

**Instytut Agrofizyki
im. Bohdana Dobrzańskiego PAN
w Lublinie**

ACTA AGROPHYSICA

3

Riccardo Paolo Bennicelli

**WPLYW ZLOKALIZOWANEGO STRESU TLENOWEGO
W GLEBIE NA ROZWÓJ KORZENI
I CZĘŚCI NADZIEMNYCH KUKURYDZY
(MODELOWE BADANIA RIZOTRONOWE)**

Praca doktorska

Lublin 1994

Komitet redakcyjny

prof. dr hab. Jan Gliński
doc. dr hab. Krystyna Konstankiewicz
doc. dr hab. Ryszard Dębicki

**Wydawnictwo sponsorowane przez
Fundację Rozwoju Nauk Agrofizycznych**

Adres redakcji

Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN
ul. Doświadczalna 4, 20-236 Lublin
tel. (0-81) 450-61

© Copyright by Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN
Lublin 1994

ISBN 83-85491-33-3

Wydanie I. Nakład 150 egz.
Ark. wyd. 5.5, Ark. druk. 4.5
Skład: "Morpol", Pl. Litewski 2, 20-080 Lublin
Druk: "Tekst", ul. 1 Maja 51, 20-410 Lublin

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP I CEL PRACY	4
2. PRZEGLĄD LITERATURY	5
2.1. Stan natlenienia gleby	5
2.1.1. Czynniki determinujące stan natlenienia gleby	5
2.2. Wpływ stanu natlenienia gleby na rośliny – charakterystyka ogólna	8
2.2.1. Wpływ warunków tlenowych w glebie na system korzeniowy roślin	8
2.2.2. Wpływ warunków tlenowych w glebie na części nadziemne	11
2.3. Reakcja kukurydzy na warunki tlenowe w glebie	12
2.3.1. Nasiona	13
2.3.2. Korzenie	14
2.3.3. Części nadziemne	16
2.4. Technika badań rizotronowych	17
3. MATERIAŁY I METODYKA	19
3.1. Budowa rizotronu	19
3.2. Materiał glebowy	22
3.3. Materiał roślinny	22
3.4. Opis i schemat doświadczenia	24
3.5. Przebieg doświadczenia w czasie	24
3.6. Pomiary prowadzone podczas stresu tlenowego	26
3.6.1. Charakterystyka warunków tlenowych w glebie: ODR i Eh	26
3.6.2. Pomiary dobowych przyrostów korzeni	27
3.6.3. Pomiary dobowych przyrostów części nadziemnych	27
3.7. Pomiary po zakończeniu stresu tlenowego	29
3.7.1. Charakterystyka gleby i badania systemu korzeniowego	29
3.7.2. Charakterystyka części nadziemnych roślin	31
3.8. Statystyczne opracowanie wyników	31
4. OMÓWIENIE WYNIKÓW	32
4.1. Warunki glebowe w okresie trwania stresu	32
4.1.1. ODR	32
4.1.2. Potencjał redoks	34
4.1.3. Temperatura	36
4.1.4. Analizy chemiczne gleby	37
4.2. Reakcja systemu korzeniowego	40
4.2.1. Prędkość wzrostu korzeni	40
4.2.2. Rozmieszczenie systemu korzeniowego w głąb	48
4.2.3. Budowa anatomiczna korzeni	50
4.3. Reakcja części nadziemnych roślin	54
4.3.1. Przyrosty części nadziemnych roślin	54
4.3.2. Skład mineralny części nadziemnych	59
5. PODSUMOWANIE I DYSKUSJA	60
6. WNIOSKI	63
7. LITERATURA	64
SUMMARY	71

1. WSTĘP I CEL PRACY

Aeracja gleby – obejmująca całokształt dynamiki oddziaływania powietrza glebowego na glebę i roślinę, a w szczególności stan jej natlenienia, czyli rozkład dostępności tlenu dla mikroorganizmów i korzeni roślin – stanowi ważny czynnik agrofizyczny żyzności gleby.

System korzeniowy roślin najczęściej doświadcza stresów, w tym także niedotlenienia w sposób zlokalizowany. Oznacza to, że tylko określona jego część znajduje się w warunkach stresowych, to jest odbiegających od optimum w sposób na tyle wyraźny, że powoduje to mniej lub bardziej gwałtowną reakcję rośliny, podczas gdy część pozostała przebywa w warunkach zbliżonych do optimum. Dlatego dla zrozumienia reakcji roślin na warunki tlenowe istnieje potrzeba prowadzenia badań nad zlokalizowanym stresem tlenowym. Uzyskane w ten sposób dane mogłyby być wykorzystane m.in. do modelowania rozmieszczenia czasowo-przestrzennego systemu korzeniowego w glebie. Większość bowiem dotychczasowych prac, dotyczących wpływu niedotlenienia na rośliny, prowadzona była przy utrzymywaniu całego systemu korzeniowego w jednakowych warunkach. Nieliczne istniejące prace na temat zlokalizowanego stresu tlenowego dotyczą roślin hodowanych na ciekłych pożywkach (Schumacher i Smucker, 1984, 1985, 1987; Bousque, 1987) brakuje natomiast badań prowadzonych w ośrodku glebowym.

Zlokalizowana hipoksja – czyli częściowy niedobór tlenu, lub anoksja – zupełny jego brak, może bowiem hamować wzrost korzeni w obszarze stresowym, prowadzić do ich obumierania, jak też do modyfikacji rozwoju i funkcji życiowych części nie poddanej stresowi. (Należy dodać, że ostatnio w literaturze obok terminów anoksja i hipoksja spotyka się coraz częściej także termin normoksja na oznaczenie stanu pełnego natlenienia gleby, bądź systemu korzeniowego). Zaburzenia funkcjonowania rośliny w okresie trwania stresu i tuż po nim, mogą rzutować – poprzez zmianę architektury tj. przestrzennego rozmieszczenia całego systemu korzeniowego – także na wykorzystanie wody i składników pokarmowych w okresie późniejszym.

Stąd też celem podjętej pracy jest zbadanie wpływu zlokalizowanego stresu tlenowego, działającego przez okres 7 dni na dynamikę rozwoju systemu korzeniowego i części nadziemnych, dwu odmian kukurydzy w okresie ich rozwoju wegetatywnego. Nowym elementem pracy jest zarówno podjęcie tego zagadnienia w układzie glebowym jak też zastosowanie oryginalnych rizotronów dwudzielnych, umożliwiających pionowy podział systemu korzeniowego.

2. PRZEGLĄD LITERATURY

2.1. Stan natlenienia gleby

Gleba jako ożywiony układ trójfazowy jest bardzo złożonym utworem, który stanowi sam w sobie doskonale siedlisko dla fauny glebowej, mikroorganizmów i dla szaty roślinnej. Patrząc ogólniej gleba spełnia funkcję pomostu pomiędzy podłożem skalistym a atmosferą, pokrywając cienką warstwą znaczną część naszej planety. Przez swe położenie w przyrodzie, gleba podlega działaniu czynników fizycznych, chemicznych i biologicznych pochodzących z warstw górnych, czyli z atmosfery, z warstw dolnych czyli ze skały macierzystej, jak również wpływom wewnętrznym wynikającym z ich wzajemnych oddziaływań (Violante, 1989).

Wśród nich powietrze glebowe, a w szczególności tlen, jako najważniejszy czynny składnik atmosfery, spełnia istotną rolę w determinowaniu i ukierunkowaniu szeregu procesów zarówno w samej glebie jak i w roślinie (Gliński i Stępniewski, 1985; Schumacher i Smucker, 1987).

Skład powietrza glebowego, jego wymiana pomiędzy atmosferą a glebą oraz transport w samej glebie, jak również wzajemny wpływ powietrza glebowego na system korzeniowy roślin oraz na procesy biologiczne i chemiczne w glebie, to niektóre z zagadnień uwzględnianych pod pojęciem "aeracji gleb" (Kowalik i Stępniewski, 1979).

Aeracja gleby związana jest więc kompleksowo zarówno z procesami glebowymi jak i ze wzrostem roślin (Clements, 1921; Russel, 1988). Część aeracji gleb związana z rozmieszczeniem tlenu w glebie, jego dostępnością dla mikroorganizmów i korzeni roślin, określana jest terminem "natlenienia gleb" (Armstrong, 1979).

2.1.1. Czynniki determinujące stan natlenienia gleby

Stan natlenienia gleby jest jednym z najważniejszych czynników decydujących o produkcji rolnej, gdyż korzenie roślin uprawnych pochłaniając tlen glebowy i wydzielając dwutlenek węgla w procesie oddychania, zapewniają sobie energię dla przeprowadzenia procesów życiowych, m.in. na pobieranie wody i składników pokarmowych. Podczas tej reakcji uwalnia się około 1270 kJ energii użytecznej biologicznie na jeden mol zużytego substratu (w postaci glukozy). Jest to prawie 19 razy więcej energii niż w przypadku metabolizmu beztlenowego (Crawford, 1978). Stan natlenienia gleby jest wynikiem równowagi pomiędzy biologicznymi procesami respiracji, czyli pochłaniania tlenu i wydzielania dwutlenku węgla w środowisku glebowym oraz fizycznymi procesami transportu gazów w tymże ośrodku.

Aktywność respiracyjna ośrodka glebowego jest wynikiem działalności życiowej mikroorganizmów glebowych i korzeni roślin. Miarą tej aktywności jest ilość wydzielanego dwutlenku węgla lub pobranego tlenu w jednostce czasu, na jednostkę objętości lub masy gleby (Currie, 1975).

Intensywność mikrobiologicznego oddychania gleby waha się w granicach od 0,1 do 20 cm³ O₂ kg⁻¹h⁻¹ (Lyda i Robinson, 1969; Gliński i Stępniewski, 1985),

ale w szczególnych przypadkach (gleby organiczne, ściółki) może osiągać wartości wyższe w granicach $220-480 \text{ cm}^3 \text{ O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Grechin i Ignatiev, 1968). Zależy ona od składu i liczebności mikroorganizmów glebowych oraz od intensywności ich metabolizmu, na które z kolei wywierają wpływ takie czynniki jak: wilgotność (Prusinkiewicz, 1974; Bridge i Rickson, 1976; Abrasimowa, 1979), zawartość materii organicznej (Artyushenko, 1969; Das, 1970; Grabert i Steinbrenner, 1972), temperatura (Tamm i Krzysz, 1963; Gołębiowska, 1975; Solovyov, 1978), odczyn gleby (Gołębiowska, 1975; Bryant i inni, 1979; Salonijs i Mahendrappa, 1979), zawartość tlenu (Gliński i inni, 1983) oraz nawożenie mineralne (Figliolia i Izza, 1977).

Oddychanie korzeni roślin może stanowić ponad połowę całkowitego zapotrzebowania ośrodka glebowego na tlen (Brown i inni, 1965). Zależy ono przede wszystkim od gęstości korzeni i ich rozmieszczenia przestrzennego w glebie, oraz od tempa zachodzących w nich procesów metabolicznych. Te zaś uzależnione są od takich czynników wewnętrznych rośliny jak: podłoże genetyczne i wiek fizjologiczny tkanek korzeniowych oraz najogólniej mówiąc stan części nadziemnych, a także od szeregu czynników zewnętrznych jak temperatura, wilgotność, odczyn gleby, zasolenie, dostępność tlenu i składników pokarmowych (Gliński i inni, 1983; Gliński i Stępniewski, 1985).

W warunkach polowych aktywność respiracyjna ośrodka glebowego jako całości, uzależniona jest od stanu rozwoju pokrywy roślinnej oraz temperatury, stąd dobowe zmiany respiracji pokrywają się z wahaniami temperatury gleby. Tak więc pobranie tlenu może wzrastać nawet podwójnie od wczesnego ranka do popołudnia (Currie, 1975; Belkowsky i Reshetniak, 1981).

Warunkiem niezakłóconego przebiegu procesu oddychania tlenowego korzeni roślin jest odpowiednio szybka wymiana gazów w układzie atmosfera – gleba – roślina. Głównym procesem fizycznym, który umożliwia tę wymianę jest dyfuzja (Rappoldt, 1992). Zjawisko to polega na przemieszczaniu się gazów w profilu glebowym w kierunku zmniejszającego się ich stężenia. Prędkość tego procesu jest proporcjonalna do gradientu stężenia dyfundującego gazu i do współczynnika dyfuzji charakteryzującego właściwości ośrodka, w którym dyfuzja zachodzi.

W procesie dyfuzji gazów w glebie wyróżnia się:

- a) makrodyfuzję – czyli dyfuzję w skali makro w całym profilu glebowym, głównie w porach międzyagregatowych,
- b) dyfuzję w agregatach,
- c) mikrodyfuzję przez błonki wodne otaczające korzenie roślin,
- d) dyfuzję wewnętrzną poprzez same rośliny.

Tlen dyfunduje w glebie poprzez sieć porów glebowych zarówno międzyagregatowych jak i wewnątrzagregatowych. Objętość tych porów i rozkład ich wielkości zależy od stanu agregacji oraz od typu i formy struktury glebowej. Makropory glebowe o średnicy powyżej $30 \mu\text{m}$ stanowią pory aeracyjne i najczęściej wypełnione są powietrzem, zaś pory kapilarne o średnicy $30-0.2 \mu\text{m}$ utrzymują wodę dostępną dla roślin i tylko częściowo mogą wspomagać wymianę gazową. Pory o średnicy poniżej $0.2 \mu\text{m}$ najczęściej wypełnione są wodą niedostępną dla korzeni roślin. Tak więc o wymianie gazów w glebie decyduje bezpośrednio sieć makro-

porów i częściowo mezoporów aktualnie wypełnionych powietrzem, a w szczególności ich ilość, ciągłość i krętość, pośrednio zaś – wszystkie modyfikujące je czynniki (Taylor, 1949).

Głównym czynnikiem pośrednio ograniczającym stan natlenienia gleby jest woda. Woda i powietrze w sposób konkurencyjny wypełniają te same przestrzenie glebowe stąd ich objętości są skorelowane ze sobą ujemnie. Woda wypełniająca część porów aeracyjnych tak silnie ogranicza proces dyfuzji, że praktycznie wyklucza je z wymiany gazów, gdyż współczynnik dyfuzji tlenu w wodzie jest prawie 10 000 razy mniejszy niż w powietrzu – odpowiednio: $2,1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ i $2,01 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ w temp. 20°C (Gliński i Stępniewski, 1985).

Szacuje się, że około 12% gleb świata charakteryzuje stale niedotlenienie spowodowane nadmiarem wody, podczas gdy gleby okresowo niedotlenione z tego powodu występują w wielu krajach (Dudal, 1976). Według Somorowskiego (1992) powierzchnia gleby zajmowana przez użytki rolne w Polsce wykazująca problemy niedotlenienia wynosi: dla gleb okresowo za mokrych 2840 tys. ha (15,1%), a dla gleb stale za mokrych – 414 tys. ha (2,2%).

Należy zaznaczyć, że woda w glebie, a ściślej zmiany stanu uwilgotnienia gleby, mogą w określonych warunkach powodować powstawanie niewielkich różnic ciśnień wywołujących tzw. lepki przepływ gazów (w odróżnieniu od przepływu dyfuzyjnego) i tym samym przyczyniać się do wymiany gazowej. I tak na przykład, wahania poziomu wody gruntowej przez zasysanie lub wypychanie w sposób powolny, oddziałują na zawartość powietrza glebowego. Przy zabiegach melioracyjnych ruchy powietrza są intensywniejsze (Kowalik, 1971).

Ponadto ze wzrostem wilgotności gleby zwiększa się grubość błonki wodnej otaczającej korzenie, w stopniu zależnym także od ich średnicy, i tym samym zmniejsza się dopływ tlenu do komórek korzeni i do miejsc jego wykorzystania biochemicznego (Vartapetian i inni, 1987).

Drugim podstawowym czynnikiem decydującym o właściwościach aeracyjnych gleby jest jej struktura w sensie fizycznego układu cząstek glebowych decydująca o kształcie, ilości i rozkładzie porów glebowych według ich wielkości. Ze wzrostem stopnia agregacji gleb i rozmiaru agregatów zwiększa się sieć porów aeracyjnych (Turski i inni, 1978), co powoduje zdecydowany wzrost współczynnika dyfuzji tlenu (Grable i Siemer, 1968; Doyle i MacLean, 1988). Szczególnie istotną, choć odwrotną, rolę odgrywa zagęszczenie gleby, zwłaszcza w warunkach wystarczającego zaopatrzenia roślin w wodę, które powoduje ubytek porów o efektywnej średnicy powyżej $30 \mu\text{m}$, i wzrost ilości porów mniejszych niż $3 \mu\text{m}$, bez wyraźnego wpływu na pory pośrednie (Stępniewski, 1980). Gleby zbite, w warunkach wysokiego uwilgotnienia, są nieprzepuszczalne dla gazów i w związku z tym niewystarczająco natlenione, jakkolwiek opór mechaniczny na penetrację korzeni a tym samym i zapotrzebowanie na energię w tych warunkach wzrastają (Gill i Miller, 1956; Tackett i Pearlson, 1964; Hopkins i Patrick, 1969; Cannel, 1977). Istnieją też prace wskazujące, że w wielu sytuacjach zarówno niewystarczające natlenienie jak i nadmierny opór mechaniczny ośrodka glebowego limitują wzrost korzeni roślin (Stępniewski, 1980, 1981; Gliński i Lipiec, 1990; Lipiec i Busscher, 1992; Grant, 1993).

Hipoksja oraz anoksja – czyli częściowy lub całkowity stres tlenowy – w glebie występują, kiedy natężenie dopływu tlenu do rizosfery jest mniejsze niż zapotrzebowanie mikroorganizmów i korzeni roślin (Focht, 1992).

Złożoność oddziaływań pomiędzy powietrzem glebowym a glebą i korzeniami roślin powoduje, że nie istnieje jeden wskaźnik opisujący w pełni stan natlenienia gleby, natomiast istnieje wiele wskaźników odzwierciedlających poszczególne aspekty tego zagadnienia (Gliński i inni, 1990). Najczęściej stosowane są: natężenie dyfuzji tlenu (ODR) i potencjał oksydoredukcyjny (Eh). Pierwszy z nich odzwierciedla dostępność tlenu dla korzeni roślin drugi zaś, jest miarą stopnia zredukowania gleby i efektów pośrednich z tym związanych.

2.2. Wpływ stanu natlenienia gleby na rośliny – charakterystyka ogólna

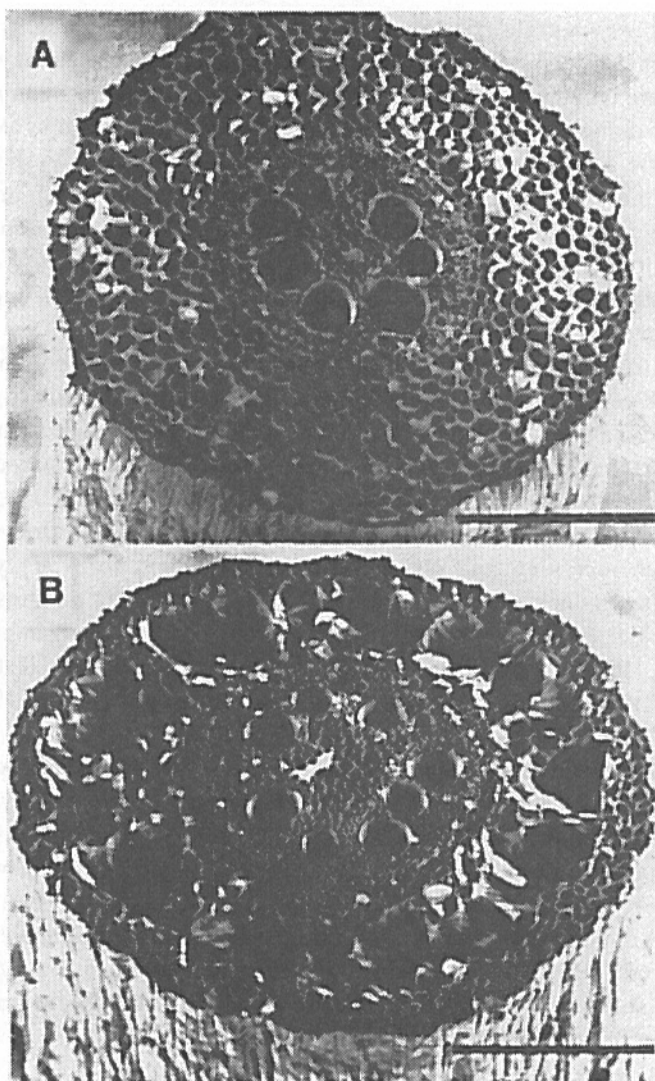
2.2.1. Wpływ warunków tlenowych w glebie na system korzeniowy roślin

Niedobór tlenu w glebie wpływa na system korzeniowy zarówno bezpośrednio – wskutek zahamowania oddychania tlenowego korzeni, jak też pośrednio – poprzez zmiany chemiczne i biochemiczne zachodzące w strefie korzeniowej (Drew, 1992). Wskutek tego wytwarza się specyficzne środowisko zredukowane, w którym korzenie muszą adaptować się i prowadzić wszystkie funkcje życiowe (Ponnamperuma i Castro, 1964; Gambrell i Patrick, 1978).

Implikuje to szereg modyfikacji w budowie zewnętrznej i wewnętrznej korzeni, w ich funkcjonowaniu i tempie wzrostu, co prowadzi do zmiany wielkości i kształtu systemu korzeniowego oraz jego składu chemicznego. Niektóre z tych zmian mają charakter adaptacyjny i umożliwiają roślinie przetrwanie okresu stresowego. Zmiany te mają zróżnicowany stopień i charakter u różnych roślin w zależności od intensywności i czasu trwania stresu (Berry, 1949; Berry i Norris, 1949; Blackwell i Wells, 1983).

Korzenie rosnące w warunkach niedoboru tlenu są na ogół grubsze, krótsze, mniej rozgałęzione i wykazują jaśniejszą barwę, a w przypadku roślin motylkowych – mają mniej brodawek (Stępniewski i Gliński, 1985). Wytwarzanie się płytkiego systemu korzeniowego w glebach podmokłych wynika z niemożliwości penetrowania warstwy beztlenowej i stymulacji wzrostu korzeni bocznych, co obserwowano po obumarciu korzenia palowego (Huck, 1970). Zewnętrzne stężenie tlenu wokół korzeni wpływa na ich siłę parcia powodując obniżenie zdolności penetrowania gleby w miarę zaniku tlenu. I tak stężenie tlenu poniżej 3% poważnie hamuje wzrost korzeni kukurydzy. Ciśnienie wywierane przez korzenie tej rośliny zmienia się od wartości 0,4 MPa przy 20% O₂ do 0,13 MPa przy 0% O₂ (Souty i Stępniewski, 1988).

Niektóre rośliny charakteryzują się zdolnością wytwarzania korzeni przybyszowych w warunkach niedotlenienia. Zdaniem Clemensa i innych (1978) im większa jest zdolność wytwarzania korzeni przybyszowych tym większa jest odporność rośliny na zalanie. Zmiany anatomiczne dotyczą przede wszystkim powstawania aerenchymy w korzeniach przybyszowych i związanego z tym wzrostu porowatości korzeni (Drew i inni, 1979) (Fot. 1).



Fot. 1. Przekrój poprzeczny przez korzenie przybyszowe kukurydzy. A – korzeń natleniony nie wykazujący tkanki aerenchymatycznej, B – korzeń, który doświadczył stresu tlenowego i wytworzył aerenchymę (Fot. M.C. Drew)

Aerenchyma jest ważną tkanką składową korzeni przybyszowych i charakteryzuje się zawartością ciągłych, podłużnych przestworów powietrznych umożliwiających wewnętrzną wymianę gazów. Wyróżnia się dwa typy aerenchymy: lizogeniczną – powstałą w wyniku lizy całych komórek i schizogeniczną wytworzoną wskutek odklejania się ścianek komórkowych. Podwyższone stężenie etylenu jest bezpośrednią przyczyną tworzenia się aerenchymy w korzeniach przybyszowych (Drew i inni, 1979, 1981) i seminalnych (Konings i Jackson, 1982). Etapy powstawania

aerenchymy wewnątrzkorzeniowej można określić następująco: 1. hipoksja 2. wzrost stężenia etylenu w korzeniach 3. wzrost aktywności celulazy 4. tworzenie się tkanki aerenchymatycznej (Kawase, 1981). Zdolność wytwarzania aerenchymy stanowi decydujący warunek przetrwania wielu gatunków roślin w okresie anoksji. Występowanie aerenchymy u roślin nawet w warunkach tlenowych jak np. u ryżu sugeruje, że powstanie jej jest sterowane genetycznie. Niektóre gatunki roślin obdarzone genetycznie w tę możliwość mogą również rozwijać aerenchymę, kiedy zachodzą warunki nadmiernego uwilgotnienia w glebie. Porowatość korzeni wielu roślin wzrasta więc w wyniku niedotlenienia co zostało stwierdzone przez wielu autorów (Luxmoore i Stolzy, 1969; Varade i inni, 1970).

Zmiany fizjologiczne związane są z powstrzymaniem metabolizmu tlenowego, co w konsekwencji prowadzi do zahamowania wzrostu korzenia a niekiedy jego obumarcia. Objawem hipoksji w tkankach korzeni, jest podwyższenie zawartości etylenu (Drew i inni, 1979; Jackson i inni, 1981; Thomson i Greenway, 1991). Etylen jest zawsze obecny w roślinach i jego stężenie wzrasta, kiedy roślina doświadcza różnego rodzaju stresów (Abeles, 1973; Guinn, 1976; Drew i inni, 1979). W warunkach niedotlenienia etylen staje się hormonem sprzyjającym wzrostowi roślin (Konings i Jackson, 1979; Kawase, 1981). Trzeba też podkreślić, że w warunkach anoksji (w atmosferze azotu) nie dochodzi do wytwarzania etylenu (Jackson i inni, 1978; Drew i inni, 1979). Etylen w korzeniach jest wytwarzany bowiem tylko w obecności niskich stężeń tlenu (Bradford i Yang, 1980; Bradford i inni, 1982).

Anaerobowe oddychanie korzeni prowadzi do powstawania produktów takich jak etanol, aldehyd octowy, które są szkodliwe po osiągnięciu wysokich stężeń (Grineva, 1963; Kiyosawa, 1975; Drew i Lynch, 1980). Zdaniem Crawforda (1978) produkcja etanolu jest pierwszą przyczyną śmierci komórek roślin, wrażliwych na niedotlenienie, w warunkach anaerobowych. Z kolei Saglio i współ. (1984) uważają, że prawdopodobnie głównym skutkiem oddychania beztlenowego jest niedostateczna produkcja ATP dla wzrostu i podtrzymania procesów życiowych oraz translokacji substratów z części nadziemnych do korzeni. Wielu badaczy stwierdziło (Bertani i inni, 1980; Crawford, 1982; Mocquot, 1989), że wartość AEC (Adenylate Energy Charge):

$$AEC = ([ATP] + 0,5 [ADP]) / ([ATP] + [ADP] + [AMP])$$

wyraża stan energetyczny komórek. Wydajność energetyczna oddychania w komórkach drastycznie zmniejsza się w warunkach anoksji. Wyliczono, że wartość AEC dla korzeni kukurydzy umieszczonych w powietrzu wynosi 0,9, podczas gdy w atmosferze azotu – zaledwie 0,15.

Rośliny różnią się co do wrażliwości na niedobór tlenu (Saglio i inni, 1984). Korzenie bawełny na przykład żyją od 0,5 do 3 godzin przy 30°C w ośrodku pozbawionym tlenu, korzenie seminalne ryżu – 4-5 dni przy 25°C, korzenie zaś takich roślin hydrofilnych jak *Iris Pseudocorus* lub *Phragmites Australis* – do jednego miesiąca przy temperaturze 22°C (Crawford, 1978). Zdaniem Crawforda (1967) odporność na anoksję zależna jest od zdolności danej rośliny do uniknięcia toksycznych stężeń etanolu.

Niedotlenienie korzeni powoduje też zaburzenia pobierania wody przez korzenie związane ze spadkiem przepuszczalności wodnej korzeni, stwierdzone przez wielu badaczy (Gliński i Stępniewski, 1985), co rzutuje na bilans wodny całej rośliny (patrz następny podrozdział dotyczący reakcji części nadziemnych).

