

ACTA AGROPHYSICA



**Zofia Stępniewska, Grażyna Przywara,
Riccardo Paolo Bennicelli**

REAKCJA ROŚLIN W WARUNKACH ANAEROBIOZY

113

Komitet Redakcyjny

Redaktor Naczelny
Ryszard T. Walczak, czł. koresp. PAN

Zastępca Redaktora Naczelnego
Józef Horabik

Sekretarz Redakcji
Wanda Woźniak

Rada Redakcyjna

Tomasz Brandyk, czł. koresp. PAN - przewodniczący

Ryszard Dębicki	Jerzy Lipiec
Bohdan Dobrzański	Piotr P. Lewicki
Danuta Drozd	Stanisław Nawrocki, czł. rzecz. PAN
Franciszek Dubert	Edward Niedźwiecki
Tadeusz Filipek	Viliam Novák, Słowacja
Józef Fornal	Josef Pecen, Czechy
Jan Gliński, czł. rzecz. PAN	Tadeusz Przybysz
Grzegorz Józefaciuk	Stanisław Radwan, czł. koresp. PAU
Eugeniusz Kamiński	Jan Sielewiesiuk
Andrzej Kędziora	Witold Stępniewski
Tadeusz Kęsik	Zbigniew Ślipek
Krystyna Konstankiewicz	Bogusław Szot
Janusz Laskowski	

Opiniował do druku

prof. dr hab. Tadeusz Filipek

Adres redakcji

Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN, ul. Doświadczalna 4, P.O. Box 201
20-290 Lublin 27, tel. (0-81) 744-50-61, e-mail: editor@demeter.ipan.lublin.pl
<http://www.ipan.lublin.pl>

Publikacja indeksowana przez
Polish Scientific Journals Contents - Life Sci. w sieci Internet
pod adresem <http://www.psjc.icm.edu.pl>

Pracę wykonano w ramach projektu badawczego nr 5 P06H04416 finansowanego
przez Komitet Badań Naukowych w latach 1999-2001

© Copyright by Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN, Lublin 2004

ISSN 1234-4125

Wydanie I. Nakład 170 egz. Ark. wyd. 7,0
Skład komputerowy: Marek Pazur
Druk: Drukarnia ALF-GRAF, ul. Kościuszki 4, 20-006 Lublin

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP	5
2. STAN NATLENIEŃ GLEBY	5
2.1. Zmiany składu powietrza glebowego	6
2.2. Wymiana gazów w glebie	7
2.2.1. Makrodyfuzja gazów w glebie	8
2.2.2. Mikrodyfuzja tlenu	10
3. GAZY W ATMOSFERZE I ICH WPŁYW NA ŻYCIE ROŚLIN	13
3.1. Metan	15
3.2. Dwutlenek węgla	21
3.2.1. Respiracja źródłem CO ₂	22
3.3. Etylen	23
4. OCENA STANU NATLENIEŃ GLEBY	25
4.1. Przemiany azotu	27
4.2. Przemiany manganu, żelaza i siarki	30
4.3. Przemiany fosforu	31
4.4. Przykłady reakcji redoks zachodzących w glebie	32
4.5. Eh gleby a reakcja roślin	34
5. WPŁYW STANU NATLENIEŃ NA GLEBY I NA RIZOSFERĘ	36
6. REAKCJA GLEBY I CZĘŚCI NADZIEMNYCH ROŚLIN NA STAN AERACJI GLEBY	38
6.1. Opór dyfuzyjny aparatów szparkowych	39
6.2. Symptomy stresu tlenowego	41
6.3. System obronny w warunkach stresu tlenowego	42
6.4. Strukturalne zmiany w tkankach wywołane stresem tlenowym	46
6.5. Zmiany metaboliczne wywołane niedoborem tlenu	48
6.6. Reakcja roślin na stres tlenowy	48
6.7. Transport wewnętrzny gazów	53
7. ZDOLNOŚĆ ROŚLIN DO PRZETRWANIA W WARUNKACH EKSTREMALNYCH	54
8. BADANIA WŁASNE	56
8.1. Cel i zakres badań	56
8.2. Stanowisko badawcze	57
8.3. Materiał glebowy	59
8.4. Parametry glebowe i ich zmienność	59
8.5. Pomiar emisji gazów (CH ₄ , CO ₂ , C ₂ H ₄) z powierzchni pól irygowanych ściekami	61
8.6. Udział rośliny w transporcie gazów (badania polowe)	62
8.6.1. Kukurydza	64
8.6.2. Rzepak	65

8.6.3. Mieszanka traw	66
8.6.4. Wiklina	68
9. BADANIA MODELOWE W KOMORACH FITOTRONOWYCH	69
9.1. Udział roślin w emisji gazów	71
9.1.1. Rzepak	71
9.1.2. Kukurydza	73
9.1.3. Mieszanka traw	75
10. PODSUMOWANIE	77
11. DYSKUSJA	79
12. WNIOSKI	80
13. PIŚMIENNICTWO	81
14. STRESZCZENIE	84
15. SUMMARY	85

1. WSTĘP

Wzrost i rozwój roślin na glebach o ograniczonym dostępie tlenu wynika, nie tyle z biochemicznych różnic metabolizmu ich korzeni, lecz z możliwości stałego dostępu tlenu z atmosfery, otaczającej nadziemne części roślin, drogą transportu wewnętrznego [22]. Równocześnie, poprzez błony komórkowe korzeni do wnętrza rośliny przenikają z gleby wytworzone tam gazy (dwutlenek węgla, metan, siarkowodór, etylen), których toksyczność neutralizuje się w częściach nadziemnych roślin. Stąd są one przetransportowane w górne partie roślin i wydzielane do atmosfery (transport w obu kierunkach poprzez kanały wentylacyjne). Umożliwia to zaopatrzenie tkanek roślinnych w tlen i detoksykację środowiska glebowego w otoczeniu rizosfery [17]. Poznanie zależności pomiędzy emisją gazów szklarniowych a warunkami aeracyjnymi gleby z udziałem różnych roślin, w warunkach nawadniania ściekami, stanowi podstawowy element funkcjonowania niedużych oczyszczalni ścieków. Rośliny pełnią tutaj rolę mediatorów w transporcie gazów i biosorbentów zanieczyszczeń [32].

Poznanie wielkości emisji CO_2 , CH_4 , C_2H_4 z pól, w zależności od dawek wnoszonych ścieków oraz kompozycji pokrywy roślinnej, umożliwia przeanalizowanie warunków sprzyjających ograniczeniu ich emisji do atmosfery i ograniczeniu efektu szklarniowego. Dodatkowo dostarcza wiedzy na temat optymalnego rozkładu nawodnień w ciągu okresu wegetacyjnego i dopuszczalnego obciążenia testowanych roślin i filtru glebowego ściekami [18, 24, 28, 31].

2. STAN NATLENIENIA GLEBY

Wymiana gazowa pomiędzy powietrzem glebowym a atmosferycznym zależy przede wszystkim od struktury gleby, warunkującej transport gazów w porowatym ośrodku jakim jest gleba.

Skład powietrza glebowego podlega nieustannym zmianom, jest on bowiem warunkowany efektem biologicznych i chemicznych procesów zachodzących w glebie. Pochłanianie i wydzielanie gazów uzależnione jest zarówno od aktywności biologicznej mikroorganizmów glebowych i korzeni roślin jak też od procesów fizycznych transportu gazów, których wartość wypadkowa wyznacza stan aerobiozy [37, 59]

Przestrzeń w glebie, wypełniająca tę objętość, która nie jest zajęta przez fazę stałą bądź ciekłą, nazywana jest porowatością powietrzną (E_g). Jest ona różnicą porowatości całkowitej (E_0) gleby i jej aktualnej wilgotności wyrażonej objętościowo (θ):

$$E_g = E_0 - \theta = E_0 - \rho W \quad (1)$$

gdzie:

ρ - gęstość gleby ($\text{Mg}\cdot\text{m}^{-3}$),

W - wilgotność gleby wyrażona wagowo ($\text{kg}\cdot\text{kg}^{-1}$).

Zawartość powietrza w profilu glebowym ulega dynamicznym zmianom, zależnym od wilgotności i zagęszczenia fazy stałej. Wykazano, że nie zajmuje ona więcej niż $0,4\text{-}0,5 \text{ m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ [22].

2.1. Zmiana składu powietrza glebowego

Podstawowe składniki powietrza glebowego (N_2 , O_2 , CO_2 , H_2O para) występują zarówno w fazie gazowej jak i ciekłej gleby (w porach wypełnionych powietrzem i wodą), a ich prężność w fazie gazowej zależy od temperatury i ciśnienia atmosferycznego (tab. 1).

Tabela 1. Właściwości gazów będących składnikami powietrza glebowego

Table 1. Specific property of gasses in composition of soil air

Składnik Component	Średnia droga swobodna $\text{M}\cdot 10^{-8}(\text{m})$ przy 101,3 kPa Mean of free way at 101.3 kPa	V_m (dm^3) NTP	Gęstość Density ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$) NTP	Rozpuszczalność w wodzie, α_B , w temperaturze Water solubility α_B , at temperature		Współczynnik dyfuzji Diffusion coefficient	
				0 °C	20 °C	w powietrzu in air	w wodzie in water,
						$D_0\cdot 10^{-5}$ ($\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$) NTP	$D_w\cdot 10^{-9}$ ($\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$) t=25°C, NP
N_2	8,50	22,40	1,251	0,0235	–	1,81	1,9
O_2	9,05	22,39	1,429	0,489	0,0333	1,78	2,5
CO_2	5,56	22,26	1,977	1,713	0,942	1,39	1,96
CH_4	–	22,36	0,717	0,0556	0,0331	–	–
NH_3	5,92	22,08	0,771	1110,0	–	1,98	2,0
H_2S	–	22,14	1,539	4,670	2,582	–	–
N_2O	–	22,25	1,978	–	0,629	1,43	–
H_2	–	22,43	0,080	0,0215	–	6,34	5,85
H_2O (para-vapour)	–	23,45	0,768	–	–	2,82	–
C_2H_4	–	22,24	1,261	0,226	0,122	1,37	–
Ar	–	22,39	1,784	–	–	–	–

Azot i tlen charakteryzują się bardzo małą rozpuszczalnością w wodzie. Stąd też zmiany ich zawartości oraz pary wodnej w glebie są najbardziej dynamiczne

w powietrzu glebowym; od 0,21 do 0 $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ tlenu i od 0,001 do 0,1 $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ i więcej dwutlenku węgla. Pojawienie się w glebie innych gazów jak: tlenku azotu(I), metanu, etylenu czy siarkowodoru w dużych stężeniach wskazują na kierunek zachodzących przemian (denitrifikacji, metanogenezy, fermentacji).

Ponadto wykazują one duże różnice rozpuszczalności w wodzie, przy bardzo małych współczynnikach rozpuszczalności azotu i tlenu niemal całość tych gazów występuje w fazie gazowej, natomiast zawartość dwutlenku węgla praktycznie nie ulega znacznym zmianom wraz z temperaturą (tab. 2) jak i w szerokim zakresie wilgotności powietrza.

Tabela 2. Objętościowy skład powietrza atmosferycznego suchego i nasyconego parą wodną przy ciśnieniu normalnym (101,3 kPa) w różnych temperaturach (obliczenia autorów na podstawie danych z [22])

Table 2. Dry and water vapor saturated atmospheric air composition at standard pressure (101.3 kPa) and different temperature [22]

Gaz – Gas	Zawartość w powietrzu atmosferycznym ($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$) nasyconym parą wodną ($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$); w temperaturze				
	suchym dry	Content in atmospheric water vapour saturated air ($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$) at temperature			
		0 °C	10 °C	20 °C	30 °C
N ₂	0,7809	0,7762	0,7715	0,7629	0,7481
O ₂	0,2095	0,2082	0,2082	0,2047	0,2007
CO ₂	0,0003	0,0003	0,0003	0,0003	0,0003
Ar + inne gazy szlachetne Ar + other noble gases	0,0093	0,0092	0,0092	0,0091	0,0089
Para wodna – Water vapour	0,0000	0,0060	0,0120	0,0230	0,0420

Właściwości poszczególnych gazów występujących w powietrzu glebowym oraz ich parametry fizyczne jak: objętość molowa, gęstość objętościowa, rozpuszczalność w wodzie w temp. 0 i 20 °C jak również współczynniki dyfuzji w powietrzu i wodzie, decydujące o ich rozpuszczaniu i migracji w dwu fazach środowiska glebowego zostały zamieszczone w tabeli 2.

2.2. Wymiana gazów w glebie

Wymiana gazów w środowisku glebowym obejmuje makro- i mikrodyfuzję. Makrodyfuzja dotyczy przepływu gazów pomiędzy glebą i atmosferą (wywołanego gradientem stężenia – przepływ dyfuzyjny, bądź gradientem ciśnienia – przepływ lepki). Mikrodyfuzja jest związana z przemieszczaniem gazów do korzeni roślin i jest silnie ograniczona istnieniem błonki wodnej na ich powierzchni, która charakteryzuje się niskim współczynnikiem dyfuzji gazów w wodzie [23, 55].

2.2.1. Makrodyfuzja gazów w glebie

Makrodyfuzja gazów występująca pod wpływem gradientów atmosferycznych (ciśnienia i temperatury) prowadzi do wymiany od kilku do kilkudziesięciu $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ gazów pomiędzy glebą a atmosferą i dotyczy głównie tlenu i dwutlenku węgla. Udział obu form wymiany (na drodze gradientu stężeń i przepływu lepkiego) może zmieniać się w szerokich granicach [19, 25]. Dla roślin lądowych podstawowe znaczenie ma jednakże przepływ dyfuzyjny gazów przez glebę, dla roślin wodnych przepływ przez roślinę (drogą tzw. transportu wewnętrznego).

W ośrodku porowatym jakim jest gleba, przepływ gazów wywołany gradientem ciśnienia może być rozpatrywany analogicznie jak przepływ cieczy przybierając charakter laminarny (bez zawirowań) bądź turbulencyjny (burzliwy). W ośrodku glebowym na ogół zachodzi ruch laminarny, któremu odpowiada liczba Reynoldsa (Re).

Przepuszczalność powietrzna (k) przyjmuje w glebie wartości zawarte w przedziale od 0,01 do $500\cdot 10^{-12}\cdot\text{m}^2$ i warunkowana jest porowatością powietrzną gleby, wyznaczaną przez: wilgotność, zagęszczenie i geometrię porów glebowych [22, 25].

Przepływ lepki gazów w ośrodku porowatym, zachodzi pod wpływem gradientu ciśnienia, wahań temperatury i wilgotności gleby. Przepływ ten może być wywołany przez deszcze, zraszanie, parowanie, ruchy wody gruntowej czy wiatr.

Zmiany temperatury szczególnie dotyczą powierzchniowej warstwy gleby (0-20 cm), a zakres dobowych zmian występujących na tej głębokości na ogół nie przekracza 20°C , co odpowiada wahaniom w zakresie temperatur od 27°C do 7°C (od 300 do 280°K) i powoduje zgodnie z prawami gazowymi zmniejszenie objętości gazów o 7%. Takie więc znaczne obniżenie temperatury gleby powoduje wymianę gazową zaledwie do głębokości 1,4 cm (7% z 20 cm). Czynniki temperaturowy nie ma zatem istotnego znaczenia w wymianie gazowej całego profilu glebowego.

Zmiany ciśnienia powietrza glebowego są paralelne ze zmianami ciśnienia atmosferycznego. Można zatem stosować do opisu tych zmian gazowe prawo Boyle'a ($p_1V_1 = p_2V_2$). Na ogół zmiany ciśnienia atmosferycznego w ciągu jednej doby nie przekraczają 4%, a więc takim samym zmianom będzie ulegało ciśnienie powietrza glebowego, co przy założeniu jednorodności ośrodka glebowego (jednakowa porowatość i ograniczenie np. na głębokości 1 m warstwą nieprzepuszczalną, taką jak lita skała bądź zalegająca woda gruntowa), spowoduje wymianę gazową do głębokości 4 cm (4% ze 100 cm).

Zasięg strefy napowietrzania zależy od porowatości ośrodka i w glebach, gdzie nie występuje ograniczenie przepuszczalności powietrznej (np. lessu), może być znacznie głębszy i dochodzić do kilkudziesięciu centymetrów [22].

Woda opadowa wsiąkając w glebę wypiera z porów glebowych powietrze, równocześnie wprowadzając niewielką ilość rozpuszczonego w niej tlenu (ok. 30 razy mniej niż zawiera w tej samej objętości powietrze w temp. 20°C (tab. 2)). Odparowanie wody z gleby, na odwrót, powoduje wypełnienie porów glebowych powietrzem atmosferycznym a 1 cm ubytek wody, zależnie od porowatości gleby wynoszącej np. 0,1 czy 0,3 m³·m⁻³, powoduje odpowiednio wymianę powietrza na głębokości 10 cm i 3 cm. Straty wody wskutek parowania w warunkach klimatu umiarkowanego, przypadające na jedną dobę, wynoszą około 0,4 cm (we Francji), 0, 7cm na południu USA i aż 0,9 cm np. w Egipcie. Zmiany napowietrzania gleby wynikające z wielkości parowania mogą osiągać wartość 4 cm w klimacie umiarkowanym, 7 cm w południowych rejonach USA i sięgać do 9 cm w Egipcie, przy założeniu jednakowej porowatości powietrznej gleby, wynoszącej 0,1 m³·m⁻³. Stosowane zaś zabiegi melioracyjne, prowadzące do obniżenia poziomu wód gruntowych nawet o kilkanaście cm, istotnie przyczyniają się do napowietrzania profilu glebowego przez zasysanie ich powietrzem atmosferycznym.

Udział wiatrów w wymianie gazowej na ogół jest niewielki i dotyczy w sposób pośredni powierzchniowej warstwy gleby (ok. 0,1% w glebie piaszczystej), powodując zwiększone parowanie wody.

Przepływ dyfuzyjny ma większe znaczenie w przepływie gazów niż przepływ lepki i wywołany jest gradientem stężeń zaistniałym pomiędzy powietrzem glebowym i atmosferycznym. Oznacza on ciągły proces związany z ruchem gazów w kierunku niższego stężenia i często nazywany jest dyfuzją stężeniową.

Dyfuzyjny przepływ (f_x) przedstawiający przepływ dowolnego czynnika przez jednostkową powierzchnię w jednostce czasu proporcjonalny jest do gradientu stężenia dC/dx oraz do współczynnika dyfuzji D i jest opisany równaniem nazywanym I prawem Ficka:

$$f_x = -D \frac{dC}{dx} \quad (2)$$

gdzie:

C – stężenie odniesione do jednostki objętości powietrza glebowego,

D – współczynnik dyfuzji odniesiony do całej masy gleby.

Gdy w tym równaniu wprowadzimy wartość względnego współczynnika dyfuzji D_G , będącego ilorzem współczynnika dyfuzji w powietrzu i porowatości całkowitej gleby to otrzymamy:

$$D_G = \frac{D}{E_0}. \quad (3)$$

Stałą dyfuzji K przedstawia równanie:

$$K_0 = \alpha_a D_0 \text{ (w odniesieniu do powietrza)} \quad (4)$$

i

$$K_w = \alpha_w D_w \text{ (w odniesieniu do wody)} \quad (5)$$

gdzie:

D_0 i D_w oznaczają współczynniki dyfuzji danego gazu w powietrzu i wodzie.

Dyfuzja gazu w wodzie zależy od ciśnienia parcjalego i przebiega D_w/D_0 razy wolniej niż w powietrzu. Porównanie tych wartości wskazuje, że dyfuzja w wodzie np. tlenu przebiega około 300 000 razy a dwutlenku węgla 10 000 razy wolniej niż w powietrzu (odniesione do temp. 20°C).

Współczynnik dyfuzji gazów w glebie zależy od ilości porów wypełnionych powietrzem, od ich ciągłości i krętości. Zależy również od rodzaju gazu oraz panującego ciśnienia i temperatury. Stanowi on ułamek współczynnika dyfuzji gazów w atmosferze. Wprowadzona wartość względnego współczynnika dyfuzji gazów D/D_0 , będącego ilorazem współczynnika dyfuzji w całej masie gleby (D) i współczynnika dyfuzji w powietrzu (D_0) (przy danym ciśnieniu i temperaturze) jest wartością bardziej uniwersalną, niezależną od rodzaju dyfundującego gazu, temperatury i ciśnienia.

W glebie może zaistnieć dyfuzja w porach wypełnionych powietrzem bądź wodą – zależnie od wilgotności proces ten może obejmować glebę suchą lub w stanie całkowitego wysycenia. Głębokość strefy natlenionej zależy od pobrania tlenu na różnych głębokościach profilu. Przy zapotrzebowaniu gleby w tlen wynoszącym $0,1-10 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$ oraz korzeni roślin w zakresie $10-1000 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$ głębokość strefy natlenienia może wynosić zaledwie kilka cm w glebach nasyconych wodą, które pozostają w kontakcie z powietrzem atmosferycznym lub też od 10 do 1000 cm w glebach suchych w zakresie omawianego zapotrzebowania na tlen [9, 15].

2.2.2. Mikrodyfuzja tlenu

Mikrodyfuzja tlenu do korzeni roślin ograniczona jest istnieniem cienkiej warstwy wodnej pokrywającej ich powierzchnię, którą charakteryzuje współ-

czynnik dyfuzji 30 000 razy mniejszy niż w powietrzu i stanowi zasadniczą przeszkodę w transporcie gazów.

W 1952 roku Lemon skonstruował elektrodę umożliwiającą pomiar ilościowy natężenia przepływu tlenu do powierzchni spolaryzowanej elektrody platynowej, która miała symulować pobieranie tlenu przez korzeń.

Rozważając stan stacjonarny układu, gdy nie następuje pochłanianie tlenu wewnątrz błonki wodnej, równanie dyfuzji ma postać równania różniczkowego:

$$\frac{\delta^2 C}{\delta r^2} + \frac{1}{r} \frac{\delta C}{\delta r} = 0 \quad (6)$$

gdzie:

C – stężenie tlenu w warstwie dyfuzyjnej,

r – grubość warstwy dyfuzyjnej.

Rozwiązanie tego równania dla $r = R$ (korzeń bądź elektroda pokryta błoną wodną o grubości d), gradient stężenia tlenu przy powierzchni korzenia (lub elektrody) przyjmuje postać:

$$\frac{\delta C}{\delta r} = \frac{C_{R+d} - C_R}{R \ln\left(1 + \frac{d}{R}\right)} \quad (7)$$

gdzie:

C_R – stężenie tlenu na powierzchni korzenia (elektrody),

C_{R+d} – stężenie tlenu na powierzchni błonki wodnej.

Dopływ zaś tlenu (f_r) do jednostkowej powierzchni korzenia (elektrody) jest iloczynem efektywnego współczynnika dyfuzji w warstwie otaczającej korzeń i gradientu stężenia, otrzymujemy wówczas:

$$f_r = \frac{D_e C_{R+d} - C_R}{R \ln\left(1 + \frac{d}{R}\right)} \quad (8)$$

gdzie:

D_e – efektywny współczynnik dyfuzji tlenu.

Dla elektrody, wartość C_R na jej spolaryzowanej powierzchni przyjmuje wartość bliską zero, natomiast efektywny współczynnik dyfuzji tlenu D_e w warstwie

gleby nasyconej wodą zależny jest od współczynnika dyfuzji tlenu w czystej wodzie, porowatości całkowitej oraz współczynników charakteryzujących badany materiał:

$$D_e = D_w \gamma E_0^\mu \quad (9)$$

gdzie:

D_w – współczynnik dyfuzji tlenu w czystej wodzie, E_0 – porowatość całkowita, współczynniki γ i μ charakteryzują właściwości danej gleby.

Wartości D_e wynoszą od 0,02 do 0,5 wartości D_w , przyjmując w temperaturze 20°C zakres od $4,2 \cdot 10^{-11}$ do $10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$.

Jednostkowy dopływ tlenu do elektrody (f_r) nosi potoczną nazwę natężenia dyfuzji tlenu i oznaczany jest symbolem ODR (Oxygen Diffusion Rate). Pomiar natężenia prądu, odpowiedniego do redukcji tlenu na spolaryzowanej elektrodzie platynowej zależny jest od prędkości dyfuzji tlenu z otaczającego elektrodę ośrodka do powierzchni elektrody i opisany jest równaniem:

$$ODR = \frac{Mi}{nFA} \quad (10)$$

gdzie:

M – ciężar cząsteczkowy tlenu (32 g mol^{-1}),

i – natężenie dyfuzji tlenu,

n – ilość równoważników na mol tlenu (= 4),

F – stała Faraday'a (= 96 500 kulombów/równoważnik),

A – powierzchnia elektrody (m^2).

Podstawienie wartości stałych prowadzi do następującej postaci tego równania:

$$ODR [\mu\text{g} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-2}] = 8,29 \cdot 10^{-5} \frac{i [\mu\text{A}]}{A [\text{m}^2]} \quad (11)$$

Wartości ODR w glebie zawierają się w przedziale od $0 \mu\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (przy dużej wilgotności gleby i znacznym zagęszczeniu) do $200 \mu\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (w glebach o wysokiej porowatości powietrznej i ciśnieniu ssącym).

3. GAZY W ATMOSFERZE I ICH WPLYW NA ŻYCIE ROŚLIN

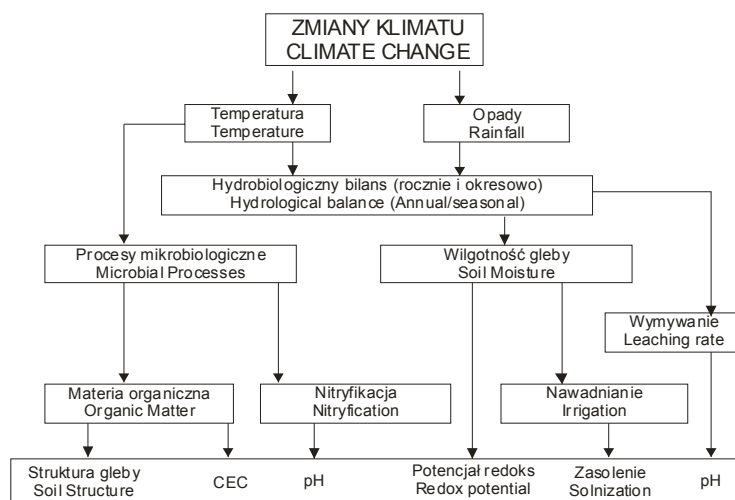
Działalność człowieka spowodowała, że w atmosferze ziemskiej stale kumulują się tzw. gazy cieplarniane (gazy szklarniowe, gazy śladowe), przede wszystkim: CO₂, metan (CH₄), ozon (O₃), tlenki azotu(II, IV i I) (NO, NO₂, i N₂O), tlenek siarki(IV) (SO₂), amoniak (NH₃), tlenek węgla (CO) oraz chlorofluorowęglowce (gazy CFC). Ich średnia koncentracja w atmosferze jest ok. tysiąc razy mniejsza niż CO₂, ale wkład jednej cząsteczki tych gazów w powiększeniu efektu cieplarnianego atmosfery jest wielokrotnie większy niż CO₂. W przypadku freonów i metanu wkład ten jest odpowiednio 10 000 i 21 razy większy. Właściwość ta jak również fakt, iż obecny wzrost ich koncentracji odbywa się znacznie szybciej niż CO₂, decyduje o ich rosnącym z roku na rok znaczeniu w tworzeniu klimatu. Np. od roku 1750 stężenie CH₄ wzrosło z 700 do 1720 ppbv, a N₂O z 275 do 310 ppbv [50, 62].

Szkodliwość działania tych gazów polega na tym, że biorą one udział w reakcjach fotochemicznych z innymi gazami i aerozolami. Wiele z nich pochłania promienie podczerwone atmosfery i Ziemi. Znacznie większa efektywność omawianych gazów śladowych w porównaniu z CO₂ jest spowodowana tym, że gazy te pochłaniają promieniowanie długofalowe w tych częściach widma, w których para wodna i dwutlenek węgla są prawie przezroczyste (3-5, 8-13 μm).

Cechą charakterystyczną gazów szklarniowych jest fakt, że przepuszczają w całości słoneczne promieniowanie krótkofalowe (0,15-4,0 nm), które ogrzewa Ziemię. Długofalowe zaś promieniowanie ciepłe emitowane następnie z rozgrzanej powierzchni Ziemi zatrzymane jest przez te gazy, które częściowo odbijają je ku powierzchni Ziemi, dodatkowo ją ogrzewając, natomiast reszta tego promieniowania uchodzi w kosmos. Podwyższona zawartość gazów szklarniowych w atmosferze sprawia, że większa część promieniowania długofalowego jest powtórnie kierowana ku powierzchni Ziemi, powodując różne konsekwencje dla środowiska glebowego (rys. 1).

Z gazów śladowych największe znaczenie w zmianie klimatu odgrywają: freony (CFC-11 i CFC-12), metan, tlenek azotu(I), ozon. Jedynie freony są wytworem, niemal w 100% działalności gospodarczej człowieka. Stężenie pozostałych gazów w atmosferze w dużym stopniu zależy od czynników naturalnych (tab. 3).

Zmiany klimatu wg schematu zamieszczonego w „Chemical Time Bombs” [53] uwarunkowane są dwoma pierwotnymi czynnikami: temperaturą i opadami, poziomem których napędzane są sprzężone ze sobą: wilgotność gleby i procesy mikrobiologiczne, warunkujące z kolei tempo mineralizacji materii organicznej oraz procesy nityfikacji. W wyniku tych zmian następuje całkowite zachwianie równowag redoks, odczynu, pojemności sorbcyjnej, struktury oraz zasolenia gleb.



