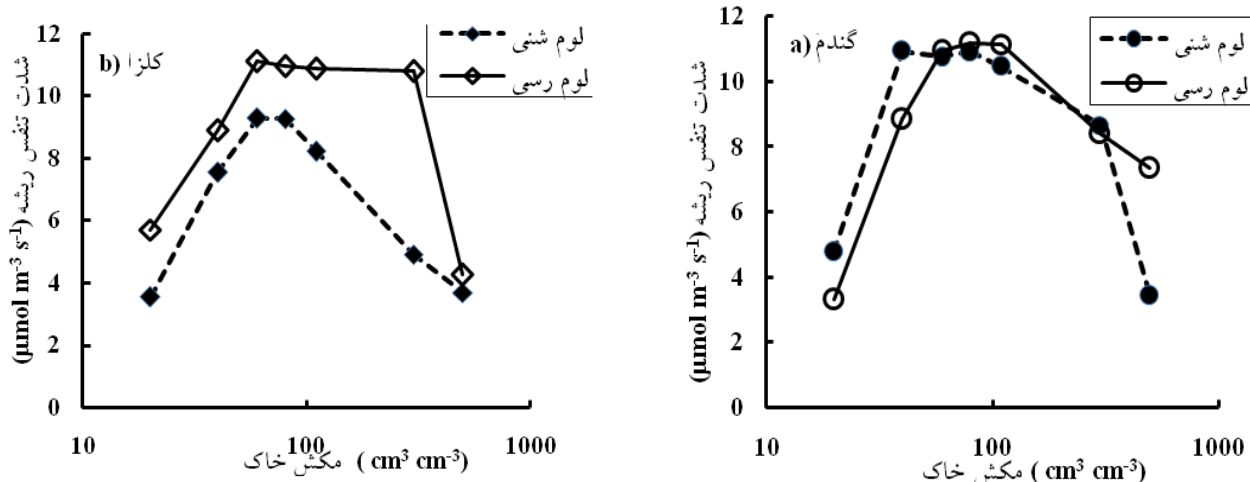
جدول ۲- خلاصه آماره‌های توصیفی برخی از ویژگی‌های گیاه، شدت جریان CO_2 خروجی از سطح خاک و شدت تنفس ریشه گندم و کلزا در دو خاک لوم شنی و لوم رسی

نوع محصول	نوع خاک	وزن بخش هوایی گیاه در هر گلدان (g)	وزن ریشه (g)	حجم ریشه (cm^3)	RTD (g cm^{-3})	RLD (cm cm^{-3})	شدت تنفس ریشه CO_2 جریان $10^{-6} \times \frac{\text{mol}}{\text{m}^2 \text{s}^{-1}}$	شدت تنفس $10^{-6} \times \frac{\text{mol}}{\text{m}^3 \text{s}^{-1}}$
گندم	لوم	۶۴/۹*	۶/۱۵	۳۳/۹	۰/۱۸۹	۰/۵۵۴	۲/۶۵	۹/۸۱
	شنی	(۲۸/۴-۸۷/۰)**	(۲/۷۹-۱۰/۱)	(۱۰/۷-۵۸/۰)	(۰/۱۴۴-۰/۲۸۵)	(۰/۳۱۸-۰/۹۸۳)	(۱/۰۶-۳/۳۸)	(۳/۹۱-۱۲/۵)
کلزا	لوم رسی	۴۵/۴	۴/۳۲	۱۳/۸	۰/۳۱۲	۱/۱۵	۲/۷۰	۱۰/۰
	لوم شنی	(۲۴/۹-۶۵/۰)	(۱/۰۰-۶/۳۰)	(۴/۰۰-۲۲/۰)	(۰/۲۲۹-۰/۳۹۲)	(۰/۳۶۲-۱/۷۸)	(۱/۰۲-۳/۴۶)	(۳/۸۰-۱۲/۸)
لوم رسی	لوم شنی	۴۶/۸	۸/۹۰	۴۷/۷	۰/۱۸۸	۰/۵۶۱	۲/۰۵	۷/۶۲
	لوم رسی	(۳۰/۹-۶۶/۷)	(۳/۰۸-۱۴/۶)	(۲۶/۰-۱۰۰)	(۰/۱۱۸-۰/۲۳۶)	(۰/۲۲۹-۱/۳۰)	(۱/۱۰-۲/۸۸)	(۴/۰۸-۱۰/۶)
لوم شنی	لوم رسی	۳۲/۳	۷/۴۷	۱۸/۷	۰/۴۰۴	۰/۴۶۸	۲/۷۷	۱۰/۲
	لوم شنی	(۱۹/۳-۵۳/۶)	(۳/۳۵-۱۰/۶)	(۹/۰۰-۲۷/۰)	(۰/۳۰۰-۰/۵۵۲)	(۰/۲۱۱-۰/۸۱۱)	(۱/۳۲-۳/۴۴)	(۴/۹۰-۱۲/۷)

*مقادیر میانگین و **دامنه حداقل تا حداکثر مشاهده شده. RTD: چگالی بافت ریشه، RLD: چگالی طولی ریشه



شکل ۲ - تغییرات میانگین شدت تنفس ریشه گندم و کلزا به عنوان تابعی از مقدار رطوبت دو خاک لوم شنی (a) و لوم رسی (b). اعداد مندرج در بالای هر نقطه مقادیر مکش ماتریک نظیر با هر رطوبت را نشان می دهد.