Warunki potencjału oksydoredukcyjnego w glebie istotnie wpływają na stopień wzrostu korzeni. Wartości Eh 200 mV hamują rozwój korzeni seminalnych i doprowadzają do obumierania ich stożków wzrostu (Stępniewski i inni, 1991). W rezultacie masa korzeniowa wytworzona w tych warunkach jest mniejsza niż u roślin z dobrze natlenionymi korzeniami.

Naruszenie mechanizmów pobierania składników pokarmowych i w związku z tym zmiana ich zawartości w korzeniach jest następnym skutkiem niedotlenienia gleby. Ogólny kierunek tych zmian może być różny dla różnych roślin, ale można powiedzieć, że pobranie przez korzenie (ilość i stężenie) przeważnie zmniejsza się w warunkach niedotlenienia korzeni (Gliński i Stępniewski, 1990). Stężenie K, Mg, Cl i P wykazuje na ogół tendencję spadkową zaś Mn, Fe, Zn i B – wzrostową, przy niejednoznacznym kierunku zmian stężeń innych składników takich jak N, Ca, Na i Cu (Rosen i Carlson, 1984; Bennicelli i inni, 1989; Gliński i Stępniewski, 1990; Stępniewski i Przywara, 1992).

2.2.2. Wpływ warunków tlenowych w glebie na części nadziemne

Wpływ hipoksji w strefie korzeniowej na części nadziemne roślin jest już od dawna przedmiotem badań (Clements, 1921; Labanauskas i inni, 1972). Niektóre reakcje roślin na zalanie wodą są podobne do reakcji roślin na stresy wodne spowodowane suszą (Kramer i Jackson, 1954). Jeżeli stres wodny nie wypada w krytycznej fazie rozwojowej roślin, to po ponownym dostarczeniu wody, roślina jest w stanie "nadrobić" niedobór wody i nie odbija się to na wysokości plonu. Natomiast zdaniem Sojki (1992) nawet przy krótkotrwałym stresie tlenowym w strefie korzeniowej plon rośliny na ogół gwałtownie spada, i tylko w nieznacznym stopniu regeneruje się przy powrocie do warunków optymalnych. U pszenicy ozimej dłuższy okres wadliwego natlenienia, z wartościami ODR w glebie odpowiednio niskimi, stanowi główną przyczynę obniżki plonu tej rośliny (Box, 1986). Jakość plonu ulega obniżeniu ze względu na nadmierne gromadzenie się w ziarnie takich pierwiastków jak Mn i Fe (Stępniewski i inni, 1990; Stępniewski i Bennicelli, 1992).

Najbardziej typowym objawem niedotlenienia w częściach nadziemnych jest szybkie więdnienie roślin, epinastia i opadanie liści skutkiem podwyższonego poziomu wytwarzanego etylenu, jak u pomidora i tytoniu (Kramer i Jackson, 1954; Bradford i in., 1982) oraz zmiana barwy i spektralnych właściwości liści (Ewing i inni, 1991). Ponadto podczas hipoksji proces fotosyntezy jest hamowany lub całkowicie blokowany co prowadzi do obumierania komórek liści (Gliński i Stępniewski, 1985).

Naruszenie bilansu wodnego rośliny, objawiające się niekiedy paradoksalnym zjawiskiem więdnienia roślin zalanych wodą i zanikiem gutacji jest jedną z najbardziej rzucających się w oczy konsekwencji niedotlenienia systemu korzeniowego. Holder i Brown (1980) stwierdzili dodatnią korelację liniową między poborem

tleny przez korzenie a zużyciem wody przez rośliny z nienaruszonym systemem korzeniowym. Nie zostało jeszcze określone jaki udział w tym zjawisku ma wspomniany uprzednio spadek przepuszczalności wodnej korzeni, a jaki inne współtowarzyszące procesy, przede wszystkim zaś zamykanie się aparatów szparkowych liści. (Moldau, 1973).

Związany z tym wzrost oporu dyfuzyjnego (R_d) w liściach w warunkach hipoksji korzeniowej stwierdzono u ponad 57 gatunków roślin, w większości uprawnych (Sojka, 1992). Wzrost oporu dyfuzyjnego liści uważano dotychczas za wypadkową różnych procesów zachodzących w roślinie i współdziałających ze sobą. Obecnie natomiast uważa się, że istnieje jeden mechanizm fizjologiczny odpowiedzialny za zamykanie się szparek: akumulacja kwasu abscyzynowego (ABA) w liściach w warunkach hipoksji korzeni (Bradford, 1983b; Jackson i Kowaleska, 1983; Jackson i Hall, 1987; Jackson i inni 1988; Neuman i Smith, 1991). ABA działa bezpośrednio na system szparkowy roślin powodując gromadzenie się jonów potasowych w komórkach przyszparkowych (Mansfield i Jones, 1971) i powodując również chwilowy odpływ jonów chloru (McRobbie, 1981) oddziałując w ten sposób na turgor komórek.

Tak więc anoksja glebowa wpływając na stopień otwarcia aparatów szparkowych decyduje o transpiracji, bilansie cieplnym, fotosyntezie i oddychaniu roślin, co odbija się ostatecznie na ich wzroście (Trought i Drew, 1980, 1980a; Jackson i Drew, 1984), plonie (Hiler i inni, 1971; Atwell i Steer, 1990) i jego składzie mineralnym (Stępniewski i Gliński, 1985).

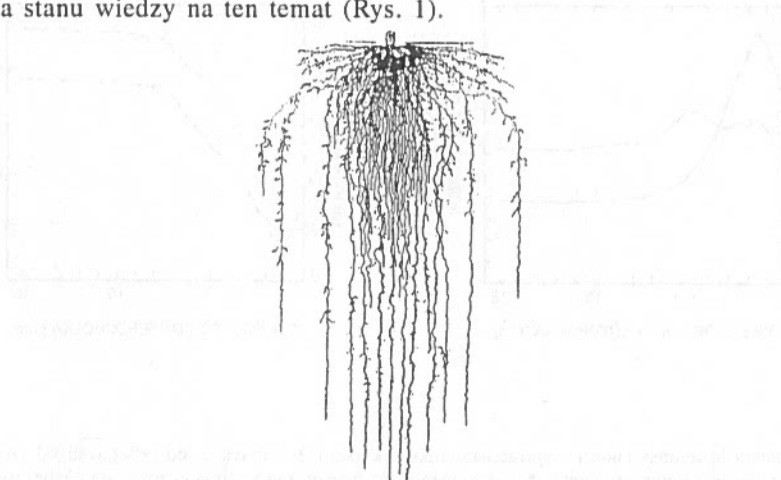
Zmiany składu mineralnego części nadziemnych w warunkach niedotlenienia korzeni były obserwowane u różnych roślin (Drew, 1988). Z prac przeglądowych Glińskiego i Stępniewskiego (1985) oraz Stępniewskiego i Glińskiego (1985) wynika, że kierunek tych zmian nie jest zawsze jednakowy. Jedynie bowiem stężenie potasu oraz z nielicznymi wyjątkami – fosforu i miedzi – malało w częściach nadziemnych badanych roślin, wzrastało zaś stężenie sodu i chloru. Jeśli chodzi o stężenie takich pierwiastków jak N, Ca, Mg, B, Zn, Mn i Fe to kierunek zmian ich stężenia w częściach nadziemnych był zróżnicowany. Pobranie zarówno makro jak i mikrośladników (N, P, K, Ca, Mg, B, Zn, Cu) na ogół maleje w warunkach hipoksji. Wynika to z występującego powszechnie spadku masy roślin przeważającego na ogół nad występującym niekiedy wzrostem stężenia poszczególnych śladników. Wyjątek stanowią tu jedynie Mn i Fe, których pobranie w częściach nadziemnych niekiedy wzrasta.

2.3. Reakcja kukurydzy na warunki tlenowe w glebie

Zdaniem Barclaya i Crawforda (1982) kukurydza – podobnie jak większość mezofitów – nie jest przystosowana do życia w warunkach beztlenowych. Z kolei Fausey i wsp. (1985) uważają, że roślina ta – ze względu na zdolność wytwarzania korzeni przybyszowych i tkanki aerenchymatycznej (Drew i wsp., 1979) – należy do roślin stosunkowo odpornych na niedotlenienie. Badania Tadano i wsp. (1979) wykazały, że kukurydzę pod względem odporności na niedotlenienie da się uszeregować za ryżem (*Oryza sativa* L.), fasolą (*Phaseolus radiatus*) i cebulą (*Allium*

cepa L.) ale przed: pszenicą (*Triticum aestivum* L.), marchwią (*Daucus carota* L.), soją (*Glycine* Max. L. Merrill), fasolą (*Phaseolus vulgaris* L.), ogórkiem (*Cucumis sativus* L.), papryką (*Capsicum annum* L.), chryzantemą (*Chrysanthemum coronarium* L.), oberżyną (*Solanum melongena* L.), rzodkwią (*Raphanus sativus* L. var. *hortensis* Backer), kapustą (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.), burakiem cukrowym (*Beta vulgaris* L. var. *saccarifera* Allfeld), grochem (*Pisum sativum* D.C.), pomidorem (*Lycopersicum esculentum* Mill.) i kapustą pekińską (*Brassica pechinnensis* Repur.).

Istnieje stosunkowo niewiele prac na temat reakcji kukurydzy na zróżnicowane warunki tlenowe w glebie ale ich podsumowanie jest tu konieczne, celem sprecyzowania stanu wiedzy na ten temat (Rys. 1).



Rys. 1. Wiązkowy system korzeniowy kukurydzy (Kutschera, 1992)

2.3.1. Nasiona

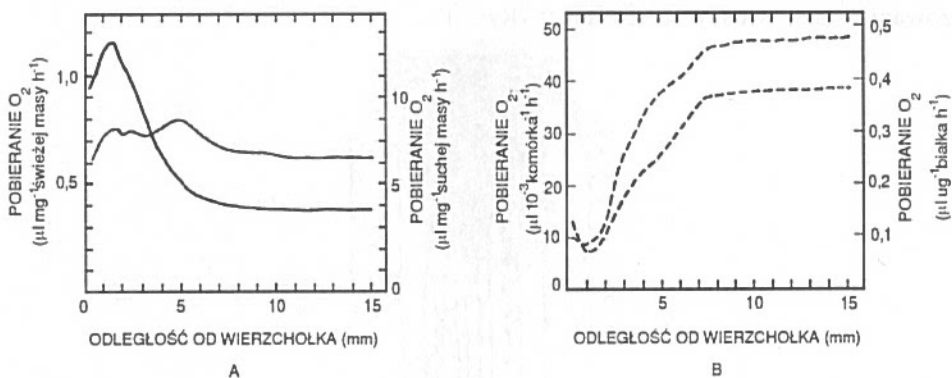
Nasiona kukurydzy zamierają w warunkach pełnego zalania wodą (Vartapetian, 1987). Zdolność kiełkowania nasion kukurydzy jest odbiciem między innymi ich wrażliwości na niedotlenienie (Singh i Childyal, 1977; Fausey i inni, 1985). Po okresowej anoksji intensywność oddychania nasion kukurydzy – przy ponownym wystawieniu na działanie tlenu wzrasta w porównaniu z nasionami nie poddanymi stresowi tlenowemu. Zdaniem Vartapetiana i wsp. (1987) za tę reakcję adaptacyjną odpowiedzialna jest ultrastruktura mitochondrialna.

Unger i Danielson (1965) badali wydłużanie się korzeni kukurydzy w zakresie ciśnień parcjalnych od 0 do 110 kPa. Autorzy ci stwierdzili, że kiełki osiągały maksymalną długość przy poziomie tlenu zbliżonym do atmosferycznego, wykazując spadek tej prędkości zarówno w kierunku niższych jak i wyższych ciśnień parcjalnych tlenu.

Gliński i Stępniewski (1985) wyznaczyli wartości ODR i Eh dla wschodów wybranych roślin. Dla kukurydzy stwierdzono, że zmniejszanie wschodów następuje przy ODR wynoszącym $40 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ i Eh 400 mV natomiast przy wartościach ODR $<16 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ i Eh <300 mV rośliny w ogóle nie wschodzą.

2.3.2. Korzenie

Zapotrzebowanie na tlen u korzeni kukurydzy w odniesieniu do świeżej masy korzenia największe jest w merystemie wierzchołkowym i osiąga maksimum w odległości 2-3 mm od wierzchołka (Goddard, 1960 cyt. za Zurzyckim i Michniewiczem, 1985). Przy przeliczeniu na suchą masę zależność ta się częściowo zaciera, natomiast w odniesieniu do liczby komórek lub w przeliczeniu na białko, natężenie oddychania wzrasta w miarę starzenia się komórek, a więc – i wzrostu odległości od wierzchołka (Rys. 2).



Rys. 2. Zależność intensywności respiracji odcinków korzeni *Zea mays* L. od odległości od wierzchołka wzrostu. Pobieranie tlenu wyrażono: A – w stosunku do świeżej masy (linia czarna), do suchej masy (linia zielona), B – do liczby komórek (linia czarna) i do azotu białkowego (linia zielona) (Goddard, 1960 za Zurzyckim i Michniewiczem, 1985)

Korzenie kukurydzy dla zapewnienia prawidłowego rozwoju powinny znajdować się według Bertranda i Kohnke (1957) w środowisku glebowym wykazującym natężenie dyfuzji tlenu – ODR powyżej wartości $42 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ natomiast według Van Diesta (1962) – powyżej $60 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Jeżeli chodzi o potencjał oksydoredukcyjny to, według badań Sępniewskiego i innych (1991), wartość Eh + 200 mV uniemożliwia zupełnie wzrost korzeni, natomiast dla optymalnego wzrostu Eh powinno być w granicach 500 mV.

Zdaniem Xia i Saglio (1992) korzenie kukurydzy posiadają dwa mechanizmy adaptacyjne pozwalające im na przeżycie w warunkach beztlenowych. Pierwszy z nich to adaptacja fizjologiczna, uruchamiająca się w ciągu pierwszych kilku godzin działania stresu, związana z pojawianiem się fermentacji mlekowej i alkoholowej. Drugi mechanizm – polegający na wytwarzaniu aerenchymy i korzeni przybyszowych – uruchamia się dopiero po upływie kilku dni.

Gdy stożki wzrostu korzeni kukurydzy poddane zostają nagłemu stresowi tlenowemu przez przeniesienie z warunków tlenowych do całkowicie beztlenowych obumierają w przeciągu 10 do 24 godzin (Roberts i inni, 1984; Johnson i inni,

1989; Xia i Saglio, 1992). Jednakże uprzednie traktowanie korzeni 3% tlenu powoduje przystosowanie się do warunków anoksji (Hole i inni, 1992) i wydłużenie czasu życia w warunkach kompletnej anoksji z 10 godz. do ponad 3 dni (Xia i Saglio, 1992). Zjawisko to tłumaczy się zmniejszoną produkcją i wydalaniem kwasu mlekowego z cytoplazmy, gdzie kumuluje się on w warunkach anoksji, utrzymując dzięki temu wyższe wartości pH cytoplazmy przez dłuższy czas (Xia i Saglio, 1992).

Jak już zaznaczono, drugi mechanizm adaptacyjny występujący w korzeniach kukurydzy to wzrost porowatości korzeni, będący najważniejszym czynnikiem umożliwiającym dyfuzję wewnętrzną gazów. Już McPherson (1939) zasygnalizował jej znaczenie dla kukurydzy stwierdzając, że obumieranie komórek w wyniku niedotlenienia prowadzi do zwiększonej porowatości korzeni. Badania późniejsze (Drew i wsp., 1985) potwierdziły lizogeniczny charakter aerenchymy w tkankach korzeni kukurydzy. Tworzy się ona w wyniku obumierania komórek korteksu z wytworzeniem przestrzeni powietrznych (Fot. 2), podczas gdy komórki rdzenia i endodermy pozostają niezmienione.

Tworzenie się aerenchymy występuje zarówno w korzeniach seminalnych (Konnings, 1982) jak i przybyszowych (Drew i inni, 1985). Porowatość korzeni kukurydzy rosnącej w warunkach normoksji wynosi $0,037-0,07 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (Mingeau, 1977; Drew i in., 1985) i wzrasta do $0,12-0,17 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (Yu i in., 1969; Drew i in., 1985). Luxmoore i in. (1970a) stwierdzili, że porowatość korzeni kukurydzy wzrasta wraz z odległością od stożka wzrostu, co wiąże się z powstawaniem aerenchymy w miarę starzenia się tkanek.

Kukurydza wykazuje większą zdolność transportowania tlenu drogą wewnętrzną z atmosfery do systemu korzeniowego przez korzenie przybyszowe niż przez korzenie seminalne, których porowatość jest mniejsza (Luxmoore i Stolzy, 1969; Raymond i inni, 1978; Saglio i inni, 1983). Efektywność tego transportu w korzeniach seminalnych jest bardzo mała już w odległości 8 cm od łodygi (Saglio i inni, 1983). Natomiast w korzeniach przybyszowych aerenchyma umożliwia wewnętrzną transport tlenu wzdłuż korzeni do tkanki merystematycznej stożków wzrostu nawet do głębokości 21 cm. (Drew i inni, 1985). Udział transportu wewnętrznego poprzez korzenie kukurydzy w całkowitym pokryciu zapotrzebowania na tlen wynosi wg. oceny Luxmoore'a i wsp (1970b) ok 25%. Z kolei Saglio i wsp. (1983) stwierdzili, że udział transportu wewnętrznego w pokrywaniu potrzeb tlenowych korzeni kukurydzy – duży przy powierzchni – szybko maleje z głębokością i już na głębokości 8 cm jest w stanie pokryć zaledwie 30-40% zapotrzebowania.

Obniżenie zewnętrznego stężenia tlenu wpływając również na siłę parcia korzeni powoduje osłabienie zdolności penetracji gleby zbitej. W przypadku kukurydzy spadek siły parcia i ciśnienia wzrostowego stwierdzono przy stężeniu tlenu $< 3\%$ (Souty i Stępniewski, 1988).

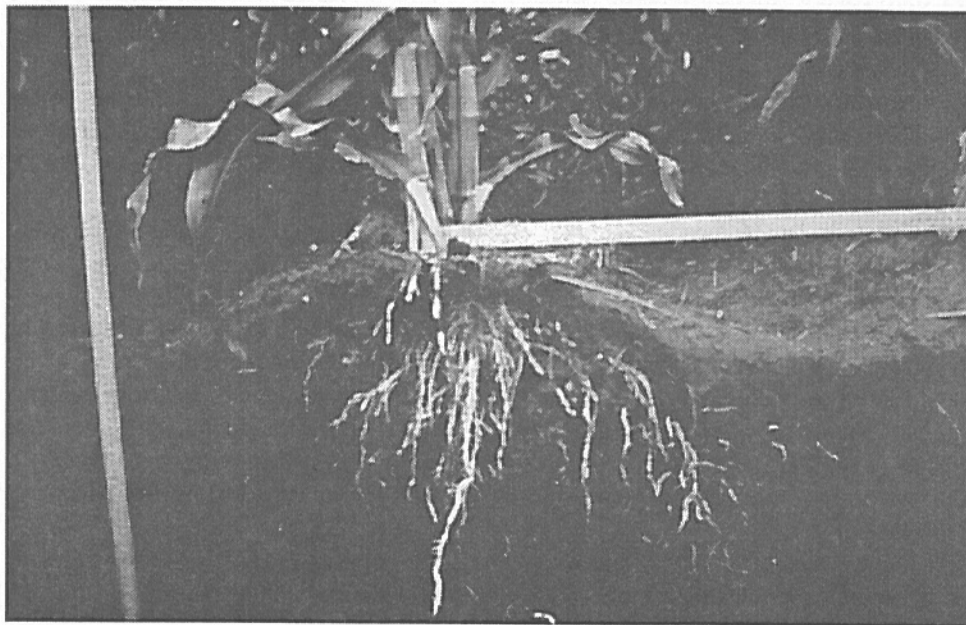
Sucha masa korzeni kukurydzy, poddanej stresowi tlenowemu jest mniejsza niż masa kontrolna, co sugeruje zakłócenie w transporcie produktów fotosyntezy z części nadziemnych do systemu korzeniowego (Luxmoore i Stolzy, 1969).

2.3.3 Części nadziemne

Ich reakcja na warunki tlenowe w glebie jest ściśle związana z reakcją korzeni, w stosunku do której jest jednak nieco spóźniona (Stępniewski i Gliński, 1985). Przejawem tego jest m.in. zahamowanie wzrostu części nadziemnych przesunięte w czasie względem korzeni w warunkach niedotlenienia (Jackson i Drew, 1984; Mason i inni, 1987). Prowadzi to do zwiększenia stosunku masy części nadziemnych do korzeni. Jakkolwiek zahamowanie wzrostu części nadziemnych jest dobrze udokumentowane, to główny mechanizm tego procesu nadal pozostaje niewyjaśniony (Atwell i Steer, 1990). Dla kukurydzy zahamowanie wzrostu części nadziemnych występowało w badaniach Bertranda i Kohnke (1957) przy ODR $42 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$ natomiast według Van Diesta (1962) przy ODR $77 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Niektórzy badacze interesowali się określeniem zjawiska wzrostu oporu dyfuzyjnego w liściach kukurydzy w warunkach niedotlenienia (Wenkert i inn., 1981; Schildwacht, 1989) hodując rośliny w płynnej pożywce. Stępniewski i wsp. (1991) stwierdzili spadek przewodnictwa dyfuzyjnego szparek i tempa fotosyntezy netto u siewek kukurydzy, będących w fazie czterech liści w warunkach hipoksji, przy stężeniach tlenu w powietrzu glebowym poniżej 1% obj. Spadek ten wystąpił zarówno wtedy, gdy rośliny hodowano w glebie jak i w zawieszinie glebowej. Towarzystwo temu obniżenie się potencjału oksydoredukcyjnego poniżej 350 mV w glebie, jak również w zawieszinie glebowej, przez którą przepływały mieszanki gazowe.

Pobranie, transport i rozkład składników pokarmowych w częściach nadziemnych kukurydzy przedstawiono zaledwie w kilku pracach (Van Diest, 1962; Drew i Lynch, 1980; Diłkowa i inni, 1984; Atwell i Steer, 1990), z których tylko Van Diest, 1962 oraz Diłkowa i wsp. (1984) przeprowadzili doświadczenie wazonowe przy użyciu gleby a nie pożywki. Prace te dotyczą składu mineralnego roślin bezpośrednio po zakończeniu stresu tlenowego. Niestety uzyskane wyniki nie dają jasnego obrazu sytuacji. I tak Diłkowa i wsp. (1984) stwierdzili, zmniejszenie stężenia P, K, Ca i Mg pod wpływem zalania gleby na okres do 6 dni, ale tylko we wcześniejszych fazach rozwoju (do 5 liści). Ten sam stres w okresie późniejszym (7 liści) powodował już tylko nieznaczne zmniejszenie stężenia fosforu. Z kolei Van Diest, (1962) stwierdził obniżenie pobierania N i K bez wpływu na P u kukurydzy przy ODR w granicach $17\text{-}22 \mu\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Natomiast Drew i wsp. (1980) stwierdzili obniżenie stężenia N, P, K i Ca w 14 dniowych roślinach kukurydzy (faza 4 liści) w nienapowietrzanej pożywce. Z kolei Atwell i Steer (1990) prowadząc badania z 5 dniowymi siewkami kukurydzy w pożywce stwierdzili, że pobranie azotu, fosforu i potasu jest zawsze mniejsze w porównaniu z napowietrzaną kontrolą, z tym że natężenie fosforu wzrasta w młodszych i maleje w starszych liściach.

Jak już wspomniano, zjawisko wędnięcia roślin, będące przejawem zahamowania transpiracji jest następnym efektem niedotlenienia w strefie korzeniowej (Stępniewski i Gliński, 1985; Everard i Drew, 1987). Kukurydza w warunkach anoksji, utrzymującej się przez 18 godzin, wykazywała zmniejszenie transpiracji w tym okresie. Po usunięciu stresu stosunki wodne rośliny powracały do normy. Natomiast anoksja trwająca 24 godziny lub więcej, powodowała trwałe naruszenie funkcjonowania roślin, w tym także pobierania wody (Grineva, 1963).



Fot. 2. Przykład niesymetrycznego rozwoju systemu korzeniowego kukurydzy w warunkach polowych przy zróżnicowanym zagęszczeniu gleby: na lewo od pędu gleba ugnieciona kołami ciągnika (Fot. J. Doran)

Dotychczasowe badania nad wpływem niedotlenienia na system korzeniowy kukurydzy były prowadzone przeważnie w pożywkach płynnych, i to najczęściej na bardzo małych roślinach. Bardzo mało – ze względu na trudności metodyczne – jest prac prowadzonych w ośrodku glebowym (Stępniewski i inni, 1991; Ewing i inni, 1991). Obserwacja systemu korzeniowego, i jego rozwoju przestrzennego w warunkach imitujących choć w przybliżeniu sytuację polową (Fot. 2), gdzie niejednokrotnie tylko część systemu korzeniowego doświadcza hipoksji lub anoksji, wymagała zastosowania techniki rizotronowej.

2.4. Technika badań rizotronowych

Tradycyjny sposób badania systemu korzeniowego w warunkach polowych jest rzeczą trudną, ponieważ gleba ograniczając dostęp do strefy korzeniowej utrudnia obserwację i inne czynności badawcze (Kolesnikov, 1971). Większość metod obserwowania rozwoju korzeni w warunkach polowych wymaga ogromnej pracy i powoduje zazwyczaj uszkodzenie miejsca pomiarowego (Böhm, 1979) uniemożliwiając tym samym powtórzenie pomiarów dla tego samego punktu.

Technika obserwacji korzeni w glebie "in situ" znana ogólnie jako metoda szklanych ścian (glass wall method), pomyślana została dla umożliwienia przeprowadzania badań ekologicznych w strefie korzeniowej (Blauw, 1923). Umieszczona na styku z profilem glebowym szyba ze szkła lub z akrylowego plastiku

(Taylor i Böhm, 1976) pozwala dostrzec korzenie w glebie, gdy tylko się one pojawią przy szybie.

Stosunkowo niedawno badacze amerykańscy opatentowali przenośną sondę glebową, umożliwiającą videorejestrację rosnących w polu korzeni, bez naruszania ich architektury czyli rozmieszczenia przestrzennego (Upchurch i Ritchie, 1983, 1984; Box, 1987).

Ogólnie można powiedzieć, że pomimo niezaprzeczalnych zalet tej metody daje ona możliwość obserwacji jedynie niektórych cech systemu korzeniowego takich jak: długość korzeni, objętość gleby zajęta przez korzeń, gęstość korzeniowa oraz przestrzenne zmiany tych parametrów w obecności szaty roślinnej (Taylor i in. 1991). Poszerzenie tych możliwości daje zastosowanie techniki rizostronowej.

Pierwsze podziemne laboratoria korzeniowe (root chambers lub root cellars) zostały skonstruowane w Niemczech na początku 1900 r. przez Nolla i Kroemera, w Rosji w 1915, i później w Holandii (Böhm, 1979). Prototypy współczesnych laboratoriów urządzono w East Malling (Anglia) w latach 1961 i 1966 (Rogers, 1969).

Wyraz "rizotron" po raz pierwszy został użyty przez Lyforda i Wilsona (1966) przy opisie zbudowanego przez nich urządzenia do badania korzeni.

Dopiero od 1967 roku w Kanadzie (Hilton i inni, 1969), w Alabamie (Taylor, 1969) i w Iowa (Taylor i Böhm, 1976), powszechnie stosowano nazwę "rizotron" na określenie podziemnych laboratoriów do obserwacji i badania systemów korzeniowych. Słowo to pochodzi z greckiego "rhizos" tj. korzeń i "tron" to znaczy "urządzenie do badań".

Ogólnie można opisać rizostron jako urządzenie umożliwiające niedestruktywną obserwację korzeni poprzez przezroczyste okno, które może być w kontakcie z naturalnym profilem glebowym, lub też może stanowić ścianę pojemnika wypełnionego glebą. Ściany, tak odsłoniętego profilu, pozwalają na obserwację dynamiki wzrostu systemu korzeniowego. Nazwa rizostron może oznaczać zarówno duże podziemne laboratorium korzeniowe, jak również znacznie skromniejszy w rozmiarach pojemnik z glebą wyposażony w przezroczystą ścianę.

