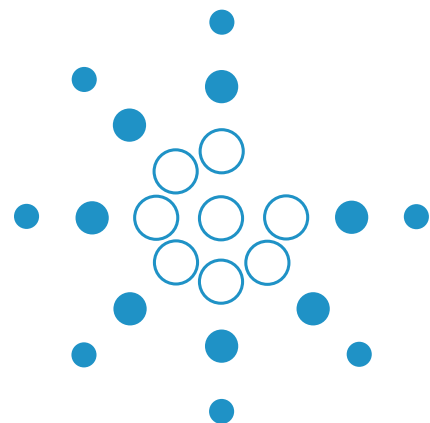


Gwerddon



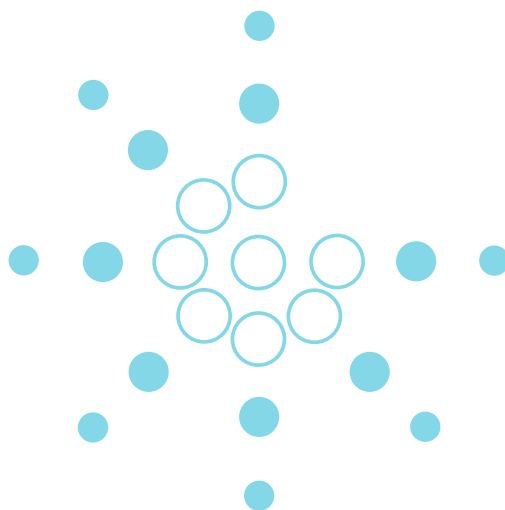
Cyfnodolyn Academaidd Cymraeg
Golygydd: Yr Athro Ioan Williams

Rhif **13** (Rhifyn Arbennig: Y Gwyddorau) • Chwefror 2013 • ISSN 1741-4261

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

Golygydd Yr Athro Ioan Williams





Bwrdd Golygyddol

Golygydd:	Yr Athro Ioan M. Williams
Is-Olygydd:	Dr Hywel Griffiths, Prifysgol Aberystwyth
Cynorthwydd Golygyddol:	Dr Gwenllian Lansdown Davies
Cadeirydd y Bwrdd Golygyddol:	Dr Hefin Jones, Prifysgol Caerdydd
Aelodau'r Bwrdd Golygyddol:	Dr John S. Davies Dr Noel A. Davies Dr Myfanwy Davies, Prifysgol Bangor Yr Athro Siwan Davies, Prifysgol Abertawe Dr Arwyn Jones, Prifysgol Caerdydd Dr Carwyn Jones, Prifysgol Fetropolitan Caerdydd Yr Athro Rhys Jones, Prifysgol Aberystwyth Dr Gwyn Lewis, Prifysgol Bangor Yr Athro Diarmait Mac Giolla Chríost, Prifysgol Caerdydd Dr Angharad Price, Prifysgol Bangor Dr Eleri Pryse, Prifysgol Aberystwyth Dr Siân Wyn Siencyn, Prifysgol Cymru: Y Drindod Dewi Sant Dr Enlli Thomas, Prifysgol Bangor Mr Wyn Thomas, Prifysgol Bangor Dr Daniel Williams, Prifysgol Abertawe

e-Gynnodolyn academiaidd cyfrwng Cymraeg yw *Gwerddon*, sy'n cyhoeddi ymchwil ysgolheigaidd yn y Gwyddorau, y Celfyddydau a'r Dyniaethau. Cyhoeddir *Gwerddon* ar y we o leiaf ddwywaith y flwyddyn. Arferir cyfraniadau gan arbenigwyr yn y meysydd perthnasol yn y modd arferol. Ceir gwybodaeth lawn am amcanion, polisiau golygyddol, canllawiau i awduron a chanllawiau i arfarnwyr ar y wefan: www.gwerddon.org

Cyllidir *Gwerddon* gan y Coleg Cymraeg Cenedlaethol.

Cysylltwch â *Gwerddon* drwy e-bostio gwybodaeth@gwerddon.org neu drwy'r post: *Gwerddon*, Canolfan Gwasanaethau'r Gymraeg, Prifysgol Aberystwyth, Yr Hen Goleg, Aberystwyth, Ceredigion, SY23 2AX.

ISSN 1741-4261

Hawlfraint *Gwerddon*

www.gwerddon.org



Cynnwys

Golygyddol	5
Crynodebau	6
Summaries	8
Erthygl 1: Dr Sharon Huws, 'Sicrhau argaeledd cynnyrch cilgnowyr o'r ansawdd gorau mewn modd effeithlon'	10
Erthygl 2: Dr Paula Roberts, 'A yw peptidau bach yn ffynhonnell maeth i briddoedd a phlanhigion yr Antarctig forwrol?'	29
Erthygl 3: Dr Tegwyn Harris, 'Ecoleg unigryw <i>Ophelia bicornis</i> , Savigny (Polychaeta)'	48
Erthygl 4: Dr Rhian Meara, 'Pwysigrwydd llofnod cemegol lludw folcanig o Wlad yr Iâ: Teffra "Grákolla" o losgfynydd Torfajökull'	66
Cyfranwyr	78

Golygyddol

Mae'n bleser eithriadol cyhoeddi Rhifyn 13 *Gwerddon*, yn rhannol oherwydd mai dyma ein rhifyn arbennig cyntaf, ond hefyd oherwydd ei fod yn rhifyn arbennig ym maes y Gwyddorau. Buom ni'n ymwybodol ers y dechrau bod denu gwaith ymchwil gwreiddiol yn y Gymraeg ar draws y gwahanol meysydd gwyddonol yn dasg anodd iawn. Os ydym i ryw raddau wedi llwyddo er gwaethaf yr anawsterau, rhaid sylwi ei fod oherwydd y cysylltiad agos rhwng prosiect *Gwerddon* a chynllun Ysgoloriaethau Ymchwil a chynllun Staffio Academaidd y Coleg Cymraeg Cenedlaethol. Oherwydd y cynlluniau hynny gwelir nifer sylweddol o ymchwilwyr a darlithwyr ar draws yr holl ystod o feysydd academaidd ac ar draws y sefydliadau addysg uwch yng Nghymru erbyn hyn. Cipolwg ar eu gwaith trylwyr ac amrywiol a geir yn y rhifyn hwn.