شکل ۳- تغییرات میانگین شدت تنفس ریشه به عنوان تابعی از مقدار مکش ماتریک خاک در گندم (a) و کلزا (b).

تقریباً ثابتی مشاهده می‌شود (شکل a۲). برخی از محققین نشان داده‌اند که با کاهش مقدار رطوبت خاک و خشک‌تر شدن خاک، جریان CO_2 خروجی از سطح خاک و در نتیجه تنفس ریشه گیاهان کاهش می‌یابد (Davidson et al., 2000).

در خاک لوم رسی، روند تغییرات شدت تنفس ریشه دو گیاه با مقدار رطوبت خاک تقریباً مشابه یکدیگر بوده (شکل ۲ b) و از الگوی تقریباً مشابه با خاک لوم شنی تبعیت می‌کند. در این بافت خاک، علاوه بر اینکه حداکثر شدت تنفس ریشه هر دو گیاه در یک مقدار رطوبت خاک یکسان ($0.42 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$) مشاهده می‌شود، حداکثر شدت تنفس ریشه هر دو گیاه نیز دارای مقدار تقریباً مشابهی می‌باشد ($12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

با توجه به اینکه شدت انتشار گازها در خاک‌ها بیشتر از رطوبت خاک تابعی از توزیع اندازه منافذ حاوی هوا و نیز درجه پیوستگی آنها می‌باشد و نیز جهت مقایسه اثر بافت خاک بر شدت تنفس ریشه در هر گیاه، تغییرات شدت تنفس ریشه به عنوان تابعی از مکش خاک مورد بررسی قرار گرفت (شکل ۳). شکل a۳ نشان می‌دهد که در گندم، تغییرات شدت تنفس خاک در هر دو خاک لوم شنی و لوم رسی تقریباً مشابه است. با این استثناء که در مکش‌های کم (۲۰ و ۴۰ سانتی‌متر) شدت تنفس در خاک لوم شنی بیشتر است. به دلیل اینکه در یک مکش مشخص اندازه کوچکترین منافذ هادی گاز در هر دو خاک تقریباً برابر است، بنابراین شدت تنفس بیشتر در خاک

$0.16 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$ (مکش ماتریک خاک ۳۰۰ cm) با یک شیب ملایم و در رطوبت‌های کمتر از آن با شیب تندتری کاهش می‌یابد.

در خاک لوم شنی، الگوی تغییرات شدت تنفس ریشه کلزا با رطوبت خاک، تقریباً مشابه با گندم است (شکل a۲). با این تفاوت که با کاهش رطوبت خاک از حالت اشباع، شدت تنفس ریشه کلزا با شیب کمتری افزایش می‌یابد. در نتیجه کلزا برای رسیدن به حداکثر شدت تنفس ریشه به خروج مقدار بیشتری از آب خاک و در واقع وجود هوای بیشتری در منافذ خاک نیاز دارد. حداکثر مقدار شدت تنفس ریشه کلزا ($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) در رطوبت کمتری ($0.26 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$)، مکش ماتریک خاک (۶۰ cm) نسبت به گندم مشاهده می‌شود. همچنین محدوده رطوبتی دارای حداکثر شدت تنفس ریشه کلزا نسبت به گندم محدودتر است ($0.24-0.26 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$)، مکش ماتریک خاک (۶۰-۸۰ cm). در رطوبت‌های خارج از این محدوده، شدت تنفس ریشه کلزا کمتر می‌باشد که نشان‌دهنده دامنه‌ای از شرایط مطلوب خاک از نظر تامین رطوبت و تخلخل تهویه‌ای موردنیاز برای تبادل گازها و رشد مطلوب گیاه است. محدودتر بودن این دامنه رطوبتی (نسبت به گندم) نشان‌دهنده حساسیت بیشتر کلزا به کمبود آب و تخلخل تهویه‌ای است. با کاهش بیشتر محتوای رطوبتی خاک (در رطوبت‌های خاک کمتر از $0.24 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$) روند نزولی شدت تنفس ریشه کلزا با شیب