Rizostrony przeznaczone są do przeprowadzania pomiarów w strefie korzeniowej parametrów jakościowych jak barwa i żywotność korzeni wraz z parametrami ilościowymi i dynamicznymi takimi jak: gęstość korzeni, średnica poszczególnych korzeni oraz długość i ich rozmieszczenie przestrzenne.

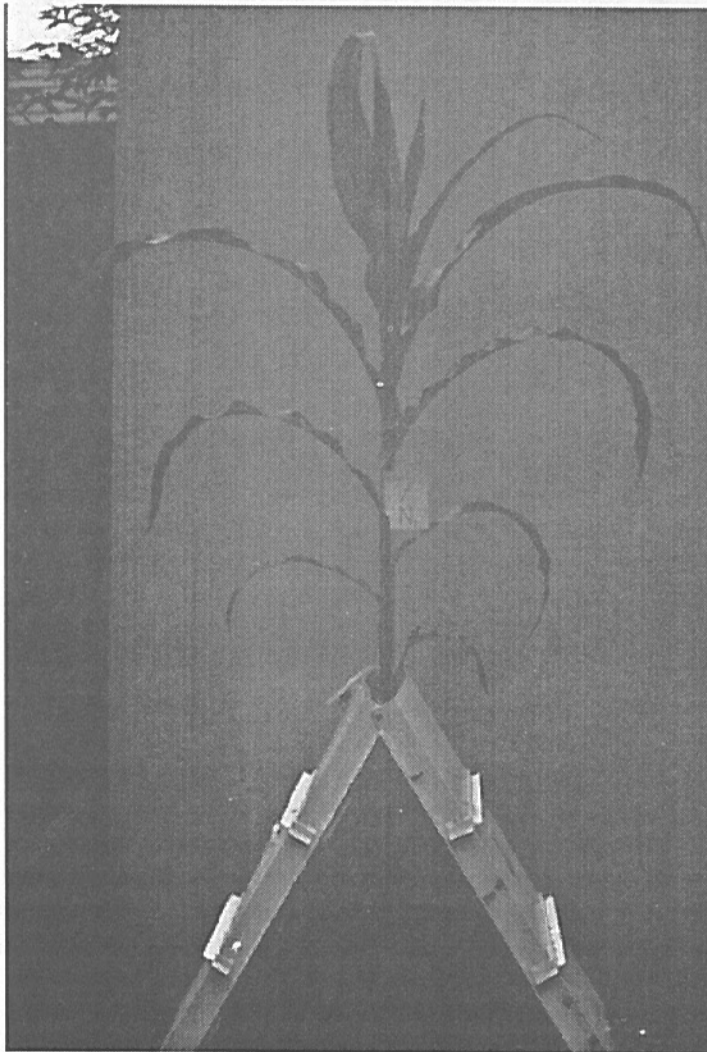
Stosowano również rizostrony w badaniach interakcji pomiędzy systemem korzeniowym a środowiskiem glebowym, pod kątem pobierania wody przez korzenie (Klepper i inni, 1973; Taylor i Klepper, 1973), ruchliwości i pobierania składników pokarmowych (Long i Huck, 1980), wpływu temperatury na dynamikę wzrostu korzeni (Bhar i inni, 1970; Fiscus i Huck, 1977), intensywności oddychania i natężenia dyfuzji tlenu w glebie (Melhuish i inni, 1974), reakcji korzeni na zmienne warunki oksydoredukcyjne w glebie lub w suspensji glebowej (Stępniewski i inni, 1991).

W niniejszej pracy do potrzeb badania wpływu zlokalizowanego stresu tlenowego na system korzeniowy kukurydzy skonstruowano specjalny rodzaj rizostronu tzw. rizostron dwudzielny.

3. MATERIAŁY I METODYKA

3.1. Budowa rizotronu

Badania prowadzono przy użyciu oryginalnych dwudzielnych rizotronów, o wymiarach 84 x 40.5 x 50 cm, umożliwiających podzielenie systemu korzeniowego tej samej rośliny na dwie części, z których każdą oddzielnie można, w sposób niezależny od drugiej, poddawać zmiennym warunkom tlenowym dzięki możliwości wprowadzania określonej mieszanki gazowej, poprzez zawór umieszczony w dolnej części rizotronu (Fot. 3). Wypełniona glebą objętość jędniej półówki rizotronu wynosiła 16.6 dm³.



Fot. 3. Rizotron dwudzielny



Fot. 4. Widok wewnętrznej szklanej ściany rizotronu

Każda z komór rizotronu jest skrzynką zbudowaną ze stalowej blachy, pomalowanej obustronnie emalią chlorokauczkową, która posiada z jednej strony drzwiczki z szybą szklaną o grubości 6 mm, stanowiącą wewnętrzną ścianę rizotronu, co umożliwia obserwowanie korzeni w trakcie wzrostu. Szklane drzwiczki po zakończeniu doświadczenia można było otwierać w celu pobrania próbek glebowych oraz wypłukania systemu korzeniowego – bez jego uszkodzenia – do dalszych badań (Fot. 4).

Po jednej stronie każdej komory wywiercono po 3 otwory, na trzech głębokościach (40, 65 i 75 cm). Dwa górne otwory służyły do wprowadzania elektrod



Fot. 5. Bateria rizotronów dwudzielnych

platynowych do pomiaru ODR i Eh, natomiast dolny – do wprowadzania mosiężnej anody podczas pomiaru ODR. Poza krótkim okresem samych pomiarów otwory te były uszczelniane autokitem. Na dnie każdej z komór rizotronu umieszczono 5 cm warstwę piasku, dla ułatwienia równomiernego rozprowadzenia gazów, a następnie usypywano glebę warstwowo dla zapewnienia żądanej gęstości ($1,2 \text{ Mg m}^{-3}$). Po wypełnieniu glebą obie połowki rizotronu łączono razem na stałe przy użyciu śrub. Zmontowane w ten sposób rizotrony dwudzielne umieszczono na wspornikach drewnianych, na wysokości jednego metra nad ziemią, tworząc ba-

terię 6 rizotronów (Fot. 5), pod którą można było się poruszać dla obserwowania i zaznaczania pozycji poszczególnych korzeni. Masa kompletnego rizotyonu wypełnionego glebą wynosiła 88 kg.

Półowki rizotronów nachylone były względem siebie pod kątem 60°, co umożliwiało układanie się korzeni wzdłuż szklanej ściany. W całym okresie trwania doświadczenia ściana ta była zakryta tekturą, w celu odcięcia dopływu światła do korzeni. Przykrycie to zdejmowano tylko na czas prowadzenia obserwacji korzeni.

3.2. Materiał glebowy

Dla przeprowadzenia wszystkich cykli doświadczalnych użyto jednorodnego materiału glebowego pochodzącego z warstwy ornej – poziomu Ap – gleby brunatnej wytworzonej z lessu (Eutric cambisol według klasyfikacji FAO), pobranego w miejscowości Elizówka k. Lublina. Podstawową charakterystykę tej gleby zamieszczono w tabeli 1.

Oznaczenia składu granulometrycznego (metodą Cassagrande w modyfikacji Prószyńskiego), zawartości substancji organicznej (metodą Tiurina), pH (metodą elektrometryczną, przy stosunku gleby do H₂O lub KCl równym 1:10), oraz powierzchni właściwej (metodą adsorpcji pary wodnej) wykonano w Instytucie Agrofizyki PAN w Lublinie.

Po przywiezieniu z pola, glebę przesiano przez sita o średnicy oczek 20 mm, następnie oznaczano wilgotność metodą suszarkową, zważono i napełniano każdą półówkę rizotyonu. Glebę ubijano ręcznie ustalając jej gęstość do pożądanej wartości wynoszącej 1.2 Mg m⁻³; wartość ta, mieści się w granicach, w których korzenie kukurydzy mogą rozwijać się swobodnie. Po wypełnieniu glebą, łączono po dwie półowki przy pomocy śrub zapewniając względem siebie kąt nachylenia 60°. Wilgotność gleby w momencie napełnienia rizotyonu odpowiadała ciśnieniu ssącemu 20-30 KPa. Masa gleby w jednej półowce rizotyonu wynosiła 20 kg (w przeliczeniu na glebę absolutnie suchą).

Tabela 1. Podstawowa charakterystyka materiału glebowego poziomu Ap gleby brunatnej wytworzonej z lessu (Elizówka k. Lublina)

Poz. gen.	Procentowy udział frakcji mechanicznej				mat. org.	pow. właś.	pH	
	0.1-0.05 [mm]	0.05-0.02 [mm]	0.02-0.002 [mm]	< 0.002 [mm]			KCL	H ₂ O
Ap	14	46	27	13	1.51	19	6.5	6.8

3.3. Materiał roślinny

Dla zbadania wpływu zlokalizowanego stresu tlenowego w glebie na system korzeniowy kukurydzy wybrano dwie odmiany kukurydzy DEA i KLG 22-10 w celu porównywania ich reakcji na zlokalizowany stres tlenowy.

Tabela 2. Charakterystyki wybranych odmian kukurydzy (*Zea Mays L.*)

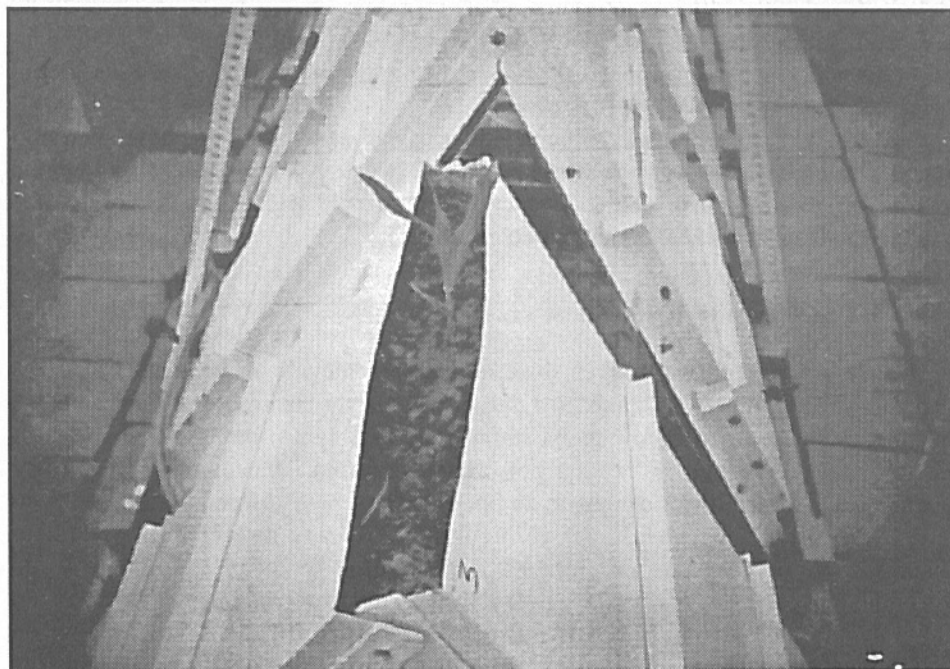
Odmiana	DEA		KLG 22-10	
Liczba FAO	290		230	
Hodowla	USA		Kobierzyce (PL)	
Reprodukcja	Francja (INRA)		Jugosławia	
Przeznaczenie	ziarno	kiszonka	ziarno	kiszonka
Rejon uprawy (PL)*	I-II	III-IV-V	I-II III-IV	III-IV-V
Określenie wczesności	Średnio-późne		Średnio-wczesne	

* wg Jakacki A. "Kukurydza", w "Uprawa roślin", PWRiL, Warszawa, 177, 1975.

W Tabeli 2 zamieszczone są dane dotyczące obu badanych odmian.

Wybrany materiał siewny traktowano zaprawą nasienną TUTAN WS 67 (TMTD) i następnie na szalkach Petri'ego wstawiano do termostatu o temperaturze 20 °C, aż do uzyskania kiełków o długości 25 mm. Odrzucono skielkowane nasiona skrajne pod względem stopnia rozwoju, a do posadzenia zachowano te z kiełkami średniorozwiniętymi.

W momencie przesadzenia skielkowanych nasion do gleby korzenie seminalne rozdzielono ręcznie, tak aby równomiernie podzielić system korzeniowy pomiędzy obie połówki rizotronu (Fot. 6).



Fot. 6. Roślina kukurydzy po przesadzeniu do rizotronu w fazie 4-go liścia

Rośliny rozwijały się w optymalnych warunkach powietrzno-wodnych, aż do osiągnięcia fazy 8 liści. W fazie tej u kukurydzy następuje szybkie różnicowanie się kwiatostanu męskiego (wiecha) w stożku wzrostu pędu a prawidłowe warunki fizyczne decydują o wczesności dojrzwania ziarna (Giardini, 1980). Właśnie w tym momencie rozpoczęto stres tlenowy.

3.4. Opis i schemat doświadczenia

Badanie wpływu zlokalizowanej anoksji w rizosferze na rozwój systemu korzeniowego i części nadziemnych roślin ujęto w 6 cyklach badawczych przeprowadzonych w tunelu foliowym w latach 1988-1989, w Instytucie Agrofizyki PAN w Lublinie.

W tym celu zaprojektowano i skonstruowano baterię oryginalnych rizotronów dwudzielnych pozwalających na pionowe różnicowanie stanu natlenienia w glebie w każdej połowce pojedynczego rizotyonu.

Jedynym czynnikiem fizycznym różnicującym stan natlenienia była faza gazowa gleby, której skład zmieniono przy użyciu azotu gazowego; przepływ tego gazu przez glebę danej połowy rizotyonu, powodował wypychanie powietrza glebowego – i z nim tlenu – z całej objętości gleby, aż do ustalenia się gradientu stężenia tlenu wzdłuż profilu pojedynczej połowki rizotyonu.

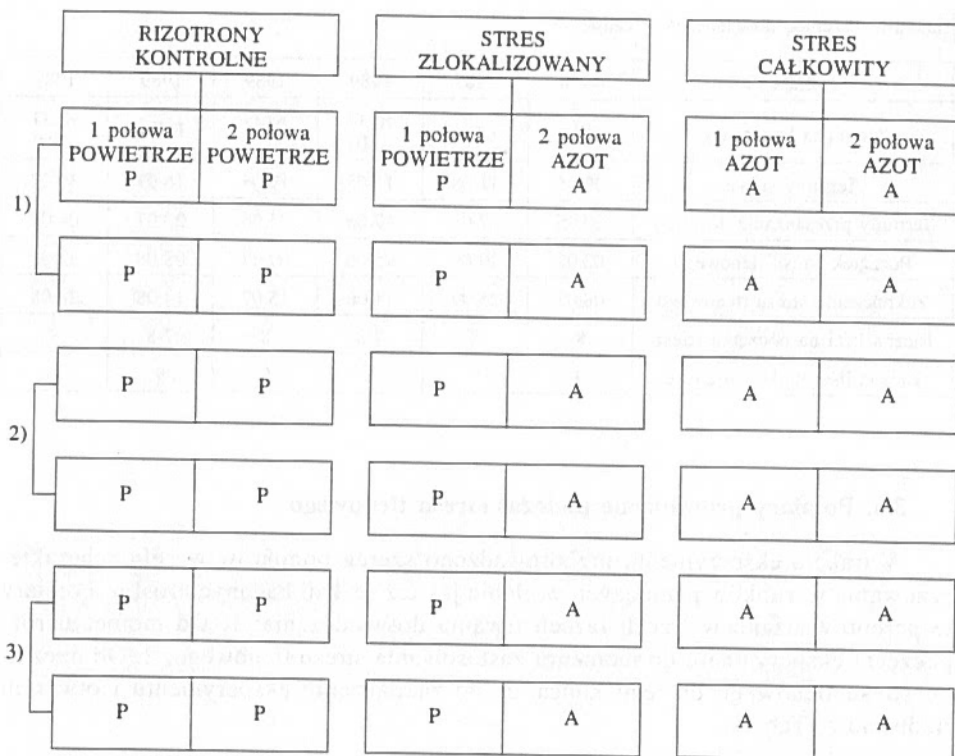
Inne czynniki fizyczne, jak wilgotność i zagęszczenie utrzymywano w granicach nie naruszających optimum stanu natlenienia. Stan wilgotności kontrolowano przy użyciu tensjometrów z manometrem mechanicznym, zainstalowanych na 2 głębokościach 20 i 40 cm; utrzymując go w granicach ciśnienia ssącego 20-80 hPa, które nie powodują niedoboru wody dla roślin. Ubytki wody w glebie uzupełniano poprzez perforowane rurki plastikowe zainstalowane poziomo na głębokości 15 cm i wyprowadzone do góry.

Każdy cykl doświadczalny obejmował 6 dwudzielnych rizotronów. Warunki tlenowe w glebie różnicowano na okres 7 dni tworząc 3 kombinacje natlenienia w 2 powtórzeniach po osiągnięciu przez rośliny fazy 8 liści.

Schemat doświadczeń umieszczono na Rys. 3.

3.5. Przebieg doświadczenia w czasie

Każde z 6 przeprowadzonych doświadczeń przebiegało następująco: Skielkowane siewki kukurydzy sadzono po 1 sztuce w każdym rizotronie, po upływie 3-6 dni od napełnienia rizotronów glebą starając się przy tym o możliwie równomierne rozmieszczenie korzeni w obu połówkach rizotyonu. Następnie rośliny rosły w warunkach kontrolnych uznanych za optymalne tj. przy ciśnieniu ssącym 20-80 hPa, w luźno usypanej glebie, bez różnicowania jej stanu natlenienia. Wodę uzupełniano od góry dodając odmierzoną ilość według wskazań tensjometrów do wspomnianej perforowanej rurki zainstalowanej w każdej połowce rizotyonu. Po osiągnięciu fazy 7-8 liści rozpoczynano okres stresu trwający 7 dni. Polegał on na wprowadzeniu do poszczególnych połówek rizotyonu od dołu ku górze, poprzez zawory uwidocznione na Fot. 2 azotu technicznego z butli bądź powietrza atmo-



Rys. 3. Schemat doświadczeń rizotronowych (3 cykle dla każdej z odmian. W każdym cyklu liczba testowanych roślin $n = 6$, dla połówek P: $n = 6$, dla połówek A: $n = 6$).

sferycznego ze sprężarki według schematu na Rys. 3. Przepływ gazu w każdej połowce wynosił ok. $100 \text{ cm}^3 \text{ min}^{-1}$ co odpowiadało prędkości liniowej przepływu gazu 5 mm min^{-1} . W czasie 7 dni trwania stresu mierzono:

- przyrost części nadziemnej (w sposób ciągły),
- ODR w glebie,
- potencjał redoks w glebie,
- dobowe przyrosty korzeni pierwszego rzędu.

Dane klimatyczne odnośnie temperatury powietrza w okresie trwania stresów wzięto dla stacji meteorologicznej na Felinie (odległej ok. 1 km od miejsca przeprowadzania doświadczeń) z Katedry Agrometeorologii AR Lublin.

Po zakończeniu stresu, rośliny ścięto, wyplukiwano korzenie z całej objętości gleby łagodnym strumieniem wody i oznaczano:

- suchą masę części nadziemnych i ich skład mineralny,
 - suchą masę korzeni i jej rozkład w funkcji głębokości
- oraz wykonano:

- zdjęcie mikroskopowe stożków korzeni przy 400 krotnym powiększeniu.

W Tabeli 3 przedstawiono przebieg czynności w czasie dla wszystkich doświadczeń.

Tabela 3. Przebieg doświadczeń w czasie

Lata	1988	1988	1989	1989	1989	1989
Odmiana kukurydzy	DEA	DEA	KLK 2210	KLK 2210	DEA	KLK 2210
Terminy siewu	23.05	11.08	11.05	19.06	16.07	30.07
Terminy przesadzania do gleby	29.05	17.08	17.05	23.06	20.07	04.08
Początek stresu tlenowego	02.07	19.09	05.06	09.07	08.08	22.08
Zakończenie stresu tlenowego	08.07	25.09	11.06	15.07	14.08	28.08
Liczba liści na początku stresu	8	8	7-8	8	7-8	8
Liczba liści na końcu stresu	9	9	9	9	9	9

3.6. Pomiary prowadzone podczas stresu tlenowego

W trakcie eksperymentu przeprowadzono szereg pomiarów w celu scharakteryzowania warunków panujących w glebie jak też reakcji badanych roślin. Pomiary te przeprowadzono w trzech fazach trwania doświadczenia: 1. Od momentu rozpoczęcia eksperymentu do momentu zastosowania stresu tlenowego. 2. Od początku stresu tlenowego do jego końca. 3. Po zakończeniu eksperymentu i otwarciu rizotronów (Tab. 4).

Tabela 4. Wykaz pomiarów przeprowadzonych w trakcie trwania doświadczenia

	Gleba	Korzenie	Cz. nadz.	Powietrze
1.	Temperatura Wilgotność	Mapowanie korzeni	Wzrost liści	Temperatura
2.	Wilgotność ODR Eh	Prędkość wzrostu korzeni	Prędkość wzrostu cz. nad.	Temperatura
3.	Analiza gleby	Zdjęcia mikroskopowe	Skład mineralny	

3.6.1. Charakterystyka warunków tlenowych w glebie: ODR i Eh

Stan natlenienia charakteryzowano przy pomocy dwóch wskaźników: natężenia dyfuzji tlenu (ODR) i potencjału oksydoredukcyjnego gleby (Eh).

Wartość ODR mierzono wg. metodyki opisanej przez Glińskiego i Stępniewskiego (1985) przy użyciu mikroelektrod platynowych o wymiarach 0.5 x 4.0 mm obudowanych w rurkach plastikowych o średnicy 3 mm stosując aparat z automatyczną kontrolą efektywnego potencjału redukcji na poziomie -0.65 V względem nasyconej elektrody kalomelowej (Malicki i Walczak, 1983).

Jako anodę stosowano pręt mosiężny o średnicy 4 mm i długości 150 mm, który umieszczono poziomo w glebie na głębokości 75 cm, natomiast nasyconą elektrodę kalomelową instalowano na powierzchni gleby. Czas polaryzacji elektrod wynosił 4 minuty. Na każdą z głębokości pomiarowych (10, 25, 45 i 65 cm) wpro-

wadzano (do każdej połówki rizotronu) po jednej elektrodzie platynowej tuż przed pomiarem. Przy głębokości 10 cm i 25 cm elektrodę platynową wprowadzono od góry, przy pozostałych głębokościach, elektrody wprowadzono poziomo przez odpowiednio przygotowane otwory w bocznych ściankach rizotronu. Pomiary ODR wykonano po 1, 3 i 7 dniach trwania stresu.

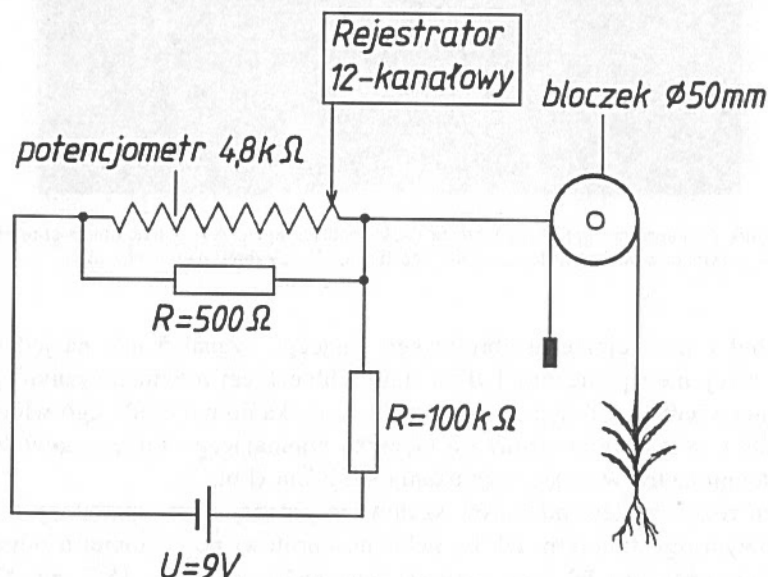
Potencjał redoks mierzono w tych samych terminach i na tych samych głębokościach co ODR przy pomocy pehametru (pH controller 5997-60 Cole Palmer) stosując identyczne choć nie te same elektrody platynowe co przy ODR i nasyconą elektrodę kalomelową. Sposób umieszczania elektrod był podobny jak przy pomiarze ODR.

3.6.2. Pomiary dobowych przyrostów korzeni

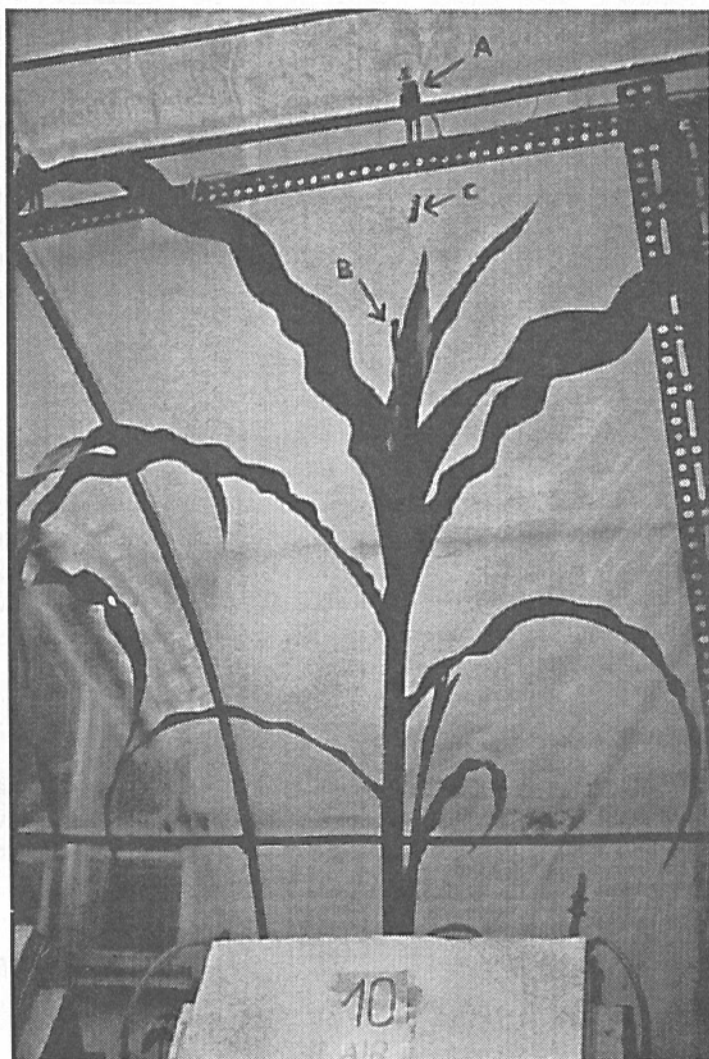
W celu określenia dobowych przyrostów korzeni odrysowywano codziennie o godzinie 10⁰⁰ w okresie trwania stresu kształt i zasięg wszystkich korzeni pierwszorzędowych z widocznymi stożkami wzrostu, zaznaczając kształt korzeni i położenie czapeczek korzeniowych różnokolorowymi pisakami na folii umocowanej na wewnętrznej szklanej ścianie rizotronu. Następnie po zdjęciu folii mierzono na niej wielkość dobowych przyrostów suwmiarką. Wyniki uśredniono dla wszystkich widocznych korzeni pierwszorzędowych, których, było po kilka sztuk na każdej połowie rizotronu.

3.6.3. Pomiary dobowych przyrostów części nadziemnych

Pomiar prędkości wzrostu części nadziemnych rejestrowano w sposób ciągły przez cały okres trwania stresu. W tym celu skonstruowano specjalny zestaw czujników do mierzenia sześciu roślin równocześnie Rys. 4. Każdy czujnik pomiarowy



Rys. 4. Schemat pojedynczego czujnika rejestrującego prędkości wzrostu części nadziemnych.



Fot. 7. Czujnik do mierzenia prędkości wzrostu części nadziemnych. A – potencjometr obrotowy z bloczkiem, B – przymocowanie nitki do najmłodszego liścia, C – ciężarek napinający nitkę

złożony był z potencjometru obrotowego dającego sygnał 5 mV na jeden pełny obrót. Potencjometr połączony był na stałe z bloczkiem przymocowanym do nitki zaczepionej z jednej strony przy pomocy krokodylka do najmłodszego widocznego liścia rośliny, a z drugiej strony do ciężarka napinającego nitkę i powodującego obrót potencjometru w miarę wydłużania się liścia (Fot. 7).

