

ABBAU VON MIT ^{14}C SPEZIFISCH MARKIERTEN AMINOSÄUREN IM BODEN UND DECARBOXYLIERUNG ALS EINER DER NATÜRLICHEN NEUTRALISATIONSMECHANISMEN

YAKOV KUZYAKOV¹

Institut für Bodenkunde und Standortslehre (310), Universität Hohenheim, Germany

(Received 2 January 1997)

Die Zersetzungsgeschwindigkeiten im Podzoluvisol von den zwei Aminosäuren Glycin und Alanin, die jeweils an zwei verschiedenen Positionen mit ^{14}C markiert worden waren, wurden durch die $^{14}\text{CO}_2$ -Emission im 48 tägigen Laborversuch untersucht. Die Kurven des kumulativen $^{14}\text{CO}_2$ -Effluxes wurden in drei Komponenten entsprechend einem früher erarbeitenden Modell zerlegt: Abbau der freien Aminosäuren selbst (Abbauraten (k) = 0,085 – 0,052 h^{-1}), Metabolisierung des Kohlenstoffs durch die Biomasse (k = 0,15 – 0,32 d^{-1}) und des an Humus und Tonminerale sorbierten Kohlenstoffs (k = 0,0089 – 0,012 d^{-1}).

Der Kohlenstoffanteil, der für den mikrobiellen Anabolismus verwendet wird, ist für die Alkyl-Aminogruppe beider Aminosäuren ca. 2 fach größer (29–49 %) als für die Carboxylgruppe (17–20 %). Die mikrobielle Gesamtnutzung des Kohlenstoffs aus der Carboxylgruppe von Alanin ist ca. 5 fach geringer als die des Kohlenstoffs aus der Alkyl-Aminogruppe. Die Gesamtverweilzeit des Kohlenstoffs aus der Carboxylgruppe im Boden war ebenfalls wesentlich kürzer. Das entspricht einer vollständigeren und schnelleren Oxidation des Kohlenstoffs aus der Carboxylgruppe im Vergleich zum Kohlenstoff aus der Alkyl-Aminogruppe beider Aminosäuren.

Da im Laufe seiner Oxidation jedes Kohlenstoffatom den Zustand der sauren Carboxylgruppe passiert, trägt es so zur Bodenversauerung bei. Die Decarboxylierung der organischen Säuren im Boden wird als einer der natürlichen Neutralisationsmechanismen betrachtet, der sich wegen unzureichender Menge an Kationen als eine Alternative der basischen Neutralisation evolutionär entwickelt hat.

STICHWORTE: Aminosäuren, Abbaurate, Decarboxylierung, Bodenversauerung, pH, ^{14}C

DECOMPOSITION OF ^{14}C SPECIFICALLY LABELED AMINO ACIDS IN SOIL AND DECARBOXYLATION AS A NATURAL NEUTRALISATION MECHANISM

In soil, decomposition rates of the amino acids glycine and alanine, specifically labeled with ^{14}C on two different molecular positions, were investigated in 48 day laboratory experiment with $^{14}\text{CO}_2$ fixation. The cumulative $^{14}\text{CO}_2$ emission was characterized by 3 components corresponding to the model previously developed: decomposition of the amino acids themselves (rate (k) = 0.085 – 0.052 h^{-1}), carbon metabolized by microorganisms (k = 0.15 – 0.32 d^{-1}) and carbon sorbed on humus and clay minerals (k = 0.0089 – 0.012 d^{-1}).

¹Universität Hohenheim (310), Fruwirthstr. 12, D-70599 Stuttgart, Germany

Use of the alkyl-amino group for microbial anabolism was 2-fold greater (29–49%) than that of the carboxyl group (17–20%) for both amino acids. The total use of carbon from the carboxyl group of alanine was about 5 times less than that of the alkyl-amino group. The total residence time of carbon from the carboxyl group in the soil also was significantly less. This suggests that the oxidation of carbon from the carboxyl group was more rapid and complete in comparison to carbon from the alkyl-amino group of both amino acids.

During the oxidation process in soil, carboxyl groups develop, thereby contributing to soil acidification. The decarboxylation of organic acids in soil is an important evolutionarily neutralisation mechanism which developed as an alternative to the base neutralisation because of an insufficient amount of cations.