لوم شنی را می‌توان به درجه اعوجاج کمتر مسیر انتشار گاز CO₂ نسبت داد. شکل ۱ نیز نشان می‌دهد که در مکش‌های ۲۰ و ۴۰ سانتی‌متر حجم منافذ هادی هوا در خاک لوم شنی (دارای تخلخل تهویه ای به ترتیب برابر با ۰/۰۸ و ۰/۱۳) بیشتر از خاک لوم رسی (دارای تخلخل تهویه ای به ترتیب برابر با ۰/۰۵ و ۰/۰۷) می‌باشد. بنابراین سطح مقطعی از خاک که در اختیار انتشار هوا قرار می‌گیرد در خاک لوم شنی بیشتر از لوم رسی می‌باشد. نتایج مطالعات اخیر (Ball, 2013; Wiaux et al., 2014) نشان داد که پیوستگی و اندازه منافذ خاک عامل کلیدی در درک مکانیسم‌های تنظیم کننده انتشار و انتقال گازها در خاک هستند. شکل ۱ نشان می‌دهد که خاک لوم رسی در مکش ۵۰۰ سانتی‌متر نسبت به خاک لوم شنی دارای رطوبت بیشتر ($0.34 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) و شیب منحنی رطوبتی کمتری است ($9.5 \times 10^{-5} \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3} / \text{cm}$)، بنابراین احتمالا مقدار ضریب پخشیدگی آب در خاک بیشتری دارد و چون در مکش‌های بالا این ضریب تعیین‌کننده جذب آب می‌باشد (Kirkham, 2005)، بنابراین می‌تواند دلیل احتمالی توجیه‌کننده شدت تنفس بالاتر ریشه گندم در مکش ۵۰۰ سانتی‌متر در خاک با بافت لوم رسی باشد (شکل ۳ a). برای کلزا شدت تنفس ریشه در خاک لوم رسی نسبت به خاک لوم شنی به صورت معنی‌داری بیشتر است. این اختلاف شدت تنفس ریشه کلزا در تمامی مکش‌های خاک به جز مکش ۵۰۰ سانتی‌متر مشاهده می‌شود. در مکش ۵۰۰ سانتی‌متر، شدت تنفس ریشه کلزا در هر دو نوع بافت خاک تقریبا مشابه است (شکل ۳ b). همچنین، در خاک لوم رسی دامنه ای از مکش خاک که در آن شدت تنفس ریشه حداکثر است، (مکش ۸۰ تا ۳۰۰ سانتی‌متر) گسترده‌تر از خاک لوم شنی (مکش ۸۰-۱۱۰ سانتی‌متر) می‌باشد (شکل ۳ b). de Figueiredo Brito و همکاران (۲۰۰۹) نیز مشاهده نمودند که با افزایش تخلخل خاک شدت خروج CO₂ افزایش می‌یابد. آنها نشان دادند که جرم مخصوص ظاهری کمتر خاک‌ها، همراه با تخلخل تهویه‌ای بالاتر موجب افزایش حرکت گازها در خاک و در نتیجه افزایش میزان شدت تنفس ریشه می‌گردد. نتایج Ball و همکاران (۲۰۰۹) نیز بیانگر پاسخ

متفاوت جریان CO₂ به محتوای رطوبتی خاک در خاک‌هایی با بافت ریز و درشت بود. آنها بیان نمودند که مقدار کل کربن خاک در خاک‌های ریز بافت به علت داشتن سطح ویژه بیشتر برای جذب CO₂، چهار تا پنج برابر خاک‌های درشت بافت است. نتایج نشان داد که همبستگی خطی معنی‌داری بین مقدار رطوبت خاک و شدت تنفس ریشه گندم و کلزا در هر دو خاک لوم شنی و لوم رسی وجود ندارد (جزئیات نشان داده نشده است). با توجه به اینکه شدت جریان CO₂ و در نتیجه شدت تنفس ریشه گیاه متأثر از عوامل مختلف مانند دمای خاک و تأمین عناصر غذایی، فعالیت ریشه و سطح کربوهیدرات‌ها و برهمکنش آنها با یکدیگر می‌باشد، بنابراین همبستگی واضح بین مقدار رطوبت خاک و تنفس خاک تنها در صورتی قابل مشاهده خواهد بود که اثر سایر عوامل حداقل باشد (Liu et al., 2006).

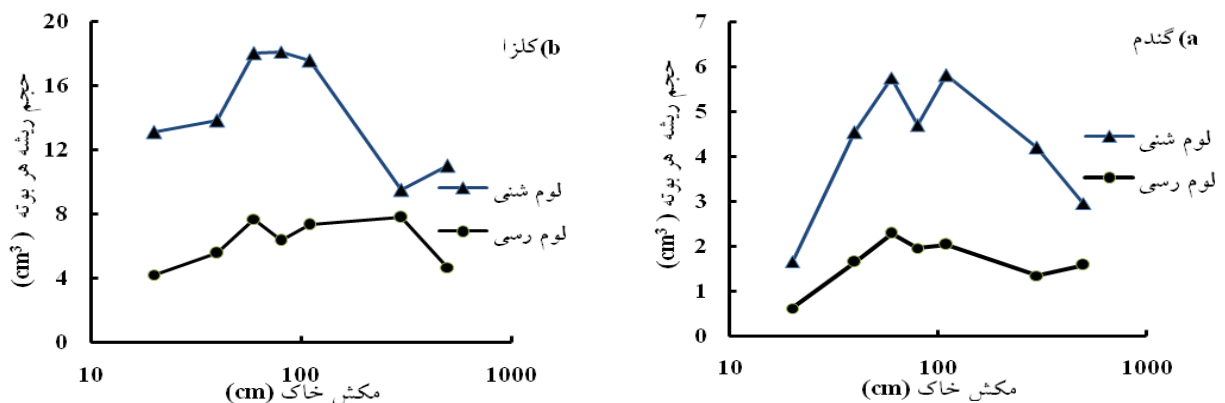
جهت بررسی و درک مکانیسم‌های کنترل‌کننده شدت تنفس ریشه گیاه، همبستگی بین شدت تنفس ریشه و ویژگی‌های مورفولوژیکی ریشه مورد بررسی قرار گرفت (جدول ۳). بین شدت تنفس ریشه گندم و کلزا و عملکرد گیاه در هر دو نوع بافت خاک مورد مطالعه، همبستگی مثبت و معنی‌داری مشاهده شد (درگندم در خاک لوم شنی و لوم رسی به ترتیب برابر با ۰/۹۰۳ و ۰/۸۰۹، در کلزا به ترتیب برابر با ۰/۹۵۸ و ۰/۷۷۱) که نشان می‌دهد با افزایش شدت تنفس ریشه، عملکرد گیاه نیز افزایش می‌یابد. رشد گیاه نتیجه تعادل بین فتوسنتز و تنفس ریشه گیاه می‌باشد (Amthor, 1984). تنفس ریشه به مقدار مواد فتوسنتزی که از بخش هوایی گیاه به ریشه‌ها منتقل می‌شود، وابسته است (Curiel-Yuste et al., 2004). در اثر تنفس بخشی از انرژی صرف ساخت زی‌توده جدید و بخش دیگر صرف حفظ و نگهداری زی‌توده موجود می‌گردد (Amthor, 1984).