Przed rozpoczęciem pomiarów skalowano potencjometr, sprzężony z dwunastokanałowym rejestratorem, tak by pełnemu obrotowi potencjometru odpowiadał przy średnicy bloczka 50 mm, przyrost wysokości rośliny o 15,7 cm. Na skali rejestratora 5 mV zmiany odpowiadały 2 mm na taśmie.

3.7. Pomiary po zakończeniu stresu tlenowego

3.7.1. Charakterystyka gleby i badania systemu korzeniowego

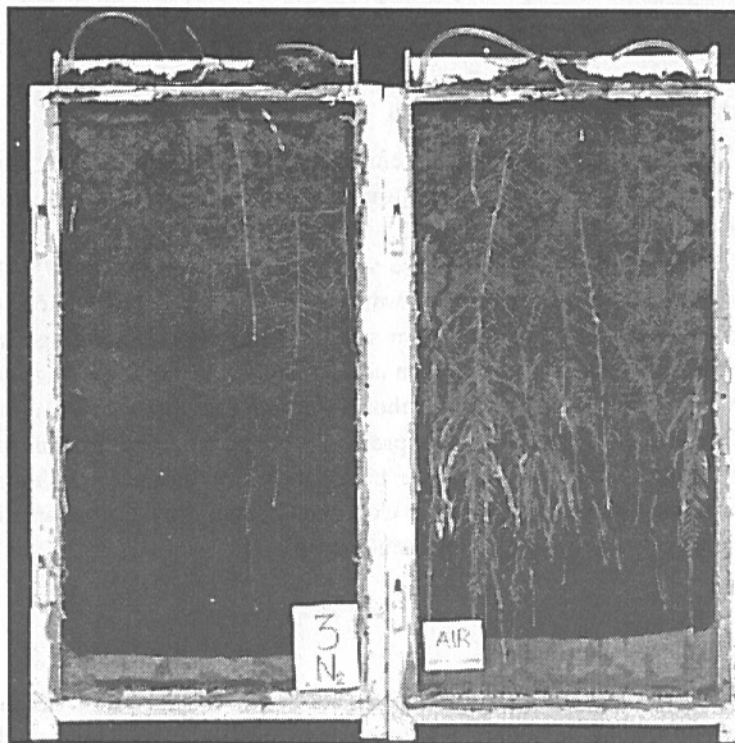
Analiza gleby

Po upływie 7 dni od momentu zastosowania stresu tlenowego, rizotrony otwierano i pobierano próbki glebowe z głębokości 0-5 cm, 15, 40 i 65 cm do analiz na zawartość NH^+ , PO^{-3} , K^+ , Mn^{+2} oraz Fe^{+2} .

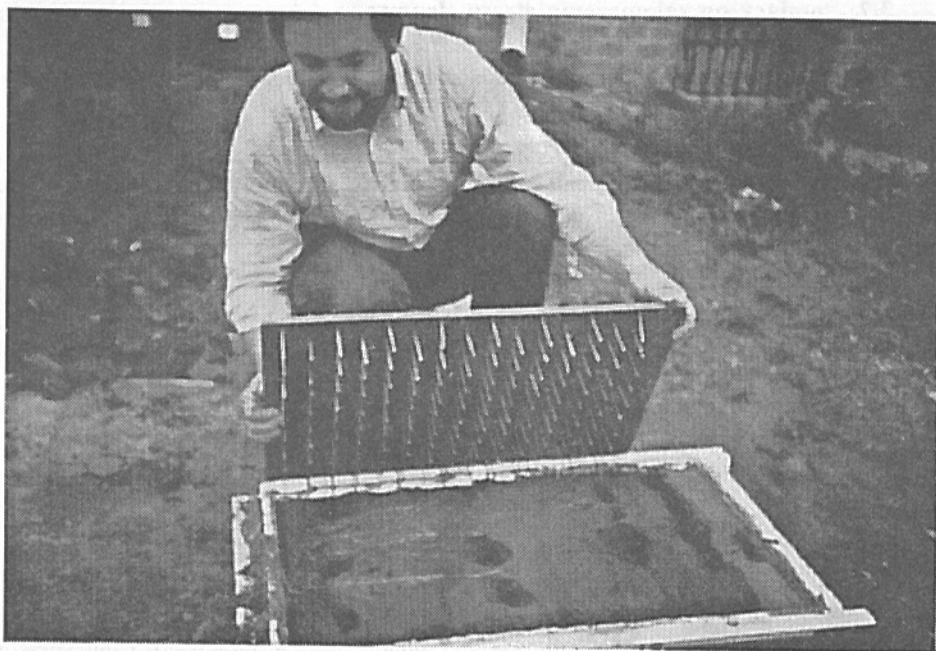
Oznaczenie zawartości jonów NH^+ prowadzono metodą Nesslera-Jądrasik (Tomaszewski, 1966) w ekstrakcie 1N KCl. Oznaczenie łatwo przyswajalnego fosforu przeprowadzono metodą Egnera-Riehma (Gliński i in., 1972) w ekstrakcie mleczanu wapnia. W tym samym ekstrakcie, oznaczono metodą fotometrii płomieniowej, również zawartość jonów K^+ . Jony Mn^{+2} oznaczano metodą ASA w ekstrakcie 1N $\text{CH}_3\text{COONH}_4$ (Aleksandrowa i Najdenowa, 1967), zaś Fe^{+2} kolorymetrycznie z α α' dwupirydylem w ekstrakcie 0.05M H_2SO_4 (Aleksandrowa i Najdenowa, 1967).

Wydzielanie systemu korzeniowego

Po otwarciu połówek rizotronów (Fot. 8), nałożono na nie "plansze fakira" (Fot. 9), umożliwiające zachowanie przestrzennego układu korzeni dzięki licznym kolcom rozmieszczonym równomiernie w rzędach i w szeregach co 5 cm i następnie wypłukiwano korzenie z masy glebowej łagodnym strumieniem wody.



Fot. 8. Rizotron po otwarciu.



Fot. 9. Nakładanie "planszy fakira" na połówkę rizotronu.

Badania mikroskopowe stożków korzeni

Z tak wydzielanego systemu korzeniowego, pobrano stożki wzrostu korzeni pierwszorzędowych pochodzących z fitomerów 3-7 z poszczególnych kombinacji natlenienia do badań mikroskopowych.

Stożki te utrwalano w 4% roztworze aldehydu glutarowego w 0,075 M buforze kakodylanowym o $\text{pH} = 7,4$. Po tym wstępnym utrwaleniu stożki dotrwalono w 1% roztworze czterotlenku osmu w tym samym buforze przez jedną godzinę. Następnie preparaty odwadniano w seriach acetonowych i utwardzono w żywicy Spura po czym krojono je na skrawki o grubości 0,5 mm przy pomocy ultramikrotomu (Reiserth Om-U3). Tak przygotowane preparaty barwiono 1% błękitem metylenowym z 1% azurem 2 w 1% roztworze boraksu. Mikrofotografie wykonano przy użyciu mikroskopu optycznego Jenaval Contrast (Zeiss), przy zastosowaniu światła spolaryzowanego z kontrastem interferencyjnym.

Masa korzeni

Tak utrwalony na planszy system korzeniowy po wysuszeniu dzielono na 10 centymetrowe poziome segmenty wzdłuż całego profilu i określono suchą masę korzeni po wysuszeniu w temperaturze 55 °C.

3.7.2. Charakterystyka części nadziemnych roślin

Określenie wysokości i masy roślin

Po zakończeniu cyklu doświadczalnego rośliny kukurydzy ścięto, zważono oraz zmierzono ich długość przy użyciu taśmy mierniczej.

Określenie składu chemicznego

Po wysuszeniu materiału roślinnego badano jego skład mineralny. Mineralizację materiału roślinnego przeprowadzono w mieszaninie H_2SO_4 z dodatkiem H_2O_2 . Następnie oznaczono N całkowity, przeprowadzając miareczkowanie potencjometryczne podbrominem sodu (0.014 M NaOBr) roztworu zawierającego $N-NH_4^+$ w środowisku buforu boranowego o pH 8-9. Fosfor oznaczano kolorymetrycznie metodą molibdenową, zaś K, Ca i Na metodą fotometrii płomieniowej. Z kolei Mg, Mn, Zn i Cu oznaczano metodą ASA natomiast bor oznaczano kolorymetrycznie z dwuantrimidem po uprzednim stopieniu z $Ca(OH)_2$ (Fassi i in., 1984).

3.8. Statystyczne opracowanie wyników

Uzyskane wyniki poddano obróbce statystycznej stosując metodę analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej. W przypadku wystąpienia zależności istotnej obliczano półprzedziały ufności Tukey'a. W miarę potrzeby posługiwano się analizą regresji prostoliniowej. Wszystkie obliczenia wykonano przy użyciu programu "Statgraph 3.0" i komputera osobistego. W poszczególnych przypadkach podane są szczegóły dotyczące tych obliczeń.

4. OMÓWIENIE WYNIKÓW

4.1. Warunki glebowe w okresie trwania stresu

4.1.1. ODR

Wpływ poszczególnych czynników na stan natlenienia gleby w rizotronach badano etapami. W pierwszej kolejności przeprowadzono – dla obu odmian łącznie – analizę wariancji wartości ODR dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie: dwa obiekty tlenowe (połówka rizotyonu z azotem połączona z drugą taką samą czyli A/A oraz połówka z azotem połączona z połówką napowietrzaną czyli A/P) x 4 głębokości pomiaru (10, 25, 45 i 65 cm) w celu stwierdzenia ewentualnego wzajemnego ich oddziaływania. Wyniki tej analizy zamieszczono w tabeli 5.

Równocześnie przeprowadzono w analogiczny sposób analizę wariancji wartości ODR w połówkach napowietrzanych dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie: dwa obiekty tlenowe (połówka napowietrzana połączona z taką samą oraz połówka napowietrzana w parze z traktowaną azotem), której wyniki zamieszczono w tabeli 6.

W obu przypadkach stwierdzono brak wpływu drugiej połówki na stan natlenienia pierwszej (Tab. 5 i 6), co świadczy o dotrzymaniu założeń metodycznych w warunkach doświadczenia i o braku ewentualnego przepływu tlenu z jednej połówki do drugiej na drodze wewnętrznej to jest poprzez system korzeniowy.

Powyższe stwierdzenie umożliwiło przeprowadzenie w następnej kolejności analizy wariancji dla połówek z azotem w układzie: 2 odmiany roślin (DEA i KLG) x 4 głębokości, w celu stwierdzenia ewentualnego zróżnicowania stanu natlenienia pomiędzy odmianami tej rośliny. Wyniki tej analizy zamieszczono w tabeli 7.

Tabela 5. Zestawienie wyników z analizy wariancji dotyczącej wpływu warunków tlenowych drugiej połówki (azot lub powietrze) na wartość ODR w pierwszej połówce traktowanej azotem

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
druga połówka x głębokość	druga poł. głębokość	1 3	0,004 22,14	n.i. **

n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$

Tabela 6. Zestawienie wyników z analizy wariancji dotyczącej wpływu warunków tlenowych drugiej połówki (azot lub powietrze) na wartość ODR w pierwszej połówce traktowanej powietrzem

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
druga połówka x głębokość	druga poł. głębokość	1 3	1,942 0,106	n.i. n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

Tabela 7. Zestawienie wyników analizy wariancji dotyczącej wpływu odmiany kukurydzy na wartość ODR w glebie w połówkach traktowanych azotem (A i A/P traktowane łącznie)

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
odmiana x głębokość	odmiana	1	0.029	n.i.
	głębokość	3	24.98	**

n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$

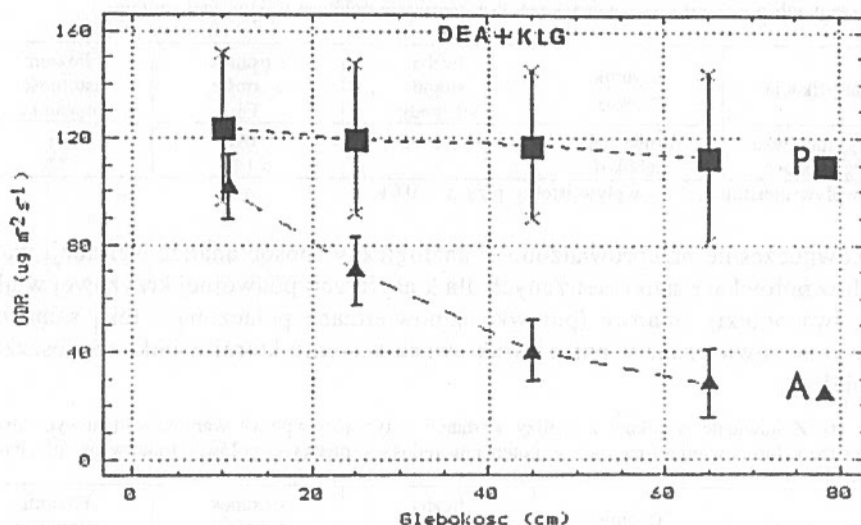
Podobną analizę wariancji dwuczynnikowej przeprowadzono dla połówek napowietrzanych (Tab. 8).

Tabela 8. Zestawienie wyników analizy wariancji dotyczącej wpływu odmiany kukurydzy na wartość ODR w glebie w połówkach napowietrzanych (P i P/A traktowane łącznie)

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
odmiana x głębokość	odmiana	1	1.40	n.i.
	głębokość	3	0.42	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

Po odrzuceniu hipotezy o wpływie odmiany na wartość ODR (Tab. 7 i 8) przeprowadzono analizę wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie 2 poziomy natlenienia (azot i powietrze) x 4 głębokości pomiaru dla obu odmian kukurydzy łącznie. Obliczono również 95% półprzedziały ufności Tukey'a. Wyniki tych obliczeń przedstawiono na rys. 5.



Rys. 5. Średnie wartości ODR w funkcji głębokości dla połówek napowietrzanych (P) oraz traktowanych azotem (A) wraz z 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a dla obu odmian łącznie. Dla połówek traktowanych azotem każdy punkt jest średnią od 26 do 32 pojedynczych pomiarów a dla połówek napowietrzanych – z 19 pojedynczych pomiarów

Na rysunku tym wykreślono średnie wartości ODR dla połówek napowietrzanych i traktowanych azotem (każdy punkt przedstawia średnią dla obu odmian i dla wszystkich sześciu doświadczeń razem wziętych) a półprzedziały ufności zaznaczono w postaci odcinków pionowych odpowiedniej długości. Wykazany bowiem uprzednio brak wpływu odmiany i drugiej połówki pozwalał na przyjęcie tezy o jednorodności warunków ODR dla obu odmian i dla wszystkich połówek azotem niezależnie od tego czy występowały one w rizotronie pojedynczo czy parami.

Półówki napowietrzane charakteryzowały się wartościami ODR około $120 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i nie zmieniały się istotnie wraz z głębokością. Z kolei półówki traktowane azotem wykazywały istotny spadek wartości ODR z głębokością od około $100 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na głębokości 10 cm do poniżej $30 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na głębokości 65 cm. Istotne obniżenie ODR w porównaniu do części napowietrzanych występowało przy głębokościach poniżej 20 cm.

4.1.2. Potencjał redoks

Podobnie jak w przypadku ODR wpływ poszczególnych czynników na stan natlenienia gleby w rizotronach badano etapami. W pierwszej kolejności przeprowadzono – dla obu odmian łącznie – analizę wariancji wartości Eh dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie: dwa obiekty tlenowe (półówka rizotyonu z azotem połączona z drugą taką samą czyli A/A oraz półówka z azotem połączona z półówką napowietrzaną czyli A/P) x 4 głębokości pomiaru (10, 25, 45 i 65 cm) w celu stwierdzenia ewentualnego wzajemnego ich oddziaływania. Wyniki tej analizy zamieszczono w tabeli 9.

Tabela 9. Zestawienie wyników z analizy wariancji dotyczącej wpływu warunków tlenowych drugiej połówki (azot lub powietrze) na potencjał redoks pierwszej połówce traktowanej azotem

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
druga połówka x głębokość	druga poł. głębokość	1 3	0.698 6.170	n.i. **

n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$

Równocześnie przeprowadzono w analogiczny sposób analizę wariancji wartości Eh w połówkach napowietrzanych dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie: dwa obiekty tlenowe (półówka napowietrzana połączona z taką samą oraz półówka napowietrzana w parze z traktowaną azotem), której wyniki zamieszczono w tabeli 10.

Tabela 10. Zestawienie wyników z analizy wariancji dotyczącej wpływu warunków tlenowych drugiej połówki (azot lub powietrze) na wartość potencjału redoks w pierwszej połówce traktowanej powietrzem

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
druga połówka x głębokość	druga poł. głębokość	1 3	1.150 0.360	n.i. n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

W obu przypadkach stwierdzono brak wpływu drugiej połówki na stan natlenienia pierwszej (Tab. 9 i 10).

Powyższe stwierdzenie umożliwiło przeprowadzenie w następnej kolejności analizy wariancji dla połówek z azotem w układzie: 2 odmiany roślin (DEA i KLG) x 4 głębokości, w celu stwierdzenia ewentualnego zróżnicowania stanu natlenienia pomiędzy odmianami tej rośliny. Wyniki tej analizy zamieszczono w tabeli 11.

Tabela 11. Zestawienie wyników analizy wariancji dotyczącej wpływu odmiany kukurydzy na wartość Eh w glebie w połówkach traktowanych azotem (A i A/P traktowane łącznie)

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
odmiana x głębokość	odmiana	1	1.76	n.i.
	głębokość	3	7.72	**

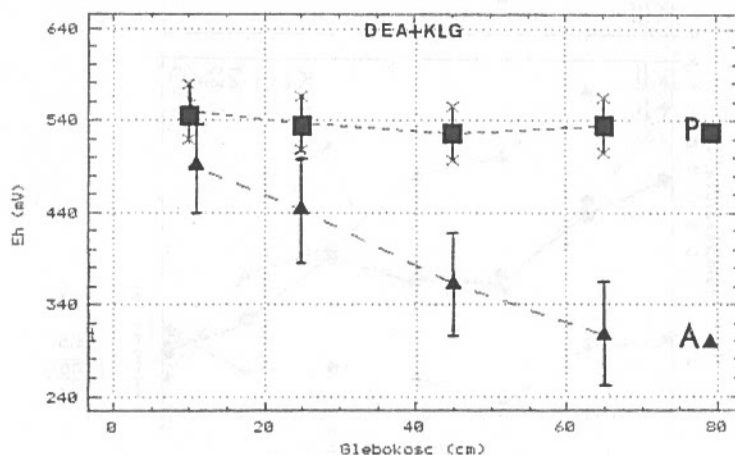
n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$

W związku z nieistotnością wpływu odmiany na wartość potencjału redoks w rizotronach (Tab. 11 i 12) przeprowadzono analizę wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie 2 poziomy natlenienia (azot i powietrze) x 4 głębokości pomiaru dla obu odmian kukurydzy łącznie. Obliczono również 95% półprzedziały ufności Tukey'a wyniki tych obliczeń przedstawiono na rys. 6.

Tabela 12. Zestawienie wyników analizy wariancji dotyczącej wpływu odmiany kukurydzy na wartość Eh w glebie w połówkach napowietrzanych (P i P/A traktowane łącznie)

klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
odmiana x głębokość	odmiana	1	1.40	n.i.
	głębokość	3	0.42	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

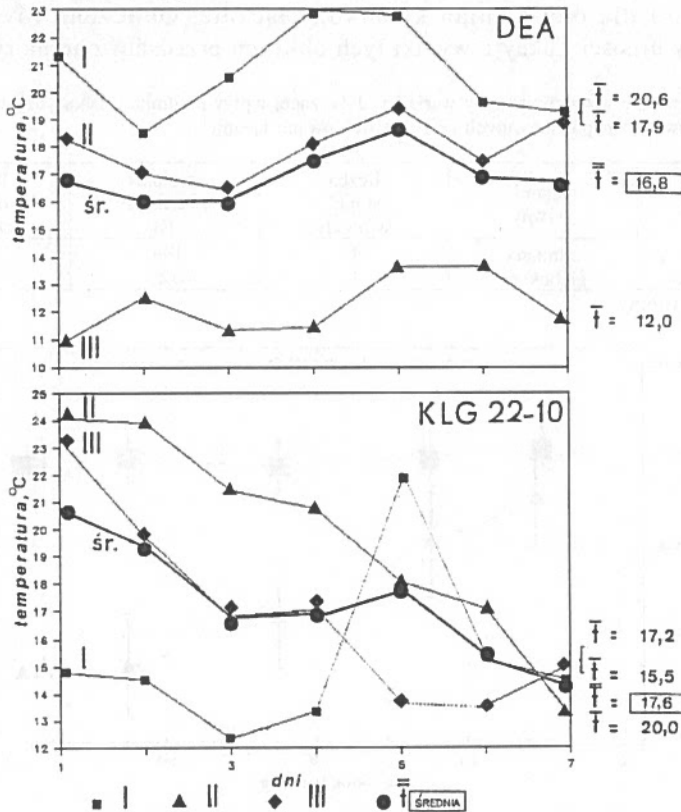


Rys. 6. Średnie wartości potencjału redoks w funkcji głębokości dla połówek napowietrzanych (P) oraz traktowanych azotem (A) wraz z 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a dla obu odmian łącznie. Dla połówek traktowanych azotem każdy punkt jest średnią z 32 pojedynczych pomiarów a dla połówek napowietrzanych – z 21 pojedynczych pomiarów.

Na rysunku tym wykreślono średnie wartości potencjału oksydoredukcyjnego dla połówek napowietrzanych i traktowanych azotem (każdy punkt przedstawia średnią dla obu odmian i dla wszystkich sześciu doświadczeń razem wziętych) a półprzedziały ufności zaznaczono w postaci pionowych odcinków odpowiedniej długości. Połówki napowietrzane charakteryzowały się wartościami potencjału redoks około 540 mV i nie zmieniały się istotnie wraz z głębokością. Z kolei połówki traktowane azotem wykazywały istotny spadek wartości Eh z głębokością od około 490 mV na głębokości 10 cm do poniżej 300 mV na głębokości 65 cm. Istotne obniżenie potencjału redoks w porównaniu do napowietrzanych połówek rizotronów występowało, podobnie jak w przypadku ODR, przy głębokościach poniżej 20 cm.

4.1.3. Temperatura

Wartości średnie temperatury powietrza przedstawiono na rysunku 7. W doświadczeniach z odmianą DEA najwyższa temperatura (20,6°C) towarzyszyła stresowi w doświadczeniu I, najniższa w doświadczeniu II (12,0°C), i pośrednia w doświadczeniu III (17,9°C).



Rys. 7. Średnie dobowe wartości temperatury powietrza w poszczególnych doświadczeniach, oraz wartości uśrednione ze wszystkich doświadczeń dla każdej z odmian. Po prawej stronie rysunku zamieszczono średnie ogólne za cały okres trwania stresów.

W doświadczeniach z odmianą KLG przebieg I charakteryzował się najniższą średnią temperaturą (15,5°C), przebieg II – temperaturą najwyższą (20,0°C) i przebieg III – temperaturą pośrednią (17,2°C). Charakterystyczną cechą doświadczeń II i III jest spadek temperatury podczas trwania stresu.

Należy zaznaczyć, że przedstawione tu wartości średnie temperatury pochodzą z pobliskiej stacji meteorologicznej Felin. Ponadto podjęto próbę korelowania przyrostów zarówno korzeni jak i części nadziemnych z temperaturą powietrza, biorąc pod uwagę fakt, że średnie dobowe temperatury są z pomiarów o godz. 1⁰⁰, 7⁰⁰, 13⁰⁰ i 19⁰⁰. Przyrosty części nadziemnych podzielono na dwie części, przyrosty dzienne odniesione do temperatury średniej w godz. 7⁰⁰ i 13⁰⁰ a przyrosty nocne korelowane ze średnią temperaturą mierzoną o godz. 19⁰⁰ i 1⁰⁰ następnego dnia.

4.1.4. Analizy chemiczne gleby

Wyniki dotyczące analiz glebowych na zawartość NH_4^+ , P, K, Fe i Mn wykonanych po zakończeniu stresów na tych samych głębokościach, na których wykonano oznaczenia ODR i Eh (10, 25, 45 i 65 cm) poddano analizie wariancji przedstawionej w tabelach 13-22.

Zawartość jonów amonowych nie różniła się istotnie pod wpływem żadnego z badanych czynników (Tab. 13 i 14) i wynosiła średnio 26,12 mg N kg⁻¹.

Zawartość fosforu tylko w przypadku doświadczeń z odmianą DEA wykazywała istotne zróżnicowanie w zależności od natlenienia i głębokości (tab. 15 i 16). I tak średnia zawartość fosforu w warunkach natlenienia wynosiła dla tej rośliny 29 mg kg⁻¹, natomiast w połówkach beztlenowych – 24,5 mg kg⁻¹. Stężenie to malało w głąb w kombinacji beztlenowej od wartości 29 mg kg⁻¹ do 25 mg kg⁻¹ na dnie rizotronu.

Tabela 13. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla połówek napowietrzanych i dla traktowanych azotem) dotyczącej zróżnicowania zawartości amonu w glebie pomiędzy odmianami kukurydzy i głębokością

wariant	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
powietrze	odmiana	odmiana	1	0.359	n.i.
	x głębokość	głębokość	3	0.333	n.i.
azot	odmiana	odmiana	1	0.006	n.i.
	x głębokość	głębokość	3	0.686	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

Tabela 14. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla każdej z odmian) dotyczącej zróżnicowania zawartości amonu w glebie pomiędzy wariantami tlenowymi i głębokością

odmiana	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
DEA	natlenienie	natlenienie	1	0.058	n.i.
	x głębokość	głębokość	3	0.229	n.i.
KLG	natlenienie	natlenienie	1	0.820	n.i.
	x głębokość	głębokość	3	0.191	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

Tabela 15. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla połówek napowietrzanych i dla traktowanych azotem) dotyczącej zróżnicowania zawartości fosforu w glebie pomiędzy odmianami kukurydzy i głębokością

wariant	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
powietrze	odmiana x głębokość	odmiana	1	1.78	n.i.
		głębokość	3	2.03	n.i.
azot	odmiana x głębokość	odmiana	1	3.86	n.i.
		głębokość	3	0.24	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

Tabela 16. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla każdej z odmian) dotyczącej zróżnicowania zawartości fosforu w glebie pomiędzy wariantami tlenowymi i głębokością

odmiana	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
DEA	natlenienie x głębokość	natlenienie	1	10.98	**
		głębokość	3	5.30	**
KLG	natlenienie x głębokość	natlenienie	1	0.58	n.i.
		głębokość	3	0.19	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$

Tabela 17. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla połówek napowietrzanych i dla traktowanych azotem) dotyczącej zróżnicowania zawartości potasu w glebie pomiędzy odmianami kukurydzy i głębokością

wariant	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
powietrze	odmiana x głębokość	odmiana	1	87.82	***
		głębokość	3	1.17	n.i.
azot	odmiana x głębokość	odmiana	1	863.46	***
		głębokość	3	1.10	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny; *** – wpływ istotny przy $p = 0.001$

Tabela 18. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla każdej z odmian) dotyczącej zróżnicowania zawartości potasu w glebie pomiędzy wariantami tlenowymi i głębokością

odmiana	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
DEA	natlenienie x głębokość	natlenienie	1	0.749	n.i.
		głębokość	3	0.862	n.i.
KLG	natlenienie x głębokość	natlenienie	1	6.810	*
		głębokość	3	7.480	**

n.i. – wpływ nieistotny; * – wpływ istotny przy $p = 0.05$; ** – przy $p = 0.01$

Zawartość dostępnego potasu w glebie istotnie różniła się w doświadczeniach z odmianą DEA i KLG. Ponadto dla odmiany KLG zaznaczył się istotny wpływ warunków tlenowych i głębokości w rizotronie (od 433 na powierzchni rizotyonu do 492 mg kg⁻¹). Wartości średnie w kombinacji powietrznej wynosiły dla odmiany DEA: 610 a dla KLG – 445 mg kg⁻¹. W części beztlenowej natomiast zawartość K pozostawała na poziomie 605 i 467 mg kg⁻¹ odpowiednio dla DEA i KLG.