KEY WORDS: Amino acids, decomposition rates, decarboxylation, soil acidity, pH, ^{14}C

1. EINLEITUNG

Im Boden befindet sich ca. 2/3 des Kohlenstoffs der terrestrischen Ökosysteme (Post *et al.*, 1982; Schlesinger, 1977; 1991). Dieser Kohlenstoff besteht aus verschiedenen Pools, die sich nach ihrer Menge, physikalischen, chemischen, biologischen Eigenschaften und Umsatzraten voneinander deutlich unterscheiden. Der Austausch zwischen diesem Kohlenstoff mit dem CO_2 der Atmosphäre findet vor allem durch die Humifizierung von Pflanzen- und Mikroorganismenresten, Wurzelexsudaten, organischen Düngern und durch die Freisetzung von CO_2 bei ihrer Mineralisation statt. Dabei erfolgt eine stufenweise Oxidation von Kohlenstoff von einer seiner organischen Bindungsformen bis zu CO_2 . Die Verweilzeit von Kohlenstoff im Boden und seine Ausnutzung durch die Mikroorganismen hängt unter anderem auch von der Position des Kohlenstoffatoms in dem Molekül der organischen Substanz (Hopkins and Chudek, 1995) und von der Anzahl der Bindungen vom Kohlenstoffatom zum Sauerstoff ab. Bis jetzt gibt es sehr wenig Arbeiten, in denen Transformationen von einzelnen Bestandteilen der natürlichen organischen Substanzen im Boden untersucht und miteinander verglichen wurden (Haider and Martin, 1975; Ugrehelidze and Dolidze, 1987; Fokin *et al.*, 1993; Hopkins and Chudek, 1995). Ziele dieser Arbeit waren daher:

- Untersuchung der Oxidationsgeschwindigkeiten und mikrobiellen Gesamtnutzung von Kohlenstoff aus zwei verschiedenen Molekülpositionen (Carboxyl-C und Alkyl-Amino-C) der zwei Aminosäuren – Glycin und Alanin in einem Podzoluvisol
- Einschätzung der durch die Carboxylgruppen hervorgerufenen Bodenversauerung und mögliche Neutralisationsmechanismen.

2. MATERIAL UND METHODEN

Der Boden – lehmiger Dystric Podzoluvisol (FAO-UNESCO, 1990) für das Experiment wurde in der Forschungsstation des Institutes für Düngung und Agrarbodenkunde (VIUA, ca. 60 km südwestlich von Moskau) aus der Schicht 0–0,2 m entnommen. Der Boden enthält 29% Feinanteil (Fraktion $\leq 0,01\text{mm}$); 0,75% Gesamtkohlenstoff; 0,07% Gesamtstickstoff und hat pH_{KCl} 5,5.

Trockener gesiebter (1mm) Boden wurde vor Beginn des Experimentes mit Wasser befeuchtet und ca. 1 Woche inkubiert. In den Boden (20g) wurden die mit ^{14}C an verschiedenen Molekülpositionen markierten Aminosäuren (Tab. 1) in gelöster Form eingebracht. Die eingebrachten Mengen entsprachen ungefähr der Konzentrationssumme einzelner freier Aminosäuren im Podzoluvisol (Umarov and Aseeva, 1978), so daß die natürlichen Prozesse durch die Einbringung nicht wesentlich gestört wurden. Die Inkubation erfolgte 48 Tage unter optimalen Laborbedingungen (28°C , 60% der FK) in speziellen abgedichteten Gefäßen, die eine Schale mit 1 ml 1 N NaOH-Lösung enthielten. Diese Lösung sorbierte das aus dem Boden entweichende $^{14}\text{CO}_2$ (L'Annunziata, 1979). NaOH wurde regelmäßig gewechselt, bevor die Hälfte der Lauge neutralisiert war (Freitag *et al.*, 1979).

Die Aktivität des in der NaOH sorbierten $^{14}\text{CO}_2$ wurde auf dem β -Spektrometer "Rackbeta" (LKB-Wallac, Modell 1219) im Scintillator ZhS-13n nach der Standardisierung gemessen. Die Standardisierung erfolgte mit NaOH entsprechend der SQP(E)-Methode (LKB-Standard) auf die absolute ^{14}C -Aktivität. Die Effektivität der ^{14}C -Radioaktivitätsmessungen war 80–85%. Die ^{14}C -Radioaktivitätsmessungen wurden nach Abschluß der Chemilumineszenz durchgeführt.

Das Experiment wurde mit 2 Wiederholungen durchgeführt. Der Variabilitätskoeffizient der Wiederholungen ist kleiner als 5%, der der ^{14}C -Radioaktivitätsmessungen $\leq 2\%$.