بین حجم ریشه و شدت تنفس ریشه در هر دو گیاه و هر دو نوع بافت خاک همبستگی مثبت معنی‌دار مشاهده گردید. ولی مقدار این همبستگی در هر دو گیاه در خاک با بافت لوم رسی بیشتر از خاک لوم شنی است (جدول ۳). همبستگی مثبت

جدول ۳- مقادیر ضریب همبستگی بین شدت تنفس ریشه با خصوصیات مورفولوژیکی ریشه و عملکرد گیاه.

نوع محصول	عملکرد گیاه (Y)	حجم ریشه (V_{root})	وزن ریشه (W_{root})	RLD ($root\ length/V_{soil}$)	RTD (W_{root}/V_{root})
گندم	۰/۹۰۳**	۰/۸۶۱*	۰/۹۲۷**	۰/۶۲۰	-۰/۲۰۵
خاک لوم رسی	۰/۸۰۹*	۰/۹۴۸**	۰/۲۲۰	۰/۷۹۰*	۰/۹۲۴**
کلزا	۰/۹۵۸**	۰/۸۶۵*	۰/۸۴۴*	۰/۶۰۵	۰/۴۰۷
خاک لوم رسی	۰/۷۷۱*	۰/۸۹۸**	-۰/۱۶۲	۰/۴۰۴	۰/۷۷۴*

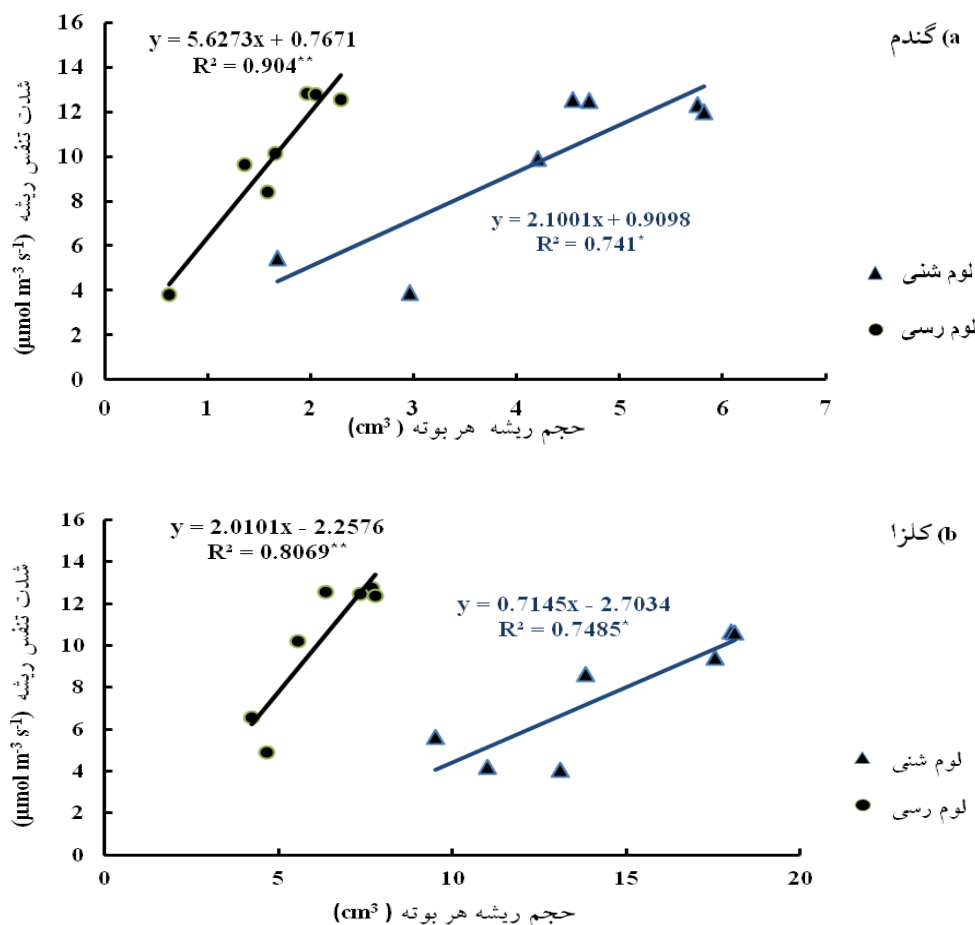
* اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد، ** اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد. V_{root} : حجم ریشه، V_{soil} : حجم خاک، W_{root} : وزن ریشه



شکل ۴- تغییرات حجم ریشه گندم (a) و کلزا (b) در خاک‌هایی با بافت مختلف به صورت تابعی از مکش خاک.

