Postępy nauk rolniczych

1/2008

Polska Akademia Nauk
Wydział Nauk
Rolniczych, Leśnych
i Weterynaryjnych

Dwumiesięcznik
nr 332 rok 60

Rada Redakcyjna
A. Grzywacz (przewodniczący),
Z. Gertych, J. Haman, T. Krzymowski, J.J. Lipa
A. Rutkowski, F. Tomczak, M. Truszczyński, J. Wilkin

Redakcja
A. Horubała (redaktor naczelny),
J. Buliński, T. Brandyk, A. Gawrońska-Kulesza, W. Józwiak,
J. Zimny, T. Żebrowska,
R. Suska (sekretarz redakcji)

Adres Redakcji
00-901 Warszawa, Pałac Kultury i Nauki, pokój 2102
tel. 826-05-87, 656-60-17
e-mail: Wydzial5@pan.pl

Wydanie publikacji dofinansowane przez Mimisterstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego.

Opracowanie redakcyjne, korekta i skład — Danuta Borecka

PL ISSN 0032-5547

Nakład 200 egz. Ark. wyd. 9. Ark. druk. 8.
Skład — DABOR 02-795 Warszawa ul. Kazury 22/27,
tel. 0 22 649-18-99, 600-37-29-29
Druk — Warszawska Drukarnia Naukowa PAN,
00-656 Warszawa ul. Śniadeckich 8, tel./faks 0 22 628 87 77

Postępy Nauk Rolniczych nr 1/2008: 3–14

Rolnictwo precyzyjne, jego rola i ekonomiczna efektywność

Jan Pawlak
Instytut Budownictwa, Mechanizacji i Elektryfikacji Rolnictwa w Warszawie
ul. Rakowiecka 32, 02-532 Warszawa
Katedra Elektrotechniki i Energetyki, UW-M w Olsztynie
ul. Oczapowskiego 11,
e-mail: jpawlak@ibmer.waw.pl

Słowa kluczowe: rolnictwo precyzyjne, efektywność ekonomiczna, symulacja, nakłady, koszt eksploatacji maszyn

Wprowadzenie

Rolnictwo precyzyjne może być zdefiniowane jako aplikacja środków i zabiegów agrotechnicznych odpowiednio do warunków glebowych i potrzeb roślin, zróżnicowanych w przestrzeni i w czasie [47]. System może być stosowany w całym cyklu produkcji – od uprawy przedsiewnej po zbiór [29]. Od początku lat dziewięćdziesiątych XX w. rolnictwo precyzyjne jest postrzegane jako czynnik poprawy efektywności produkcji rolniczej. Wielu autorów zwraca też uwagę na korzyści natury ekologicznej [5, 12].

Problematyka rolnictwa precyzyjnego od szeregu lat znajduje się w sferze zainteresowań nauk rolniczych, w tym inżynierii rolniczej. Od 2000 r. ukazuje się specjalny dwumiesięcznik zatytułowany „Precision Agriculture", redagowany przez Pierra Roberta i Johna Stafforda, a wydawany przez Springer Netherlands. Regularnie organizowane są konferencje naukowe poświęcone tej tematyce, m.in. Europejskie Konferencje nt. Rolnictwa Precyzyjnego (ECPA), od 2003 r. organizowane wspólnie z Europejskimi Konferencjami Precyzyjnego Chowu Zwierząt (ECPLF). Tematyka rolnictwa precyzyjnego jest też obecna w programach prac innych gremiów, w tym Klubu Bolońskiego, konferencji CIGR, m.in. XVI Światowego Kongresu CIGR w Bonn w 2006 r.

Celem niniejszego artykułu jest próba przedstawienia istoty rolnictwa precyzyjnego, metody oceny jego efektywności oraz możliwości zastosowania w warunkach Polski.

Znaczenie rolnictwa precyzyjnego i uwarunkowania jego wdrażania

Produkcja rolnicza odbywa się w otwartym systemie, w którym zachodzą wielorakie powiązania wewnętrzne i zewnętrzne. Celem nowoczesnego rolnictwa jest produkcja zdrowej żywności i dostatecznej ilości surowców dla szerokiego grona nabywców. Kolejnym celem jest zachowanie zasobów i ochrona środowiska [32, 33]. Wiek XXI cechuje ewolucja w kierunku społeczeństwa coraz szerzej korzystającego z technologii informacyjnej. Jej rozwój jest czynnikiem sprzyjającym stosowaniu rolnictwa precyzyjnego [40]. Warunkiem wdrażania systemu rolnictwa precyzyjnego jest jego akceptacja przez użytkowników [16]. Sprawą niezmiernie ważną jest poziom wiedzy rolników i odpowiednia edukacja [23].

Nawet w najbardziej rozwiniętych krajach zastosowanie rolnictwa precyzyjnego nie tylko jest ograniczone, ale znaczna liczba producentów nie posiada wiedzy na ten temat [9]. Przeprowadzone w USA pod koniec XX w. badania ponad 8400 gospodarstw rolniczych wykazały, że blisko 70% rolników nie znało tego systemu produkcji [8].

W Polsce prowadzone są badania dotyczące rolnictwa precyzyjnego. Są one ukierunkowane przede wszystkim na przestrzennie zróżnicowane stosowanie nawozów mineralnych [19, 21]. Zostały też opublikowane prace na temat systemów wspomagania decyzji w zakresie precyzyjnego nawożenia i ochrony roślin [13, 18, 20, 34]. W połowie ostatniej dekady XX wieku podjęto w IBMER studia celowości zastosowania rolnictwa precyzyjnego w warunkach polskich [35].

Rolnictwo precyzyjne sprzyja racjonalnemu wykorzystaniu zasobów, w tym środków chemicznych, wody [14], nasion [17]. Wang [46] wykazał, że stosowanie dzielonych dawek nawozu wpływa korzystnie na jakość wody spływającej z pól. Podobna jest opinia Van Alpena na ten temat [44]. Znaczne korzyści niesie też precyzyjny chów zwierząt [10].

Wiele prac poświęcono ekonomicznym aspektom zastosowania rolnictwa precyzyjnego [30]. W niektórych z nich przytoczono dane świadczące o uzyskiwaniu dzięki jego zastosowaniu wyższych plonów przy niezmienionych dawkach nawozów. Ponadto zaobserwowano bardziej wyrównane dojrzewanie roślin, ujednoliconą zawartość białka, zmniejszenie łamliwości łodyg i podatności na infekcję [22]. Badania przeprowadzone w Norwegii i USA wykazały, że przestrzenne zróżnicowanie dawek nawozów azotowych powoduje zwiększenie dochodu netto przy produkcji zbóż [4, 25]. Bausch i Delgado [2] uzyskali znaczne obniżenie zużycia nawozów azotowych bez spadku plonu kukurydzy. Jednakże nie wszystkie badania wykazują podobne zalety rolnictwa precyzyjnego. W wyniku niektórych z nich stwierdzono jedynie niewielki wzrost plonu przy zwiększeniu kosztów wyposażenia technicznego, a w konsekwencji brak korzyści ekonomicznych [22]. Wyniki badań przeprowadzonych w stanie Kansas świadczą o istnieniu dodatniego, acz statystycznie nieistotnego wpływu przestrzennie zróżnicowanych dawek herbicydów na plony. Jednak wzrost nadwyżki bezpośredniej uzyskany z tego tytułu rekompensował tylko część kosztów

związanych z precyzyjnym stosowaniem herbicydów [37]. Także według Berntsena i in. [3] wzrost plonu pszenicy i zwiększenie równomierności zawartości białka w ziarnie są niewielkie. Podobne wyniki uzyskali Krell i in. [26] podczas badań przestrzennie zróżnicowanej walki ze szkodnikami soi. Bardziej optymistyczne są wyniki uzyskane przez Lamastusa-Stanforda i Shawa [27].

Rozbieżności uzyskanych wyników są efektem oddziaływania różnych czynników, m.in. warunków glebowych i klimatycznych. Efektywność zastosowania przestrzennie zróżnicowanej walki z chwastami zależy od rodzaju chronionej rośliny i warunków pogodowych w danym roku [42]. Badania plonów kukurydzy i strat azotu, prowadzone na trzech typach gleb uwidoczniły wpływ opadów deszczu na ekonomiczną efektywność zastosowania rolnictwa precyzyjnego [38]. Inne badania wykazały, że na glebach silnie zdrenowanych, o małych zdolnościach magazynowania wody wpływ zróżnicowania dawek nawozów na plon kukurydzy zaznacza się słabiej niż na glebach o większej zdolności akumulacji wody [39]. Nawet wyniki uzyskane w ramach tych samych badań, ale na różnych polach różnią się między sobą tak pod względem wartości zebranej pszenicy, jak i kosztów zbioru, czego wynikiem są niejednakowe wartości wskaźnika efektywności [43]. Podstawy rolnictwa precyzyjnego tworzą informacje pochodzące z eksperymentu agronomicznego, którego znaczenie jest obecnie większe niż kiedykolwiek wcześniej [7]. W badaniach właściwości fizycznych gleb, prowadzona systemem on-line kontrola głębokości pracy narzędzia i wilgotności gleby powinna być zintegrowana z pomiarem siły uciągu [31]. Badania wykazały, że nawet na stosunkowo niewielkich polach w Belgii istniejące zróżnicowanie warunków uzasadnia stosowanie bardziej zaawansowanych form rolnictwa precyzyjnego [45].

Podstawy metodyczne oceny efektywności rolnictwa precyzyjnego

Wdrażanie rolnictwa precyzyjnego wiąże się z zapotrzebowaniem na urządzenia rejestrujące. Wiele takich urządzeń może być stosowanych do wyznaczania przestrzennego zróżnicowania stanu gleby, roślin uprawnych i chwastów [1, 11, 41], a w konsekwencji do określania czasu i intensywności odpowiednich zabiegów. Przestrzennie zróżnicowane dawki nawozów, pestycydów i innych materiałów mogą być stosowane jedynie przy użyciu maszyn wyposażonych w aparaturę do automatycznej regulacji dawek. Wyposażenie maszyn w taką aparaturę wiąże się ze wzrostem ich cen. Konsekwencją tego jest wzrost kosztów eksploatacji maszyn, a stopa tego wzrostu zależy od warunków pracy.

Celowość stosowania rolnictwa precyzyjnego w konkretnych warunkach miejscowych można oceniać na podstawie kryterium efektywności. Wdrażanie rolnictwa precyzyjnego jest uzasadnione tylko wówczas, gdy powoduje ono poprawę efektywności ekonomicznej [36]. Różnicę „R” między wartościami wskaźników efektyw-

ności w przypadku zastosowania rolnictwa precyzyjnego oraz systemu konwencjonalnego można oszacować za pomocą formuły:

$$R = \frac{\sum_{c=1}^{n} V_1}{\sum_{k=1}^{n} I_{k1} P_k + \sum_{m=1}^{n} Cu_{m1} + Ce_1} - \frac{\sum_{c=1}^{n} V_0}{\sum_{k=1}^{n} I_{k0} P_k + \sum_{m=1}^{n} Cu_{m0} + Ce_0} \tag{1}$$

gdzie: V_1 – wartość produkcji w gospodarstwie stosującym system rolnictwa precyzyjnego,
V_0 – wartość produkcji w gospodarstwie stosującym system konwencjonalny,
I_{k1} – nakłady k-tych rodzajów nawozów, pestycydów i innych materiałów w gospodarstwie stosującym system rolnictwa precyzyjnego, w odpowiednich jednostkach,
Ik_0 – nakłady k-tych rodzajów nawozów, pestycydów i innych materiałów w gospodarstwie stosującym system rolnictwa konwencjonalnego, w odpowiednich jednostkach,
P_k – cena jednostki k-tego rodzaju nawozów, pestycydów i innych materiałów [PLN],
Ce_1 – koszty związane z oddziaływaniem na środowisko w gospodarstwie stosującym system rolnictwa precyzyjnego,
Ce_0 – koszty związane z oddziaływaniem na środowisko w gospodarstwie stosującym system konwencjonalny,
Cu_{m1} – koszty eksploatacji środków mechanizacji rolnictwa w gospodarstwie stosującym system rolnictwa precyzyjnego [PLN],
Cu_{m0} – koszty eksploatacji środków mechanizacji rolnictwa w gospodarstwie stosującym system konwencjonalny [PLN].

Zastosowanie systemu rolnictwa precyzyjnego jest uzasadnione wówczas, gdy R ma wartość dodatnią. Wartości V_{i0} i V_{i1} w produkcji roślinnej zależą od poziomu plonu i jakości produktu. Rolnictwo precyzyjne może sprzyjać zarówno zwiększeniu plonu jak i poprawie jakości produktu [22].

Rolnictwo precyzyjne umożliwia redukcję nakładów środków chemicznych, a w konsekwencji – ich kosztów. Większe znaczenie ma zmniejszenie strat natury ekologicznej, które jednak są trudne do oszacowania. Można je określić stosując wskaźniki, których podstawą odniesienia są nakłady środków chemicznych. W przypadku nawozów azotowych, profesor Louis-Marie Bresson z INRA szacuje, że we Francji koszty likwidacji zanieczyszczeń związanych z ich stosowaniem są czterokrotnie wyższe niż koszty tych nawozów [30].

W Polsce zużycie środków chemicznych w rolnictwie jest stosunkowo niskie (średnio 123,3 kg · ha^{-1} NPK pod zbiory 2006 r.). Duży jest natomiast udział kosztów mechanizacji. Dlatego ten element kosztów będzie analizowany bardziej szczegółowo. Stanowią one część kosztów eksploatacji środków technicznych, obejmujących także budynki i pozostałą infrastrukturę techniczną. Model bazujący na danych

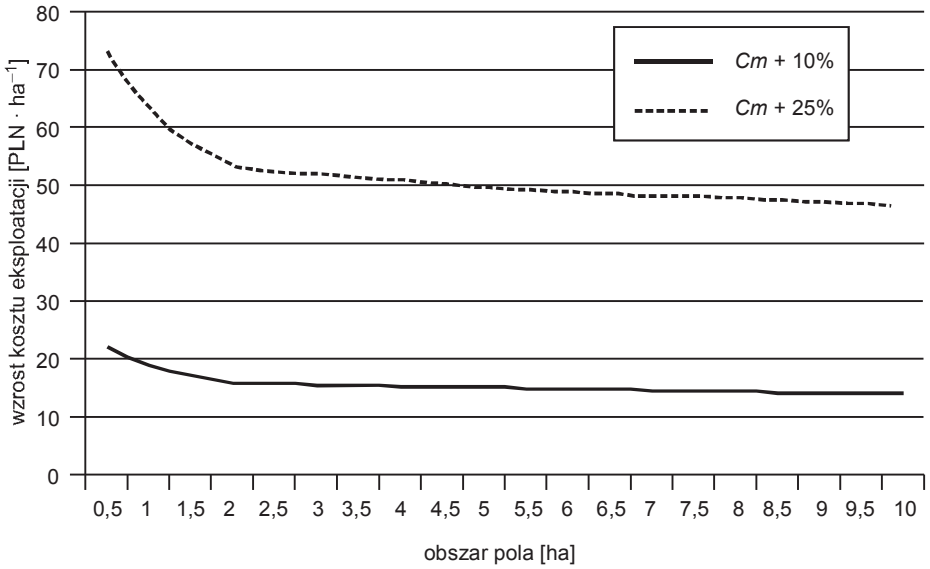
empirycznych, odwzorowuje wpływ cen i wykorzystania rocznego kombajnu zbożowego, obszaru pól i plonu pszenicy na koszty eksploatacji. Koszty eksploatacji maszyny obliczano w następujący sposób:

$$C_m = Cd_m + Ci_m + Cr_m + Cf_m + Cs_m + Cl_m + Ct_m \tag{2}$$

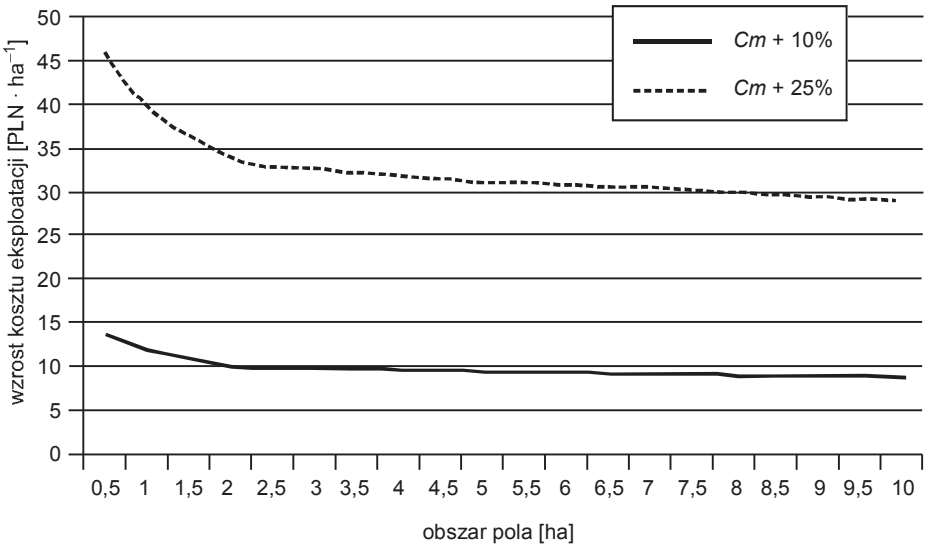
gdzie: C_m – koszt eksploatacji m-tej maszyny [zł],
Cd_m – amortyzacja,
Ci_m – oprocentowanie kapitału,
Cr_m – naprawy i przeglądy,
Cf_m – koszty energii i smarów,
Cs_m – przechowywanie i konserwacja,
Cl_m – robocizna,
Ct_m – ubezpieczenie.

Koszty eksploatacji są odnoszone do jednostki powierzchni (ha) i do jednostki produkcji (t). Opracowany model posłużył za podstawę studiów symulacyjnych skutków zastosowania rolnictwa precyzyjnego na przykładzie kombajnu zbożowego. Założono dwa warianty wzrostu ceny kombajnu w wyniku wyposażenia go w aparaturę do rejestracji zróżnicowania plonu na obszarze pola: o 10% i 25%.

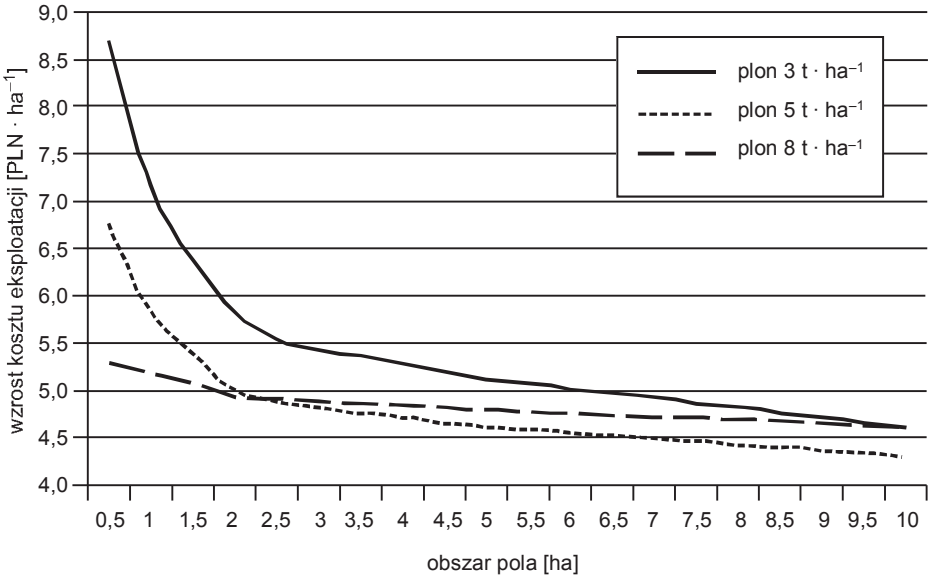
Wyniki symulacji wykazały, że wyższe ceny kombajnu zbożowego powodują wzrost kosztów eksploatacji ΔC o 14 do 73 PLN · ha^{-1}. Stopa tego wzrostu maleje wraz ze zmniejszeniem ceny dodatkowego wyposażenia oraz zwiększaniem obszaru pola (rys. 1).



Rysunek 1. Wpływ ceny dodatkowego wyposażenia i obszaru pól na wzrost kosztu eksploatacji kombajnu zbożowego przy rocznym jego wykorzystaniu 80 godzin



Rysunek 2. Wpływ ceny dodatkowego wyposażenia i obszaru pól na wzrost kosztu eksploatacji kombajnu zbożowego przy rocznym jego wykorzystaniu 125 godzin



Rysunek 3. Wzrost jednostkowych kosztów eksploatacji kombajnu zbożowego z tytułu jego dodatkowego wyposażenia w zależności od plonu pszenicy i obszaru pola

Przy wyższym rocznym wykorzystaniu kombajnu zbożowego (125 godzin) wzrost kosztów eksploatacji ΔC jest niższy o 37% (rys. 2).

Zmniejszenie kosztu nawożenia o 2% rekompensuje wzrost kosztów eksploatacji ΔC nawet na polach o powierzchni 0,5 ha, o ile wzrost ceny kombajnu nie przekracza 10% (*Cm* + 10%), a roczne jego wykorzystanie wynosi 125 godzin. Jednak wzrost ceny maszyny o 25% (*Cm* + 25%) powoduje, że takie zrekompensowanie jest możliwe jedynie podczas pracy na polach o powierzchni co najmniej 5 ha i przy plonie nie niższym niż 5 $t \cdot ha^{-1}$. Przy niższym rocznym wykorzystaniu (80 godzin) wyższe są koszty utrzymania maszyny oraz koszty jej eksploatacji ogółem. Dlatego redukcja kosztów nawożenia o 2% rekompensuje wzrost kosztów eksploatacji tylko w wypadku pracy na polach nie mniejszych niż 1 ha z plonem nie niższym niż 5 $t \cdot ha^{-1}$ gdy wzrost ceny nie przekracza 10% (*Cm* + 10%). We wszystkich wypadkach uwzględnione zostały korzyści natury ekologicznej, wynikające ze zmniejszenia zużycia nawozów mineralnych. Koszty eksploatacji maszyn w przeliczeniu na hektar rosną w miarę wzrostu plonu. Natomiast koszty na jednostkę produkcji (tonę ziarna) na ogół maleją w miarę powiększania pól. Jest to najbardziej widoczne na małych polach (rys. 3).

Przy danym poziomie rocznego wykorzystania i cenie dodatkowego wyposażenia, niezbędnego w przypadku stosowania systemu rolnictwa precyzyjnego koszty eksploatacji kombajnu zbożowego są uzależnione od obszaru pól i plonu. Na małych polach wpływ warunków pracy na wydajności eksploatacyjne, a w konsekwencji na jednostkowe koszty eksploatacji maszyn, jest silniejszy niż wpływ poziomu plonu. Potencjalna wydajność kombajnu zbożowego na małych polach jest lepiej wykorzystywana przy wysokim plonie. W miarę zwiększania powierzchni pól wpływ wysokości plonu maleje i dlatego wartość ΔC na polach powyżej 2,5 ha przy plonie 8 $t \cdot ha^{-1}$ jest mniejsza niż przy plonie 5 $t \cdot ha^{-1}$ (rys. 3).