3. ERGEBNISSE

Nach der Einbringung von Glycin und Alanin in den Boden erfolgte eine sehr rasche Emission von $^{14}\text{CO}_2$ (Abb. 1), was dem schnellen Abbau von beiden Aminosäuren entspricht. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Veratmung des Kohlenstoffs aus den Carboxylgruppen ($-\text{COOH}$) erfolgte wesentlich vollständiger als aus den Alkyl-Aminogruppen ($-\text{CH}_2\text{NH}_2$) der Moleküle beider Aminosäuren. Nach 3 Tagen und bis zum Ende des Experimentes verblieb im Boden ca. die zweifache Menge von Kohlenstoff der $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ -Gruppen der Moleküle im Vergleich zum Kohlenstoff der $-\text{COOH}$ -Gruppen. Es bestand mehr Ähnlichkeit bei der Transformation im Boden zwischen den Kohlenstoffatomen gleicher Positionen verschiedener Aminosäuren als zwischen den Kohlenstoffatomen verschiedener Positionen gleicher Aminosäuren.

Tabelle 1 Im Experiment eingesetzte Aminosäuren (pro 20 g trockener Boden)

Table 1 Amino acids used in experiment (per 20 g dry soil)

Substanz	^{14}C in der Gruppe	^{14}C -Aktivität	Masse	
			Moll $\cdot 10^{-6}$	mg
1- ^{14}C -Glycin	$-\text{COOH}$	198	10	0,75
2- ^{14}C -Glycin	$-\text{CH}_2\text{NH}_2$	124	10	0,75
1- ^{14}C -Alanin	$-\text{COOH}$	462	10	0,89
2- ^{14}C -Alanin	$-\text{CH}_2\text{NH}_2$	243	10	0,89

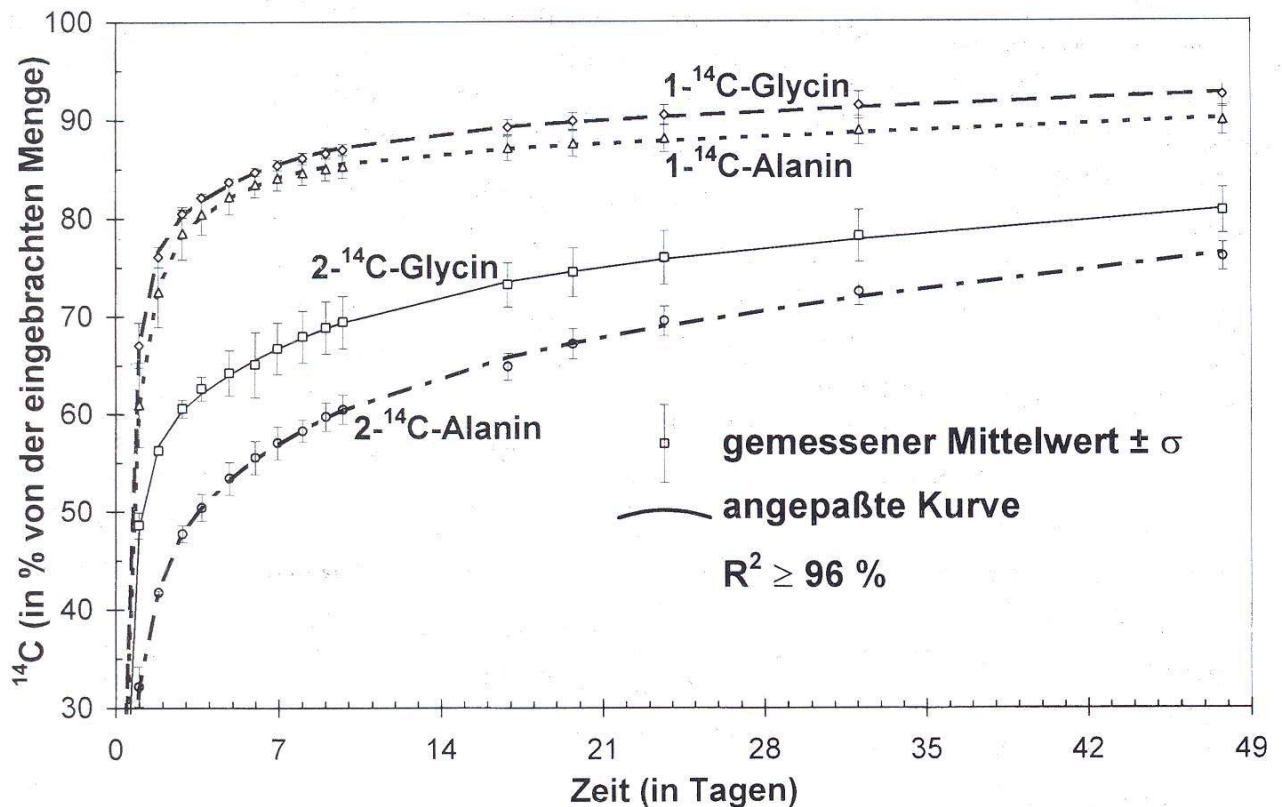


Abb. 1 Kumulative $^{14}\text{CO}_2$ -Emission aus dem Boden bei der Oxydation von Kohlenstoff aus verschiedenen Positionen von Glycin und Alanin.