Rys. 1. Czynniki warunkowane zmianami klimatu [53]

Fig. 1. Parameters dependent by climate changes [53]

Tabela 3. Zmiany stężenia gazów śladowych i ich czas przebywania w atmosferze [45]

Table 3. Changes in concentration of trace gasses and their stay time in the atmosphere[45]

Gaz Gas	Roczna emisja Year's emission (mln ton)	Czas przebywania w atmosferze Stay time in the atmosphere	Stężenie 100 lat temu Concentration 100 years ago (ppbv)	Obecne stężenie Actually concentration (ppbv)	Stężenie w 2030r. Concentration in 2030y. (ppbv)
CH ₄	300-400 ÷ 500	10 lat – years	900	1720	2000
NO NO ₂	20-30 ÷ 30-50	Dni – Days	0,001	0,001-50	0,001-50
N ₂ O	6 ÷ 25	120 lat - years	285	310	330-350
SO ₂	100-130 ÷ 150-200	Dni i tygodnie Days and weeks	0,3	0,3-50	0,3-50
Freony Freons	1	60-100 lat - years	0	3 atomy Cl 3 atoms of Cl	2,4-6 atomów Cl 2.4-6 atoms of Cl

Prowadzone badania radiacyjnie aktywnych gazów śladowych wykazały, iż również one pochłaniają promieniowanie długofalowe Ziemi przyczyniając się w ten sposób do podwyższenia temperatury atmosfery. Średnia globalna temperatura powietrza przy powierzchni Ziemi wzrosła od końca XIX wieku o 0,3-0,6°C. Chociaż efekt cieplarniany nie jest fenomenem współczesności, ale naturalnym skutkiem istnienia atmosfery otaczającej Ziemię, to jednak szybkie nasilenie się tego efektu w obecnych czasach wzbudza obawy o charakter zmian środowiska, zachodzących w o wiele większym niż dotąd tempie. Znaczący udział, ponad

75% w tworzeniu efektu szklarniowego, przypisywany jest agrocenozom i przemysłowej działalności człowieka.

3.1. Metan

Metan zajmuje drugie miejsce wśród gazów powodujących efekt cieplarniany, wskutek wzrastającego jego stężenia w atmosferze w ostatnich latach [41, 47].

Metan jest najprostszym węglowodorem nasyconym. Jest to gaz bezbarwny, bez zapachu, pali się niebieskim płomieniem. Jest lżejszy od powietrza, zaś jego gęstość w temperaturze 25°C, pod ciśnieniem 1 atm. wynosi 0,657 kg·m⁻³. Rozpuszczalność metanu w wodzie (w temperaturze 25°C) wynosi 0,0345 dm³·dm⁻³. Średnia prędkość cząsteczek CH₄ ma wartość 680,9 m·s⁻¹. W mieszaninie z powietrzem atmosferycznym w stosunku objętościowym 5-15% ma właściwości wybuchowe. W atmosferze metan występuje w ilościach śladowych, jest czynny chemicznie, posiada zdolność pochłaniania promieniowania podczerwonego. Czas trwania w atmosferze wynosi około 10 lat [47, 53].

Można wymienić wiele znaczących źródeł emisji CH₄ w tym m.in. źródła naturalne, do których zaliczamy:

- tereny podmokłe,
- oceany oraz zbiorniki wody słodkiej,
- erupcje wulkaniczne i pęknięcia skorupy ziemskiej,
- zwierzęta przeżuwające i termity – fermentacja celulozy w procesie trawienia.

Naturalne źródła stanowią około 30% emisji globalnej, czyli 100-200 Tg rocznie [47]. W ostatnich latach wiele uwagi poświęca się hydratowi metanu, zalegającym na dnie mórz i oceanów (np. CH₄ · 46 H₂O). Przypuszcza się, że zaburzenia związane z uwalnianiem się metanu mogą być przyczyną niewyjaśnionych zatoneń statków i zaginięć samolotów w tzw. Trójkącie Bermudzkim. Badania geologiczne potwierdzają istnienie ogromnych ilości hydratów metanu, których uwolnienie spowodowane na przykład osuwiskami na dnie oceanów lub upadkiem meteorytu, mogłoby stać się przyczyną globalnej katastrofy.

Do antropogenicznych źródeł metanu zaliczane są:

- wydobycie węgla, gazu ziemnego i ropy naftowej,
- transport i przetwórstwo bogactw naturalnych,
- hodowla zwierząt domowych,
- pola ryżowe,
- wysypiska i oczyszczalnie ścieków,
- spalanie materii organicznej [47].

W literaturze można spotkać się również z innym podziałem źródeł emisji metanu, a mianowicie: na źródła biologiczne i nie biologiczne, które uwzględniają sposób formowania się metanu na drodze czysto chemicznej bądź biologicznej.

Ogromna większość występującego w atmosferze metanu produkowana jest przez bakterie beztlenowe, rozkładające materię organiczną, nazywane bakteriami metanogennymi. Procesy te zachodzą zarówno w ekosystemach naturalnych takich jak: podmokłe łąki, bagna jak również w ekosystemach antropogenicznych np. wysypiska czy oczyszczalnie ścieków. Przeważająca część emisji antropogenicznej ma pochodzenie biologiczne, a tylko niewielka część powstaje w wyniku niecałkowitego spalania związków organicznych [51].

Oszacowanie udziału poszczególnych źródeł globalnej produkcji metanu nie jest możliwe. Wynikające trudności mają swe podłoże przede wszystkim w biochemicznym charakterze metanogenezy, który sprawia, że proces ten uwarunkowany jest wieloma czynnikami, trudnymi do przewidzenia. Procesy metanogenezy są niezwykłym fenomenem przyrodniczym a równocześnie hipotetycznym kluczem, wyjaśniającym początki ewolucji organizmów. Procesy metanogenezy stwarzają możliwości pozyskania w przyszłości alternatywnych źródeł energii [47].

Jedną ze źródłowych reakcji, prowadzących do formowania się metanu jest fermentacja metanowa, którą stanowi zespół reakcji cząsteczkowych zachodzących przy udziale bakterii. Wielocząsteczkowe substancje organiczne (głównie węglowodany, białka, tłuszcze oraz ich pochodne) są hydrolizowane i rozkładane do związków monomerycznych takich jak: aminokwasy, kwasy tłuszczowe, monosacharydy oraz glicerol. Proces ten nazywany jest acydogenezą. Powstałe w ten sposób monomery metabolizowane są do kwasu octowego, a proces ten nazywany jest acetogenezą. Produktami ubocznymi tych reakcji są: CO_2 i H_2 . Polimeryczne substancje organiczne, takie jak polisacharydy, w warunkach anaerobowych degradowane są przez związki przejściowe do octanów i H_2 , które są substratami do produkcji metanu [22, 47].

W trzecim etapie wytworzony kwas octowy rozkładany jest do metanu przez wyspecjalizowane mikroorganizmy (rys. 2).

Bilans masowy pokazuje, że około 72% CH_4 produkowanego jest z kwasu octowego, a pozostała część powstaje z redukcji CO_2 , przy udziale mikroorganizmów. Przekształcenie produktów z pierwszej reakcji cząsteczkowej do kwasu octowego jest reakcją endoenergetyczną tzn. zachodzi tylko przy dopływie energii. Reakcja ta może również zachodzić swobodnie (czyli być egzoenergetyczną) tylko wówczas, gdy powstający wodór jest stale wydalany a więc, gdy w środowisku jego ciśnienie parcjalne jest odpowiednio niskie (10^{-5} atm.), co występuje podczas redukcji CO_2 do CH_4 [47].

Znacząca jest rola tkanek aerenchymy roślin ryżu i innych roślin, wykazujących budowę ciągłych kanałów, które mają zdolność przystosowania się w warunkach nadmiernego uwilgotnienia i są w stanie transportować nagromadzony metan z rizosfery do atmosfery, drogą wewnętrznego przepływu poprzez rośliny.

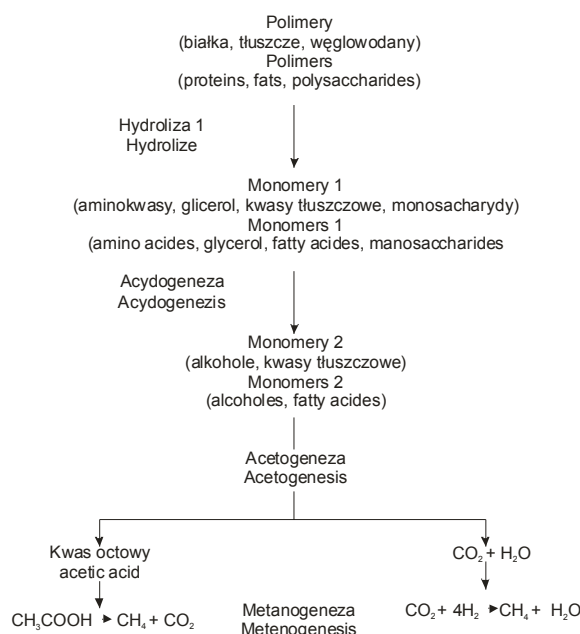
Bakterie metanogenne należą do Procaryota jednego z trzech Królestw bakterii (Procaryota, Eucaryota i Ur). W Królestwie Procaryota metanogeny zaliczane są do klasy Archaeobacteria a następnie do rodziny Methanobacteriaceae (Kunicki-Goldfinger). Bakterie metanogenne należą do ośmiu grup: *Methanobacterium*, *Ethanobrevibacter*, *Methanococcus*, *Methanomicrobium*, *Methanogenium*, *Methanospirillum*, *Methanosarcina*, *Methanotherix*.

Znajomość zakresu temperatur, w których jeszcze zachodzą procesy życiowe rzutuje na emisję gazów z gleby.

Beztlenowy rozkład substancji organicznej, połączony z fermentacją metanową w warunkach naturalnych, zachodzi w szerokim zakresie temperatur od 10 do 60°C, charakterystycznym dla rozwoju mikroorganizmów.

Temperatura fermentacji specyficznych związków organicznych związana jest z czynnością wybranych grup bakterii i tym samym zależna jest od optimum ich rozwoju.

Podobnie jak we wszystkich enzymatycznych procesach, tak i podczas metanogenezy, dużą rolę odgrywa temperatura oraz odczyn środowiska (pH). W przypadku temperatury znane są jej dwa zakresy optymalne. Pierwszy wykazuje optimum w zakresie 35-37°C (zakres mezofilowy), zaś optimum drugiego zakresu wynosi 55-60°C (zakres termofilowy).



Rys. 2. Schemat powstawania metanu z różnych substratów [47]

Fig. 2. Scheme of methane formation from different sources [47]

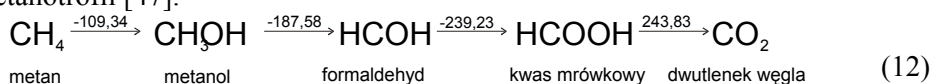
Optymalnym przedziałem pH dla fermentacji metanowej jest środowisko lekko alkaliczne, jakkolwiek metanogeneza może zachodzić również w środowisku lekko zakwaszonym do pH 6,5 [47].

Szybkość wymiany tlenu, dwutlenku węgla, metanu oraz pozostałych gazów między glebą, rośliną i atmosferą kontrolowana jest przez warunki atmosferyczne, fizyczne oraz biologiczne. Analiza oraz poznanie tych zależności pozwoli przewidzieć stężenie tych gazów w atmosferze w określonym okresie czasu, jak również pozwoli określić szybkość zachodzących zmian w atmosferze. Poznanie możliwości regulowania emisji CH₄, CO₂, C₂H₄ z pól uprawnych może przyczynić się do racjonalnego sterowania przyrodą i ograniczenia emisji gazów cieplarnianych.

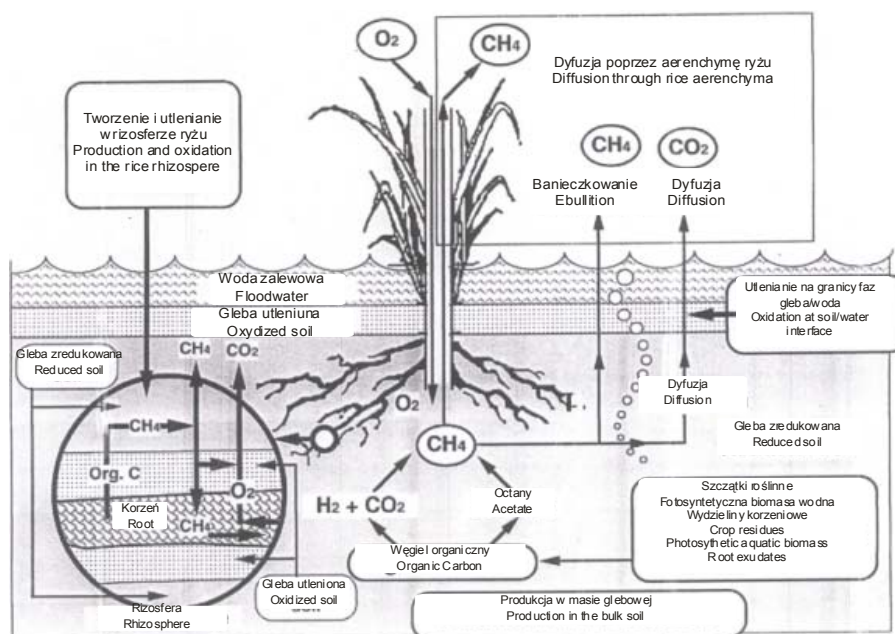
Czynniki środowiskowe, takie jak; temperatura, pH, stężenie substratu, itp. mają wpływ na metabolizm drobnoustrojów, a tym samym na zmianę tempa tworzenia produktów anaerobowych [22].

Zalane pola uprawne ryżu stanowią 25% udziału w globalnej emisji metanu do atmosfery. Gaz ten pochodzi z anaerobowej fermentacji substancji organicznej, przeprowadzanej przez metanogenne (metanogeniczne) bakterie zasiedlające glebę [47]. Metan produkowany w glebach zalanych transportowany jest do atmosfery drogą dyfuzji z miejsca jego tworzenia a następnie uwalniany do atmosfery, po wysyceniu roztworu przez bąbelkowanie, jak również drogą wewnętrzną poprzez rośliny. Zalane pola ryżowe wymieniane są jako główne źródło metanu (rys. 3).

W globalnym bilansie CH₄ gleba pełni dwie przeciwstawne funkcje: jest źródłem około 40% CH₄ atmosferycznego oraz wykazuje zdolność usuwania lub ograniczenia emisji tego gazu do atmosfery. Liczne badania polowe i laboratoryjne potwierdziły zdolność usuwania CH₄ na drodze jego utleniania w procesie metanotrofii [47]:



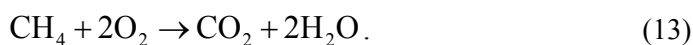
Gleby, w których zachodzi proces utleniania metanu charakteryzują się pewną zdolnością metanotroficzną, która m.in. wiąże się z obecnością w niej mikroorganizmów, wykorzystujących CH₄ jako źródło węgla i energii. Podczas przemian, jakie zachodzą wewnątrz komórek mikroorganizmów, metan jako prosty związek organiczny ulega przekształceniu w związek nieorganiczny a mianowicie CO₂ oraz w substancje organiczne, które wbudowywane są w komórki tych mikroorganizmów, zwanych metanotrofami.



Rys. 3. Tworzenie, konsumpcja, i transport CH_4 do atmosfery na polach ryżowych [47]
Fig. 3. Production, consumption and transfer of CH_4 to the atmosphere in rice fields [47]

Utlennianie metanu jest procesem egzoenergetycznym, uwalniana w nim energia [11, 47] może być wykorzystana do syntezy materiału komórkowego np. asymilacji węglowodanów. Całkowita ilość energii, jaka została wytworzona podczas utleniania metanu jest sumą energii uwalnianej na poszczególnych etapach procesu.

Uproszczony zapis reakcji utleniania CH_4 , który wyraża bilans substratów i produktów jest następujący:



W procesie tym bakterie wykorzystują dwa szlaki utleniania metanu:

- szlak dysymilacyjny,
- szlak asymilacyjny.

W szlaku dysymilacyjnym CH_4 jest całkowicie utleniony do CO_2 i nie jest wykorzystywany do budowy biomasy własnej komórki lecz uwolniony jest w całości do atmosfery.

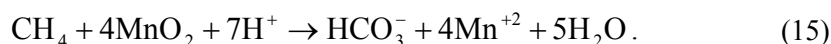
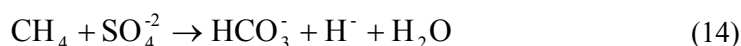
W szlaku asymilacyjnym zaś utleniony metan jest wykorzystany do budowy masy komórek. W obydwu szlakach CH_4 jest utleniony do metanolu, a następnie do formaldehydu, który może być użyty jako siła redukująca w łańcuchu transportującym elektrony lub utleniony do kwasu mrówkowego lub zasymilowany przez komórki w szlaku serynowym lub rybulozowym [47]. W komórce może również nastąpić redukcja kwasu mrówkowego do CO_2 lub może być on użyty jako siła redukująca, aby przeprowadzić łańcuch elektronowy, zaś CO_2 może być wbudowany do komórki na szlaku serynowym lub wydany na zewnątrz.

Metan jest związkiem, którego utlenianie zachodzi nie tylko w warunkach tlenowych lecz również w warunkach beztlenowych. Istnieją wiarygodne dane na temat możliwości utleniania CH_4 w warunkach beztlenowych np. w osadach morskich i jeziornych, na polach ryżowych [47], czy beztlenowej części wysypisk odpadów [50].

Zarówno mikroorganizmy jak i natura chemiczna metanotrofii beztlenowej nie zostały jeszcze opisane. Nie wykryto również żadnych metanotrofów w pozbawionych dostępu tlenu osadach dennych Morza Czarnego, mimo iż obserwowano tu intensywny ubytek CH_4 .

Niektórzy autorzy uważają, że za utlenianie metanu w tych warunkach odpowiadają bakterie redukujące siarczany [47]. Jeszcze inni sugerują udział bakterii denitryfikujących [22] lub też wiążą zdolności metanotroficzne gleb ryżowych z redukcją związków żelaza Fe^{+3} [47] jak również z redukcją związków manganu Mn^{+4} [50].

CH_4 w warunkach beztlenowych teoretycznie może ulegać utlenianiu według reakcji:



Istnienie zależności pomiędzy aktywnością metanotroficzną a temperaturą, zostało wielokrotnie potwierdzone doświadczalnie [28, 64].

Badania prowadzone przez Hoeks'a [28] na bakteriach wyizolowanych z piasków wydmy, pobranych z okolicy wycieku gazu ziemnego, wykazały, że wzrost temperatury o 7°C (z $13,5$ do $20,5^\circ\text{C}$) powodował 4-5-krotny wzrost aktywności metanotroficznej, wyrażony szybkością poboru O_2 . Badacz ten zaobserwował, że zmiany temperatury pociągały za sobą również tempo ubytku CH_4 i O_2 oraz produkcję CO_2 . W niższych temperaturach pobieranie O_2 oraz produkcja CO_2 były znacznie większe niż w temperaturach wyższych. Świadczyć to może

o większej wrażliwości procesu metanotrofi na zmiany temperatury niż innych procesów biochemicznych w glebie, które również zużywają O_2 i wytwarzają CO_2 . W praktyce wrażliwość procesu utleniania metanu na wzrost temperatury oznacza większe zużycie O_2 oraz poszerzenie się strefy tlenowej wokół miejsc wzmożonego utleniania CH_4 w sezonie zimowym [45].

3.2. Dwutlenek węgla

Niemal całe życie w biosferze w ciągu miliardów lat jest podtrzymywane dzięki energii słonecznej. Rośliny, glony i niektóre bakterie są producentami o niezwykłej zdolności wiązania i przekształcania energii słonecznej w energię chemiczną, magazynowaną w procesie fotosyntezy. Głównymi surowcami w procesie fotosyntezy są woda i dwutlenek węgla. Z udziałem energii, którą cząsteczki chlorofilu wychwytyują ze światła słonecznego zostaje rozłożona woda, z której następnie uwalnia się tlen, a wodór łącząc się z dwutlenkiem węgla tworzy cząsteczki węglowodanów. Fotosynteza, podobnie jak oddychanie komórkowe, jest zespołem procesów oksydacyjno-redukcyjnych [22, 47].

Podstawowe znaczenie dla składu powietrza glebowego mają przemiany tlenu i dwutlenku węgla. Tlen jest głównie pobierany w procesie oddychania (respiracji) przez wszystkie obecne w środowisku tym aeroby, jakkolwiek może być również wydzielany, np. przez organizmy asymilujące dwutlenek węgla np. glony czy sinice. Podobnie i dwutlenek węgla, obok dominującego procesu jego wydzielania, jako produktu dekarboksylacji i mineralizacji substancji organicznej, może podlegać również asymilacji przez autotrofy, a także niektóre heterotrofy glebowe, jak np. *Rhizobia*.

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

W atmosferze węgiel występuje w stanie gazowym jako CO_2 , który stanowi w niej 0,03% objętości. W postaci jonów CO_3^{-2} oraz HCO_3^- dwutlenek węgla znajduje się również w hydrosferze – w wodach morskich i śródlądowych. Atmosferyczny dwutlenek węgla jest główną ostoją życia na Ziemi, jest on asymilowany przez rośliny i w konsekwencji przemieniany na podstawowy pokarm. Dwutlenek węgla krąży pomiędzy organizmami a ich środowiskiem abiotycznym – atmosferą i hydrosferą.

Biosfera i atmosfera zawierają odpowiednio 2000 i 700 miliardów ton węgla. Oceany zaś zawierają około 14 razy więcej dwutlenku węgla niż biosfera i atmosfera razem wzięte.

W procesie fotosyntezy rośliny, glony oraz sinice lądowe i wodne pobierają dwutlenek węgla z atmosfery lub wody i wiążą go, czyli wbudowują w stosunko-

wo proste związki organiczne, takie jak glukoza. Część związków organicznych zużywana jest na własne potrzeby energetyczne producentów, część wykorzystywana na wzrost i oddychanie konsumentów, część zaś w postaci obumarłych szczątków organicznych zużywana jest przez reducentów. Uwolniony w procesach oddychania i rozkładu organizmów lądowych dwutlenek węgla powraca do atmosfery. Do atmosfery powraca też ostatecznie dwutlenek węgla uwolniony do środowiska wodnego w analogicznych procesach oddychania i rozkładu organizmów wodnych.

Niekiedy dwutlenek węgla zostaje na jakiś czas wycofany z obiegu w swym cyklu biogeochemicznym. Na kilkaset lat może być zatrzymany w tkankach żywych roślin drzewiastych. Węgiel zawarty w paliwach kopalnych, w ropie naftowej, gazie ziemnym i węglu kamiennym czy brunatnym, został związany w wyniku długotrwałego procesu intensywnej fotosyntezy, jaka miała miejsce na powierzchni naszej planety przed milionami lat.

Spalanie paliw kopalnych prowadzi do uwolnienia zmagazynowanego w nich węgla, który powraca do atmosfery w postaci dwutlenku węgla. Spalanie jest szybko przebiegającym procesem utleniania prowadzącym do uwolnienia się CO_2 i wody z wydzielaniem wielkiej ilości energii, która ulega rozproszeniu w postaci ciepła.

Procesy fizycznego i chemicznego wietrzenia oraz erozji wyniesionych na powierzchnię skał prowadzą z czasem do utleniania i uwolnienia się węgla, który powrócić może do swojej puli w atmosferze, by jako dwutlenek węgla ponownie włączyć się w swój cykl biogeochemiczny [47].

3.2.1. Respiracja źródłem CO_2

Dla roślin wyższych i mezofauny, charakterystyczny jest typ oddychania tlenowego. Oddychanie beztlenowe może pojawić się w korzeniach roślin. Jest to jednak stan nienaturalny, który roślinom udaje się przetrwać tylko w krótkim okresie czasu. Istnieje duże zróżnicowanie co do odporności roślin na anaerobiozę, zależne zarówno od cech gatunkowych, jak i od budowy morfologicznej tkanek.

Oddychanie (respiracja) w glebie jest wynikiem działalności życiowej wszystkich organizmów glebowych, z których największe znaczenie ma aktywność respiracyjna mikroorganizmów glebowych (oddychanie gleby) i korzeni roślin. Miarą tej aktywności jest ilość wydzielonego dwutlenku węgla lub pobranego tlenu w jednostce czasu na jednostkę objętości lub masy. Intensywność oddychania gleby na ogół waha się od 0,1 do 20 $\text{cm}^3 \text{O}_2 \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Jednakże w szczególnych przypadkach, jak w niektórych glebach organicznych, jest ona znacznie wyższa o jeden lub dwa rzędy wielkości [22].

Aktywność respiracyjna gleby jest wypadkową działania całej populacji mikroorganizmów glebowych. Zależy więc ona od składu, liczebności i intensywności metabolizmu tej populacji. Istotny wpływ na aktywność respiracyjną wywierają takie czynniki jak: wilgotność, stężenie tlenu, substancja organiczna, mineralne składniki odżywcze oraz takie parametry, jak: temperatura, stężenie dwutlenku węgla, gęstość gleby, odczyn gleby, zawartość metali ciężkich itp. Gallego i inni, [21] wykazali 7-krotny wzrost wydzielania dwutlenku węgla pod wpływem nawożenia obornikiem. Wnoszenie do gleby biomasy w postaci trawy, koźczyny, słomy, resztek lucerny, owsa i sorga stymuluje aktywność respiracyjną gleby, nawet do 5 razy.

Z praktycznego punktu widzenia szczególnej ostrożności wymaga wprowadzanie do gleby większych ilości dodatków takich jak gnojowica i ścieki, które zwiększając aktywność respiracyjną, utrudniają wymianę gazów przez wzrost wilgotności gleby i wypełnienie porów glebowych roztworem.

Ilość dwutlenku węgla w glebie zmienia się dynamicznie, podobnie jak zawartość tlenu; przy dobrym przewietrzaniu jest w przybliżeniu równa ubytkowi tlenu, z reguły nie przekracza kilku procent objętościowych powietrza glebowego, nawet na głębokości kilku metrów. W glebach o wysokim poziomie wody gruntowej stężenie CO₂ często osiąga maksimum w środkowej części profilu. Maksymalne stężenie dwutlenku węgla w powietrzu glebowym występuje w okresach zwiększonego uwilgotnienia i podwyższonej temperatury gleby. Poziom dwutlenku węgla zależy od nawodnienia, obecności szaty roślinnej, nawożenia świeżym materiałem roślinnym, stosowaniem obornika, ścieków oraz gnojowicy [22].

3.3. Etylen

Jednym z węglowodorów, który nie jest bez znaczenia w życiu roślin jest etylen. Węglowodory w atmosferze pochodzą zarówno ze źródeł antropogenicznych, jak i naturalnych. Źródła naturalne to procesy wegetacyjne niektórych organizmów, procesy gnilne, pożary lasów oraz gaz ziemny. Przyczyną antropogenicznej emisji węglowodorów jest przede wszystkim niekompletne spalanie paliw kopalnych oraz odparowywanie paliw ciekłych podczas przechowywania, obróbki i transportu. Wśród węglowodorów zanieczyszczających atmosferę przeważają węglowodory alifatyczne (nasycone i nienasycone) i aromatyczne o małej masie cząsteczkowej; niektóre z nich tworzą się w procesie spalania. Część z nich ma tendencję do polimeryzacji przebiegającej według mechanizmu rodnikowego, tworząc policykliczne węglowodory aromatyczne (PAH), ang. *polycyclic aromatic hydrocarbons*. Uwolnione do atmosfery PAH znajdują się w postaci pary, jak również ulegają adsorpcji na powierzchni pyłów (produktów ubocznych spalania, takich jak np. sadza i lotne popioły). Zidentyfikowanych i sklasyfikowanych zo-

stało co najmniej 26 różnych, obecnych w atmosferze PAH; niektóre z nich są potencjalnymi związkami rakotwórczymi i mutagennymi.

Zgodnie z danymi opublikowanymi w Science [1], naturalną emisję węglowodorów szacuje się na 30-60 milionów ton rocznie. Etylen jest jednym z głównych produktów spalania wydalanych z rur wydechowych silników pojazdów mechanicznych, lecz może się tworzyć także w innych procesach spalania. Ma on swój znaczny wkład w procesach fotochemicznego utleniania. Okazało się, że nadmierne zewnętrzne stężenie etylenu staje się toksyczne dla roślin.

Etylen jest jednocześnie naturalnym hormonem roślin i produkowany jest przez wszystkie tkanki roślin wyższych. Produkcja etylenu zależy od rodzaju tkanek, gatunku roślin, jak również stadium rozwojowego roślin. Mechanizm produkcji etylenu powstającego z metioniny obejmuje trzy etapy tego procesu. To właśnie roli etylenu przypisuje się coraz więcej funkcji w życiu i rozwoju roślin. Jest on regulatorem wzrostu, reguluje i indukuje epinastję (tj. otwieranie i zamykanie płatków kwiatowych), opadanie liści, a także dojrzewanie i psucie się owoców. Hormony pomagają w regulowaniu procesów życiowych rośliny na wszystkich etapach jej życia. Etylen, jedyny gazowy hormon rośliny, wywołuje różne skutki fizjologiczne. Jego synteza zachodzi w kilku miejscach w roślinie; w węzłach łodyg, w dojrzewających owocach i w starzejących się tkankach. Podczas tego procesu zachodzą liczne zmiany fizjologiczne. Owoce często zmieniają barwę w miarę rozkładu chlorofilu i wytwarzania innych barwników. Skrobia i kwasy zmagazynowane w owocu są przekształcane w cukry, częściowemu rozkładowi ulegają ściany komórkowe (blaszki środkowe), dzięki czemu tkanka owocu staje się bardziej miękka. Syntetyzowane są też substancje zapachowe charakterystyczne dla danego owocu. Te zmiany fizjologiczne stymuluje etylen. W miarę upływu czasu owoc wytwarza więcej etylenu, który z kolei przyspiesza proces dojrzewania. Korzenie eksportują aminocyklopropan a kwasy karboksylowe w liściach przemieniane są na etylen, który wzmacnia wytwarzanie kwasu abscysynowego. Produkcja etylenu w korzeniach żywych roślin jest również związana ze stanem natlenienia korzeni, aczkolwiek warunki przebiegu tego procesu nie są w pełni wyjaśnione. Ogólnie wiadomo, że etylen powstaje w tkankach roślinnych w warunkach tlenowych, dotyczy to również i korzeni. Stwierdzono bowiem jego obecność (około $0,9 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) w korzeniach roślin kukurydzy hodowanej na napowietrzanej pożywce.