Możliwości wdrażania rolnictwa precyzyjnego w Polsce

Wyniki badań symulacyjnych wykazują, że efektywność zastosowania rolnictwa precyzyjnego zależy od skali produkcji. Jest to zgodne z opinią ekspertów francuskich, stwierdzających, że stosowanie rolnictwa precyzyjnego jest ekonomicznie uzasadnione jedynie w dużych gospodarstwach [28]. W Polsce zdecydowanie przeważają liczebnie małe gospodarstwa, a plony są stosunkowo niskie. Stanowi to poważną barierę utrudniającą wdrażanie rolnictwa precyzyjnego. W tych warunkach mogą być jednak stosowane prostsze formy rolnictwa precyzyjnego. Działania w tym kierunku można rozpocząć bez konieczności zakupu kosztownych urządzeń rejestrujących i sterujących. Można na początek ograniczyć się do określania zróżnicowania plonów pomiędzy polami, zwłaszcza jeśli te pola są małe i warunki w ich obrębie są w miarę jednolite. Ponadto, eksperci amerykańscy twierdzą, że na polach o małej zmienności glebowej zamiast sporządzania dokładnych map bardziej opłacalne jest

ograniczenie się do badań reprezentacyjnych [6]. Rozważane są też możliwości zastosowania map wykonywanych przez samych rolników, na podstawie zabarwienia gleb na zdjęciach lotniczych, topografii terenu i doświadczeń własnych. Wstępne wyniki badań takiego rozwiązania są obiecujące [15].

Plony na poszczególnych polach można określić metodą ważenia zebranego produktu. Zapisy dotyczące poszczególnych pól powinny być prowadzone starannie i w sposób ciągły. Ich zakres powinien obejmować uzyskane zbiory, obszary pól, rodzaje gleb, dane o zastosowanych środkach chemicznych itp. Koszty zastosowania takiego systemu są minimalne. Są pochodną czasu poświęcanego na zapisy danych oraz ważenia każdego ładunku. W praktyce taka dokumentacja jest w gospodarstwach niezbędna jako podstawa racjonalnego stosowania chemicznych środków produkcji. Jej prowadzenie może być pierwszym krokiem w kierunku sprawozdawczości zgodnej ze standardami UE. Może stanowić źródło danych wejściowych do wykorzystania przy zastosowaniu systemów wspomagania decyzji, ułatwiających racjonalne prowadzenie gospodarstw, a w efekcie – być czynnikiem integrującym zarządzanie w produkcji roślinnej i zwierzęcej, prowadzenie rachunkowości i przygotowanie wniosków o dopłaty [24].

W gospodarstwach o dużej skali produkcji powinny być stosowane bardziej zaawansowane formy rolnictwa precyzyjnego. W celu obniżenia kosztów eksploatacji stosowanych w tym celu środków mechanizacji konieczny jest wybór racjonalnej formy ich użytkowania. Międzysąsiedzka forma użytkowania sprzętu rolniczego pozwala na zwiększenie jego rocznego wykorzystania, a w konsekwencji – obniżenie jednostkowych kosztów utrzymania. Wydatną pomoc w wyborze odpowiedniej do danych warunków formy rolnictwa precyzyjnego stanowią systemy wspomagania decyzji. Przykładem takiego systemu jest przyjazny użytkownikowi model decyzyjny, ułatwiający wybór optymalnej procedury stosowania herbicydów przy zwalczaniu chwastów w pszenicy [48].

Podsumowanie

- Efektywność rolnictwa precyzyjnego zależy od: 1) stopy wzrostu kosztu eksploatacji maszyn, spowodowanego zastosowaniem dodatkowego wyposażenia, 2) zmiany ilości i jakości produktu, 3) zmniejszenia zużycia materiałów, 4) korzyści dla środowiska naturalnego.
- Wyniki badań symulacyjnych wykazały, że na efektywność ekonomiczną rolnictwa precyzyjnego wpływ ma nie tylko cena dodatkowego wyposażenia związanego ze stosowaniem tego systemu, lecz także obszar pól, plony i roczne wykorzystanie maszyn.
- Koszty zastosowania rolnictwa precyzyjnego maleją w miarę jak: 1) spada cena wyposażenia technicznego; 2) zwiększa się obszar pól; 3) rośnie roczne wykorzystanie sprzętu rolniczego; 4) zwiększa się wartość zaoszczędzonych materiałów;

5) rośnie plon; 6) wzrasta ekonomiczna wartość korzyści z punktu widzenia środowiska naturalnego.

- Koszty eksploatacji maszyn w przeliczeniu na jednostkę produkcji maleją wraz ze wzrostem plonu tylko do pewnego momentu, zależnego od wydajności maszyny. Powyżej tego punktu wzrost kosztu eksploatacji maszyny staje się bardziej dynamiczny niż przyrost masy produktu. W efekcie rośnie koszt na jednostkę produkcji.
- Przy ocenie efektywności ekonomicznej rolnictwa precyzyjnego poszczególne strumienie nakładów powinny być rozpatrywane kompleksowo. Istnieją między nimi ścisłe zależności. Występują też wielorakie związki między strukturą i intensywnością nakładów a efektywnością zastosowanego systemu produkcji. Jest tu konieczne holistyczne podejście do problemu. Jedynie kompleksowe i harmonijne wykorzystanie postępu w różnych dziedzinach inżynierii biologicznej i rolniczej w połączeniu z racjonalnym systemem zarządzania może przynieść korzyści gospodarstwu. Głównym kryterium oceny rozważanych rozwiązań jest efektywność ekonomiczna.
- Uzyskane wyniki symulacji powinny być zweryfikowane za pomocą badań eksploatacyjnych. Badania takie powinny być prowadzone przez zespoły interdyscyplinarne, w różnych warunkach miejscowych.
- W warunkach drobnych i średnich gospodarstw rolniczych celowe jest zastosowanie uproszczonych form rolnictwa precyzyjnego, nie wymagających zakupu kosztownych urządzeń rejestrujących i sterujących.

Literatura

[1] Auernhammer H. 1998. The role of electronics and decision support systems for a new mechanisation. Club of Bologna Proceedings of the 8th Meeting of the Full Members, November 1997 Edizioni UNACOMA Service, Rome. 8: 77–85.

[2] Bausch W.C., Delgado J.A. 2005. Impact of residual soil nitrate on in-season nitrogen applications to irrigated corn based on remotely sensed assessments of crop nitrogen status. *Precision Agriculture* 6(6): 509–519.

[3] Berntsen J., Thomsen A., Schelde K., Hansen O. M., Knudsen L., Broge1 N., Hougaard H., Hørfarter R. 2006. Algorithms for sensor-based redistribution of nitrogen fertilizer in winter wheat. *Precision Agriculture* 7(2): 65–83.

[4] Biermacher J.T., Epplin F.M., Brorsen B.W., Solie J.B., Raun W.R. 2006. Maximum benefit of a precise nitrogen application system for wheat. *Precision Agriculture* 7(3): 193–204.

[5] Bongiovanni R., Lowenberg-Deboer J. 2004. Precision agriculture and sustainability. *Precision Agriculture* 5(4): 359–387.

[6] Brevik E.C., Fenton T.E., Jaynes D.B. 2003. Evaluation of the accuracy of a central Iowa soil survey and implications for precision soil management. *Precision Agriculture* 4(3): 331–342.

[7] Bullock D.S., Bullock D.G. 2000. From agronomic research to farm management guidelines: A primer on the economics of information and precision technology. *Precision Agricultur*e 2(1): 71–101.

[8] Daberkow S.G., McBride W.D. 2000. Adoption of precision agriculture technologies by U.S. farmers. W: Proceedings of the 5th International Conference on Precision Agriculture, Eds. P C Robert, R H Rust, W E Larsen. ASA/CSSA/SSSA, Madison, WI, USA. CD-ROM.

[9] Daberkow S.G., McBride W.D. 2003. Farm and operator characteristics affecting the awareness and adoption of precision agriculture technologies in the US. *Precision Agriculture* 4(2): 163–177.

[10] De Alencar Nääs I. 2001. Precision animal production. CIGR Journao of Scientific Research and Development 3.

[11] De Baerdemaeker J.L. Clijmans 2002. Process engineering. *Yearbook Agricultural Engineering* 14: 223–229.

[12] Deng Z., Sato Y., Jia H. 2003. Mapping land cover patternsof Gumma Prefecture, Japan, by using remote sensing. *CIGR Journal of Scientific Research and Development* 5 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[13] Domaradzki K., Praczyk T. 2004. Systemy wspomagania decyzji w chemicznym zwalczaniu chwastów. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 44(1): 43–51.

[14] Dukes M.D., Perry C. 2006. Uniformity testing of variable-rate center pivot irrigation control systems. *Precision Agriculture* 7(3): 205–218.

[15] Fleming K.L., Westfall D.G., Wiens D.W., Brodahl M.C. 2000. Evaluating farmer defined management zone maps for variable rate of fertilizer application. *Precision Agriculture* 2(2): 201–215.

[16] Haapala H.E.S., Pesonen L., Nurkka P. 2006. Usability as a challange in precision agriculture – case study: an ISOBUS VT. *CIGR Journal of Scientific Research and Development* 8 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[17] Heege H.J., Feldhaus B. 2002. Site specific control of seed-numbers per unit area for grain drills. *Journal of Scientific Research and Development* 4 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[18] Horoszkiewicz-Janka J., Czembor J., Nieróbca A., Leszczyńska D., Sikora H. 2002. Wstępna ocena przydatności duńskiego systemu wspomagania decyzji w ochronie zbóż w warunkach polskich. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 42(1): 291–300.

[19] Jadczyszyn T. 1998. System rolnictwa precyzyjnego. III. Nawożenie w rolnictwie precyzyjnym. *Fragmenta Agronomia* 1/98: 28–39.

[20] Jadczyszyn T. 2001. Podstawy systemu wspierania decyzji w zakresie precyzyjnego nawożenia. *Pam. Puł.* 124: 211–219.

[21] Jadczyszyn T. 2001. Zmienność gleb, plonów i potrzeb nawozowych w granicach pola produkcyjnego. *Inżynieria Rolnicza* 13(33): 168–173.

[22] Kilian B., Hurley T.M., Malzer G. 2001. Economic aspects of precision agriculture: an economic assessment of different site-specific N-fertilization approaches. W: Proceedings of the 3rd European Conference on Precision Agriculture. G. Grenier, S. Blackmore (red.). *Agro Montpellier* 2: 521–526.

[23] Kitchen N.R., Snyder C.J., Franzen D.W., Wiebold W.J. 2002. Educational Needs of Precision Agriculture. *Precision Agriculture* 3(4): 341–351.

[24] Kloepfer F., Kottenrodt D., Weltzien C. 2001. Implementation and acceptance of precision agriculture (PA) by farmers and agricultural contractors within the research project "preagro". W: Proceedings of the 3rd European Conference on Precision Agriculture. G Grenier, S. Blackmore (red.) *Agro Montpellier* 2: 527–532

[25] Korsaeth A., Riley H. 2006. Estimation of economic and environmental potentials of variable rate versus uniform N fertilizer application to spring barley on morainic soils in SE Norway. *Precision Agriculture* 7(4): 265–279.

[26] Krell R.K., Pedigo L.P., Babcock B.A. 2003. Comparison of estimated costs and benefits of site-specific versus uniform management for the bean leaf beetle in soybean. *Precision Agriculture* 4(4): 401–411.

[27] Lamastus-Stanford F.E, Shaw D.R. 2004. Evaluation of site-specific weed management implementing the herbicide application decision support system (HADSS). *Precision Agriculture* 5(4): 411–426.

[28] Le Clech B., Wiedmann R. Lorgeou J. 2001. Simulation of site-specific input management for corn production. W: Proceedings of the 3rd European Conference on Precision Agriculture. G. Grenier, S. Blackmore (red.) *Agro Montpellier* 2: 533–538.

[29] Lu F-M. 2003. Precision agriculture development in Taiwan. *CIGR Journao of Scientific Research and Development*. 5 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[30] McBratney A.B. 2001. Environmental economics & precision agriculture: a simple nitrogen fertilisation example. W: Proceedings of the 3rd European Conference on Precision Agriculture. G. Grenier, S Blackmore (red.) *Agro Montpellier* 2: 539–543.

[31] Mouazen A.M., Ramon H., De Baerdemaeker J. 2003. Modelling compaction from on-line measurement of soil properties and sensor draught. *Precision Agriculture* 4(2): 203–212.

[32] Munack A. 2002. Agriculture and the environment: new challenges for engineers. *CIGR Journal of Scientific Research and Development* 4 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[33] Munack A., Speckmann H. 2001. Communication technology is the backbone of precision agriculture. *CIGR Journal of Scientific Research and Development* 3 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[34] Nieróbca A., Leszczyńska D. 2001. Systemy wspomagania decyzji w ochronie roślin zbożowych przed chorobami i szkodnikami. *Pam. Puł.* 124: 333–340.

[35] Pawlak J. 1996. Spatially variable agricultural production system – advantages and barriers. *Annual Review of Agricultural Engineering* 1(1): 13–18.

[36] Pawlak J. 2003. Precision agriculture – economic aspects. Precision Agriculture. Wageningen Academic Publishers: 527–532.

[37] Rider T.W., Vogel J.W., Dille J.A., Dhuyvetter K.C., Kastens T.L. 2006. An economic evaluation of site-specific herbicide application. *Precision Agriculture* 7(6): 379–392.

[38] Roberts R.K., English B.C., Mahajanashetti S.B. 2001. Environmental & economic effects of spatial variability & weather. W: Proceedings of the 3rd European Conference on Precision Agriculture. G. Grenier, S. Blackmore (red.) *Agro Montpellier* 2: 545–550.

[39] Ruffo M.L., Bollero G.A., Bullock D.S., Bullock D.G. 2006. Site-specific production functions for variable rate corn nitrogen fertilization. *Precision Agriculture* 7(5): 327–342.

[40] Sigrimis N., Munack A., Hashimoto Y., De Baerdemaeker J. 1999. Prospects in agricultural engineering in the information age – technological developments for the producer and the consumer. *CIGR Journal of Scientific Research and Development* 1 (dostępny w Internecie: «cigr-ejournal.tamu.edu/articles.html»).

[41] Stafford J.V., Lark M., Bolam H.C. 1999. Using yield maps to regionalize fields into potential management units. W: Proceedings of the 4th International Conference on Precision Agriculture, P.C. Robert, R.H. Rust, W.E. Larsen (red.) ASA/CSSA/SSSA, Madison, WI, USA, Part A: 225–237.

[42] Timmermann C., Gerhards R., Kühbauch R. 2003. The economic impact of site-specific weed control. *Precision Agriculture* 4(3): 249–260.

[43] Tozer P.R., Isbister B.J. 2007. Is it economically feasible to harvest by management zone? *Precision Agriculture* 8(3): 151–159.

[44] Van Alphen B.J., Stoorvogel J.J. 2002. A methodology for precision nitrogen fertilization in high-input farming systems. *Precision Agriculture* 2(4): 319–332.

[45] Van Meirvenne M. 2003. Is the soil variability within the small fields of flanders structured enough to allow precision agriculture? *Precision Agriculture* 4(2): 193–201.

[46] Wang D., Prato T., Qiu Z., Kitchen N.R., Sudduth K.A. 2003. Economic and environmental evaluation of variable rate nitrogen and lime application for claypan soil fields. *Precision Agriculture* 4(1): 35–52.

[47] Whelan B.M., McBratney A.B. 2002. The "Null Hypothesis" of precision agriculture management. *Precision Agriculture* 2(3): 265–279.

[48] Young D.L., Kwon T.J., Smith E.G., Young F.L. 2003. Site-specific herbicide decision model to maximize profit in winter wheat. *Precision Agriculture* 4(2): 227–238.

Precision agriculture – its role and economic efficiency

Keywords: precision agriculture, economic efficiency, simulation, inputs, machinery running cost

Summary

Implementation of precision agriculture (PA) has multiple effects on both, the inputs and results of agricultural production, as well as on the environment. The spatially variable inputs of fertilizers, pesticides and other materials may be realised only with using the machines equipped with devices for automatic regulation of emissions. Such instruments make the prices of machines and their operation costs to increase. On the other hand there is a chance to make the inputs of chemicals and other materials

more efficient. Results of a simulation study indicate that the field-level costs of PA adoption decline as: 1) the price of precision agriculture equipment declines; 2) the size of fields increases; 3) the annual use of PA equipped machines increases; 4) the amount of input savings rises; 5) the yields increase; and 6) the economic value assigned to environmental improvement increases. There is a need to verify empirically these results with large-scale field research.

Postępy Nauk Rolniczych nr 1/2008: 15–26

Zasady racjonalnego wykorzystania torfowisk w rolnictwie

Tomasz Brandyk[1], Janusz Gotkiewicz[2], Andrzej Łachacz[2]
[1]Katedra Kształtowania Środowiska,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 166, 02-787 Warszawa
[2]Katedra Gleboznawstwa i Ochrony Gleb,
Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie
Pl. Łódzki 3, 10-957 Olsztyn
e-mail:tomasz_brandyk@sggw.pl

Słowa kluczowe: użytkowanie torfowisk, planowanie przestrzenne, łąki i pastwiska, gleby torfowe, ochrona gleb

Wstęp

Racjonalne wykorzystanie torfowisk za Joostenem i Clarke'em [11] może być opisane jako takie ich użytkowanie, które ludzi za nie odpowiedzialnych teraz i w przyszłości nie pociągnie do odpowiedzialności. Zatem jest to takie użytkowanie torfowisk, które zapewnia uzyskiwanie maksymalnych korzyści przez obecne i przyszłe pokolenia. Oczywiście korzyści w tym wypadku należy rozpatrywać kompleksowo, nie tylko jako korzyści ekonomiczne, lecz także w ujęciu ekologicznym i społecznym. W zastosowaniu do użytkowania rolniczego koncepcja racjonalnego wykorzystania powinna uwzględniać występowanie dużego zróżnicowania w obrębie gleb torfowych. Zróżnicowanie to jest wynikiem procesów akumulacji torfu na obszarach mokradłowych. Wyniki badań przeprowadzonych w Ameryce, Azji, Afryce i Europie wykazały, że przyrost warstwy torfu zmienia się w przedziale od 0,42 do 1,67 mm na rok, ze średnia wartością 0,67 mm na rok. Odwodnienie torfowisk, które jest niezbędne dla ich rolniczego użytkowania, opóźnia lub całkowicie zatrzymuje fazę akumulacji torfu oraz powoduje zmiany właściwości materii organicznej torfu w szczególności w przypowierzchniowych jego warstwach, zalegających na głębokości od 0 do 30 cm pod powierzchnią terenu. Zmiany te prowadzą do degradacji gleb torfowych i powodują określone trudności w ich rolniczym wykorzystaniu. Uwzględnienie zmian właściwości gleb torfowych, spowodowanych ich degradacją w następ-

stwie odwodnienia, wymaga pogrupowania gleb torfowych w większe jednostki biorąc za kryterium podobieństwo ich właściwości [2, 16, 20, 22]. Dopiero wyodrębnienie takich większych jednostek pozwala na opracowanie zasad racjonalnego wykorzystania rolniczego torfowisk, które zgodnie z koncepcją „Wise use" [11] przyjętą przez Międzynarodowe Stowarzyszenia Torfowe, umożliwiają nie tylko optymalne gospodarowanie wodą, ale także kontrolowanie zmian właściwości gleb torfowych.

Przyrodnicze i ekonomiczne uwarunkowania rolniczego użytkowania torfowisk

Produkcja rolnicza na glebach torfowych jest bardziej pracochłonna i wymaga większych nakładów finansowych niż na glebach mineralnych. Dlatego podejmowano ją w przypadku niedostatecznej produkcji żywności i występującego głodu ziemi. Odwadnianie torfowisk w celu rolniczego użytkowania przeprowadzano w Holandii już w XI wieku. Nasilone prace melioracyjne wykonywano w XVIII i XIX wieku w wielu krajach, a zwłaszcza w Niemczech [7, 21]. W ubiegłym wieku w Europie założono wiele długookresowych doświadczeń polowych na glebach torfowych [1].

W latach 60. ubiegłego wieku w wielu krajach europejskich, a w Polsce w latach 80. zaczął przeważać pogląd o celowości ograniczania lub rezygnacji z produkcji rolniczej na glebach torfowych. W tym czasie nastąpiło wyraźne zwiększenie plonowania roślin uprawnych na skutek ogólnego postępu technologicznego w rolnictwie. W wielu krajach wystąpiły nadwyżki produkcji żywności. Uprawa gleb torfowych stawała się mniej opłacalna [7]. Jeszcze ważniejszym argumentem przeciw odwadnianiu torfowisk była troska o stan środowiska przyrodniczego. Zaczęto coraz bardziej doceniać pozaprodukcyjną, przyrodniczą rolę obszarów bagiennych. Odwodnienie i użytkowanie torfowisk wyraźnie ogranicza lub likwiduje te funkcje. Stwarza określone zagrożenia polegające głównie na pogarszaniu się warunków wodnych, a także ujemnych skutkach nadmiernej mineralizacji materii organicznej objawiających się zanikaniem gleb oraz uwalnianiem dużych ilości azotu mineralnego [3, 10, 14]. Rolnicze użytkowanie torfowisk powinno być zgodne z zasadami zrównoważonego rozwoju (ekorozwój). Są to działania, których zadaniem jest łączenie celów społeczno-gospodarczych z ekologicznymi w kształtowaniu przestrzeni zajmowanej przez rolnictwo i obszary cenne przyrodniczo.

Prawidłowe rolnicze gospodarowanie na glebach torfowych powinno ograniczać ujemne następstwa odwodnienia przez użytkowanie darniowe i utrzymywanie możliwie wysokiego uwilgotnienia. Użytkowanie polowe może być prowadzone tylko w szczególnych przypadkach. Część torfowisk, w tym obszary gdzie zaniechano użytkowania oraz tereny cenne przyrodniczo, powinny być poddane renaturyzacji. Agrotechnika na glebach torfowych musi uwzględniać ich specyficzne właściwości. Mała nośność tych gleb wymaga stosowania ciągników i maszyn o małym nacisku na

jednostkę powierzchni. Należy stosować specjalne ciągniki o szerokich oponach lub ze specjalnymi poszerzaczami. Podstawowym zabiegiem agrotechnicznym na glebach torfowych jest wałowanie prowadzące do zagęszczanie gleby i tym samym poprawiające podsiąk kapilarny [19].

W glebach torfowych występują znaczne zasoby azotu ogólnego, które na powierzchni 1 ha w powierzchniowej warstwie gleb (0–20 cm) wahają się w przedziale od kilku tysięcy do ponad 30 000 kg. Odwodnienie stwarza warunki do rozkładu związków organicznych i uwalniania się azotu mineralnego stanowiącego sumę azotu amonowego ($N–NH_4$) i azotanowego ($N–NO_3$). Stosunek $N–NO_3$ do $N–NH_4$, który może wahać się od poniżej 1 do 20 jest wskaźnikiem jakości siedliska glebowego. Przewaga azotanów, wyrażająca się wskaźnikiem większym od 1, świadczy o dużej aktywności gleb, dostatecznym dostępie powietrza oraz dobrych warunkach do nitryfikacji. Według przyjętych liczb granicznych aktualna zawartość w glebach hydrogenicznych powyżej 40 mg $N–NO_3 \cdot dm^{-3}$ uważana jest za bardzo dużą, zawartość 10–20 mg $N–NO_3 \cdot dm^{-3}$ za średnią, a zawartość 5–10 mg $N–NO_3 \cdot dm^{-3}$ za małą [6]. Przebieg i nasilenie procesu mineralizacji zależy od zespołu warunków siedliskowych, a zwłaszcza uwilgotnienia gleby, rodzaju i stopnia przeobrażenia utworów glebowych, a także sposobu użytkowania i nawożenia gleb. Najbardziej sprzyjającą mineralizacji jest wilgotność gleby w granicach 60–70% obj. i zawartość powietrza w przedziale 20–30% obj. Uwilgotnienie wynoszące powyżej 75–80% obj. wyraźnie hamuje mineralizację, a zwłaszcza zmniejsza uwalnianie azotanów.

Zależność przebiegu mineralizacji materii organicznej od wielu czynników siedliskowych wskazuje na celowość rozpatrywania tego problemu w odniesieniu do koncepcji prognostycznych kompleksów wilgotnościowo-glebowych (PKWG) [16]. Mineralizacja organicznych związków azotowych w glebach torfowych dostarcza dostępnego dla roślin azotu, którego ilość jest bardzo zróżnicowana w zależności od tempa zachodzących przemian. W sprzyjających warunkach uwalniany azot może całkowicie zaspakajać potrzeby roślin lub nawet je przewyższać. Dlatego nawożenie gleb torfowych azotem powinno uwzględniać przebieg omawianych procesów. Uwalniany z gleb torfowych azot mineralny może być:

- pobierany przez rośliny,
- wypłukiwany w głąb profilu, gdzie może dostawać się do wód gruntowych,
- uwalniany do atmosfery w procesie denitryfikacji,
- ponownie wbudowywany w materię organiczną gleby.