Fig. 1 Cumulative $^{14}\text{CO}_2$ -Emission from soil during oxidation of carbon from different molecular positions of Glycine and Alanine.

Die Abbaugeschwindigkeiten des Kohlenstoffs verschiedenen Ursprungs können sehr gut nach der Logarithmierung der Zeitskala verglichen werden. Die Geschwindigkeiten entsprechen in erster Annäherung der Neigung des 1. Abschnittes von jeder Kurve (dabei wird die Zersetzungskinetik der 1. Ordnung vorausgesetzt). So ist die $^{14}\text{CO}_2$ -Freisetzung aus $-\text{COOH}$ schneller als die aus $-\text{CH}_2\text{NH}_2$, was den Ergebnissen von Haider and Martin (1975) entspricht. Eine genaue Kalkulation der $^{14}\text{CO}_2$ -Oxidationskonstanten kann aber nicht auf dem direkten Wege erfolgen, da die eingebrachten Aminosäuren mehreren Prozessen gleichzeitig unterworfen sind, und die Annahme der reinen Kinetik 1. Ordnung sehr bedingt ist. Darum wurden die Oxidationsraten entsprechend dem früher erarbeitenden Modell der CO_2 -Emission bei der Zersetzung der niedermolekularen organischen Substanzen im Boden (Kuzyakov and Galitsa, 1993; Kuzyakov, 1993) berechnet. Dieses Modell ermöglicht die Abbaukinetik der freien, sorbierten und der von den Mikroorganismen aufgenommenen Substanzen zu trennen und einzelne Zersetzungskonstanten zu kalkulieren. Außerdem wird der Kohlenstoffanteil, der von den Mikroorganismen für den Anabolismus genutzt wird, berechnet.

Für die bessere Anschaulichkeit wurden die Abbauraten in die mittleren Verweilzeit ($T_{1/2}$) der untersuchten Kohlenstoffatome im Boden nach der Formel:

$$T_{1/2} = \frac{\ln(2)}{k}$$

umgerechnet (Tab. 2).

Tabelle 2 Transformationskonstanten von Kohlenstoff aus verschiedenen Positionen von Glycin- und Alaninmolekülen im Boden (berechnet entsprechend dem Modell der $^{14}\text{CO}_2$ -Emission (Kuzyakov, 1993))
Table 2 Transformation constants of carbon from different molecular positions of Glycine and Alanine in the soil (calculated according to the model of $^{14}\text{CO}_2$ -Emission (Kuzyakov, 1993))

Konstanten	$1\text{-}^{14}\text{C} (—^{14}\text{COOH})$		$2\text{-}^{14}\text{C} (—^{14}\text{CH}_2\text{NH}_2)$	
	Glycin	Alanin	Glycin	Alanin
$T_{1/2}$ der Aminosäuren (d)	0,34	0,4	0,37	0,56
$T_{1/2}$ der Biomasse (d)	3,0	2,2	4,5	4,1
$T_{1/2}$ der Humusstoffe (d)	57	78	77	63
Anteil für Anabolismus	0,17	0,2	0,29	0,49
Sorbierter Anteil	0,27	0,31	0,46	0,6
Kumulative C-Nutzung (%.d)	73	62	189	285

Aus den berechneten Konstanten geht hervor, daß die Verweilzeit des Kohlenstoffs der untersuchten Aminosäuren im Podzoluvisol zwischen 8 und 12 Stunden beträgt. Vergleichbare Zersetzungskonstanten fanden Coody *et al.* (1986). Eine geringere Verweilzeit ist für den Kohlenstoff aus $—\text{COOH}$ -Gruppen typisch. Die möglichen Schema der Decarboxylierung und auch die der Desaminierung von Aminosäuren im Boden sind bei Loll und Bollag (1983) und Tena *et al.* (1986) beschrieben.

Aus der Tabelle 2 ist ersichtlich, daß die Mikroorganismen für ihren Anabolismus einen wesentlich geringeren Anteil des Kohlenstoffs aus $—\text{COOH}$ -Gruppen im Vergleich zum Kohlenstoff aus $—\text{CH}_2\text{NH}_2$ -Gruppen nutzen, und ihn wesentlich schneller veratmen.

Die berechnete Verweilzeit des zugesetzten ^{14}C in der mikrobiellen Bodenbiomasse beträgt 2,2–4,6 Tage (Tab. 2), sie ist also ca. 5–10 mal länger als die des ^{14}C in den freien Aminosäuren im Boden.