خاک مورد مطالعه، همبستگی مثبت معنی‌داری با شدت تنفس ریشه دارد، بنابراین می‌تواند به عنوان یکی از مهمترین خصوصیات مورفولوژیکی ریشه در کنترل و پیش‌بینی شدت تنفس ریشه گیاهان بدون در نظر گرفتن بافت خاک معرفی گردد. برای بررسی اثر رطوبت خاک بر حجم ریشه و در نهایت اثر هر دو آنها بر شدت تنفس ریشه، تغییرات حجم ریشه هر دو گیاه در هر دو خاک لوم شنی و لوم رسی به عنوان تابعی از رطوبت خاک در شکل a و b نشان داده شده است. روند تغییرات حجم ریشه گیاهان با تغییر مکش خاک، مشابه تغییرات شدت تنفس ریشه است (شکل ۴ a و b). کاهش مقدار رطوبت خاک و دور شدن از حالت اشباع و افزایش تخلخل تهویه‌ای خاک، موجب افزایش حجم ریشه شده و در نتیجه موجب افزایش میزان تنفس ریشه گیاهان گردید. نتایج Dwyer و همکاران (۱۹۸۸) نیز نشان‌دهنده کاهش فراهمی اکسیژن برای ریشه‌ها در شرایط اشباع خاک بود. با توجه به اینکه اکسیژن در آب ۱۰۰۰۰ برابر کندتر از هوا انتشار می‌یابد

معنی‌دار بین وزن ریشه گندم و کلزا و شدت تنفس ریشه فقط در خاک لوم شنی مشاهده شد (۰/۹۲۷ برای گندم و ۰/۸۴۴ برای کلزا). Han و همکاران (۲۰۰۷) بین زی‌توده ریشه گیاهان اراضی کشاورزی چین و شدت تنفس ریشه همبستگی مثبت معنی‌داری را مشاهده نمودند. برای گندم در خاک لوم شنی، هیچ یک از شاخص‌های ریشه همبستگی معنی‌داری را با شدت تنفس ریشه ندارند ولی در خاک لوم رسی شاخص‌های RLD و RTD از اهمیت بیشتری برخوردار می‌باشند (ضریب همبستگی ۰/۷۹۰ برای شاخص RLD و ۰/۹۲۴ برای شاخص RTD). David و همکاران (۱۹۸۳) اظهار داشتند که RLD شاخصی از جذب آب و عناصر غذایی توسط گیاه بوده و می‌تواند به عنوان معیار مناسبی برای بیان وضعیت رشد ریشه گیاهان بکار برده شود. به غیر از شاخص RTD در خاک لوم رسی ($r = ۰/۷۷۴$, $p < ۰/۰۵$)، دیگر شاخص‌های ریشه همبستگی معنی‌داری را با شدت تنفس ریشه کلزا نشان ندادند. با توجه به اینکه حجم ریشه در هر دو گیاه و هر دو بافت



شکل ۵. رابطه تغییرات شدت تنفس ریشه گندم (a) و کلزا (b) با تغییر حجم ریشه این گیاهان در خاک لوم رسی و لوم شنی

کلزا با استفاده از حجم ریشه‌ی این گیاهان، بر میانگین داده‌های اندازه‌گیری شده برازش داده شد (شکل ۵ a و b). در هر دو گیاه، شیب معادله رگرسیونی پیشنهاد شده در خاک لوم رسی بیش‌تر از لوم شنی به دست آمد. نتایج نشان می‌دهد که حجم ریشه گیاه به تنهایی می‌تواند حداقل ۷۴ درصد (کلزا، خاک لوم شنی) و حداکثر ۹۰ درصد (گندم، لوم رسی) از تغییرات شدت تنفس ریشه این گیاهان را برآورد نماید. بویژه در شرایطی که زی‌توده ریشه بر وابستگی دمایی تنفس خاک مؤثر است، پیش بینی شدت تنفس خاک فقط براساس دما و رطوبت خاک صحیح نمی‌باشد (Janssens *et al.*, 2003).

Groffman و Teidje (۱۹۹۰) بیان نمودند که تخلخل تهویه‌ای خاک به عنوان عاملی که اثرات تراکم (بافت خاک) و رطوبت خاک را ادغام می‌کند، می‌تواند به عنوان بهترین شاخص شدت تنفس خاک در نظر گرفته شود. تخلخل تهویه

(Armstrong, 1979) و چون ریشه برای فعالیت متابولیکی و تنفس مطلوب به اکسیژن نیاز دارد، کمبود اکسیژن و تخلخل تهویه‌ای در خاک، موجب کاهش تأمین اکسیژن ریشه و ایجاد شرایط هیپوکسیا (کمبود اکسیژن در بافت‌های گیاهی) می‌گردد (Conaty *et al.*, 2008). شرایط غیرهوازی به دلیل تأثیر فقدان اکسیژن بر وضعیت انرژی گیاه، مانع رشد و متابولیسم ریشه می‌گردد (Drew, 1988). به دلیل مصرف بالای اکسیژن توسط ریشه‌ها، در اثر کمبود اکسیژن رشد ریشه‌ها بیش از قسمت هوایی گیاه محدود می‌گردد (Davies *et al.*, 2000).