Przeprowadzone badania [6] wykazały, że w siedlisku o intensywnej mineralizacji rośliny łąkowe wykorzystywały od 12,5% azotu glebowego (łąka bez nawożenia) do około 80% (wysoko plonująca łąka nawożona PK). W warunkach, gdy ilość uwalnianego z gleby azotu mineralnego jest duża i przekracza potrzeby roślin, znaczna część związków azotowych ulega wymywaniu lub ulatnianiu. W tych warunkach nasilają się również procesy denitryfikacyjne, w wyniku których ulatnia się do atmosfery podtlenek azotu (N_2O) przyczyniającego się do występowania efektu cieplarnianego [9].

Zachodzący w wyniku mineralizacji ubytek organicznego substratu glebowego powoduje stopniowe obniżanie się powierzchni gleb. Zjawisko to znane pod nazwą „zanikania" prowadzi do stałego zmniejszania obszaru i miąższości gleb torfowych oraz ich stopniowego przekształcania się w gleby mineralne [24]. Jest to poważny problem, ponieważ gleby torfowe obok wartości produkcyjnych odgrywają dużą rolę w środowisku, stanowią bowiem zbiornik retencyjny umożliwiający gromadzenie się znacznych objętości wody. Badania wykazały, że w zależności od czynników siedliskowych i sposobu użytkowania spłycanie gleb torfowych zawiera się w stosunkowo szerokich granicach. Niekiedy wynosi tylko kilka milimetrów w ciągu roku, ale może także osiągać znaczne rozmiary. W niektórych rejonach Izraela powierzchnia torfowisk użytkowanych rolniczo obniżała się rocznie aż o 100 mm, a na Florydzie i w Kalifornii o około 70 mm [7, 8]. W warunkach Polski tempo obniżania się powierzchni torfowisk na użytkach zielonych wynosi przeciętnie 10 mm rocznie. Jednak jest ono znacznie wyższe na glebach torfowych użytkowanych polowo. W przeliczeniu na suchą masę gleby, z uwzględnieniem jej zagęszczenia, straty materii organicznej są znaczne i wynoszą w ciągu roku od 7 do około 15 ton z 1 ha [6]. Ilość energii zawartej w tej ilości masy organicznej może znacznie przewyższać energię zawartą w uzyskiwanych plonach. Według przybliżonej oceny ubytek materii organicznej z gleb torfowo-murszowych w Polsce wynosi rocznie około 12 mln ton.

Część uwalnianego azotu mineralnego jest ponownie wbudowywana w substancję organiczną gleby, o czym świadczy wzrost ilości azotu ogólnego w glebach torfowych ulegających procesowi murszenia. Dlatego powierzchniowe poziomy gleb torfowo-murszowych (warstwy murszu) charakteryzują się węższym stosunkiem C : N niż głębiej zalegające warstwy torfu.

Użytkowanie łąkowe i gospodarka pastwiskowa na glebach torfowych

Zasady gospodarowania na torfowych użytkach zielonych różnią się wyraźnie w stosunku do gleb mineralnych. Łąki i pastwiska zajmują w Polsce około 70% powierzchni torfowisk [7]. Występują głównie na odwodnionych torfowiskach niskich. Użytkowanie darniowe gleb torfowych powinno być oparte na prawidłowej gospodarce wodnej zapewniającej efektywny podsiąk kapilarny do warstwy korzeniowej. Należy rygorystycznie przestrzegać utrzymywania właściwego uwilgotnienia pokrywającego zapotrzebowanie roślin na wodę oraz ograniczającego mineralizację materii organicznej. Jest to możliwe do osiągnięcia przez kontrolowanie poziomów wód gruntowych na głębokościach dopasowanych do rodzaju gleb i siedlisk [26]. Przesuszenie gleb torfowych, ale także ich wtórne zabagnienie, przynosi ujemne skutki w postaci degradacji runi i obniżenia plonowania.

Bardzo ważnym elementem gospodarki na użytkach zielonych jest utrzymywanie trwałej i silnej darni. Dobre zadarnienie warunkujące wysokie plonowanie występuje

jedynie w siedliskach prawidłowo nawożonych o uwilgotnieniu optymalnym dla traw. Darń chroni glebę przed przesychaniem i degradacją oraz uzupełnia w glebie zapas materii organicznej powstającej z rozkładu masy korzeniowej. Ekstensyfikacja użytkowania względnie zaniechanie nawożenia powoduje degradację darni, a następnie gleby.

Podstawowym elementem kształtującym plonowanie użytków zielonych oraz różnicującym skład florystyczny i trwałość runi jest nawożenie [17]. Nawożenie gleb torfowych musi uwzględniać ich specyficzny skład chemiczny. Szczególne znaczenie ma gospodarka azotem, która powinna być dopasowana do przebiegu procesu mineralizacji. Gleby torfowe cechuje skrajne niska zawartość potasu. Brak tego składnika ogranicza plony oraz wpływa na degradację runi. Zasobność gleb torfowych w fosfor jest bardzo zróżnicowana. Na części z nich nawożenie tym składnikiem jest zbędne, ale znaczny areał wymaga wnoszenia dużych dawek fosforu. Gleby torfowe są na ogół bardzo ubogie w miedź oraz często wykazują niedobór molibdenu, kobaltu, manganu, magnezu, boru i cynku.

Użytkowanie pastwiskowe gleb torfowych jest możliwe i wskazane zwłaszcza na glebach występujących na torfowiskach niskich w siedliskach okresowo posusznych. Prawidłowo użytkowane i nawożone pastwiska cechują się dużą wydajnością i równomiernością plonowania. Skutecznym sposobem wzmacniającym darń jest użytkowanie przemienne kośno-pastwiskowe. Pielęgnowanie użytków zielonych ma duże znaczenie. Ważnym zabiegiem jest wiosenne rozrzucanie kretowisk oraz wałowanie potrzebne dla zagęszczenia rozpulchnionej gleby po zimie i wyrównania powierzchni. W siedliskach wilgotnych i mokrych rezygnuje się z wałowania lub przeprowadza się go w terminie późniejszym.

Użytkowanie polowe

Grunty orne na glebach torfowych zajmują w Polsce stosunkowo niewielki areał ok. 55 km^2 [7]. Przyjmuje się, że użytkowanie płużne omawianych gleb, wymagające utrzymywania niskich poziomów wód gruntowych, stymuluje mineralizację masy organicznej oraz prowadzi do degradacji. Bardzo niekorzystne dla środowiska są uprawy płużne prowadzone w dolinach po zaoraniu użytków zielonych [18]. W wielu krajach gleby torfowe uważa się za szczególnie przydatne dla uprawy warzyw w warunkach polowych. Doświadczenia polskie wskazują, że uprawa roślin polowych na glebach torfowych może być uzasadniona tylko w następujących warunkach:

- uprawa niektórych gatunków warzyw na glebach położonych w pobliżu rynków zbytu (dużych miast);
- przejściowa roczna uprawa roślin polowych przed założeniem łąki w siedliskach, w których przepadają wschody traw;
- na glebach torfowych w obrębie lei depresyjnych powstałych w wyniku odkrywkowej eksploatacji surowców.

Podstawowymi walorami gleb torfowych w aspekcie uprawy roślin polowych jest duża ich zasobność w azot i wodę gwarantująca uzyskiwanie wysokich plonów. Istnieje jednak wiele zagrożeń utrudniających uprawę. Do najważniejszych z nich można zaliczyć rozpylenie gleb i występowanie erozji wietrznej, przesychanie gleby, dużą podatność na zachwaszczenie, wyleganie roślin, przedłużanie wegetacji i związane z tym opóźnienie dojrzewania, występowanie przymrozków. Dlatego uważa się, że gospodarka rolna na glebach torfowych jest trudniejsza niż na glebach mineralnych i wymaga specjalistycznej wiedzy [19, 21].

Do uprawy na glebach torfowych nadają się przede wszystkim rośliny paszowe uprawiane na zielonkę i kiszonkę oraz okopowe. Dobre rezultaty przynosi uprawa odmian kukurydzy o krótkim okresie wegetacyjnym, słonecznika lub mieszanek zbóż z roślinami motylkowatymi. Wśród okopowych uprawia się buraki pastewne, półcukrowe i cukrowe, marchew oraz ziemniaki. Warunki gleb torfowych doskonale wykorzystuje kapusta. W wielu krajach rozpowszechniona była uprawa konopi, które ze względu na szybki wzrost nie wymagają zwalczania chwastów. Zawodna i ryzykowna jest uprawa zbóż i rzepaku na glebach torfowych. W przeciętnych warunkach wilgotnościowych uzyskuje się niskie i słabo jakościowe plony. Dopiero intensywne odwodnienie poprawia warunki uprawy [7, 19].

Trudności z uprawą gleb torfowych zwłaszcza przy użytkowaniu polowym doprowadziły do opracowania i stosowania zabiegów agromelioracyjnych polepszających właściwości tych gleb. Tego rodzaje prace wykonywane były głównie w Holandii i Niemczech. Wymienić należy przede wszystkim głębokie orki napiaszczające stosowane na płytkich glebach torfowych. Całkowicie przekształcają one profil glebowy poważnie zwiększając nośność gleby oraz polepszając stosunki wodne. Szeroko stosowane było napiaszczanie powierzchni gleb torfowych dokonywane ręcznie lub maszynowo, a także przy użyciu specjalnych maszyn wydobywających na powierzchnię piasek podścielający torfowisko [13].

Uprawa warzyw na glebach torfowych rozwijana jest w wielu krajach, a szczególnie w USA, Kanadzie i Anglii ze względu na możliwość osiągania wysokich, znacznie wyższych niż na glebach mineralnych plonów. Do najczęściej uprawianych warzyw zaliczyć można marchew, buraki, pietruszkę, selery, cebulę, czosnek, pory, kapustę, kalafiory, kalarepę, sałatę i szpinak [15, 23]. W trakcie uprawy należy liczyć się z trudnościami wynikającymi ze specyfiki gleb torfowych.

Kwaśne gleby torfowe występujące przede wszystkim na torfowiskach wysokich i przejściowych dobrze nadają się do uprawy roślin jagodowych – borówki kanadyjskiej, borówki brusznicy oraz żurawiny. Rośliny te wymagają dużej wilgotności gleby, w związku z tym ich uprawa nie wymaga odwodnienia torfowisk. Uprawa tych roślin może być polecana jako sposób zagospodarowaniu torfowisk wyeksploatowanych.

Instrumenty i mechanizmy proekologicznego rolniczego użytkowania gleb torfowych

Torfowiska jako element przestrzeni geograficznej, są podmiotem planowania przestrzennego oraz szeregu uregulowań prawnych. Zasadniczy dla ochrony torfowisk i ich dalszych losów jest wybór sposobu użytkowania. Powinien być on poprzedzony szczegółowym rozpoznaniem walorów i funkcji pełnionych przez dane torfowisko [4, 25]. W Polsce dla zdecydowanej większości torfowisk wyboru sposobu użytkowania dokonano w XIX i XX wieku. Jest to użytkowanie łąkowe zazwyczaj poprzedzone odwodnieniem torfowisk, co jednak nie wyklucza obecności walorów przyrodniczych.

Realizacja proekologicznego użytkowania rolniczego gleb torfowych wymaga wykorzystania szeregu instrumentów i mechanizmów wdrożeniowych. Ważną rolę odgrywają przepisy prawne w formie zakazów i nakazów służących ochronie gleb torfowych, które powinny być stale uzupełniane. Funkcjonująca w Polsce Ustawa z dnia 3 lutego 1995 roku o ochronie gruntów rolnych i leśnych dotyczy także gleb torfowych. W rozumieniu tej ustawy torfowiska są gruntami rolnymi. Ustawa mocno ogranicza przeznaczanie gleb torfowych na cele nierolnicze i nieleśne.

Istotne znaczenie dla prawidłowej gospodarki na glebach torfowych ma przestrzeganie Kodeksu dobrej praktyki rolniczej [12]. Kodeks opracowano zgodnie z wymaganiami Dyrektywy nr 91/676/EEC wydanej w 1991 roku przez Radę Wspólnot Europejskich, zwanej potocznie Dyrektywą Azotanową. Zalecenia kodeksu dotyczą w znacznym stopniu mokradeł, których najważniejszą częścią są torfowiska. Zgodnie z tymi zaleceniami torfowiska powinny być użytkowane jako ekstensywne użytki zielone lub wyłączane z użytkowania rolniczego. Nie należy odwadniać obszarów bagiennych dotychczas zachowanych w stanie zbliżonym do naturalnego. Ważnym zadaniem jest przywracanie torfowisk zdegradowanych do stanu umożliwiającego pełnienie przez nie funkcji środowiskowych [12]. Kodeks zwraca uwagę na prawidłową regulację stosunków wodnych. Służą temu systemy melioracyjne, które obok odwadniania muszą zapewnić także nawadnianie. Rolnicy mają obowiązek konserwowania sieci rowów na obiektach zmeliorowanych, świadczenia na rzecz spółek wodnych odpowiedzialnych za konserwację i eksploatację urządzeń melioracyjnych oraz kierowanie odwodnieniami i nawodnieniami. Utrzymywanie optymalnego uwilgotnienia gleb jest podstawowym warunkiem prawidłowego gospodarowania.

Aktualny stan wiedzy dotyczący siedlisk i gleb torfowych pozwala na określenie szczegółowych zaleceń w zakresie rolniczego użytkowania i ochrony tych gleb. W zakresie regulacji stosunków wodnych gleb torfowych w Polsce opracowano zalecane głębokości odwodnienia, przy których objętość powietrza w strefie korzeniowej roślin (warstwa 0–30 cm) jest optymalna. Instrumenty ekonomiczne polegają na wprowadzaniu ulg podatkowych i kredytów na działania proekologiczne mające między innymi na celu poprawę uwilgotnienia siedlisk torfowych oraz utrzymywanie właściwego zadarnienia na obszarach obejmowanych różnymi formami ochrony.

Duże możliwości wspomagania ekonomicznego w zakresie prawidłowego użytkowania gleb torfowych stwarzają przepisy prawne Unii Europejskiej w zakresie Wspólnej Polityki Rolnej. Dyrektywa EWG 2078/92 uznała za celowe wprowadzanie systemu rolnictwa integrowanego sprzyjającego ochronie środowiska. Rozpoczęto realizację programów rolnośrodowiskowych (agri-environment), w ramach których rolnicy otrzymują rekompensaty finansowe za prowadzenie produkcji rolnej zgodnej z wymogami ochrony środowiska [5].

Kolejnym dokumentem była Agenda 2000, na podstawie której opracowano ważne dla rolnictwa dyrektywy. Dyrektywa 1257/99 przewiduje dotacje finansowe dla realizacji następujących celów:

- użytkowanie gruntów rolnych sprzyjające przywracaniu walorów środowiska, ochrona jakości gleb, zachowywanie różnorodności biologicznej;
- ekstensyfikacja rolnictwa w tym gospodarki pastwiskowej;
- ochrona zagrożonych terenów rolniczych;
- utrzymanie krajobrazów obszarów rolniczych;
- tworzenie planów ochrony środowiska w działalności rolniczej.

Wymienione wyżej działania dotyczą w dużym stopniu gospodarowania na glebach torfowych.

Następną grupą działań w zakresie proekologicznego użytkowania gleb torfowych są instrumenty informacyjno-edukacyjne. Do najważniejszych z nich można zaliczyć:

- Upowszechnianie wiedzy w zakresie siedlisk i gleb torfowych w szkołach wszystkich szczebli. Lepsze propagowanie wyników badań naukowych. Poszerzanie programów nauczania torfoznawstwa w szkołach wyższych. Organizowanie kursów podyplomowych. Prowadzenie specjalistycznych szkoleń dla służby rolnej i rolników. Zwiększenie liczby różnego rodzaju publikacji i materiałów informacyjnych.
- Opracowanie i rozpowszechnienie oceny stanu zagrożeń wynikających z odwodnienia gleb torfowych w nawiązaniu do zróżnicowania siedliskowego. Propagowanie i wykorzystywanie przeglądów ekologicznych obiektów melioracyjnych [7].

W przypadku gleb dotychczas nie odwodnionych (w fazie akumulacji torfu), podstawowym zabiegiem ochronnym jest zapewnienie odpowiednio dużego uwilgotnienia umożliwiającego stały przyrost materii organicznej i pozostawanie w stanie naturalnym. Odrębnym problemem jest użytkowanie naturalnych łąk występujących na terenach bagiennych. Powinno się ono ograniczać do wykaszania roślinności w celu zapobiegania wkraczaniu roślin drzewiastych i krzewów. Ujemne skutki przynosi rezygnacja z użytkowania łąk prowadząca do degradacji runi i zwiększająca degradację gleb. Obecnie uważa się, że właściwa gospodarka łąkowa na glebach torfowych powinna spełniać dwa zadania: chronić zasoby przyrody (gatunki roślin i zwierząt), a dodatkowo produkować paszę. Odwodnione, a nie użytkowane obiekty powinny być uwzględniane w programach renaturyzacji. Należy dążyć do wznowienia procesów torfotwórczych (bagiennych) wszędzie tam, gdzie ze względu na uwarunkowania przyrodnicze, techniczne i gospodarcze jest to możliwe.

Podstawową formą gospodarowania powinny być ekstensywne użytki zielone z optymalnym uwilgotnieniem warstwy korzeniowej ograniczającym mineralizację materii organicznej. Dopuszczalna głębokość zalegania wody gruntowej powinna być dopasowana do właściwości gleb. Należy ograniczać nawożenie, a stosowane dawki nawozowe dopasowywać do zasobności gleb. Spełnienie wymogów ochrony walorów przyrodniczych może powodować wzrost nakładów na produkcję rolną lub zmniejszenie plonów, dlatego omawiane tereny powinny być objęte programem rolnośrodowiskowym.

Problemy związane z rolniczym użytkowaniem torfowisk

Zasady dobrej praktyki rolniczej w odniesieniu do gleb torfowych powinny uwzględniać m.in.:

- dobór sposobu użytkowania dostosowany do lokalnych warunków (rodzaj użytków);
- minimalizowanie odwodnienia;
- preferowanie użytkowania darniowego;
- stosowanie właściwych zabiegów uprawowych (koszenie, wałowanie, nawożenie, a zwłaszcza uzupełnianie składników deficytowych, konstrukcja specjalnych maszyn do uprawy gleb torfowych, szerokie koła ciągników);
- zapewnienie ciągłości użytkowania łąkowego (brak użytkowania prowadzi do sukcesji w kierunku zbiorowisk krzewiastych i leśnych);
- wpływ intensywności użytkowania łąk na ich bioróżnorodność.

W związku z rolniczym użytkowaniem torfowisk mogą pojawiać się następujące rodzaje konfliktów:

- związane z poziomem intensywności gospodarowania;
- między użytkowaniem rolniczym a ochroną przyrody (nowe obiekty proponowane do ochrony przyrody);
- między użytkowaniem rolniczym a innymi sposobami użytkowania torfowisk (leśnictwo, eksploatacja, infrastruktura, urbanizacja);
- pojawiające się w przypadku zmiany właściciela lub zmiany sposobu użytkowana.

Przykłady zakresu podejmowania decyzji niezbędnych do rozwiązywania konfliktów i sytuacji problemowych:

- Dotyczących obecnego stanu użytkowania torfowisk:
  - określenie kierunku użytkowania torfowisk dotychczas nieodwodnionych (w stanie naturalnym),
  - określenie kierunku rekultywacji torfowisk zdegradowanych,
  - określenie zmiany poziomu intensywności użytkowana torfowisk zagospodarowanych rolniczo.
- Dotyczących zmiany dotychczasowego użytkowania torfowiska. Zmiana dotychczasowego użytkowania torfowiska wymaga uzyskania odpowiedzi na następujące pytania:

- kto jest właścicielem gruntu, stan prawny gruntów?
- czy torfowisko jest nieodwodnione, czy jest przekształcone, czy jest zdegradowane?
- czy torfowisko ma unikatowe walory przyrodnicze i czy powinno być objęte ochroną?
- czy zmiana sposobu użytkowania spowoduje zmiany stosunków hydrologicznych samego torfowiska i terenów przyległych?
- czy torfowisko jest odwodnione i użytkowane rolniczo?
- jaki jest stan systemu melioracyjnego?
- czy zaniechanie dotychczasowego rolniczego użytkowania (np. łąkowego) doprowadzi do niekorzystnych zmian środowiskowych (np. degradacji torfu)?
- jaki powinien być optymalny poziom intensywności użytkowania w celu zachowania przyrodniczych walorów torfowiska?
- czy istnieje system oceny stanu torfowiska, w tym poziomu jego uwodnienia?
- czy istnieje system kontroli (monitoringu) intensywności gospodarowania (wysokość nawożenia, uwalniane składniki biogeniczne z torfu)?.

Podsumowanie

Na świecie, w tym także w Polsce, w okresie ostatnich kilkudziesięciu lat znacznie wzrosła wiedza na temat specyfiki gleb torfowych i środowiskowych funkcji pełnionych przez torfowiska. Doprowadziło to do opracowania zasad racjonalnego wykorzystania torfowisk. Torfowiska są obiektami fizjograficznymi o silnych powiązaniach hydrologicznych z terenami otaczającymi (zlewnią), dlatego zasady ich wykorzystania należy rozpatrywać całościowo. W Unii Europejskiej i w Polsce za podstawowe narzędzie zapewniające rozsądne użytkowanie torfowisk należy uznać planowanie przestrzenne, które należy rozpatrywać na poziomie konkretnego torfowiska, gminy, regionu i kraju. W sporządzanych obecnie opracowaniach takich jak: „Studium uwarunkowań i kierunków zagospodarowania przestrzennego", jak również : „Studium ekofizjograficzne" poruszone w pracy dane nie są uwzględniane. Autorzy tych opracowań, którymi są najczęściej geografowie i urbaniści, nie posiadają zwykle wymaganego zakresu wiedzy o zasadach gospodarowania na torfowiskach. Wybór sposobu wykorzystania torfowiska powinien być uzależniony od jego specyfiki i lokalnych uwarunkowań. W kraju tradycyjnie największą powierzchnię na torfowiskach zajmują użytki zielone (ok. 70%). Prawidłowo prowadzona gospodarka łąkowa na glebach torfowych może minimalizować niekorzystne procesy glebowe, w tym mineralizację materii organicznej, tworzyć siedliska dla zagrożonych gatunków roślin i zwierząt, a jednocześnie – często jako drugorzędny cel – produkować paszę.

Literatura

[1] Berglund K., Berglund Ö. 2004. Inventory of long term field experiments on peat soils within the EUROPEAT project. In: Wise Use of Peatlands. Proceedings of the 12th International Peat Congress. J. Päivänen (Ed.), Tampere, Finland, 6–11 June 2004: 771–775.

[2] Brandyk T., Szatyłowicz J., Oleszczuk R., Gnatowski T. 2003. Water-related physical attributes of organic soils. W: Organic soils and peat materials for sustainable agriculture. L-E. Parent, Ilnicki P. (red.), CRC Press: 33–66.

[3] Charman D. 2002. Peatlands and environmental change. John Wiley & sons, Ltd, Chichester.

[4] Drolet B., Quinty F. 2000. Indicators for a preliminary ranking of peatlands in land use management. W: Sustaining our Peatlands. Proceedings of the 11th International Peat Congress. L. Rochefort, J.-Y. Daigle (red.), Québec, Canada, 6–12 August 2000: 216–220.

[5] Faber A., Duer I. 2001. Programy rolno-środowiskowe w Unii Europejskiej i w Polsce. *Pam. Puł.* 124: 59–67.