Zaobserwowano, że w niższym zakresie stężeń (poniżej $1 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) etylen może działać stymulująco. Zauważono to u bobu, pomidora, gorczyca, żyta i niektórych odmian ryżu [27, 64]. Wyższe stężenia etylenu hamują wzrost korzeni wymienionych roślin. Zjawisko to zostało zaobserwowane również u kukurydzy, jęczmienia, rzodkiewki, owsa i pszenicy. Z innych efektów oddziaływania etylenu na korzenie roślin można wymienić: zmniejszenie liczby brodawek u fasoli przy stężeniach powyżej $0,4 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ a u grochu i kukurydzy przy

stężeniach powyżej $10 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$. Redukcji ilości brodawek towarzyszyło obniżenie aktywności nitrogeazy u wymienionych roślin.

Należy podkreślić, że stężenie etylenu w glebie nie osiąga dużych wartości i nawet przy inkubacji gleby w naczyniach zamkniętych nie przekracza $40 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ [64]. Występowanie wartości większych niż $1 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ wiąże się z okresami nadmiernego uwilgotnienia [27, 34] i podwyższonej temperatury, którym towarzyszy najczęściej obniżenie stężenia O_2 . Maksymalna wartość stwierdzona w warunkach polowych wynosi $16,4 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$. Obserwowany wzrost stężenia etylenu w okresach zwiększonej wilgotności gleby, sprzężony z obniżeniem stężenia tlenu, nie musi oznaczać większego wytwarzania. Czynnikiem powodującym akumulację tego gazu może być bowiem utrudniona dyfuzja do atmosfery. Oprócz prac wiążących powstawanie etylenu z warunkami beztlenowymi istnieją doniesienia, że etylen może również powstawać w warunkach tlenowych [22, 53]. Z kolei Lynch i Harper [35] przypisują powstawanie etylenu w warunkach beztlenowych raczej uruchamianiu substratów potrzebnych do jego biosyntezy, niż istnieniu beztlenowego szlaku syntezy tego gazu. Autorzy ci, bowiem stwierdzili, że grzyb *Mucor hiemalis* lepiej rósł i produkował więcej etylenu, przy czym spadek prędkości wydzielania etylenu następował przy stężeniu tlenu poniżej $0,025 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$.

4. OCENA STANU NATLENIEŃ GLEBY

Przebieg wielu procesów glebowych (reakcje utlenienia i redukcji składników mineralnych gleby oraz ich trwałość, pobieranie aktywne jonów przez korzenie roślin, rozwój odpowiednich grup mikroorganizmów i ich czynności enzymatyczne) warunkowany jest stanem natlenienia gleby, który rozpoznać można przy zastosowaniu różnych wskaźników (tab. 4) oraz drogą pomiarów:

- bezpośrednich związanych z oznaczeniem składu powietrza glebowego, makro- i mikrodyfuzji tlenu, porowatości i przepuszczalności powietrznej;
- pośrednich obejmujących pomiary efektów wywołanych brakiem czy dostępnością tlenu jak potencjał oksydoredukcyjny, aktywność enzymów z grupy oksydoreduktaz, aktywność respiracyjna gleby, obecność Fe^{+2} w oglejonych glebach, symptomy roślinne (epinastia, żółknięcie liści, płytkie korzenienie) oraz zmiany w składzie chemicznym roślin.

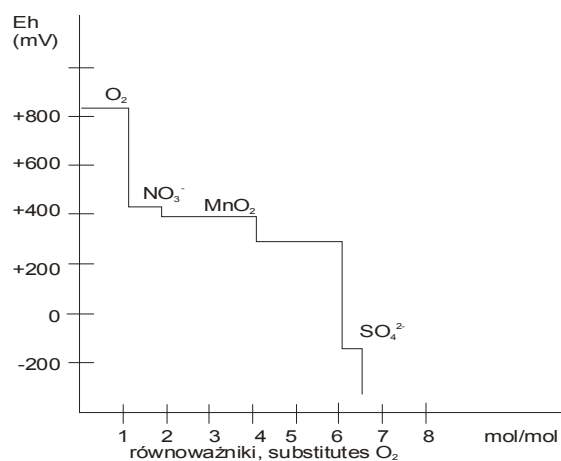
Jedną z metod pośrednich jest pomiar potencjału regoks (którego wartość wyrażona jest w miliwoltach lub woltach) jest miarą stopnia zredukowania gleby i ilości swobodnych elektronów wymienianych w reakcjach redoks (rys. 4).

W warunkach dobrego natlenienia pierwszym akceptorem elektronów, pochodzących z rozkładu materii organicznej, jest tlen i wtedy to para tlenu $\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ decyduje o wartości redoks.

Tabela 4. Wskaźniki stanu natlenienia gleby [23]**Table 4.** Soil aeration indexes [23]

Symbol	Cecha – Feature	Charakter – character
E_g	Porowatość powietrzna, Air-filled porosity	Fizyczny, physical
K	Przepuszczalność powietrzna, Air permability	Fizyczny, physical
D/D ₀	Współczynnik dyfuzji gazów, Relative gas diffusion coefficient	Fizyczny, physical
O ₂	Zawartość tlenu w powietrzu glebowym, Oxygen content in soil air	Chemiczny, chemical
CO ₂	Zawartość dwutlenku węgla w powietrzu glebowym, Carbon dioxide content in soil air	Chemiczny, chemical
C ₂ H ₄	Zawartość etylenu w powietrzu glebowym, Ethylene content in soil air	Chemiczny, chemical
N ₂ O	Zawartość podtlenku azotu, Nitrous oxide content in soil air	Chemiczny, chemical
ODR	Przyswajalność tlenu glebowego, Soil oxygen availability	Chemiczny, chemical
Eh	Potencjał redoks w glebie, Soil redox potential	Chemiczny, chemical
Fe ⁺² test	Obecność w glebie jonów Fe ⁺² , Presence of Fe ⁺² in soil	Chemiczny, chemical
RQ	Iloraz oddychania, Respiratory quotient	Biologiczny, biological
	Aktywność enzymatyczna gleby, Enzymatic activity of soil	Biologiczny, biological
	Skład mineralny roślin, Mineral composition of plant	Biologiczny biological
I ₀	Reakcja roślin na dynamikę aeracji gleb w długim okresie czasu, Plant response to the dynamic of soil aeration during long period	Biologiczny, biological

Potencjał redoks (Eh) w dobrze natlenionych glebach zawiera się w przedziale 400-600 mV. Wówczas mogą zachodzić reakcje redukcji NO₃⁻ czy tlenków manganu wewnątrz agregatów glebowych. Niedotlenienie gleby może zostać spowo-



Rys. 4. Wartości potencjału redoks odpowiadające początkowi redukcji poszczególnych substancji przy pH 7 wraz z odpowiadającymi im równoważnikami tlenowymi (ilość substancji zastępującej w reakcji redukcji 1 mol tlenu) [23]

Fig. 4. Redox potential values responding to initial particular substances reduction at pH 7 and oxygen equivalents (amount of substance substitutes in reaction 1 mol of oxygen) responding them [23]

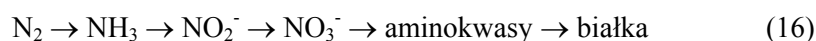
dowane długotrwałym zalaniem wodą, niewłaściwie uregulowanymi stosunkami wodno-powietrznymi, czy krótkotrwałym intensywnym opadem. Przy braku O_2 organizmy zaczynają wykorzystywać tlen związany np. w NO_3^- czy MnO_2 , co prowadzi do redukcji tych form. Kolejno następuje redukcja azotanów, połączeń tlenowych manganu i żelaza [22]. Każdemu etapowi redukcji towarzyszy określona, charakterystyczna wartość potencjału redoks.

Zapotrzebowanie na tlen w zalanych glebach jest czasami kilkadziesiąt czy kilkaset razy wyższe niż w dobrze zdrenowanych i po dwóch tygodniach zalania może osiągnąć $800 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$, podczas gdy w glebach z dobrym drenażem wynosi ono od 0,1 do $10 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$, czemu towarzyszy wydzielanie równoważnych ilości CO_2 [23].

4.1. Przemiany azotu

Azot w postaci molekularnej diazotu N_2 , stanowi 78% objętości atmosfery ziemskiej. Molekularny azot nie reaguje w normalnych warunkach z tlenem ponieważ taka reakcja wymaga dużej energii aktywacji i zachodzi tylko w wysokich temperaturach (np. przy wyładowaniach elektrycznych). Z tego powodu azot molekularny jest bezpośrednio dostępny tylko dla niektórych organizmów żywych wyposażonych w odpowiedni układ enzymatyczny. Obieg azotu w biosferze przedstawiono na rysunku 5, gdzie wykazano zróżnicowanie i ruchliwość połączeń azotu biorących udział w tym obiegu. Względą termodynamiczną trwałość różnych połączeń azotu podano w skali energii swobodnej tworzenia.

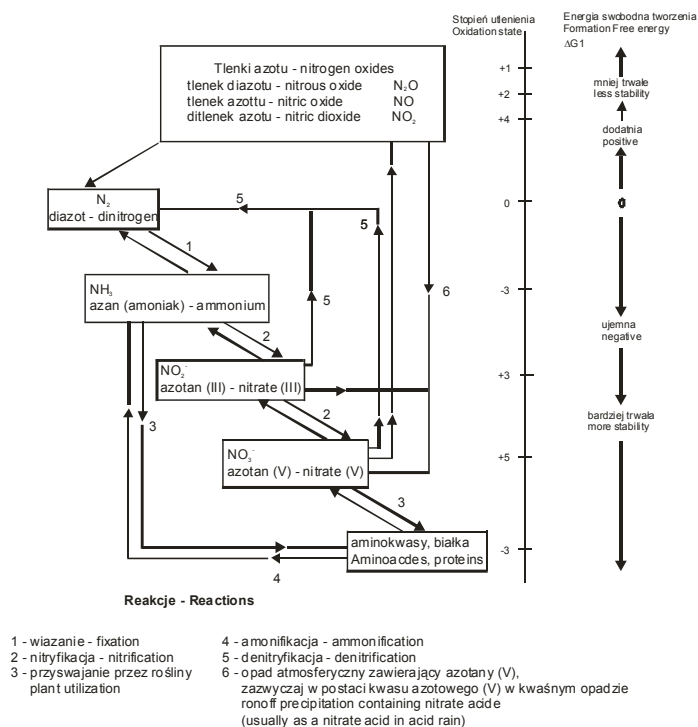
W cyklu obiegu azotu w przyrodzie mają miejsce następujące przemiany:



oraz przemiany odwrotne, prowadzące do powstania wolnego diazotu. Przedstawione procesy przebiegają z dużym udziałem mikroorganizmów.

Reakcje nieorganiczne przebiegające w przyrodzie nie wytwarzają azotanów z diazotu, jednakże wysokie temperatury (wywołane w naturalnych układach promieniowaniem słonecznym) mogą prowadzić do łączenia się N_2 z O_2 z utworzeniem tlenków azotu. Tlenki te usuwane są stopniowo z atmosfery jako azotany, co wprowadza dodatkową ilość azotanów w stosunku do tej, wytwarzanej przy współdziałaniu mikroorganizmów.

Wolno żyjące organizmy zdolne do wiązania azotu z powietrza mogą być bakteriami, z których jedne żyją w warunkach bogatych w tlen (aerobowych, tlenowych), drugie zaś żyją w warunkach deficytu tlenu (anaerobowych, beztlenowych), albo są one sinicami, adaptującymi się zarówno w środowisku tlenowym jak i anaerobowym.



Rys. 5. Związki chemiczne występujące w cyklu obiegu azotu ilustrujące zmiany jego stopnia utlenienia i względną trwałość (O'Neill, [41])

Fig. 5. Chemical relations in nitrogen turnover cycle illustrating changes of its degree of oxidation and relative stability (O'Neill, [41])

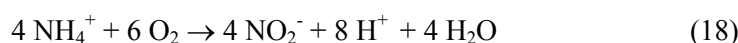
Proces redukcji azotu cząsteczkowego przeprowadza kompleks enzymatyczny nitrogenazy, który składa się z dwóch rodzajów podjednostek. Jedną z nich, Mo-Fe-białko, zawiera w cząsteczce jeden atom molibdenu, czternaście atomów Fe i szesnaście nieorganicznych siarczków. Drugi składnik, oznaczony jako Fe-białko, zawiera cztery atomy żelaza i cztery nieorganiczne siarczki. U wszystkich znanych dotąd organizmów przemiana N_2 w NH_4^+ wymaga obecności ATP i silnie działającego czynnika, redukującego w centrum aktywnym nitrogenazy: atomów molibdenu i żelaza.

Wiązanie azotu można wyrazić równaniem:

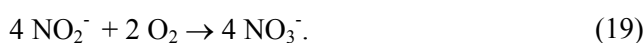


Nityfikacja jest procesem, w którym azot ulega utlenieniu do azotanów. Przebiega ona w dwóch etapach:

- pierwszy etap obejmuje utlenienie azotu amonowego do azotanów(III) głównie przy udziale bakterii *Nitrosomonas*

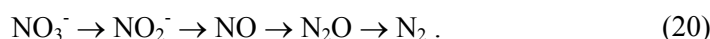


- drugi zaś – utlenienie azotanów(III) do azotanów(V) przy udziale bakterii *Nitrobacter* (O' Nell, 1998 [41]).



Szybkość procesu nityfikacji zależy od wielu czynników środowiskowych. Nie zachodzi ona przy stężeniach tlenu niższych niż 0,3-0,5 g O₂ m⁻³. Przy nieco wyższych stężeniach jest możliwa akumulacja azotanów(III). Optymalne pH procesu wynosi 7,5-8,6, przy temperaturze 10-20°C. Bakterie nityfikacyjne są wrażliwe na obecność wielu związków organicznych i nieorganicznych oraz na wysokie stężenia wolnego amoniaku i kwasu azotowego(V). Obecność związków węgla sprzyja rozwojowi organizmów heterotroficznych, które skutecznie konkurują z bakteriami nityfikacyjnymi o wspólne substraty (azot amonowy, tlen), co może przyczynić się do zmniejszenia szybkości nityfikacji [41].

Denityfikacja zachodzi w warunkach anotoksycznych, tzn. w obecności tlenu związanego w azotanach(V) i (III) przy jednoczesnym, maksymalnym ograniczeniu stężenia tlenu cząsteczkowego. Niezbędne są przy tym odpowiednie ilości związków organicznych, będących donatorami elektronów istotnych dla zaistnienia procesu, który przebiega w kilku etapach:



Bierze w nim udział wiele rodzajów bakterii heterotroficznych, występujących w osadzie czynnym. Bakterie te jednak w różnym stopniu wykazują zdolności do denityfikacji. Niektóre rodzaje bakterii np.: nitkowate redukują azotany(V) do azotanów(III), inne zaś azotany(V) i (III) do wolnego azotu lub innych produktów gazowych (NO, N₂O) [41].

W przypadku ścieków miejskich denityfikacja przebiega najsprawniej przy zachowaniu kilku warunków:

- w ściekach muszą być obecne azotany i związki węgla;
- pH powinno zawierać się w przedziale: 6,5-7,5;
- zawartość tlenu rozpuszczonego w komorze denityfikacyjnej powinna być jak najmniejsza. Nie może ona przekraczać 0,5 mg O₂ dm⁻³, gdyż

wtedy bakterie denitryfikacyjne zużywają tlen a nie azotany do utlenienia związków węgla;

- optymalna temperatura dla przebiegu procesu wynosi 20°C. Przy jej obniżeniu do wartości 5°C proces denitryfikacji praktycznie ustaje.

W wyniku niedostatku tlenu cząsteczkowego, przy Eh około 400 mV, następuje redukcja azotanów, których zawartość w glebie wynosi na ogół od kilku do kilkudziesięciu $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, zależnie od nawożenia mineralnego [57]. Długotrwałe warunki redukcyjne mogą być groźne nie tylko ze względu na brak sorpcji NO_3^- i jego wymywanie, ale również straty azotu w postaci gazowej w procesie denitryfikacji. Gazy takie jak: N_2 , N_2O , które powstają w dużych ilościach w glebach zalanych mają znaczny udział w niszczeniu ozonu stratosferycznego [47].

Gleba może działać również jako pochłaniacz tych gazów, gdy potencjał redoks jest niższy niż krytyczny dla redukcji N_2O , a więc poniżej 250 mV i jako źródło N_2O przy Eh poniżej 400 mV [47].

Jednakże rola gleby jako pochłaniacza gazów szklarniowych jest mniej ważna ze względu na małe gradienty stężeń możliwe do pojawienia się przy transporcie N_2O z atmosfery do gleby [65].

4.2. Przemiany manganu, żelaza i siarki

Wartości Eh odpowiadające redukcji tlenków manganu, których zawartość w glebie wynosi od 20 do 300 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, pozostaje na poziomie 380 mV i powoduje ich redukcję do Mn^{+2} . Poniżej 300 mV zachodzi redukcja tlenków żelaza. One najdłużej podtrzymują procesy redukcji, bo aż do około 100 mV. Wartość Eh = 300 mV przyjęto jako granicę między glebą utlenioną a zredukowaną. Mówi się o ochronnej roli tlenków żelaza, opóźniających redukcję siarczanów, która zachodzi przy Eh około -100 mV i prowadzi do powstania H_2S , łączącego się następnie z metalami ciężkimi w nierozpuszczalne siarczki, głównie FeS, CuS ale i PbS, CdS. Dlatego stężenie wolnego H_2S w glebach zalanych rzadko przekracza 0,1 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ [22, 47].

Redukcja tlenków manganu jest procesem mikrobiologicznym, prowadzonym przez beztlenowce, a utlenianie ma charakter chemiczny. W glebie mangan występuje jako rozpuszczalny w wodzie, wymienny, tworzący kompleksy z materią organiczną [22, 23].

Według Brümmera [22] już w kilka godzin od rozpoczęcia procesów redukcji i spadku Eh poniżej 450 mV (pH 6) koncentracja Mn^{2+} wyraźnie się zwiększa. Także zawartość Fe^{2+} wzrasta znacznie, gdy potencjał spada do 220 mV, ale dopiero po 2 dniach od rozpoczęcia doświadczenia, co wskazuje na kolejność zachodzących procesów redoks. Poziom siarczków natomiast znacznie wzrastał przy Eh poniżej -145 mV (pH 6,3). Równocześnie ze wzrastającym stężeniem

siarczków zmniejszała się koncentracja rozpuszczalnego i wymiennego Fe^{2+} w przybliżeniu ekwiwalentnej ilości, co świadczyło o powstaniu H_2S (Eh -170 mV). Spadek zawartości Mn^{2+} poniżej -100 mV związany był z reakcjami strącania Mn^{2+} z jonami CO_3^{2-} , H_2S lub HS^- . Według Brümmera istnieją organiczne systemy redoks wytwarzane podczas procesu fermentacji metanowej, które wpływają na wartość Eh. Jednocześnie autor wnioskuje, że koncentracja Mn^{2+} była za niska, aby mogła wpływać na wartość potencjału redoks [22].

Wartość Eh poniżej -150 mV wskazuje na pojawienie się gazowego wodoru, który może ujawnić się po upływie kilku dni od zalania gleby. W granicach od -150 mV do -220 mV pojawia się CH_4 jako wynik fermentacji metanowej, a w skrajnie zredukowanych warunkach kwasów organicznych takich jak: octowy, masłowy jak również mrówkowy, propionowy, mlekowy czy organiczne połączenia siarki jak merkaptan metylowy [22].

Stężenie metanu w przestworach powietrznych w obrębie roślin i bąblach powietrza uwalnianego z gleb może osiągnąć 75%. Obecność ryżu stymuluje emisję CH_4 , a pokrycie zalanego pola z uprawą ryżu przez *Azolla* sp. dostarcza tlen do gleby sprawiając, że około 95% tego gazu może ulegać utlenieniu [52].

4.3. Przemiany fosforu

Stan natlenienia wpływają także na zawartość fosforu-głównego pierwiastka biogenego występującego w osadach ściekowych. Zalanie gleby wodą zwiększa dostępność fosforu uwalniając go głównie przez desorpcję, wymianę anionów na minerałach ilastych czy uwodnionych tlenkach żelaza lub aluminium lub redukcję Fe^{+3} do Fe^{+2} w fosforanach żelaza (III) [47].

Według Brümmera [22] stężenie fosforu w roztworze jest określane przez procesy ad- i desorpcji, a nie tylko przez rozkład czy strącanie składników fosforowych. Najmniejszą rozpuszczalność wykazują fosforany w pH 5-6, gdyż wtedy są adsorbowane przez tlenki żelaza i aluminium; szczególnie hydroksyaluminiowe kompleksy, które mogą efektywnie wiązać fosfor.

Teoretycznie można by oczekiwać, że rozpuszczalność fosforu jest największa w zakresie pH 5-6, a ograniczona poza nim, przez tworzenie fosforanów wapnia, żelaza i aluminium.

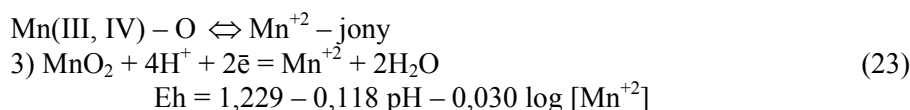
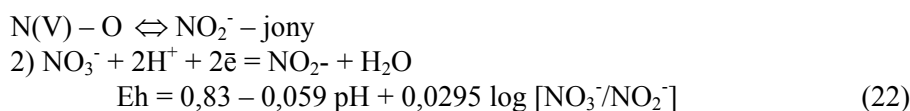
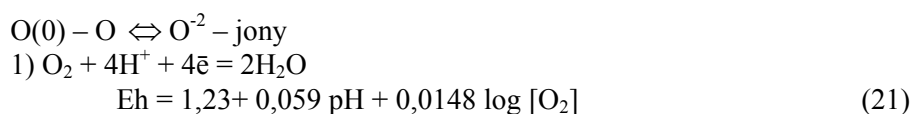
Badania wykazały, że znaczny wzrost stężenia jonów fosforanowych wystąpił w próbkach z dużą ilością siarczków (próbki z morskiego dna) w porównaniu siarczków próbkami bez siarczków (próby gleby), gdyż wtedy nie wytrącają się tlenki żelaza na II i III stopniu utlenienia, które absorbują jon fosforanowy. Silne uwalnianie fosforu zaczyna się poniżej 300 mV przy pH 5, przy 200 mV przy pH 6 oraz około 0 mV przy pH 7. Wtedy to tlenki żelaza zostają zredukowane i przekształcone w siarczki żelaza, a równocześnie dochodzi do uwolnienia zwią-

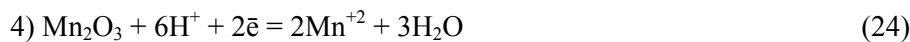
zanych przez żelazo jonów fosforanowych. Przy Eh poniżej 300 mV obserwowany jest początkowo równoległy wzrost zawartości substancji organicznej, żelaza(II) i fosforanów. Przy spadku Eh zawartość jonów fosforanowych podąża za zawartością żelaza. Przy potencjale -200 mV notuje się spadek zawartości fosforanów (jednocześnie substancji organicznej przy -100 mV, -200 mV), który później znów wzrasta. Związane jest to z wpływem substancji organicznej, której rozpuszczalność rośnie ze spadkiem Eh, a następnie podobnie jak rozpuszczalność fosforanów, wtórnie maleje. Podobne zachowanie się substancji organicznej oraz fosforanów i żelaza wskazuje na powiązanie tych czynników pomiędzy sobą. Wzrost rozpuszczalności związków fosforu ze wzrastającą zawartością substancji organicznej może być spowodowane przez reakcję desorpcji fosforanów przez aniony organiczne lub skompleksowaniem jonów żelaza, glinu albo ewentualnie wapnia przez rozpuszczalne związki organiczne. Tak, więc przez dodanie połączeń organicznych, np. cytrynianu, można doprowadzić do wzrostu w środowisku beztlenowym zawartości związków fosforu w roztworze, jako wynik niecałkowitego rozkładu kompleksów związków organicznych.

Krótkotrwałe okresy niedotlenienia powodują, że redukcja dotyczy tylko peryferyjnych obszarów, co daje ograniczone uwalnianie związków fosforu [21].

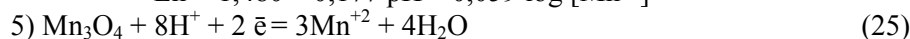
4.4. Przykłady reakcji redoks zachodzących w glebie

Każda z reakcji redoks, przebiegających w środowisku glebowym, opisana jest równaniem Nernsta, w którym obok stosunku formy utlenionej do zredukowanej występuje czynnik pH, będący odbiciem zmian stężenia protonów, pobieranych podczas reakcji pojedynczych par redoks. Ważnym elementem składowym równania Nernsta jest potencjał normalny E_0 poszczególnych par redoks, który odpowiada wartości potencjału tworzącego się przy równoważących się stężeniach formy utlenionej i zredukowanej [22].





$$\text{Eh} = 1,480 - 0,177 \text{ pH} - 0,059 \log [\text{Mn}^{+2}]$$

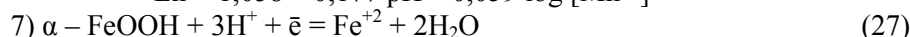


$$\text{Eh} = 1,820 - 0,236 \text{ pH} - 0,089 \log [\text{Mn}^{+2}]$$

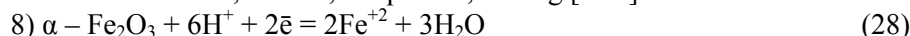
Fe(III) – O \leftrightarrow Fe⁺² – jony



$$\text{Eh} = 1,058 - 0,177 \text{ pH} - 0,059 \log [\text{Mn}^{+2}]$$

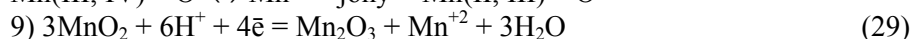


$$\text{Eh} = 0,736 - 0,177 \text{ pH} - 0,059 \log [\text{Fe}^{+2}]$$



$$\text{Eh} = 0,728 - 0,177 \text{ pH} - 0,059 \log [\text{Fe}^{+2}]$$

Mn(III, IV) – O \leftrightarrow Mn²⁺ – jony + Mn(II, III) – O

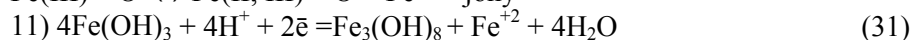


$$\text{Eh} = 1,103 - 0,089 \text{ pH} - 0,015 \log [\text{Mn}^{+2}]$$



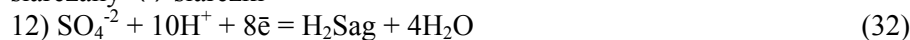
$$\text{Eh} = 1,140 - 0,118 \text{ pH} - 0,030 \log [\text{Mn}^{+2}]$$

Fe(III) – O \leftrightarrow Fe(II, III) – O + Fe⁺² – jony



$$\text{Eh} = 0,743 - 0,118 \text{ pH} - 0,030 \log [\text{Fe}^{+2}]$$

siarczany \leftrightarrow siarczki



$$\text{Eh} = 0,303 - 0,074 \text{ pH} + 0,007 \log [\text{SO}_4^{-2}] / [\text{H}_2\text{S}]$$

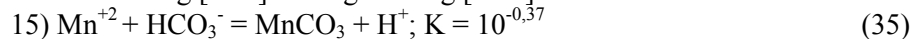


$$\text{Eh} = 0,252 - 0,066 \text{ pH} + 0,007 \log [\text{SO}_4^{-2}] / [\text{HS}^-]$$

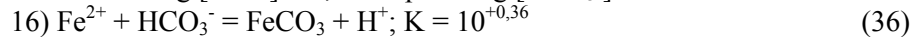
Mn⁺² – i Fe⁺² – sorpcja i strącanie



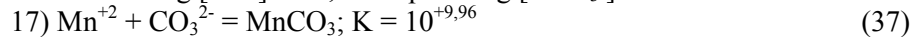
$$\log [\text{Fe}^{+2}] = -\log K + \log [\text{Ca}^{+2}]$$



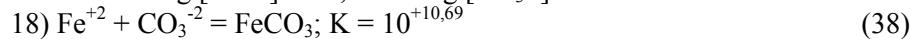
$$\log [\text{Mn}^{+2}] = 0,374 - \text{pH} - \log [\text{HCO}_3^-]$$



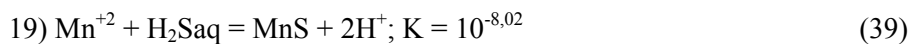
$$\log [\text{Fe}^{+2}] = -0,359 - \text{pH} - \log [\text{HCO}_3^-]$$



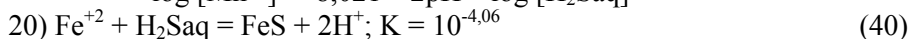
$$\log [\text{Mn}^{+2}] = -9,956 - \log [\text{CO}_3^{2-}]$$



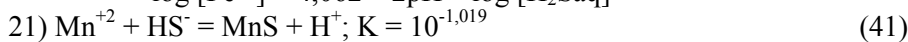
$$\log [\text{Fe}^{+2}] = -10,689 - \log [\text{CO}_3^{2-}]$$



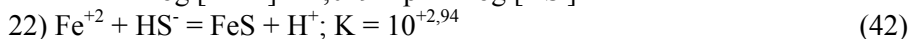
$$\log [\text{Mn}^{+2}] = 8,021 - 2\text{pH} - \log [\text{H}_2\text{Saq}]$$



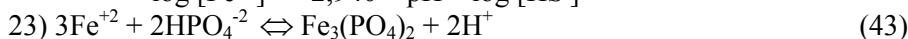
$$\log [\text{Fe}^{+2}] = 4,062 - 2\text{pH} - \log [\text{H}_2\text{Saq}]$$



$$\log [\text{Mn}^{+2}] = 1,019 - \text{pH} - \log [\text{HS}^-]$$



$$\log [\text{Fe}^{+2}] = -2,940 - \text{pH} - \log [\text{HS}^-]$$

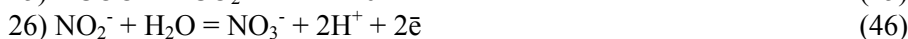


$$\log [\text{Fe}^{+2}] = -0,33 \log K - 0,67 \text{pH} - 0,67 \log [\text{HPO}_4^{-2}]$$

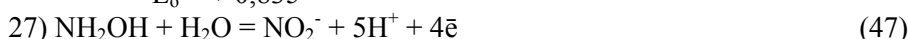
Inne możliwe reakcje redoks:



$$E_o = -0,266$$



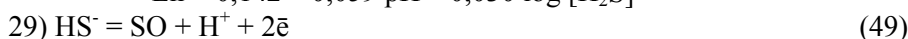
$$E_o = +0,835$$



$$E_o = +0,586$$



$$E_h = 0,142 - 0,059 \text{pH} - 0,030 \log [\text{H}_2\text{S}]$$



$$E_h = -0,065 - 0,030 \text{pH} - 0,030 \log [\text{HS}^-]$$

4.5. Eh gleby a reakcja roślin

Potencjał redoks nie wywiera bezpośredniego wpływu na rośliny, ale związany jest ze zmianami zachodzącymi w roztworze glebowym na skutek niedotlenienia [3]. Odpowiednia zawartość tlenu w powietrzu glebowym na poziomie około 10% (objętościowych) jest konieczna dla prawidłowego wzrostu i funkcjonowania korzeni, które zaopatrują roślinę w składniki pokarmowe. Stwierdzono, że korzystne warunki do rozwoju roślin zachodzą w zakresie Eh 200-750 mV [9].