Zawartość ruchomego żelaza była zróżnicowana istotnie jedynie pomiędzy odmianami i wartość średnia wynosiła w przypadku odmiany DEA 31,6 zaś dla KLG 13,1 mg kg⁻¹.

Tabela 19. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla półówek napowietrzanych i dla traktowanych azotem) dotyczącej zróżnicowania zawartości żelaza w glebie pomiędzy odmianami kukurydzy i głębokością

wariant	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F ₀	Poziom istotności czynnika
powietrze	odmiana x głębokość	odmiana głębokość	1	73.260	***
			3	0.519	n.i.
azot	odmiana x głębokość	odmiana głębokość	1	76.730	***
			3	0.062	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny; *** – wpływ istotny przy p = 0.001

Tabela 20. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla każdej z odmian) dotyczącej zróżnicowania zawartości żelaza w glebie pomiędzy wariantami tlenowymi i głębokością

odmiana	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F ₀	Poziom istotności czynnika
DEA	natlenienie x głębokość	natlenienie głębokość	1	1.34	n.i.
			3	0.05	n.i.
KLG	natlenienie x głębokość	natlenienie głębokość	1	0.13	n.i.
			3	0.34	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny

Tabela 21. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla półówek napowietrzanych i dla traktowanych azotem) dotyczącej zróżnicowania zawartości manganu w glebie pomiędzy odmianami kukurydzy i głębokością

wariant	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F ₀	Poziom istotności czynnika
powietrze	odmiana x głębokość	odmiana głębokość	1	0.205	n.i.
			3	1.196	n.i.
azot	odmiana x głębokość	odmiana głębokość	1	22.770	**
			3	5.990	**

n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy p = 0.05

Tabela 22. Zestawienie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej (oddzielnie dla każdej z odmian) dotyczącej zróżnicowania zawartości manganu w glebie pomiędzy wariantami tlenowymi i głębokością

odmiana	klasyfikacja	czynnik główny	liczba stopni swobody	stosunek wartości F_0	Poziom istotności czynnika
DEA	natlenienie x głębokość	natlenienie głębokość	1 3	69.71 1.93	** n.i.
KLK	natlenienie x głębokość	natlenienie głębokość	1 3	10.14 0.59	** n.i.

n.i. – wpływ nieistotny; ** – wpływ istotny przy $p = 0.05$

Zawartość wymiennego Mn w glebie zależna była istotnie od warunków tlenowych dla obu odmian, przy czym w połówkach traktowanych azotem różnicowała się istotnie w zależności od głębokości rizotyonu, wzrastając od 6 do 32 mg kg^{-1} . Średnia zawartość Mn w kombinacjach napowietrzanych wynosiła 0 mg kg^{-1} i 18,1 w kombinacjach traktowanych azotem.

4.2. Reakcja systemu korzeniowego

4.2.1. Prędkość wzrostu korzeni

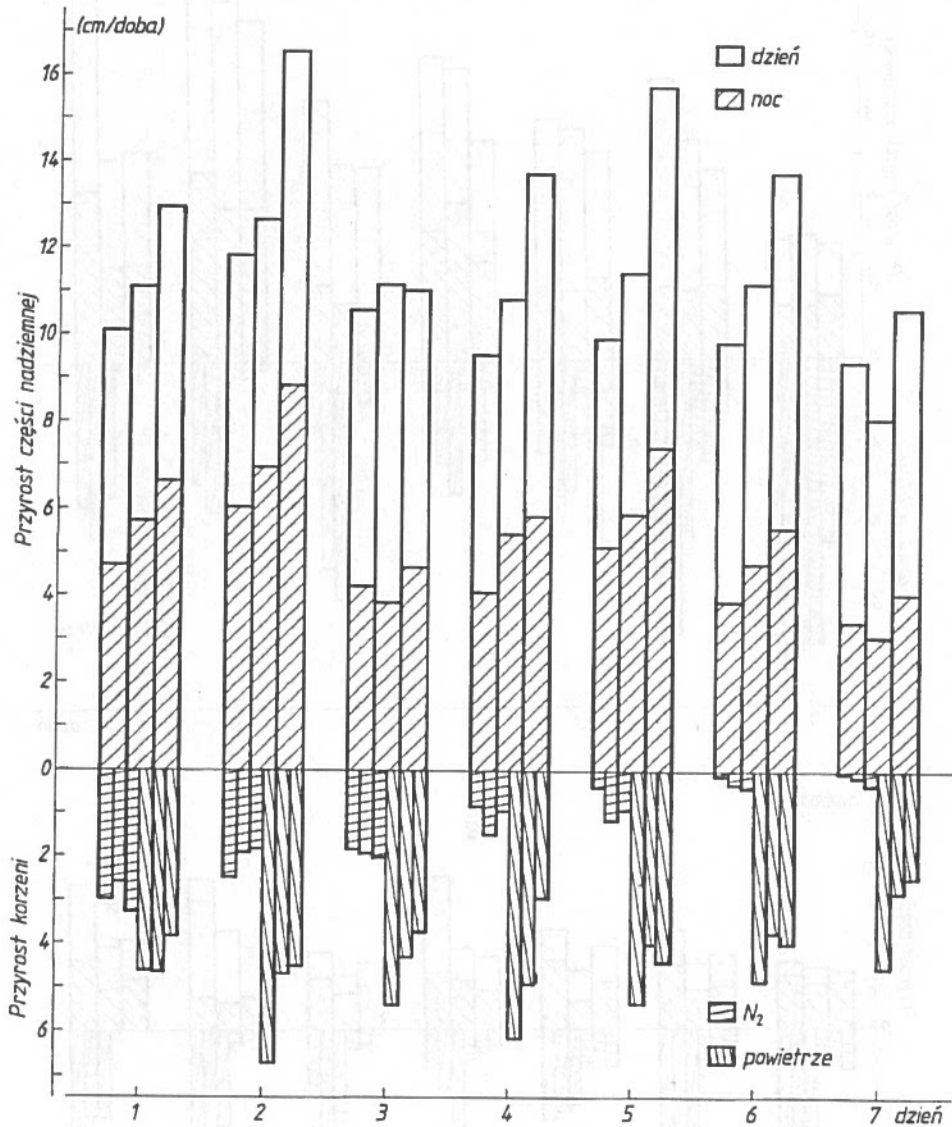
Przebieg w czasie

Prędkość przyrostu korzeni w poszczególnych dniach trwania stresów dla poszczególnych doświadczeń przedstawiono wraz z przyrostami części nadziemnych na rysunkach 8-11.

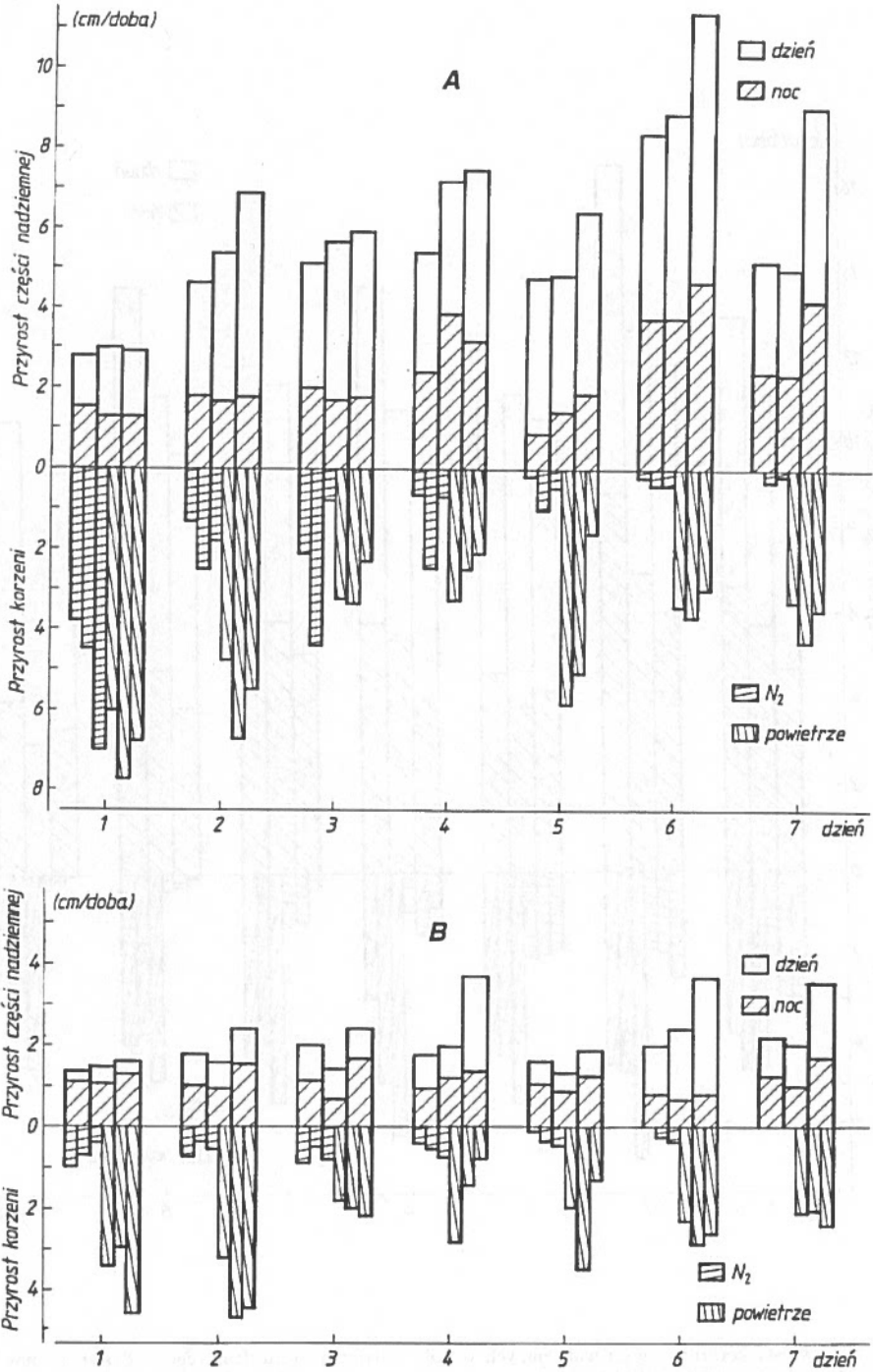
Każdy z tych rysunków zawiera dane dotyczące wszystkich trzech kombinacji doświadczalnych. Dla każdego dnia odłożone są średnie (z dwóch roślin) dobowe wartości przyrostów korzeni (każda połówka oddzielnie) dla roślin stresowanych obustronnie (z lewej strony), dla roślin stresowanych jednostronnie (środek) i dla kontroli (po prawej stronie).

Rysunki 8-9 dotyczą odmiany DEA. Widoczne jest tu zróżnicowanie przyrostów pomiędzy doświadczeniami. I tak w doświadczeniu I (średnia temperatura powietrza 20,6°C) i III (średnia temperatura powietrza 17,9°C) przyrosty dobowe korzeni dochodziły do 60 mm i więcej na dobę, natomiast w doświadczeniu II o najniższej średniej temperaturze (12,0°C) – na ogół nie przekraczały 40 mm na dobę.

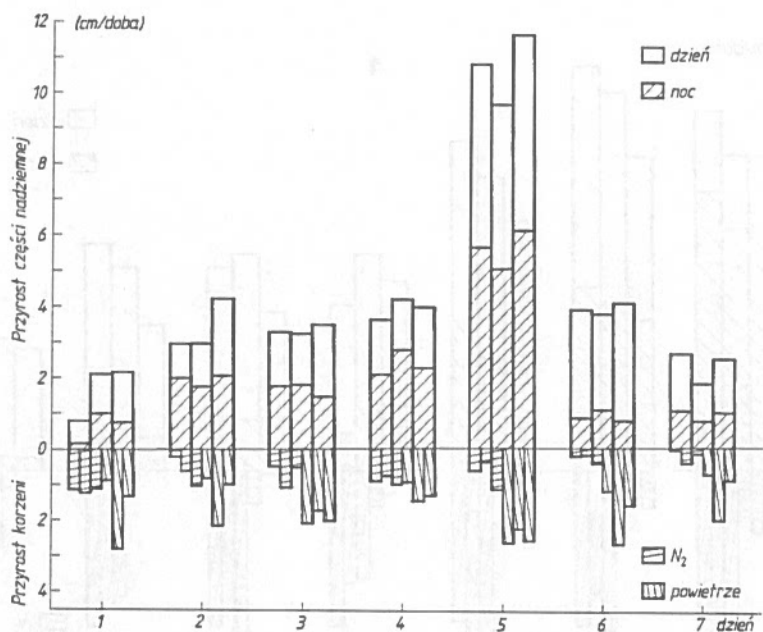
We wszystkich przypadkach widoczne jest zmniejszanie się, w miarę upływu czasu trwania stresu, przyrostów korzeni w połówkach traktowanych azotem. W doświadczeniu I i III stanowiły one po pierwszym dniu stresu ok. 2/3 wartości kontrolnych a potem stopniowo malały nawet do zera. Ponadto można zauważyć dużą zmienność pomiędzy poszczególnymi dniami stresu co wydaje się być związane ze zmianami temperatury i jest szczegółowo analizowane dalej. W wielu przypadkach przyrosty korzeni w połówce napowietrzanej połączonej z połówką traktowaną azotem (P/A) są wyższe niż w u roślin kontrolnych. Jest to szczególnie widoczne w doświadczeniu I.



Rys. 8. Przyrosty korzeni i części nadziemnych w trakcie trwania stresu tlenowego w doświadczeniu I z kukurydzą odmiany DEA. (Dla każdego terminu zamieszczono – od lewej strony do prawej – dane dla obiektu stresowanego obustronnie (A/A), następnie dla obiektu stresowanego jednostronnie, i na końcu dla obiektu kontrolnego. Prędkości wzrostu korzeni naniesione są oddzielnie dla obu połówek rizotru. Każda wartość jest średnią dla dwu roślin z danego doświadczenia)



Rys. 9. Przyrosty korzeni i części nadziemnych w trakcie trwania stresu tlenowego w doświadczeniach III – (a) oraz II – (b) z kukurydzą odmiany DEA. (Objaśnienia – jak przy rys. 8)



Rys. 10. Przyrosty korzeni i części nadziemnych w trakcie trwania stresu tlenowego w doświadczeniu I z kukurydzą odmiany KLG. (Objaśnienia – jak przy rys. 8)

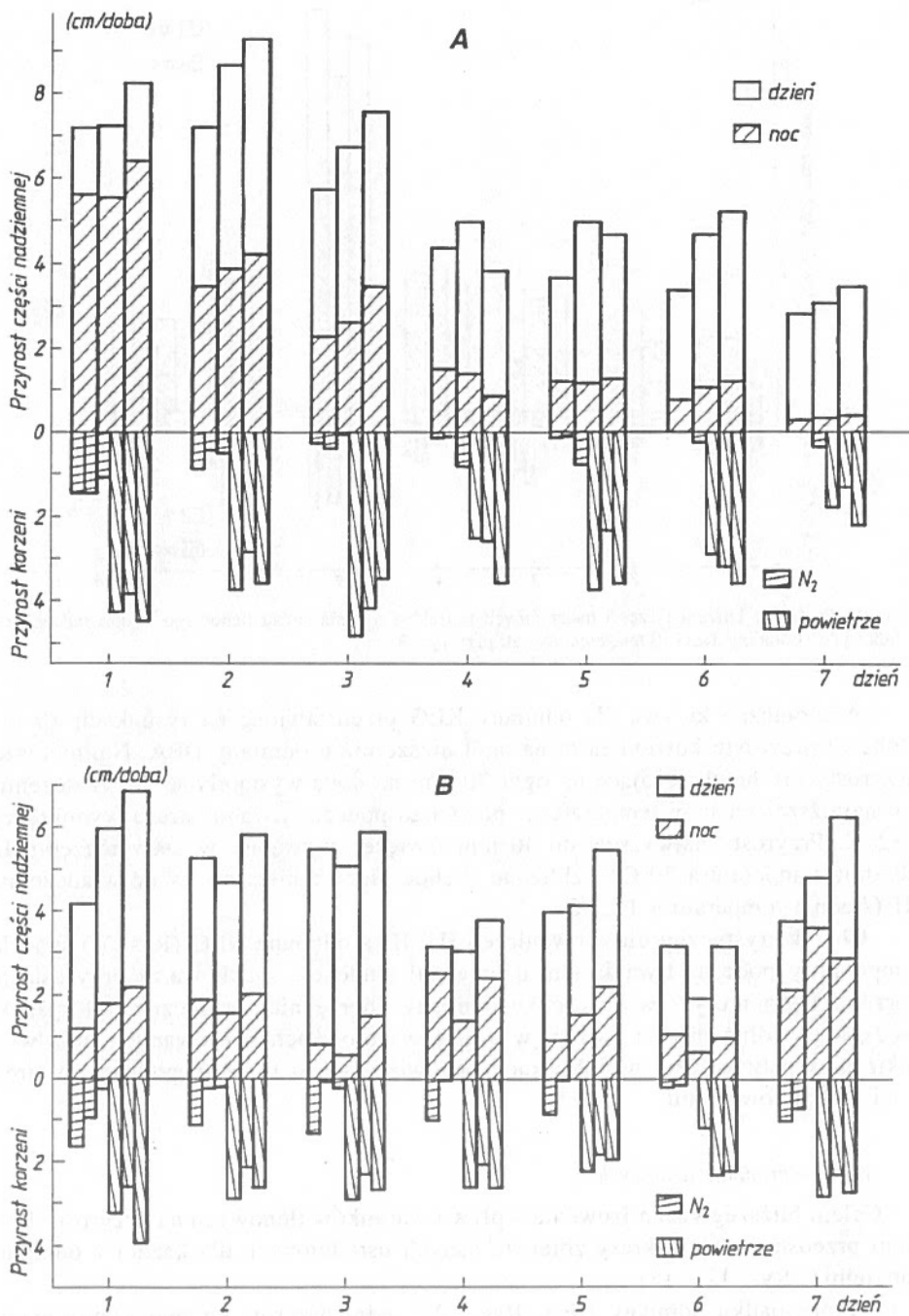
Analogiczne krzywe dla odmiany KLG przedstawione na rysunkach 10-11. Dobowe przyrosty korzeni są tu na ogół niższe niż u odmiany DEA. Najmniejsze przyrosty nie przekraczające na ogół 30 mm na dobę wystąpiły w doświadczeniu I o najniższej średniej temperaturze powietrza podczas trwania stresu wynoszącej 15,5°C. Przyrosty najwyższe, do 40 mm i więcej, wystąpiły w doświadczeniu II (średnia temperatura 20°C) i zbliżone – choć nieco mniejsze – w doświadczeniu III (średnia temperatura 17,2°C).

Charakterystyczny dla doświadczeń II i III z odmianą KLG (Rys. 7.) spadek temperatury podczas trwania stresu wywołał tendencję spadkową w przyrostach korzeni. Podobnie jak w przypadku odmiany poprzedniej, widoczny był spadek prędkości wydłużania się korzeni w czasie w połówkach stresowanych oraz wysokie przyrosty korzeni w połówkach napowietrzonych u roślin poddanych stresowi zlokalizowanemu.

Wpływ warunków tlenowych

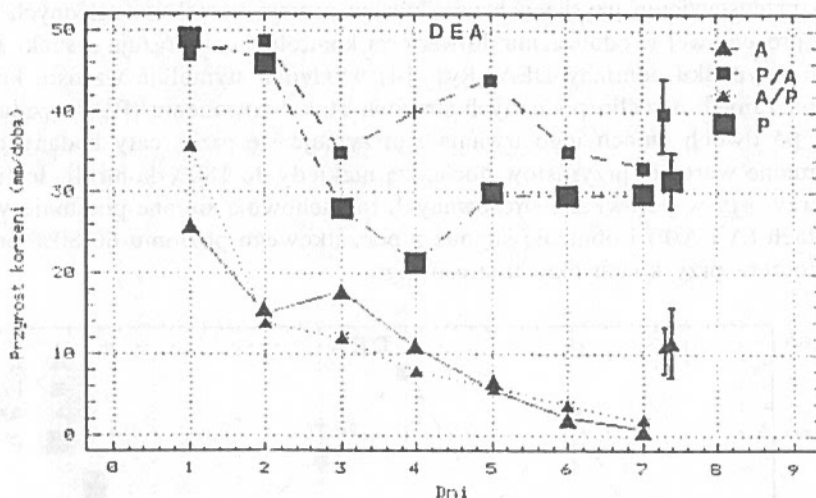
Celem bliższego zanalizowania wpływu warunków tlenowych na przyrosty korzeni przedstawiono wykresy zbiorcze danych uśrednionych dla każdej z odmian oddzielnie (Rys. 12 i 13).

W przypadku odmiany DEA (Rys. 12) średni przyrost korzeni kontrolnych (P) obniżał się z początkowego poziomu ok 50 mm doba^{-1} do ok. połowy po upływie czterech dni stresu i następnie stabilizował się na poziomie 30 mm doba^{-1} . W tym samym czasie przyrosty w połówkach traktowanych azotem (A i A/P) ma-



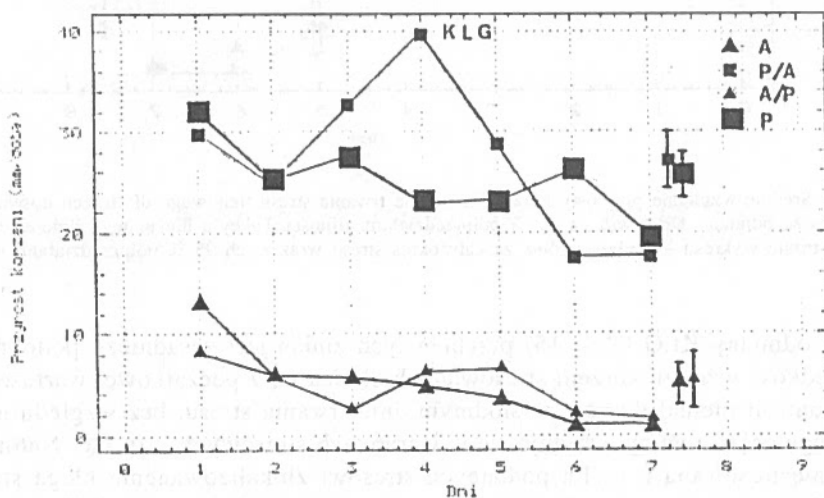
Rys. 11. Przyrosty korzeni i części nadziemnych w trakcie trwania stresu tlenowego w doświadczeniu II - (a) oraz III - (b) z kukurydzą odmiany KLG. (Objaśnienia - jak przy rys. 8)

ły w czasie od wartości 25-35 mm doba⁻¹ praktycznie do 2-3 mm doba⁻¹ pod koniec stresu. Z kolei prędkość wydłużania się korzeni w połówkach napowietrzanych ale połączonych ze stresowanymi (P/A) wyraźnie ulegała stymulacji i wzrosła w stosunku do kontroli. Stymulacja ta zaznaczała się wyraźnie po upływie 3-5 dni działania stresu i malała w okresie późniejszym.



Rys. 12. Średnie przyrosty korzeni w trakcie trwania stresu tlenowego dla trzech doświadczeń z kukurydzą odmiany DEA. Po prawej stronie wykresu naniesiono punktowo średnie ogólne za cały okres stresu wraz ich 95% półprzedziałami ufności Tukey'a

Analogiczny wykres dla odmiany KLG (Rys. 13) potwierdza powyższe obserwacje również w stosunku do niej. Wartości kontrolne (P) przyrostów malały w czasie trwania stresu od 30 mm doba⁻¹ do ok. 20 mm doba⁻¹. Wartości przyrostów

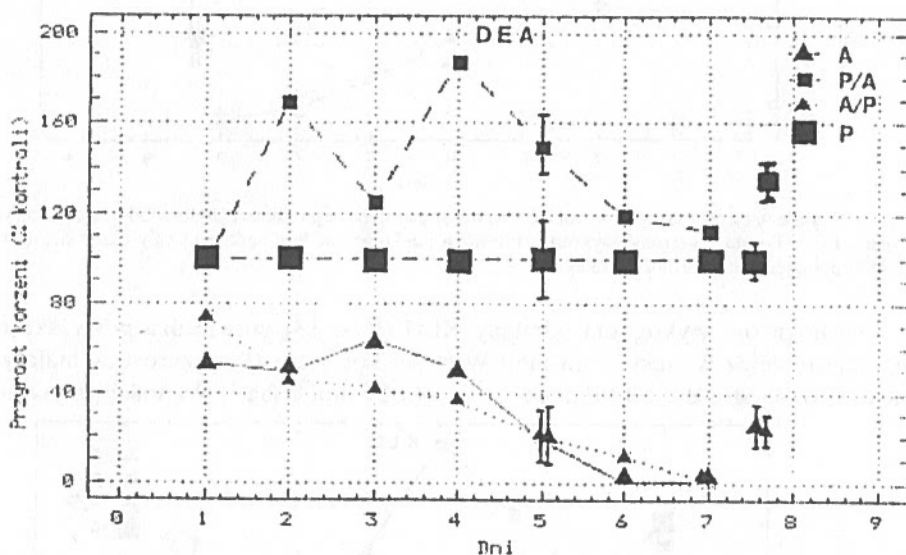


Rys. 13. Średnie przyrosty korzeni w trakcie trwania stresu tlenowego dla trzech doświadczeń z kukurydzą odmiany KLG. Po prawej stronie wykresu – średnie ogólne za cały okres trwania stresu wraz z 95% półprzedziałami ufności Tukey'a

w połówkach stresowanych (A i A/P) spadały z poziomu ok 10 mm na dobę do ok. 3 mm przy końcu doświadczenia. Przyrosty w połówkach napowietrzanych u roślin poddanych stresowi zlokalizowanemu ulegały stymulacji widocznej po upływie 3-5 dni trwania stresu, która następnie zanikała.

Bardziej ilościowa ocena wpływu natlenienia na przyrosty korzeni możliwa jest po przedstawieniu uzyskanych wyników w postaci wartości względnych t.j. w postaci procentowej w odniesieniu do wartości kontrolnej co obrazują rysunki 14-15.

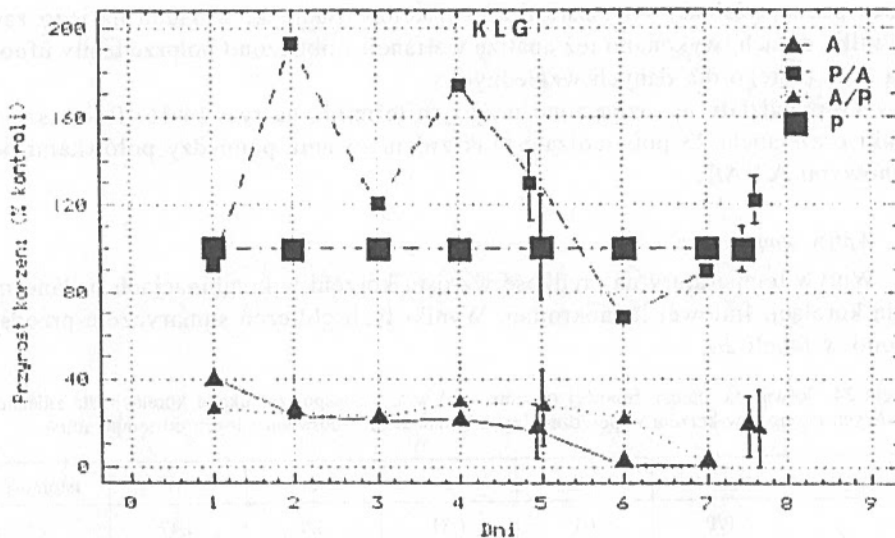
W przypadku odmiany DEA (Rys. 14) względna stymulacja wzrostu korzeni napowietrzanych u roślin poddanych stresowi zlokalizowanemu (P/A) uwidacznia się już po dwóch dniach jego trwania i utrzymuje się przez cały badany okres. Maksymalne wartości przyrostów dochodzą niekiedy do 180% kontroli. Jeśli chodzi o przyrosty w połówkach stresowanych to zachowują się one podobnie w obu wariantach (A i A/P) i obniżają się one z początkowego poziomu 60-80% praktycznie do zera przy końcu okresu stresowego.