[6] Gotkiewicz J., Gotkiewicz M. 1991. Gospodarowanie azotem na glebach torfowych. *Bibl. Wiad. IMUZ* 77: 59–77.

[7] Ilnicki P. 2002. Torfowiska i torf. Wyd. AR Poznań.

[8] Ilnicki P. 2003. Agricultural production systems for organic soil conservation. W: Organic soils and peat materials for sustainable agriculture. L-E. Parent, Ilnicki P. (red.), CRC Press: 187–199.

[9] Ilnicki P., Zeitz J. 2003. Irreversible loss of organic soil functions after reclamation. W: Organic soils and peat materials for sustainable agriculture. L-E. Parent, Ilnicki P. (red.), CRC Press: 15–32.

[10] Joosten H. 2000. Peatland conservation in Central and Southern Europe. W: Sustaining our Peatlands. Proceedings of the 11th International Peat Congress. L. Rochefort, J.-Y. Daigle (red.), Québec, Canada, 6–12 August 2000: 1044–1049.

[11] Joosten H., Clarke D. 2002. Wise use of mires and peatlands. Background and principles including a framework for decision-making. International Mire Conservation Group, International Peat Society.

[12] Kodeks dobrej praktyki rolniczej. 2004. Ministerstwo Rolnictwa i Rozwoju Wsi, Ministerstwo Środowiska, Warszawa.

[13] Kuntze H., Roeschmann G., Schwerdtfeger G. 1994. Bodenkunde. Ulmer, Stuttgart.

[14] Lipka K. 2000. Torfowiska w dorzeczu Wisły jako element środowiska przyrodniczego. *Zesz. Nauk. AR Kraków*, Rozp. Habil., 255.

[15] Lucas R.E. 1982. Organic soils (Histosols). Formation, distribution, physical and chemical properties and management for crop production. Michigan State University Agricultural Experimental Station, East Lansing, Research Report 435: 1–77.

[16] Okruszko H. 1979. Zasady prognozowania warunków wilgotnościowych w glebach hydrogenicznych według koncepcji kompleksów wilgotnościowo-glebowych. *Bibl. Wiad. IMUZ* 58: 7–20.

[17] Okruszko H. 1991. Zasady nawożenia gleb torfowych. *Bibl. Wiad. IMUZ* 77: 87–103.

[18] Okruszko H. 1991. Wpływ sposobu użytkowania na na glebę torfową oraz związane z tym zjawiska i trudności. *Bibl. Wiad. IMUZ* 77: 105–117.

[19] Okruszko H. 1991. Rośliny polowe na glebach torfowych. *Bibl. Wiad. IMUZ* 77: 149–159.

[20] Okruszko H. 1993. Transformation on fen peat soil under the impact of draining. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 406: 3–73.

[21] Okruszko H. 1996. Agricultural use of peatlands. W: Global peat resources. E. Lappalainen (red.), International Peat Society, Geological Survey of Finland, Jyskä: 303–309.

[22] Okruszko H., Ilnicki P. 2003. The moorsh horizons as quality indicators of reclaimed organic soils. W: Organic soils and peat materials for sustainable agriculture. L-E. Parent, Ilnicki P. (red.), CRC Press: 1–14.

[23] Rumpel J. 1979. Uprawa warzyw na glebach torfowych. PWRiL, Warszawa.

[24] Schothorst C.J. 1977. Subsidence of lowmoor peat soils in the Western Netherlands. *Geoderma* 17: 265–291.

[25] Söderqvist T., Mitsch W.J., Turner R.K. 2000. Valuation of wetlands in a landscape and institutional perspective. *Ecological Economics* 35: 1–6.

[26] Szuniewicz J. 1994. Characteristics of prognostic soil-moisture complexes in terms of parameters of melioration system. *Bibl. Wiad. IMUZ* 84: 87–103.

Principles of rational peatlands use in agriculture

Key words: peatlands use, physical planning, meadows and pastures, peat soils, soil protection

Summary

Paper outlines the progress in the knowledge about peat soils and environmental functions of peatlands in the world and in Poland during last years which resulted in development of the principles of rational peatlands use. Peatlands are physiographical areas of very strong hydrological connections with surrounding areas within a catchment and because of that the principles of their use must be complete and include their complexity. In European Union and in Poland physical planning is used as a basic tool assuring rational use of peatlands at different space scales i.e. peatland site, province, region and country. Rational use of a given peatland area is dependent on its specific and local conditions. In Poland traditionally the largest area used in agriculture is occupied by pastures and meadows (about 70%). Rationally performed meadows management on the peat soils can minimize negative soil processes, including the mineralization of organic matter, can create the habitats for rare plant and animal species and also, as an secondary aim, can produce the green forage.

Postępy Nauk Rolniczych nr 1/2008: 27–42

Stresy wynikające z nieprawidłowego odżywiania roślin azotem*

Zofia Starck
Katedra Fizjologii Roślin, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
02-776 Warszawa, Nowoursynowska 159,
e-mail: kfr@sggw.pl

Słowa kluczowe: azotany, jony amonowe, deficyt azotu, alternatywny szlak oddechowy, hormony

W 2007 roku minęło 100 lat od urodzin Hansa Selye, który wprowadził do nauki pojęcie stresu. Obecnie istnieje kilka definicji określających stres. Salisbury i Marinos [41] stresem u roślin nazwali czynniki, powodujące zaburzenia w przebiegu procesów życiowych, przekraczające zakres zmian elastycznych. Dochodzi wówczas do zmian plastycznych, często nieodwracalnych [44]. Takie czynniki nazywane są też stresorami. Powodują one np. stres wodny, termiczny lub oksydacyjny. Stresem można również nazwać zaburzenia, wynikające z nieprawidłowego odżywiania mineralnego roślin, w tym również azotem. W przypadku pojawiającego się stresu roślina uruchamia systemy obronne, zabezpieczające ją przed uszkodzeniami lub likwidujące powstające uszkodzenia [27].

W jakiej formie pobierany jest azot?

Azot jest jedynym pierwiastkiem pokarmowym pobieranym przez rośliny w postaci różnorodnych związków lub jonów. Najczęściej rośliny odżywiają się azotanami lub jonami amonowymi [29]; w skrajnych przypadkach pobierają również azotyny, mimo że są to jony trujące. Odżywianie kukurydzy azotynami powoduje degradację błon komórkowych i inhibicję niektórych enzymów cyklu Calvina [16]. Jednak w roślinach pomidorów nie obserwowano objawów uszkodzeń przy dostarczeniu do pod-

---

* Artykuł jest częściowo oparty na plenarnym wykładzie Z. Starck pt. „Can nitrogen nutrition cause stress in plants" wygłoszonym na 7th International Conference: Eco-physiological aspects of plant responses to stress factors, Kraków, 2007.

łoża azotynów w stężeniu poniżej 1 mM. Przy wyższych stężeniach azotyny gromadziły się w chloroplastach, co powodowało hamowanie fotosyntezy oraz wzrostu roślin [13]. W innych doświadczeniach azotyny uszkadzały korzenie pszenicy; następowała degradacja błon komórkowych i makrocząsteczek DNA, szczególnie w warunkach niskiego pH. Tymczasem w warunkach anaerobowych azotyny mogą odgrywać pozytywną funkcję. W przypadku obniżonego poziomu tlenu w mitochondriach korzeni ryżu azotyny pełnią rolę akceptora elektronów; utleniają NAD(P)H, co umożliwia syntezę ATP [46].

W naturalnych warunkach odżywiania roślin azotyny powstające w wyniku redukcji azotanów są następnie redukowane w chloroplastach do jonów amonowych, przy udziale reduktazy azotynowej (NiR). Donorem elektronów jest ferredoksyna zredukowana w fotosyntetycznym łańcuchu transportu elektronów. W przypadkach zaburzeń redukcji azotynów, wynikających, np. z niedostatecznego oświetlenia roślin, mogą powstawać tlenki azotu; wydzielane są one na drodze dyfuzji do atmosfery. W tym przypadku roślina choć „rozrzutnie" traci pobrany azot, jednak chroni liść przed akumulacją toksycznych jonów [15].

Niektóre rośliny jako źródło azotu wykorzystują tlenki azotu zawarte w atmosferze, toksyczne dla wielu organizmów [32]; opisano aż 217 taksonów, pobierających z atmosfery NO_2 w bardzo różnych ilościach, mieszczących się w następujących granicach: od ok. 0,04 mg u *Cymbidium* sp. do ponad 5 mg $N \cdot g^{-1}$ suchej masy u *Nicotiana tabacum* i *Populus nigra*.

Brak azotu w podłożu i niskie pH zmuszają rośliny do odżywiania się produktami rozkładu białka schwytanych owadów i innych drobnych zwierząt; są to rośliny mięsożerne [1, 11]. Azot pobierany jest jako związki organiczne również przez inne rośliny. Źródłem azotu jest też mocznik, aminokwasy, a nawet peptydy o stosunkowo krótkich łańcuchach. Tak odżywiają się rośliny bytujące na glebach ubogich w azot mineralny i niektóre rośliny wodne. Storczyk *Catasetum fumbriatum* preferuje odżywianie glutaminą [28]. Drzewa zarówno liściaste jak i iglaki rosnące w tajdze [22], np. sosna [35], oraz rośliny uprawne np. z rodziny *Gramineae* [34] pobierają z gleby aminokwasy i peptydy. W mechanizmie ich pobierania uczestniczą specyficzne transportery [55]. W praktyce ogrodniczej stosuje się preparaty (np. aminoplant), zawierające aminokwasy jako źródło azotu dla roślin.

Porównanie reakcji roślin na odżywianie jonami amonowymi lub azotanowymi

Z różnorodności związków i jonów pobieranych przez rośliny jako źródło azotu wynika ogromna skala ich adaptacji do sprawnego zaopatrzenia organizmu w ten podstawowy makroelement. Nasuwa się jednak pytanie pojawiające się w literaturze już od czasów Darwina, czyli końca XIX wieku, dlaczego dominująca liczba gatunków roślin preferuje formę azotanową nie amonową, mimo znacznie większych

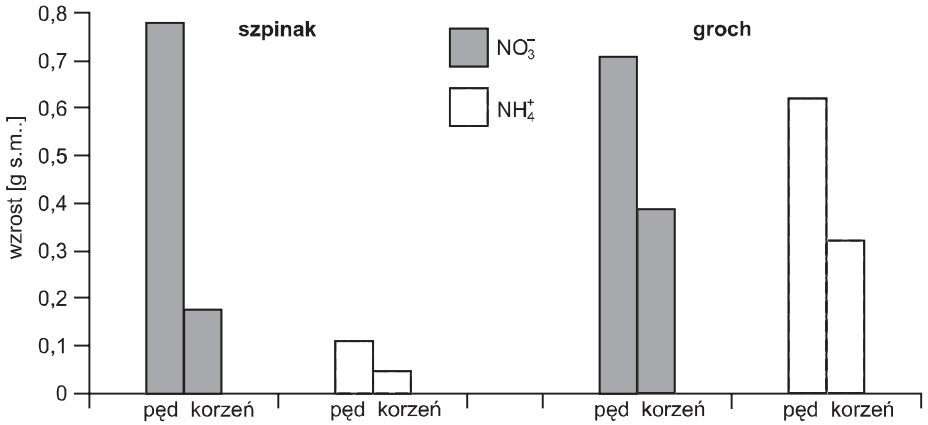
kosztów energetycznych asymilacji NO_3^-?. Analizując reakcję roślin na odżywianie jonami amonowymi lub azotanami, należy zwrócić szczególną uwagę na metodykę prowadzonych badań. Wprowadzane do gleby jony amonowe ulegają nitryfikacji, to jest przekształceniu w azotany. Dlatego badania dotyczące powyższej problematyki powinny być prowadzone w kulturach wodnych lub hydroponicznych. Redukcja NO_3^- do NH_4^+ wymaga ośmiu elektronów (N^{+5} do N^{-3}). W czasie asymilacji azotanów zużywane są protony, natomiast asymilacja NH_4^+ powoduje powstawanie protonów, zakwaszających środowisko. Britto i Kronzucker [4] zestawili listę rodzin, które mają dominującą liczbę gatunków nitrotofilnych lub amonofilnych (tab. 1).

Tabela 1. Rodziny z przeważającą liczbą gatunków tolerancyjnych i wrażliwych na odżywianie jonami amonowymi (cyt. wg [4])

Rośliny tolerancyjne	Rośliny wrażliwe
Alliaceae	*Solanaceae*
Ericaceae	*Cucurbitaceae*
Fagaceae	*Asteraceae*
Pinaceae	*Fabaceae*
Cyperaceae	*Chenopodiaceae*
Taxaceae	*Brassicaceae, Salicaceae*
Myrtaceae	*Rosaceae*
	Euphorbiaceae
	Urticaceae

Analizując przyczyny „upodobań" roślin, dotyczących ich odżywiania azotem można stwierdzić, że aminofilne są na ogół gatunki tolerujące lub nawet pozytywnie reagujące na zakwaszone podłoże. Stopniowe zakwaszanie gleb przy niskiej zdolności buforowej może obniżyć jej pH nawet do wartości 3,8–4,2. Do roślin odpornych a nawet ewolucyjnie przystosowanych do kwaśnego środowiska należą np. borówki, wrzos, herbata. Rośliny nitrofilne, odżywiane jonami amonowymi mają zahamowany wzrost (rys.1), najczęściej z powodu obniżonej intensywności fotosyntezy [7, 8, 24 i in.]. Dotyczy to np. szpinaku, sałaty, rzodkiewki, przy stosunkowo małej negatywnej reakcji grochu, łubinu i malin.

Reakcja roślin z rodziny *Gramineae* na odżywianie NH_4^+ lub NO_3^- wymaga szczególnej uwagi. Jęczmień a częściowo również pszenica negatywnie reagują na azot dostarczany im jako NH_4^+, natomiast ryż jest rośliną preferującą odżywianie jonami amonowymi. Reakcja kukurydzy, nawet poszczególnych jej odmian. jest bardzo zróżnicowana. W zmieniających się warunkach odżywiania azotem nieraz lepiej rośnie ona na podłożu zawierającym NH_4^+ bądź NO_3^- [42]. Jedną z przyczyn takiej różnorodności jest miejsce syntezy organicznych związków azotowych. Jeśli asymilacja jonu amonowego odbywa się głównie w korzeniach, kukurydza pozytywnie reaguje na NH_4^+. Intensywność tej asymilacji jest też uzależniona od zawartości w korzeniach sacharydów rozpuszczalnych w wodzie, umożliwiających sprawną syntezę związków organicznych zawierających azot.



Rysunek 1. Wzrost szpinaku i grochu rosnących w kulturach hydroponicznych, odżywianych azotanową lub amonową formą azotu (cyt. wg [24])

Podział roślin na amonolubne i amonofobowe w większości przypadków wynika z badań prowadzonych na roślinach odżywianych albo tylko NH_4^+ albo NO_3^-. W ostatnich latach postęp technik badawczych jest na tyle duży, że pozwala na jednoczesne i nieinwazyjne oznaczanie pobierania każdego z tych jonów osobno, nawet wówczas, gdy oba jony znajdują się w tym samym podłożu; wykorzystywane są selektywne mikroelektrody MIFE [14, 50]. Badania prowadzone z ich udziałem pozwoliły na stwierdzenie, że „upodobania" roślin zmieniają się, jak już wspominano, w zależności od wielu czynników endogennych i egzogennych; np. młode rośliny kukurydzy bardziej ujemnie reagują na odżywianie jonami amonowymi. Ciekawe zróżnicowanie wykazano też w różnych strefach korzenia młodych siewek kukurydzy [50]. W pobliżu wierzchołka preferowane było pobieranie NH_4^+, czemu towarzyszyło wydzielanie do podłoża protonów. Ten fakt przedyskutowano w nawiązaniu do tak zwanego „wzrostu kwasowego" komórek. Protony zakwaszają środowisko i zwiększają elastyczność ściany komórkowej, ułatwiając wzrost elongacyjny komórki. Dalsze odcinki korzenia kukurydzy pobierały jednak większe ilości NO_3^- niż NH_4^+ , szczególnie po wprowadzeniu do podłoża azotanu wapnia.

Ważnym czynnikiem środowiska, zmieniającym reakcję roślin na odżywianie azotem jest zawartość CO_2 w atmosferze. Przy zwiększonym stężeniu CO_2 jednocześnie obniżono stężenie tlenu do ok. 2%; stworzyło to warunki hamujące fotooddychanie. U pszenicy obserwowano wówczas hamowanie pobierania NO_3^- i preferencję pobierania jonów amonowych [3]. W perspektywie stałego wzrostu stężenia dwutlenku węgla w atmosferze, w świetle poglądów Blooma [3], można oczekiwać dominacji gatunków roślin, preferujących amonową formę azotu. Z tego wynika, że w przyszłości mogą nastąpić zmiany w składzie taksonomicznym naturalnie występującej roślinności. W literaturze poglądy na ten temat są jednak kontrowersyjne. Ten problem był przedmiotem badań Matt i in. [30], prowadzonych na tytoniu, rosnącym w kulturach hydroponicznych. W warunkach wzrastającego stężenia dwutlenku

węgla w atmosferze pobieranie i asymilacja obu form azotu były większe. Szczegółowa analiza pobierania formy amonowej lub azotanowej w takich warunkach wykazała zróżnicowaną reakcję, uzależnioną między innymi od aktywności transporterów tych jonów i aktywności reduktazy azotanowej.

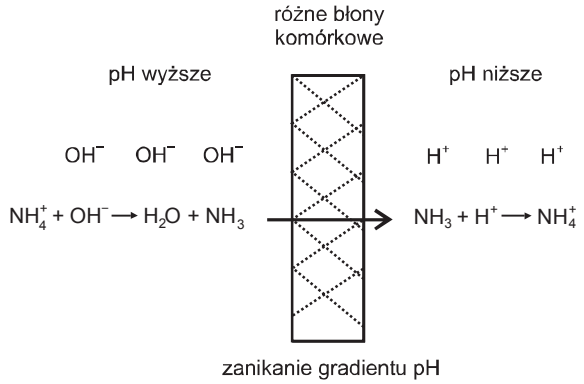
Reakcja roślin na jony amonowe uzależniona jest od ich stężenia; protony powodują nie tylko zakwaszenie środowiska zewnętrznego, ale również obniżenie pH wewnątrzkomórkowego [51]. Jako przykład porównano reakcję na odczyn środowiska dwóch różnych gatunków: *Antennaria dioica*, czyli ukwapu dwupiennego, rośliny wrażliwej na zakwaszenie i wrzosu pospolitego (*Calluna vulgaris*); w warunkach pH 3,5, stwierdzono zakwaszenie wewnątrzkomórkowe, oznaczane w homogenatach z roślin ukwapu rosnących na podłożach o różnym pH; zahamowany był wzrost tej rośliny i malał wskaźnik przeżywalności, szczególnie przy wzrastającym stężeniu NH_4^+. Wrzos jest bardzo odporny zarówno na zwiększające się stężenia jonów amonowych jak i na niskie pH. W zmiennych warunkach pH kwasowość komórek wrzosu, oznaczana w homogenatach tkankowych nie ulegała zmianom.

Herbata jest gatunkiem przystosowanym do pobierania jonów amonowych i do niskiego pH podłoża wynoszącego ok. 4 asymilacja NH_4^+ odbywa się głównie w korzeniach. Odżywianie herbaty azotanami powoduje zahamowanie wzrostu i typowe objawy deficytu azotu [38]. Inne gatunki mają większą tolerancję na różne źródła azotu; np. roślina wodna *Landotia punctata*, wytwarzająca bardzo dużą biomasę, szczególnie w środowisku zawierającym NH_4^+ , jest w stanie pobierać i asymilować również azotany [14]. Podobną skalą adaptacji charakteryzuje się roślina środowisk bardzo wilgotnych – *Typha latifolia*, pałka szerokolistna [6]. Darnell i Hiss [9] badając reakcje borówek *Vaccinium arboreum* i *V. corymbosum* na odżywianie azotanami stwierdzili, że tylko gatunek dziko rosnący *V. arboreum* ma możliwość adaptacji nawet do dużych zmian pH podłoża i do odżywiania się azotanami. W warunkach odżywiania tej borówki azotanami obserwowano powolny, trwający kilka tygodni wzrost aktywności reduktazy azotanowej. W perspektywie rozważana jest możliwość wykorzystania tej rośliny w szkółkarstwie, jako podkładki.

Na czym polega niekorzystne działanie jonów amonowych?

W wielu publikacjach ujemna reakcja roślin na jony amonowe określana jest jako efekt toksyczny lub jako stres [5, 17, 23].Tymczasem działanie toksyczne oznacza działanie toksyn (trucizn) zatruwających organizm. W przypadku ujemnego działania jonów amonowych zaburzenia w przebiegu procesów życiowych roślin wynikają z bardzo różnych przyczyn, nie tylko rzekomej toksyczności tej formy azotu. Negatywna reakcja roślin na odżywianie NH_4^+ jest spowodowana, zdaniem wielu autorów [17, 23, 36, 42, 47] poniżej opisanymi, różnorodnymi faktami.

1. Wytwarzanie amoniaku (NH_3) powoduje negatywne skutki u wielu roślin; w wyniku sprawnej detoksykacji dochodzi do jego asymilacji zlokalizowanej w korze-



Rysunek 2. Wpływ jonów amonowych na zanikanie gradientu protonów między przedziałami komórki rozdzielonymi błoną. Po lewej stronie błony: matriks lub cytoplazma, stosunkowo wysokie pH, gdzie zachodzi deprotonacja jonów amonowych; powstaje amoniak. Po prawej stronie: lumen, przestrzeń międzymembranowa lub wakuola, ze stosunkowo niskim pH. Następuje protonacja amoniaku i powstają jony amonowe (cyt. wg [47])

niach roślin bardziej odpornych na jony amonowe lub u bardziej wrażliwych – w pędzie. W wyniku asymilacji NH_3 wytwarzane są amidy (glutamina lub asparagina) przy aktywnym udziale enzymów: syntetazy glutaminy (GS) i dehydrogenazy glutaminianowej (GDH).