Przy niedoborze tlenu, który jest akceptorem elektronów w przypadku dobrego natlenienia następuje zahamowanie tego procesu, a oddychanie korzeni nabiera cech fermentacji alkoholowej. W tkankach korzeni gromadzi się wówczas etanol a w roślinie etylen, kwasy organiczne i inne związki powodujące zaburzenia w metabolizmie. Konsekwencją, czego jest słaby wzrost i rozwój korzeni. Są one wówczas cieńsze, krótsze, mają mniej włókników. W skrajnych przypadkach może dojść do ich obumierania. Efektem tego jest zahamowanie wzrostu części nad-

ziemnych rośliny, więdnienie i żółknięcie liści, opadanie kwiatów, co prowadzi do spadku plonu [2, 8, 22].

Stwierdzono, że obniżenie Eh poniżej 300 mV prowadzi do spadku plonu trzciny cukrowej. Reakcja roślin na niedotlenienie zależy od takich czynników jak: temperatura, faza rozwojowa rośliny czy gatunek. Największe zapotrzebowanie na tlen wykazują komórki młode. W odległości 10 mm od czapeczki korzeniowej zapotrzebowanie to zdecydowanie spada.

Największą wrażliwość rośliny wykazują w okresie wschodów i kwitnienia. Zalew w okresie tworzenia organów generatywnych u jęczmienia jarego prowadzi do sterylizacji pyłku i zmniejszenia plonu ziarna, co w innych fazach rozwojowych rośliny nie musi wystąpić. Obserwowano także zmniejszenie tempa wzrostu roślin i pobierania NPK, które było wyraźniejsze we wcześniejszych fazach rozwojowych roślin [15, 22].

Pezeshki i inni [42] odnotowali zmniejszenie całkowitej biomasy u cyprysika błotnego w przypadku ciągłego zalania (Eh ok. 100 mV) i u dwóch gatunków dębów: *Quercus nuttalli* i *Quercus falcata* odm. *pagodaefolia* podczas zalania ciągłego, częściowego i z przerwami, które to zabiegi narzuciły różną dynamikę potencjału redoks. Zanotowano również szybki rozwój korzeni przybyszowych i przetchlinek u cyprysnika błotnego i *Quercus nuttalli*.

Procent przeżywalności badanych roślin: cyprysnika błotnego i dwóch gatunków dębów w zalewach: ciągłym (Eh ok. 100 mV), częściowym (Eh ok. 300) mV i przerywanym (wahania Eh od 100 do 500 mV) wyniósł odpowiednio: 13%, 62% i 37% [16].

Na podstawie badań zostały wyznaczone krytyczne, czyli uniemożliwiające wschody wartości potencjału dla wybranych roślin uprawnych. Wśród testowanych roślin: jęczmień, owies, fasola, len, burak, żyto, wartości krytyczne Eh zawierały się w przedziale 340-450 mV [22].

Odpowiednie natlenienie gleby powoduje, że pierwiastki obecne w glebie przyjmują najwyższy stopień natlenienia. Obniżenie zaś potencjału oksydoredukcyjnego zmienia dostęp składników pokarmowych dla roślin, wywołany zredukowaniem czyli obniżeniem stopnia natlenienia niezbędnych w budowaniu biomasy składników, co odzwierciedla się w ich składzie mineralnym.

Nadmierne pobieranie jednych pierwiastków, jak np. manganu czy żelaza a zahamowanie pobierania innych np. azotu, wywiera wpływ na stosunek tych pierwiastków w uzyskanym plonie. Stosunek N/Mn ze spadkiem Eh zmniejsza się średnio o jednostkę Eh (1 mV) o 0,788. Zawartość Mn w większości przypadków w odrostach trzech traw: kostrzewy trzcinowej, mozgi trzcinowatej i stokłosa bezostnej zwiększyła się przy spadku Eh a zawartość N, P, K, Ca, wyraźnie uległa obniżeniu. Podwyższone stężenie manganu jak również żelaza stwierdza się w przypadku biomasy roślin ryżu, uprawianych na zalewanych polach. Badania przeprowadzone na polach ryżowych wykazały podwyższone wartości Eh w ob-

rębie rizostrefy, co wiąże się z transportem tlenu przez aerenchymę rosnących roślin [37, 39]. W Polsce typową rośliną o podobnej budowie jest sitowie.

Wentylacja pod ciśnieniem wykryta u lilii wodnych (*Nymphaea capensis*, *Nymphaea lotus* odm. *lotus*, *Nymphaea odorata*), dwóch japońskich traw bagiennych (*Ischaemum aristatum* odm. *glaucum*, *Ischane globosa*) i 3 gatunków wierzby (*Salix alba*, *S. cinerea*, *S. viminalis*) powodowała wyższe wartości potencjału redoks w rizosferze tych roślin. W otaczającej korzenie traw i wierzby glebie, Eh przyjmowało ok. 100mV wyższe wartości niż w glebie niepodlegającej wpływom korzeni (120 mV – gleba porośnięta trawą, 200 mV – porośnięta wierzbą). U lilii wodnych Eh dochodziło do ok. 200 mV w obrębie zakończeń korzeni a w glebie oddalonej o 10 cm od rizosfery ok. –100 mV. Występujące różnice potencjału redoks w ciągu dnia i nocy u wierzby i lilii wodnych wynosiły ok. 150 mV. Niższy potencjał wracał do maksymalnych wartości w ciągu dnia, gdy wzrastało promieniowanie słoneczne [42].

5. WPLYW STANU NATLENIENIA NA GLEBĘ I NA RIZOSFERE

Wpływ składu powietrza glebowego na rośliny ujawnia się już w początkowej fazie rozwojowej roślin np. w czasie kiełkowania i wschodów. Niektóre z roślin takie jak: pszenica czy marchew kiełkują przy niskich stężeniach tlenu, inne natomiast takie jak: ogórek, ryż mogą kiełkować w warunkach całkowicie beztlenowych. Inne zaś takie jak burak czy pomidor wymagają w tym okresie dobrego natlenienia [10].

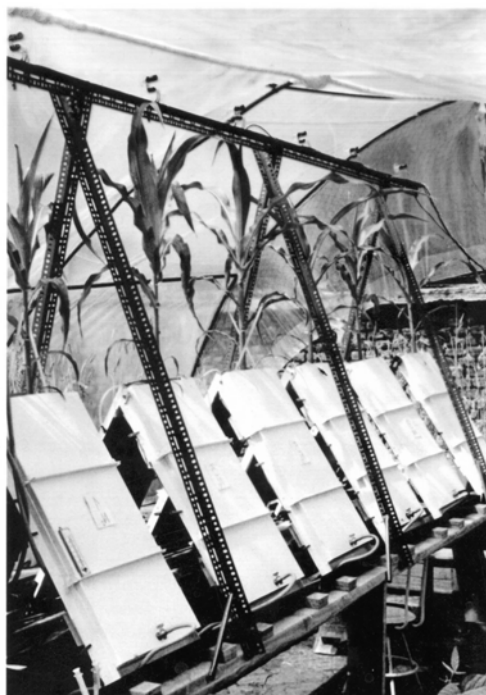
Ograniczone natlenienie w pierwszej kolejności dotyczy respiracji korzeni, natomiast zaburzenia funkcji życiowych roślin, związanych z ograniczeniem wzrostu oraz pobierania wody czy składników pokarmowych, są następstwem zaburzonej respiracji [11]. Z doświadczeń wynika, że ograniczenie respiracji korzeni rozpoczyna się przy stężeniu tlenu rzędu 0,01-0,02 m³·m⁻³. Ta duża tolerancja roślin na niedobór tlenu wynika z wysokiego powinowactwa tlenu do oksydazy cytochromowej, będącej jego końcowym akceptorem. W literaturze podawane są na ogół wyższe wartości stężenia tlenu, które wynikają z utrudnionej dyfuzji tlenu przez błonki wodne znajdujące się na powierzchni korzeni lub też powodowane są ograniczoną dyfuzją w tkance samych korzeni [16, 22].

Stan wypełnienia porów glebowych przez wodę powoduje paradoks ograniczenia transpiracji oraz zjawisko wędnięcia roślin, pomimo, że wokół rizosfery jest pod dostatkiem wody.

Pierwszym objawem niedotlenienia występującego w strefie korzeniowej jest zanik gutacji. Całkowity brak tlenu w strefie korzeniowej objawia się zahamowaniem wzrostu korzeni już po upływie 2-3 minut. Jeżeli ten stan utrzymuje się przez okres nie dłuższy niż 30 minut, wzrost korzenia powraca do normy. Jeżeli natomiast

deficyt tlenu trwa ponad 3 godziny obserwuje się obumieranie korzeni najbardziej wrażliwych na niedotlenienie (tytoń, rośliny motylkowe) a u niektórych roślin obumieranie nawet korzenia palowego. Szczególnie w ciepłe i słoneczne dni już po 24 godzinach ekspozycji beztlenowej następuje trwałe uszkodzenie roślin [11].

Ogólnie w warunkach ograniczonego natlenienia obserwuje się zmniejszenie masy korzeni, które występuje szybciej i w większym stopniu dotyczy korzeni niż części nadziemnych, co objawia się zwiększeniem stosunku biomasy części nadziemnych do biomasy korzeni (rys. 6). Korzenie rosnące w warunkach niedoboru tlenu są grubsze, krótsze, mniej rozgałęzione i jaśniejsze. W przypadku roślin motylkowych posiadają mniejszą ilość brodawek [11]. Charakterystyczną cechą korzeni rosnących w tych warunkach jest aerotropizm, związany z wychodzeniem korzeni na powierzchnię gleby oraz płytki system korzeniowy (zjawisko przeciwne do geotropizmu). Czasami można zauważyć zdolność korzeni do omijania obszarów beztlenowych występujących w glebach. Badania przeprowadzone w rizotronach z roślinami kukurydzy wykazały wrażliwość systemu korzeniowego na niedotlenienie w wariantach rizotronów omywanych przez azot w postaci N_2 (rys. 6).



Rys. 6. Bateria rizotronów dwudzielnych [9]

Fig. 6. The battery of two part rhizotrons [9]

6. REAKCJA GLEBY I CZĘŚCI NADZIEMNYCH ROŚLIN NA STAN AERACJI GLEBY

Reakcja na stres tlenowy zaistniała w strefie korzeniowej, obserwowana w częściach nadziemnych roślin, obejmuje zespół oznak związanych z obumieraniem liści, zahamowaniem częściowym lub całkowitym wzrostu, występowaniem chlorozy i epinasii. Warunki anaerobowe w podłożu powodują zaburzenia homeostazy w całej roślinie, co przejawia się wieloma reakcjami uzależnionymi od nasilenia zaburzeń w aktywności i poziomie hormonów [5, 6].

Odporność poszczególnych gatunków roślin na niedotlenienie w strefie korzeniowej jest zróżnicowana i zależy głównie od temperatury oraz fazy rozwojowej rośliny. Wśród mechanizmów adaptacji roślin można wyróżnić:

- adaptację morfologiczną,
- adaptację funkcjonalną,
- płytkie korzenie się roślin.

Adaptacja morfologiczna polega na rozwoju miękiszu powietrznego, czyli aerenchymy, wewnątrz którego następuje przemieszczanie się gazów z organów podziemnych do atmosfery i z atmosfery do organów niedostatecznie dotlenionych w rizosferze, np. wzrost porowatości korzeni. Aerenchyma tworzy się w wyniku rozdzielania komórek i ich podziału lub też może wywołać jej tworzenie wydzielany etylen poprzez autolizę i dezintegrację parenchymatycznych komórek kory korzenia. U roślin przystosowanych do życia w glebach okresowo bądź trwale zalanych obserwuje się występowanie licznych przestworów, wypełniających 20-60% całkowitej objętości organu. U niektórych roślin dostrzega się wytwarzanie wyspecjalizowanych komórek kolankowych i pneumatoforów, umożliwiających dyfuzję gazów [37].

Adaptacja funkcjonalna polega na dopasowaniu aktywności wydzielanych enzymów do stanu anaerobiozy. W ten sposób następuje zmniejszenie efektu Pasteura poprzez obniżenie aktywności dehydrogenazy etanolowej oraz włączenie w alternatywnych szlaków metabolicznych, prowadzących do tworzenia mniej toksycznych produktów końcowych takich jak: kwas jabłkowy, kwas mlekowy czy szikimowy, w celu usuwania nagromadzonego etanolu [38].

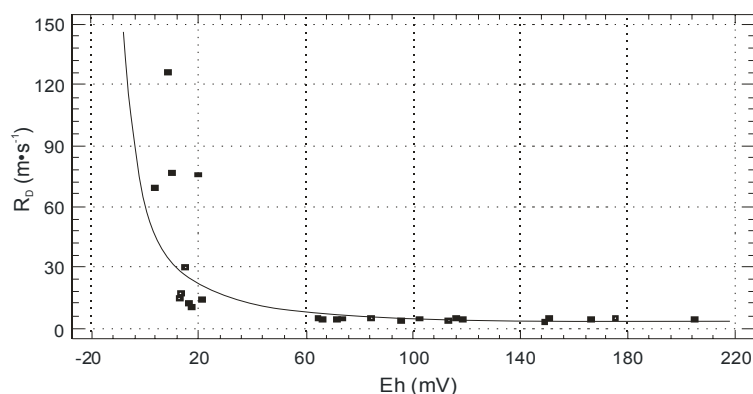
Przejawem adaptacji roślin do warunków ograniczonej aeracji jest płytkie korzenie się roślin, dzięki czemu łatwiejsza i krótsza jest droga tlenu, szczególnie w warunkach uszkodzenia korzenia palowego. Aerotropowy wzrost korzeni, rozwijających się tuż przy powierzchni jest również następstwem ich niedotlenienia [22, 37].

6.1. Opór dyfuzyjny aparatów szparkowych

Aparaty szparkowe komórek miękiszowych liści zbudowane są z dwóch komórek, pomiędzy którymi otwór nazywany szparką, umożliwia wymianę gazową pomiędzy atmosferą zewnętrzną i wewnętrzną liścia. Reakcja aparatu szparkowego liści należy do jednego z najbardziej wrażliwego mechanizmu regulacyjnego rośliny, odpowiedzialnego za bilans cieplny rośliny, poziom transpiracji, intensywność fotosyntezy i oddychania. Przez długi czas sądzono, że za regulację aparatu szparkowego odpowiadają: ciśnienie cząsteczkowe O_2 , CO_2 , światło, potencjał wody w roślinie czy temperatura. Badania jednakże przeprowadzone w ostatnim czasie wykazały związek pomiędzy zamykaniem się szparek a niedotlenieniem w strefie korzeniowej roślin. Zjawisko to zostało udokumentowane przez pomiar oporu dyfuzyjnego (R_D) u roślin takich jak: pomidor, słonecznik, jojoba, bawełna, pszenica i fasola [37]. Zależność pomiędzy oporem dyfuzyjnym aparatów szparkowych a mikrodyfuzją tlenu (ODR) oraz potencjałem oksydoredukcyjnym gleby u roślin: kukurydzy i grochu przedstawiono na rysunkach 7 i 8.

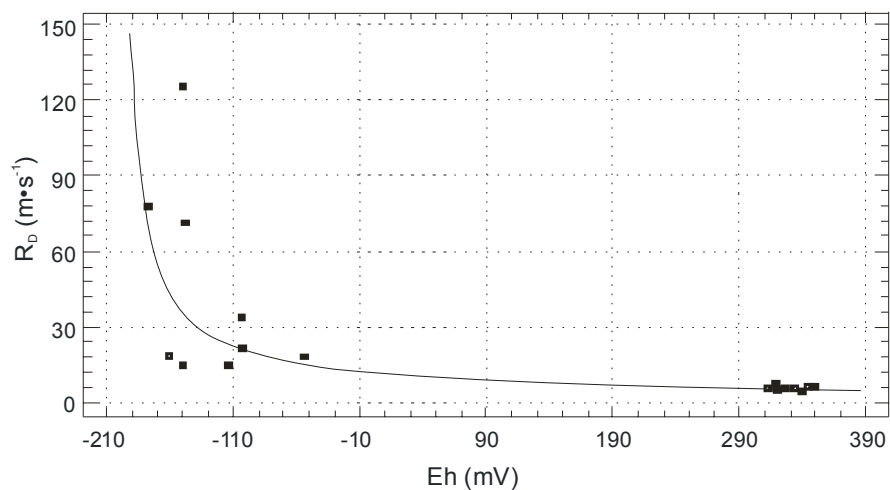
Wzrost oporu dyfuzyjnego w liściach, będący następstwem stresu tlenowego w ryzosferze potwierdził w swoich badaniach Sojka (1992) u 57 gatunków roślin, w większości uprawnych [22].

Uważa się, że zamykanie się szparek związane jest z gromadzeniem w częściach nadziemnych kwasu absyzynowego (ABA). Związek ten oddziałuje na turgor komórek przez spowodowanie migracji jonów potasowych do komórek przyszparkowych i odpływ jonów chloru (rys. 9) [37].



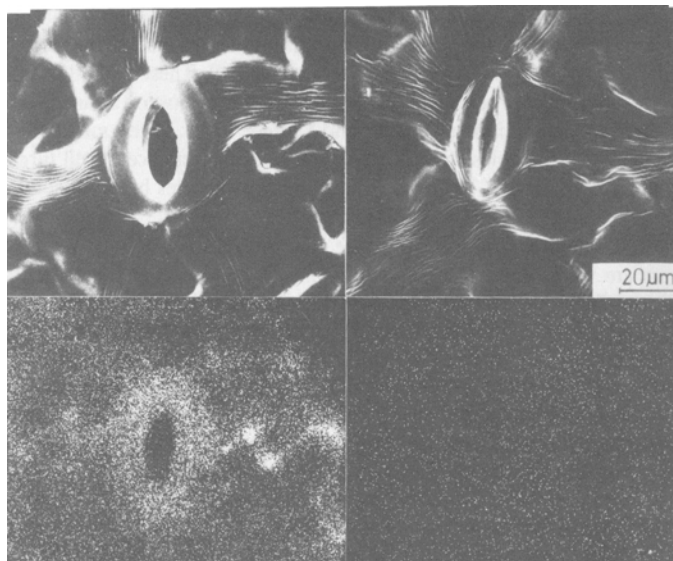
Rys. 7. Opór dyfuzyjny aparatów szparkowych (R_D) w funkcji ODR po 12 dniach trwania stresu tlenowego u roślin grochu *Pisum sativum* cv.[33]

Fig. 7. Stomata diffusive reduction (R_D) as a function of ODR after 12 days of oxygen stress in a pea plants *Pisum sativum* cv. [37]



Rys. 8. Opór dyfuzyjny (RD) w funkcji Eh po 12 dniach trwania stresu tlenowego u roślin grochu *Pisum sativum* cv. [33]

Fig. 8. Diffusive reduction (RD) as a function of Eh after 12 days of oxygen stress in the pea plants *Pisum sativum* cv. [33]



Rys. 9. Elektronowe zdjęcia (powyżej) i odpowiadające im wykonane mikrosondą z promieniami X zdjęcie, przedstawiające rozmieszczenie potasu (poniżej) w otwartych i zamkniętych szparkach u roślin bobu [37]

Fig. 9. Electron probe analyzer picture (upper) and corresponding X-ray microprobe images the potassium (lower) in open and closed stomata of faba bean [37]

Współzależność tę opisuje równanie wykładnicze:

$$R_D = a \cdot ODR^b \quad (50)$$

gdzie: wyznaczone parametry a i b zależne są od gatunku i wieku rośliny.

Badania przeprowadzone na roślinach grochu w komorze fitotronowej w zakresie stężenia tlenu 21-0% wykazywały bezpośredni związek pomiędzy natlenieniem a przyrostem biomasy części nadziemnych i korzeni. (rys. 10 i 11). Natomiast w częściach nadziemnych obserwowano wzrost oporu dyfuzyjnego aparatów szparkowych, który silnie wzrósł przy $ODR < 20 \mu\text{g m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ i $Eh < -110 \text{ mV}$. Podobne zależności wystąpiły w badaniach prowadzonych z roślinami kukurydzy [11].

6.2. Symptomy stresu tlenowego

Niedotlenienie w strefie korzeniowej implikuje szereg zmian dotyczących zarówno budowy zewnętrznej jak i wewnętrznej korzeni oraz w ich funkcjonowaniu i tempie wzrostu. Wpływa to zarówno na zmiany wielkości oraz kształt korzeni (są krótsze, mniej rozgałęzione, jaśniejsze) oraz ich skład chemiczny (wskutek zakłóconego pobierania wody i składników pokarmowych, rys. 10). Obniżenie stężenia tlenu w strefie korzeniowej zmniejsza zdolność penetrowania gleby, co w przypadku 0% O_2 zmniejsza ciśnienie wywierane przez korzenie do 0,13 MPa z 0,4 MPa przy ich pełnym natlenieniu (21% O_2).



Rys. 10. Rośliny grochu *Pisum sativum* cv. w komorze fitotronowej, w poszczególnych obiektach badawczych, o różnym uwilgotnieniu i zagęszczeniu gleby, odpowiadającym odpowiednio natlenieniu A-21; B-10; C-5; D-2,5; E-0 % O_2 [33]

Fig. 10. Peat plant *Pisum sativum* cv. in fitotron camera from respective variant of experiment, at different water content and oxygenation: A-21; B-10; C-5; D-2.5; E-0 % O_2 respectively [33]



Rys. 11. Widok części nadziemnych i systemu korzeniowego roślin grochu *Pisum sativum* cv. z obiektów badawczych o różnym uwilgotnieniu i zagęszczeniu gleby, odpowiadających odpowiednio natlenieniu A-21; B-10; C-5; D-2,5; E-0 % O₂, po wypłukaniu [33]

Fig. 11. Peat plants *Pisum sativum* cv. shoots and root system from different variant of experiment, at different water content and oxygenation: A-21; B-10; C-5; D-2.5; E-0 % O₂ respectively, after washing [33]

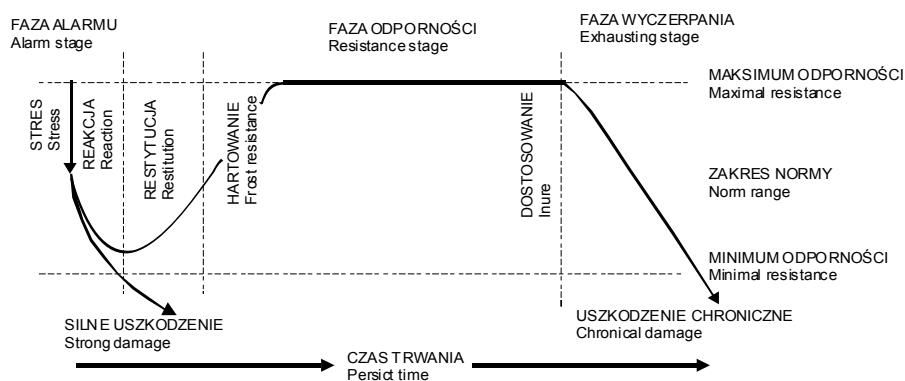
Zaburzenia w pobieraniu składników pokarmowych, spowodowane niedotlenieniem strefy korzeniowej, dotyczą kumulowania w biomase Mn, Fe, Zn i B oraz spadku zawartości K, Mg, Cl i P.

6.3. System obronny w warunkach stresu tlenowego

W warunkach naturalnych obok stresów związanych z wystąpieniem np. wysokiej temperatury, deficytu wody lub zasolenia gleby, niedostatek tlenu pojawia się również często [22, 39, 46] (tab. 5).

Konsekwencje zaistniałych stresów mają charakter dynamiczny i przebiegają wieloetapowo (rys. 12). Pojawienie się stresora powoduje, że organizmy przechodzą kolejne fazy: alarmu, odporności i wyczerpania. Faza alarmu pojawia się w momencie, kiedy poszczególne funkcje życiowe zaczynają znacząco odbiegać od normy, podczas fazy odporności organizm dopasowuje się do stresora a jego funkcja życiowa powraca do normalnego stanu jednakże go nie osiąga. W stadium wyczerpania nasilające lub przedłużające się działanie stresora powoduje, że funkcje życiowe organizmów coraz bardziej znacząco zaczynają odbiegać od normy. Wywołuje to poważne zaburzenia funkcji i struktury, prowadząc ostatecznie do śmierci organizmu.

Mechanizmy zwiększające odporność organizmów na niekorzystne czynniki środowiska, określa termin „adaptacja” i są one przekazywane dziedzicznie.



Rys. 12. Fazowy przebieg odpowiedzi organizmu na czynnik stresowy [44]

Fig. 12. Phases run of organism replay for stress factors [44]

Zakresem swoim obejmują zarówno zmiany strukturalne jak i procesy fizjologiczne oraz reakcje biochemiczne.

Terminem natomiast aklimatyzacja określane są mechanizmy obniżające wrażliwość organizmów na niekorzystne warunki środowiska w czasie trwania ontogenezy (te cechy zatem nie są przekazywane dziedziczne).

Wielość i wzajemne powiązanie czynników środowiskowych, mających wpływ na funkcje gleby oraz bytowanie w niej organizmów roślinnych i zwierzęcych, tworzy bardzo złożony układ pozostający w wewnętrznej dynamicznej równowadze (rys. 13).

Rośliny znacznie różnią się pod względem zdolności przetrwania w środowisku pozbawionym tlenu (głównie wskutek okresowego lub długotrwałego zagęszczenia bądź wysycenia porów glebowych wodą) wynika to z wytworzenia mechanizmów adaptacji: drogą ewolucyjną lub morfologiczną.

Długotrwała zmienność warunków środowiska spowodowała, że przetrwanie roślin było możliwe dzięki długotrwałej adaptacji postępującej drogą ewolucyjną (long-term adaptation) lub też przez organizację wewnętrzną komórek (adaptacja morfologiczna), usprawniając w ten sposób transport wewnętrzny gazów w tkankach aerenchymatycznych np. CO₂ z korzeni do atmosfery i O₂ z atmosfery do korzeni, co równocześnie sprawia dobre natlenienie całego systemu korzeniowego i gleby wokół rizosfery oraz poprzez płytkie korzenienie (lub formowanie korzeni przybyszowych) umożliwia zachodzenie procesu dyfuzji tlenu z atmosfery do korzeni. Istnieje również adaptacja biochemiczna wytworzona poprzez alternatywne szlaki metaboliczne powodujące zmniejszenie efektu Pasteura i usuwanie etanolu z tkanek roślin (short-term adaptation).

Obecność tlenu w powietrzu glebowym nie określa jednoznacznie jego dostępności dla organizmów glebowych, bilans całkowity tlenu bowiem w profilu glebowym zależy od pokrycia jego zapotrzebowania przez dyfuzję z atmosfery. Wiele czynników, takich jak temperatura, wilgotność, dostępność substratu organicznego w glebie, struktura gleby, a także od stan organizmów glebowych oraz pokrywy roślinnej warunkują zapotrzebowanie i dopływ tlenu. Pochłanianie tlenu może spowodować jego wyczerpanie a jeżeli nie jest ono równoważone dopływem z atmosfery może wprowadzić organizmy glebowe w stan stresu tlenowego.