Rys. 14. Średnie względne przyrosty korzeni w trakcie trwania stresu tlenowego dla trzech doświadczeń z kukurydzą odmiany DEA wraz z 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a dla piątego dnia stresu. Po prawej stronie wykresu – średnie ogólne za cały okres stresu wraz z ich 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a

U odmiany KLG (Rys. 15) przebieg tych zmian jest zasadniczo podobny.

Prędkość wzrostu korzeni stresowanych obniża się z początkowej wartości 30-40% kontroli niemal do zera w siódmym dniu trwania stresu, bez względu na to, czy druga część rośliny znajduje się w warunkach stresowych, czy nie. Natomiast część niestresowana u roślin poddanych stresowi zlokalizowanemu ulega stymulacji widocznej już po drugim dniu stresu i utrzymującej się przez okres czterech dni. Tempo wzrostu korzeni w okresie stymulacji dochodzi 190% wartości kontrolnej.



Rys. 15. Średnie względne przyrosty korzeni w trakcie trwania stresu tlenowego dla trzech doświadczeń z kukurydzą odmiany KLG wraz z 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a dla piątego dnia stresu. Po prawej stronie wykresu – średnie ogólne za cały okres stresu wraz z ich 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a

Ten zdecydowanie szybszy niż w kontroli przyrost korzeni w kombinacji P/A wydaje się wskazywać na "efekt kompensacji", wyrównujący opóźnienia rozwoju związane z niedotlenieniem w drugiej połowie tej samej rośliny.

Istotność wpływu wariantów tlenowych badano metodą analizy wariancji dwuczynnikowej dla obu odmian łącznie i następnie dla każdej pojedynczo wraz z 95% półprzedziałami ufności Tukey'a, co przedstawiono w tabeli 23 oraz zaznaczono na rysunkach 14-15. Dla obu odmian stwierdzono istotne podwyższenie przyrostów wyrażonych procentowo, co potwierdza występowanie efektu kompensacji. Przy wyrażaniu przyrostów w wartościach bezwzględnych istotny wpływ stwierdzono tylko w przypadku odmiany DEA. Ponieważ wartości średnie za cały

Tabela 23. Wartości średnie przyrostów korzeni kukurydzy (wyrażone w mm doba^{-1} oraz w % kontroli) dla obu odmian liczonych razem i oddzielnie

obiekt	jednostka	wariant tlenowy			
		A	A/P	P	P/A
DEA + KLG	mm doba^{-1}	8.1a	8.1a	28.8b	32.5b
DEA		11.4a	11.1a	33.2b	40.4c
KLG		5.0a	4.8a	24.4b	24.5b
DEA + KLG	%	25.5a	27.2a	100b	134c
DEA		28.4a	27.6a	100b	115c
KLG		20.7a	19.9a	100b	123c

brak wspólnej litery w danym rzędzie oznacza, że liczby różnią się istotnie przy $P = 0.05$

okres stresu osłabiały wyrazistość efektu kompensacji, ze względu na jego zanik po kilku dniach, wykonano też analizę wariancji i obliczono półprzedziały ufności dla dnia piątego dla danych względnych.

Półprzedziały te zaznaczono przy tym terminie na rys. 14-15. Powyższe rysunki oraz tabela 23 potwierdzają brak różnicowania pomiędzy półówkami bez-tlenowymi A i A/P.

Wpływ temperatury

Wpływ temperatury na prędkość wzrostu korzeni w kombinacjach badano metodą korelacji liniowej jednokrotnej. Wyniki tych obliczeń sumarycznie przedstawiono w tabeli 24.

Tabela 24.. Równania regresji liniowej ($y = ax + b$) wraz ze współczynnikami korelacji dla zależności dobowych przyrostów korzeni w poszczególnych kombinacjach doświadczalnych od temperatury

obiekt	wariant	n	a	b	r	istotność
DEA	P/P	63	1.31	3.9	0.47	***
	P/A	42	1.01	17.8	0.33	*
	A/P	42	-	-	-	n.i.
	A/A	84	0.58	-1.9	0.32	**
KLG	P/P	63	0.59	12.5	0.47	**
	P/A	42	0.87	7.1	0.45	**
	A/P	42	0.26	-0.4	0.31	*
	A/A	84	0.28	-0.7	0.31	**
DEA + KLG	P/P	126	1.07	6.1	0.44	***
	P/A	84	1.14	8.3	0.40	***
	A/P	84	0.50	-2.5	0.27	*
	A/A	168	0.51	-2.9	0.33	***

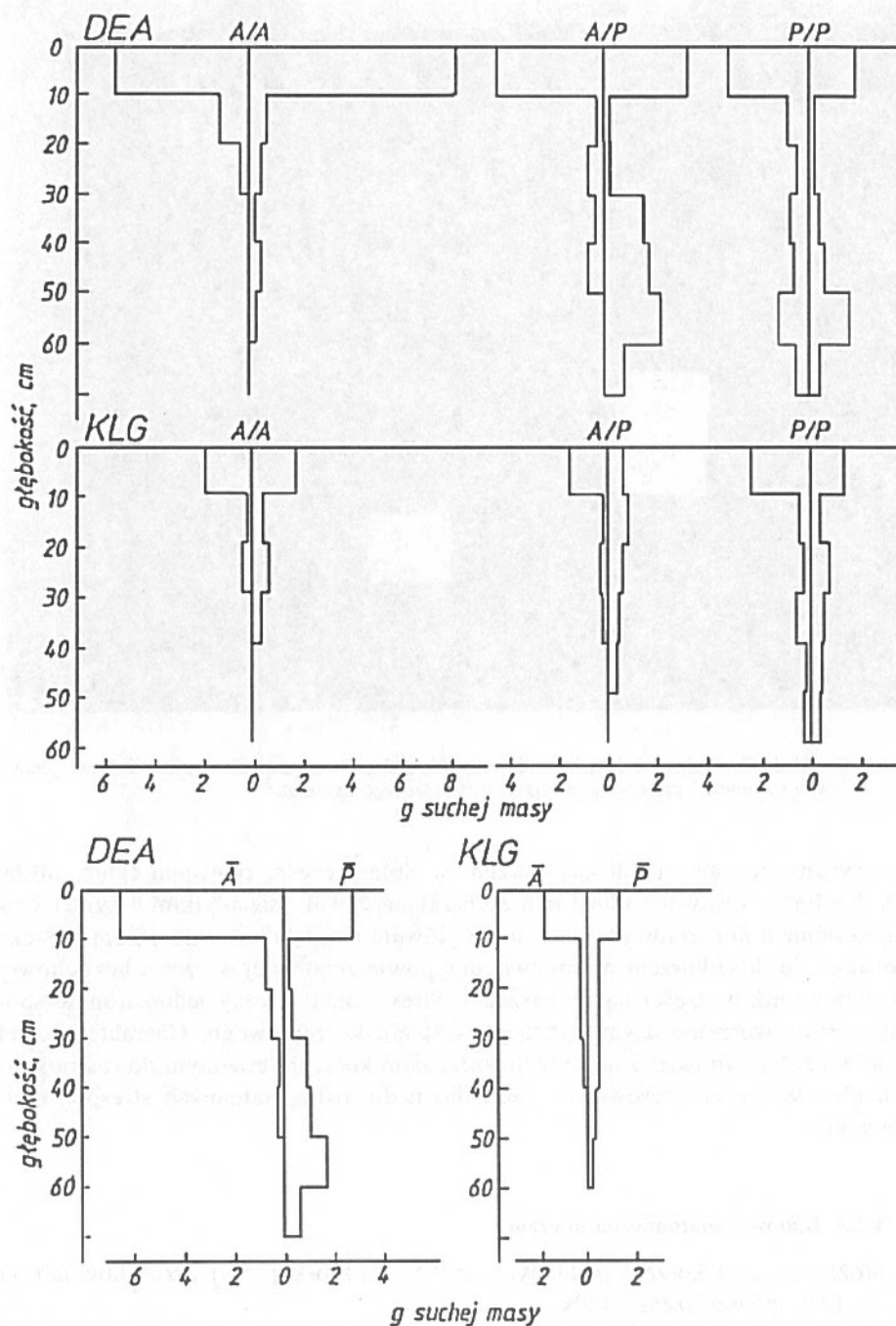
n.i. – wpływ nieistotny; * – wpływ istotny przy $p = 0.05$; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$; *** – wpływ istotny przy $p = 0.001$

Jak wynika z powyższej tabeli prędkość wydłużania się korzeni okazała się istotnie skorelowana z temperaturą, przy czym współczynniki korelacji były najwyższe w przypadku roślin kontrolnych, których rozwój nie był zakłócony przez stresy.

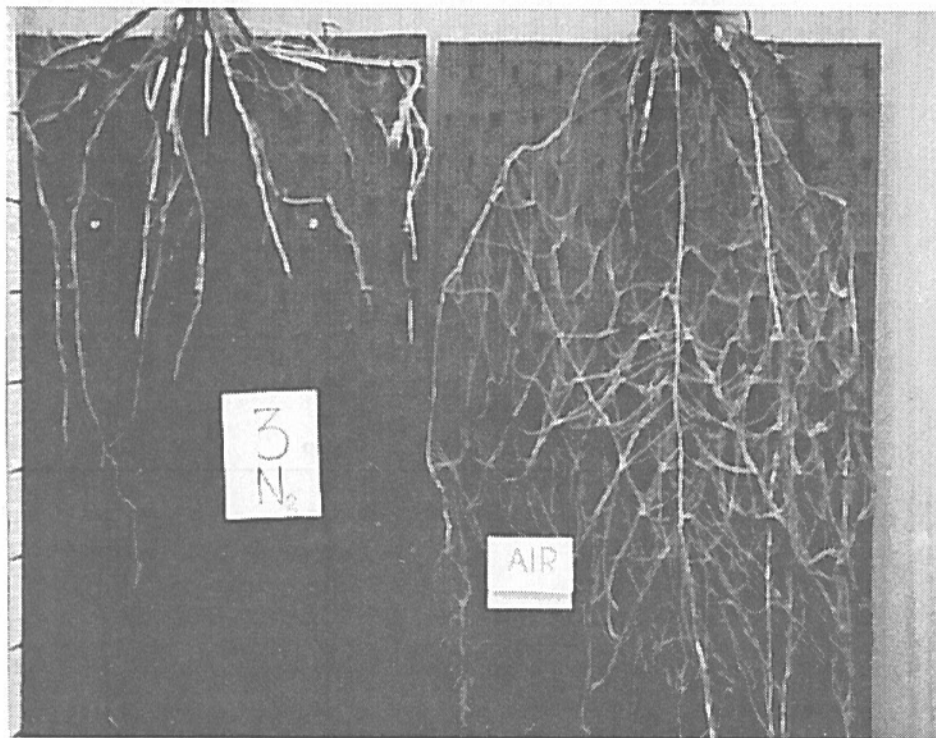
4.2.2. Rozmieszczenie systemu korzeniowego w głąb

Architekturę systemu korzeniowego po zakończeniu stresu przedstawia przykładowo fotografia nr. 10. stresu z doświadczenia I, DEA, półówka traktowana azotem i powietrzem z tego samego rizotronu.

Rozmieszczenie korzeni kukurydzy w głąb profilu glebowego przedstawia rysunek 16. Widoczny jest tu zdecydowanie inny kształt systemu korzeniowego u roślin stresowanych. Rośliny kontrolne wytworzyły system korzeniowy w miarę



Rys. 16. Rozmieszczenie korzeni w głąb (w gramach s.m. na 10 cm warstwę gleby). Dla kombinacji A/A, A/P i P/P wartości uśrednione z dwóch przebiegów doświadczalnych dla każdej z odmian. P i A przedstawiają wartości uśrednione dla wszystkich połówek systemów korzeniowych napowietrzanych i wszystkich poddanych stresowi tlenowemu



Fot. 10. Przykładowy wygląd systemu korzeniowego kukurydzy po zakończeniu stresu z doświadczenia I, DEA, połowka traktowana azotem i powietrzem z tego samego rizotronu

symetryczny ze znaczną ilością korzeni w dolnej części rizotronu (głęb. 50-60 cm). Rośliny stresowane obustronnie charakteryzowały się płytkim i symetrycznym systemem korzeniowym skupionym głównie na głębokości do 10 cm. Należy zauważyć, że ilość korzeni w warstwie przypowierzchniowej w części beztlenowej jest wyższa niż w części napowietrzanej. Stres zlokalizowany jednostronnie spowodował wytworzenie asymetrycznego systemu korzeniowego. Charakteryzował się on w części napowietrzanej rozmieszczeniem korzeni zbliżonym do roślin kontrolnych a w części stresowanej – zbliżonym do roślin poddanych stresowi obustronnemu.

4.2.3. Budowa anatomiczna korzeni

Stożki wzrostu korzeni poddanych analizie mikroskopowej przedstawiono na fot. 11-14 w powiększeniu 400x.

Ustalono również stopień żywotności komórek korzeni kukurydzy na podstawie obliczeń różnego typu komórek obecnych w przekrojach podłużnych stożków wzrostu kombinacji kontrolnej P i stresowej A odm. DEA (Fot. 12), na przekroju korzeni o wymiarach 125 μm x 125 μm .

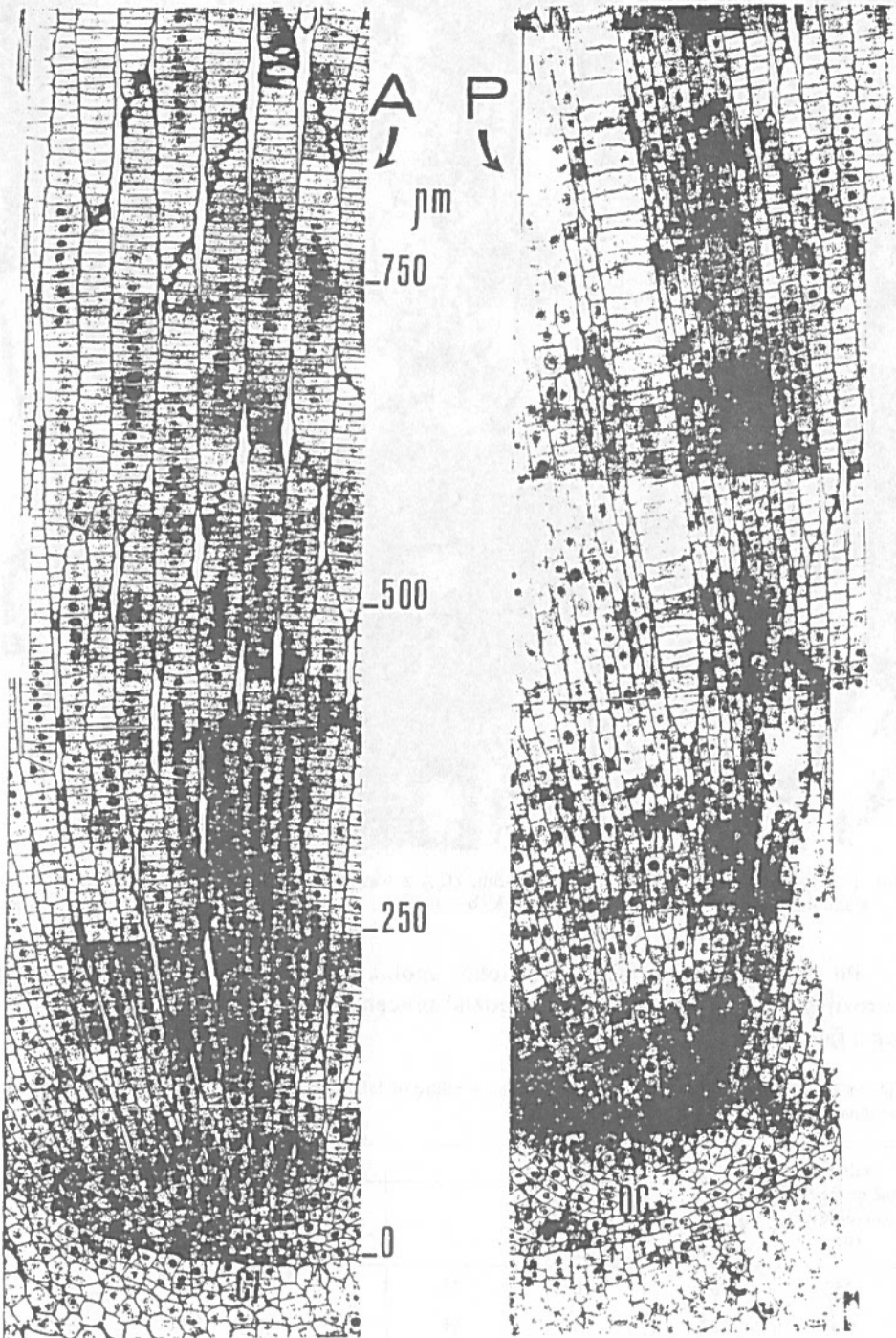


Fot. 11. Czapeczka korzeniowa kukurydzy odm. DEA z warunków kontrolnych (P). Widoczne są tu: a – wakuolizacja oraz rozdzielanie się komórek, b – statocyt, c – wakuola w trakcie powiększania się

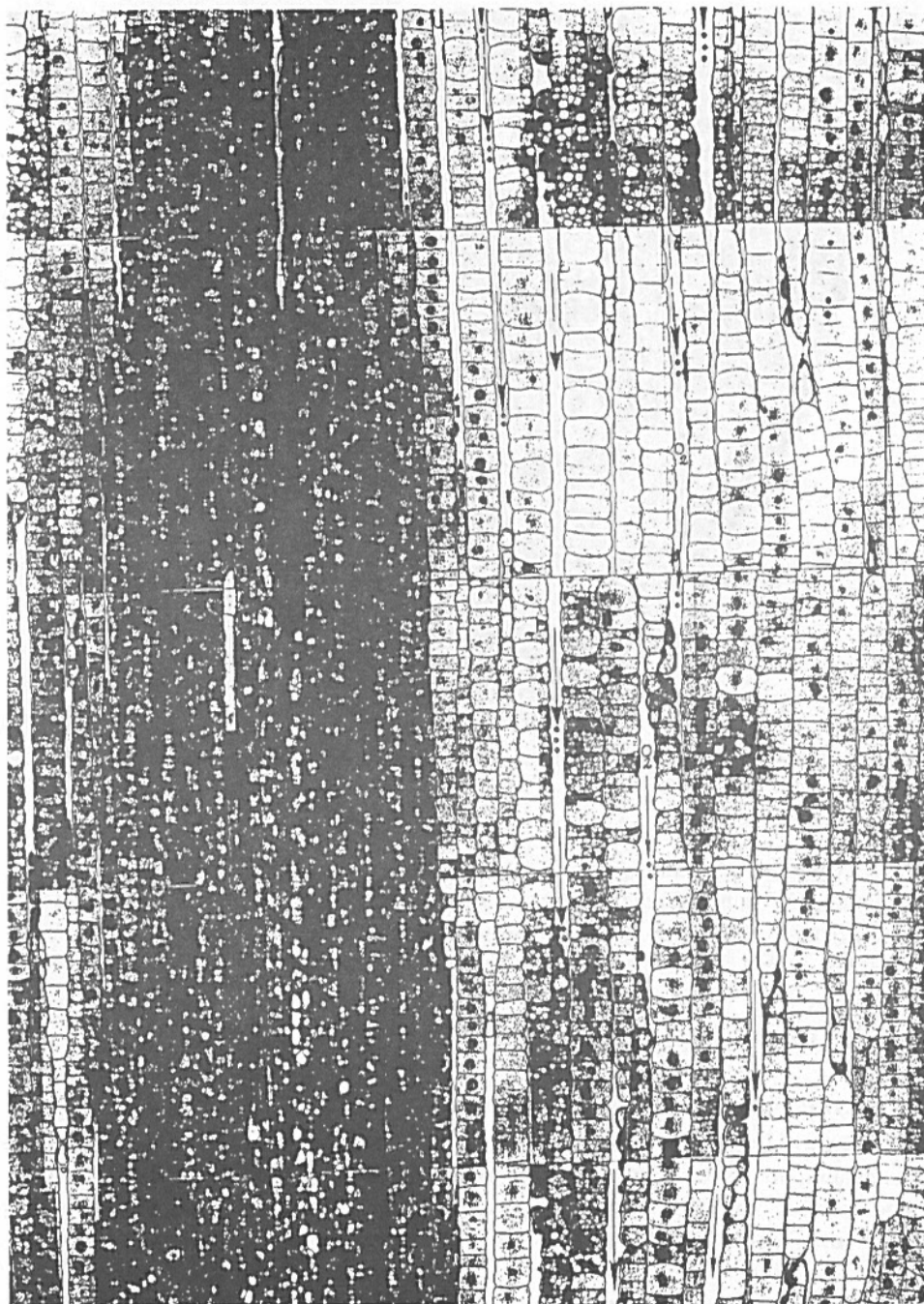
Po dokonaniu obserwacji określono: ogólną liczbę komórek, liczbę komórek w różnych fazach mitozy, oraz ich udział procentowy w całkowitej liczbie komórek (Tab. 25).

Tabela 25. Stopień żywotności komórek korzeni w miarę oddalania się od czapeczki korzeniowej w kombinacjach tlenowych (P) i beztlenowych (A)

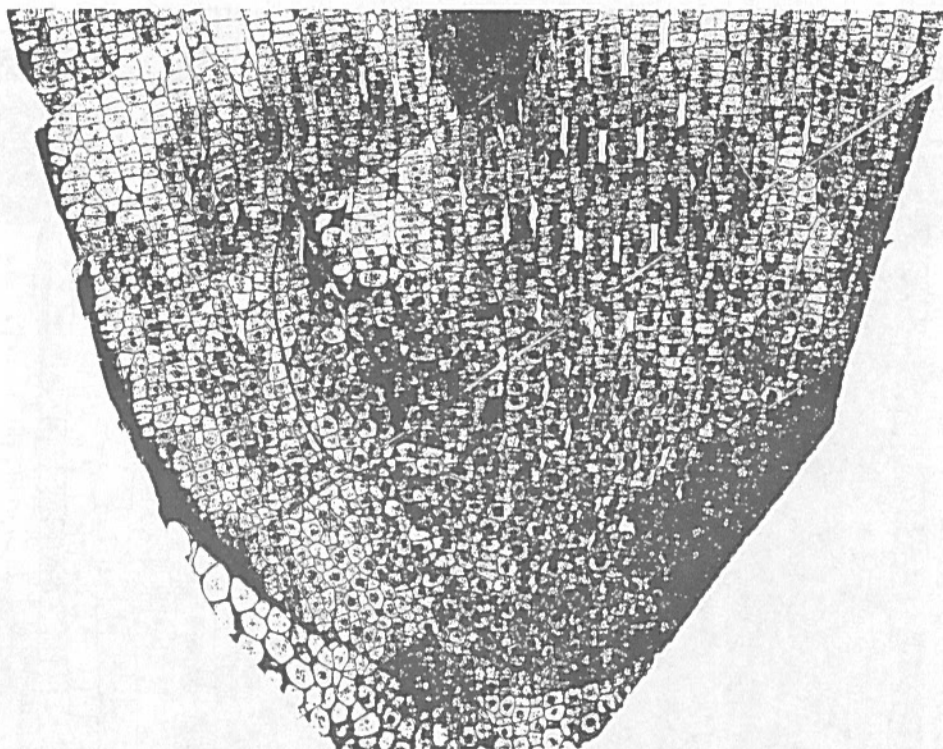
odległość od czapeczki korzeniowej (μm)	kombinacja P			kombinacja A		
	liczba komórek w mitozie	liczba ogólna komórek	%	liczba komórek w mitozie	liczba ogólna komórek	%
250	51	110	46	40	83	48
500	32	79	41	31	73	42
750	38	92	41	16	53	30
1000	36	81	44	13	56	23



Fot. 12. Przekroje podłużne stożków wzrostu odmiany DEA w kombinacjach tlenowych (P) oraz beztlenowych (A). Widoczne tworzenie się przestrzeni aerenchymatycznych pomiędzy komórkami w merystemie wierzchołkowej kombinacji A



Fot. 13. Lizogenne kanały międzykomórkowe powstałe w wyniku niedotlenienia w kombinacji A odmiany KLG



Fot. 14. Zdeformowane komórki oraz mikrostrefa martwicy w merystemie wierzchołkowym korzeni kukurydzy w kombinacji niedotlenionej (A) odmiany KLG

Stworzenie warunków ograniczonego natlenienia wywołało głębokie zmiany w żywotności komórek merystematycznych, co uwidacznia się w liczbie komórek pozostających w fazie mitozy, w liczbie ogólnej komórek i w ich udziale procentowym w miarę oddalania się od czapeczki korzeniowej.

4.3. Reakcja części nadziemnych roślin

4.3.1. Przyrosty części nadziemnych roślin

Dobowe przyrosty części nadziemnych w poszczególnych doświadczeniach przedstawiono na rysunkach 8-11. Spośród trzech słupków przypisanych do każdego terminu pierwszy z lewej jest średnią dla roślin poddanych stresowi obustronnemu, środkowy – dla roślin ze stresem zlokalizowanym i trzeci dotyczy roślin kontrolnych.

Przyrosty części nadziemnych u odmiany DEA (Rys. 8-9) największe były w doświadczeniu I (do 16 cm doba^{-1}), które przypadło na okres najcieplejszy ($20,6^\circ\text{C}$) i najmniejsze w doświadczeniu II (poniżej 4 cm doba^{-1}) przeprowadzonej w okresie najchłodniejszym (12°C). Wyraźnie występuje tu obniżenie tempa wzrostu pod wpływem stresu zlokalizowanego a tym bardziej jest ono widoczne u

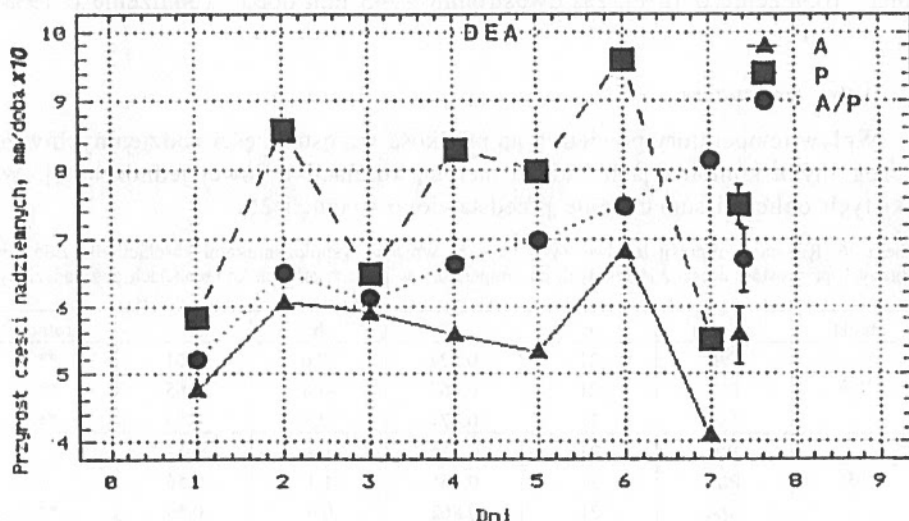
roślin poddanych stresowi obustronnemu. W przypadku doświadczenia II zwracają uwagę niższe niekiedy wartości przyrostów części nadziemnych niż korzeni. Podobne zjawisko wystąpiło również w pierwszym dniu doświadczenia III. Część niezakreskowana słupków dotyczy dnia natomiast część zakreskowana dotyczy przyrostów w porze nocnej, to jest od godziny 18 wieczorem do 6 rano.

Przyrosty części nadziemnych odmiany KLG przedstawione zostały na rysunkach 10-11. Najmniejsze przyrosty wystąpiły tu w doświadczeniu I charakteryzującym się najniższą średnią temperaturą za okres trwania stresu ($15,5^{\circ}\text{C}$), najwyższe zaś – w doświadczeniu II o najwyższej średniej temperaturze ($20,0^{\circ}\text{C}$). Przyrosty te zawsze były większe niż przyrosty korzeni. Również dla tej odmiany widoczne jest obniżenie się przyrostów części nadziemnych pod wpływem stresu zlokalizowanego, a jeszcze bardziej pod wpływem stresu obustronnego. Przyrosty nocne i ich udział w przyrostach całodobowych analizowane będą dalej.