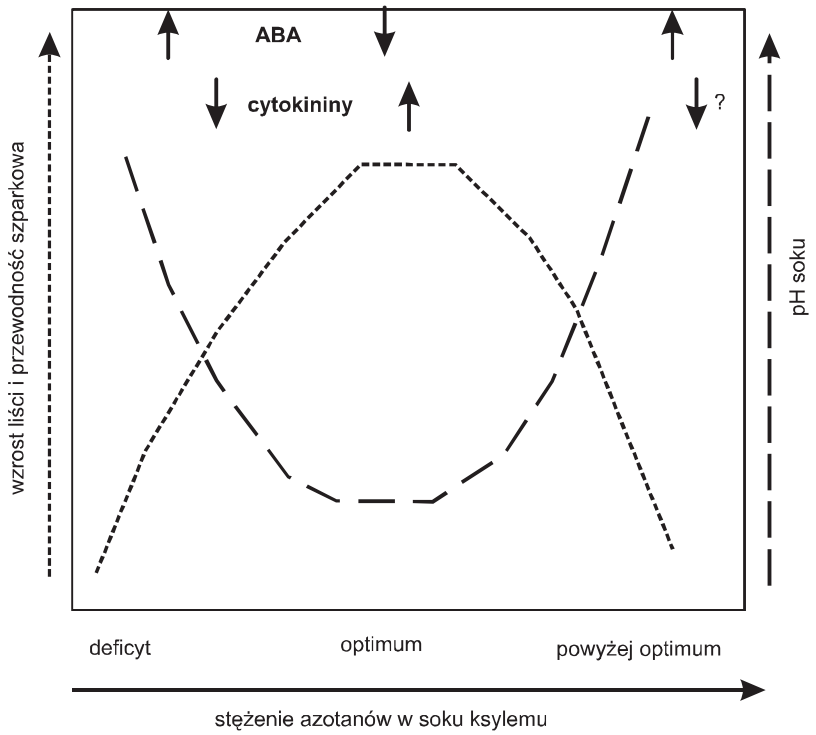
2. Pobieranie NH_4^+ powoduje, jak już wspominano, wydzielanie protonów, obniżające pH podłoża. Jest to typowa reakcja, specyficzna dla tak zwanych soli fizjologicznie kwaśnych, np. NH_4Cl [5, 29, 51].
3. W komórkach roślin odżywianych NH_4^+ może zanikać transmembranowy gradient protonów (rys. 2). W stromie, matriks lub w cytozolu, gdzie pH jest stosunkowo wysokie, zachodzi deprotonacja jonów amonowych czyli powstaje amoniak. W środowisku kwaśnym następuje protonacja amoniaku, powstają jony amonowe [47].
4. Rośliny odżywiane jonami amonowymi pobierają mniejsze ilości K^+. W niektórych przypadkach może to spowodować obniżenie przewodności szparkowej. Zmniejszone jest również pobieranie wapnia i magnezu, naruszając gospodarkę jonową rośliny [25, 37].
5. Jęczmień, preferujący odżywianie azotanami, w warunkach wysokiego stężenia NH_4^+ w podłożu może pobierać te jony w zbyt wysokich ilościach, a następnie zdaniem Britto i in [4, 5] „nadmiar bezowocnie pobranych" jonów amonowych wydzielany jest do środowiska. Powodować to może zwiększone wydatkowanie energii, a w konsekwencji – wzrost intensywności oddychania korzeni. Ten trudny dla mnie do zaakceptowania mechanizm autorzy tłumaczą zbyt małą precyzją regulacji pobierania jonu amonowego. W takich warunkach wydzielanie nadmiaru jonów amonowych miałoby na celu zabezpieczenie rośliny przed toksycznym działaniem NH_4^+ lub NH_3.
6. W warunkach żywienia rącznika samym NH_4^+ zarówno w soku ksylemu jak i floemu w pędzie i w korzeniach wzrastała zawartość ABA [36]; sugeruje to reakcję

stresową. Zahamowany wzrost korzeni np. tytoniu rosnącego na pożywce zawierającej wyłącznie NH_4^+ zdaniem Walch-Liu i in. [54] był w ich doświadczeniach wynikiem zahamowanych podziałów komórkowych i elongacji komórek, być może na skutek deficytu cytokinin. Synteza tych hormonów bardzo szybko wzrastała po uzupełnieniu pożywki azotanami, przy niezmienionej zawartości jonów amonowych. Zdaniem autorów powyższej pracy jest to dowodem, że zahamowanie wzrostu tytoniu, rosnącego na pożywce zawierającej NH_4^+ nie jest skutkiem toksycznego działania tego jonu, lecz być może brakiem azotanów w podłożu, stymulujących syntezę cytokinin.

Od lat obserwowane są zmiany w zawartości hormonów, szczególnie cytokinin i ABA w warunkach deficytu azotu [29, 56 i tam cytowane prace]. W badaniach prowadzonych na rzodkiewniku deficyt azotu powodował obniżenie zawartości cytokinin. W roślinach traktowanych azotanami w korzeniach już w ciągu kilku godzin zwiększał się poziom tych hormonów; były one transportowane do pędu [48]. W następnej serii badań wykazano, że azotany wpływają na biosyntezę cytokinin *de novo* [49 i tam cytowane prace]. Podobny efekt uzyskano w roślinach po wprowadzeniu do podłoża nie tylko azotanów, lecz również jonów amonowych [48]. W dalszych szczegółowych badaniach wyjaśniono, że ekspresja genów niektórych izoenzymów uczestniczących w syntezie cytokinin jest indukowana przez azotany, a innych – zarówno przez azotany jak i przez jony amonowe [40].

Azotany, dostarczone roślinom w różnych ilościach mogą powodować zwiększenie lub obniżenie zawartości ABA lub cytokinin, w zależności od ich poziomu w roślinach [56]. Na podstawie wyników licznych badań z ostatnich lat przedstawiono model, uwzględniający zależności między deficytowym, optymalnym i ponadoptymalnym poziomem NO_3 w soku ksylemu a wzrostem liści, przewodnością szparkową oraz pH soku w ksylemie i w apoplaście (rys. 3). Wzrost stężenia azotanów w soku ksylemu w warunkach deficytu azotu, stopniowo obniżał pH. Najniższe pH (w skali względnej) obserwuje się przy optymalnym zaopatrzeniu roślin w azot, po czym pH wzrasta. Deficytowy poziom, podobnie jak ponadoptymalne ilości azotanów w soku ksylemu, hamuje wzrost liści i obniża przewodność szparkową, zwiększa poziom ABA oraz przypuszczalnie w obu przypadkach obniża zawartość cytokinin. Z tych kilku przykładowo zacytowanych badań jasno wynika, że w trudnych do jednoznacznego określenia warunkach azotany mogą powodować hamowanie lub stymulację biosyntezy zarówno cytokinin jak i ABA.

Bardzo trudny do wyjaśnienia jest od lat obserwowany fakt, dobrze znany z praktyki rolniczej, że wzrost roślin nitrofilnych i amonofilnych może być stymulowany przez jednoczesne ich odżywianie azotanami i jonami amonowymi. U rzodkiewki z zahamowanym wzrostem i bardzo niską intensywnością fotosyntezy, rosnącej na pożywce zawierającej wyłącznie NH_4^+ po dodaniu do podłoża nawet niewielkiej ilości azotanów stwierdzono zarówno zwiększoną intensywność wzrostu jak i asymilacji CO_2 [18]. Jęczmień, należący raczej do roślin amonofobowych, uprawiany na pożywce z azotanami, pozytywnie reagował na wprowadzenie do pożywki jonów amono-



Rysunek 3. Wpływ wzrastającego stężenia azotanów w soku ksylemu/apoplaście na: pH soku ksylemowego, zawartość ABA i cytokinin, a w konsekwencji – na wzrost liści i przewodność szparkową (cyt. wg [56])

wych, jeśli pożywka zawierała azot zarówno w formie NO_3^- (75%) jak i NH_4^+ (25%) . Tak odżywiane rośliny jęczmienia słabiej reagowały na zasolenie NaCl [21]. Ryż preferujący amonową formę azotu, rosnący na pożywce zawierającej zarówno NO_3^- jak i NH_4^+ produkował większy plon ziarna, co wynikało między innymi z intensywniejszego pobierania jonów amonowych i wzrostu współczynnika wykorzystania azotu. W tej pracy wykazano, że NO_3^- stymuluje ekspresję genu warunkującego syntezę jednego z transporterów jonów amonowych – OsAMT [10]. Zdaniem Britto i Kronzucker [4] współdziałania obu form azotu można nazwać „synegriczną stymulacją procesów", wynikającą z bardzo wielu różnego typu współzależności. Wilkinson i in. [56] wskazują na zależności pomiędzy sygnalizacyjną funkcją azotanów a zawartością ABA i pH soku w ksylemie, szczególnie w warunkach suszy glebowej. Autorzy tej pracy dużą rolę przywiązują do szybkich zmian pH w soku ksylemu, w warunkach różnego poziomu odżywiania kukurydzy azotanami. Stanowią one bardzo precyzyjny, chemiczny sygnał, przesyłany z korzeni, kontrolujący pośrednio procesy zachodzące w pędzie. Zdaniem Wilkinsena [56] zmiany pH w roślinach odgrywają często rolę sygnału stresowego.

Zróżnicowanie lokalizacji i aktywności enzymów uczestniczących w asymilacji azotu

W ocenie wrażliwości i/lub tolerancji roślin na jony amonowe, jak już wspominano, dużą rolę odgrywa miejsce asymilacji pobieranych z podłoża jonów. Jest to szczególnie ważne ze względu na toksyczne działanie NH_4^+ w cytozolu. Dlatego kluczową rolę w optymalnym odżywianiu roślin azotem odgrywają enzymy, uczestniczące w asymilacji NH_4^+ w pędzie lub w korzeniach.

Dehydrogenaza glutaminianowa (GDH) jest enzymem, przenoszącym NH_4^+ na 2-oksoglutaran; w wyniku tej reakcji powstaje glutaminian. GDH ma największą aktywność anaboliczną w wyrośniętych liściach o dużej aktywności fotosyntezy, natomiast w starzejących się liściach wykazuje aktywność kataboliczną. Glutaminian jest wówczas rozkładany na 2-oksoglutaran i wydziela się NH_4^+ [26]. Fizjologiczna funkcja GDH nie jest jeszcze do końca poznana. W piśmiennictwie dominuje jednak pogląd, że jest to „enzym stresowy", szczególnie aktywny w komórkach zawierających wysokie stężenia NH_4^+. Aktywna GDH zwiększa tolerancję roślin na jony amonowe. U roślin pozytywnie reagujących na NH_4^+ – np. u łubinu, grochu w warunkach wzrastającego stężenia jonów amonowych w podłożu, w korzeniach wzrasta aktywność tego enzymu. Transgeniczny tytoń ze zwiększoną aktywnością GDH, intensywnie rośnie na pożywce zawierającej NH_4^+ [8]. W następnym etapie asymilacji jonów amonowych glutaminian przyłącza drugi jon NH_4^+ przy udziale enzymu syntetazy glutaminy (GS); powstaje wówczas glutamina. Ta reakcja przebiega kosztem energii z ATP. W roślinach asymilacja NH_4^+ odbywa się albo w pędzie, przy udziale izoenzymu GS2 zlokalizowanym w chloroplastach i w cytozolu lub w korzeniach, przy udziale innego izoenzymu – GS1. U roślin tolerancyjnych na jony amonowe [8] jak już wspominano, asymilacja tej formy azotu odbywa się głównie w korzeniach, szczególnie preferujących formę amonową np. u herbaty [38]. Jeśli GS zlokalizowana jest w korzeniach, przy jednoczesnym optymalnym zaopatrzeniu roślin w cukry, zachodzi sprawna asymilacja NH_4^+, a w konsekwencji – intensywny wzrost roślin. W korzeniach fibrylarnych buraka cukrowego przeniesionego z pożywki hydroponicznej z azotanami na pożywkę z jonami amonowymi obserwowano wzrost aktywności GS jako wynik swoistej aklimatyzacji do zmienionych warunków odżywiania azotem [37].

Warunkiem optymalnego wzrostu roślin jest regulacja przebiegu poszczególnych etapów syntezy organicznych związków azotowych w integracji z asymilacją związków węglowych. Powiązanie tych dwóch szlaków metabolicznych determinuje utrzymanie optymalnego stosunku C/N, zmiennego w różnych warunkach środowiska [33, 43, 45]. Dotyczy to regulacji natężenia obu grup procesów w ciągu całej doby. Cruz i in. [8] szczególną wagę przywiązują do zmian aktywności enzymów GS i GDH w cyklu dobowym. Rośliny utrzymujące w nocy wysoką aktywność GS w liściach lub w korzeniach oraz wysoką aktywność GDH w korzeniach produkują

porównywalną wielkość biomasy niezależnie od formy azotu pobieranego z podłoża; z tych rozważań [8] pośrednio wynika wniosek, że rośliny o takich właściwościach są tolerancyjne na jony NH_4^+. Dodatkowym warunkiem odporności roślin na jony amonowe jest sprawne przekazywanie NH_4^+ do wakuoli, poprzedzające etapy asymilacji azotu w korzeniach.

Funkcja alternatywnego szlaku oddechowego w reakcji roślin na odżywianie azotem

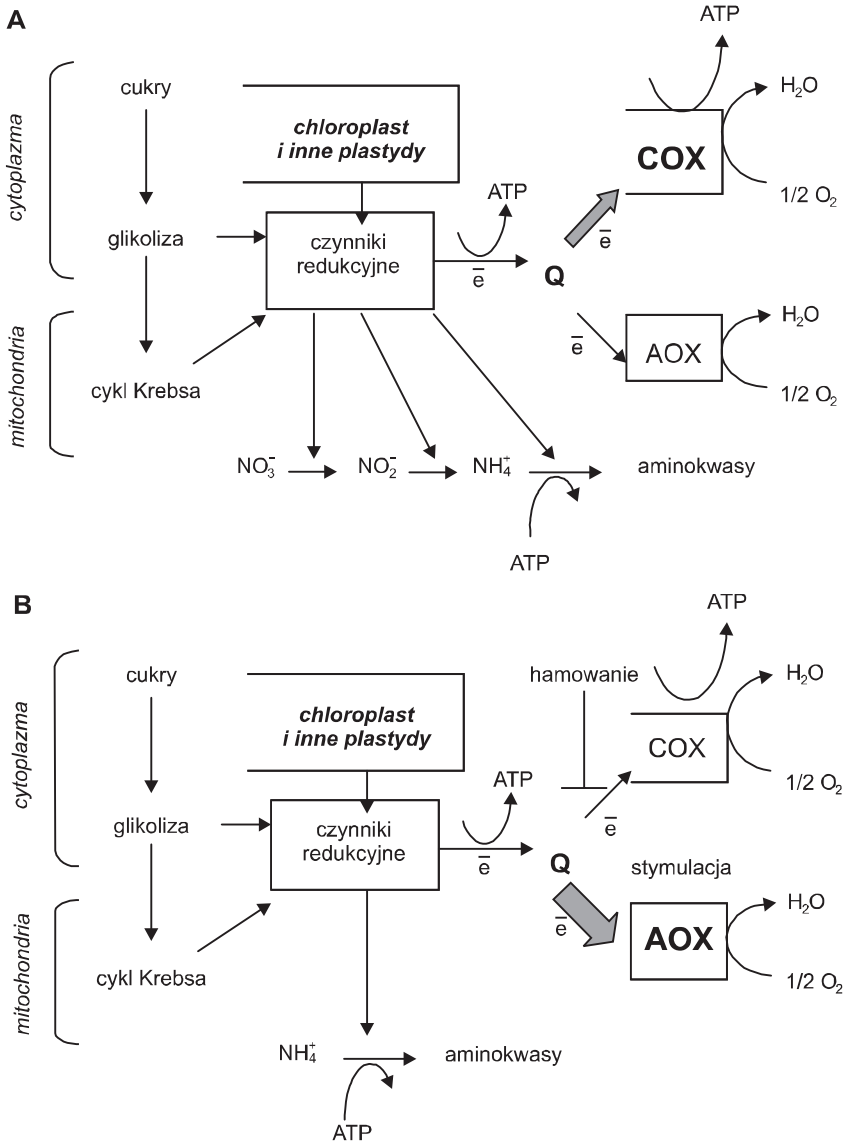
Wyniki badań ostatnich lat rzuciły nowe światło na przyczyny zróżnicowanej reakcji roślin na stresy środowiska i na udział alternatywnego szlaku oddechowego [2, 31]. Wprowadzono nowy termin – „wydajność adaptacyjna do stresu" [19] na przykład do deficytu lub nieprawidłowego odżywiania mineralnego roślin. W czasie stresów zachodzi często konieczność szybkiego i precyzyjnego reprogramowania przebiegu niektórych procesów, uruchamiającego niekiedy alternatywne drogi metaboliczne. Deficyt azotu w podłożu lub warunki uniemożliwiające dostateczne zaopatrzenie roślin w ten makroelement, powodują konieczność uruchomienia sprawnej regulacji intensywności wzrostu. Zaopatrzenie roślin w azot i w inne makro- i mikroelementy musi być skorelowane z asymilacją CO_2 i z produkcją ATP. Niekiedy w warunkach deficytu azotu roślina musi „podjąć desperacką decyzję" ograniczenia fotosyntezy lub produkcji ATP, co powoduje obniżenia intensywności wzrostu. Pozwala jednak na utrzymanie stabilnego wzrostu w określonych, niekorzystnych warunkach środowiska i umożliwia utrzymanie homeostazy całego organizmu. Zmniejszona wydajność energetyczna rośliny, zdaniem Hansena i in. [19], wiąże się ze stabilnością wzrostu. W przypadku różnych stresów: chłodu, suszy, zranienia lub deficytu fosforu, wzrasta aktywność alternatywnego szlaku oddechowego [2, 20, 31, 52, 53]. Indukowana jest wówczas ekspresja genów *aox* kodujących alternatywną oksydazę (AOX), która występuje u wszystkich roślin [31]. Wzmożona jest też indukcja genów, kodujących syntezę dehydrogenazy NAD(P) oraz białka rozprzęgającego (uncoupler proteins – UCP) umożliwiającego przebieg transportu elektronów bez syntezy ATP. Wzrasta wówczas odporność roślin na stresy, gdyż hamowane jest powstawanie reaktywnych form tlenu (ROS), czyli pośrednio rośliny są zabezpieczane przed stresem oksydacyjnym.

Deficyt fosforu u fasoli powoduje zwiększenie intensywności szlaku oksydazy alternatywnej [20, 39]. Podobne zjawiska wykazano u tytoniu w warunkach deficytu zarówno fosforu jak i azotu [43] lub tylko azotu u szpinaku [33]. Przy niskim zaopatrzeniu komórek w azot, powodującym zahamowanie syntezy białek i innych N-organicznych związków, obserwowano akumulację cukrów i niekorzystnie wzrastający stosunek C/N. Alternatywnemu szlakowi oddechowemu nie towarzyszy synteza ATP, przy jednocześnie dużym zużyciu cukrowców, jako substratów oddechowych. Intensywność oddychania takich roślin, oznaczana na podstawie ilości pochłanianego

tlenu, może być wyższa niż u roślin z pożywki z optymalnym poziomem azotu. Z tego wynika wniosek, że zwiększona aktywność AOX pośrednio powoduje obniżenie ilości cukrowców w liściach, przywracając optymalny stosunek C/N.

W innej serii doświadczeń badano reakcję zawiesin komórkowych uzyskanych z liści tytoniu na deficyt azotu i fosforu [43]. Komórki rosły w ciemności na pożywce zawierającej sacharozę jako źródło węgla. W wyniku indukcji ekspresji genów zwiększających produkcję AOX, nastąpiło reprogramowanie drogi transportu elektronów oraz wielkości syntezy ATP. Deficyt azotu i fosforu powodował zarówno hamowanie wzrostu komórek jak i drastyczne obniżenie współczynnika wydajności wykorzystania węgla (carbon use efficiency, CUE), wyrażonego w gramach suchej masy w przeliczeniu na gramy pobranego przez komórki cukru. Aby wyjaśnić znaczenie indukcji AOX w komórkach z deficytem tych dwóch podstawowych makroelementów, analogiczne doświadczenie przeprowadzono na zawiesinach komórek transgenicznych, które nie miały enzymu AOX. Ich CUE był tylko nieznacznie hamowany. Z tego wynika, że AOX uczestniczy pośrednio w modyfikacji procesu wzrostu, którego intensywność zależy zarówno od odżywiania azotem jak i od szkieletów węglowych, pochodzących w tym doświadczeniu nie z procesu fotosyntezy tylko z sacharozy dodanej do pożywki. Z powyższych badań wynika, że AOX jest enzymem ułatwiającym przetrwanie komórek w warunkach deficytu azotu i fosforu przy zachowaniu ich homeostazy.

Nawiązując do stwierdzenia, że u roślin nitrofilnych odżywianie solami amonowymi może powodować stres, Lasa i in. [24] porównali reakcję szpinaku i grochu na odżywianie jonami NO_3^- lub NH_4^+. Szpinak rosnący na pożywce z jonami amonowymi, jak już wspominano, miał zahamowany wzrost w porównaniu z roślinami żywionymi NO_3^-; u grochu nie obserwowano takiej reakcji (rys.1). U obu gatunków odżywianie NH_4^+ zwiększało intensywność oddychania, (mierzonego na podstawie ilości pobranego tlenu) jednak zwiększenie intensywności alternatywnego oddychania miało miejsce tylko u grochu. Escobar i in. [12] analizowali metabolizm azotu w mitochondriach i w plastydach *Arabidopsis*, u roślin pobierających azot w formie NO_3^- lub NH_4^+. Forma amonowa powodowała indukcję ekspresji genów *aox* i bardzo szybki wzrost aktywności AOX. Przeciwstawny efekt obserwowano u roślin odżywianych NO_3^-. Powyższy wynik autorzy tłumaczą odmiennym przebiegiem reakcji oksydo-redukcyjnych w czasie asymilacji azotanów lub jonów amonowych (rys. 4). W przypadku redukcji azotanów, bardzo aktywnych akceptorów elektronów, nie obserwowano wzmożonego oddychania alternatywnego. Tymczasem w przypadku asymilacji NH_4^+ zapotrzebowanie na NAD(P)H i inne czynniki redukujące jest znacznie mniejsze, stwarzając zagrożenie powstawania ROS. Powyższe zależności powodują ekspresję genów *aox* i syntezy AOX i kierowania transportu elektronów na drogę alternatywną. Stąd wniosek: wydaje się, że w czasie asymilacji azotu pobieranego w formie jonów amonowych, funkcja alternatywnego szlaku oddechowego polega na utrzymaniu równowagi redoks mitochondriów i plastydów. W tej bardzo wnikliwej pracy [12] i w cytowanej tam literaturze przedyskutowano też przypuszczalny mechanizm



Rysunek 4. Porównanie bilansu oksydo-redukcyjnego, syntezy ATP i udziału alternatywnego szlaku oddechowego oraz przebiegu asymilacji azotanów (A) oraz jonów amonowych (B) u *Arabidopsis* (cyt. wg [52] i [12])

zwiększonej produkcji AOX w warunkach odżywiania roślin NH_4^+, w nawiązaniu do drastycznego zakwaszania komórek. Autorzy rozważają możliwość oddziaływania wzrastającej ilości protonów, na ekspresję genów *aox*, Obecnie znane wyniki badań eksperymentalnych nie pozwalają na wyciągnięcie wniosku o istnieniu powyższej zależności.

Reasumując w dalszym ciągu brak jasnego obrazu, na czym polega istota biologicznego zróżnicowania na rośliny aminofilne i aminofobowe. Wydaje się, że kluczową rolę odgrywa współdziałanie metabolizmu węgla i azotu, zmiany aktywności hormonów i pH, być może pełniącego funkcję sygnałową w czasie stresów. zastanawiająca wydaje się regulacja alternatywnej drogi oddechowej u roślin przystosowanych wyłącznie do odżywiania się jonami amonowymi. Jak jest u nich realizowana konieczność sprawnego reprogramowania metabolizmu w celu zachowania optymalnej intensywności wzrostu np. w warunkach deficytowego zaopatrzenia w azot? Na odpowiedzi na powyższe pytanie musimy jeszcze zaczekać.

Podziękowanie

Bardzo dziękuję prof. dr hab. Barbarze Zagdańskiej za przejrzenie i przedyskutowanie niniejszej pracy. Szczególne podziękowania składam również anonimowemu Recenzentowi niniejszej pracy za bardzo cenne i wnikliwe uwagi.

Literatura

[1] Adlassing W., Perouka M., Lambers H., Lichtscheidl J.K. 2005.The roots of carnivorous plants. *Plant Soil*. 274: 127–140.

[2] Arnholdt-Schmitt B., Costa J.H., de Melo D.F. 2006. AOX – a functional marker for efficient cell reprogramming under stress? *Trends in Plant Sci*. 11(6): 281–287.

[3] Bloom A. 2005. Coordination between shoots and roots. In: Vascular transport in plants. Holbrook N.M., Zwieniecki M.A. (red.) Elsvier Academic Press: 241–256.

[4] Britto D.T., Kronzucker H.J. 2002. NH_4^+ toxicity in higher plants: a critical review. *J. Plant Physiol.* 159: 567–584.

[5] Britto D.T., Siddiqi M.Y., Glass D.M., Kronzucker H.J. 2001. Futile transmembrane NH_4^+ cycling: A cellular hypothesis to explain toxicity in plants. *PNAS* 98(7): 4255–4258.

[6] Brix H., Dyhr-Jensen K., Lorenzen B. 2002. Root-zone acidity and nitrogen source affects *Typha latifolia* L. growth and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *J. Exp. Bot*. 53(379): 2441–2450.