Mae cynnwys y rhifyn yn deillio o bapurau a gyflwynwyd mewn cynhadledd a gynhaliwyd yn Aberystwyth ym Mehefin 2012 dan y teitl 'Planed Gyfnewidiol'. Trefnwyd y gynhadledd gan Dr Iolo ap Gwyn, Dr Hefin Jones a Ffion Hughes ar ran prosiect Edward Llwyd, un o brosiectau craidd y Coleg Cymraeg Cenedlaethol.

Rhaid cyfaddef nad yw'r dasg o baratoi'r rhifyn hwn wedi bod heb ei anawsterau. O safbwynt iaith a therminoleg mae rheswm i ni longyfarch awduron yr erthyglau a diolch hefyd i Dr D. Mark Smith yn Trosol, ac i Uned Technolegau Iaith Canolfan Bedwyr am eu cymorth gyda'r dasg o sefydlu termau technegol yn y gwahanol bynciau. Mor aml y clywid dadleuon yn erbyn dysgu'r gwyddorau drwy'r Gymraeg ar lefelau cynradd ac uwchradd yn seiliedig ar brinder honedig termau technegol! Bydd ffin golygyddol *Gwerddon* yn croesawu'r cyfle i gydweithio ymhellach â Chanolfan Bedwyr a chyda phob asiantaeth arall i sicrhau ein bod yn parhau i symud ymlaen yn y maes neilltuoel hwn.

Bydd Rhifyn 14 *Gwerddon*, a gyhoeddir ym mis Ebrill, yn rhifyn arferol, gydag erthyglau ar dechnoleg cyfieithu, cerdd, addysg a hanes. Rhifyn arbennig arall fydd Rhifyn 15, yn ymwneud ag astudiaethau ieithoedd modern. Ymddengys hwnnw tua mis Gorffennaf. Yn y cyfamser, byddwn yn falch iawn clywed oddi wrth unrhyw un arall sy'n trefnu cynhadledd academaidd a allai fod yn sail i rifyn arbennig yn y maes hwnnw.

Yr Athro Ioan Williams



Crynodebau

Dr Sharon Huws, 'Sicrhau argaeledd cynnyrch cilgnowyr o'r ansawdd gorau mewn modd effeithlon'

Dengys ystadegau Llywodraeth Prydain y bydd prinder cig a llaeth erbyn 2050 ar lefel byd-eang. Felly mae sicrhau diogelwch llaeth a chig i'r dyfodol, yn nhermau argaeledd a maeth, yn hollbwysig. Yn ganolog i sicrhau argaeledd a maeth llaeth a chig y mae'r cilgnowyr. Mae gan gilgnowyr bedair siambr i'w stumog, sef y reticwlwm, y rwmen, yr abomaswm a'r omaswm ac mae'r eplesu microbaidd sy'n digwydd yn y rwmen yn diffinio rhan helaeth o dwf yr anifail, ansawdd y cynnyrch a swm yr allyriadau nwyon tŷ gwydr. Wrth i borthiant gyrraedd y rwmen mae micro-organebau'r rwmen yn diraddio wal y planhigyn ac yn metaboleiddio'r maetholion yng nghelloedd y planhigyn, gan gynnwys asidau amino a phroteinau i greu proteinau unigryw. I sicrhau argaeledd llaeth a chig o'r ansawdd gorau (gyda chyn lleied â phosibl o allyriadau nwyon tŷ gwydr) yn y dyfodol, mae'n gwbl angenrheidiol ein bod yn gwella ein dealltwriaeth o'r adwaith rhwng y planhigyn a'r micro-organebau, a hynny trwy ddefnyddio egwyddorion bioleg systemau a thechnoleg 'omeg'.

Dr Paula Roberts, 'A yw peptidau bach yn ffynhonnell maeth i briddoedd a phlanhigion yr Antarctig forwrol?'

Nitrogen (N) yw'r prif gemegolyn sy'n rheoli twf planhigion. Yn yr ugain mlynedd diwethaf mae ein dealltwriaeth o ba rywogaethau o N sy'n bwysig ar gyfer twf planhigion wedi datblygu'n sylweddol ond y gred yw bod rhaid i folecyldau nitrogenus mawr gael eu torri i lawr i asidau amino unigol er mwyn i blanhigion a microbau eu defnyddio. Mae'r erthygl hon yn adeiladu ar ein dealltwriaeth ac yn awgrymu bod peptidau bach yr un mor bwysig fel maeth ar gyfer ffyniant microbau'r pridd ac mai'r microbau hynny sy'n ennill y gystadleuaeth am N tododedig ym mhriddoedd yr Antarctig dymherol.

Dr Tegwyn Harris, 'Ecoleg unigryw *Ophelia bicornis*, Savigny (Polychaeta)'

Y mae dosbarthiad daearyddol *Ophelia bicornis* yn gyfyngedig i arfordir Môr y Canoldir, y Môr Du ac arfordir gorllewinol Ewrop hyd at Lydaw a rhannau o ddeheudir Prydain Fawr. O fewn y dosbarthiad llydan hwn, cyfyngir y mwyd yn i rannau cul iawn (yng nghydestun codiad a disgyniad y llanw) o dywod sydd, ar y cyfan, yn anghymwys i gynnal poblogaethau o anifeiliaid a phlanhigion. Serch hyn, dangosir bod *Ophelia* yn llwyddo ac yn ffynnu – a bod hyn yn dibynnu, i raddau helaeth iawn, ar addasiadau corfforol a ffisiolegol.

Dr Rhian Meara, ‘Pwysigrwydd llofnod cemegol lludw folcanig o Wlad yr Iâ: Teffra “Grákolla” o losgfynydd Torfajökull’

Mae astudiaethau teffrocronoleg yn rhanbarth Gogledd yr Iwerydd ar y cyfan yn canolbwyntio ar gynhyrchion echdoriadau mawr e.e. Askja 1875, Hekla 1104 ac Örcæfajökull 1362. Serch hynny, mae echdoriadau llai o faint o Wlad yr Iâ yn dechrau dod yn fwy pwysig o ran sicrhau dyddiadau mewn meysydd eraill ac mae’n bosibl eu bod yn berthnasol dros bellterau ehangach e.e. echdoriad Eyjafjallajökull yn 2010. Mae teffra Grákolla, sy’n tarddu o losgfynydd Torfajökull yn un enghraifft. Os defnyddir data’r prif elfennau yn unig, mae’r teffra yn dangos ôl bys cemegol yr un fath â theffra Landnám, sy’n tarddu o’r un system. Ond o ddefnyddio data’r elfennau hybrin, mae’n bosibl gwahaniaethu rhwng yr haenau hyn er bod ychydig o orgyffwrdd yn parhau yn y data. Wrth ddefnyddio’r wybodaeth hon i ailystyried astudiaeth flaenorol o fudo ac anheddu yn Ynysoedd Ffaröe, nodir bod perygl camddyddio digwyddiadau os yw’r broses o adnabod teffra yn dibynnu ar ddata’r prif elfennau yn unig. Mae hyd at 600 mlynedd rhwng y ddau deffra, ac er bod hwn yn gyfnod byr iawn o ran digwyddiadau daearegol, y mae’n gyfnod hir o ran camddyddio digwyddiadau dynol.