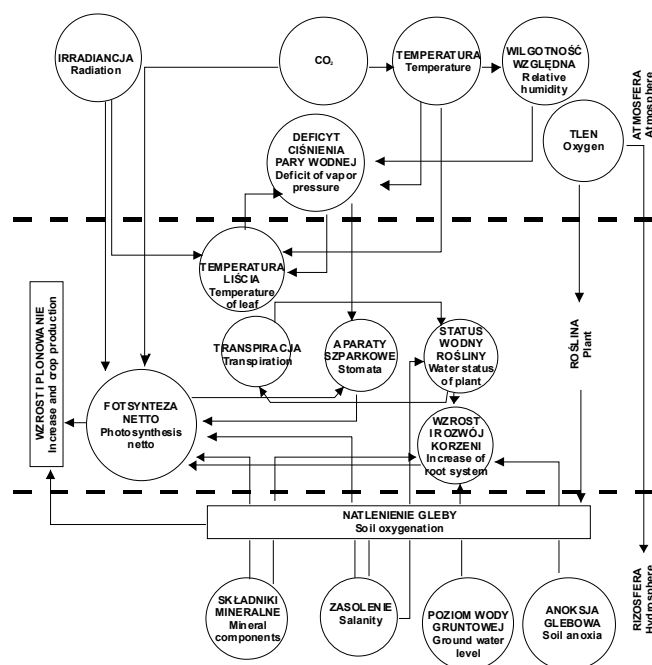
Tabela 5. Stresy abiotyczne doświadczane przez organizmy glebowe [9]

Table 5. Abiotical stresses affected by soil organisms [9]

Rodzaj stresu Type of stres	Wyraża się jako: Expressed as:	Przyczyna Reason
Tlenowy oxygen	Nadmiar wody Excess of water	Zawodnienie, zagęszczenie gleby Flooding, soil compaction
Wodny water	Deficyt wody Water deficient	Susza Drought
Termiczny Thermal	Wzrost temperatury Increase of temperature	Przegrzanie Overheating
	Spadek temperatury Spadek temperatury	Chłód, mróz
Chemiczny Chemical	Wysokie stężenie soli w roztworze High concentration on salts in solution	Zasolenie, nadmierne nawożenie High salinity, Excess of fertilizers
	Środki ochrony roślin Pesticides	Użycie niezgodne z normami Apply of excessive amount
Zanieczyszczenie powietrza Air pollution	Toksyczność Al. Al. toxicity	
	Nadmierna emisja NO _x , SO _x ; NO _x , SO _x excess emission	Zanieczyszczenie powietrza, kwaśne deszcze Air pollution, acid rains
	Obniżenie pH gleby Soil pH decrease	
	Stres oksydacyjny Oxidative stress	Wysokie stężenie O ₃ , wysokie stężenie CO ₂ High O ₃ concentration, high CO ₂ concentration
Fizyczny Physical	Stres oksydacyjny Oxidative stress	Promieniowanie UV, IR, Światła wi- dzialnego, pole magnetyczne UV, IR, visible radiation, magnetic pole

Gradacja stężenia tlenu występująca w glebie, określona jest przez stan: normoksji – kiedy to procesy dyfuzyjne zaopatrują w tlen pory glebowe i korzenie roślin w stopniu wystarczającym, co w pełni pokrywa ich zapotrzebowanie, hipoksji – kiedy w agregatach glebowych tworzą się równocześnie strefy dotlenione i nie dotlenione oraz anoksji – kiedy następuje ograniczenie dyfuzji tlenu z atmosfery, nie pokrywane są potrzeby konsumentów tlenu i panują warunki anaerobowe.

Rozpatrując stan fizjologiczny tkanek roślinnych przez analogię można wyróżnić (rys. 14): normoksję – gdy dopływ tlenu nie ogranicza fosforylacji oksydacyjnej, hipoksję – kiedy zbyt niskie ciśnienie parcjale tlenu ogranicza w mitochondriach



Rys. 13. Wzajemne zależności pomiędzy czynnikami środowiskowymi, decydujące o wzroście i plonowaniu roślin [10]

Fig. 13. Schematic model of processes influencing growth and productivity of plants [10]

tworzenie ATP oraz anoksję – kiedy przeważa tworzenie ATP podczas glikolizy oraz fermentacji [9, 22, 36].

Szlak fermentacyjnego oddychania w komórkach roślinnych (glikoliza) stanowi dodatkowe źródło ATP w komórce podlegającej stresowi tlenowemu, w wyniku którego produktami oddychania pojawiają się etanol i kwasy organiczne, co określane jest efektem Pasteur'a (rys. 15).

Prawidłowe zaopatrzenie korzeni roślin w tlen zależy od stężenia O_2 na powierzchni korzenia i grubości warstw na jego drodze dyfuzji, takich jak: grubość błonki wodnej na powierzchni korzenia oraz jego promień. Maksymalna respiracja korzeni (q_{max}) zależy bowiem od współczynnika radialnej dyfuzji tlenu (D_r) w tkance korzenia i od jego promienia (R). Krytyczne stężenie tlenu (COC) na powierzchni korzenia warunkuje jego respirację, co opisuje równanie:

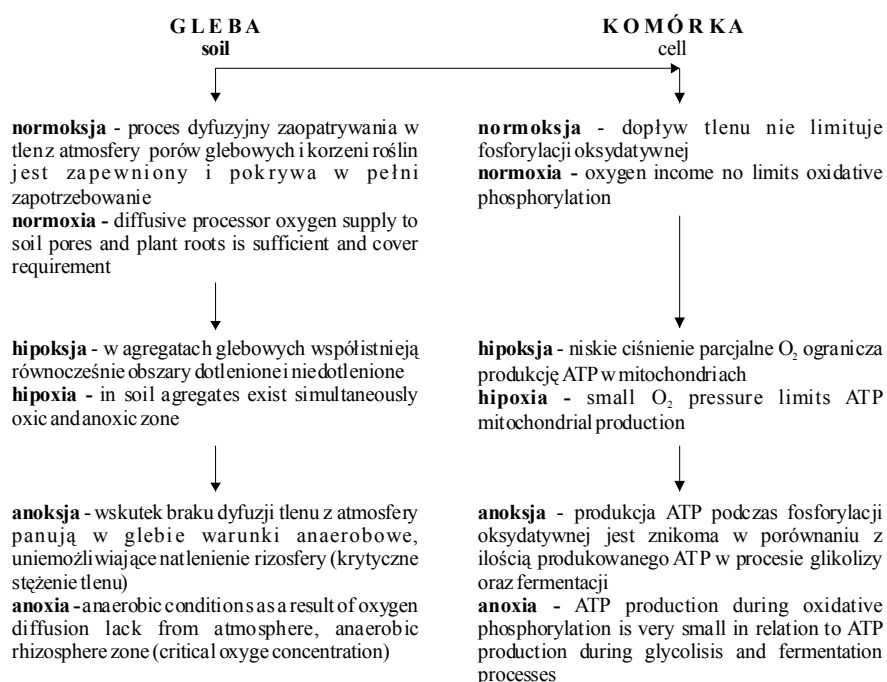
$$COC = q_{max} \cdot R^2 / 4D_r. \quad (51)$$

Analizując powyższe równanie można ustalić, że przy dużym promieniu korzenia i małym współczynniku dyfuzji gazu w jego tkance, krytyczne stężenie tlenu wokół korzenia jest odpowiednio wyższe [22].

6.4. Strukturalne zmiany w tkankach roślinnych wywołane stresem tlenowym

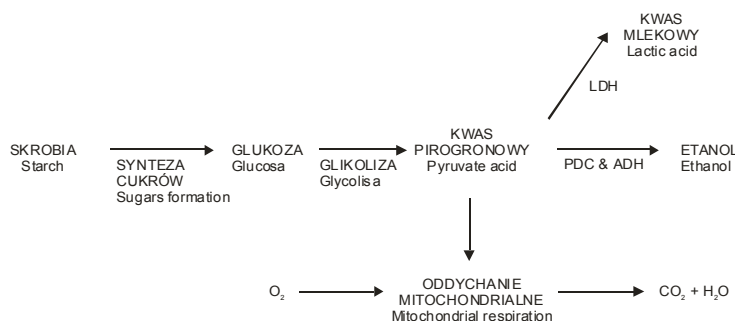
Brak tlenu wywołuje osłabienie transportu elektronów w mitochondriach i inhibicję syntezy adenozyntrójfosforanu (ATP). W warunkach niedostatku energii komórki przechodzą w szlak glikolizy i wytwarzania anaerobowego ATP na koszt metabolizmu kwasu pirogronowego, powstałego z hydrolizy cukrów.

Obserwuje się, że w warunkach anoksji zaburzona zostaje hydroliza skrobi: np. w nie tolerujących anoksji ziarnach pszenicy ustaje proces rozkładu skrobi w endospermie, natomiast u ryżu, bardziej tolerującego stres tlenowy w tych warunkach indukowane jest tworzenie amylazy, enzymu odpowiedzialnego za hydrolizę skrobi [38, 63]. W odpowiedzi na beztlenowe warunki w strefie korzeniowej obserwuje się tworzenie etylenu w częściach nadziemnych roślin [22, 37].



Rys. 14. Porównanie stanu natlenienia występującego w glebie i w komórce roślinnej [10]

Fig. 14. Comparison of aeration status in soil and plant tissues [10]

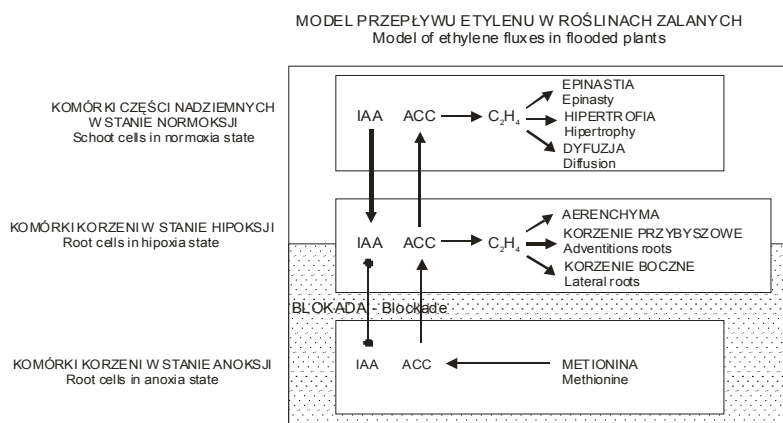


Rys. 15. Szlak fermentacyjnego oddychania w komórkach roślinnych znajdujących się w warunkach hipoksji bądź anoksji [10]

Fig. 15. Outline of fermentative respiration in hypoxic and anoxic plant cells [10]

Mechanizm takiej stymulacji polega na zwiększonej syntezie ACC (kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksyłowego) w korzeniach a następnie jego transport drogą ksylematyczną do części nadziemnych, gdzie przy obecności tlenu ulega przekształceniu w etylen.

Podwyższenie zawartości etylenu w częściach nadziemnych wywołuje epinastię, tj. zmianę kąta odchylenia ogonka liścia od w stosunku do łodygi, co przypomina stan wędnięcia rośliny. Równocześnie z wykrywaną obecnością etylenu dostrzegane jest także powstawanie korzeni przybyszowych i formowanie tkanek aerenchymatycznych [9, 14, 22]. Tworzenie aerenchymy w korzeniach i częściach nadziemnych roślin wodnych oraz roślin tolerujących anoksję umożliwia dotlenienie tkanek będących w stanie hipoksji (rys. 16) [9, 14, 40].



Rys. 16. Model przepływu etylenu w roślinach zalanych [10]

Fig. 16. Model of ethylene fluxes in flooded plants [10]

Wykazano, że stężenie etylenu w powietrzu otaczającym korzeń rzędu $0,1-1,0 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, wywołuje selektywne obumieranie komórek i nekrozę w tkankach korzeni.

Obecność wyższych stężeń ACC i etylenu w korzeniach oraz wzmożona aktywność enzymów sprzyjających jego biosyntezie występuje w przestrzeniach aerenchymatycznych i tkankach korzeni kukurydzy poddanych działaniu zlokalizowanego stresu tlenowego [14, 38].

6.5. Zmiany metaboliczne wywołane niedoborem tlenu

W warunkach stresu tlenowego następuje zarówno w glebie jak i na poziomie komórkowym stopniowe przejście ze stanu normoksji poprzez hipoksję do anoksji. Prowadzi to na poziomie komórki i tkanki do zaburzenia stanu homeostazy, co wiąże się z przesunięciem równowagi oksydacyjno-redokcyjnej w kierunku reakcji utleniania [16] i wyraźnego podwyższenia stężenia reaktywnych form tlenu (RFT), stan ten określany jest mianem stresu oksydacyjnego [11, 36].

W wyniku metabolizmu beztlenowego następuje zakwaszenie cytoplazmy i gromadzenie produktów fermentacji. Obniżenie pH cytoplazmy z 7,3 do 6,8 związane jest z obecnością głównie kwasu mlekowego. Taka zmiana odczynu wywołuje inhibicję dehydrogenazy mleczanowej i aktywację dekarboksylazy pirogronianowej, co prowadzi do akumulacji aldehydu octowego, przekształcanego następnie z udziałem dehydrogenazy alkoholowej (DA) – EC 1.1.1.1 w etanol, będący końcowym produktem metabolizmu anaerobowego. Stwierdzono, że postępujące zakwaszanie cytoplazmy wynika nie tylko z wzrastającego stężenia kwasu mlekowego, lecz również może być spowodowane biernym przeciekiem jonów H^+ z wakuoli przy ograniczonej dostępności ATP oraz inhibicji H^+ -ATP-azy w wakuolach [37].

Przy przedłużonej anoksji, obecność etanolu jako produktu fermentacji, występuje nawet u roślin tolerujących anoksję, które uwalniają go do otoczenia, co zwiększa tolerancję na anoksję obserwowaną nawet u bardzo wrażliwych roślin np. grochu (*Pisum sativum* cv.) [16].

6.6. Reakcja roślin na stres tlenowy

Występowanie stresów środowiskowych wywołanych wysokimi bądź i niskimi temperaturami, suszą, zasoleniem, obecnością metali ciężkich, deficytem składników mineralnych, intensywnym oświetleniem, promieniowaniem UV, wysokim stężeniem ozonu w przyziemnej warstwie troposfery oraz niebezpieczne dla roślin działanie patogenów i infekcji wywołuje podobną reakcję w różnych częściach składowych tkanek roślinnych, objawiającą się wzmożonym tworzeniem reaktywnych form tlenu (RFT) (tab. 6) [7, 8, 11, 18, 49].

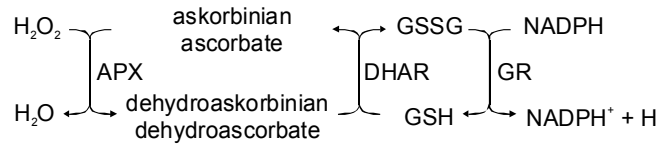
Tabela 6. Reaktywne formy tlenu [10]**Table 6.** Reactive oxygen species [10]

Reaktywne formy tlenu Reactive oxygen species	Symbol Symbol
Tlen singletowy Singlet oxygen	O ₂
Ozon Ozone	O ₃
Rodnik wodoronadtlenkowy Hydroxyl radical	HO ₂ [·]
Aninorodnik ponadtlenny Superoxide radical anion	O ₂ ^{-·}
Nadtlenek wodoru Hydrogen peroxide	H ₂ O ₂

Zmiany dotyczące składu lipidów oraz płynności membran [14], zmniejszenie adenylowego ładunku energetycznego (AEC) [18] oraz zakwaszenie cytoplazmy (acydoza) prowadzą do tworzenia się RFT i peroksydacji lipidów (LP) [14]. Nie-sprzyjające, zatem warunki środowiskowe wywołują obok ubocznych produktów metabolizmu wzrost stężenia RFT, które burzy stan równowagi oksydoredukcyjnej w komórce z dominacją reakcji utleniania, z udziałem tlenu jako głównego akceptora elektronów.

Obecność nadmiernego stężenia RFT wskazuje na istnienie stresu oksydacyjnego, w którym następuje naruszenie równowagi stacjonarnej pomiędzy wygenerowanymi RFT a ich metabolizowaniem, co może wywołać reakcję adaptacyjną [40], lub też nieodwracalne zmiany w metabolizmie lub strukturze komórkowej roślin. Przekazanie sygnału naruszenia równowagi dokonuje się w roślinie poprzez szereg reakcji redoks, które uważane są za kluczowe w uruchomieniu reakcji łańcuchowych i powstaniu wolnych rodników [39] wskutek ograniczonego dopływu energii. Zachowanie na stałym poziomie stosunku NADH/NAD⁺ przez dłuższy czas, u tolerujących anoksję roślin ryżu [16] jest istotne, by roślina przetrwała w warunkach anoksji. Obniżenie zaś proporcji NADH/NAD⁺ stwierdzono u roślin takich jak pszenica i fasola nietolerujących anoksji [16]. Natomiast wiązanie tworzących się w nadmiarze protonów (H⁺) i formowanie NADH, dokonuje się z udziałem metabolizmu kwasu askorbinowego (DHA) i glutationu (GSH), które usuwają RFT w chloroplastach (rys. 17).

Stan oksydoredukcyjny komórki związany np. z reakcją utleniania Fe⁺², która inicjuje powstawanie RFT poprzez reakcję Fentona oraz peroksydację lipidów. Jeśli stan anaerobiozy ulega przedłużeniu, wzrasta zapotrzebowanie na ATP i utlenioną formę wywołuje proces fermentacji, w wyniku którego następuje regenerowanie NAD⁺ z udziałem dehydrogenazy mleczanowej (LDH) i alkoholowej (ADH).



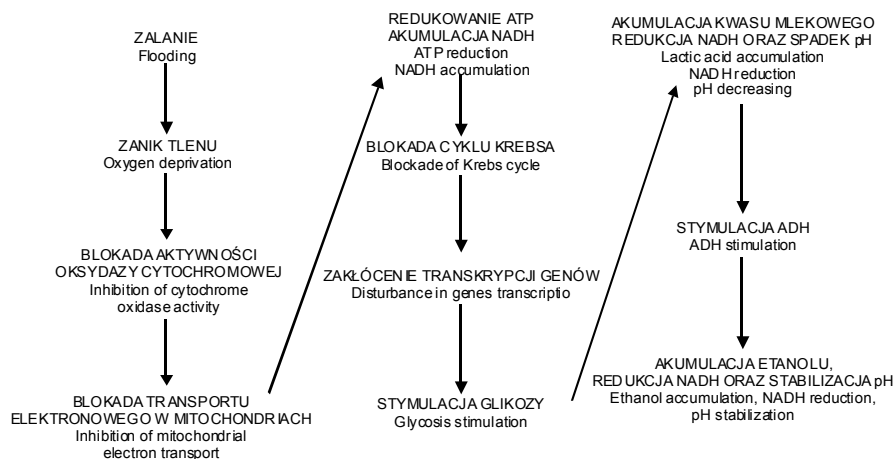
Rys. 17. Cykl redoks askorbinianu w chloroplastach (szlak Halliwell-Asada) [5]

Fig. 17. The redox cycle of ascorbate in the chloroplast often referred to as the Halliwell-Asada pathway [5]

Wiele dowodów wskazuje na istotną rolę metabolizmu lipidów, a szczególnie nienasyconych kwasów tłuszczowych w tworzeniu reakcji obronnych wywołanych działaniem stresów. Dla utrzymania funkcji membran niezbędnym pozostaje zachowanie lipidów, których synteza jest silnie energochłonna i zdecydowanie ograniczona w warunkach braku tlenu. Stąd też w warunkach anoksji początkowo podtrzymywany jest wysoki poziom nienasyconych kwasów tłuszczowych, w następnej kolejności wydzielane są wolne kwasy tłuszczowe i w końcu tworzenie reaktywnych form tlenu, pochodzących z łańcucha transportu elektronowego membran.

Zmiany metaboliczne wywołane anoksją znajdują wyraz w aktywizacji ekspresji genów anoksji [30] i obniżeniu translacji mRNA (rys. 18).

Synteza białek w warunkach anoksji powoduje formowanie się zaledwie 10-20 białek [6], które indukują geny kodujące enzymy biorące udział w hydrolizie skrobi oraz glukozy w procesie glikolizy i fermentacji etanolowej [16], jak również geny nie mające związku z metabolizmem cukrów, lecz wpływające na formowanie się tkanki aerenchymatycznej [37, 38].

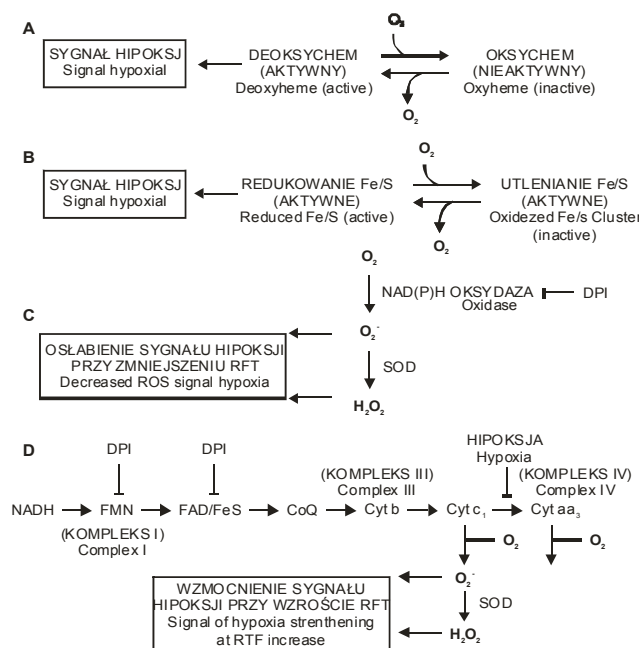


Rys. 18. Regulacja transkrypcji genów wywołana anoksją [30]

Fig. 18. Model of regulation of gene transcription by anoxia [30]

Zmiany: pH, stanu oksydoredukcyjnego, poziomu RFT i AEC uczestniczą w przekazywaniu tych sygnałów ze strefy korzeniowej do części nadziemnej roślin. Jednym z nich są grupy hemu, które pełnią funkcję czujników, wiążąc bezpośrednio O_2 przechodzą w formę utlenioną. W sytuacji malejącego stężenia tlenu następuje ich deoksygenacja (rys. 19). Ten proces uważa się za pierwszy etap reakcji na obecność tlenu. Badania ostatnich lat wskazały na obecność hemoglobiny w korzeniach wielu gatunków roślin. Stwierdzono również obecność dwóch genów kodujących hemoglobinę u *Arabidopsis thaliana*, z których jeden indukowany był w warunkach hipoksji [55, 57, 58] oraz indukcję genu hemoglobiny w korzeniach jęczmienia poddanego stresowi tlenowemu [56].

Dalsze przekazywanie sygnału obecności tlenu następuje w cyklu oksydoredukcyjnym żelaza i siarki, kiedy to utlenione związki żelaza i siarki występują w formie nieaktywnej, natomiast przechodząc w formę zredukowaną dającą sygnał o zaistniałej hipoksji (rys. 19 B). Istotną rolę w dalszym przekazaniu sygnału



Rys. 19. Modele reakcji na obecność tlenu w komórkach roślinnych [26]. A – bezpośredni odbiór obecności lub braku tlenu; B – cykl redoks żelaza i siarki; C – przekształcenie tlenu w ponadtlenek przez oksydazy NAD(P)H; D – inhibicja kompleksu IV (oksydazy cytochromowej c) w mitochondriach

Fig. 19. Models of O_2 sensing [26]. A – direct sensing of the presence or lack of oxygen; B – Fe and S oxidation cycle, C – transformation of oxygen into superoxide through NAD(P)H oxidase; D – inhibition of the complex IV (cytochrome oxidase c) in mitochondria

odgrywa oksydaza NAD(P)H, która katalizuje transformację O_2 do ponadtlenku, ulegającego następnie rozkładowi (dysmutacji) przy udziale SOD (dysmutazy ponadtlenkowej) do H_2O_2 . (rys. 19 C). Na dalszym etapie procesu hipoksji strumień wyciekających elektronów może doprowadzić do powstania reaktywnych form tlenu w kompleksie III [26] (rys. 19 D) i do inhibicji kompleksu IV na etapie łańcucha transportu elektronów w mitochondriach.

Obecność reaktywnych form tlenu w reakcjach na stresy została opisana w różnych warunkach środowiskowych takich jak: susza, wysokie zasolenie, niska temperatura, anoksja, starzenie się oraz wysokie stężenie ozonu, co potwierdza udział RFT w tworzeniu niespecyficzej adaptacji na stres oraz w jego sygnalizacji [60, 63].

Powstałe w warunkach stresowych reaktywne formy tlenu (wolne rodniki), takie jak: anionorodnik ponadtlenkowy, nadtlenek wodoru, oraz tlen singletowy, są ubocznymi produktami metabolizmu komórek. Powstają one w wyniku jednoelektronowego utleniania przez tlen cząsteczkowy wielu zredukowanych form. Chemicznie są one bardziej aktywne niż tlen atmosferyczny (tlen tripletowy). Wytwarzane są one z reguły w mitochondriach i chloroplastach oraz w peroksy-somach i glioksysomach, obecność ich jednakże może doprowadzić do uszkodzenia struktur komórkowych. Formowanie reaktywnych form tlenu (RFT) wymaga zainicjowania poprzez reakcje egzotermiczne jak: jednoelektronowa reakcja redoks czy fotoliza natomiast dalsze etapy: prolongacji i terminacji są już egzotermiczne [36].

U organizmów tlenowych występuje wykształcony antyoksydacyjny system zabezpieczający, który chroni komórki przed reaktywnymi formami tlenu. W warunkach niedotlenienia, rośliny również aktywują taki system obrony.

W antyoksydacyjny system zabezpieczający przed gromadzeniem wolnych rodników zaangażowane są różne związki niskocząsteczkowe [2, 3] oraz również liczne białka enzymatyczne chroniące komórkę przed prekursorami wolnych rodników, których aktywność w warunkach stresowych wzrasta (tab. 7).

U roślin charakteryzujących się odpornością na różne rodzaje stresów środowiskowych stwierdzano zwykle zwiększoną aktywność jednego lub kilku enzymów antyoksydacyjnych [10, 13, 14, 36, 56, 65].

Można zatem stwierdzić, że odporność roślin na stres zależy od zdolności do utrzymywania homeostazy w przypadku działania stresora (rośliny nieodporne) lub zdolności do zmiany homeostazy poprzez adaptację (rośliny odporne). Takie dwa sposoby reakcji umożliwiają roślinom nieodpornym przetrwać przedłużające działanie stresora a w przypadku roślin odpornych umożliwiają pokonanie stresu.

W antyoksydacyjnym systemie obronnym roślin występują obok cząsteczek glutationu, kwasu askorbinowego (witamina C), tokoferoli (witamina E), karotenoidów (witamina A) oraz flawonoidów i hydrochinonów również liczne systemy

enzymatyczne katalizujące np. reakcje dysmutacji anionorodników ponadtlenkowych (Dysmutazy ponadtlenkowe (EC 1.15.1.1)), enzym zawierający hem odpowiedzialny za dysmutację nadtlenu wodoru do wody i tlenu (Katalaza (EC 1.11.1.6)) jak również enzymy katalizujące utlenianie i redukcję glutationu (Peroxidaza glutationowa i Reduktaza glutationowa) [10, 55, 58].

Tabela 7. Antyoksydanty biorące udział w procesie likwidacji wolnych rodników [10]

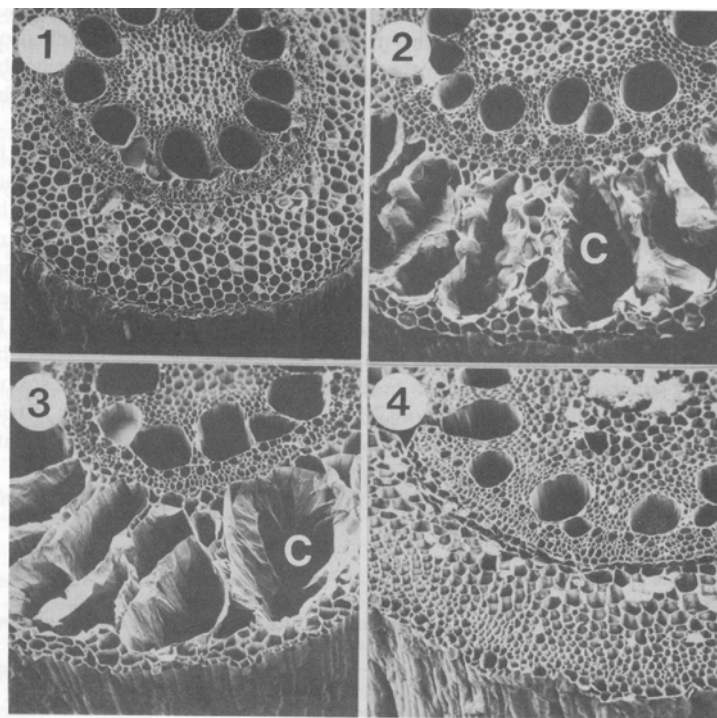
Table 7. Antioxidants scavenging reactive oxygen species [10]

SYSTEM OBRONNY ANTYOKSYDATYWNY U ROŚLIN	
Antioxidant system in plants	
ENZYMATYCZNY	NIE ENZYMATYCZNY
ENZYMATIC	NON ENZYMATIC
Dysmutaza ponadtlenkowa (SOD)	Glutation zredukowany (GSH)
Superoxide dismutase (SOD)	Glutathione reduced (GSH)
Katalaza	Kwas askorbinowy (DHA)
Catalase	Dehydroascorbic acid (DHA)
Peroxidaza glutationowa	Tokoferole (TOH)
Glutathione peroxidase	Reduced tocopherol (TOH)
Reduktaza glutationowa (GR)	Karotenoidy
Glutathione reductase (GR)	Carotenoids
	Flawonoidy, hydrochinony
	Flavonoide, hydroquinone

6.7. Transport wewnętrzny gazów

Wśród gazów, produkowanych w warunkach anaerobiozy w procesach metabolicznych mikroorganizmów i korzeni roślin szczególną rolę pełni etylen. Akumulacja etylenu w glebach następuje również wówczas, gdy występuje niskie stężenie tlenu [33]. Transportowany poprzez tkankę aerenchymatyczną do części nadziemnych etylen powoduje opadanie liści.

Prekursorem etylenu, wytwarzanego w korzeniach, jest kwas 1-aminocyklopropan-1-karboxylowy. Wzrastające stężenie etylenu w komórkach korzeni pełni rolę hormonu, który pobudza wzrost roślin oraz wpływa na morfologiczną i anatomiczną ich adaptację. Stwierdzono, że powstawanie etylenu zachodzi przy obecności niskich stężeń tlenu, nie wytwarza się natomiast w warunkach całkowicie beztlenowych np. w atmosferze azotu [37, 59, 61]. Natomiast etylen produkowany endogennie przy braku tlenu lub obecny na zewnątrz powoduje powstawanie przestworów powietrznych, co przedstawia rysunek 20.