Aufgrund der berechneten Konstanten kann man die theoretischen Nutzungskurven der Kohlenstoffatome verschiedenen Ursprungs durch die Mikroorganismen berechnen (Abb. 2). Die Fläche unter den Kurven kann als Nutzungskriterium des Kohlenstoffs betrachtet werden. Trotz der nicht besonders großen Unterschiede der Geschwindigkeitskonstanten und des Anabolismusanteiles (Tab. 2) zwischen dem Kohlenstoff aus $—\text{COOH}$ -Gruppen und dem aus $—\text{CH}_2\text{NH}_2$ -Gruppen der Aminosäuremoleküle kommt es bei dem Flächenvergleich zum "kumulativen" Effekt (Tab. 2, Zeile: Kumulative Kohlenstoffnutzung). So ist die Nutzung des Kohlenstoffs aus $—\text{CH}_2\text{NH}_2$ von Alanin 4,6 mal größer als die des Kohlenstoffs aus $—\text{COOH}$ -Gruppen; bei Glycin beträgt diese Relation 2,6.

4. DISKUSSION

Die Hauptrichtung der Kohlenstofftransformation im Boden ist die Oxidation. Die Mikroorganismen setzen auf diese Weise die in den organischen Substanzen gespeicherte Energie frei und nutzen diese. Eine Reduktion der organischen Substanzen

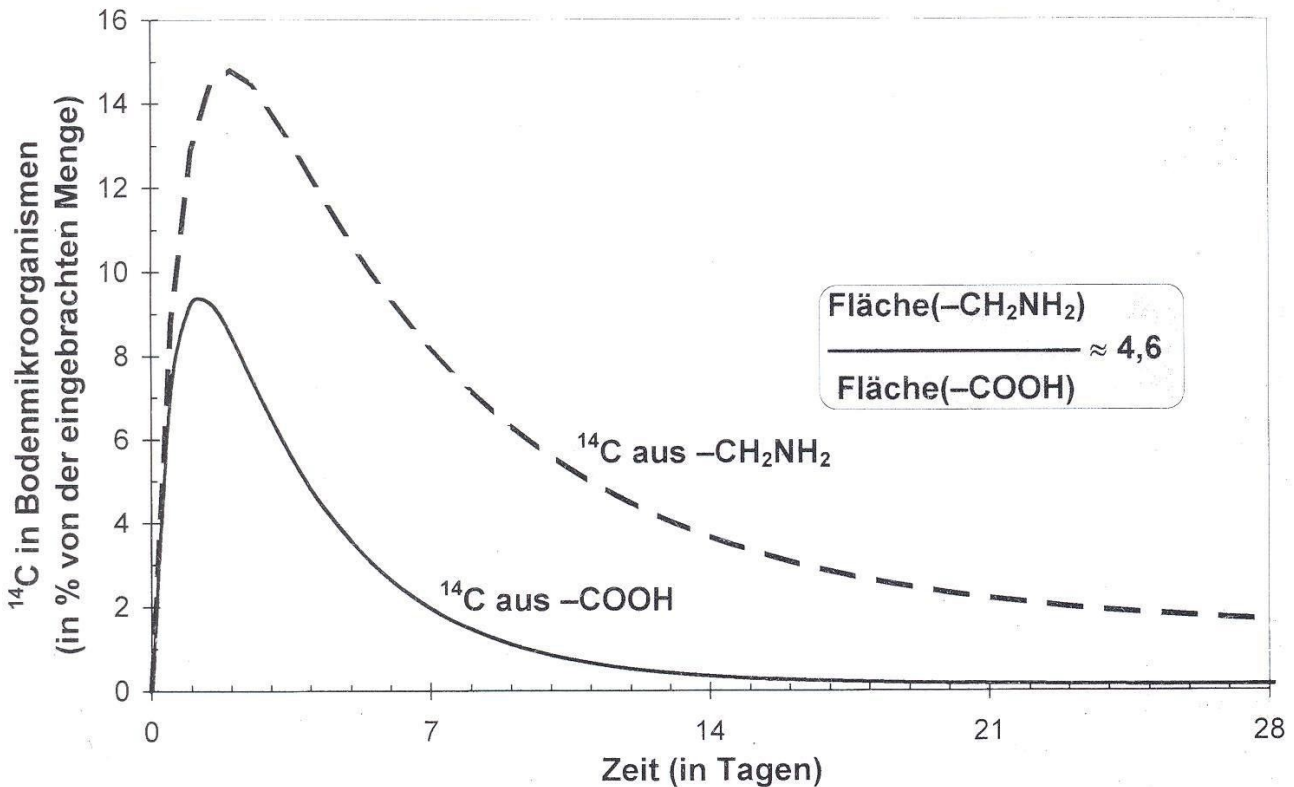


Abb. 2 Berechnete Ausnutzung von Kohlenstoff aus $-\text{COOH}$ und $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ von Alanin durch Bodenmikroorganismen.
 Fig. 2 Calculated carbon use from $-\text{COOH}$ and $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ of Alanine due to soil microorganisms.