Summaries

Dr Sharon Huws, 'Ensuring future availability of ruminant products of the highest quality'

Government statistics illustrate that by 2050 there will be a shortage of meat and milk due to global population growth and the increased demand from the Far East. Ensuring food security in terms of availability and nutritional safety is, therefore, important for our future existence. Central to achieving milk and meat security are ruminants. Ruminants have a four-chambered stomach composed of the reticulum, rumen, abomasum and omasum with microbial fermentation of forage occurring in the rumen. Rumen microbial fermentation is largely responsible for animal production, ruminant product quality and much of greenhouse gas emissions. Indeed, when forage reaches the rumen, the rumen microbes degrade the plant cell wall and subsequently metabolise plant cell content, including plant amino acids and proteins which they convert into proteins that they can utilise. In order to ensure availability of milk and meat of the best possible quality (with the least greenhouse gas emissions) for the future, we must increase our understanding of the plant-microbe interactome using the principles of systems biology and 'omic' technology.

Dr Paula Roberts, 'Are small peptides a nutrition source for plant and micro-organisms in the maritime Antarctic?'

Nitrogen (N) is the most important element that controls plant growth. During the past twenty years, our understanding of which N species are important for plant growth has developed significantly but it is still thought that large nitrogenous molecules need to be broken down into their constituent amino acids to be available for plant and microbial growth. This paper builds on our understanding of this process and suggests that small peptides are equally important for microbial nutrition and that soil microbes out compete plants for low molecular weight N compounds in maritime Antarctic soil.

Dr Tegwyn Harris, 'The unique ecology of *Ophelia bicornis*, Savigny (Polychaeta)'

The geographical distribution of *Ophelia bicornis* is restricted to the coasts of the Mediterranean Sea, the Black Sea and the western coast of Europe as far as Brittany and southern parts of Great Britain. Within this wide reach, the worm is restricted to very narrow areas (in the context of the rise and fall of the tide) of sand which are generally unsuitable for sustaining populations of animals and plants. Despite this, *Ophelia* is shown to succeed and flourish there, depending, to a large extent, on physical and physiological adaptation.

Dr Rhian Meara, 'The importance of chemical fingerprinting for Icelandic volcanic ash: The Grákolla tephra, Torfajökull volcano'

Tephrochronology studies in the North Atlantic typically focus on large scale silicic volcanic eruptions such as the Askja 1875, Hekla 1104 and Öraefajökull 1362. However, smaller-scale Icelandic eruptions are becoming more important as regional time marker horizons and have the potential for application across wider distances e.g. the Eyjafjallajökull eruption of 2010. The Grákolla tephra is one such layer, sourced within the Torfajökull volcanic system. On the basis of major element chemistry, the tephra layer exhibits an identical geochemical fingerprint to the Landnám tephra, which is also sourced from the Torfajökull system. However, distinct differences are discernible on the basis of trace element chemistry, although some data overlap remains. This realisation highlights the potential for introducing significant age discrepancies to a dating framework based on recent silicic Torfajökull tephra deposits in the Faroe Islands if tephra identification is based solely on major element chemistry. Six hundred years separate the eruptions, which although a relatively short time frame for geological events, represents a significant time frame for the dating of human events.

**Sharon A. Huws,* Gareth W. Griffith,
Joan E. Edwards, Hefin W. Williams,
Penri James, Iwan G. Owen ac
Alison H. Kingston-Smith**

**Sicrhau argaeledd
cynnyrch cilgnowyr o'r
ansawdd gorau mewn
modd effeithlon**

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

Golygydd Yr Athro Ioan Williams

Sicrhau argaeledd cynnyrch cilgnowyr o'r ansawdd gorau mewn modd effeithlon.

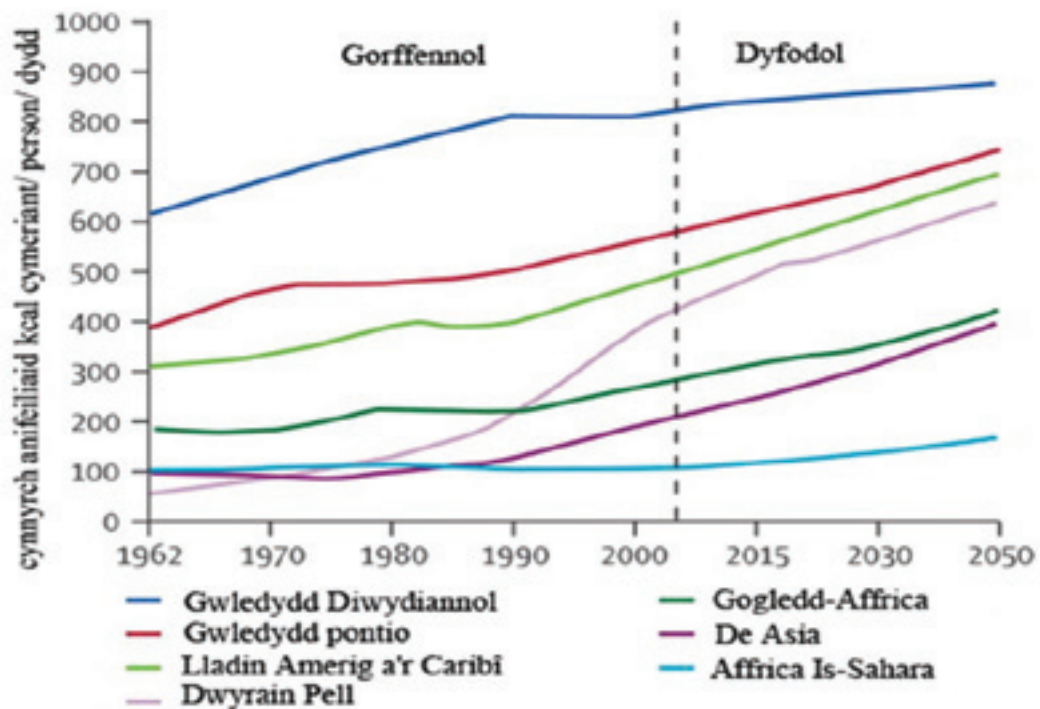
Sharon A. Huws,* Gareth W. Griffith, Joan E. Edwards, Hefin W. Williams, Penri James, Iwan G. Owen ac Alison H. Kingston-Smith.