[7] Claussen W., Lenz F. 1999 .Effect of ammonium and nitrate on net photosynthesis, growth, and acidity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. *Plant and Soil.* 208: 95–102.

[8] Cruz. C., Bio A.F.M., Domingues-Valdivia M.D., Aparicio-Tejo P.M., Lamsfus C., Martins-Loucao M.A. 2006. How does glutamine sythetase activity determine plant tolerance to ammonium? *Planta* 223: 1068–1080.

[9] Darnell R.L., Hiss S.A. 2006. Uptake and assimilation of nitrate and iron in two Vaccinium species as affected by external nitrate concentration. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 131(1): 5–10.

[10] Duan Y.H., Zhang Y.L., Ye L.T., Fan X.R., Xu G.H., Shen Q.R. 2007. Response of rice cultivars with different nitrogen use efficiency to partial nitrate nutrition. *Ann. Bot*. 99: 1153–1160.

[11] Ellison A.M., Gottelli N.J. 2001. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends Ecol.* 16: 623–629.

[12] Escobar M.A., Geisler D.A., Rasmusson A.G. 2006. Reorganization of the alternative pathways of the *Arabidopsis* respiratory chain by nitrogen supply: opposing effects of ammonium and nitrate. *Plant J.* 45: 775–788.

[13] Ezzine M., Ghorbel M.H. 2006. Physiological and biochemical responses resulting from nitrite accumulation in tomato (*Lycopersicon esculentum* MILL. cv. Ibiza F1). *J. Plant Physiol*. 163: 1032–1039.

[14] Fang Y.Y., Babourina O., Rengel Z., Yang X.E., Pu P.M. 2007. Ammonium and nitrate uptake by the floating plant *Landolitia punctata*. *Ann. Bot.* 99: 365– 370.

[15] Forde B.G., Cole J.A. 2003. Nitrate finds a place in the sun. *Plant Physiol.* 131: 395–400.

[16] Foyer C.H., Noctor G., Lelandais M., Laeascure J.C., Valadier M.H., Boutin J.P., Horton P. 1994. Short-term effects of nitrate, nitrite and ammonium assimilation on photosynthesis, carbon partitioning and protein phosphorylation in maize. *Planta* 192: 211–220.

[17] Givan C.V. 1979. Metabolic detoxification of ammonia in tissues of higher plants. *Phytochemistry* 18: 375–382.

[18] Goyal S.S., Huffaker R.C., Lorenz O.A. 1982. Inhibitory effects of ammoniacal nitrogen on growth of radish plants. II. Investigation on the possible causes of ammonium toxicity to radish plants and its reversal by nitrate. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107(1): 130–135.

[19] Hansen L.D., Church J.N., Matheson S., McCarlie V.W., Thygerson T., Criddle R.S., Smith B.N. 2002. Kinetics of plant growth and metabolism. *Thermochimica Acta* 388: 415–425.

[20] Juszczuk I.M., Wagner A.M., Rychter A.M. 2001. Regulation of alternative oxidase activity during phosphate deficiency in bean roots (*Phaseolus vulgaris*). 2001. *Physiol. Plant.* 113: 185–192.

[21] Kant S., Kant P., Lips H., Barak S. 2007. Partial substitution of NO_3^- by NH_4^+ fertilization increases ammonium assimilating enzyme activities and reduces the deleterious effect of salinity on the growth of barley. *J. Plant Physiol.* 164: 303–311.

[22] Kielland K., McFarland J., Olson K. 2006. Amino acid uptake in decidous and coniferous taiga ecosystems. *Plant and Soil*. 288: 297–307.

[23] Kronzucker H.J., Britto D.T., Davenport R.J., Tester M. 2001. Ammonium toxicity and the real cost of transport. *Trends in Plant Science* 6(8): 335–337.

[24] Lasa B., Frechilla S., Aparicio-Tejo P.M., Lamsfus C. 2002. Alternative pathway respiration is associated with ammonium ion sensitivity in spinach and pea plants. *Plants Growth Regulation* 37: 49–55.

[25] Lu Y.X.., Li. C.J., Zhang F.S. 2005. Transpiration, potassium uptake and flow in tobacco as affected by nitrogen forms and nutrient levels. *Ann. Bot*. 95: 991–998.

[26] Masclaux-Daubresse C.,Valadier M.H., Carrayol E., Reisdorf-Cren M., Hirel. B. 2002. Diurnal changes in the expression of glutamate dehydrogenase and nitrate reductase are involved in C/N balance of tobacco source leaves. *Plant Cell Environment* 25:1451–1462.

[27] McKersie B.D., Leshem Y.Y. 1994. Stress and stress coping in cultivated plants. Kluver Acad. Publishers: 256 ss.

[28] Majerowicz N., Kerbauy G.B., Nievola C.C., Suzuki R.M. 2000. Growth and nitrogen metabolism of *Catasetum fumbriatum* (*Orchidiaceae*) grown with different nitrogen sources. *Environmental Exp. Bot.* 44: 195–206.

[29] Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Accademic Press: 889 ss.

[30] Matt P., Geiger M., Walch-Liu P., Engels C., Krapp A., Stitt M. 2001. Elevated carbon dioxide increases nitrate uptake and nitrate reductase activity when tobacco is grown on nitrate, but increases ammonium uptake and inhibits nitrate reductase activity when tobacco is grown on ammonium nitrate. *Plant, Cell Environment* 24: 1119–1137.

[31] Moore A.L., Albury M.S., Crichton P.G., Affourit C. 2002. Function of the alternative oxidase: is it still a scavenger? *Trends in Plant Science* 7(11): 478–481.

[32] Morikawa H., Higaki A., Nohno M., Takahashi M., Kamada M., Nakata M., Toyohara G., Okamura Y., Matsui K., Kitani S., Fujita K., Irifune K., Goshima N. 1998. More than a 600-fold variation in nitrogen dioxide assimilation among 217 plant taxa. *Plant, Cell and Environment* 21: 180–190.

[33] Noguchi K.O., Terashima I. 2006. Responses of spinach leaf mitochondria to low N availability. *Cell and Environment* 29: 710–719.

[34] Okamoto M., Okada K. 2004. Differential responses of growth and nitrogen uptake in four gramineous crops. *J. Exp. Bot*. 55(402): 1577–1585.

[35] Persson J., Gardeström P., Näsholm T. 2006. Uptake, metabolism and distribution of organic and inorganic nitrogen sources by *Pinus silvestris*. *J. Exp. Bot*. 57(11): 2651–2659.

[36] Peuke A.D., Jeschke D., Hartung W. 1994. The uptake and flow of C, N and ions between roots and shoots in *Ricinus communis* L. III. Long-distance transport of abscisic acid depending on nitrogen nutrition and salt stress. *J. Exp. Bot*. 45(275): 741–747.

[37] Raab T.K., Terry N. 1995. Carbon, nitrogen, and nutrient interactions in *Beta vulgaris* L. as influenced by nitrogen source, NO_3^- versus NH_4^+. *Plant Physiol.* 107: 575–584.

[38] Ruan J., Gerendas J., Hardter R., Sattelmacher B. 2007. Effect of nitrogen form and root-zone pH on growth and nitrogen uptake of tea (*Camellia sinensis*) plants. *Ann. Bot*. 99: 301–310.

[39] Rychter A.M., Mikulska M. 1990. The relationship between phosphate status and cyanide-resistant respiration in bean roots. *Physiol. Plant*. 79: 663–667.

[40] Sakakibara H 2006. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Ann. Rev. Plant Biol*. 57: 431–449.

[[41] Salisbury F.B., Marinos N.G. 1985. The ecological role of plant growth substances. W: Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Pirson A. & Zimmermann M.H. (red.), Springer Verlag, Berlin-Heidelberg 11: 707–766.

[42] Schortemeyer M., Stamp P., Feil B. 1997. Ammonium tolerance and carbohydrate status in maize cultivars. *Ann. Bot*. 79: 25–30.

[43] Sieger S.M., Kristensen B.K., Robson C.A., Amirsadeghi S., Eng E.W.Y., Abdel-Mesih A., Moller I.M., Vanierberghe G.C. 2005. The role of alternative oxidase in modulating carbon use efficiency and growth during micronutrient stress in tobacco cells. *J. Exp. Bot.* 56(416): 1499–1515.

[44] Starck Z. 2005. Reakcja roślin na abiotyczne stresy środowiskowe – aklimatyzacja i adaptacja. *Łąkarstwo w Polsce* 8: 173–184.

[45] Starck Z. 2006. Różnorodne funkcje węgla i azotu w roślinach. *Kosmos* 55(2–3): 243–257.

[46] Stoimenova M., Igamberdiev A.U., Gupta K.J., Hill R.D. 2007. Nitrite driven anaerobic ATP synthesis in barley and rice root mitochondria. *Planta* 226: 465–474.

[47] Taiz L., Zeiger E. 2002. Plant Physiology. Ed. III. Sinauer Associates Inc. Publ. Sunderland.

[48] Takei K., Takahashi T., Sugiyama T., Yamaya T., Sakakibara H. 2002. Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: a signal transduction pathway mediated by cytokinin. *J. Exp. Bot.* 53(370): 971–977.

[49] Takei K., Ueda N., Aoki K., Kuromori T., Hirayama T., Shinozaki K., Yamaya T., Sakakibara H. 2004. AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosyntesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*. 45(8): 1053–1062.

[50] Taylor A.R., Bloom A.J. 1998. Ammonium, nitrate, and proton fluxes along the maize root. *Plant, Cell and Environment* 21: 1255–1263.

[51] Van den Berg L.J.L., Dorland E., Vergeer P., Hart M.A.C., Bobbink R., Roelofs J.G.M. 2005. Decline of acid-sensitive plant species in heathland can be attributed to ammonium toxicity in combination with low pH. *New Phytologist.* 166: 551–564.

[52] Vanlerberghe G.C., Ordog S.H. 2002. Alternative oxidase: integrating carbon metabolism and electron transport in plant respiration. W: Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism. Foyer C.H., Noctor G. (red.) Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.

[53] Wagner A.M., Krab K. 1995. Alternative respiration pathway in plants: role and regulation. *Physiol. Plant*. 95: 318–325.

[54] Walch-Liu P., Neumann G., Bangerth F., Engels C. 2000. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *J. Exp. Bot*. 51(343): 227–237.

[55] Waterworth W.M., Bray C.M. 2006. Enigma variations for peptides and their transporters in higher plants. *Ann. Bot*. 98: 1–8.

[56] Wilkinson S., Bacon M.A., Davies W.J. 2007. Nitrate signaling to stomata and growing leaves: interactions with soil drying, ABA, and xylem sap pH in maize. *J. Exp. Bot*. 58(7): 1705–1716.

Stresses provoked by incorrect nitrogen nutrition in plants

Key words: nitrate, ammonium, nitrogen deficit, alternative respiration, pH, hormones

Nitrogen sources include the inorganic ions, mostly nitrate and ammonium and organic substances. The majority of species prefer NO_3^- than NH_4^+ due to ammonium toxicity or other negative effects on plants. In several species ammonium inhibits photosynthesis and growth. Acidification and dissipation of proton gradient inside the cell compartments are fundamental causes of ammonium detrimental effects; it is also connected with decreased uptake of potassium and other cations. Increased nitrate concentration in xylem sap during deficient, optimal and supra-optimal level affects

pH of xylem sap, ABA and cytokinins content; in consequence the intensity of leaf growth is affected. In plants with limited N content , there is a drastic increase of ABA, decrease of cytokinins and stimulates *aox* gene expression. Nitrate and ammonium have strong and opposing effects on respiratory bypasses. Alternative respiratory pathway prevents of ROS formation; AOX production is stimulated in ammonium fed plants. It is the result of changes in the demand for reducing equivalents and ATP during assimilations of nitrate or ammonium.

Postępy Nauk Rolniczych nr 1/2008: 43–56

Komórki graniczne korzenia i ich rola w interakcjach roślina–mikroorganizmy glebowe*

Jolanta Jaroszuk-Ściseł, Ewa Kurek
Zakład Mikrobiologii Środowiskowej, Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej
20-033 Lublin,
ul. Akademicka 19,
e-mail: jaros@biotop.umcs.lublin.pl

Słowa kluczowe: komórki graniczne korzenia (KGK), ryzosfera, interakcje KGK–mikroorganizmy, chemoatraktacja, symbionty, patogeny, nicienie

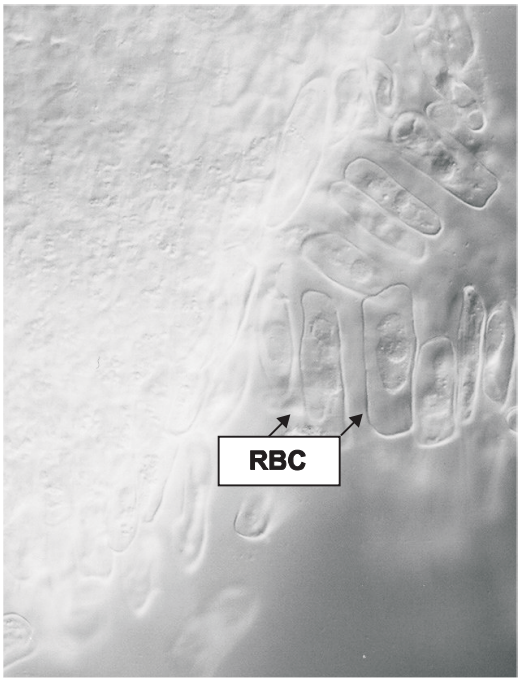
Wprowadzenie

Komórki graniczne korzenia – KGK (ang. root border cells – RBC) to żywe komórki uwolnione podczas jego wydłużania w glebie z najbardziej zewnętrznej warstwy komórek czapeczki [1, 13, 15, 42]. Jest to nowa nazwa dla opisywanych wcześniej w literaturze złuszczonych komórek korzenia. Zmiana nazwy jest uzasadniona poznanymi właściwościami fizjologicznymi tych komórek i funkcją jaką spełniają one w strefie korzeniowej. Ich rzeczywista rola w oddziaływaniu na liczebność i strukturę zespołu mikroorganizmów zasiedlających strefę korzeniową i ich interakcje z rośliną jest bardziej złożona i różnorodna niż przypisywana dotychczas złuszczonym komórkom korzenia funkcja źródła związków odżywczych dla drobnoustrojów glebowych [2, 3, 8, 27, 41, 48].

Charakterystyka komórek granicznych korzenia

Proces tworzenia KGK rozpoczyna się, gdy korzeń osiąga długość 5 mm. Ich liczba wzrasta wraz z wydłużaniem się korzenia do osiągnięcia przez niego długości 24 mm [15]. Badania cytologiczne wierzchołków korzeniowych wskazują, że liczba tworzonych przez pojedynczy korzeń w okresie 24 godz. komórek granicznych i ich żywotność po uwolnieniu do środowiska u roślin należących do tej samej rodziny są

* Publikacja w ramach projektu badawczego MNiSW nr 3PO6R 01025.



Rysunek 1. Komórki graniczne uwolnione z czapeczki korzenia 3-dniowej siewki *Secale cereale* L.
Skala: 1 cm = 25 μm (fot. J. Jaroszuk-Ściseł, K. Winiarczyk)

zbliżone. Jest to związane z występującym w roślinie typem organizacji merystemu czapeczki korzenia. Wydaje się, że zamknięty typ merystemu, tzn. zawierający trzy oddzielne piętra komórek inicjalnych, nie sprzyja intensywnej produkcji komórek granicznych, systemy zaś w różnym stopniu otwarte, tzn. zawierające mniej niż trzy piętra komórek inicjalnych, sprzyjają ich tworzeniu [13].

Nie stwierdzono tworzenia KGK u dwóch rodzin: *Brassicaceae* i *Chenopodiaceae* [5, 13, 42]. Znikoma ich liczba jest uwalniana z czapeczki gatunków z rodzin *Solanacea* i *Amaranthaceae* (około 200), 50-krotnie więcej zaś (około 11000) przez gatunki należące do rodzin *Pinaceae* i *Malvaceae* [1, 15]. Liczba ta nie zmienia się dopóki komplet komórek nie zostanie uwolniony z powierzchni czapeczki. W przypadku *Solanaceae* żywotność zachowuje 50–60% natomiast u *Gramineae* (*Poaceae*) ponad 95% uwolnionych komórek granicznych [15, 38]. Uwolnione z czapeczki komórki graniczne różnią się fenotypowo od komórek w korzeniu (rys. 1) [40]. Są dwukrotnie dłuższe, mają zlignifikowaną wtórną ścianę komórkową, zmiany w aparacie Golgiego wskazujące na ich obniżoną zdolność wydzielniczą [38], a także ich profil białkowy różni się od tego z komórek pobranych z wierzchołka korzeniowego [15, 25]. Zidentyfikowano dwa geny zaangażowane w powstawanie KGK [18, 37, 43, 46]. Gen *psugt1* kodujący UDP-glukozylotransferazę jest odpowiedzialny za podział komórek merystemu czapeczki zaś gen *rcpme1* kodujący metyloesterazę pektynową (PME) jest odpowiedzialny za uwalnianie komórek granicznych z peryferii czapeczki [37, 43, 46].

Gdy specyficzna dla gatunku liczba KGK zakumuluje się na peryferiach czapeczki mitoza w obrębie jej merystemu, lecz nie w merystemie apikalnym, ulega supresji [7]. Po usunięciu KGK, np. poprzez zanurzenie wierzchołka korzeniowego w wodzie, wznowienie podziałów mitotycznych w merystemie czapeczki można zaobserwować już po 5 min [5]. Jednocześnie ze wznowieniem tworzenia KGK w generowanych komórkach w ciągu 15 min rozpoczynają się zmiany w ekspresji genów. Profil mRNA zmienia się przez okres 60 min od usunięcia KGK [44], a różnice w profilu białkowym można już stwierdzić w komórkach jeszcze nieoddzielonych od czapeczki [6].

W badaniach na materiale pochodzącym z lucerny wykazano, że możliwe jest przekształcenie się KGK w tkankę kalusową w wyniku wielokrotnych podziałów w podłożu odżywczym uzupełnionym regulatorami wzrostu. Po przeniesieniu kalusów do podłoża pozbawionego regulatorów wzrostu uzyskano regenerację tylko korzeni [14].

Komórki graniczne są tymi elementami korzenia, które w pierwszej kolejności reagują na warunki glebowe (czynniki środowiskowe) [29, 32]. Uwolnione z czapeczki KGK są obecne tylko w warstwie 1,0–2,0 mm gleby przylegającej do korzenia, a ich liczba uwalniana w okresie 24 godz. zależy od jej struktury [23, 49]. W glebie piaszczystej luźnej ich liczba jest wystarczająca do pokrycia około 10% powierzchni czapeczki korzenia, natomiast w glebie zwięzłej wytworzonej z piasku może być wystarczająca do pokrycia całej powierzchni czapeczki. KGK pozostające, w wyniku przesuwania się rosnącego korzenia, w glebie poza strefą uwalniania, mogą pokrywać także około 45% strefy elongacji. Badania Iijima i in. [24] wykazały, że dzienne uwalnianie KGK z pojedynczego wierzchołka korzenia kukurydzy może się zwiększyć z 1930 do 3220, gdy zwiększa się opór mechaniczny gleby. Zwiększeniu liczby uwalnianych KGK towarzyszy zwiększone wydzielanie śluzu. Zapewnia to dodatkowe smarowanie powierzchni stycznej pomiędzy cząstkami gleby i powierzchnią czapeczki. KGK i wydzielany przez nie śluz redukują tarcie powierzchni czapeczki o otaczające cząstki gleby.

Stwierdzono, że zwiększone stężenie CO_2 w strefie korzeniowej grochu powodowało podwyższenie w stosunku do charakterystycznej dla rośliny liczby tworzonych KGK [15, 17]. Inny czynnik zewnętrzny to temperatura, na której podwyższenie reagują rośliny zależnie od gatunku [15, 18, 32, 37].

Znajdujące się w środowisku KGK muszą korzystać ze związków organicznych wydzielin korzeniowych, głównie otaczającego je śluzu, dla zapewnienia swojej aktywności metabolicznej, gdyż ich wewnątrzkomórkowe zapasy skrobi i lipidów są niewystarczające [11]. W strefie korzeniowej konkurują więc one z zasiedlającymi ją mikroorganizmami o składniki odżywcze, przede wszystkim o te zawarte w wydzielinach korzeniowych.

Metabolity komórek granicznych wydzielane do środowiska charakteryzują się bardzo różnorodną aktywnością biologiczną. Obejmuje ona funkcje sygnałów regulujących podziały mitotyczne w czapeczce, ekspresję genów w roślinie i w mikro-

organizmach zasiedlających strefę korzeniową, a także wzrost mikroorganizmów ryzosferowych [37, 43–47]. Zewnątrzkomórkowe produkty metabolizmu KGK to także chemoatraktanty dla mikroorganizmów i nicieni korzystnie lub szkodliwie oddziałujących na wzrost roślin, a także białka o aktywności enzymatycznej i polisacharydy [10, 15–17, 50, 51].

Opisane wyżej właściwości KGK czynią je aktywnymi bezpośrednimi uczestnikami interakcji rośliny z patogenami grzybowymi, bakteryjnymi i nicieniami lub pośrednimi poprzez wydzielanie do środowiska substancji sygnałowych warunkujących asocjacje mutualistyczne roślin i mikroorganizmów i modyfikowanie składu i struktury zespołu mikroorganizmów zasiedlających strefę korzeniową przez metabolity wydzielane do środowiska [16, 17].

Oddziaływanie KGK na liczebność i jakość zespołu mikroorganizmów w strefie korzeniowej

Strefa korzeniowa roślin jest obficie zasiedlona przez mikroorganizmy, których wzrost i aktywność metaboliczna zależą istotnie od wydzielin roślinnych. W zespole mikroorganizmów ryzosferowych występują: 1) saprofity nie przynoszące szkody roślinie, 2) organizmy wolnożyjące i symbionty korzystnie oddziałujące na ich wzrost a także 3) patogeny i pasożyty [21]. Prawidłowy rozwój rośliny w dużym stopniu zależy od jej zdolności do odróżnienia tych trzech typów organizmów, tzn. uruchomienia indukowanych mechanizmów obrony przed patogenami bez utraty zdolności do wchodzenia w korzystne interakcje symbiotyczne [2]. Skuteczność mechanizmów obronnych powoduje, że jedynie nieliczne z organizmów zasiedlających ryzosferę wchodzą w interakcje pasożytnicze ze specyficznymi gatunkami roślin i stają się patogenami [2].

Skład i biologiczna aktywność materiału dostarczanego przez rośliny do strefy korzeniowej zależą od genotypu rośliny, natomiast to czy dany składnik wydzielin korzeniowych może być wykorzystywany przez mikroorganizm jest determinowane genotypem tego mikroorganizmu. Wykazano, że KGK i związane z nimi wydzieliny, w tym śluz, mogą stanowić do 98% bogatego w węgiel materiału wydzielanego przez rośliny do strefy korzeniowej. Wśród nich jest ogromna różnorodność substratów wykorzystywanych jako substancje odżywcze, związków biologicznie aktywnych wpływających na wzrost, ekspresję genów lub działających także jako atraktanty lub repelenty dla mikroorganizmów [15]. Liczebność i jakość zespołu mikroorganizmów obecnych w ryzosferze będą więc kształtowane w zależności od zdolności tych mikroorganizmów do wykorzystywania jako źródło węgla i energii poszczególnych związków uwalnianych przez KGK lub reakcji na nie jako atraktanty lub repelenty. Nie wszystkie mikroorganizmy mogą wykorzystywać np. galaktozę uwolnioną do środowiska z polisacharydów tworzących śluz (mucilage) przez zewnątrzkomórkową

galaktozydazę KGK. Także nie wszystkie mikroorganizmy ryzosferowe reagują chemotaktycznie na obecność tego cukru w środowisku [15].