با توجه به الگوی تغییرات مشابه حجم و شدت تنفس ریشه با تغییرات مقدار رطوبت خاک و معنی‌دار بودن همبستگی این خصوصیت مورفولوژیک ریشه با شدت تنفس ریشه در هر دو گیاه و هر دو خاک مورد مطالعه، مدل‌های رگرسیونی خطی به منظور پیش‌بینی شدت تنفس ریشه گندم و

ای نظیر با مکش ماتریکی که حداکثر حجم ریشه و شدت تنفس ریشه را موجب شده است، در گندم به ترتیب برابر ۱۳ و ۱۷ درصد برای خاک لوم شنی و لوم رسی به دست آمد. این مقادیر می‌توانند به عنوان مقدار تخلخل تهویه‌ای بحرانی برای گندم در نظر گرفته شوند. تخلخل تهویه‌ای بحرانی عبارت است از حداقل مقداری از تخلخل تهویه‌ای که در آن مشکل تهویه ای برای گیاه وجود ندارد (Bartholomeus et al., 2008). در کلزا نیز تخلخل تهویه‌ای نظیر مکش ماتریک دارای حداکثر شدت تنفس ریشه به ترتیب ۱۶ و ۱۷ درصد برای لوم شنی و لوم رسی به دست آمد. مقادیر تخلخل تهویه‌ای گزارش شده برای گندم و کلزا به ویژه در خاک لوم رسی مغایر با مقدار تخلخل تهویه‌ای ۱۰ درصد می‌باشد که براساس نتایج van Wijk و Wesseling (۱۹۵۷) پیشنهاد شده است. آنها نشان دادند که پخشیدگی گازها در خاک زمانی که تخلخل تهویه‌ای کمتر از ۱۰ درصد است، متوقف می‌گردد. بنابراین ریشه گیاهان به حداقل ۱۰ درصد تخلخل تهویه‌ای برای بقای خود نیازمندند (Kirkham, 2005). اما، در تعیین تخلخل تهویه‌ای محدود کننده هر گیاه باید تفاوت و تنوع در خصوصیات گیاهی، مانند عمق توسعه ریشه و شدت تنفس و نیز ویژگی‌های فیزیکی خاک و پیوستگی منافذ جهت انتقال گازها در نظر گرفته شود (Aust, 1998). بنابراین حد ثابت تخلخل تهویه‌ای ۱۰ درصد نمی‌تواند معیار مناسبی برای تعیین شرایط مناسب برای حداکثر شدت تنفس ریشه و عملکرد گیاه باشد و این مقدار با توجه به نوع گیاه و ویژگی‌های گیاه و خاک متفاوت خواهد بود. Pierce و همکاران (۱۹۸۳) نیز تخلخل تهویه‌ای محدود کننده رشد ریشه برای خاک لوم رسی و لوم شنی را به ترتیب ۱۱ و ۱۹ درصد گزارش کرده‌اند.

نتیجه‌گیری:

اطلاعات جزئی در مورد شدت تنفس خاک و عوامل کنترل

منابع:

کننده آن برای ذخیره کربن اکوسیستم‌ها و درک پاسخ خاک‌ها به تغییرات کاربری اراضی و تغییرات جهانی اقلیم ضروری است. شدت تنفس خاک با توجه به نوع پوشش گیاهی، خصوصیات خاک و شرایط اقلیمی منطقه متفاوت خواهد بود. در این پژوهش، تاثیر بافت خاک و شرایط رطوبتی مختلف بر شدت تنفس ریشه گندم و کلزا مورد مطالعه قرار گرفت. تیمارهای رطوبتی خاک از مکش ۲۰ تا ۵۰۰ سانتی‌متر توسط تانسیمترهای دقیق و در شرایط کنترل‌شده اعمال گردید. نتایج نشان داد که در هر بافت خاک، محدوده رطوبتی دارای حداکثر شدت تنفس خاک (و در نتیجه عملکرد) در هر گیاه متفاوت است و حد ثابت تخلخل تهویه‌ای بحرانی ۱۰٪ برای همه گیاهان و خاک‌ها مناسب نیست و این مقدار با توجه به نوع گیاه و ویژگی‌های فیزیکی خاک متفاوت خواهد بود. همچنین نتایج حاکی از اهمیت تخلخل تهویه‌ای در بررسی تغییرات شدت تنفس بود. تخلخل تهویه‌ای خاک با ترکیب اثر شرایط رطوبتی و جرم مخصوص ظاهری خاک می‌تواند به عنوان شاخص مناسبی در بررسی اثر عوامل فیزیکی خاک بر شدت تنفس ریشه و شدت خروج گازهای گلخانه‌ای از سطح خاک بکار برده شود.

از نظر مسائل زیست محیطی، با توجه به نقش تنفس خاک در چرخه‌ی جهانی کربن، تعیین مقدار رطوبت خاک که در آن حداکثر شدت تنفس خاک اتفاق می‌افتد (تخلخل تهویه‌ای بحرانی خاک)، جهت ارزیابی اثرات تغییر اقلیم بر چرخه کربن اکوسیستم و همچنین برنامه‌ریزی جهت کاهش جریان انتشار CO₂ از سطح خاک حائز اهمیت بسیار است. با توجه به همبستگی بالای میزان جذب آب با حجم ریشه، می‌توان انتظار داشت که تنفس ریشه با جذب و مصرف آب توسط گیاهان - که از دیدگاه کشاورزی اهمیت بسیاری دارد- مرتبط باشد. مکانیسم این ارتباط و نحوه تأثیرگذاری نوع خاک بر آن می‌تواند، موضوع پژوهش‌های آتی باشد.

correlations with physico-chemical soil properties. *Geoderma* 170: 251-260.