Cyflwyniad

Mae gwartheg (da byw) yn cyfrannu tua 1.4 y cant o gynnyrch crynswth amaethyddol byd-eang gyda'r diwydiant yn cyflogi rhyw 20 y cant o boblogaeth y byd (FAO, 2006). Ceir gwrthdaro rhwng defnyddio tir tuag at fagu da byw yn hytrach na chynhyrchu grawn i'w fwyta gan bobl, neu gynhyrchu planhigion i'r diwydiant biodanwydd (Broudiscou a Jouany, 1995; Asner et al., 2004; Scollan et al., 2011) neu adeiladu tai (Kingston-Smith et al., 2010). Serch hynny, mae cynnyrch da byw yn cyfrannu rhan bwysig a sylweddol tuag at ein deiet, gan ddarparu canran uchel o'r fitaminau a'r maetholion sydd eu hangen arnom (Neuman et al., 2003), yn enwedig ar gyfer datblygiad corfforol a meddyliol plant (Ibid., 2003). Felly, mae amaethyddiaeth a chynnyrch cilgnowyr yn bwysig, nid yn unig i lwyddiant yr economi fyd-eang, ond er mwyn sicrhau ein hiechyd (Kingston-Smith et al., 2010). Er hyn, mewn gwledydd datblygedig bwyteir cynnyrch cilgnowyr yn ormodol gan nifer o'r boblogaeth; arweinir hyn at broblemau iechyd difrifol, megis clefyd y galon a chanser y coluddyn (Martin et al., 2010). Canlyniad hyn yw lefelau uchel o frasterau asidig dirlawn o'u cymharu â brasterau asidig amlannirlawn yng nghynnyrch cilgnowyr (cymhareb nodweddiadol mewn cig eidion a llaeth o dros >0.1:1; Scollan et al., 2006; Månsson, 2008). Er hyn, sylweddolir bod cynnyrch cilgnowyr fel rhan o ddeiet cytbwys yn fuddiol i'n hiechyd (Kingston-Smith et al., 2010).

Dengys ystadegau diweddaraf Llywodraeth Prydain y bydd prinder byd-eang o gynnyrch cilgnowyr erbyn 2050 (Foresight, 2011). Mae hyn yn darogan y bydd poblogaeth y byd yn cynyddu dros y 40 mlynedd nesaf i gyrraedd 8.9 biliwn. Bydd y twf yn y boblogaeth yn rhoi straen ar gynhyrchwyr i gyflenwi'r galw am gynnyrch cilgnowyr. Yn ogystal â thwf y boblogaeth, mae galw cynyddol yng ngwledydd y Dwyrain Pell am gynnyrch cilgnowyr oherwydd y symudiad graddol i ddeiet mwy gorllewinol (FAOSTAT, 2009; Ffig. 1). Yn wir, mae'r rhagfynegiadau yn pennu mai gwledydd y Dwyrain Pell fydd yn tyfu fwyaf o ran eu darpar boblogaeth hefyd. Felly bydd y twf yn y boblogaeth a'r defnydd cynyddol o gynnyrch yng ngwledydd y Dwyrain Pell a gwledydd eraill yn achosi straen graddol ar argaeledd llaeth a chig. Y sialens i ymchwilwyr ym maes gwyddor anifeiliaid yw hybu tyfiant yr anifail, mewn modd cynaliadwy, er mwyn sicrhau diogelwch cyflenwadau llaeth a chig yn y blynyddoedd i ddod.

Ynghyd â sicrhau argaeledd digonol o laeth a chig i'r dyfodol, mae'n hollbwysig bod y cynnyrch o ansawdd da, ac yn cael ei gynhyrchu mewn modd sy'n sicrhau yr allyriadau nwyon tŷ gwydr isaf posibl (Foresight, 2011). Mae'r diwydiant magu da byw yn cyfrannu tua 9 y cant o allyriadau anthropogenig CO₂ a 37 y cant o fethan (sydd â photensial cynhesu fesul moleciwl 23 gwaith yn fwy na CO₂) byd-eang (FAO, 2006). Mae da byw



Ffigwr 1: Twf yn yr ymborth o gynnyrch da byw ers 1962 i 2050 (wedi ei addasu o McMichael et al., 2007).

hefyd yn dibynnu ar ddefnyddio dŵr ac yn cyfrannu at lygru dŵr, e.e. cyfranna carthion da byw tua 30 y cant o nitrogen a ffosfforws i'n hafonydd (Bouwman et al., 2011; FAO, 2006). Oherwydd yr allyriadau nitrogen a ddaw o'r anifail mae da byw yn cyfrannu at lefelau N_2O yn yr amgylchedd hefyd. Yn wir, cyfranna'r diwydiant magu da byw 65 y cant o'r holl N_2O anthropogenig gyda 35 y cant yn dod o garthion yr anifeiliaid (FAO, 2006). Er bod lefel N_2O yn yr amgylchedd yn gymharol isel mae gan y nwy hwn dros 296 gwaith yn fwy o botensial cynhesu'r amgylchedd na CO_2 a phery yn yr atmosffer am dros 100 o flynyddoedd.

Sicrhau argaeledd cynnyrch cilgnowyr o'r ansawdd gorau gyda chyn lleied o allyriadau nwyon tŷ gwydr i'r dyfodol

Bydd ateb y galw cynyddol am gynhyrchion cilgnowyr yn her fawr i lywodraethau, ffermwyr, diwydiannau amaethyddol, yr adwerthwyr ac i wyddonwyr yn y maes gan fod gwelliant sylweddol yng nghynnydd cynnyrch cilgnowyr wedi'i gyflawni yn ystod y 1970au a'r 1980au (McMichael et al., 2007). Er enghraifft, nid oes modd defnyddio mwy o dir ar gyfer magu da byw gan ein bod eisoes wedi cynyddu arwynebedd y tir sy'n cael ei ddefnyddio tuag at gynhyrchu llaeth a chig bron 700 y cant ers y 1970au (McMichael et al., 2007). Dim ond tri dull penodol y gellir eu hystyried i sicrhau argaeledd y cynnyrch gorau i'r dyfodol a hefyd lleihau allyriadau nwyon tŷ gwydr, sef:

- (i) lleihau defnydd o gynnyrch cilgnowyr mewn ymborth gwledydd diwydiannol datblygedig a chyfyngu cynnydd yn eu defnydd yn y gwledydd sy'n datblygu;
- (ii) newid dulliau ffermio;
- (iii) defnyddio technoleg newydd (Gill et al., 2010; Scollan et al., 2011).