KGK jednego z gatunków nawrotu (*Lithospermum erythrorhizon*) syntetyzują konstytutywnie naftochinonowe biocydy szikoniny [4]. W obecności czynników stresowych abiotycznych (np. zwiększone stężenie $CuSO_4$) lub biotycznych (rosnąca lub traktowana termicznie grzybnia patogenów) synteza tych biocydów może wzrosnąć 30-krotnie i być rozszerzona także na włośniki, a produkowane szikoniny uwalniane do środowiska. Charakteryzują się one szerokim spektrum aktywności w stosunku do mikroorganizmów glebowych, jakkolwiek wrażliwość na nie bakterii i grzybów należących do poszczególnych gatunków jest zróżnicowana. Najwyższą efektywnością biocydalną charakteryzują się dwie pochodne szikoniny acetylo-szikonina i β-hydroksyizopentailo-szikonina [4].

Rola KGK w kształtowaniu składu i struktury zespołu ryzosferowego może mieć szczególne znaczenie w środowisku zanieczyszczonym. Wykazano [29], że KGK uwolnione z czapeczki korzeniowej jęczmienia i fasoli [39] w obecności Al wydzielały do podłoża zwiększone ilości śluzu (mucilage). Obniżenie w takiej sytuacji toksyczności Al dla roślin i prawdopodobnie dla mikroorganizmów autorzy przypisują chelatowaniu tego pierwiastka przez składniki śluzu. Glin hamuje wzrost korzenia jedynie gdy ma kontakt z 2–3 mm jego strefą wierzchołkową. Llugany i in. [28] przedstawili dowody, że zwiększone uwalnianie KGK z korzeni *Silene armeria* L. chroniło czapeczkę korzeniową przed toksycznością Cu. Mechanizm ochronnego działania KGK był w tym przypadku inny. KGK uwalniane przy wysokim stężeniu Cu w środowisku miały zwiększoną przepuszczalność membran pozwalającą na akumulację Cu w ich wnętrzu, ograniczając w ten sposób kontakt z nią komórek czapeczki.

Wpływ KGK na kolonizację korzenia

Korzeń nie jest jednakowo podatny na całej swojej długości na infekcję przez patogeny, kolonizację przez mikroorganizmy glebowe czy symbionty. Obszar podatny na infekcje to strefa elongacji, starsze zaś bardziej dojrzałe fragmenty korzenia jak też wierzchołki nie są infekowane [12].

Mechanizm tej specyficznej lokalizacji infekcji nie jest w pełni wyjaśniony. Woo i in. [45] wykazali, że zablokowanie u lucerny ekspresji genu *psugt1* (kodującego UDP-glukozylotransferazę) powodowało wydłużenie cyklu komórkowego w korzeniu do 48 godz. i prawie całkowite zahamowanie tworzenia KGK (liczebność tworzonych KGK spadała o ponad 99%). W tych warunkach wierzchołek korzenia mógł być infekowany przez grzyb patogeniczny *Nectria haemotococca* (anamorph: *Fusarium solani* f. sp. *pisi*), a częstotliwość tworzenia brodawek przez *Sinorhizobium meliloti* obniżyła się 4–krotnie. Zablokowanie ekspresji tego genu nie miało natomiast wpływu na częstotliwość infekcji przez grzyb patogeniczny w regionie elongacji ani na wczesne stadia infekcji przez bakterie brodawkowe i morfologię tworzo-

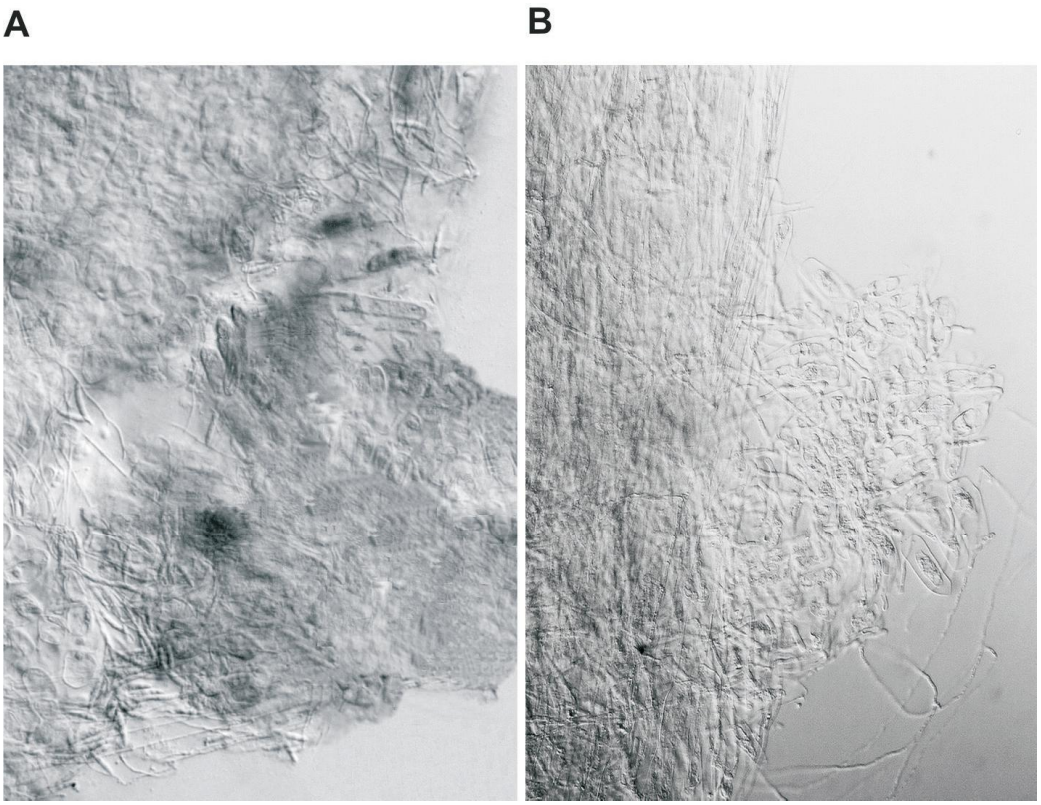
nych brodawek. Badania nad kolonizacją korzeni kukurydzy przez *Pseudomonas fluorescens* SWB 25 wykazały, że zasiedlanie wierzchołka korzeniowego było możliwe tylko po usunięciu czapeczki [22]. Dane te wskazują, że brak kolonizacji i infekcji wierzchołka korzenia jest związany z uwalnianiem przez ten obszar wysokocząsteczkowego śluzu syntetyzowanego przez komórki wydzielnicze korzenia, KGK syntetyzujących i eksportujących niskocząsteczkowe białka oraz polisacharydów ściany komórkowej i innych składników strukturalnych degradowanych podczas uwalniania KGK [51]. Komórki graniczne i zasocjowany z nimi śluz całkowicie zapobiegają kolonizacji i infekcji tego fragmentu korzenia pełniąc prawdopodobnie funkcję powierzchni zastępczej w stosunku do czapeczki lub warstwy separującej, niedopuszczającej do kontaktu powierzchni czapeczki z mikroorganizmami [22].

Czapeczka korzeniowa obejmująca odcinek wierzchołka korzenia długości 2–3 mm to skomplikowany, dynamiczny i wyspecjalizowany system komórek [17]. Jest ona odpowiedzialna za eksport do strefy korzeniowej wydzielin korzeniowych i pobieranie przez roślinę mineralnych związków odżywczych [8, 37, 42], odbieranie sygnałów i odpowiedź rośliny na bodźce biotyczne i abiotyczne pochodzące ze środowiska [20, 26, 30], kierunek wzrostu korzenia i ułatwianie mu penetracji gleby [3, 15].

Interakcje KGK z patogenami grzybowymi i bakteryjnymi

Mechanizm ochrony wierzchołka korzenia przez KGK przed infekcją polega na ich działaniu jako atraktant, co umożliwia utrzymywanie patogenów z dala od tej istotnej dla rośliny struktury [15, 17]. W przypadku patogenów grzybowych są one zatrzymywane w strukturze przypominającej mufkę (ang. mantle), występującą w symbiozie ektomikoryzowej, tworzoną przez sieć strzępek oddziałujących z KGK (rys. 2). Obserwacje mikroskopowe wykazały, że mufka otaczała wierzchołki ok. 80% korzeni *Pisum sativum* L. po wprowadzeniu do strefy korzeniowej patogenicznego grzyba (*Nectria haematococca*). Po mechanicznym usunięciu mufki znajdujący się pod nią wierzchołek był wolny od infekcji. Mufka tworzyła się tylko w reakcji KGK z patogenami, a patogen wchodził w taką interakcję tylko z KGK rośliny gospodarza [12].

Nie stwierdzono aktywacji genów kodujących syntezę metabolitów warunkujących odporność roślin na infekcje mikrobiologiczne w komórkach wierzchołka korzeniowego pokrytego mufką utworzoną z KGK zainfekowanych patogenem. W zainfekowanych wierzchołkach stwierdzono natomiast jednoczesną aktywację genów warunkujących odporność (kodujących: β-1,3 glukanazy, chitynazy, kluczowe enzymy biosyntezy fitoaleksyn, takie jak amoniakoliaza fenyloalaninowa – PAL i syntaza chalkonu – CHS oraz enzym HMM-3-o-metylotransferazę 6a-hydroksymaakiainy – katalizujący ostatni etap biosyntezy pisatyny) oraz kodującego metyloesterazę pektynową. Indukcja tego ostatniego genu jest zwykle skorelowana ze wznowioną produkcją KGK, a jej aktywność konieczna dla separacji KGK z czapeczki korzeniowej [12, 47].



Rysunek 2. Mufki utworzone z komórek granicznych uwolnionych z 3-dniowych siewek *Secale cereale* L. i strzępek *Fusarium* spp. 48 h po infekcji makrosporami: A – *F. culmorum* (szczep DEM 37, CBS Accession No 120103), B – *F. graminearum* (szczep DEM 36, CBS Accession No 120102) powiększenie 400x (fot. J. Jaroszuk-Ściseł, K. Winiarczyk)

Uzupełnienie wodnej zawiesiny konidiów dwóch fitopatogenów świerka pospolitego (*Picea abies*): *Fusarium* spp. i *Cylindrocarpon* spp. (wyizolowanych z korzeni jego siewek) komórkami granicznymi tej rośliny stymulowało kiełkowanie konidiów [10]. W takiej zawiesinie już po 12 godz. wykiełkowało 90–100% konidiów, podczas gdy w nieobecności KGK po 96 godz. wykiełkowało 50% konidiów *Fusarium* i tylko 35% konidiów *Cylindrocarpon*. Podobny efekt stymulacyjny uzyskano, gdy konidia zamiast w wodzie kiełkowały w roztworze ekstraktu maltozowego. Nie stwierdzono stymulacji kiełkowania konidiów w obecności wierzchołków korzeniowych pozbawionych KGK lub w obecności KGK uzyskanych z siewek wykiełkowanych w roztworze 1,5 mM $AlCl_3$. Według autorów obserwacje te sugerują, że w warunkach glebowych KGK pełnią funkcję pułapek dla patogenów, wabiąc konidia, stymulując ich kiełkowanie i umożliwiając wzrost w obrębie ich skupień, co pozwala na utrzymanie patogenów z dala od niezainfekowanego wierzchołka.

Podobną interakcję można było także zaobserwować między uwalnianymi KGK a bakteryjnymi patogenami. Bakterie patogeniczne (*Agrobacterium tumefaciens*) rosły na skupiskach uwolnionych KGK, lecz nie na powierzchni korzenia [19].

W ścianie komórek granicznych szkarłatka (*Phytolacea americans*) Park i in. [33] stwierdzili obecność białka PAP-H, należącego do enzymów inaktywujących rybosomy (RIPs). Białka te są N-glikozydazami usuwającymi specyficznie adeninę z konserwatywnego wyeksponowanego na powierzchni rybosomu fragmentu S/R pętli w 28S rRNA hydrolizując wiązanie N-C. Zapobiega to wiązaniu kompleksu EF-2-GTP z pętlą S/R, co powoduje zahamowanie syntezy białek i prowadzi do śmierci komórki. Białka RIPs powodowały depurynację rybosomalnego RNA ssaków, roślin, bakterii i grzybów. Wykazano jednak specyficzność działania określonych RIPs w stosunku do substratów rybosomowych pochodzących z różnych źródeł. Ta specyficzność substratowa sugeruje, że interakcja ta zależy prawdopodobnie od konformacji rybosomu wrażliwego organizmu. Oczyszczony preparat PAP-H powodował in vitro depurynację rRNA *Trichoderma resei* i *Rhizoctonia solani*, jakkolwiek do zahamowania wzrostu tych grzybów konieczne było współdziałanie PAP-H ze składnikami wydzielin korzeniowych. Współdziałanie obecnych w wydzielinach chitynazy, β-1,3-glukanazy i proteazy ułatwiało PAP-H penetrację grzybowej ściany komórkowej [33].

KGK produkują i wydzielają specyficzne zewnątrzkomórkowe substancje sygnałowe, które mogą być atraktantami lub repelentami, kontrolować ekspresję genów i wzrost organizmów glebowych, ale każda z tych aktywności jest specyficzna dla gatunku rośliny i dla genotypu mikroorganizmu. Zoospory *Pythium dissotocum* są nieustannie i specyficznie wabione do KGK bawełny. Zoospory przechodzą w stadium endocyst i penetrują komórki graniczne w ciągu minut. Podobnie *P. catenulatum* rozpoznaje i trawi KGK ogórka. Zoospory *P. catenulatum* nie rozpoznają KGK bawełny, a zoospory *P. dissotocum* nie reagują na KGK ogórka. Rozwój tych patogenów w uwalnianych z czapeczki KGK umożliwia ochronę wierzchołka korzeniowego przed infekcją [15].

Ochronna rola KGK przed inwazją nicieni

Rola ta polega na wabieniu, a następnie indukowaniu przejściowego stanu bezruchu nicieni pozwalającego, aby w tym czasie wierzchołek, w wyniku wzrostu korzenia, znalazł się poza strefą zagrożenia ich atakiem [17, 50]. Badania wskazują, że in vitro wabienie patogenicznych nicieni, powodujących guzowatość korzenia, przez ryzodepozyty (obejmujące KGK, zaasocjowany z nimi śluz i pozakomórkowe wydzieliny korzeniowe) jest gatunkowo specyficzne [17, 35, 48, 50]. Zhao i in. [50] przeprowadzili kompleksowe badania nad interakcją młodocianych form J2 nicienia *Meloidogyne incognita* z trzema gatunkami roślin motylkowatych i kukurydzą. W doświadczeniach z użyciem całych roślin nicienie gromadziły się tylko wokół wierzchołka korzeniowego grochu. Zgromadzone wokół uwolnionych KGK nicienie

w okresie 15–30 min traciły przejściowo ruchliwość na okres 24 do 72 godz. w zależności od odmiany rośliny. Gdy zamiast całych roślin użyto wydzielin wierzchołka korzenia (KGK i zaasocjowane z nimi wydzieliny) działały one jak atraktanty bez względu na gatunek rośliny i ponad 80% osobników traciło ruchliwość. Gdy doświadczenie z tym materiałem roślinnym przeprowadzano w podłożu piaskowym, to był on repelentem dla nicieni. Po rozfrakcjonowaniu materiału uwolnionego z korzenia na KGK, ich wydzieliny i pozostały materiał okazało się, że wydzieliny KGK nie miały wpływu ani na wylęganie nicieni z jaj, ani same nie były atraktantem ani czynnikiem wywołującym brak ruchliwości. Podobnie, brak wpływu na zachowanie nicieni *Radopholus similis* stwierdzono w przypadku ryzodepozytów (KGK i zaasocjowane z nim wydzieliny korzeniowe) roślin banana wyrosłych w glebie [48]. Przedstawione informacje wskazują, że wstępne rozpoznanie gospodarza przez nicienie wymaga sygnalizacji z korzenia. Nie jest dokładnie zbadane, jaka jest specyficzna rola KGK uczestniczących w tym procesie. Wykazano [35], że same KGK są mało efektywnymi atraktantami w tym sensie, że nicienie nie zmieniały kierunku ruchu do KGK, ale poruszały się dwukrotnie szybciej, gdy znalazły się w bezpośredniej ich bliskości.

Rola KGK w ustalaniu mutualistycznej interakcji roślina – mikroorganizm

Związki chemiczne uwalniane przez KGK mogą wpływać na ekspresję bakteryjnych genów koniecznych dla ustalenia asocjacji mutualistycznej roślina–mikroorganizm [51]. W doświadczeniach wykorzystano KGK grochu, kukurydzy lub lucerny jako źródło czynników indukujących ekspresję genów istotnych dla ustalenia interakcji mikroorganizm–roślina [16]. Zastosowano szczepy bakterii, w których ekspresja genu reporterowego (*lacZ* pochodzącego z *E. coli*) była pod kontrolą promotorów: *virE* (warunkującego patogeniczność *Agrobacterium tumefaciens*), operonu *nod(ABCIJ) Rhizobium leguminosarum* var. *vici* (konieczny do brodawkowania grochu) i *nodC R. meliloti* (niezbędny dla nodulacji lucerny). Do doświadczeń włączono także autoindukcyjny gen *phzB* kodujący syntezę antybiotyku fenazyny u *Pseudomonas aureofaciens*. Chociaż wydzieliny KGK stymulowały namnażanie komórek bakteryjnych, to ich aktywność indukująca ekspresję genów *virE* i nodulacji (*nodABCIJ* i *nodC*) nie była skorelowana z ich wpływem na namnażanie bakterii. Obserwowano różny poziom indukcji ekspresji tych genów w zależności od pochodzenia użytych KGK. Nie zaobserwowano natomiast indukcji ekspresji genu *phzB*. Jedynym przypadkiem indukcji bezpośrednio skorelowanej z zakresem gospodarza była indukcja ekspresji genu *nodC R. meliloti* przez KGK lucerny. W takim homologicznym układzie aktywność indukowanej β-galaktozydazy była dwukrotnie wyższa niż przy użyciu KGK grochu, który nie jest gospodarzem dla *R. meliloti*. Aktywność β-galaktozydazy wzrastała wraz ze zwiększaniem liczby KGK w mieszaninie inkubacyjnej, gdy ich stężenie przekraczało 2000 KGK ml^{-1}. Indukcja genów

rizobialnych przez KGK była wrażliwa na temperaturę inkubacji. Najwyższy poziom indukcji operonu *nod(ABCIJ) R. leguminosarum* bv. *vici* stwierdzono w temperaturze 10°C natomiast przy użyciu KGK lucerny w temp. 28°C i była ona wyższa niż spowodowana w tej temperaturze przez KGK gospodarza. Badania te wykazały także, że KGK roślin motylkowatych wydzielały metabolity indukujące ekspresję genu reporterowego w zawiesinie nie zawierającej rizobiów. Jednak, podobnie jak w przypadku całych roślin motylkowatych [36], poziom syntezy tych metabolitów zwiększał się istotnie podczas ko-inkubacji KGK z rizobiami.

Wprowadzenie genu reporterowego do rizobiów pozwoliło także wykazać, że różne segmenty korzenia uwalniają do środowiska metabolity stymulujące lub hamujące ekspresję genów istotnych dla ustalenia symbiozy motylkowatych i *Rhizobium*. W testach płytkowych podczas wzrostu siewek lucerny na powierzchni agaru pokrytego „murawą" *R. meliloti* zawierającego *F(lacZ-nodC)* stwierdzono, że metabolity indukujące syntezę β-galaktozydazy były uwalniane z korzenia na odcinku między wierzchołkiem a pierwszym wykształconym włośnikiem [34]. Gdy na płytkę agarową pokrytą wzrostem *R. trifolii* zawierającym fuzję *lacZ-nodA* wprowadzono siewki *Trifolium repens* także obserwowano indukcję syntezy β-galaktozydazy w strefie tworzenia włośników powyżej wierzchołka korzenia i hamowanie ekspresji genu reporterowego wokół wierzchołka korzeniowego [9]. Wysokie stężenie metabolitów hamujących ekspresję genów nodulacji w obrębie wierzchołka korzeniowego i stymulujących ten proces w strefie tworzenia włośników odzwierciedla zdarzenia w procesie infekcji motylkowatych przez rizobia. Strefa włośnikowa korzenia jest najbardziej podatna na infekcje. Wierzchołek natomiast to segment korzenia istotny dla jego funkcjonowania i chroniony przed infekcją zarówno symbiontów jak i patogenów. Jest to strefa tworzenia KGK, których udział w ochronie czapeczki korzenia z wykorzystaniem różnych mechanizmów został wielokrotnie opisany [7].

Mimo że nie mamy pełnej wiedzy, jakie fizjologiczne i ekologiczne czynniki determinują mikoryzowy status roślin poszczególnych gatunków lub rodzin, to jedna z hipotez sugeruje, że zdolność roślin do wchodzenia w interakcję AM może być związana z ich zdolnością do produkcji KGK. Dotychczas dysponujemy jedynie pośrednimi dowodami na zaangażowanie KGK w ustalanie tej symbiotycznej interakcji między rośliną a grzybem. Rośliny należące do dwóch rodzin *Brassicacae* i *Chenopodiacae* [5, 13, 42], nie tworzących KGK, nie wchodzą także w AM. Rośliny należące do rodzin *Amaranthacae* i *Solanacae* tworzą podobną małą liczbę KGK [1, 15] i są umiarkowanie mikotroficzne. Inną obserwacją także wskazującą na rolę KGK w ustalaniu tego typu symbiozy jest stwierdzenie obecności w ekstraktach alkoholowych KGK marchwi (*Daucus carota*) czynnika stymulującego rozgałęzianie końców strzępek grzyba AM *Gigaspora gigantea*. Takie zmiany w strzępkach są pierwszym objawem rozpoznawania partnerów tej symbiozy. Do korzenia gospodarza docierają tylko rozgałęzione strzępki [31].

Podsumowanie

Zidentyfikowane właściwości komórek granicznych, różniące się wyraźnie od komórek pozostających w czapeczce, pozwalają na ich traktowanie jako istotnego składnika systemu korzeniowego współdziałającego bezpośrednio lub pośrednio z mikroorganizmami zasiedlającymi strefę korzeniową. Badania przeprowadzone in vitro wykazały, że wydzielane przez nie do środowiska metabolity mogą decydować w dużym stopniu o liczebności i jakości mikroorganizmów w ryzosferze uwalniających je roślin. Bardzo ważną ich funkcją jest ochrona czapeczki korzenia przed infekcją patogenów i przed atakiem szkodników. Wiele wskazuje, że ich metabolity decydują także o ustalaniu mutualistycznych interakcji między rośliną a bakteriami (*Rhizobium*) i grzybami (mikoryza).

Dotychczas pojawiło się wyjątkowo mało publikacji na temat interakcji zachodzących w środowisku glebowym między KGK a mikroorganizmami. Przeprowadzone w takich warunkach doświadczenia nad wabieniem nicieni i pozbawieniem ich ruchliwości przez wydzieliny korzeniowe (obejmujące KGK, ich wydzieliny i śluz) wykazały, że ich wpływ na zachowanie tych organizmów jest inny niż obserwowany w podłożach laboratoryjnych. Wiele wskazuje, że jest to spowodowane różnym powinowactwem biologicznie aktywnych związków obecnych w tym materiale do składników kompleksu sorpcyjnego gleby. Należy więc zdawać sobie sprawę, że efekty ograniczania infekcji korzenia przez patogeny czy inwazji szkodników przez KGK w glebie będą mniej spektakularne niż te uzyskiwane w badaniach in vitro.

Prace nad selekcją roślin metodami tradycyjnymi lub inżynierii genetycznej także pod kątem ich zdolności do uwalniania KGK mogą mieć jednak duży wpływ na postęp w poszukiwaniu skutecznych metod biologicznej ochrony roślin, a także dla zwiększania zasobności gleby w mineralne związki odżywcze lub zwiększania efektywności ich wykorzystania przez rośliny.