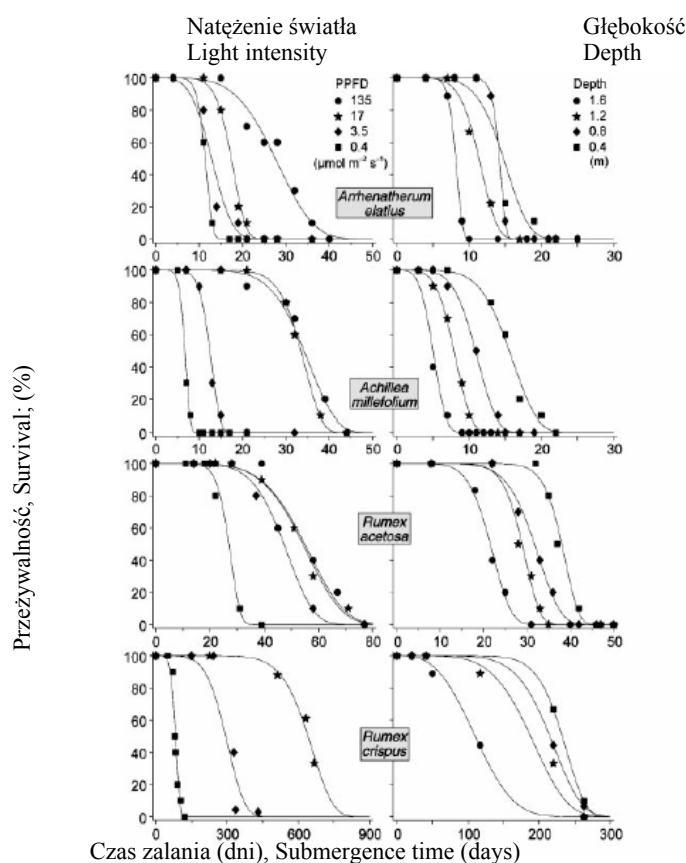
Rys. 20. Przekrój poprzeczny korzeni kukurydzy obserwowany w skaningowym mikroskopie elektronowym. (1) Kontrola, rosnąca w dobrze natlenionym roztworze; (2) korzenie rozwijające się przy $5 \mu\text{l}\cdot\text{dm}^{-3}$ etylenu w powietrzu; (3) korzenie z nie natlenianego roztworu; (4) korzenie rozwijające się w atmosferze azotu (warunki beztlenowe. C - widoczne kortykalne przestrzenie powietrzne [18]

Fig. 20. Transverse section of maize roots under a scanning electron microscope. (1) Control grown in well-aerated solution; (2) root receiving $5 \mu\text{l dm}^{-3}$ ethylene in air; (3) root from nonaerated solution; (4) root receiving nitrogen gas (anoxic treatment). C - cortical air space. [18]

7. ZDOLNOŚĆ ROŚLIN DO PRZETRWANIA W WARUNKACH EKSTREMALNYCH

Zmiany wywołane poprzez okresowe zdarzenia katastrofalne, związane z wylewami rzek, sztormami, czy przewlekłymi opadami w sposób bezpośredni i zasadniczy zmieniają stan uwilgotnienia gleb i wszystkich organizmów w nich bytujących. Bezpośrednia odpowiedź poszczególnych gatunków na zaistniałe zmiany jest zasadnicza, ponieważ przeżycie organizmów wyznaczone jest nie tylko przez krótkotrwałe okresy występujące po zdarzeniach katastrofalnych, lecz również poprzez przebieg całego ciągu wydarzeń pomiędzy tymi zdarzeniami. Zakłócenia stanu występujące w środowisku zależą od częstotliwości i intensywności zdarzeń niekorzystnych w życiu organizmów [61].

Badania przeprowadzone nad wpływem czynników hydrologicznych, określających zdolność do przeżycia wytypowanych gatunków roślin w okresie letnich nawodnień występujących z różną intensywnością, wykazały zróżnicowaną tolerancję badanych gatunków lub też wskazywały na eliminowanie niektórych roślin z obszarów objętych zalewami. Ekstremalne zalewy w górnym biegu Missisipi czy też Renu w roku 1970 oraz 1980 [61] wykazały, że zdolność roślin do przetrwania okresów zalewowych zależy w dużej mierze od intensywności światła pod wodą, które uwarunkowane są od gęstości sedymentów, przeprowadzonych w formę suspensji (rys. 21). Poza zmianami natężenia światła, wywołanymi przez słup wody, istotne znaczenie odgrywa również ciśnienie hydrostatyczne.



Rys. 21. Przeżywalność czterech gatunków roślin w zależności od natężenia światła (PPFD w zakresie 0,4-136 μ) oraz głębokości stagnującej wody (0,4-1,6 m) [61]

Fig. 21. Survival of the four plant species in relation to the light intensity and (PPFD) in the range 0.4-136 μ to the depth submergence (0.4-1.6 m) [61]

Zespół czynników takich jak: głębokość strefy zalania oraz intensywność docierającego światła okazały się być czynnikami warunkującymi przetrwanie roślin. Wykazano małe zróżnicowanie międzygatunkowe w odniesieniu do głębokości zalania. Średnia wartość czasu, przy którym stwierdzono 50% letalność roślin (LT50) na głębokości 1,6 m była połową wartości stwierdzonej na głębokości 0,4 m. Wyniki te były podobne do uzyskanych dla roślin ryżu. Istnieje hipoteza, że w raz ze wzrostem głębokości, przestrzenie wewnątrzkomórkowe wypełnione gazem stają się mniejszego rozmiaru albo też stopniowo wypełniają się wodą. To być może powstrzymuje wewnętrzną wymianę gazową, co w konsekwencji wywołuje obumieranie roślin [61].

Fotosynteza natomiast w warunkach podwodnych przebiega przy zmniejszonym ciśnieniu parcjalnym tlenu, wówczas też stwierdzono duży wzrost przeżywalności roślin przy bardzo małej intensywności światła i wykazano małe zróżnicowanie w tych warunkach pomiędzy gatunkami. Szczególnie dużym zakresem tolerancji wobec słabego oświetlenia odznaczał się *Rumex crispus*, prawdopodobnie ze względu na niezwykle ekonomiczny anaerobowy metabolizm korzeni. Niską tolerancję na słabe oświetlenie wykazały *Rumex acetosa* i *Arrhenatherum elautis*. Wykazano, że *Rumex crispus* potrafi przetrwać, wykazując efektywną fotosyntezę w warunkach zalania nawet 30 dni, podczas gdy *Arrhenatherum elautis* przerywa fotosyntezę w przeciągu kilku dni od momentu znalezienia się pod wodą [61].

8. BADANIA WŁASNE

8.1. Cel i zakres badań

Celem badań przeprowadzonych w ramach projektu KBN nr 5 P06H 044 16 było wykazanie roli roślin w usuwaniu produktów anaerobiozy z gleb organicznych nawadnianych ściekami miejskimi (po II stopniu oczyszczania) oraz poddanych działaniu opadów atmosferycznych.

Badania prowadzono w dwóch etapach:

- etap I – obejmował 3-letnie badania polowe nad wyznaczeniem udziału roślin (rzepaku, wikliny oraz mieszanki traw) w transporcie gazów formowanych na glebach irygowanych ściekami po II stopniu oczyszczenia wprowadzanych każdego roku 10-krotnie w dawce 60 i 120 mm.
- etap II – dotyczył badań modelowych nad emisją gazów z wybranych roślin w zróżnicowanych warunkach aeracyjnych, wywołanych wprowadzeniem ścieków w warunkach kontrolowanych, jakie stwarza komora fitotronowa.

8.2. Stanowisko badawcze

Pole doświadczalne zlokalizowane było w dolinie rzeki Bystrzycy, w północno-zachodniej części Płaskowyżu Nałęczowskiego, w pobliżu oczyszczalni ścieków miasta Lublin w Jakubowicach Murowanych (rys. 22).

Obszar o powierzchni około 11 ha, został podzielony na siedem bloków, z których następnie każdy na trzy kwatery: A, B, C (odpowiadające różnym dawkom nawodnień) (rys. 23). Roślinami testowymi były:

- rzepak (*Brassica napus*)
- wierzba wiciowa: (*Salix americana*) i (*Salix viminalis*)
- mieszanka traw (*Alopecurus pratensis*, *Phalaris arundinacea*, *Festuca pratensis*).

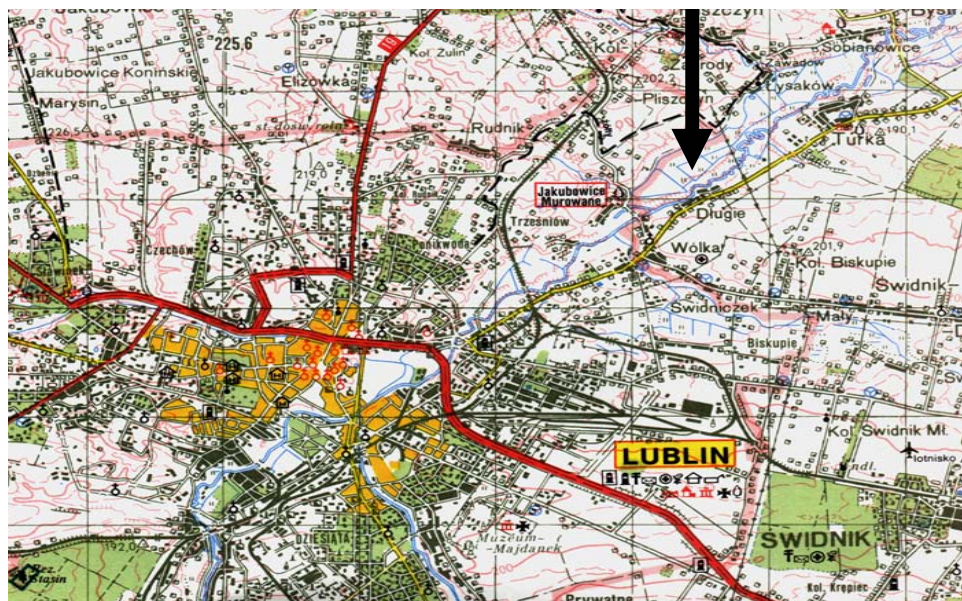
Pod uprawy stosowano kombinacje nawodnień:

A – kontrola (nawadniana tylko przez wody opadowe),

B – w ilości 60 mm ścieków każdorazowo (tab. 8);

C – w ilości 120 mm ścieków każdorazowo.

Rośliny uprawiane były w obszarze zdrenowanym, zapewniającym równomierne uwilgotnienie poletek.



Rys. 22. Lokalizacja pola doświadczalnego
Fig. 22. Experimental field localization

Tabela 8. Charakterystyka ścieków użytych do nawodnień [32]**Table 8.** Characteristic of waste water used for irrigation [32]

Parametry Parameters	Jednostki Unit	Zakres Range
pH	–	6,47-8,41
ChZT	g O ₂ m ⁻³	30,1-56,3
BZT ₅	g O ₂ m ⁻³	8,3-22,6
N-NH ₄	g N m ⁻³	1,1-7,1
N-NO ₃	g N m ⁻³	20,2-38,4
N-tot	g N m ⁻³	22,3-43,6
P-PO ₄	g P m ⁻³	3,1-6,8
P-tot	g P m ⁻³	3,7-7,0
Na ⁺	g Na m ⁻³	24,3-69,4
K ⁺	g K m ⁻³	11,8-27,7
Ca ²⁺	g Ca m ⁻³	59,7-95,2
Mg ²⁺	g Mg m ⁻³	12,6-19,7
SO ₄ ²⁻	g SO ₄ m ⁻³	43,6-116,3
Cl ⁻	g Cl m ⁻³	67,8-121,6
Zn	mg Zn m ⁻³	18-800
Cu	mg Cu m ⁻³	6-198
Pb	mg Pb m ⁻³	7-96

**Rys. 23.** Pole nawadniane ściekami miejskimi po II stopniu oczyszczenia, widoczny klosz do oznaczeń emisji gazów z gleby pokrytej mieszką traw**Fig. 23.** Experimental field after irrigation with waste water after II step of purification, view on the camera for gas emission measurements from the soil planted with mix grasses

Każdą z kwater oprzyrządowano w:

- elektrody platynowe na czterech głębokościach 10, 30, 50, 70 cm (po 3 na każdej głębokości), których końcówki wyprowadzane na powierzchnię gleby umożliwiały połączenie z przenośnym aparatem ORION w celu określenia Eh;
- sączi ceramiczne do pobierania roztworu glebowego, na głębokości 10, 30, 50 i 70 cm w każdym z testowanych poletek;
- sondy TDR do wyznaczania zasolenia i temperatury na analizowanych głębokościach (10, 30, 50 i 70 cm).

8.3. Materiał glebowy

Na obszarze objętym badaniami polowymi występują gleby zaliczane wg klasyfikacji PTG do:

- działu: gleb hydrogenicznych
- rzędu: gleb pobagiennych
- typu: gleb murszowych
- podtypu: gleb torfowo – murszowych.

Do badań modelowych zastosowano materiał glebowy pobrany z poletek doświadczalnych nie poddawanych nawodnieniom ściekami z głębokości 0-20 cm (tabela 9).

8.4. Parametry glebowe i ich zmienność

Wprowadzenie ścieków w pojedynczej dawce (60 mm jednorazowo) powodowało spadek potencjału oksydoredukcyjnego (Eh) na wszystkich badanych głębokościach profilu glebowego, niezależnie od roku, w którym eksperyment był prowadzony. Różnice Eh pomiędzy wartościami kontrolnymi i w poszczególnych dawkach nawodnień różnych głębokościach układały się następująco:

- 10 cm: od 223 do 590 mV;
- 30 cm: od - 89 do 387 mV;
- 50 cm: od - 100 do 407 mV;
- 70 cm: od -113 do 222 mV.

Jak można zauważyć w powierzchniowej warstwie profilu glebowego (0-10 cm) nie zanotowano wartości ujemnych Eh, pomimo zmieniających się warunków klimatycznych podczas prowadzenia eksperymentu. Najwyższe wartości potencjału oksydoredukcyjnego obserwowano w warstwach powierzchniowych 10-50 cm. Poniżej 50 cm wartości Eh pozostawały stale <300 mV, wykazując w ten sposób warunki sprzyjające redukcji połączeń manganu i żelaza.

Na polu A stanowiącym kontrolę, nie irygowanym ściekami miejskimi a zasilanym jedynie przez wody opadowe, potencjał oksydoredukcyjny zawierał się

w granicach: od -43 do 647 mV, przyjmując wartości ujemne na najgłębszym badanym poziomie 70 cm.

Tabela 9. Podstawowe właściwości gleb na badanym poletku doświadczalnym
Table 9. The main soil characteristics in experimental fields

Poletko Field	Warstwa Layer [cm]	Subst.org. Org. matter $\text{g}\cdot(100\text{g})^{-1}$	CaCO_3 $\text{g}\cdot(100\text{g})^{-1}$	Odczyn Reaction pH_{KCl}
1A	0-20	35,19	39,39	7,47
	20-40	41,53	49,30	7,5
	40-60	45,64	45,02	7,51
1B	0-20	61,54	27,69	7,43
	20-40	36,89	48,82	7,54
	40-60	39,15	51,65	7,5
1C	0-20	48,45	33,60	7,4
	20-40	40,63	48,00	7,61
	40-60	26,68	66,22	7,61
2A	0-20	45,28	36,96	7,16
	20-40	47,01	35,40	7,13
	40-60	37,66	51,73	7,61
2B	0-20	36,99	43,76	7,31
	20-40	30,31	48,65	7,24
	40-60	25,10	55,88	7,73
2C	0-20	36,15	32,91	7,56
	20-40	43,53	47,75	7,57
	40-60	36,66	57,16	7,69
3A	0-20	17,22	7,35	7,14
	20-40	14,82	1,85	7,18
	40-60	56,45	0,92	7,17
3B	0-20	16,51	8,06	7,21
	20-40	24,84	2,41	7,26
	40-60	66,74	0,38	6,76
3C	0-20	16,80	3,28	7,12
	20-40	17,91	0,67	7,46
	40-60	23,80	0,27	7,22

Rozkład Eh na poszczególnych głębokościach profilu kontrolnego przedstawiał się następująco:

- 10 cm: Eh = od 160 do 503 mV
- 30 cm: Eh = od 115 do 633 mV
- 50 cm: Eh = od 30 do 557 mV
- 70 cm: Eh = od -43 do 647 mV.

Zasolenie na poletkach doświadczalnych, wyznaczone poprzez przewodniczość elektrolityczną roztworu glebowego, w kolejnych latach eksperymentalnych nie różniło się istotnie między sobą i mieściło się w granicach: $0,03$ - $0,13$ μS .

Na kwaterach obsadzonych roślinnością temperatura gleby oznaczana była na głębokościach: 10, 30, 50 i 70 cm. W okresie trwania doświadczeń od wiosny do jesieni zawierała się w przedziale: 8-35°C. Rozrzut pomiędzy wartościami zarejestrowanych temperatur zależał od pory roku. Najniższe temperatury w zakresie 8-12°C zaobserwowano wczesną wiosną (na przełomie marca i kwietnia) oraz późną jesienią (wrzesień-październik), natomiast średnia temperatura w sezonie wiosenno-letnim wynosiła 23,5°C, zaś średnia temperatura gleby w sezonie letnim w odniesieniu do całego profilu około 30°C, niezależnie od wariantu doświadczenia. Na poletku nie nawadnianym ściekami maksymalna temperatura wynosiła 30°C, natomiast na dwóch kolejnych poletkach B i C dochodziła do wartości 35°C, co wskazuje, że nawodnienie ściekami powoduje wzrost temperatury gleby o blisko 5°C.

8.5. Pomiar emisji gazów (CH₄, CO₂, C₂H₄) z powierzchni pól irygowanych ściekami

Emisję gazów oznaczono w próbach okresowo pobieranych ze szczelnych kloszy plastikowych w kształcie walca o powierzchni 0,5 m² (rys. 23) i komór prostopadłościennych o powierzchni 1 m² (rys. 24), które były zainstalowane w miejscach pobierania:

- stojące na glebie pokrytej roślinnością
- stojące na glebie po usunięciu roślinności.



Rys. 24. Komory do gromadzenia wydzielanych gazów

Fig. 24. Cameras for collecting of released gasses

Klosze ustawiano po uprzednim szczelnym wciśnięciu w glebę podstaw metalowych z otwartym szczytem. Na górnej krawędzi umiejscawianych pierścieni znajdowała się rynienka, w której umieszczono plastikowy klosz. Szczelną dla gazów plombę uzyskano poprzez wypełnienie rynienki podstawy wodą. Dla wyrównania ciśnień na zewnątrz i wewnątrz klosza, umieszczono w nim u-rurkę wypełnioną wodą.

W pokrywie komór zamontowano gumowe korki, przez które strzykawką z igłą pobierane były gazy po 30, 60 i 90 minutach. Pobrane do strzykawki gazy przenoszono do szklanych, odpowietrzonych fiolek o pojemności 9 ml. Po zadozowaniu gazów pobranych strzykawką z kloszy, wieczka fiolek parafinowano w celu zachowania szczelności aż do czasu wykonania analiz w laboratorium.

Skład pobranych gazów analizowany był przy użyciu chromatografii gazowej. Wszystkie oznaczenia wykonano w Instytucie Agrofizyki PAN w Lublinie na zestawie do chromatografii gazowej GC-14A i GC-14B firmy Shimadzu. Chromatograf GC-14A wyposażony był w detektor przewodnictwa cieplnego oraz dwie kolumny, z których jedna zawierała sito molekularne 5A, a druga wypełniona była polimerem organicznym – Porapakem Q. Integrator stanowił zestaw do obróbki danych C-R4 CHROMATOPAC. Parametry chromatografu w danym doświadczeniu wynosiły:

- temperatura detektora: 150°C,
- temperatura kolumny: 80°C,
- temperatura injektora: 150°C,
- gaz nośny – hel o prędkości przepływu 60 ml·min⁻¹.

W drugim zestawie do chromatografii znajdował się detektor płomieniowo-jonizacyjny FID oraz wychwyty elektronów ECD. Obydwie kolumny wypełnione były Porapakem Q.

Zastosowana metoda chromatografii gazowej umożliwiła wykrycie bardzo małych ilości (części milionowych) danego związku w mieszaninie. Dzięki tej metodzie można było dokonać analizy jakościowej i ilościowej w krótkim czasie przy jednokrotnym dozowaniu próbki. Wszystkie oznaczenia gazów wykonano w trzech analitycznych powtórzeniach.

8.6. Udział roślin w transporcie gazów (badania polowe)

Transport metanu i dwutlenku węgla uwalnianych z gleby oraz poprzez rośliny (kukurydzę, rzepak, trawy i wiklinę) po wprowadzeniu ścieków przedstawia tabela 10.

Tabela.10. Transport gazów uwalnianych z gleby oraz poprzez rośliny po wprowadzeniu ścieków miejskich

Table.10. Transport of released gasses from the soil and through plants after irrigation with waste water

Roślina Plant	Czas nawodnień Irrigation time	Dawka nawodnień Irrigation dose	Zakres emisji Emission range (dm ³ ·m ⁻² ·h ⁻¹)			
			CH ₄		CO ₂	
			Gleba Soil	Roślina Plant	Gleba Soil	Roślina Plant
Kukurydza Mays	8-18.06. 1999	B C	0,158 0,187			1,17
	4-13.08. 1999	B C		0,166 0,267		4,24
	17-27.08. 2000	B C		0,163 0,191		
	23.09-01.10. 2000	B C		0,095 0,098		
	17-26.07. 2000	B C		0,0201 0,0252	0,26 0,44	
	29.07-09.08. 2000	B C		0,050 0,058	4,8 8,7	
Rzepak Rape	22-30.08. 2000	B C		0,035 0,038	5,37 5,25	2,12 1,56
	6-14.05. 1999	B C			2,5 2,6	0,90 1,08
	19-28.05 1999	B C	1,05 3,58		3,83 3,55	2,49 3,57
	29.06-09.07 1999	B C		0,12 0,16	3,15 3,02	2,63
	03-13.08 1999	B C		0,18 0,648		
	21-29.09 1999	B C		0,054 0,062		
Mieszanka traw Mix of grassses	12-22.06 2000	B C		0,050 0,062	2,07 2,36	1,55 2,20
	24.07-02.08 2000	B C	0,075	0,067 0,076		2,30 3,47
	23-29.09 2000	B C		0,122 0,152		
	29.05-09.06 1999	B C	0,23 0,28			3,30
	03-13.08 1999	B C		0,048 0,056		
	21-30.09 1999 *	B C	7,55 11,69		0,05 0,19	2,15 2,15
Wiklina Willow	18-28.05 2000	B C		0,23		
	27.06-06.07 2000 **	B C		0,065 0,70	7,55 9,49	
	22.09-01.10 2000	B C		0,081		
			3,30	0,085		

*uwalnianie etylenu poprzez rośliny do wartości 0,012 dm³·m⁻²·h⁻¹,

– ethylene release through plants up to 0.012 dm³ m⁻² h⁻¹,

** uwalnianie etylenu poprzez rośliny do wartości 0,004 dm³·m⁻²·h⁻¹,

– ethylene release through plants up to 0.004 dm³ m⁻² h⁻¹.

8.6.1. Kukurydza

Badania polowe przeprowadzone z użyciem kukurydzy jako rośliny testującej obejmowały cztery cykle badawcze i przeprowadzone były na polach nawadnianych ściekami miejskimi w 1999 roku.

Nawodnienie pól ściekami miejskimi w okresie 8-18.06.99 r. spowodowało wzrost emisji metanu na polu B do poziomu $0,158 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz na polu C do poziomu $0,187 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, przy czym w przypadku emisji metanu z roślin hodowanych na polu nawadnianym podwójną dawką ścieków utrzymywała się ona na istotnie podwyższonym poziomie do dziewiątego dnia od momentu wprowadzenia ścieków. Nawodnieniu towarzyszyła istotnie podwyższona emisja dwutlenku węgla z gleby nawodnionej podwójną dawką ścieków do poziomu $1,17 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po dwóch dobach od momentu zalania powierzchni gleby.

Nawodnienie pól ściekami miejskimi w terminie 4-13.08.99 r. spowodowało podwyższoną emisję metanu z nawodnionych roślin drugiego dnia, od momentu zaistnienia czynnika stresującego, do poziomu $0,166$ i $0,267 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, przy czym podwyższona emisja metanu z roślin kukurydzy hodowanej na polu nawodnionym podwójną dawką ścieków utrzymywała się do końca trwania cyklu. Natomiast nie zanotowano istotnie podwyższonej emisji CH_4 z powierzchni gleby. Nawodnienie natomiast spowodowało istotny wzrost emisji dwutlenku węgla do poziomu $4,24 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z gleby traktowanej podwójną dawką ścieków już podczas drugiej doby od momentu nawodnienia kwater.

Przeprowadzone badania w terminie 17-27.08.99 r. wykazały istotnie zwiększoną emisję metanu z udziałem roślin kukurydzy uprawianych na polach nawadnianych zarówno pojedynczą jak i podwójną dawką ścieków w porównaniu z próbą kontrolną, które wystąpiło trzeciego dnia od momentu nawodnienia pól ściekami i kształtowało się na poziomie $0,191$ oraz $0,163 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ odpowiednio dla roślin hodowanych na polu B i C.

W omawianym cyklu doświadczalnym zanotowano fluktuację emisji dwutlenku węgla, jednakże bez wyraźnego kierunku zmian.

Podczas nawodnienia pola w okresie od 23.09 do 01.10.99 r. emisja metanu utrzymywała się na najniższym poziomie. Powodem tej reakcji była najprawdopodobniej końcowa faza rozwojowa rośliny. Pomimo tego drugiego dnia od momentu zalania zanotowano istotnie podwyższoną emisję metanu przez rośliny hodowane na polu nawadnianym zarówno pojedynczą jak i podwójną dawką ścieków do poziomu $0,095$ oraz $0,098 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

W przypadku omawianego cyklu, nie zaobserwowano istotnych zmian w emisji dwutlenku węgla.

8.6.2. Rzepak

Kontrolę emisji oznaczanych gazów przez rośliny rzepaku przeprowadzono trzykrotnie w sezonie wegetacyjnym 2000 r.

Nawodnienie pól ściekami miejskimi w terminie 17-26.07.2000 r. spowodowało istotnie podwyższoną emisję metanu z nawodnionych roślin podczas drugiej doby, od momentu wprowadzenia czynnika stresującego, do poziomu 0,0201 i 0,0252 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, odpowiednio dla roślin nawadnianych pojedynczą i podwójną dawką ścieków. Czwartego dnia emisja metanu z roślin nawodnionych pojedynczą dawką ścieków wróciła do normy, natomiast emisja z roślin hodowanych na polu C nadal była podwyższona. Nawodnienie spowodowało drugiego dnia istotny wzrost emisji dwutlenku węgla z gleb nawodnionych zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków, odpowiednio do poziomu 1,26 oraz 1,44 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Zanotowano również w tym samym czasie nieznaczny wzrost emisji z roślin hodowanych na polu B i C, odpowiednio do poziomu 1,08 oraz 0,9 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Nawodnienie roślin ściekami w okresie od 29 lipca do 9 sierpnia spowodowało istotny wzrost emisji metanu u roślin hodowanych na polu B do poziomu 0,050 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz na polu C do poziomu 0,058 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 9 dniach od momentu zalania. Ta niezwykle wysoka emisja spowodowana była najprawdopodobniej bardzo wysoką temperaturą gleby (dochodzącą aż do 52,4°C na głębokości około 70 cm).

Nawodnieniu w tym okresie towarzyszył gwałtowny wzrost emisji dwutlenku węgla z pola C, gdzie rośliny traktowano podwójną dawką ścieków, do poziomu 8,7 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz z kombinacji B do poziomu 4,8 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Tak jak w przypadku emisji metanu wzrost ten nastąpił dopiero po dziewięciu dniach od momentu nawodnienia.

Wprowadzenie ścieków miejskich na pola obsiane rzepakiem w terminie 22-30.08.00 spowodowało wzrost emisji metanu z udziałem roślin hodowanych na polu nawadnianym pojedynczą i podwójną dawką ścieków, odpowiednio do poziomu 0,035 oraz 0,038 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po trzech dniach od momentu zalania.

Zaobserwowano ponadto podwyższoną emisję dwutlenku węgla zarówno z gleby nawodnionej, jak i z nawodnionych roślin. Trzeciego dnia na glebie B emisja z powierzchni gleby wzrosła do poziomu 5,37 oraz na glebie C do poziomu 3,25 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja CO_2 z nawodnionych roślin wzrosła do poziomu 2,12 oraz 1,56 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ odpowiednio dla roślin irygowanych zarówno pojedynczą jak i podwójną dawką ścieków.

8.6.3. Mieszanka traw

Badania polowe przeprowadzone w pierwszym i drugim roku doświadczanym obejmowały osiem cykli badawczych.

Nawodnienie pól ściekami miejskimi w okresie 6-14.05.99 r. wyzwoliło jedynie śladową emisję metanu z gleby nawodnionej czwartego dnia od momentu zaistnienia czynnika stresującego. Nawodnienie natomiast spowodowało istotny wzrost emisji dwutlenku węgla do poziomu $2,5 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z gleby nawodnionej zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków, już w czasie drugiej doby nawodnienia pola. Natomiast istotnie podwyższoną emisję CO_2 przez rośliny zaobserwowano czwartego dnia dochodzącą do wartości 0,90 oraz $1,08 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ u roślin hodowanych na polu nawadnianym, zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków.

Nawodnienie roślin pod koniec maja w terminie 19-28.05.99 r. spowodowało bardzo intensywny wzrost emisji metanu na polu B do poziomu $3,58 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz na polu C do poziomu $1,05 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Nałożyły się na to dwa czynniki: nawodnienie pól ściekami miejskimi, jak również wysoka temperatura na polu nawadnianym ($35,8^\circ\text{C}$) w stosunku do temperatury na polu A utrzymującej się na poziomie 14°C .

Nawodnieniu towarzyszyła podwyższona emisja dwutlenku węgla zarówno z gleby nawodnionej, jak i z nawodnionych roślin. Począwszy od 4 dnia na glebie B i C emisja z powierzchni gleby wzrosła do poziomu 3,82 oraz $3,55 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja CO_2 z powierzchni obsianej trawami wzrosła do poziomu 2,49 oraz $3,57 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po tygodniu od momentu zalania powierzchni gleby.