Amthor, J. S. (1984) The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant, Cell and Environment* 7: 561-569.

Allaire, S. E., Lange, S. F., Lafond, J. A., Pelletier, B., Cambouris, A. N. and Dutilleul, P. (2012) Multiscale spatial variability of CO₂ emissions and

- moving beyond Q10. *Global Change Biology* 12: 154-164.
- Davies, C. L., Turner, D. W. and Dracup, M. (2000). Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leaved lupin (*L. angustifolius*) I. Shoot and root growth in a controlled environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 51: 701-709.
- De Figueiredo Brito, L., Junior, J. M., Pereira, G. T., Souza, Z. M., La Scala Jr., N. (2009) Soil CO₂ emission of sugarcane as affected by topography. *Science in Agriculture (Piracicaba, Braz.)* 66: 77-83.
- Drew, M. C. (1988) Effects of flooding and oxygen deficiency on plant mineral nutrition. *Advances in Plant Nutrition* 3: 115-159.
- Dwyer, L. M., Stewart, D. W., Balchin, D. (1988) Rooting characteristics of corn, soybean and barley as a function of available water and soil physical characteristics. *Canadian Journal of Soil Science* 68: 121-132.
- Edwards, N. T. and Norby, R.J. (1999) Below-ground respiratory response of sugar maple and red maple samplings to atmospheric CO₂ enrichment and elevated air temperature. *Plant Soil* 206: 85-97.
- Fang, C., Moncrieff, J. B., Gholz, H. L., Clark, K. L. (1998) Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil* 205: 135-146.
- Fang, C., Moncrieff, J. B. (2005) The variation of soil microbial respiration with depth in relation to soil carbon composition. *Plant Soil* 268: 243-253.
- Fiener, P., Dlugo, V., Korres, W. and Schneider, K. (2012) Spatial variability of soil respiration in a small agricultural watershed - Are patterns of soil redistribution important. *Catena* 94: 3-16.
- Gee, G.W., and Or, D. (2002) Particle-size analysis. In: *Methods of Soil Analysis. Part 4. Physical Methods* (eds. Dane, J. H. and Topp, G.C.) Pp. 255- 293. SSSA Book Series, Madison.
- Groffman, P. M. and Teidje, J. M. (1991) Relationships between denitrification, CO₂ production and air-filled porosity in soils of different texture and drainage. *Soil Biology & Biochemistry*. 23(3): 299-302.
- Gulbranson, E. L., Tabor, N. J. and Montanez, I. P. (2011) A pedogenic goethite record of soil CO₂ variations as a response to soil moisture content. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 75: 7099-7116.
- Han, G., Zhou, G., Xu, Z., Yang, Y., Liu, G. and Shi, K. (2007) Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 418-425.
- Himmelbauer, M. L., Loiskandl, W. and Kastanek, F. (2004) Estimating length, average diameter and surface area of roots using two different Image analyses systems. *Plant and Soil* 260: 111-120.
- Janssens, I. A., Dore, S., Epron, D., Lankreijer, H., Buchmann, N., Longdoz, B., Brossaud, J. and Armstrong, W. (1979) Aeration in higher plants. *Advances in Botanical Research* 7: 225-332.
- Aust, W. M., Burger, J. A., Carter, E. A., Preston, D. P. and Patterson, S. C. (1998) Visually determined soil disturbance classes used as indices of forest harvesting disturbance. *Southern Journal of Applied Forestry* 22: 245-250.
- Ball, B. C. (2013) Soil structure and greenhouse gas emissions: A synthesis of 20 years of experimentation. *Eur. J. Soil Sci.* 64: 57-373.
- Ball, B. A., Virginia, R. A., Barrett, J. E., Parsons, A. N., Wall, D. H. (2009) Interactions between physical and biotic factors influence CO₂ flux in Antarctic dry valley soils. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 510-1517.
- Bartholomeus, R. P., Witte, P. J. M., van Bodegom, P. M. van Dam, J. C. and Rien Aerts, R. (2008) Critical soil conditions for oxygen stress to plant roots: Substituting the Feddes-function by a process-based model. *Journal of Hydrology* 360: 147- 165.
- Bauer, P. J., Frederick, J. R., Novak, J. M. and Hunt, P.G. (2006) Soil CO₂ flux from a Norfolk loamy sand after 25 years of conventional and conservation tillage. *Soil and Tillage Research* 90: 205-211.
- Betts, R. A. (2000) Offset of potential carbon sink from boreal forestation by decrease in surface albedo. *Nature* 408: 187-190.
- Bouma, T., Nielsen, K. L., Eissenstat, D. M. and Lynch, J. P. (1997) Estimating respiration of roots in soil: interactions with soil CO₂, soil temperature and soil water content. *Plant Soil* 195: 221-232.
- Clemens, J., Schillinger, M. P., Goldbach, H. and Huwe, B. (1999) Spatial variability of N₂O emissions and soil parameters of an arable silt loam - a field study. *Biology and Fertility of Soils* 28: 403-406.
- Conant, R.T., Klopatek, J. M. and Klopatek, C. C., 2000. Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 64: 383-390.
- Conaty, W. C., Tan, D. K. Y., Constable, G. A., Sutton, B. G., Field, D. J. and Mamum, E. A. (2008) Genetic variation for Waterlogging tolerance in cotton. *Journal of Cotton Science* 12: 53-61.
- Curiel Yuste, J., Janssens, I. A., Carrara A. and Ceulemans R. (2004) Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* 10:161-169.
- Dane, J. H. and Hopmans, J. W. (2002) Pressure cell. In: *Methods of Soil Analysis. Part 4, Physical Methods* (ed. Dane, J. H. and Topp, G. C.) Pp. 684-688. SSSA Book Series, Soil Science Society of America, Inc, Madison, WI.
- David, P., Barnett, J. L., Paul, R. W., Harris and Henderson, D.W. (1983) Estimating root length densities around transplanted container-grown plants. *Journal of Arboriculture* 9(12): 305-308.
- Davidson, E. A., Janssens, I. A., Luo, Y. (2000) On the variability of respiration in terrestrial ecosystems,

- relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44: 81-89.
- Reth, S., Göckede, M. and Falge, E. (2005) CO₂ flux from agricultural soils in eastern Germany: comparison of a closed system with eddy covariance measurements. *Theoretical and Applied Climatology* 80: 105-120.
- Reynolds, J. F. (2001) Desertification. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin, S.A.) Pp. 61-78. Academic Press, San Diego.
- Rochette, P. and Angers, D. A. (1999) Soil surface carbon dioxide fluxes induced by spring, summer, and fall moldboard plowing in a sandy loam. *Soil Science Society of America Journal* 63: 621-628.
- Sainju, U. M., Jabro, J. D. and Stevens, W. B. (2008) Soil carbon dioxide emission and carbon content as affected by irrigation, tillage, cropping system, and nitrogen fertilization. *Journal of Environmental Quality* 37: 98-106.
- Sheppard, M. I., Ewing, L. L. and Hawkins, J. L. (1994) Soil processes and chemical transport - soil degassing of carbon-14 dioxide: rates and factors. *Journal of Environmental Quality* 23: 461-468.
- Shishido, Y., Kumakura, H. and Nishizawa, T. (1999) Carbon balance of a whole tomato plant and the contribution of source leave to sink growth using the 14CO₂ steady-state feeding method. *Physiologia Plantarum* 106: 402-408.
- Van den Pol-van Dassel, A., Corré, W. J., Priemé, A., Klemetsson, A. K., Weslien, P., Stein, A., Klemetsson, L. and Oenema, O. (1998) Spatial variability of methane, nitrous oxide, and carbon dioxide emissions from drained grasslands. *Soil Science Society of America Journal* 62: 810-817.
- Wesseling, J. and Van Wijk, W. R. (1957) Soil physical conditions in relation to drain depth. In: *Drainage of agricultural lands* (ed. Luthin, J. N.) American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
- Wiaux, F., Van Oost, K. and Vanclooster, M. (2014) Quantitative estimation and vertical partitioning of the soil carbon dioxide fluxes at the hillslope scale on a loess soil. *Biogeosciences Discuss.* 11: 13699-13737.
- Montagnani, L. (2003) Chapter X: Climatic influences on seasonal and spatial differences in soil CO₂ efflux. In: *EUROFLUX: An Integrated Network for Studying the Long-term Responses of Biospheric Exchanges of Carbon* (ed. Valetini, R.) Water and Energy of European Forests. Springer, Berlin.
- Kirkham, M. B. (2005) Principles of soil and plant water relations. Elsevier, Amsterdam.
- Lambers, H., Atkin, O. K., Scheurwater, I. (1996) Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: *Plant roots* (eds. Waisel, Y., Eshel, A. and Kafkaki, U.) Pp. 323-362. The hidden half, Marcel Dekker, New York, USA.
- Liu, H., Li, F. and Jia, Y. (2006) Effects of shoot removal and soil water content on root respiration of spring wheat and soybean. *Environmental and Experimental Botany* 56: 28-35.
- Liu, H., Li, F. and XU, H. (2004) Deficiency of water can enhance root respiration rate of drought-sensitive but not drought-tolerant spring wheat. *Agricultural water management* 64: 41-48.
- Meyer, W. S., Reicosky, D. C., Barrs, H. D. and Smith, R. C. G. (1987) Physiological responses of cotton to a single waterlogging at high and low N-levels. *Plant Soil* 102: 161-170.
- Mohammadi, H. M., Asadzadeh, F. and Vanclooster, M. (2010) Refining and unifying the upper limits of the least limiting water range using soil and plant properties. *Plant and soil* 334: 221-234.
- Musselman, R. C. and Fox, D. G. (1991) A review of the role of temperate forests in the global CO₂ balance. *Journal Air Waste Management Association* 41: 798-807.
- Pierce, F. J., Larson, W. E., Dowdy, R. H. and Graham, W. A. P. (1983) Productivity of soils: assessing long-term changes due to erosion. *Journal of Soil and Water Conservation* 38: 39-44.
- Priemé, A., Christensen, S., Galle, B., Klemetsson, L. and Griffith, D.W.T. (1996) Spatial variability of CH₄ uptake in a Danish forest soil and its relation to different measurement techniques. *Atmospheric Environment* 30: 1375-1379.
- Raich, J. W. and Schlesinger, W. H. (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its