Zwabione przez komórki graniczne organizmy szkodliwie oddziałujące na wzrost roślin rozwijają się w obrębie ich agregatów lub skupień z dala od wierzchołka. Przy dostatecznej intensywności tego procesu może to obniżać liczebność swobodnie przemieszczających się w glebie patogenów i ustalenie się ich liczby na poziomie niewystarczającym do przełamania ochronnego działania zaindukowanych ich obecnością mechanizmów obronnych rośliny i wywołania ostrej infekcji. W przypadku mutualistycznych interakcji wyższa aktywność związków sygnałowych wydzielanych do środowiska przez KGK powodowałaby większą kolonizację korzeni.

Autorzy dziękują Pani Dr Krystynie Winiarczyk oraz Panu Prof. dr hab. Józefowi Bednarze za pomoc przy sporządzeniu dokumentacji fotograficznej komórek granicznych oraz uwagi merytoryczne i wnikliwą dyskusję artykułu.

Literatura

[1] Arriola L., Niemira B.A., Safir G.R. 1997. Border cells and arbuscular mycorrhizae in four *Amaranthaceae* species. *Phytopathology* 87: 1240–1242.

[2] Bais H.P., Park S.W., Weir T.L., Callaway, Vivanco J.M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends Plant. Sci*. 9: 26–32.

[3] Barlow P.W. 2003. The root cap: cell dynamics, cell differentiation and cap function. *J. Plant Growth Regul*. 21: 261–286.

[4] Brigham L.A., Michaels P.J., Flores H.A. 1999. Cell-specific production and antimicrobial activity of naphthoquinones in roots of *Lithospermum erythrorhizon*. *Plant Physiol*. 119: 417–428.

[5] Brigham L.A., Woo H.H., Hawes M.C. 1995. Root border cells as tools in plant cell studies. *Methods Cell Biol.* 49: 377–387.

[6] Brigham L.A., Woo H.H., Nicoll S.M., Hawes M.C. 1995. Differential expression of proteins and mRNAs from border cells and root tips of pea. *Plant Physiol.* 109: 457–463.

[7] Brigham L.A., Woo H.H., Wen F., Hawes M.C. 1998. Meristem-specific suppression of mitosis and a global switch in gene expression in the root cap of pea by endogenous signals. *Plant Physiol.* 118: 1223–1231.

[8] Dakora F.D., Phillips D.A. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil* 245: 35–47.

[9] Djordjević M.A., Redmond J.W., Batley M., Rolfe B.G. 1987. Clovers secrete specific phenolic compounds which either stimulate or repress nod gene expression in *Rhizobium trifolii*. *EMBO J.* 6: 173–1179.

[10] Eldhuset T.D., Børja I., Swensen B. 2006. Root border cells from *Picea abies* stimulate the germination of *Fusarium* sp. and *Cylindrocarpon* sp. conidia. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169: 116–117.

[11] Gochnauer M.B., Sealey L.J., McCully M.E. 1990. Do detached root cap cells influence bacteria associated with maize roots? *Plant Cell Environ.* 13: 793–801.

[12] Gunawardena U., Hawes M.C. 2002. Tissue specific localization of root infection by fungal pathogens: role of root border cells. *MPMI* 15: 1128–1136.

[13] Hamamoto L., Hawes M.C., Rost T.L. 2006. The production and release of living root cap border cells is a function of root apical meristem type in dicotyledonous angiosperm plants. *Ann. Bot*. 97: 917–923.

[14] Hawes M.C., Smith L.Y., Stephenson M.B. 1991. Root organogenesis from single cells released from the root cap of *Medicago* sp. *Plant Cell Tiss. Organ. Cult.* 27: 303–308.

[15] Hawes M.C., Bengough G., Cassab G., Ponce G. 2003. Root caps and rhizosphere. *J. Plant Growth Regul.* 21: 352–367.

[16] Hawes M.C., Brigham C.A. 1992. Impact of root border cells on microbial population in the rhizosphere. *Adv. Plant Pathol*. 8: 119–148.

[17] Hawes M.C., Gunawardena U., Miyasaka S., Zhao X. 2000. The role of root border cells in plant defense. *Trends Plant Sci*. 5: 128–133.

[18] Hawes M.C., Lin H.J. 1990. Correlation of pectolytic enzyme activity with the programmed release of cells from root caps of pea (*Pisum sativum*). *Plant Physiol.* 94: 1855–1859.

[19] Hawes M.C., Smith L. 1989. Requirement for chemotaxis in pathogenicity of *Agrobacterium tumefaciens* on roots of soil-grown plants. *J. Bacteriol.* 171: 5668–5671.

[20] Hirsch A.M., Bauer W.D., Bird D.M., Cullimore J., Tyler B., Yoder J.I. 2003. Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology* 84: 416.

[21] Huang P.M., Germida J.J. 2002. Chemical and biological processes in rhizosphere: metal pollutants. W: Interactions Between Soil Particles and Microorganisms, Huang P.M., Bollag J.-M., Senesi N. (red.), John Wiley & Sons, Ltd, West Sussex, England: 382–438.

[22] Humphris S.N., Bengough A.G., Griths B.S., Kilham K., Rodger S., Stubbs V., Valentine T.A., Young I.M. 2005. Root cap influences root colonisation by *Pseudomonas fluorescens* SBW25 on maize. *FEMS Microb. Ecol*. 54: 123–130.

[23] Iijima M., Griffiths B.S., Bengough G.A. 2000. Sloughing of cap cells and carbon exudation from maize seedling roots in compacted sand. *New Phytol*. 145: 477–482.

[24] Iijima M., Higuchi T., Barlow P.W. 2004. Contribution of root cap mucilage and presence of an intact root cap in maize (*Zea mays*) to the reduction of soil mechanical impedance. *Ann. Bot*. 94: 473–477.

[25] Jiang K., Zhang S., Lee S., Tsai G., Kim K., Huang H., Chilcott C., Zhu T., Feldman L.J. 2006. Transcription profile analyses identify genes and pathways central to root cap functions in maize. *Plant Mol. Biol.* 60: 343–363.

[26] Kuć J. 2001. Concepts and direction of induced systemic resistance in plants and its application. *Eur. J. Plant Pathol*. 107: 7–12.

[27] Kumar R., Pandey S., Pandey A. 2006. Plant roots and carbon sequestration. *Curr. Sci*. 91: 885–890.

[28] Llugany M., Lombini A., Poschenrieder C., Dinelli E., Barcelo J. 2003. Different mechanisms account for enhanced copper resistance in *Silene armeria* ecotypes from mine spoil and serpentine sites. *Plant Soil* 251: 55–63.

[29] Miyasaka S.C., Hawes M.C. 2001. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Plant Physiol*. 125: 1978–1987.

[30] Montesano M., Brader G., Palva E.T. 2003. Pathogen derived elicitors: searching for receptors in plants. *Mol. Plant Pathol*. 4: 73–79.

[31] Nagahashi G., Douds Jr D.D. 1999. Rapid and sensitive bioassay to study signals between root exudates and arbuscular mycorrhizal fungi. *Biotech. Tech*. 13: 893–897.

[32] Pan J.W., Ye D., Wang L.L., Hua J., Zhao G.F., Pan G.W., Han N., Zhu M.U. 2004. Root border cell development is a temperature-insensitive and Al-sensitive process in barley. *Plant Cell Physiol*. 45: 751–760.

[33] Park S.-W., Lawrence C.B., Linden J.C., Vivanco J.M. 2002. Isolation and characterization of a novel ribosome-inactivating protein from root cultures of pokeweed and its mechanism of secretion from roots. *Plant Physiol*. 130: 164–178.

[34] Peters N.-K., Long S.R. 1988. Alfalfa root exudates and compounds which promote or inhibit induction of *Rhizobium meliloti* nodulation genes. *Plant Physiol*. 88: 396–400.

[35] Rodger S., Bengough A.G., Griffiths B.S., Stubbs V., Young I.M. 2003. Does the presence of detached root border cells of *Zea mays* alter the activity of the pathogenic nematode *Meloidogyne incognita*? *Biol.Cont*. 9: 1111–1114.

[36] Shaw L.J., Morris P., Hooker J.E. 2006. Perception and modification of plant flavonoid signals by rhizosphere microorganisms. *Environ. Microbiol.* 8: 1867–1880.

[37] Stephenson M.B., Hawes M.C. 1994. Correlation of pectin methylesterase activity in root caps of pea with root border cell separation. *Plant Physiol.* 106: 739–745.

[38] Stubbs V.E.C., Standing D., Knox G.G., Killham K., Bengough G., Griffiths B. 2004. Root border cells take up and release glucose-C. *Ann. Bot*. 93: 221–224.

[39] Tamás L., Budíková S., Huttová J., Mistrík I., Šimonovičová M., Široká B. 2005. Aluminum-induced cell death of barley-root border cells is correlated with peroxidase- and oxalate oxidase-mediated hydrogen peroxide production. *Plant Cell Rep*. 24: 189–194.

[40] Vermeer J., McCully M.E. 1982. The rhizosphere in *Zea*: new insight into its structure and development. *Planta* 156: 45–61.

[41] Walker T.S., Bais H.P., Grotewold E., Vivanco J.M. 2003. Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiol*. 132: 44–51.

[42] Wang H., Li J., Bostock R.M., Gilchrista D.G. 1996. Apoptosis: a functional paradigm for programmed plant cell death induced by a host-selective phytotoxin and invoked during development. *Plant Cell* 8: 375–391.

[43] Wen F., Zhu Y., Hawes M.C. 1999. Effect of pectin methylesterase gene expression on pea root development. *Plant Cell* 11: 1129–1140.

[44] Woo H.H., Hawes M.C. 1997. Cloning of genes whose expression is correlated with mitosis and localized in dividing cells in root caps of *Pisum sativum* L. *Plant Mol. Biol*. 35: 1045–1051.

[45] Woo H.H., Hirsch A.M. Hawes M.C. 2004. Altered susceptibility to infection by *Sinorhizobium meliloti* and *Nectria haematococca* in alfalfa roots with altered cell cycle. *Plant Cell Rep*. 22: 967–973.

[46] Woo H.H., Orbach M.J., Hirsch A.M. 1999. Meristem-localized inducible expression of a UDP-glycosyl-transferase gene is essential for growth and development in pea and alfalfa. *Plant Cell* 11: 2303–2315.

[47] Wu Q., Preisie C.L., Van Etten H.D. 1997. Isolation of the cDNAs encoding (+)6a hydroxymaackiain 3-*O*-methyltransferase, the terminal step for the synthesis of the phytoalexin pisatin in *Pisum satvium*. *Plant Mol. Biol*. 35: 551–560.

[48] Wuyts N., Maung Z.T.Z., Swennen R., De Waele D. 2006. Banana rhizodeposition: characterization of root border cell production and effects on chemotaxis and motility of the parasitic nematode *Radopholus similes*. *Plant Soil* 283: 217–228.

[49] Young I.M. 1998. Biophysical interactions at the root: soil interface: A review. *J. Agric. Sci*. 130: 1–7.

[50] Zhao X., Schmitt M., Hawes M.C. 2000. Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematode behavior. *Phytopathology* 90: 1239–1245.

[51] Zhu Y., Pierson L.S., Hawes M.C. 1997. Induction of microbial genes for pathogenesis and symbiosis by chemicals from root border cells. *Plant Physiol*. 115: 1691–1698.

Root border cells and their role in interactions between plants and soil microorganisms

Key words: root border cells (RBC), rhizosphere, RBC–microorganism interactions, chemoatractation, symbionts, pathogens, nematodes

Summary

Rhizosphere is the most biologically active soil zone, in which the root exudates have a significant influence on behaviour of soil microorganisms. Root tips capable of sensing environmental signals are sheathed by large populations of detached somatic root cells, so-called "border cells". Border cells are capable of producing specific chemicals that can significantly alter the quantity, quality, and action of soil microorganisms. Factors affecting the release of border cells from the root cap and the unique functions of these cells and their exudates in the interactions between the root and soil microorganisms (pathogens, nematodes and symbionts) are described in details in the present paper. Detailed knowledge about RBC biology may help to improve the biocontrol and biofertilization methods.

Postępy Nauk Rolniczych nr 1/2008: 57–68

Rola ryzosfery w odżywianiu roślin truskawki

Lidia Sas-Paszt, Edward Żurawicz, Jacek Filipczak, Sawomir Głuszek
Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa
ul. Pomologiczna 18, 96-100 Skierniewice
e-mail: Lidia.Sas-Paszt@insad.pl

Słowa kluczowe: truskawka, ryzosfera, mikoryza, bionawozy

Wstęp

Ryzosfera stanowi 1–5 mm warstwę gleby (mikrośrodowisko gleby) ściśle przylegającą do powierzchni korzeni roślin i znajdująca się pod ich bezpośrednim wpływem. Strefa ta charakteryzuje się aktywnym oddziaływaniem wszystkich jej komponentów oraz dużą dynamiką przebiegu procesów bio-fizyko-chemicznych. Do procesów tych zaliczamy m.in. zmiany pH, pobieranie wody i składników mineralnych oraz substancji toksycznych, zmiany stężeń składników mineralnych, pobieranie O_2 i wydzielanie CO_2, zmiany potencjału oksydoredukcyjnego, zmiany stężeń wydzielin korzeniowych, aktywność mikroorganizmów, aktywność enzymów korzeniowych, grzybowych i bakteryjnych.

Badania strefy korzeniowej wnoszą nowe informacje na temat aktywnej modyfikacji ryzosfery przez korzenie roślin w procesie mineralnego odżywiania. Zmiany pH, wydzieliny korzeniowe (kwasy organiczne, związki fenolowe) oraz ektoenzymy zwiększają dostępność i pobieranie składników odżywczych w ryzosferze, a przez to stan odżywienia roślin, ich wzrost i plonowanie. Procesy biologiczno-chemiczne zachodzące w ryzosferze mają także istotny wpływ na wzrost i rozwój roślin w niekorzystnych warunkach środowiska glebowego (np. toksyczność Al).

Badania ryzosfery są szczególnie ważne w obliczu rozwoju nowych technologii uprawy truskawki, zarówno w polu jak i pod osłonami oraz niewystarczającego stanu wiedzy na temat dawek, terminów nawożenia i form podstawowych składników mineralnych niezbędnych do prawidłowego wzrostu i plonowania truskawki. Poznanie procesów zachodzących w ryzosferze roślin truskawki pozwoli na precyzyjne określenie potrzeb nawozowych tych roślin oraz zwiększy ich wzrost i plonowanie.

Zastosowanie mikoryzacji, bionawozów i ściółkowania w uprawie truskawki

Mikoryzy są powszechnie występującą formą symbiozy między roślinami a grzybami. Najczęściej występują endomikoryzy, które są formowane przez grzyby z rzędu *Glomeromycota*. Grzyby te występują w symbiozach zarówno z gatunkami drzew jak i z roślinami zielnymi. Grzyby mikoryzowe wpływają korzystnie na wzrost i rozwój roślin, z którymi tworzą symbiozy. W ostatnich latach wzrasta zainteresowanie grzybami mikoryzowymi głównie w leśnictwie, rolnictwie, a także w sadownictwie. Są one czynnikami poprawiającymi pobieranie składników pokarmowych z gleby i chroniącymi rośliny uprawne przed niekorzystnymi czynnikami środowiskowymi, w tym przed organizmami szkodliwymi dla rośliny. W ostatnich latach w Polsce badania nad mikoryzą roślin uprawnych są intensywnie rozwijane, zarówno w placówkach naukowych jak i w specjalistycznych firmach. Dotyczą one mikoryz w uprawach leśnych, rolniczych i ogrodniczych. Badania w tym zakresie ukierunkowane są na określenie wpływu mikoryzacji na wzrost i plonowanie roślin sadowniczych i warzywnych oraz ich odporność na stresy środowiskowe. Badania procesów zachodzących w ryzosferze roślin truskawki mają tu fundamentalne znaczenie i obejmują doświadczenia nad określeniem roli tej strefy, korzeni oraz naturalnych komponentów biosfery gleby w odżywianiu roślin, ich wzroście i plonowaniu. Wykorzystanie w praktyce sadowniczej pożytecznych bakterii i grzybów mikoryzowych, ściółek organicznych oraz bionawozów może przyczynić się do polepszenia żyzności gleby oraz zmniejszenia zużycia chemicznych środków produkcji, a poprzez to do poprawy właściwości i jakości uzyskiwanych plonów oraz ochrony środowiska naturalnego. Badania w tym zakresie mają na celu określenie możliwości praktycznego zastosowania w sadownictwie mikroorganizmów, tj. grzybów mikoryzowych i bakterii ryzosferowych (PGPR) oraz bionawozów zwiększających żyzność gleby, stymulujących wzrost, stan odżywienia i zdrowotność roślin, a także ich odporność na stresy środowiskowe.

W tym celu izolowane, identyfikowane i aplikowane są szczepy grzybów mikoryzowych o najlepszych właściwościach uprawowych i hodowlanych m.in.:

- stymulujących wzrost i plonowanie roślin,
- wspomagających pobieranie związków mineralnych i wody przez rośliny,
- zwiększających odporność roślin na stresy środowiskowe m.in. o działaniu antagonistycznym w stosunku do patogenów glebowych tzw. biopestycydy [6, 16].

Ze względu na korzystne oddziaływanie pożytecznych mikroorganizmów na wzrost i plonowanie roślin, mikoryzacja jest w coraz większym stopniu praktycznie stosowana w nowoczesnej uprawie roślin. Badania ukierunkowane są także na zwiększenie efektywności pobierania i przyswajania składników odżywczych z biostymulatorów w celu ograniczenia stosowania syntetycznych nawozów mineralnych i innych chemicznych środków produkcji roślin. Naturalne stymulatory wzrostu

i rozwoju roślin pozyskiwane są z surowców biologicznych. Zawierają jeden lub kilka biologicznie aktywnych związków organicznych (aminokwasy, witaminy, enzymy, hormony roślinne), jak również makro- i mikroelementy stymulujące wzrost i rozwój roślin uprawnych [39]. Biostymulatory dostarczają roślinom niezbędnych substancji, które są naturalnie syntetyzowane w wielu skomplikowanych procesach biochemicznych powodując oszczędności energii, która może być wykorzystana do innych przemian w roślinie. Dużą grupę związków stanowią bioregulatory pochodzenia syntetycznego będące przedmiotem badań wielu autorów [3, 4, 25]. Dotychczasowe badania nad wpływem biopreparatów na wzrost i plonowanie roślin sadowniczych prowadzono głównie na drzewach owocowych [2, 5]. Niewiele jest badań w tym zakresie prowadzonych na roślinach jagodowych [21, 41]. Badania nad stosowaniem substancji wzrostowych i innych regulatorów wzrostu prowadzone są na świecie i w Polsce od kilkudziesięciu lat [2, 13, 24, 38]. Jednakże nieznany jest w pełni wpływ biostymulatorów na procesy fizjologiczne i pobieranie jonów przez rośliny. Na rynku polskim i europejskim istnieje wiele tego typu produktów m.in. organiczno-mineralne bionawozy, inokula mikoryzowe i bakteryjne, biopreparaty będące szczepionkami do zwalczania chorób i szkodników.

Coraz powszechniej stosowane są w produkcji roślin środki pochodzenia naturalnego m.in. przekompostowane odpady z produkcji roślinnej lub zwierzęcej [26]. Wykorzystywane są także biopreparaty do zwalczania chorób i szkodników m.in. biopestycydy, ekstrakty z tkanek roślin i grzybów, preparaty będące szczepionkami zawierającymi żywe mikroorganizmy pasożytnicze, drapieżne lub antagonistyczne w stosunku do patogenów roślinnych [28].

Badania nad rozwojem technik organicznej, ekologicznej i zrównoważonej uprawy roślin owocowych obejmują wiele aspektów, takich jak hodowla nowych odmian lepiej dostosowanych do warunków środowiska i o podwyższonej odporności na niekorzystne czynniki środowiska [9], optymalizacja metod nawadniania i nawożenia upraw [17, 22, 40], wykorzystanie płodozmianu w celu ograniczenia występowania organizmów patogenicznych w glebie [15], ściółkowania gleby [8, 10, 18] oraz stosowania nawozów pochodzenia naturalnego z aplikacją mikroorganizmów glebowych w celu zwiększenia żyzności i różnorodności biologicznej gleby [26, 36], a także podniesienia odporności roślin na patogeny [1] i szkodniki [11,12]. Z drugiej strony rozwijane są techniki związane z uprawą niektórych gatunków roślin w warunkach kontrolowanych (folie, osłony, tunele) w celu uniknięcia wpływu niekorzystnych czynników środowiska naturalnego [7, 23]. Badania te mają obecnie istotne znaczenie w związku ze zmianami w środowisku naturalnym mającymi duży wpływ na wzrost i plonowanie roślin m.in. nasilenie niekorzystnych zjawisk atmosferycznych tj. ocieplenie klimatu, zmniejszenie opadów na terenach uprawnych, postępująca degradacja gleb, pustynnienie lub stepowienie terenów uprawnych [19]. Badania te są istotne z powodu wzrastającego zapotrzebowania konsumentów na owoce

wysokiej jakości, o walorach prozdrowotnych oraz uprawiane w sposób przyjazny dla środowiska naturalnego [14, 27, 37].

Poznanie bio-fizyko-chemicznych procesów zachodzących w ryzosferze truskawki oraz roli symbiotycznych mikroorganizmów, mających największy wpływ na dostępność i pobieranie składników odżywczych oraz na stan odżywienia roślin, przyczyni się do rozwoju zrównoważonych metod produkcji wysokiej jakości owoców. Innowacyjność tych metod polega na zastosowaniu zmniejszonego nawożenia mineralnego NPK w połączeniu z mikoryzacją roślin, ściółkowaniem (substrat torfowy, kompost) lub aplikacją biostymulatorów. Wprowadzenie proekologicznych metod uprawy do praktyki sadowniczej wpłynie na poprawę stanu odżywienia roślin składnikami mineralnymi oraz ich wzrost i plonowanie, a w konsekwencji ochronę środowiska naturalnego i poprawę dochodowości gospodarstw sadowniczych. Ten kierunek badań jest zgodny z wymogami ochrony środowiska naturalnego wprowadzanymi sukcesywnie w naszym kraju, a także obowiązującymi w państwach Unii Europejskiej. Wobec procesu integracji Polski z Unią Europejską zachodzi bowiem niezbędna potrzeba zintensyfikowania i rozszerzenia tego kierunku badań.

Badania ryzosfery roślin truskawki w Instytucie Sadownictwa i Kwiaciarstwa w Skierniewicach

Prowadzone w Zakładzie Agrotechniki (Pracownia ryzosfery) Instytutu Sadownictwa i Kwiaciarstwa badania korzeni i ryzosfery roślin truskawki mają na celu rozwój proekologicznych metod nawożenia i obejmują m.in.:

- Określenie roli wydzielin korzeniowych, zmian pH ryzosfery oraz procesów utleniania i redukcji w zwiększaniu dostępności składników mineralnych w ryzosferze oraz ich efektywnym pobieraniu przez korzenie roślin.
- Badania korzystnego oddziaływania mikroorganizmów na stan odżywienia roślin, ich wzrost i plonowanie m.in. stymulacja pobierania składników mineralnych (P, N, K, Zn, Cu, Mn i in.) i wody oraz poprawa właściwości fizykochemicznych gleby.
- Wykorzystanie wartościowych genotypów roślin truskawki o dużej efektywności pobierania składników mineralnych w ryzosferze, odpornych na czynniki stresowe i patogeny oraz lepiej przystosowanych do warunków uprawowych.
- Zintegrowane doglebowe i dolistne stosowanie stymulatorów wzrostu roślin pochodzenia naturalnego dla zwiększenia efektywności pobierania i wykorzystania składników mineralnych przez rośliny.
- Opracowanie metod nawożenia roślin sadowniczych na glebach kwaśnych, o małej żyzności oraz zanieczyszczonych lub zdegradowanych polegające na użyciu odpowiednich nawozów (m.in. odkwaszających), kontrolę pH wody, zastosowanie materii organicznej i bionawozów.