Nawodnienie pól ściekami miejskimi w terminie od 29.06. do 9.07.99 r. spowodowało podwyższoną emisję metanu z nawodnionych roślin pierwszego oraz drugiego dnia od momentu zaistnienia czynnika stresującego do poziomu 0,12 i $0,16 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Natomiast nie zanotowano istotnie podwyższonej emisji CH_4 z powierzchni gleby. Nawodnienie natomiast spowodowało istotny wzrost emisji dwutlenku węgla do poziomu 3,15 oraz $3,02 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z gleby nawodnionej zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków, już podczas drugiej doby od momentu nawodnienia kwater. Natomiast istotnie podwyższoną emisję CO_2 przez rośliny zaobserwowano trzeciego dnia u roślin hodowanych na polu nawadnianym podwójną dawką ścieków. Emisja ta wzrosła do poziomu $2,63 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Nawodnienie roślin w okresie od 3 do 13.08.99 r. spowodowało intensywny wzrost emisji metanu u roślin hodowanych na polu C do poziomu $0,648 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz na polu B do poziomu $0,18 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. W tym czasie zanotowano podwyższenie temperatury na polu B i C do 24°C , w stosunku do temperatury na polu A, utrzymującej się na poziomie 21°C .

Nawodnieniu ściekami towarzyszyła podwyższona emisja dwutlenku węgla zarówno z gleby nawodnionej pojedynczą jak i podwójną dawką. W omawianym przypadku nie uzyskano jednoznacznej tendencji zmian.

Zalanie pól ściekami miejskimi w terminie od 21 do 29.09.99 r. spowodowało podwyższoną emisję metanu z nawodnionych roślin od czwartego dnia od momentu wprowadzenia czynnika stresującego do 0,066 i 0,054 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Zanotowano również tendencję do podwyższonej emisji CH_4 z powierzchni gleby na polu C. W omawianym, jesiennym nawodnieniu pola poziom emisji metanu utrzymywał się na najniższym poziomie w całym omawianym okresie. Nawodnienie natomiast nie spowodowało istotnego wzrostu emisji dwutlenku węgla ani z gleb ani z roślin nawodnionych zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków.

Nawodnienie ściekami miejskimi z pola obsianego mieszanką traw w okresie wiosennym 12-22.06.2000 spowodowało wzrost emisji metanu z roślin hodowanych na polu nawadnianym pojedynczą dawką ścieków do poziomu 0,062 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, począwszy od 3 dnia od ich wprowadzenia do 0,050 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 8 dniach od momentu nawodnienia. Trzeciego dnia od momentu nawodnienia zanotowano istotny wzrost temperatury do poziomu 24°C na polu B i C. Na polu nawadnianym podwójną dawką ścieków emisja wzrosła do poziomu 0,053 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ szóstego dnia od momentu zaistnienia czynnika stresującego do wielkości 0,075 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po ośmiu dniach.

Nawodnieniu pól towarzyszyła podwyższona emisja dwutlenku węgla zarówno z gleby nawodnionej, jak i z nawodnionych roślin. Szóstego dnia w kombinacji B emisja z powierzchni gleby wzrosła do poziomu 2,07 oraz z C, ósmego dnia do wartości wynoszącej 2,36 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja CO_2 z powierzchni obsianej trawami wzrosła zarówno na polu B jak i C odpowiednio do poziomu 1,55 oraz 2,20 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po tygodniu od momentu zalania powierzchni gleby.

Zalanie pól ściekami miejskimi w terminie od 24.07. do 2.08.2000 r. spowodowało podwyższoną emisję metanu z nawodnionych roślin już pierwszego dnia od momentu zaistnienia czynnika stresującego do poziomu 0,076 i 0,067 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, odpowiednio z roślin hodowanych na polu B i C. Emisja metanu w warunkach kontrolnych kształtowała się na poziomie 0,012 do 0,022 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Natomiast nie zanotowano istotnie podwyższonej emisji CH_4 z powierzchni gleby.

Wzrost emisji CO_2 z zalanych roślin zanotowano od trzeciego dnia trwania cyklu, przy czym maksimum wystąpiło po czterech dniach, gdzie emisja dwutlenku węgla wzrosła do poziomu 2,3 oraz 3,47 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z gleby nawodnionej odpowiednio pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków.

Nawodnienie ściekami miejskimi pola obsianego mieszanką traw w okresie jesiennym od 23 do 29.09.2000 r. spowodowało wzrost emisji metanu z roślin hodowanych na polu nawadnianym pojedynczą dawką ścieków do poziomu 0,122 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, czwartego dnia od momentu zalania. Również czwartego dnia

od momentu nawodnienia zanotowano istotny wzrost emisji metanu do poziomu $0,152 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ na polu nawadnianym podwójną dawką ścieków. W omawianym cyklu nawodnień nie wystąpiła podwyższona emisja dwutlenku węgla.

8.6.4. Wiklina

Badania polowe nad emisją gazów z udziałem roślin wikliny, rosnącej na polach nawadnianych ściekami miejskimi obejmowały okres dwuletni. Badania przeprowadzono w latach 1999-2000.

Nawodnienie ściekami miejskimi pola obsadzonego wikliną w okresie wiosennym (29.05-9.06.99 r.) spowodowało wzrost emisji metanu z udziałem roślin hodowanych na polu nawadnianym pojedynczą dawką ścieków do poziomu $0,28 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, począwszy od 3 dnia od momentu zalania do $0,23 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 4 dniach od momentu nawodnienia. Trzeciego dnia od momentu zadziałania ścieków zanotowano istotny wzrost emisji metanu przez rośliny nawadniane podwójną dawką ścieków do wartości $0,221 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Po zastosowaniu nawodnień wystąpiła podwyższona emisja dwutlenku węgla z roślin nawodnionych podwójną dawką ścieków do poziomu $3,30 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po dwóch dniach od momentu irygacji powierzchni gleby.

Nawodnienie roślin w okresie od 3 do 13.08.99 r. spowodowało wzrost emisji metanu u roślin hodowanych na polu C do poziomu $0,056 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz na polu B do poziomu $0,048 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja metanu w warunkach kontrolnych nie przekraczała $0,01 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. W omawianym cyklu nie uzyskano jednoznacznej tendencji w emisji dwutlenku węgla z roślin nawadnianych, zarówno pojedynczą jak i podwójną dawką ścieków.

Nawodnienie pól ściekami miejskimi, obsadzonych wikliną w terminie od 21 do 30.09.99 r. było przyczyną bardzo wysokiej emisji metanu z roślin nawodnionych podwójną dawką ścieków drugiego i trzeciego dnia od momentu zaistnienia czynnika stresującego do poziomu 11,69 oraz $7,55 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja metanu z roślin hodowanych na polu B (pojedyncza dawka ścieków – jednorazowo 60 mm) była podwyższona w porównaniu z kontrolnymi nie przekraczającymi wartości $0,05 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ do emisji rzędu $0,19 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Nawodnienie spowodowało również istotny wzrost emisji dwutlenku węgla do poziomu $2,15 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z roślin nawodnionych podwójną dawką ścieków, podczas trzeciego dnia od momentu nawodnienia.

Rośliny wikliny w omawianym okresie również emitowały do atmosfery etylen. Emisja tego gazu rozpoczęła się już pierwszego dnia po wprowadzeniu podwójnej dawki ścieków i kształtowała się na poziomie $0,004 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja tego gazu osiągnęła maksimum drugiego dnia i wynosiła ona $0,012 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Po trzech dniach od momentu nawodnienia poziom emisji etylenu powrócił do wartości z dnia pierwszego.

Nawodnienie środowiska glebowego w okresie wiosennym 18-28.05.2000 r. podwójną dawką ścieków spowodowało gwałtowny wzrost transportowanego metanu. Emisja z udziałem roślin na polu irygowanym podwójną dawką ścieków dochodziła do $0,23 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Po pierwszej dobie obniżyła się do poziomu $0,05 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, a po pięciu dniach powróciła do wartości kontrolnych.

Zalanie pól obsadzonych wikliną spowodowało istotne podwyższenie emisji dwutlenku węgla z gleby pola zalanego podwójną dawką ścieków po 1 dobie od momentu nawodnienia, nie spowodowało natomiast zmian w emisji CO_2 przy udziale roślin.

Przeprowadzone badania w terminie od 27 czerwca do 6 lipca 2000 r. wykazały istotnie zwiększoną emisję metanu z udziałem roślin wikliny uprawianych na polach nawadnianych zarówno pojedynczą jak i podwójną dawką ścieków w porównaniu z próbą kontrolną, które wystąpiło drugiego i trzeciego dnia od momentu nawodnienia pól ściekami i kształtowało się na poziomie $0,065\text{-}0,070 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, podczas gdy emisja metanu w kombinacji kontrolnej utrzymywała się na poziomie około $0,01 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

W omawianym cyklu doświadczalnym zanotowano podwyższoną emisję dwutlenku węgla ze wszystkich roślin, co najprawdopodobniej związane było z okresem intensywnego wzrostu roślin. Emisja dwutlenku węgla roślin na polu, gdzie zastosowano pojedynczą, jak i podwójną dawkę ścieków była istotnie wyższa od emisji z roślin kontrolnych i wzrosła do poziomu $7,55 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ na polu B trzeciego dnia oraz na polu C trzeciego dnia do poziomu $6,47 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Maksymalna emisja CO_2 z powierzchni obsadzonej wikliną wystąpiła na polu C i wzrosła do poziomu $9,49 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 10 dniach od momentu zalania powierzchni gleby.

Irygacja pól podwójną dawką ścieków spowodowała poprzez rośliny wikliny transport etylenu. Po trzech dniach od momentu nawodnienia pojawił się C_2H_4 na poziomie $0,004 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Nawodnienie ściekami miejskimi pola w okresie jesiennym od 22.09 do 1.10.2000 r. spowodowało wzrost emisji metanu poprzez rośliny wikliny na polu nawadnianym pojedynczą oraz podwójną dawką ścieków odpowiednio do poziomu $0,081$ oraz $0,085 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po pierwszej dobie od momentu zalania. Po 7 dniach od momentu nawodnienia zanotowano istotny wzrost emisji dwutlenku węgla do poziomu $3,3 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ na glebie nawadnianej podwójną dawką ścieków.

9. BADANIA MODELOWE W KOMORACH FITOTRONOWYCH

Do doświadczeń użyto gleby torfowo murszowej (*Eutric Histosol*) o pH w KCl 7,2 i C org. $326 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$. Materiał glebowy (warstwa orna), pobrano z kwater A (nie poddawanych irygacji ściekami (w pobliżu oczyszczalni ścieków Hajdów), na których

przeprowadzano eksperymenty polowe. Glebę po przesianiu przez sito 5 mm, umieszczono w komorach doświadczalnych wykonanych z pleksi (rys. 25). Gęstość gleby doświadczalnej umieszczonej w komorach wynosiła około $0,65 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Badania w fitotronie prowadzono z udziałem trzech roślin: kukurydzy, rzepaku oraz traw przy tych samych parametrach oświetlenia i temperatur.

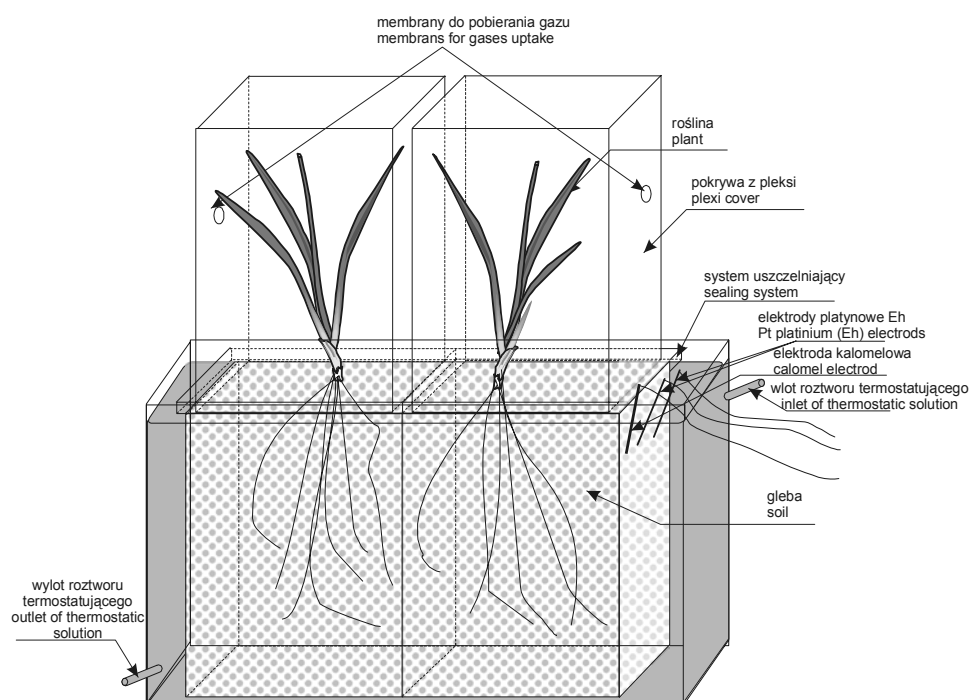
Nasiona kukurydzy (*Zea mays* cv. Alma) kiełkowano w komorze termostatuwanej przez ok. 5 dni, a następnie przesadzano je do komór doświadczalnych. Po ustabilizowaniu się systemu korzeniowego i adaptacji roślin czterotygodniowe sadzonki poddawano irygacji ściekami.

Sadzonki rzepaku (*Brassica napus* cv.) przywożono z pola i po adaptacji roślin do warunków doświadczalnych w fazie 5-6 liścia poddawano eksperymentowi.

Darń trawy przywożono z pola doświadczalnego, gdzie po 3-tygodniowej adaptacji służyły jako materiał doświadczalny.

Warunki fizyczne gleby różnicowano poprzez zmiany dwóch parametrów fizycznych tj. uwilgotnienia gleby i temperatury.

Zaadaptowane sadzonki poddawane były zróżnicowanym warunkom tleno-



Rys. 25. Schemat zestawu doświadczalnego używanego do pomiaru emisji gazów z roślin hodowanych w fitotronie

Fig. 25. Scheme of experimental set for gas emission measurements from cultivated plants in fitotron

wym (warunki kontrolne – około 15 kPa oraz kombinacja zalana). Warunki kontrolne utrzymywane były przez uzupełnianie wilgotności wodą destylowaną, natomiast w kombinacji zalanej na powierzchni nasyconej gleby utrzymywano warstewkę około 5 mm cieczy, do czego użyto ścieków miejskich po drugim stopniu oczyszczenia.

Części nadziemne testowanych roślin utrzymywane były w temperaturze około 23°C, podczas gdy temperatura systemu korzeniowego różnicowana była poprzez zanurzenie komór wypełnionych glebą, w których pozostawał system korzeniowy roślin w układzie chłodzącym do temperatury 6° oraz 14°C. W trzecim wariantcie temperatura zarówno części nadziemnych jak i korzeni utrzymywana była na poziomie 23°C.

Wilgotność względna powietrza utrzymywana była na poziomie 40%, przy stałym oświetleniu o natężeniu 100 W·m⁻² i fotoperiodzie wynoszącym 16/24 identycznie w każdym z przeprowadzonych eksperymentów.

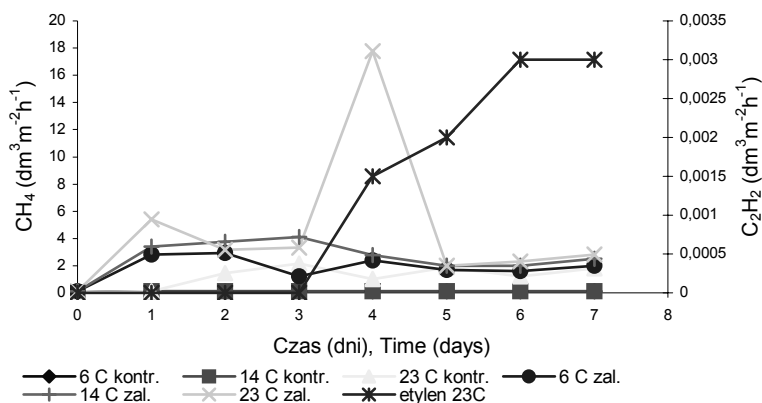
Potencjał redoks mierzono w tych samych terminach, kiedy pobierano próbki gazowe do analiz, codziennie trzykrotnie w odstępach jednogodzinnych.

9.1. Udział roślin w emisji gazów

9.1.1. Rzepak

Doświadczenia fitotronowe z roślinami rzepaku, wykazały znaczny wzrost emisji metanu przez rośliny hodowane w temperaturze 23°C w strefie rizosfery i atmosfery do wartości 0,01 dm³·m⁻²·h⁻¹ po upływie czterech dni od momentu nawodnienia roślin ściekami. Emisja metanu (rys. 26) z roślin zalanych hodowanych w temperaturze rizosfery wynoszącej 14°C. dochodziła do 0,002 dm³·m⁻²·h⁻¹. Poziom emisji roślin kontrolnych nie przekraczał wielkości 0,001 dm³·m⁻²·h⁻¹. Gdy temperatura rizosfery pozostawała na poziomie 6 oraz 14°C nie stwierdzono istotnego wzrostu emisji tego gazu w porównaniu z warunkami kontrolnymi.

Wzrost emisji metanu po dwóch dniach od momentu zalania związany był z równoległym wzrostem emisji dwutlenku węgla (rys. 27). Po dwóch dniach od momentu doprowadzenia ścieków zaobserwowano wzrost emisji dwutlenku węgla z roślin hodowanych w temperaturze 23°C z poziomu poniżej 1 dm³·m⁻²·h⁻¹ do wartości 2,3 dm³·m⁻²·h⁻¹. Zaobserwowano również tendencję podwyższenia emisji dwutlenku węgla przez nawodnione rośliny hodowane w temperaturze 14°C.

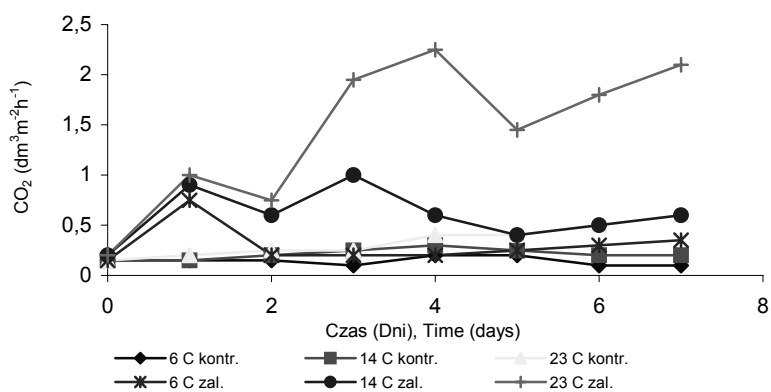


Rys. 26. Emisja metanu oraz etylenu po nawodnieniu roślin rzepaku ściekami miejskimi (przy zróżnicowanej temperaturze rizosfery)

Fig. 26. Methane and ethylene emissions after irrigation of rape plants with municipal waste water at different temperature of rizosphere

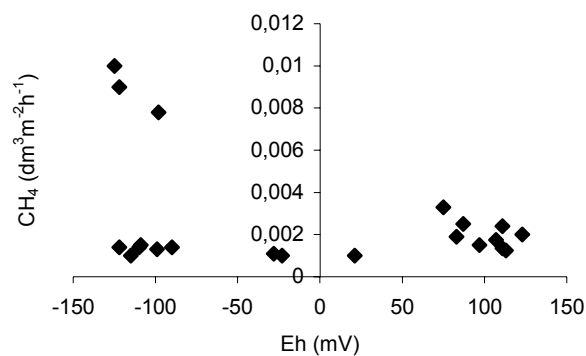
W wyniku zalania gleby ściekami miejskimi po drugim stopniu oczyszczania czwartego dnia od momentu zaistnienia czynnika stresującego pojawiła się emisja etylenu z roślin hodowanych w temperaturze 23°C i która utrzymywała się do końca trwania doświadczenia. Kształtowała się ona na poziomie 0,0015 do 0,003 dm³·m⁻²·h⁻¹.

Zależność CH₄ od Eh pokazuje rysunek 28.



Rys. 27. Emisja CO₂ po nawodnieniu roślin rzepaku ściekami miejskimi przy zróżnicowanej temperaturze rizosfery

Fig. 27. Emission of CO₂ after irrigation of rape plants with municipal waste water at different temperature of rizosphere

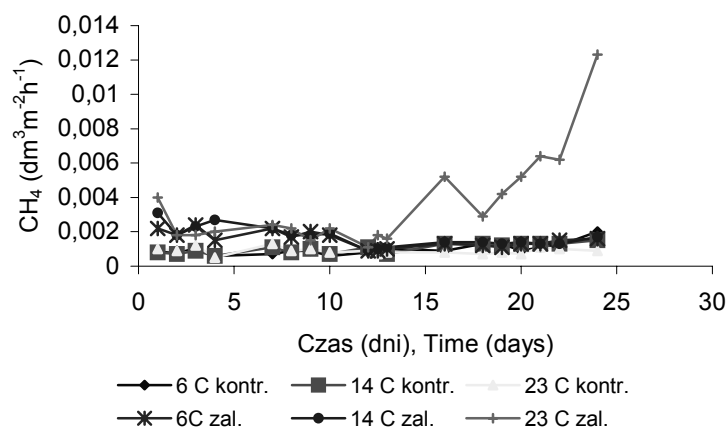


Rys. 28. Zależność pomiędzy emisją metanu a potencjałem redoks gleby (rośliny rzepaku nawodnione ściekami miejskimi)

Fig. 28. Relationship between methane emission and soil redox potential (rape plants after irrigation with waste water)

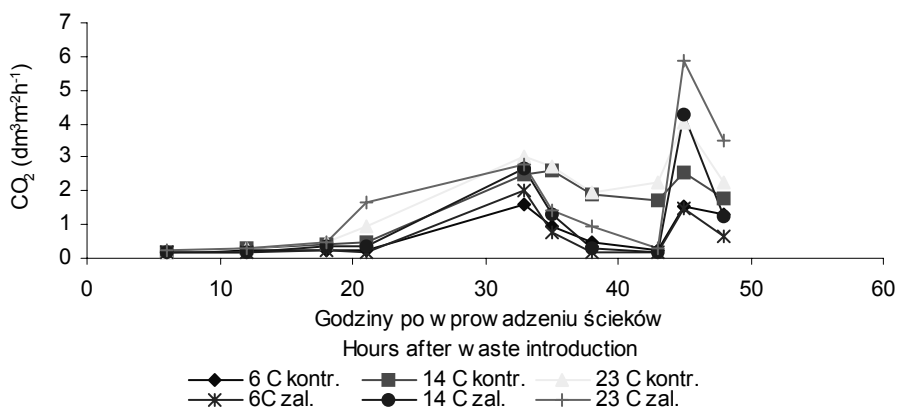
9.1.2. Kukurydza

Eksperyment przeprowadzony przy użyciu kukurydzy, jako rośliny testowanej, wykazał gwałtowny wzrost emisji metanu do poziomu $0,0052 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 16 dniach od momentu wprowadzenia ścieków, a następnie do poziomu $0,0123 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ dwudziestego czwartego dnia doświadczenia. Emisja z roślin



Rys. 29. Wydzielanie metanu przez rośliny kukurydzy nawodnionej ściekami miejskimi przy zróżnicowanej temperaturze ryzosfery

Fig. 29. Methane release through mays plant after irrigation with waste water at different temperature of rizosphere

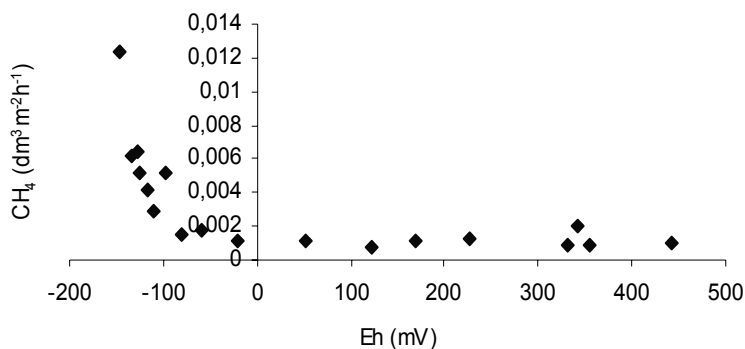


Rys. 30. Emisja CO₂ z roślin kukurydzy nawadnianych ściekami miejskimi (przy zróżnicowanej temperaturze ryzosfery)

Fig. 30. Carbon dioxide release through mays plant after irrigation with waste water at different temperature of rizosphere

pozostających w warunkach kontrolnych, hodowanych również w temperaturze 23°C w strefie ryzosfery, utrzymywała się na poziomie 0,001 dm³·m⁻²·h⁻¹. W temperaturze 6 oraz 14°C w strefie ryzosfery nie zanotowano istotnych zmian w emisji CH₄.

W wyniku systematycznego pomiaru emisji dwutlenku węgla stwierdzono istotny wzrost emisji CO₂ z roślin hodowanych zarówno w temperaturze 14 jak i 23°C. Po 45 godzinach od momentu nawodnienia gleby emisja z roślin hodowanych



Rys. 31. Zależność pomiędzy emisją metanu a potencjałem redoks gleby (rośliny kukurydzy nawodnionej ściekami miejskimi przy temperaturze ryzosfery = 23°C)

Fig. 31. Relationship between methane emission and soil redox potential (mays plants after irrigation with waste water at temperature of rizosphere = 23°C)

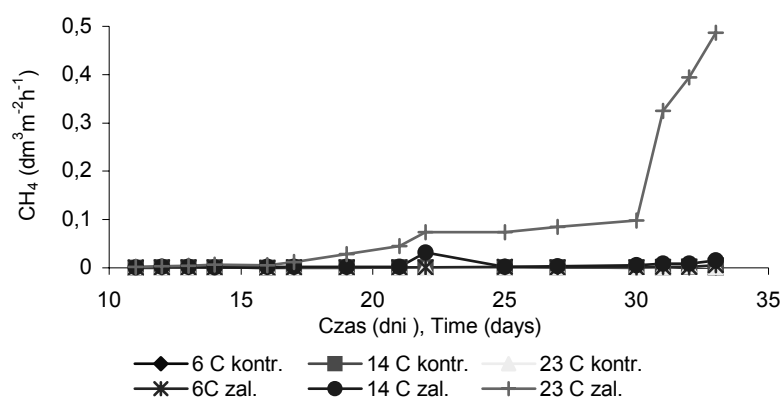
w temperaturze 23°C wynosiła $5,85 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, w porównaniu z emisją rzędu $4,05 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z roślin kontrolnych. Emisja dwutlenku węgla z roślin zalanych, hodowanych w temperaturze 14°C wzrosła do poziomu $4,3 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ i była istotnie wyższa od emisji z roślin kontrolnych rosnących w tej samej temperaturze ryzosfery ($2,55 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

Zmianę emisji dwutlenku węgla przez okres dwudziestu czterech dni nawodnienia roślin kukurydzy ściekami miejskimi przedstawiono na rysunku 29. Istotne zmiany związane z emisją CO_2 zaobserwowano u roślin hodowanych w temperaturze 23°C. Po 12 dniach od momentu zalania poziom emisji dwutlenku węgla osiągnął $10,85 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. W dalszym przebiegu nawodnienia poziom emisji dwutlenku węgla, nie wykazywał istotnych zmian. Zależność CH_4 od Eh pokazuje rysunek 31.

9.1.3. Mieszanka traw

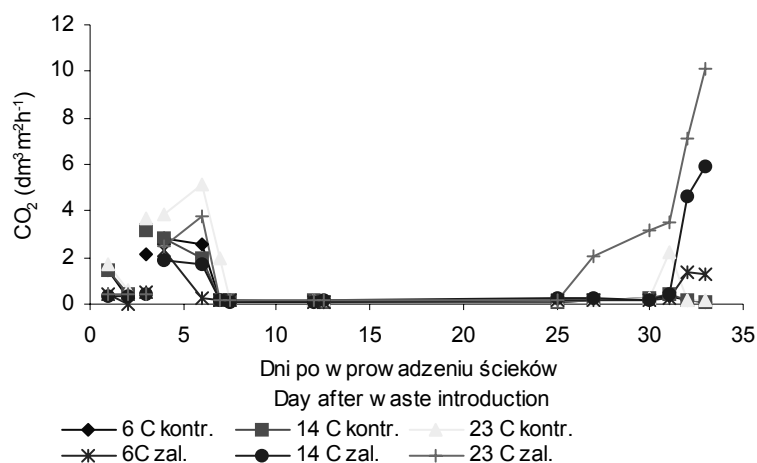
Doświadczenia przeprowadzone przy użyciu mieszanki traw, jako rośliny testowanej, wykazał wzrost emisji metanu do poziomu $0,0116 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 17 dniach od momentu wprowadzenia ścieków, a następnie do poziomu $0,045 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ dwudziestego pierwszego dnia doświadczenia. Po 30 dniach poziom emisji osiągnął $0,098 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, aby po 33 dobach osiągnąć wartość $0,486 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja z roślin kontrolnych, hodowanych również w temperaturze ryzosfery rzędu 23°C utrzymywała się na poziomie $0,001\text{-}0,003 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

U roślin hodowanych w temperaturze 14°C w strefie ryzosfery po 30 dniach poziom emisji metanu osiągnął $0,0053 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, aby po 33 dobach dojść do



Rys. 32. Uwalnianie metanu po nawodnieniu traw ściekami miejskimi (przy zróżnicowanej temperaturze ryzosfery)

Fig. 32. Methane release after irrigation of grasses with waste water (at different temperature of rhizosphere)



Rys. 33. Uwalnianie dwutlenku węgla po nawodnieniu traw ściekami miejskimi (przy zróżnicowanej temperaturze ryzosfery)

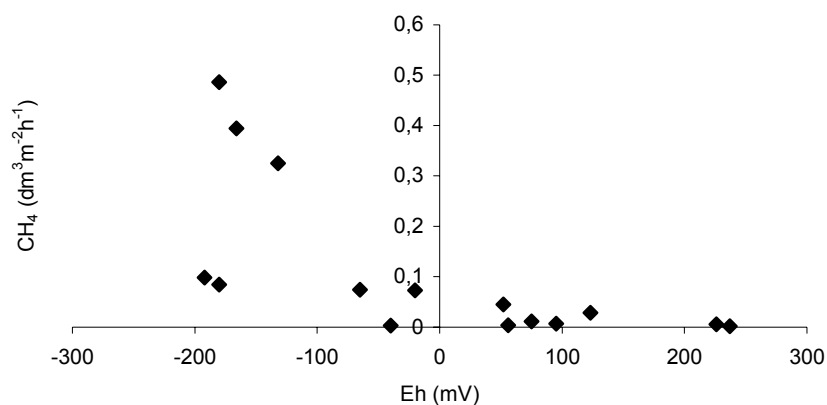
Fig. 33. Carbon dioxide release after irrigation of grasses with waste water (at different temperature of rhizosphere)

wartości $0,015 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja z roślin kontrolnych, hodowanych w temperaturze ryzosfery 14°C pozostawała na poziomie $0,001 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Gdy temperatura strefy korzeniowej utrzymywana była na poziomie 6°C wówczas nie zanotowano istotnych zmian w emisji CH_4 w odniesieniu do warunków kontrolnych.