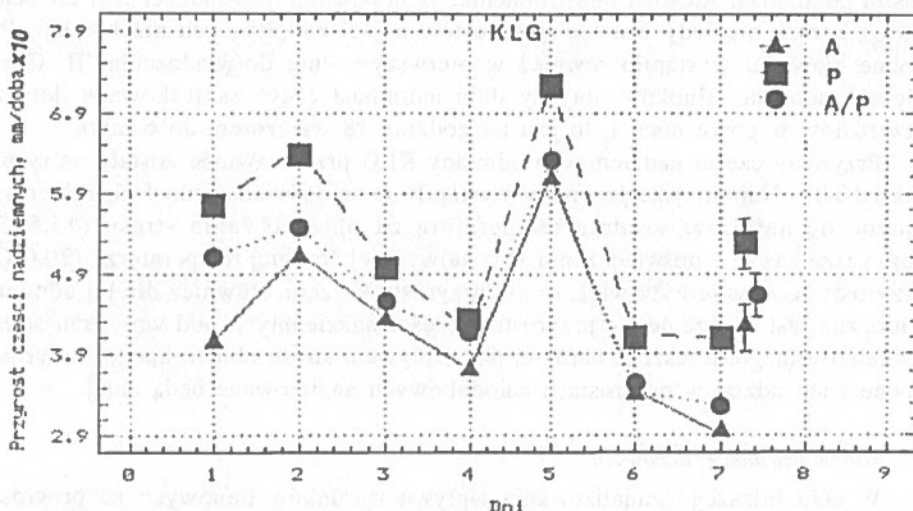
Wpływ warunków tlenowych

W celu bliższego zanalizowania wpływu warunków tlenowych na przyrosty części nadziemnych, wykonano wykresy zbiorcze danych uśrednionych dla każdej z odmian oddzielnie, oraz wykonano analizę wariancji dla klasyfikacji podwójnej krzyżowej w układzie: 3 poziomy natlenienia x 7 terminów. Dane te zamieszczono na rys. 17 i 18.

W przypadku odmiany DEA (Rys. 17) średni przyrost części nadziemnych w kombinacjach kontrolnych (P) zmieniał się w granicach od 55 do 95 mm doba^{-1} przy wartości średniej wynoszącej 75 mm doba^{-1} . Wartości w obiektach stresowanych jednostronnie wynosiły średnio 68 mm doba^{-1} (obniżenie 12%) zaś stresowane dwustronnie – 55 mm doba^{-1} (obniżenie o 27%).



Rys. 17. Średnie przyrosty dobowe części nadziemnych w trakcie trwania stresu tlenowego dla trzech doświadczeń z kukurydzą odmiany DEA. Po prawej stronie wykresów zamieszczono wartości średnie wraz z 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a



Rys. 18. Średnie przyrosty dobowe części nadziemnych w trakcie trwania stresu tlenowego dla trzech doświadczeń z kukurydzą odmiany KLG. Po prawej stronie wykresów zamieszczono wartości średnie wraz z 95 % półprzedziałami ufności Tukey'a

Analogiczny wykres dla odmiany KLG (Rys. 18) potwierdza te obserwacje również w stosunku do niej. Wartości kontrolne (P) przyrostów zmieniały się w przedziale 40-75 mm doba⁻¹ przy średniej ogólnej 53 mm doba⁻¹. Wartości przyrostów w połówkach stresowanych jednostronnie (A/P) wynosiły średnio 46 mm doba⁻¹ (obniżenie o 15%), zaś dwustronnie – 43 mm doba⁻¹ (obniżenie o 19%).

Wpływ temperatury

Wpływ temperatury powietrza na prędkość wzrostu części nadziemnych w poszczególnych kombinacjach badano metodą korelacji liniowej jednokrotnej. Wyniki tych obliczeń sumarycznie przedstawiono w tabeli 26.

Tabela 26. Równania regresji liniowej ($y = ax + b$) wraz ze współczynnikami korelacji dla zależności dobowych przyrostów części nadziemnych od temperatury w poszczególnych kombinacjach doświadczalnych

obiekt	wariant	n	a	b	r	istotność
DEA	P/P	21	0.522	-3.6	0.61	**
	P/A	21	0.467	-3.8	0.65	**
	A/A	21	0.371	-2.4	0.59	**
KLG	P/P	21	0.176	1.4	0.54	*
	P/A	21	0.165	1.1	0.56	*
	A/A	21	0.862	0.9	0.59	**
DEA + KLG	P/P	42	0.363	-1.3	0.54	***
	P/A	42	0.326	-1.5	0.58	***
	A/A	42	0.270	-0.9	0.55	***

* – wpływ istotny przy $p = 0.05$; ** – wpływ istotny przy $p = 0.01$; *** – wpływ istotny przy $p = 0.001$

Przedstawione tu dane jednoznacznie świadczą o istnieniu dodatniej korelacji pomiędzy temperaturą powietrza a prędkością przyrostów części nadziemnych kukurydzy zarówno u roślin kontrolnych jak i poddanych stresowi tlenowemu. Korelacje te są wyraźniejsze niż w przypadku korzeni.

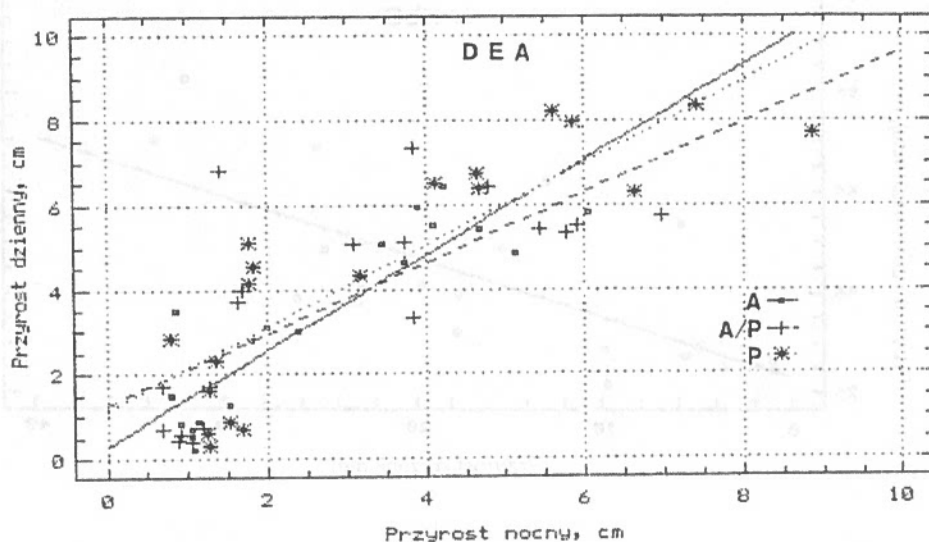
Wpływ pory doby

Zaznaczone na rys. 8-11 zróżnicowanie przyrostów dziennych i nocnych analizowano metodą regresji liniowej obliczając współczynniki korelacji pomiędzy przyrostami dziennymi i nocnymi, które zestawiono w tabeli 27. Przyrosty te okazały się istotne tylko dla odmiany DEA stąd też zostały one przedstawione graficznie na rys. 19.

Tabela. 27. Równania regresji liniowej ($y = ax + b$) wraz ze współczynnikami korelacji dla zależności dziennych i nocnych przyrostów części nadziemnych w poszczególnych kombinacjach doświadczalnych

obiekt	wariant	n	a	b	r	istotność
DEA	P/P	19	0.966	1.2	0.85	***
	P/A	19	0.832	1.3	0.72	***
	A/A	19	1.120	0.3	0.89	***
KLG	P/P	20	-	-	-	n.i.
	P/A	20	-	-	-	n.i.
	A/A	20	-	-	-	n.i.

n.i. – wpływ nieistotny; *** – wpływ istotny przy $p = 0.001$

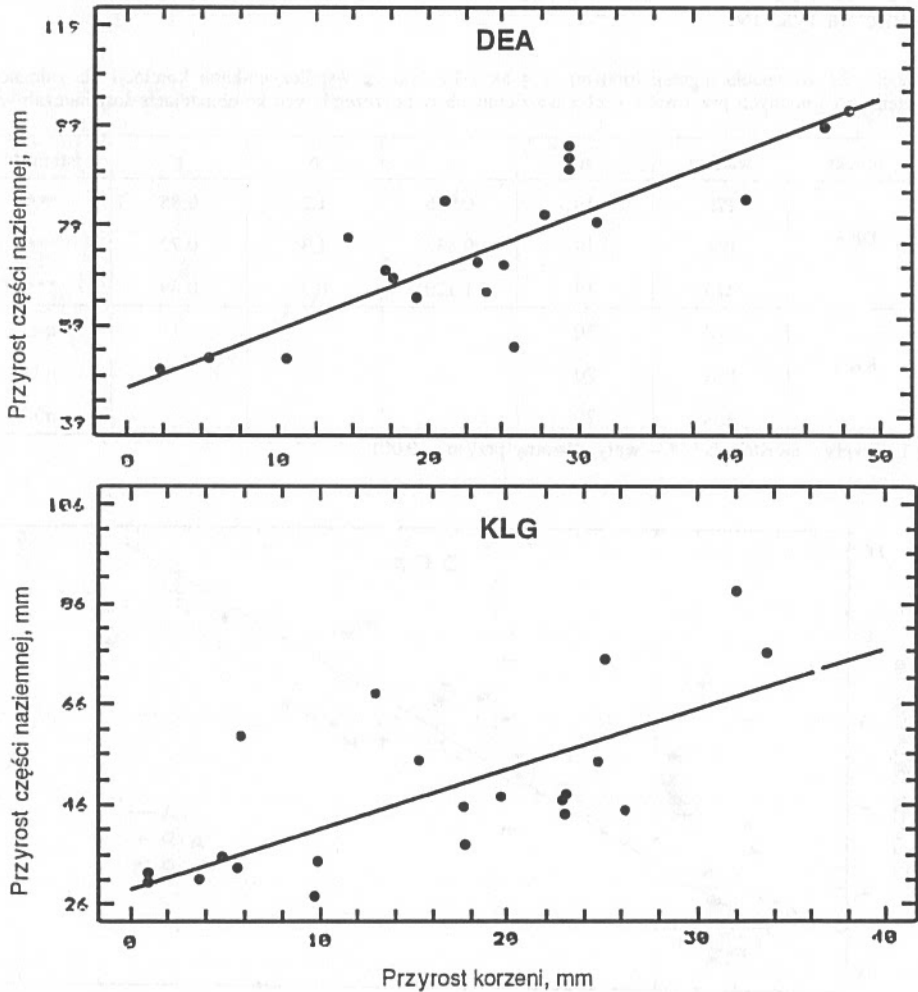


Rys. 19. Zależność pomiędzy przyrostami dziennymi i nocnymi dla odmiany DEA dla wszystkich wariantów natlenienia łącznie

Jak widać przyrosty w ciągu dnia są o około 10-20% wyższe niż przyrosty nocne, co może mieć związek zarówno z mniejszą ilością produktów fotosyntezy jak też i z niższą temperaturą w czasie nocy.

Zależność przyrostów części nadziemnych od przyrostów korzeni

Na rysunek 20 przedstawiono zależności przyrostów części nadziemnych od przyrostów korzeni dla obu odmian kukurydzy. W obu przypadkach istnieje istotna korelacja liniowa pomiędzy tymi parametrami.



Rys. 20. Zależność przyrostów części nadziemnych od przyrostów korzeni dla odmiany DEA: $r = 0,85^{***}$, $y = 1,136 x + 46,4$ oraz dla odmiany KLG: $r = 0,70^{***}$, $y = 1,159 x + 29,1$

4.3.2. Skład mineralny części nadziemnych

W tabelach 28 i 29 przedstawiono średnie wartości makro- i mikroelementów w częściach nadziemnych badanych roślin.

Wyraźniejsze zróżnicowanie pod wpływem warunków tlenowych stwierdzono jedynie w przypadku azotu, manganu i żelaza. W miarę pogarszania się stanu natlenienia rośliny zawartość azotu i żelaza wykazywała tendencję spadkową, natomiast manganu – wzrostową. Jednakże różnice te nie okazały się istotne.

Tabela 28. Zawartość makroskładników w częściach nadziemnych kukurydzy (w %). Wartości uśrednione z 3 doświadczeń dla każdej odmiany

Składnik	DEA + KLG			DEA	KLG
	P	P/A	A		
N	3.07a	2.88a	2.69a	2.86y	2.91y
P	1.22a	0.98a	1.09a	0.84y	0.92y
K	5.68a	5.46a	5.39a	4.84y	4.28y
Ca	1.08a	0.97a	0.96a	0.62y	0.81y
Mg	0.13a	0.12a	0.12a	0.13y	0.11y
Na	0.01a	0.01a	0.01a	0.01y	0.01y

Brak wspólnej litery w tym samym rzędzie dla danej klasy świadczy, że odnośne wartości różnią się istotnie przy $p = 0.05$

Tabela 29. Zawartość mikroskładników w częściach nadziemnych kukurydzy (w mg kg^{-1}). Wartości średnie dla dwóch doświadczeń po jednym dla każdej odmiany

Składnik	DEA + KLG			DEA	KLG
	P	P/A	A		
B	7.95a	7.01a	7.52a	7.87y	7.12y
Cu	10.70a	9.35a	12.80a	10.40y	11.50y
Mn	34.02a	37.00a	41.60a	39.00y	36.00y
Zn	106.00a	87.00a	107.00a	98.00y	101.00y
Fe	281.30a	182.30a	191.70a	207.00y	225.00y

Brak wspólnej litery w tym samym rzędzie dla danej klasy świadczy, że odnośne wartości różnią się istotnie przy $p = 0.05$

5. Dyskusja i Podsumowanie

W przeprowadzonej pracy podjęto bardzo mało zbadane zagadnienie wpływu zlokalizowanego stresu tlenowego w glebie, to jest stresu działającego na część systemu korzeniowego rośliny, na jej funkcjonowanie jako całości, a w szczególności na wzrost korzeni i części nadziemnych.

Dla realizacji tego celu skonstruowano oryginalny zestaw rizotronów dwudzielnych umożliwiających regulację warunków tlenowych w każdej połówce oddzielnie poprzez wprowadzanie powietrza albo gazowego azotu do gleby. Dzięki temu możliwe było zastosowanie trzech wariantów tlenowych a mianowicie: kontroli obustronnie napowietrzanej (P), zlokalizowanego stresu tlenowego (A/P) i stresu całkowitego (A). Ponadto zastosowano oryginalny system ciągłego rejestrowania prędkości przyrostu części nadziemnych rośliny umożliwiający rejestrację przyrostów w dowolnym momencie i przedziale czasowym m.in. wyróżnienie przyrostów dziennych i nocnych. Zarówno skonstruowany system rizotronów dwudzielnych jak i system rejestracji przyrostów części nadziemnych okazały się bardzo przydatne do prowadzenia badań nad prędkością wzrostu części nadziemnych i korzeni równocześnie.

Uzyskane w ten sposób warunki tlenowe w napowietrzanych połówkach rizotronów charakteryzowały się wartościami ODR w granicach 110-130 $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i potencjału redoks w granicach 530-550 mV, co odpowiada warunkom bardzo dobrego natlenienia gleby (Gliński i Stępniewski, 1985). Z kolei w połówkach traktowanych azotem, obserwowano obniżenie obu tych wskaźników natlenienia, które było istotne poczynając od głębokości 20 cm. Wartości ODR obniżały się do 30 $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$, natomiast potencjał redoks osiągał wartości nieco < 300 mV w dolnej części rizotronu. W świetle danych literaturowych przytaczanych uprzednio (patrz 2.3.2.) są to wartości powodujące zaburzenia wzrostu korzeni i rozwoju kukurydzy. Biorąc bowiem pod uwagę wartość ODR = 60 $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$, określoną przez Van Diesta (1962) jako dolna granica dla zapewnienia normalnego wzrostu korzeni kukurydzy, należy stwierdzić, że warunki stresowe w połówkach traktowanych azotem występowały przy głębokościach 30 cm. Z kolei przyjmując za Stępniewskim i in. (1991) wartość Eh = 500 mV, jako dolną granicę dla normalnego wzrostu korzeni kukurydzy widzimy, że warunki stresowe istniały na głębokości >10 cm.

Do charakterystyki warunków glebowych należy też jej skład chemiczny. Jakkolwiek stwierdzono istotne zróżnicowanie pomiędzy odmianami (P i K oraz Mn) to wynika ono ze zróżnicowania gleby w poszczególnych latach pod wpływem nawożenia i nie jest tu przedmiotem rozważań. Jeśli chodzi o wpływ natlenienia to wydaje się, że wpłynęło ono na zawartość manganu wymiennego, którą wzrastało ponad dwukrotnie zarówno w głąb rizotronów jak i pod wpływem wprowadzenia gazowego azotu. Jest to obserwacja zgodna z kierunkiem zmian zachodzących w warunkach pogłębiania się anoksji a wyznaczanych przez zmiany potencjału oksydoredukcyjnego (Stępniewska, 1988).

Zmiany P w glebie wystąpiły tylko u odmiany DEA w postaci niewielkiego spadku zawartości w warunkach beztlenowych i ze wzrostem głębokości. Według danych literaturowych (Gliński i Stępniewski 1984, Gliński i Stępniewski, 1985) fosfor w glebie na ogół nie ulega przemianom oksydoredukcyjnym a obserwowany wzrost jego rozpuszczalności jest wynikiem redukcji żelaza. Tak więc niewielki spadek zawartości fosforu pod wpływem anoksji i głębokości obserwowany w glebie użytej do doświadczenia z odmianą DEA wydaje się mieć charakter przypadkowy i nie wynika ze stanu natlenienia gleby.

Również potas nie ulega przemianom oksydoredukcyjnym w glebie a zmiany jego rozpuszczalności jakie wystąpiły w materiale glebowym użytym do doświadczeń z odmianą KLG wydają się mieć raczej charakter przypadkowy.

Średnie temperatury w trakcie trwania stresów wynosiły od 15,5 do 20,6°C poza II doświadczeniem z odmianą DEA, kiedy wartość ta wynosiła zaledwie 12°C. Według badań Coopera (1973) optymalna temperatura dla wzrostu korzeni kukurydzy wynosi 30°C natomiast w temperaturach poniżej 10°C tempo wzrostu jest najczęściej już niewielkie. Typowy jest przy tym spadek średnicy korzeni ze wzrostem temperatury (Cooper, 1973). Zdaniem Brouwera (1981) części nadziemne charakteryzują się nieco wyższym optimum i mniejszą wrażliwością na temperatury ponadoptymalne niż korzenie. To najprawdopodobniej tłumaczy mniejsze przyrosty dobowe części nadziemnych niż korzeni, obserwowane w doświadczeniu II z odmianą DEA, o najniższej temperaturze.

Przyrosty dobowe części nadziemnych jak i korzeni były skorelowane dodatnio z temperaturą a także pomiędzy sobą. Stwierdzono również korelację przyrostów dziennych części nadziemnych z przyrostami nocnymi tylko dla odmiany DEA, przy czym przyrosty nocne były o ok. 10-20% niższe. Przyrosty części nadziemnych zmniejszyły się o około 12-15% pod wpływem stresu zlokalizowanego i o 19-27% w warunkach stresu tlenowego obustronnego. Jeżeli chodzi o korzenie to prędkość ich wydłużania się w połówkach stresowanych wynosiła 30-80% kontroli w czasie pierwszych czterech dni stresu i malała prawie do zera przy końcu stresu. Natomiast obserwowano względną stymulację wzrostu w połówkach napowietrzanych u roślin poddanych stresowi zlokalizowanemu. Wynosiła ona średnio 120-140% za cały czas trwania stresu i była najwyraźniejsza w okresie 2-5 dni od jego rozpoczęcia. W rezultacie u roślin stresowanych jednostronnie wytwarzał się asymetryczny system korzeniowy charakteryzujący się tym, że w części stresowanej korzenie były bardzo płytkie i wykazywały wzrost gęstości korzeniowej w warstwie przypowierzchniowej 0-10 cm, natomiast w części natlenionej korzenie były rozmieszczone podobnie jak w kontroli z tendencją wzrostu ich gęstości w warstwach głębszych (Rys. 19). Kompensacyjny wzrost korzeni (Schumacher i Smucker, 1984), a także intensywność ich oddychania (Schumacher i Smucker, 1987) w części natlenionej w warunkach zlokalizowanego stresu tlenowego, stwierdzone zostały u pięciu odmian fasoli (*Phaseolus vulgaris* L.) hodowanych na pożywece. Schumacher i Smucker (1987) wyjaśniają ten fakt zwiększeniem przemieszczania się produktów fotosyntezy z części nadziemnej do natlenionej części systemu korzeniowego i uważają efekt kompensacyjny za jeden z mechanizmów adaptacyjnych, pozwalający na złagodzenie skutków działania stresu.

Stosunkowo mały wpływ zlokalizowanej anoksji na wzrost części nadziemnych potwierdza podobne obserwacje innych autorów dotyczących kukurydzy (Brouwer, 1981) czy fasoli (Schumacher i Smucker, 1984, 1985, 1987) rosnących w kulturach wodnych. Świadczy to, że natleniona część systemu korzeniowego zapewniała pobieranie składników pokarmowych i wody niezbędnych do kontynuacji fotosyntezy i wzrostu. W opisanym doświadczeniu nawet stres obustronny obniżył tempo wzrostu części nadziemnych nie więcej niż o 30% , co świadczy o znacznej roli korzeni przypowierzchniowych w tym przypadku.

Skład mineralny roślin nie różnicował się istotnie pod wpływem zastosowanych 7-dniowych stresów tlenowych zarówno w odniesieniu do makro- jak i mikrośladników. Wystąpiła tu jedynie wyraźniejsza tendencja wzrostowa w przypadku manganu oraz spadkowa w przypadku żelaza i azotu. Jak wiadomo z literatury (Gliński i Stępniewski, 1985; Stępniewski i Gliński, 1985) pobieranie składników pokarmowych w warunkach beztlenowych na ogół spada, co stwierdzono także u kukurydzy (Dilkowa i inni, 1984; Drew i in. 1980).

Wyjątek stanowią takie składniki jak np. mangan, którego dostępność znacznie wzrasta w wyniku procesów oksydoredukcyjnych (Ruszkowska i Terelak, 1992), a który pobierany jest biernie przez rośliny. Tak więc obserwowana tendencja wzrostu zawartości manganu w częściach nadziemnych kukurydzy, na tle wzrostu jego rozpuszczalności w glebie, ma zdecydowanie swoje źródło w procesach oksydoredukcyjnych, wywołanych przez anoksję.

Przeprowadzone obserwacje mikroskopowe stożków wzrostu korzeni, wykonane po upływie 7 dni stresu tlenowego, wykazały pojawianie się pierwszych kanalików powietrznych będących zaczątkiem aerenchymy już w odległości ok. 1 mm od czapeczki korzeniowej. Towarzystwo temu takie niekorzystne procesy jak spadek żywotności komórek, wyrażony w % komórek w fazie mitozy oraz pojawianie się mikrostraf martwicy. Dotychczas przedstawiano pogląd, że tworzenie się aerenchymy zachodzi u kukurydzy w odległości ok. 10-30 mm od stożka wzrostu (Drew i in., 1979, 1980).

6. WNIOSKI

Przeprowadzone, przy użyciu opracowanej techniki rizotronów dwudzielnych, badania nad wpływem zlokalizowanego stresu tlenowego w glebie na rozwój kukurydzy, pozwoliły na sformułowanie następujących wniosków:

1. Technika rizotronów dwudzielnych okazała się przydatną do badań systemu korzeniowego kukurydzy.

2. Zróżnicowanie stanu natlenienia gleby, przez wprowadzenie gazowego azotu, spowodowało istotne obniżenie ODR na głębokościach > 20 cm od wartości kontrolnych > 100 do $< 30 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na dnie rizotronu.

3. Utrzymywanie stanu niedotlenienia gleby przez okres 7 dni spowodowało istotne obniżenie Eh na głębokościach 20 cm od wartości > 550 mV na powierzchni do < 300 mV na dnie rizotronu.

4. Zlokalizowany stres tlenowy powodował zahamowanie przyrostu części korzeni poddanej warunkom beztlenowym przy równoczesnej stymulacji wzrostu napowietrzanej części systemu korzeniowego (efekt kompensacji).

5. Rozkład masy korzeniowej w głąb rizotronu był równomierny w kombinacjach natlenionych i asymetryczny, skupiający ok. 80% masy w 10 cm warstwie przypowierzchniowej gleby kombinacji niedotlenionych.

6. Zdjęcia mikroskopowe stożków wzrostu korzeni pierwszego rzędu, roślin z warunków beztlenowych wykazywały zaczątki aerenchymy w odległości 1 mm od czapeczki korzeniowej oraz mikroobszary martwicy.

7. Analiza porównawcza preparatów anatomicznych szczytów korzeni, pozostających w warunkach beztlenowych, wykazała krótszą strefę merystematyczną i mniej mitoz w odległości 750 μm od czapeczki korzeniowej w porównaniu z kontrolą.

8. Części nadziemne reagowały na warunki beztlenowe ok. 20% obniżeniem przyrostów.

9. Poza natlenieniem, istotny wpływ na rozwój korzeni i części nadziemnych wywierała temperatura, z którą skorelowane były oba te parametry.

10. Niedotlenienie w środowisku glebowym powodowało wzrost zawartości wymiennego manganu, co uwidoczniło się podwyższeniem jego zawartości w częściach nadziemnych, przy równoczesnym obniżeniu zawartości Fe i N.

7. LITERATURA

- Abeles F.B.: *Ethylene in Plant Biology*. Academic Press, New York, 1973.
- Abrasimowa L.N.: *Hysteresis and temperature dependences of O₂ and CO₂ gas exchange processes in soils* (Ros.), Pochvov., 6, 86, 1979.
- Aleksandrowa L.J., Najdenowa O.A.: *Laboratornoprakticzeskije zaniatia po poczwowiedieniu*. "Kolos", Leningrad, 1967.
- Armstrong W.: *Aeration in higher plants*. Adv.in Botanical Res., 7, 225, 1979.
- Artyushenko O.F.: *A contribution to biological soil activity* (Ros.), Pochvov. 4, 134, 1969.
- Atwell B.J., Steer B.T.: *The effect of oxygen deficiency on uptake and distribution of nutrients in maize plants*. Plant and Soil, 122, 1-8, 1990.
- Barclay A.M., Crawford R.M.M.: *Plant growth and survival under strict anaerobiosis*. J. Exp. Bot., 33, 541-549, 1982.
- Belkovsky V.I., Reshetniak A.P.: *Dynamics of CO₂ emanation from the peaty soil under various crops* (Ros.). Pochvov., 6, 57, 1981.
- Bennicelli R., Gliński J., Stepniewska Z., Stepniewski W.: *Influence of soil oxygenation on the availability and uptake of N and Mn by spring barley*. 4th Int. Conf. Phys. Prop. of Agric. Mater., Rostock, 42-49, 1989.
- Berry L.J.: *The influence of oxygen tensions on the respiration rate in different segments of onion roots*. J.Cell and Comp. Physiol., 33, 41, 1949.
- Berry L.J., Norris W.E.: *Studies on onion root respiration. 1. Velocity of oxygen consumption in different temperatures as a function of partial pressure of oxygen*. Biochem. Biophys Acta, 3, 593-606, 1949.
- Bertani A., Brambilla I., Menegus F.: *Effect of anaerobiosis on rice seedlings: growth, metabolic rate and fate of fermentation products*. J.Exp.Bot., 31, 325-331, 1980.
- Bertrand A.R., Kohnke W.: *Subsoil conditions and their effects on oxygen supply and the growth of corn roots*. Soil Sci. Am. Proc., 21, 135-140, 1957.
- Bhar D.S., Mason G.F., Hilton R.J.: *In situ observation in plum root growth*. J. Am. Soc. Hortic. Sci., 95, 237-239, 1970.
- Blaauw A.H.: *Small building-constructions for physiological cultivation experiments*. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 25, 1-20, 1923.
- Blackwell P.S., Wells E.A.: *Limiting oxygen flux densities for oat root extension*. Plant Soil, 73, 129-139, 1983.
- Bohm W.: *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, Berlin, 1979.
- Box J.E.: *Winter wheat grain yield response to soil oxygen diffusion rates*. Crop Sci., 26, 355-361, 1986.
- Box J.E.: *Minirhizotron rooting comparisons of three wheat cultivars*. In: "Minirhizotron observation tubes: methods and applications for measuring rhizosphere dynamics", ASA special publication no.50, 1987.
- Bousque I.: *Influence de l'hypoxie localisee sur la repartition de l'absorption minerale et la croissance de racines*. D.E.A. Traitement des matieres premieres vegetales, 1987.
- Bradford K.J., Yang S.F.: *Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants*. Plant Physiology, 65, 322, 1980.
- Bradford K.J.: *Involvement of plant growth substances in the alteration of leaf gas exchange of flooded tomato plants*. Plant Physiol., 73, 480-483, 1983b.
- Bradford K.J., Hsiao T.C., Yang S.F.: *Inhibition of ethylene synthesis in tomato plants subjected to anaerobic root stress*. Plant Physiol., 70, 1503, 1982.
- Bridge B.J., Rixon A.J.: *Oxygen uptake and respiratory quotient of field soil cores in relation to their air-filled pore space*. J. Soil Sci., 27, 279, 1976.
- Brouwer R.: *Co-ordination of growth phenomena within a root system of intact maize plants*. Plant Soil, 63, 65-72, 1981.
- Brown N.J., Fountaine E.R., Holden M.R.: *The oxygen requirement of crop roots and soils under near field conditions*. J. Agric. Sci., 64, 195, 1965.