	Deunydd cig (g y person y dydd)
Affrica	31
Dwyrain a De Asia	112
Gorllewin Asia (yn cynnwys y Dwyrain Canol)	54
America Ladin	147
Gwledydd sy'n datblygu (yn eu cyfanrwydd)	47
Gwledydd datblygedig (yn eu cyfanrwydd)	224
Cyfartaledd	101

Tabl 1 Defnydd dyddiol o gig yn fyd-eang (wedi ei addasu o McMichael et al., 2007)

Mae poblogaethau gwledydd datblygedig, megis poblogaeth Prydain, yn bwyta tua 224g o gig y person y dydd o'i gymharu â 31g o gig y person y dydd yn Affrica (Tabl 1). Ceir dadl gref dros ostwng ymborth llaeth a chig mewn gwledydd datblygedig. Byddai hyn nid yn unig yn sicrhau argaeledd byd-eang ond hefyd yn dda i'n hiechyd ac yn lleihau allyriadau nwyon tŷ gwydr. Amcangyfrifir y byddai gostwng ymborth cig o 224g i 90g y person y dydd yn gostwng y tebygrwydd o ddatblygu clefyd y galon a chanser, yn enwedig canser y colon a'r rhefr (McMichael et al., 2007). Wrth gwrs, ni fydd cynnig polisïau a deddfu er mwyn gostwng deunydd cynnyrch cilgnowyr yn hawdd nac yn boblogaidd, ac o'u gwneud rhaid fyddai sicrhau strategaeth na fyddai'n effeithio'n andwyol ar economi amaethyddiaeth Prydain nac ychwaith yr economi fyd-eang.

Ceir hefyd ddadl gref y dylai Prydain newid i systemau dwys tebyg i systemau mannau bwydo, fel y ceir yn yr UDA. Defnyddia'r systemau hyn lawer llai o dir a cheir lleihad mewn allyriadau nwyon tŷ gwydr (McMichael et al., 2007). Mewn adroddiad gan y Sefydliad Bwyd ac Amaeth (FAO, 2006) honnwyd bod allyriadau methan 4.5 gwaith yn llai mewn systemau ffermio dwys, ac allyriadau nitrig ocsid yn 1.75 gwaith yn llai na mewn systemau mwy traddodiadol lle defnyddir mwy o borthiant a llai o ddwysfwydydd i fwydo'r anifail. Wrth gwrs mae'r cyfrifiadau hyn wedi eu seilio ar nwyon tŷ gwydr/Kg o gig a gynhyrchir, ond gan fod mwy o dda byw mewn systemau ffermio dwys yn eu cyfanrwydd, maent yn cynhyrchu mwy o allyriadau gan nad yw effeithlonrwydd defnydd y porthiant wedi gwella. Er hynny, mae gwledydd yn Ne America megis Brasil, Bolivia a Paraguay yn symud yn gynyddol tuag at ffermio dwys. Yn Mhrydain ceir ymgyrchoedd sylweddol tuag at ffermio llai dwys, am resymau moesegol fel mae'n digwydd, felly nid yw'r syniad o newid i systemau dwys yn cael ei ffafrio gan rai o'r cwsmeriaid gan fod ffermio dwys yn cael ei gysylltu â ffermio ffatri. Yn wir, yn y systemau hyn, yn aml mae'r anifail yn cael ei gadw o dan do gyda llai o ryddid na phe bai allan yn pori.

Yr her ymchwil yng ngwyddorau anifeiliaid yw datblygu strategaethau gwreiddiol sy'n mynd i'r afael â'r sialensiau amaethyddol hyn. Er mwyn gwneud hyn mae'n angenrheidiol i ni gynyddu ein dealltwriaeth o gilgnowyr a'r ffactorau sy'n effeithio ar dwf, ansawdd ac ôl-troed amgylcheddol yr anifail wrth gynhyrchu llaeth a chig. Bydd yr erthygl yn awr yn canolbwyntio ar ddatblygu strategaethau gwyddonol newydd, yn seiliedig ar gynyddu ein dealltwriaeth o gilgnowyr, er mwyn sicrhau diogelwch llaeth a chig.