kommt im Boden selten vor. Die Oxidation von Kohlenstoff erfolgt vor allem durch die Zunahme der Bindungen zwischen dem jeweiligen Kohlenstoff- und dem Sauerstoffatom bzw. den Sauerstoffatomen. Da die Oxidation von Kohlenstoff im wesentlichen stufenweise erfolgt, müssen die Verweilzeiten der Kohlenstoffatome verschiedener Molekülgruppen mit der Anzahl der Bindungen zum Sauerstoff korrelieren. In diesem Experiment wurde das für Kohlenstoff aus $-\text{COOH}$ und $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ der Aminosäuren bewiesen.

Auch die mikrobielle Nutzung des stärker oxidierten Kohlenstoffs ist geringer (Tab. 2). Durch Mikroorganismen wird bekanntlich Kohlenstoff aus $-\text{COOH}$ -Gruppen sowie Kohlenstoff des Harnstoffes nicht für die Bildung der Energievorräte in Form von ATP genutzt (Michal, 1992). Die mikrobielle Nutzung – Anteil einer Substanz, der für den Anabolismus genutzt wird – kann normalerweise unter Bodenbedingungen 0,5 nicht übersteigen (Helal and Sauerbeck, 1989; Übersicht bei Payne, 1970; Kuzyakov and Galitsa, 1993), obwohl es in einigen Arbeiten auch höhere Angaben bis 0,6 z.B. für Glucose (Van Veen *et al.*, 1985) bis 0,65 für Stallmist (Franko, 1989) gibt. Für Kohlenstoff aus $-\text{COOH}$ von Glycin ist dieser Koeffizient am geringsten, und für Kohlenstoff aus $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ von Alanin am höchsten (Tab. 2).

Die Verweilzeit des ^{14}C in den Bodenmikroorganismen betrug in diesem Experiment 2,2–4,6 Tage. Das stimmt mit Wachstumsraten der Bodenmikroorganismen anderer Autoren gut überein (Van Veen *et al.*, 1985; Anderson and Domsch, 1986; Panikov, 1992) und entspricht ungefähr der Anzahl der Mikroorganismengenerationen pro Vegetationsperiode (30–40) (Babjeva and Senova, 1989).

Unabhängig von dem Ausgangszustand des Kohlenstoffatoms in einer organischen Verbindung durchläuft es im Laufe seiner Oxidation (Mineralisation) den —COOH-Zustand. Bekanntlich ist —COOH eine stark saure Gruppe (pH der meisten organischen Säuren mit —COOH liegt zwischen 2,8 und 5 (Rauscher *et al.*, 1968), und trägt am meisten von allen funktionellen Gruppen organischer Säuren zur Bodenversauerung bei. Das heißt, daß eigentlich jedes Kohlenstoffatom bei seiner Oxidation im Boden im —COOH-Zustand zur Bodenversauerung beiträgt.

Die Gesamtmenge der organischen Substanzen, die in verschiedenen Zonen im Boden anfällt, ist bekannt und entspricht ungefähr der Primärproduktion (Bazilevich *et al.*, 1978) oder genauer der jährlichen CO₂-Emission aus dem Boden (Schlesinger, 1977; Raich and Schlesinger, 1992) abzüglich die Wurzelatmung. So schwankt die jährliche CO₂-Emission zwischen 60 (für Tundra) und 1300 g C/m²/a (für tropischen Wald). Die in dieser Größenordnung entstehenden —COOH-Gruppen können nicht auf anorganischem Wege neutralisiert werden, da dafür die notwendigen Kationen im Boden fehlen. So werden z.B. bei der üblichen Kalkung der landwirtschaftlich genutzten Flächen (1 t CaCO₃/ha/a) nur ca. 5% der für die Neutralisation der —COOH-Gruppen notwendigen Ca²⁺-Ionen in den Boden eingebracht (kalkuliert ausgehend von 500 g C/m²/a Bodenatmung). Die Freisetzung der Kationen aus den Mineralien bei der jährlichen Verwitterung ist im Vergleich zur Bodenatmung auch verschwindend gering.