- Bryant R.D., Gordy E.A., Laishley E.J.: *Effect of soil acidification on the soil microflora*. [W:] "Water, Air, and soil pollution". D. Reidel Publishing Co., Dordrecht, Holland, and Boston, USA, 437, 1979.
- Cannel R.Q.: *Soil aeration and compaction in relation to root growth and size management*. Applied Biology, 2, 1-86, 1977.
- Clements F.E.: *Aeration and air content. The role of oxygen in root activity*. Carnegie Inst. Wash. Publ., 315, 1, 1921.
- Cooper A.J.: *Root temperature and plant growth – a review*. Res. Rev., nr 4. Commonwealth Bureau of Horticulture and plantation Crops, 73, 1973.
- Crawford R.M.M.: *Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots*. J. Exp. Bot., 18, 458-464, 1967.
- Crawford R.M.M.: *In Plant Life in Anaerobic Environments* (eds. D.D. Hook and R.M.M. Crawford), Ann. Arbor. Sci., 119, 1978.
- Crawford E.M.M.: *The anaerobic retreat as a survival strategy for aerobic plants and animals*. Trans. Bot. Soc. Edinb., 44, 57, 1982.
- Currie J.A.: *Soil Respiration*. Techn. Bull. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, 29, 461, 1975.
- Das A.C.: *Carbon dioxide evolution from soils. Part.1- Preliminary Study*, Technology, 7, 252, 1970.
- Dilkowa R., Milcheva M., Kerchev G.: *Effect of waterlogging on the content of some nutrients in the vegetative part of maize*. Mineral nutrition of plants. Proc. II Int. Symp. on plant nutrition, Varna, 1983. Publ. House Centr. Coop., Sofia, 1984.
- Dowdell R.J., Smith K.A.: *Field studies of the soil atmosphere. 2. Occurrence of nitrous oxide*. J. Soil Sci., 25, 231, 1974.
- Doyle J.J., Maclean A.A.: *The effect of aggregate size on availability of O₂ on growth of tomatoes*. Can. J. Soil Sci., 38, 143-146, 1988.
- Drew M.C.: *Effects of flooding and oxygen deficiency on plant mineral nutrition*. In: Adv. Plant Nutrition, Vol.3, New York, 115-159, 1988.
- Drew M.C.: *Soil aeration and Plant Root Metabolism*. Soil Sci., 154, 259-268, 1992.
- Drew M.C., Channell A., Garrec J.P., Fourcy A.: *Critical air spaces (aerenchyma) in roots of corn subjected to oxygen stress: structure and influence on uptake and translocation of ⁸⁶Rb ions*. Plant Physiol., 65, 506, 1980.
- Drew M.C., Jackson M.B., Campbell R.: *Inhibition by silver ions of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of Zea mays L. subjected to exogenous ethylene or to oxygen deficiency*. Planta, 153, 217-224, 1981.
- Drew M.C., Jackson M.B., Giffard S.: *Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptative response to flooding in Zea mays L.* Planta, 147, 83, 1979.
- Drew M.C., Lynch J.M.: *Soil anaerobiosis micro-organism and root function*. Ann. Rev. Phytopathol., 18, 37-36, 1980.
- Drew M.C., Saglio P., Pradet A.: *Higher adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of Zea mays in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport*. Planta, 165, 51-58, 1985.
- Dudal R.: *Plant adaptation to Mineral Stress in Problem Soils Spec. Publ. Cornell Univ. Agric. Exp. Stn.*, 3, 1976.
- Everard J.D., Drew M.C.: *Mechanism of inhibition of water movement in anoxic roots of Zea Mays L.*, J. Exp. Bot., 38, 1154-1165, 1987.
- Ewing K., Pezeshki S.R., Stępniewski W.: *Spectral properties of maize as related to soil oxidation-reduction condition*. Environ. and Exp. Bot., 31, 1, 99-105, 1991.
- Fausey N.R., McDonald M.B.Jr.: *Emergence of inbred and hybrid corn following flooding*. Agron. J., 77, 51-56, 1985.
- Fassi B.: *Metodi analitici*. Istituto per le Piante da Legno e l'Ambiente, Torino, (praca zbiorowa), 1984.
- Figliolia A., Izza C., Pagliara S.: *Effect of some nutritive elements on Avena sativa root respiration (W1)*. Note I, Istituto Sperimentale per la Nutrizione delle Piante, Roma, 1, 1977.

- Fiscus E.L., Huck M.G.: *Diurnal fluctuations in soil water potential*. Plant Soil, 137, 197-202, 1977.
- Focht D.D.: *Diffusional constraints on microbial processes in soil*. Soil Sci., 154, 300-307, 1992.
- Gambrell R.P., Patryck W.H.: *The chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediments*. In: Plant Life in Anaerobic Environments. D.D. Hook and R.M.M. Crawford (eds.), Ann. Arbor. Science, Ann. Arbor, MI, 375-424, 1978.
- Giardini A.: *La coltivazione del mais – moderni aspetti della tecnica colturale*. Mestre, 6-7, 1980.
- Gill W.R., Miller R.D.: *A method for study of the influence of mechanical impedance and aeration on the growth of seedling roots*. Proc. Soil Sci. Soc. Am., 20, 154-157, 1956.
- Gliński J., Lipiec J.: *Soil Physical Conditions and Plant Roots*. CRC Press, Boca Raton, FL, 1990.
- Gliński J., Malicki M., Misztal M., Turski R.: *Przewodnik do ćwiczeń z gleboznawstwa*. AR Lublin, 1972.
- Gliński J., Stępniewski W.: *Soil aeration and its role for plants*. CRC Press Inc., Boca Raton, FL, 1985.
- Gliński J., Stępniewski W.: *Influence of soil oxygen supply on root growth and functioning (review of the literature)*. Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych, 385, 1990.
- Gliński J., Stępniewski W., Łabuda S.: *Pobieranie tlenu i wydzielanie dwutlenku węgla w środowisku glebowym*. Problemy Agrofizyki nr. 39, 1983.
- Golębiowska J.: *Agricultural microbiology* (Pol.), PWRiL, Warszawa, 99, 1975.
- Grabert D., Steinbrenner K.: *Some basic investigations on subsoil improvement of sandy soils. I. The composition of the atmosphere and soil respiration* (Niem.), Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde. Infektionskrankheiten und hygiene, Zweite-Naturwissenschaftliche-Abteilung, 127, 471, 1972.
- Grant R. F.: *Simulation model of soil compaction and root growth. I. Model structure*. Plant and soil, 150, 1-14, 1993.
- Greable A.R. Siemer E.G.: *Effect of bulk density, aggregate size, and soil water suction on oxygen diffusion, redox potentials, and elongation of corn roots*. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 32, 180-186, 1968.
- Grechin I.P., Ignatiev N.N.: *Molecular oxygen consumption and carbon-dioxide production by soddy-podzolic soils* (Ros.). Dokl. Timiriáz. Selskohoz. Akad., 139, 287, 1968.
- Grineva G.M.: *Alcohol formation and extraction by plants roots under anaerobic conditions*. Fiziol. Rast., 10, 361, 1963.
- Guinn G.: *Nutritional stress and ethylene evolution by young cotton balls*. Crop Sci., 16, 89, 1976.
- Hesse P.R.: *A textbook of soil chemical analysis*. John Murray Publ. Ltd., London, 1971.
- Hiler E.A., Clark R.N., Glass L.J.: *Effects of water table height on soil aeration and crop response*. Trans. ASAE, 14, 879-882, 1971.
- Hilton R.J., Bahar D.S., Mason G.F.: *A rhizotron for in situ root growth studies*. Can. J. Plant Sci., 49, 101-104, 1969.
- Holder C.B., Brown K.W.: *The relationship between oxygen and water uptake by root of intact bean plants*. Soil Sci. Soc. Am. J., 44, 21, 1980.
- Hole D.J., Cobb B.G., Hole P.S., Drew M.C.: *Enhancement of anaerobic respiration in root tips of Zea mays following low-oxygen (hypoxic) acclimation*. Plant Physiol., 99, 213-218, 1992.
- Hopkins R.M., Patrick W.H.: *Combined effect of oxygen content and soil compaction on root penetration*. Soil Sci., 108, 408-413, 1969.
- Huck M.G.: *Variation in taproot elongation rate as influenced by composition of soil air*. Agron. J., 62, 815, 1970.
- Jackson M.B., Drew M.C.: *Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants*. In: Flooding and Plant Growth. Ed. Kozłowski, Academic Press, London, New York, 1984.
- Jackson M.B., Drew M.C., Giffard S.C.: *Effects of applying ethylene to the root system of Zea mays L. on growth and concentration in relation to flooding tolerance*. Physiol. Plant., 52, 23, 1981.
- Jackson M.B., Gales K., Campbell D.J.: *Effect of waterlogged soil conditions on the production of ethylene and on water relationships in tomato plants*. J. Exp. Bot., 29, 183, 1978.
- Jackson M.B., Hall K.C.: *Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits*. Plant Cell Environ., 10, 121-130, 1987.
- Jackson M.B., Kowalewska K.B.: *Positive and negative messages from roots induce foliar desiccation and stomatal closure in flooded pea plants*. J. Exp. Bot., 34, 493-506, 1983.

- Jackson M.B., Young S.F., Hall K.C.: *Are roots a source of abscisic acid for the shoots of flooded pea plants?*, J., Exp., Bot., 39, 1631-1637, 1988.
- Jakacki A.: *Kukurydza. w "Uprawa roślin"*, PWRiL Warszawa, 177, 1975.
- Johnson J., Cobb B.G., Drew M.C.: *Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of Zea mays*. Plant Physiol., 91, 837-841, 1989.
- Kawase M.: *Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging*. Hort. Sci., 16 (1), 31, 1981.
- Kiyosawa W.: *Studies on effects of alcohols on membrane water permeability of Nitella*. Protoplasma, 86, 243, 1975.
- Klepper B., Taylor H.M., Huck M.G., Fiscus E.L.: *Water relations and growth of cotton in drying soil*. Agron. J., 65, 307-310, 1973.
- Kolesnikov V.A.: *The root system of fruit plants*. Mir Publishers, Moscow, 1971.
- Konings H.: *Ethylene-promoted formation of aerenchyma in seedling roots of Zea mays L. under aerated and non-aerated conditions*. Physiol. Plant., 54, 119, 1982.
- Konings H., Jackson M.B.: *A relationship between rates of ethylene production by roots and the promoting or inhibiting effects of exogenous ethylene and water on root elongation*. Z. Pflanzenphysiol., 92, 385, 1979.
- Kowalik P.: *Analiza wpływu melioracji wodnych na natlenienie gleb*. Zesz. Nauk Politechniki Gdańskiej, Bud. Wodne, 15, 1-92, 1971.
- Kowalik P., Stępniewski W.: *The significance of soil aeration for plants*. Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 220, 61, 1979.
- Kramer P.J., Jackson W.T.: *Causes of injury to flooded tobacco plants*. Plant Physiol., 29, 241-245, 1954.
- Kutschera L., Lichtenegger E.: *Wurzelatlas*, Fischer Verlag, 1992.
- Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Handy M.F.: *Concentrations and total amounts of nutrients in citrus seedlings (Citrus sinensis var. Osbeck) and in soil as influenced by differential soil oxygen treatments*. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 36, 454, 1972.
- Lipiec J., Busscher W.: *Root growth in compacted soils with fine and coarse structural units*. Root Ecology and its Practical Application. 3. ISRR Symp. Wien, 129-132, 1992.
- Long F.L., Huck M.G.: *Nitrate movement under corn and fallow conditions*. Soil Sci Soc. Am. Proc., 44, 787-792, 1980.
- Luxmoore R.J., Stolzy L.H.: *Root porosity and growth responses of rice and maize to oxygen supply*. Agron. J., 61, 202, 1969.
- Luxmoore R.J., Stolzy L.H., Letey J.: *Oxygen diffusion in the soil-plant system. II. Respiration rate, Permeability, and porosity of consecutive excised segments of maize and rice roots*. Agron. J., 62, 322-324, 1970a.
- Luxmoore R.J., Stolzy L.H., Letey J.: *Oxygen diffusion in the soil-plant system. III. Oxygen concentration profiles, respiration rates, and the significance of plant aeration predicted for maize roots*. Agron. J., 62, 325-329, 1970b.
- Lyda S.D., Robinson G.D.: *Soil respiratory activity and organic matter depletion in an arid Nevada soil*. Proc. Soil Sci. Soc. Am., 33, 92, 1969.
- Lyford W., Wilson B.F.: *Controlled growth of forest tree roots: technique and application*. Harvard For. Pad. no.16, Harvard University, Petersham, MA, 1966.
- Malicki M., Walczak R.: *A gauge of the redox potential and oxygen diffusion rate in the soil with an automatic regulation of cathode potential*. Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 220, 447-451, 1983.
- Mansfield T.A., Jones R.J.: *Effects of abscisic acid on potassium uptake and starch content of stomatal guard cells*. Planta, 101, 147-158, 1971.
- Mason W.K., Pritchard K.E., Small D.R.: *Effects of early season waterlogging on maize growth and yield*. Austr. J. Agric. Res., 38, 27-35, 1987.
- Matthews S., Whitebread R.: *Factors influencing preemergence mortality in peas*. Plant Pathol. 17, 11, 1968.
- McPherson D.C.: *Cortical air spaces in the roots of Zea mays L.*, New Phytol., 38, 190-202, 1939.

- McRobbie E.A.C.: *Effects of ABA in isolated guard cells of Commelina Communis L.*, J. Exp. Bot., 32, 563-572, 1981.
- Melhuish F.M., Huck M.G., Klepper B.: *Measurement of aeration, respiration rate and oxygen diffusion in soil during the growth of cotton in a rhizotron.* Aust. J. Soil Res., 12, 37-44, 1974.
- Mingeau M.: *Root porosity and tolerance to flooding.* Ann. Agron., 28, 171, 1977.
- Mocquot B.: *Adenylate energy charge and anaerobic proteins.* NATO ASI Series, Vol. G19, Environmental Stress in Plants. Edited by J.H. Cherry, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1989.
- Moldau H.: *Effects of various water regimes on stomatal and mesophyll conductance of bean leaves.* Photosynthetica, 7, 1-7, 1973.
- Neuman D.S., Smith B.A.: *The influence of leaf water status and ABA on leaf growth and stomata of phaseolus seedlings with hypoxic roots.* J. Exp. Bot., 42, 1499-1506, 1991.
- Payne D.: *The behaviour of water in soil.* In: Russel's Soil Conditions and Plant Growth, Longman Group UK Limited, 315, 1988.
- Prusinkiewicz Z.: *Microbiological activity of soils as a function of the soil-water potential.* Polish J. Soil Sci., 7, 81, 1974.
- Raymond P., Bruzau F., Pradet A.: *Etude du transport d'oxygene des parties aeriennes aux racines a l'aide d'un parametre du metabolisme: la charge energetique.* C.R. Acad. Sci., 286, 1061-1064, 1978.
- Rappoldt C.: *Diffusion in aggregated soils.* Doctoral thesis. Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherland, 1992.
- Roberts J.K.M., Callis J., Jardetsky O., Walbot V., Freeling M.: *Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 81, 6029-6033, 1984b.
- Rogers W.S.: *The East-Malling root-observation laboratories.* In: W.J. Whittington (Ed.) Root growth. Butterworth, London, 361-376, 1969.
- Rosen C.J., Carlson R.M.: *Influence of root zone oxygen stress on potassium and ammonium absorption by Myrobalan plum rootstock.* Plants Soil, 80, 345, 1984.
- Russel R.S.: *Plant Root Systems: Their function and Interaction with the Soil.* The Grow-Hill (UK), London, 1988.
- Ruszkowska M., Terelak T.: *Wpływ warunków powietrzno-wodnych na zachowanie się składników pokarmowych w glebie i na procesy fizjologiczne roślin.* Problemy Agrofizyki nr. 67, 1992.
- Saglio P.H., Pradet A.: *Effet du manque d'oxygene sur l'alimentation en sucres de la jeune racine de mais.* Colloque "Physiologie du maïs". Nutrition et productivite, 1983.
- Saglio P.H., Rancillac M., Bruzau F., Pradet A.: *Critical oxygen pressure for growth and respiration of excised and intact roots.* Plant Physiol., 76, 151-154, 1984.
- Salonius P.O., Mahendrappa M.K.: *Respiration and nitrogen immobilization in forest soil treated with sulfur and urea.* Soil Sci., 127, 358, 1979.
- Schildwacht P.M.: *Is a decreased water potential after withholding oxygen to roots the cause of a decline of leaf-elongation rates in Zea mays L. and Phaseolus vulgaris L.?* Planta, 177, 178-184, 1989.
- Schumacher T.E., Smucker A.J.M.: *Effect of localized anoxia on Phaseolus vulgaris L. root growth.* Journal Exp. Bot., 35, 156, 1984.
- Schumacher T.E., Smucker A.J.M.: *Carbon transport and root respiration of Phaseolus vulgaris L. subjected to short term localized anoxia.* Plant Physiol., 78, 359-364, 1985.
- Schumacher T.E., Smucker A.J.M.: *Ion uptake and respiration of dry bean roots subjected to localized anoxia.* Plant Soil, 99, 411-422, 1987.
- Singh R., Childyal B.P.: *Influence of soil edaphic factors and their critical limits on seedling emergence of corn (Zea Mays L.).* Plant Soil, 47, 125-136, 1977.
- Sojka R.E.: *Stomatal closure in oxygen-stressed plants.* Soil Sci., 154, 269-280, 1992.
- Solovyov E.V.: *Construction of a mathematical model for the process of CO₂ outgo from chernozem samples (Ros.).* Pochvov., 5, 130, 1978.
- Somorowski C.: *Wybrane kryteria gospodarki wodnej terenów zmeliorowanych.* Problemy Agrofizyki nr. 67, 1992.

- Souty N., Stępniewski W.: *The influence of external oxygen concentration on axial root growth force of maize radicles*. *Agronomie*, 8 (4), 295-300, 1988.
- Stępniewski W.: *Zależność dyfuzji tlenu i zwięzłości od zagęszczenia gleby*. *Rozprawa habilitacyjna*, 74-75, 1980.
- Stępniewski W.: *Oxygen diffusion and strength as related to soil compaction. II. Oxygen diffusion coefficient*. *Polish J. Soil Sci.*, 14, 3-13, 1981.
- Stępniewski W., Bennicelli R.: *Effect of localized anoxia on maize response*. *Root Ecology and its Practical Application*. 3. ISRR Symp. Wien, 137-138, 1992.
- Stępniewski W., Pezeshki S.R., DeLaune R.D., Patrick W.H. Jr.: *Root studies under variable redox potential in soil or soil suspension using laboratory rhizotrons*. *Vegetatio*, 94, 47-55, 1991.
- Stępniewski W., Przywara G.: *The influence of soil oxygen availability on yield and nutrient uptake (N, P, K, Ca, Mg, Na) by winter rye (Secale Cereale)*. *Plant and Soil*, 143, 267-274, 1992.
- Tackett J. L., Pearson R. W.: *Oxygen requirements of cotton seedlings roots for penetration of compacted soil cores*. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 28, 600, 1964.
- Tadano T., Kirimoto K., Aoyama J., Tanaka A.: *Comparison of tolerance to high moisture conditions in the soil among crop plants: studies on comparative plant nutrition (Japanese)*, *J. Sci. Soc. Manure*, 50, 261, 1979.
- Tamm E., Krzysch G.: *The effect of soil temperature and moisture on carbon-di-oxide production in a sandy loam (Niem)*, *Z. Acker.-Pflanzenbau.*, 117, 359, 1963.
- Taylor H.M.: *The rhizotron at Auburn, Alabama-a plant root observation laboratory*. Auburn Univ. Agric. Exp. Stn. Circ. no. 171, 1969.
- Taylor H.M., Bohm W.: *Use of acrylic plastic as rhizotron windows*. *Agron. J.*, 68, 693-694, 1976.
- Taylor H.M., Klepper B.: *Rooting density and water extraction patterns for corn (Zea Mays L.)*. *Agron. J.*, 65, 965-968, 1973.
- Taylor H.M., Upchurch D.R., McMichael B.L.: *Application and limitations of rhizotrons and minirhizotrons for root studies*. In: *The rhizosphere and plant growth*, Keister and Cregan (Eds.), 91-97, 1991.
- Taylor S.A.: *Oxygen diffusion in porous media as a measure of soil aeration*. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 14, 55, 1949.
- Thomson C.J., Greenway H.: *Metabolic evidence for stelar anoxia in maize roots exposed to low O₂ concentrations*. *Plant Physiology*, 96, 1294-1301.
- Throught M.C.T. Drew M.C.: *The development of waterlogging damage in wheat seedlings (Triticum Aestivum L.). I. Shoot and root growth in relation to changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution*. *Plant Soil*, 54, 55, 1980.
- Throught M.C.T. Drew M.C.: *The development of waterlogging damage in wheat seedlings (Triticum Aestivum L.). I. Shoot and root growth in relation to changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution*. *Plant Soil*, 54, 77-94, 1980a.
- Tomaszewski L.: *Mikrometody biochemiczne w laboratorium klinicznym*. PWRiL Warszawa, 1966.
- Turski R., Domżał H., Słowinska-Jurkiewicz A.: *Przepuszczalność powietrzna jako wskaźnik stanu fizycznego gleby*. *Rocz. Glebozn.*, 29, 3, 1978.
- Unger P.W., Danielsen R.E.: *Influence of oxygen and carbon dioxide on germination and seedling development of corn (Zea mays L.)*. *Agron. J.* 57, 56, 1965.
- Upchurch D.R., Ritchie J.T.: *Root observation using a video recording system in minirhizotrons*. *Agron. J.*, 75, 1009-1015, 1983.
- Upchurch D.R., Ritchie J.T.: *Battery-operated color video camera for root observation in mini-rhizotrons*. *Agron. J.*, 76, 1015-1017, 1984.
- Van Diest A.: *Effect of soil aeration and compaction upon yield, nutrient uptake and variability in a greenhouse fertility experiment*. *Agron. J.* 54, 515, 1962.
- Varade S.B., Stolzy L.H., Letey J.: *Influence of temperature, light intensity, and aeration on growth and root porosity of wheat - Triticum aestivum*. *Agron. J.*, 62, 505, 1970.

- Vartapetian B.B., Snkhchian H.H., Generozova I.P.: *Mitochondrial fine structure in imbibing seeds and seedlings of Zea mays L. under anoxia*. In: Plant Life in aquatic and Amphibious Habitats. Ed. by R.M.M. Crawford. Blackwell Scientific Pub., Oxford, 205-233, 1987.
- Violante P.: *I processi di pedogenesi*. In: Sequi P. et al. "Chimica del suolo", 92-98, 1989.
- Wenkert W., Fausey N.R., Watters H.D.: *Flooding responses in Zea Mays L.* Plant Soil, 62, 351-366, 1981.
- Xia J.H., Saglio P.H.: *Lactic acid efflux as a mechanism of hipoxic acclimation of maize root tips to anoxia*. Plant Physiol., 100, 40-46, 1992.
- Yu P.T., Stolzy L.H., Letey J.: *Survival of plants under prolonged flooded conditions*. Agron. J., 61, 844, 1969.
- Zurzycki J., Michniewicz M.: *Fizjologia roślin (Praca zbiorowa)*. Warszawa, 1985.

EFFECT OF LOCALIZED SOIL OXYGEN STRESS ON ROOT AND SHOOT DEVELOPEMENT IN MAIZE (A MODEL RHIZOTRONE STUDY)

SUMMARY

The aim of the study was to test the usefulness of split rhizotrone technique to investigate the effect of localized soil anoxia on root and shoot development, using maize as a test plant.

The experiment was performed in 6 split rhizotrons enabling differentiation of soil aeration status in each half of the rhizotrone by blowing nitrogen or air through them. The rhizotrone consists of two parts (each 16.6 dm³ in volume) inclined with an angle 60°. Each part is constructed of 1 mm thick stainless steel plate with a glass inner wall for root observation and has dimensions 84 cm x 40.5 cm x 5.0 cm. The rhizotrons were filled in with a brown loess soil material (Eutric Cambisol) from Ap horizon (from Elizówka, near Lublin). Maize seedlings with the roots splitted between the rhizotrone halves (cultivars KLG 2210 and DEA) were used in the experiments. Until the stress period the soil moisture tension of 20-80 kPa provided good water and air conditions. At a stage of 8 leaves three treatments were applied for a period of 7 days: an oxic control (P/P), a localized anoxia with 50% of the roots in nitrogen treated part (P/A), and a complete anoxia (A/A) with gas nitrogen in both parts.

During the stress period diurnal elongation rates of primary roots (by marking positions of the tips each day) as well as distribution of two indicators of soil oxygenation status with depth viz. of oxygen diffusion rate (ODR) and of redox potential (Eh) in soil were measured. Shoot elongation rates were monitored with a potentiometer attached to the youngest leaf. Microscopic photographs of cross-sections of the caps and of apical meristems of primary roots at 400 magnification were made to show the changes in their anatomy due to anoxia. Chemical analysis of the shoots was performed after the stress period. For each cultivar the experiment was repeated three times.

The investigations performed allowed the following conclusions to be drawn out:

1. The split rhizotrone was shown to be a useful technique to study behaviour of the primary maize roots under localized anoxia conditions.
2. The ODR and Eh distribution with depth showed deterioration of oxygenation status (drop of ODR from control values above 100 $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to the level < 30 $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$, decrease of Eh from control values above 550 mV to the level, < 300 mV) due to replacement of the soil air with gaseous nitrogen.
3. Root elongation rates under anoxic conditions (both under complete – A/A, and localized – A/P anoxia) were on the level of about 50% of the controle (P/P) during first 4 days and decreased practically to zero by the end of the stress period. In turn, the oxic part of the rhizotrone combined with localized anoxia treatment of the same plant (P/A) exhibited compensation effect and was characterized by stimulation of the root elongation rate up to 80%. This effect was

especially distinct after 2-5 days of the stress duration and then tended to decrease.

4. Distribution of the root mass in depth under anoxic treatments was characterized by concentration of about 80% of the root mass within first 10 cm of the soil.
5. Microscopic photographs of the root tips showed, under anoxic conditions, shorter meristematic zone, smaller number of mitosis, beginning of aerenchyma formation and dying of the cells at a distance of 1 mm from the root cap.
6. The shoots responded to applying anoxia to both rhizotrone parts by 20% reduction of the growth rate.
7. Both root and shoot elongation rates were correlated also with the temperature.
8. Oxygen deficiency in soil resulted in an increase of exchangeable manganese, what was reflected by its increased concentration in the maize shoots.