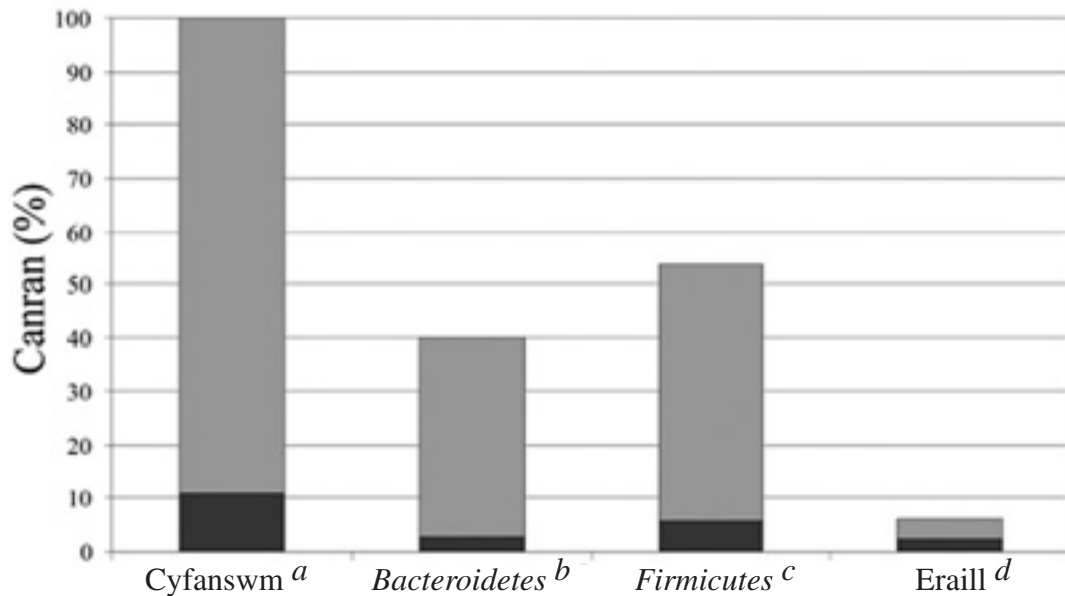
Anatomeg a ffisioleg stumog cilgnowyr

Mae gan gilgnowyr bedair siambr yn eu stumogau, sef y reticwlwm, y rwmn, yr omaswm a'r abomaswm (gyda'r olaf yn cyfateb i'r 'gwir stumog'). Wrth i borthiant gael ei lyncu mae'n llifo i lawr yr oesoffagws i'r reticwlwm. Wrth gyrraedd y reticwlwm gall y porthiant symud yn rhydd i'r rwmn, gan nad oes rhwystr mawr rhwng y ddwy siambr. Yn aml iawn gelwir y reticwlwm a'r rwmn yn reticwlo-rwmn. Y mae'r porthiant yn y reticwlwm yn cael ei ailchwydu, er mwyn ei ail-gnoi, cyn llifo yn ôl i lawr i'r reticwlwm. Yn y rwmn ei hun, trosir y porthiant i fomas microbaidd ac yna i gynhyrchion terfynol, e.e. protein ac asidau brasterog anwedol, sy'n cael eu defnyddio gan yr anifail i dyfu a chynhyrchu llaeth a chig. Yn wir, cyfranna'r epleriad microbaidd fwyafrif y protein sy'n cyrraedd y dwodenwm gan gyfrannu at gynhyrchiad llaeth a chig (Broudiscou a Jouany, 1995). Heb ficro-organebau'r rwmn ni fyddai'r anifail yn medru gwneud defnydd o ddeunydd lignogellwlosig cymhleth o fewn planhigion. Symuda rhywfaint o gynnwys y rwmn wedyn i'r omaswm ond ni wyddom sawl gwaith mae porthiant yn cael ei ailchwydu a'i sefydlu yn y rwmn cyn symud i'r omaswm. Pwrpas yr omaswm yw gwaredu'r dŵr a'r halen o'r cynnwys ac yna ymddwyn fel pwmp i symud cynnwys i'r abomaswm. Cynhyrchir ensymau ac asid hydroclorig yn yr abomaswm er mwyn diraddio cynnwys y rwmn ymhellach cyn i'r maetholion gael eu hamsugno drwy wal y coluddyn bach.

Y rwmn a'i ficro-organebau

Mae gan y rwmn gyfaint o tua 100 litr mewn gwartheg a thua 20 litr mewn defaid ac mae'n gynefin anaerobig, gyda pH rhwng 5.5 ac 8 a thymheredd o 39°C. Yn y rwmn ymgartrefa nifer eang o ficro-organebau gan gynnwys bacteria, protistiaid, ffwng, ac Archaea, sy'n medru llewyrchu heb ocsigen ac mewn tymheredd cymharol uchel. Gwyddom, trwy ddefnyddio microsgop, fod protistiaid y rwmn yn cynrychioli tua 10^5 o gelloedd/mL, ac o ran biomas maent yn cynrychioli'r cyfaint uchaf o ficro-organebau'r rwmn (50-60 y cant; Coleman a Williams, 1992). Gwyddom fod dau grŵp o brotistiaid, sef entodimorffidau a'r holotrichiaid (urddau tacsonomeg Entodiniomorphida a Vestibuliferida), sy'n perthyn i 17 genws (Coleman a Williams, 1992). Mewn cymhariaeth, cynrychiola'r ffwng tua 10^4 o gelloedd/mL yn y rwmn, a cheir chwe genws sy'n cynnwys *Neocallimastix*, *Orpinomyces*, *Piromyces*, *Anaeromyces*, *Caecomyces* a *Cyllamyces* (Hobson a Stewart, 1997; Ozkose et al., 2001; Edwards et al., 2008a). Dim ond tua 3 y cant o fomas y rwmn a gynrychiolir gan yr Archaea ac mae'n cynnwys pump genws cyn belled ag y gwyddom, *Methanobacterium*, *Methanobrevibacter*, *Methanomicrobium*, *Methanoculleus* a *Methanosarcina* (Janssen a Kirs, 2008). Er eu dwysedd isel, yr Archaea methanogenig sy'n gyfrifol am holl allyriadau methan y rwmn (FAO, 2006).

Ar sail archwiliadau gyda microsgop, gwyddom fod y rwmn yn gynefin i tua 10^{11} o gelloedd bacteria/mL, gyda tua 80 y cant ohonynt ynghlwm wrth arwyneb y porthiant (Hungate, 1966; Hobson a Stewart, 1997). Yn hanesyddol mae ein dealltwriaeth o dacsonomeg a gweithgaredd y bacteria hyn wedi ei seilio ar y sawl y gellir eu meithrin yn y labordy (Hungate, 1966; Mackie a White, 1997), ond mae'r astudiaethau diweddaraf sy'n seiliedig ar DNA (heb yr angen i'w tyfu yn y labordy) wedi llwyr drawsnewid ein dealltwriaeth o facteria y rwmn yn syfrdanol (Mullis, 1990; Edwards et al., 2008b). Daeth yn amlwg mai dim ond canran isel iawn o facteria'r rwmn (tua 11 y cant) y gellir eu meithrin yn y labordy (Edwards et al., 2004; Kim et al., 2011a; Ffig. 2), yn bennaf o achos



Ffigwr 2: Bacteria'r rwmn sy'n methu cael eu tyfu yn y tiwb profi hyd yn hyn. Y ganran na fedrir eu tyfu yn y labordy yn llwyd-olau a'r ganran y medrwn eu tyfu yn llwyd-dywyll (wedi ei gymryd o Edwards et al., 2008).

ein diffyg gwybodaeth am y maethion penodol sydd eu hangen i'w tyfu (Davis et al., 2005). Fodd bynnag, mae'r gallu i astudio microbau'r rwmn trwy buro ac astudio eu DNA wedi arwain at y canfyddiadau diweddaraf hyn ac wedi galluogi trawsnewid ein dealltwriaeth o ecoleg microbaidd y rwmn. Credir bellach fod dros 300 rhywogaeth o facteria yn byw yn y rwmn (Edwards et al., 2004; Kim et al., 2011a). Wrth gwrs, mae'r dechnoleg folecwlwr wedi datblygu cryn dipyn yn y blynyddoedd diwethaf. Gallwn yn awr gael gwybodaeth enfawr am strwythur tacsonomeg micro-organebau'r rwmn, o dan unrhyw amgylchiadau, trwy ddefnyddio dilyniannydd ail genhedlaeth (Schuster, 2008). Er hyn, mae'n bwysig nid yn unig i ddeall strwythur y cymunedau micro-organebol yn y rwmn, ond hefyd i ddeall eu gweithgareddau er mwyn datblygu technoleg i wella effeithlonrwydd defnydd maetholion y planhigyn gan gilgnowyr.