Aufgrund des großen und ständigen Überschusses von sauren —COOH-Gruppen haben sich in den natürlichen Böden Mechanismen entwickelt, die auf andere Weise (nicht basische Neutralisation) die Bodenversauerung bzw. Anzahl der —COOH-Gruppen senken. Als einer der wichtigsten solcher natürlicher Neutralisationsmechanismen wird in dieser Arbeit die Decarboxylierung betrachtet:



Der Anstieg der pH-Werte des Bodens nach der Einbringung niedermolekularer organischer Substanzen wurde experimentell in mehreren Arbeiten festgestellt. Einige Autoren haben diesen Anstieg mit der Decarboxylierung erklärt (Barekzai and Mengel, 1993; Yan *et al.*, 1996). Bei der mikrobiellen Decarboxylierung werden die —COOH-Gruppen der organischen Säuren enzymatisch abgespaltet. Die Abspaltung geschieht vor allem durch Endoenzyme (Loll and Bollag, 1983). Auch beim Einbau von Aminosäuren und, wahrscheinlich auch anderen organischen Säuren, in die Humussubstanzen können die —COOH-Gruppen chemisch abgespaltet werden. Wesentlich geringere Ausnutzung durch die Bodenmikroorganismen und sehr hohe Geschwindigkeit der enzymatischen Abspaltung der —COOH-Gruppe von Aminosäuren (was in der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde) und auch anderer Karbonsäuren (Haider and Martin, 1975) ist eine evolutionär entstandene Anpassung des Ökosystems an die Bedingungen des hohen Anfalls der organischen Säuren bei der Oxidation von organischen Substanzen. Nach der Hypothese von F.I. Kozlovskij (persönliche Mitteilung, 1994) konnte der Evolutionssprung der Entstehung der Decarboxylierungsmechanismen im Boden im Karbon (vor 360–286 Millionen Jahren) geschehen, als der Mangel an Ca²⁺ und anderen Kationen am stärksten ausgeprägt war.

5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Bei der Inkubation im Boden von an verschiedenen Molekülpositionen mit ^{14}C -markierten Glycin und Alanin wurde festgestellt, daß:

die Oxidationsrate vom Kohlenstoff aus $-\text{COOH}$ -Gruppen größer war als die des Kohlenstoffs aus $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ -Gruppen sowohl von Glycin als auch Alanin. Es besteht mehr Ähnlichkeit bei der Transformation im Boden zwischen den Kohlenstoffatomen gleicher Positionen verschiedener Aminosäuren als zwischen den Kohlenstoffatomen verschiedener Positionen gleicher Aminosäuren.

Theoretische Kurven der Nutzung von Kohlenstoff der Aminosäuren durch die Mikroorganismen wurden berechnet. Die Gesamtnutzung des Kohlenstoffs aus $-\text{COOH}$ -Gruppen durch die Mikroorganismen ist ca. 5 fach geringer als die des Kohlenstoffs aus $-\text{CH}_2\text{NH}_2$ -Gruppen.

Die Decarboxylierung der organischen Säuren im Boden wird als evolutionär entstandener Mechanismus betrachtet, auf dessen Wege die Bodenversauerung nicht basisch neutralisiert wird.

Für die weiteren Untersuchungen ist zu prüfen, ob auch andere organische Säuren im Boden sehr schnell decarboxyliert werden und ob die Abspaltung der $-\text{COOH}$ -Gruppen auch ohne Einfluß der lebenden Mikroorganismen erfolgen kann.

Danksagung

Experimenteller Teil dieser Arbeit wurde am Lehrstuhl für Tracer- und Strahlenanwendung in der Landwirtschaftsforschung der Moskauer landwirtschaftlicher Akademie (Timirjasev-Akademie) durchgeführt. Für die hilfreiche Unterstützung möchte ich mich bei den Kollegen und insbesondere bei Prof. A.D. Fokin sehr bedanken.