Istotne zmiany związane z emisją CO_2 zaobserwowano u roślin hodowanych w temperaturze 14 oraz 23°C . Po 32 dniach od momentu zalania poziom emisji dwutlenku węgla osiągnął $4,6 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, a następnego dnia uległ podwyższeniu do poziomu $5,9 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Rośliny hodowane w wyższej temperaturze zareagowały wcześniej, i już od 27 dnia po wprowadzeniu ścieków emitowały więcej dwutlenku węgla ($2,1 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), a po 33 dobach wartości emisji osiągnęła $10,15 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

U roślin hodowanych w temperaturze ryzosfery 14°C po 30 dniach poziom emisji metanu osiągnął $0,0053 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, aby po 33 dobach dojść do wartości $0,015 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja z roślin kontrolnych, hodowanych w temperaturze ryzosfery 14°C utrzymywała się na poziomie $0,001 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Gdy temperatura strefy korzeniowej utrzymywała się na poziomie 6°C wówczas nie zanotowano istotnych zmian w emisji CH_4 w odniesieniu do warunków kontrolnych.

Zależność CH_4 od Eh jest przedstawiona na rysunku 34.



Rys. 34. Zależność pomiędzy emisją metanu a potencjałem redoks (mieszanka traw nawadniana ściekami miejskimi przy temperaturze 23°C)

Fig. 34. Relationship between methane emission and soil redox potential (mix grasses after irrigation with waste water at temperature 23°C)

10. PODSUMOWANIE

Uważa się, że agrocenozy odpowiedzialne są w 75% za produkcję gazów szklarniowych [47]. Przeprowadzone badania miały na celu ocenę wpływu roślin na produkcję, utlenianie i transport metanu z gleby zalanej do atmosfery zarówno w warunkach polowych jak i kontrolowanych, laboratoryjnych. Jak dotąd w niewielkim stopniu poznano zagadnienia związane z wpływem roślin na proces metanogenezy czy formowania się etylenu jak również transport formowanych w podłożu gazów z gleb zalanych do atmosfery.

Celem pracy było oszacowanie, w jakim stopniu rośliny wpływają na emisję gazów z powierzchni gleby. Jak dotąd nie prowadzono zbyt wielu badań zmierzających do określenia, w jakim stopniu roślina uczestniczy w emisji metanu, dwutlenku węgla i etylenu z podłoża anaerobowego jakim jest gleba pozostająca w stanie pełnego wysycenia wodą. Ponadto wprowadzenie ścieków miejskich po II stopniu oczyszczenia stanowiło nowy wariant eksperymentu nasilający stan anaerobiozy, ze względu na zawarte w ściekach składniki.

Obecność roślin, wykazujących zdolność do usuwania produktów anaerobiozy drogą transportu wewnętrznego, wydaje się niezwykle cenna w detoksykacji podłoża, jednakże z drugiej strony wpływa na podwyższenie zawartości transportowanych gazów szklarniowych w atmosferze.

Usuwanie nadmiaru dwutlenku węgla czy metanu z gleb zalanych przyczynia się do zwiększenia dodatniego bilansu globalnego ogrzewania atmosfery.

U roślin kukurydzy będących w fazie intensywnego wzrostu oraz w fazie kwitnienia, poddawanych nawodnieniu zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków stwierdzono istotne podwyższenie emisji metanu przez testowane rośliny w zakresie $0,133-0,267 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. W okresie dojrzewania roślin również obserwowano istotne podwyższenie emisji metanu przez irygowane rośliny, jednakże wielkość tej emisji była na poziomie ok. 50% emisji wcześniejszej.

Nie zaobserwowano istotnych zmian w emisji dwutlenku węgla przez nawadniane rośliny, a jedynie podczas dwóch cykli istotnie podwyższoną emisję CO_2 z gleby nawodnionej podwójną dawką ścieków.

Najniższą emisję metanu spośród czterech przetestowanych roślin wykazywały rośliny rzepaku. Najwyższą emisję metanu na poziomie $0,05-0,06 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ zaobserwowano dla roślin będących w końcowej fazie kwitnienia roślin. Podczas tego cyklu rośliny wykazywały również wysoką emisję dwutlenku węgla w granicach $4,8$ do $8,7 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. W czasie dwóch pozostałych irygacji, rośliny rzepaku również wykazywały istotnie podwyższoną emisję CH_4 oraz CO_2 .

Poziom emisji oznaczanych gazów z mieszanki traw kształtował się na bardzo zróżnicowanym poziomie. W okresie początkowej wegetacji roślin, nie zanotowano emisji metanu z roślin trawy. Natomiast w fazie intensywnego wzrostu utrzymywała się ona na poziomie 1 do $3,5 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Najniższa zaobserwowana emisja metanu w przypadku mieszanki traw wahała się w granicach od $0,05$ do $0,06 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Również w fazie intensywnego wzrostu traw wystąpiła najwyższa emisja CO_2 z roślin na poziomie $3,6 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Emisja metanu z roślin wikliny poddawanych nawodnieniu zarówno pojedynczą, jak i podwójną dawką ścieków uległa istotnemu podwyższeniu we wszystkich przebadanych cyklach i wahała się w granicach od $0,05$ do $0,28 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Po ścięciu roślin wikliny zaobserwowano istotny wzrost emisji metanu. Po ścięciu rośliny *Salix americana* emitowały kilkudziesięciokrotnie więcej metanu. Poziom tego gazu osiągnął wartości $7,5-11,7 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Doświadczenia fitotronowe przy użyciu roślin rzepaku, wykazały znaczny wzrost emisji metanu przez rośliny hodowane w temperaturze ryzosfery i atmosfery na poziomie 23°C do wartości $0,01 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Emisja metanu z roślin zalanych hodowanych w temperaturze ryzosfery 14°C nie przekraczała $0,002 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Rośliny kukurydzy w badaniach modelowych wykazały wzrost emisji metanu do poziomu $0,0052 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 16 dniach od momentu wprowadzenia ścieków, która następnie osiągała wartość $0,0123 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po dwudziestego czterech dniach doświadczenia.

Doświadczenia przeprowadzone przy użyciu mieszanki traw, jako rośliny testowanej wykazały wzrost emisji metanu do poziomu $0,0116 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ po 17 dniach

od momentu wprowadzenia ścieków. Po 33 dniach poziom emisji osiągnął znaczącą wartość $0,486 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Podobnie stwierdzono wzrost emisji dwutlenku węgla z roślin rzepaku hodowanych w temperaturze 23°C do poziomu $2,3 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, natomiast u roślin kukurydzy poziom emisji dwutlenku węgla osiągnął $10,85 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. W przypadku mieszanki traw zanotowano istotne zmiany związane z emisją CO_2 zaobserwowane u roślin hodowanych w temperaturze 14 oraz 23°C , której poziom osiągnął odpowiednio wartości $5,9$ oraz $10,15 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Emisję etylenu natomiast zaobserwowano w przypadku roślin rzepaku, hodowanych w temperaturze ryzosfery wynoszącej 23°C na poziomie $0,0015$ do $0,003 \text{ dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

11. DYSKUSJA

Ostatnie lata obfitują w prace dotyczące pomiarów aktualnej emisji z różnych pól eksperymentalnych [4, 10, 24, 27, 52, 57]. Otrzymane wyniki wykazują dużą różnorodność pomiarów, jednakże wnoszą one niewiele informacji o przyczynach tego zjawiska i ich powiązań, ani o źródłach węgla, z których tworzy się metan. Brak jest również informacji o podstawowych mechanizmach wymaganych przy tworzeniu modeli przepływu gazów, które mogłyby być cenne przy oszacowaniu rozmiarów emisji. Tkanki aerenchymy roślin ryżu i innych roślin tolerujących warunki silnego uwilgotnienia są w stanie transportować szkodliwe gazy np. metan z gleby do atmosfery [15, 16, 64, 65]. Szacuje się, że rośliny z upraw zalewanego ryżu transportują około 80-90% całkowitego, emitowanego metanu.

Emisja przez rośliny zależna jest od procesu dyfuzji. Metan nie jest emitowany strumieniem transpiracyjnym. W pierwszym okresie wzrostu najważniejsze znaczenie w emisji metanu odgrywają liście, podczas gdy emisja poprzez węzły kolanowe (nodules) nabiera znaczenia w okresie późniejszym. Spękania oraz pory w strukturze węzłów kolanowych były również zaobserwowane.

Dotychczas nie prowadzono badań zmierzających do określenia, na ile roślina w sposób aktywny ogranicza emisję metanu ze środowiska anaerobowego. Literatura obejmuje jedynie badania dotyczące transportu metanu przez rośliny ryżu oraz traw [35, 37, 51, 64].

Emisja metanu do atmosfery odbywa się trzema drogami: poprzez dyfuzję molekularną, wydostawanie się pęcherzy gazu (bąbelkowanie) oraz poprzez system naczyniowy roślin. Wielu naukowców udokumentowało, że podstawową drogą emisji metanu są rośliny [10]. Niektórzy z nich podają, że około 90% ogólnej emisji metanu podczas sezonu wzrostu roślin ryżu, uwalnianego jest przez te rośliny [64].

Powszechnie znana jest opinia, że powstawanie metanu jest ściśle związane z temperaturą [64], jednakże nie jest sprecyzowany wpływ temperatury panującej wokół korzeni na procesy nasilającej się anaerobiozy i transportu metanu przez

rośliny. Tworzenie się metanu w glebie kontrolowane jest również przez pH gleby. Optimum pH dla tworzenia się metanu w glebie jest bliskie obojętnemu. Nie wielkie obniżenie pH w kierunku kwaśnym znacznie obniża produkcję metanu [36].

Wodne rośliny emitują metan poprzez zanurzone liście. Metan wytwarzany w osadzie glebowym wpływa do korzeni, przechodzi do pędów i uwalniany jest przez liście roślin wodnych. W większości przypadków metan uwalniany jest raczej przez łodygę (zagregowane pochewki liściowe) roślin ryżu, a nie z blaszek liściowych. Autorzy wykazali obecność mikroporów w aerenchymie, inne niż szparki liściowe na wewnętrznej stronie pochewek liściowych epidermy [18, 37].

Podstawowym czynnikiem towarzyszącym powstawaniu metanu jest zmiana potencjału redoks (Eh) gleby [23]. Spadek potencjału redoks dwójako wpływa na przepływ metanu: 1) bezpośrednio warunkuje ilość i szybkość produkowanego gazu w glebie, oraz 2) inicjuje morfologiczne i fizjologiczne zmiany w samej roślinie, które w efekcie powodują wymianę gazową pomiędzy glebą i atmosferą. Emisja metanu wzrasta 14-17-krotnie przy spadku potencjału z +300 do -200 mV. Większość ujemnych zjawisk związanych z niedostatecznym natlenieniem powodowana jest bezpośrednim deficytem tlenu w procesach metabolicznych. Efekty pośrednie ujawniają się, gdy niedobór tlenu utrzymuje się przez dłuższy czas.

12. WNIOSKI

Przeprowadzone badania pozwoliły wykazać rolę roślin w usuwaniu produktów anaerobiozy z gleb nawadnianych opadami atmosferycznymi i zalewanymi ściekami miejskimi z równoczesnym określeniem dynamiki procesów glebowych, mających wpływ na źródła i przemiany CH_4 , CO_2 i C_2H_4 w badanych glebach.

W badaniach polowych:

1. Poziom procesów redukcji nawadnianych gleb zależał od dawki wnoszonych ścieków i temperatury
2. Poletka po nawodnieniu różniły się temperaturą wynoszącą 1-5°C na głębokości 10 cm między trzema wariantami doświadczenia: A (kontrolnym), B (z pojedynczą dawką ścieków) i C (z podwójną dawką ścieków)
3. Obniżenie potencjału oksydoredukcyjnego (Eh) od początkowej wartości 450-550 mV zależało od przemieszczania się frontu zwilżania i po dwóch dniach osiągało wartości ok. -200 mV na głębokości 70 cm, przy podwójnej dawce ścieków; w poziomach (10-30 cm) Eh nie osiągało wartości ujemnych.
4. Strumienie gazów emitowanych do atmosfery z powierzchni irygowanych pól wynosiły:
 - $9,49 \text{ dm}^3 \cdot \text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,
 - $11,7 \text{ dm}^3 \cdot \text{CH}_4 \text{ m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

5. Stwierdzona emisja gazów z udziałem badanych roślin wynosiła dla:

- wikliny – 7,5-11,7 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,
- mieszanki traw – 0,05-3,0 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,
- kukurydzy – 0,133-0,267 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,
- rzepaku – 0,05-0,06 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

W badaniach modelowych:

6. Stwierdzono zależność emisji metanu przez nawodnione rośliny hodowane w temperaturze rizosfery 23°C oraz 14°C od potencjału redoks. Zaobserwowano znaczący wzrost emisji metanu przy Eh poniżej –110mV odpowiednio dla wyższej i niższej temperatury w strefie korzeniowej hodowanych roślin.

7. Wykazano znaczący wzrost emisji przez rośliny hodowane w temperaturze rizosfery wynoszącej 23°C następujących gazów:

- metanu – 0,01; 0,0123 oraz 0,486 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,
- dwutlenku węgla – 2,3; 10,85 oraz 10,15 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,
- etylenu – 0,0015-0,003 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,

odpowiednio dla rzepaku, kukurydzy i mieszanki traw.

Stwierdzenie ogólne:

8. Uprawa roślin (zarówno jednorocznych jak i wieloletnich w warunkach ograniczonej aeracji gleby) wykazała znaczący ich udział w emisji gazów szklarniowych, przewyższając wielokrotnie (2-200 razy) emisję z powierzchni gleby nie pokrytej roślinnością.

13. PIŚMIENNICTWO

1. **Abelson P.H.:** Science (Washington, D.C.), 241, 1569, 1998.
2. **Albrecht G. Wiedenroth E.M.:** Protection against activated oxygen following re-aeration of hypoxically pretreated wheat roots. The response of the glutathione system. J. Exp. Bot., 45, 273, 449-455, 1994.
3. **Alscher R.G., Donahue J.L., Cramer C.L.:** Hypoxia-inducible factor 1: master regulator of O₂ homeostasis. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells. Physiol. Plant., 100, 224-233, 1997.
4. **Arora A., Byrem T.M., Nair M.G., Strasbugt G.M.:** Modulation of liposomal membrane fluidity by flavonoids and isoflavonoids. Arch. Biochem. Biophys. 373, 102-109, 2000.
5. **Asada K.:** Ascorbate peroxidase – hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. Physiol. Plant., 85, 235-241, 1992.
6. **Avsian-Kretchmer O., Eshdat Y., Gueta-Dahan Y., Ben-Hayyim G.:** Regulation of stress-induced phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase expression in citrus. Planta, 209, 469-477, 1999.
7. **Bartosz G.:** Druga Twarz Tłenu. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa, 1995.
8. **Bartosz G.:** Oxidative stress in plants. Acta Physiol. Plant., 19, 1, 47-64, 1997.
9. **Bennicelli R.P.:** Wpływ zlokalizowanego stresu tlenowego w glebie na rozwój korzeni i części nadziemnych kukurydzy (Modelowe badania rizotronowe). Acta Agrophysica, 3, 1994.
10. **Bennicelli R.P.:** Indukcja systemu obronnego u pszenicy i pszenżyta w warunkach stresu tlenowego. Acta Agrophysica, 75, 2002.

11. **Bennicelli R.P., Stępniewski W., Zakrzhevsky D.A., Balakhnina T.I., Stępniewska Z., Lipiec J.:** The effect of soil aeration on superoxide dismutase activity, malondialdehyde level, pigment content and stomatal diffusive resistance in maize seedlings. *Environ. and Exp. Bot.*, 39, 203-211, 1998.
12. **Black H.:** Absorbing possibilities: Environmental Health Perspective. Vol. 103, No. 12, 1995.
13. **Boyajian G., Carrieri L.H.:** Phytoremediation: A clean transition from laboratory to market-place. *Nature Biotechnology*, 15, 127-128, 1997.
14. **Chirkova T.V., Novitskaya L.O., Blokhina O.B.:** Lipid peroxidation and antioxidant systems under anoxia in plants differing in their tolerance to oxygen deficiency. *Russian J. Plant Phys.* 45(1), 55-62, 1998.
15. **Crawford R.M.M., Braendle R.:** Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Exp. Bot.*, 47, 145-159, 1996.
16. **Crawford R.M.M., Zochowski Z.M.:** Tolerance of anoxia and ethanol toxicity in checkpea seedlings (*Cicer arietinum L.*), *J. Exp. Bot.*, 35, 1472-1480, 1984.
17. **Drew M.C.:** Soil aeration and plant root metabolism. *Soil Sci.*, 154, 4, 259-268, 1992.
18. **Drew M.C.:** Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 48, 223-250, 1997.
19. **Drew M.C.:** Sensing soil oxygen. *Plant Cell Environment*, 13, 681-693, 1990.
20. **Eltner E.F.:** Oxygen activation and oxygen toxicity. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33, 73-96, 1982.
21. **Gallego S.M., Bernavides M.P., Tomaro M.L.:** Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: evidence for involvement of oxidative stress. *Plant Sci. Lim.* 121, 2, 151-159, 1996.
22. **Gliński J., Stępniewski W.:** Soil Aeration and Its Role for Plants. CRC, Boca Raton, 1985.
23. **Gliński J., Stępniewska Z., Ostrowski J.:** Ekologiczne aspekty gospodarki wodą w glebach Polski. „Znaczenie warunków tlenowych gleb w programach melioracyjnych”. *Problemy Agrofizyki* nr 67, 1992.
24. **Grihko V.P., Glick B.R.:** Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 39, 1-9, 2001.
25. **Hanhijarvi A.M., Fagerstedt K.V.:** Comparison of carbohydrate utilization and energy charge in the yellow flag iris (*Iris pseudacorus*) and garden iris (*Iris germanica*) under anoxia. *Physiol. Plant.*, 93, 493-497, 1995.
26. **Hausladen A., Alscher G.R.:** Glutathione In: Atioxidants in Higher Plants. CRC Press, 1-30, 1993.
27. **Hodges D.M., Forney C.F.:** The effects of ethylene, depressed oxygen and elevated carbon dioxide on antioxidant profiles of senescing spinach leaves. *J. of Exp. Bot.*, 51, 344, 645-655, 2000.
28. **Hoeks J.:** Effect of leaking natural gas on soil and vegetation in urban areas, Wageningen, 1972.
29. **Huang B., Liu X., Fry J.D.:** Shoot physiological responses of two bentgrass cultivars to high temperatures and poor soil aeration. *Crop Science*, 38, 1219-1224, 1998.
30. **Imlay J.A., Linn S.:** DNA damage and oxygen radical toxicity. *Science*, 240, 1302-1309, 1986.
31. **Jackson W.T.:** Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36, 145-174, 1985.
32. **Kotowski M.:** Dynamika przemian chemicznych w ściekach i wodach. W III^o oczyszczania ścieków miejskich w agrosystemach. Raport końcowy PBZ –31-03 pt., „Opracowanie zintegrowanego systemu oczyszczania ścieków miejskich połączonego z nawadnianiem upraw przemysłowych” 21-50, Lublin, 1998.
33. **Lech D.:** Wpływ stanu natlenienia na opór dyfuzyjny aparatów szparkowych liści grochu. Praca magisterska AR Lublin 1993.
34. **Levitt J.:** Response of Plants to Environmental Stresses, Academic Press, New York, 1980.
35. **Lynch J.M., Harper S.H.T.:** Formation of ethylene by a soil fungus. *J. Gen. Microbiol.*, 80, 187, 1974.
36. **Łata. B.:** Mechanizmy chroniące roślinę przed stresem oksydacyjnym, wywołanym niekorzystnymi warunkami środowiska. *Post. Nauk Roln.*, 6, 115-132, 1998.

37. **Marschner H.:** Mineral nutrition of higher plants. Academic Press. Harcour Brace Jovanovich, Publishers. London San Diego New York Berkeley Boston Sydney Tokyo Toronto. 14.2.3. Aeration 436-440, 1986.
38. **McKersie B.D., Leshem Y.Y.:** Stress and stress coping in cultivated plants, Kluwer Academic Publisher, 1994.
39. **Monk L.S., Fagerstedt K.V., Crawford R.M.M.:** Superoxide dismutase as an anaerobic polypeptide. A key factor in recovery from oxygen deprivation in *Iris pseudocorus*? *Plant Physiol.*, 85, 1016-1020, 1987.
40. **Moran J.F., Becana M., Iturbe-Ormaetxe I., Frechilla S., Klucas R.V., Aparicio-Tejo P.:** Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta*, 194, 346-352, 1994.
41. **O'Neil P.:** *Chemia Środowiska*, PWN Warszawa-Wrocław, 1998.
42. **Pezechki S.R., Pardue J.H., Delaune R.D.:** The influence of soil oxygen deficiency on alcohol dehydrogenase activity, root porosity, ethylene production and photosynthesis in *Spartina patens*. *Environ. Exp. Bot.*, 33, 4, 565-573, 1993.
43. **Salin M.L.:** Toxic oxygen species and protective system of the chloroplast. *Physiol. Plant.*, 72, 681-689, 1987.
44. **Salisbury F.B., Ross C.W.:** *Fisiologia Vegetale*, Zanichelli, 645-673, 1995.
45. **Scandalios J.G.:** Oxygen stress and superoxide dismutase. *Plant Physiol.*, 101, 7-12, 1993.
46. **Scandalios J.G.:** Response of plants antioxidant defense genes to environmental stress. *Adv. Genet.*, 28, 1-41, 1990.
47. **Schlesinger W.H.:** *Biogeochemistry. An analysis of global change*, Academic Press, San Diego, 231-238, 1997.
48. **Selye H.:** *Od marzenia do odkrycia naukowego*. PZWL, Warszawa 1967.
49. **Sies H.:** *Oxidative Stress*. Academic Press, New York, 1-8, 1985.
50. **Somorowski C.:** The influence of climatic changes on demand for irrigation water in Poland. *Geographia Polonica*, 71, 121-126, 1998.
51. **Starck Z., Chołuj D., Niemyska B.:** *Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska*, SGGW, Warszawa, 1995.
52. **Stępniewska Z., Bennicelli R.P.:** Dynamika potencjału redoks w pożywce i sedymencie podczas wzrostu *Azolla caroliniana* Willd.. *Acta Agrophysica*, 53, 159-164, 2001.
53. **Stiebani:** *Chemical Time Bomb*.
54. **Stroiński A.:** Stres oksydacyjny w komórce roślinnej wywołany obecnością metali ciężkich. *Materiały Konferencyjne „Dwa oblicza tlenu”*, 26.04. 1996.
55. **Sutherland M.W.:** The generation of oxygen radicals during host plant responses to infection. *Physiol. Plant Pathol.*, 39, 79-93, 1991.
56. **Taylor E.R., Nie X.Z., MacGregor A.W., Hill R.D.:** A cereal haemoglobin gene is expressed in seed and root tissues under anaerobic conditions. *Plant Mol. Biol.*, 24, 853-862, 1994.
57. **Tiwari B.S., Belenghi B., Levine A.:** Oxidative stress increased respiration and generation of reactive oxygen species, resulting in ATP depletion, opening of mitochondrial permeability transition, and programmed cell death. *Plant Physiol.*, 128, 1271-1281, 2002.
58. **Thomson C.J., Armstrong W., Waters I., Greenway H.:** Aerenchyma formation and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat. *Plant, Cell Environment*, 13, 395-403, 1990.
59. **Tretyn A.:** Odbiór i przekazywanie sygnałów w komórkach roślinnych. W: J. Kopcewicz, S. Lewak (praca zbiorowa), *Podstawy Fizjologii Roślin*, 91-105, PWN, Warszawa, 1998.
60. **Vianello A., Macri F.:** Generation of superoxide anion and hydrogen peroxide at surface of plant cells. *J. Bioenerg. Biomeb.*, 23, 409-423, 1991.
61. **Vervuren P.J.A., Blom W.P.M., De Kroon H.:** Extreme flooding events on the Rhine and survival and distribution of riparian plant species. *J. Ecol.*, 91, 135-146, 2003.

62. **Wantanbe M.:** Phytoremediation on the Brink and Commercialization. *Environmental Science and Technology*, 31, 4, 182-186A, 1997.
63. **Yu Q., Rengel Z.:** Drought and salinity differentially influence activity of superoxide dismutase in narrow-leafed lupins. *Plant Science*, 142, 1-11, 1999.
64. **Yao H., Conrad R., Wassman R., Neue U.:** Effect of soil characteristics on reduction and methane production and sixteen rice paddy soils from China, the Philippines, and Italy. *Biogeochemistry*, 47, 269-295, 1999.
65. **Yoshida T., Suzuki M.:** Formation and degradation of ethylene in submerged rice soils, *Soil Sci. Plant Nutr.*, 21, 129, 1975.

14. STRESZCZENIE

W pracy zamieszczono przegląd literatury dotyczący formowania się i przepływu gazów w glebie znajdującej się w warunkach ograniczonego natlenienia, wywołanego nadmiernym uwilgotnieniem (wysycenie gleby wodą opadową bądź ściekami). Zamieszczono również przegląd literatury obejmujący zakres przemiany podstawowych pierwiastków takich jak: C, N, Mn, Fe, S i P w powiązaniu z dostępnością tlenu, będącego głównym akceptorem elektronów w reakcjach oksydoredukcyjnych, przebiegających w środowisku glebowym.

Główną częścią składową pracy jest przeanalizowanie reakcji roślin w warunkach ograniczonego natlenienia w funkcji parametrów natlenienia takich jak: mikrodyfuzja tlenu w glebie (ODR) oraz potencjał oksydoredukcyjny (Eh).

Wyniki własnych badań wykonanych na poletkach doświadczalnych, poddanych wielokrotnemu nawadnianiu ściekami miejskimi po II stopniu oczyszczania, z udziałem różnych upraw (wiklina, rzepak, kukurydza, mieszanki traw) zamieszczono w formie tabel i wykresów. Przedstawiają one dynamikę zmian gazów emitowanych z gleby z udziałem i bez udziału testowanych w powiązaniu ze stanem anaerobiozy, zaistniałej po wprowadzeniu na glebę torfowo-murszową ścieków miejskich w różnych okresach wegetacyjnych roślin i pór roku.

Stwierdzono, że gleby poddawane zalewom ściekami wykazywały znaczny wzrost emisji gazów: metanu od 0,01 do 0,486 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, dwutlenku węgla do poziomu 2,3; 10,85 oraz 10,15 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ oraz etylenu poziomie 0,0015 do 0,003 $\text{dm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ z udziałem roślin: rzepaku, kukurydzy oraz mieszanki traw. Emisja gazów związana była z warunkami termicznymi strefy korzeniowej i podlegała zwielokrotnieniu w temperaturze powyżej 10°C. Uprawa roślin (zarówno jednorocznych jak i wieloletnich w warunkach ograniczonej aeracji gleby) wykazała znaczący udział w emisji gazów szklarniowych, przewyższając wielokrotnie (2-200 razy) emisję z powierzchni gleby nie pokrytej roślinnością. Największy przepływ gazów szklarniowych wystąpił z udziałem roślin rzepaku.

Słowa kluczowe: emisja gazów, aeracja, rizosfera, transport wewnętrzny

15. SUMMARY

PLANT RESPONSE IN ANAEROBIC CONDITION

The first part of the present review of literature concerning formation and flow of gases in a soil under limited oxygenation, induced by high water content (saturation by precipitation water or by wastewater). The review of literature is also connected with transformation of some elements such as: C, N, Mn, Fe, S and P in relation to oxygen availability, the main electron acceptor in redox reactions which take place in soil environment.

The essential objective of the paper was to analyse the plant response under limited oxygenation in relation to such parameters as: microdiffusion of oxygen (ODR) and redox potential (Eh).

The results of our investigations in experimental fields, after multiple flooding of soil with wastewater after II step of purification, when willow, rape, mays and grass mixture was planted are presented. Dynamic of emitted gases from mack-peat soil with and without tested plant in relation to oxygenation state, after waste water introduction at different vegetation period and season is presented.

It was stated that soils treated with waste water showed significant increase in emission of gases: methane from 0.01 to 0.486 dm³ m⁻² h⁻¹, carbon dioxide to the level of 2.3; 10.85 and 10.15 dm³ m⁻² h⁻¹ as well as ethylene up to 0.003 dm³ m⁻² h⁻¹. Gas emission was correlated with rhizosphere thermal conditions and was multiplied at temperature above 10°C.

Cultivation of plants (one-year as well as multiyear in anaerobic soil conditions) shows a significant emission of greenhouse gases which exceeded many times (2-200 times) emission from soil surface non covered by plants. The highest greenhouse gases flow occurred in the case of rape plants.

Keywords: gas emission, aeration, rhizosphere, internal transport

Adresy autorów:

Zofia Stępniewska^{1,2}, Grażyna Przywara², Riccardo Paolo Bennicelli¹

¹Katedra Biochemii i Chemii Środowiska KUL
Al. Kraśnicka 102, 20-718 Lublin

²Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzyńskiego PAN
ul. Doświadczalna 4, 20-290 Lublin

e-mail: stepz@kul.lublin.pl, grace@ipan.lublin.pl, benniric@kul.lublin.pl