Gweithgareddau penodol microbiom y rwmn

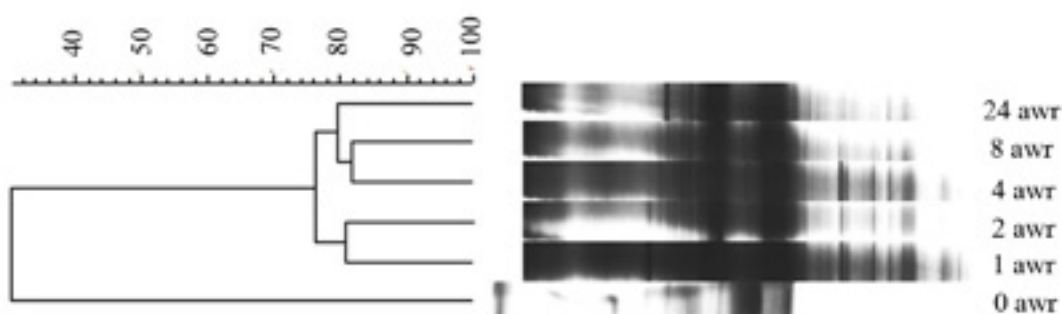
Twf yr anifail

Unig swyddogaeth y rwmn yw cynnal eplesiad y microbau. Er mwyn sicrhau eplesu microbaidd llwyddiannus, mae diraddiad effeithlon o wal y planhigyn yn hanfodol. Os nad yw'r broses hon yn effeithlon, ni fydd y maetholion yng nghelloedd y planhigyn ar gael i ficro-organebau eu metaboleiddio ac yna i'w darparu i'r anifail er mwyn cynhyrchu llaeth neu gig. Cyn y datblygiadau molecwlwr, credid bod tair rhywogaeth o facteria yn gyfrifol am ddiraddio'r ffibr yn wal y planhigyn: *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus* a *R. Flavefaciens* (Harfoot a Hazlewood, 1997). Trwy ddefnyddio technoleg folecwlwr arloesol metagenomeg swyddogaethol (*functional metagenomics*), darganfuwyd bod nifer o ensymau hydrolases glycosyl (GH; yr ensymau sy'n diraddio carbohydradau mewn ffibr planhigion) yn bresennol yng ngenomau nifer o facteria (Ferrer et al., 2005; Brulc et

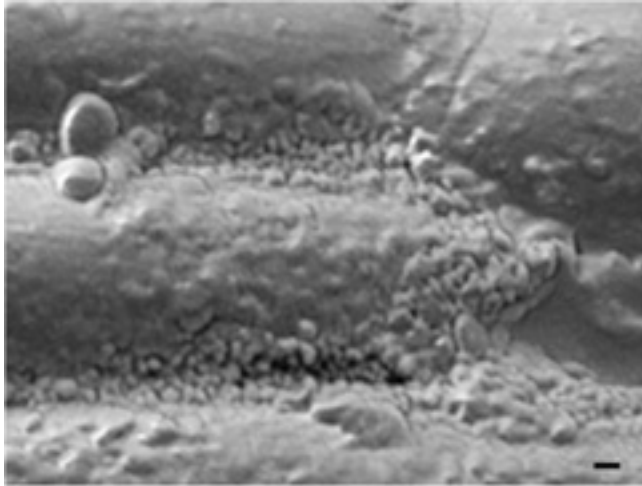
al., 2009; Li et al., 2009; Hess et al., 2011), protistiaid (Ricard et al., 2006; Qi et al., 2011) a ffwng (Qi et al., 2011). Gan fod gan yr ensymau hyn botensial enfawr i drin planhigion mewn eplesyddion ar gyfer y diwydiant boddanwydd, bu nifer o ymdrechion diweddar i ddarganfod ensymau gwreiddiol (e.e Hess et al., 2011). Ceir syniad ar <http://www.cazy.org/> o'r ystod eang o GHau sydd bellach wedi eu darganfod. Maent wedi eu dosbarthu i 130 teulu gwahanol ac fe'u disgrifiwyd ar http://www.cazypedia.org/index.php/Main_Page. Pwrpas y gwefannau hyn yw ehangu gwybodaeth am y teuluoedd a chaniatáu i wyddonwyr ychwanegu at y gronfa ddata.

Wedi diraddio wal y gell, mae'r microbau'n cael mynediad i gynnwys y gell, yn benodol i'r proteinau. Diraddir y protein i asidau amino cyn eu metaboleiddio i greu protein newydd o fewn celloedd y bacteria. Yna mae'r bacteria yn llifo i'r dwodenwm, gan gyfrannu'r rhan helaethaf o'r protein i'r anifail. Er bod y broses o fetaboleiddio asidau amino a phroteinau'r planhigyn gan y bacteria wedi esblygu dros filoedd o flynyddoedd, mae'n parhau yn aneffeithlon, gyda chyn lleied ag 20 y cant o'r protein yn y porthiant yn cael ei drosi i laeth a chig (MacRae et al., 1975; Dewhurst et al., 2000; Edwards et al., 2007; 2008b; Kingston-Smith et al., 2010). O ganlyniad, collir rhan sylweddol o nitrogen y planhigyn yng ngharthion yr anifail. Yn wir, aneffeithlonrwydd y rwmn sy'n bennaf cyfrifol am achosi llygredd nitrogen i'r dŵr ac N₂O i'r atmosffer (Edwards et al., 2008b; Kingston-Smith et al., 2010).