Literatur

- Anderson, T.H.; Domsch, K.H.: Carbon assimilation and microbial activity in soil. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, **149**, S. 457–468 (1986)
- Babjeva, I.P.; Senova, G.M.: Bodenbiologie. [Russisch] Moskau. MGU. 336 S. (1989)
- Barekzai, A.; Mengel, K.: Effect of microbial decomposition of mature leaves on soil pH. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, **156**, S. 93–94 (1993)
- Bazilevich, N.I.; Titlyanova, A.A.; Smirnov, V.V.: Untersuchungsmethoden der biologischen Kreisläufen in verschiedenen Zonen. [Russisch] Moskau. Mysl'. 183 S. (1978)
- Coody, P.N.; Sommers, L.F.; Nelson, D.W.: Kinetics of Glucose Uptake by Soil Microorganisms. *Soil Biol. and Biochem.* **18** (3), S. 283–289 (1986)
- FAO-UNESCO: Soil Map of the World. UNESCO, Rom (1990)
- Fokin, A.D.; Knyazev, D.A.; Kuzyakov, Ya.V.: Destruction of ^{14}C - and ^{15}N -Labeled Amino Acids and Nucleic Bases in Soil and the Supply of Their Transformation Products to Plants. *Eurasian Soil Sci.*, **25** (1), S. 109–122 (1993)
- Franko, U.: C- und N-Dynamik beim Umsatz organischer Substanzen im Boden. Diss., Akad. Landwirtsch.-wiss. DDR, Bad Lauchstädt. (1989)
- Freytag, H.E.; Jaeger, R.; Tittelbach, F.; Fleischer, R.: Messung der Mineralisierung organischer Substanz im Boden durch akkumulative CO_2 -Bestimmungen unter natürlichen Bedingungen *Arch. Acker- Pflanzenbau Bodenk.*, **23** (1), S. 1–11 (1979)
- Haider, K.; Martin, J.P.: Decomposition of specifically carbon-14 labeled benzoic and cinnamic acid derivatives in soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **39**, S. 657–662 (1975)

- Helal, M.H.; Sauerbeck, D.: Carbon Turnover in the Rhizosphere. *Z. für Pflanzenernähr. Bodenk.*, **152**, S. 211–216 (1989)
- Hopkins, D.W.; Chudek, J.A.: Solid-state NMR to investigation of plant litter decomposition in soil. Driven by Nature. Plant litter Quality and Decomposition. Wye College, Univ. of London. 156 p (1995)
- Kuzyakov, Ya.V.: Model of CO₂-Emission by Decomposition of Low Molecular Weight Organic Substances in Soil. Modelling of Geo-Biosphere Processes. Cremlingen, Catena Supplement. **2**, p. 183–191 (1993)
- Kuzyakov, Ya.V.; Galitsa, S.V.: Kinetics of [2-¹⁴C] Glycine Decomposition and Its Incorporation into Humus Fractions of Sierozem. *Eurasian Soil Sci.*, **25** (6), S. 39–53 (1993)
- L'Annunziata, M.F.: Radiotracers in Agricultural Chemistry. Academic press. London. New York. San Francisco. 536p. (1979)
- Loll, M.J.; Bollag, J.M.: Protein transformation in soil. *Advances in Agronomy*, **36**, S. 351–382 (1983)
- Michal, G. (Ed.): Biochemical Pathways. Part 1. Third edition. University Press. Mannheim Boeringer. (1992)
- Panikov, N.S.: Wachstumskinetik der Mikroorganismen. Allgemeine Gesetzmäßigkeiten und ökologische Anwendungen. [Russisch] Moskau. Nauka. 311 S (1992)
- Payne, W.J.: Energy yields and growth of heterotrophs. *Ann. Rev. Microbiol.*, **24**, S. 17–52 (1970)
- Post, W.M.; Emanuel, W.R.; Zinke, P.J.; Stangenberger, A.G.: Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, **298**, S. 156–159 (1982)
- Raich, J.W.; Schlesinger, W.H.: The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, **44**, S. 81–99 (1992)
- Rauscher, K.; Voigt, J.; Wilke, I.; Wilke, K.-Th.: Chemische Tabellen und Rechentafeln für die analytische Praxis. VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie. Leipzig. (1968)
- Schlesinger, W.H.: Carbon Balance in Terrestrial Detritus. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**, S. 51–81 (1977)
- Schlesinger, W.H.: Biogeochemistry: An Analysis of Global Change. San Diego, California 92101.: Academic Press. Inc., 443 p (1991)
- Tena, M.; Pinilla, J.A.; Magallanes, M.: L-Phenylalanine deaminating activity in soil. *Soil Biol. and Biochem.*, **18** (3), S. 321–325 (1986)
- Ugrekheldze, D.Sh.; Dolidze, V.K.: Über die Teilnahme von Glycin in der Humusbildung. [Russisch] *Agrokimiya*, **3**, S. 71–76 (1987)
- Umarov, M.M. Aseeva I.V.: Freie Aminosäuren einigen Böden der UdSSR. [Russisch] *Pochvovedenie*, **10**, S. 108–111 (1971)
- Van Veen, J.A.; Ladd, J.N.; Amato, M.: Turnover of carbon and nitrogen through the microbial biomass in a sandy loam and a clay soil incubated with [¹⁴C(U)] Glucose and [¹⁵N](NH₄)₂SO₄ under different moisture regimes. *Soil Biol. and Biochem.*, **17** (6), S 747–56 (1985)
- Yan, F.; Schubert, S.; Mengel, K.: Soil pH increase due to biological decarboxylation of organic anions. *Soil Biol. and Biochem.*, **28** (4/5), S 617–624 (1996)