Rhaid yn amlwg ddeall y berthynas rhwng y porthiant a'r micro-organebau os ydym am wella defnydd nitrogen gan ficro-organebau'r rwmn (Mayorga et al., 2007; Edwards et al., 2008a; 2008b; Kingston-Smith et al., 2010). Gwyddom fod bacteria, protistiaid a ffwng yn adlynu wrth y porthiant o fewn 5 i 15 munud iddo gyrraedd y rwmn (McAllister, 1994; Mayorga et al., 2007; Edwards et al., 2007; 2008a; 2008b). Gwyddom hefyd, o ddefnyddio technoleg folecwlar *Dentauring Gradient Gel Electrophoresis* a *Terminal-Restriction Fragment Length Polymorphisms*, fod yr amrywiaeth o facteria sydd ynghlwm wrth rygwellt ffres rhwng yr amseroedd cynnar (0 i 2 awr) a nes ymlaen (4 i 24 awr) yn wahanol i'w gilydd (Ffig. 3). Trwy ddefnyddio *Fourier Transform-Ion Resonance (FT-IR)* i astudio cynnwys cemegol y planhigyn dros gyfnod o 24 awr o ddeor mewn hylif rwmn, gwelir bod strwythur cemegol y planhigion yn newid fwyaf rhwng 2 a 4 awr, yn gydamserol â'r newidiadau yn y rhywogaethau o facteria sydd ynghlwm wrth arwyneb y celloedd (data



Ffigwr 3: Dendrogram UPGMA ('Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean') yn seiliedig ar dechneg DGGE, 'Denaturing Gradient Gel Electrophoresis', yn dangos amrywiaeth 16S rDNA ynghlwm wrth rygwellt ffres dros amser ar ôl deor yn rwmn gwartheg llaeth. Rhifau ar ôl pob proffil yn dangos amser ar ôl deor yn y rwmn. Graddfa yn ymwneud â chanran tebygrwydd.



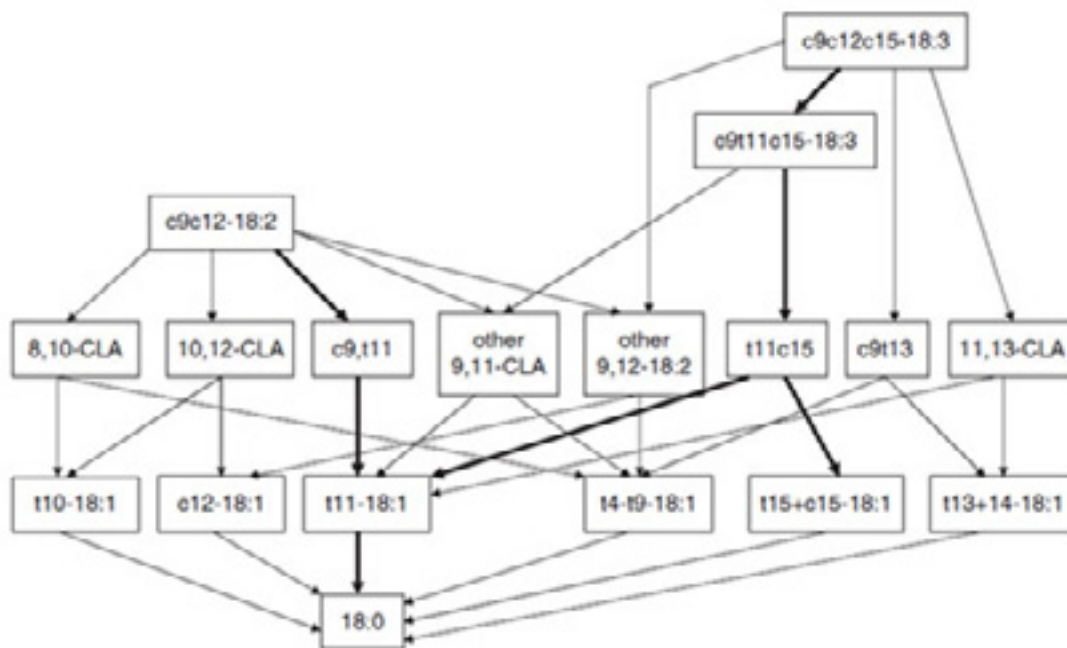
Figwr 4: Micro-organebau ynghlwm wrth porthiant yn y rwmn ac yn dangos ffenoteip bioffilm. Graddfa – 100nm.

heb ei ddangos). Mae felly'n debygol bod gan y bacteria sy'n adlynu hyd at ddwy awr a'r rhai sy'n adlynu cyn pen dwy awr â gweithgareddau gwahanol mewn perthynas â diraddio a metaboleiddio cynnwys y planhigyn.

Ynghyd â deall yr adwaith rhwng y micro-organebau a'r porthiant, mae hefyd yn bwysig ystyried ffenoteip y bacteria sydd ynghlwm wrth arwyneb y porthiant. Gan ddefnyddio microsgopeg sganio electron (SEM) gwelir bod y micro-organebau ar arwyneb y porthiant fel arfer yn ffurfio bioffilm (Ffig. 4). Diffinnir bioffilm fel cymuned o ficro-organebau sydd ynghlwm wrth unrhyw arwyneb ac yn cynhyrchu polymerau allgellog sy'n cwmpasu'r gymuned (Costerton et al., 1999; Flemming a Wingender, 2010). Ymddengys bioffilmiau yn gyffredin ar ystod eang o arwynebau (e.e. pibellau dŵr, cerrig mewn afonydd a hyd yn oed ar ddannedd a phibellau corfforol mewn ysbytai) ac fe'u hadwaenir gan y llysgwr fel 'llysnafedd'. Ffenoteip y bioffilm sy'n cynorthwyo'r micro-organebau sydd ynddo i amddiffyn eu hunain yn erbyn gwrthficrobau, gwrthgyrff ac ysglyfaethwyr fel protistiaid, tra ar yr un pryd yn crynhoi maeth ac ensymau o fewn y gymuned (Costerton et al., 1999). Nid yw'r rwmn yn eithriad, a gwyddom fod y ffenoteip hwn yn medru cynorthwyo'r micro-organebau i ddiraddio'r planhigyn trwy ei alluogi i ddal a chrynhoi ensymau yn agos i'r porthiant ei hun (McAllister et al., 1994). Felly, mae'r ffenoteip yn bwysig yn y broses o ddiraddio'r planhigyn ac mae hyn yn tanlinellu pwysigrwydd yr angen am ymchwil i ddeall mwy am y ffenoteip hwn a'i gyfraniad i'r berthynas rhwng y planhigyn a'r micro-organebau.

Ansawdd y cynnyrch

Awgrymir gan Sefydliad Iechyd y Byd y dylai cynnyrch da byw gyfrannu llai na >0.10 o asidau brasterog dirlawn (*Saturated fatty acids; SFA*) a'r telerau at gyfanswm egni yn y deiet, a dylai SFA gyfrannu >0.45 o'r deiet mewn cymhareb ag asidau brasterog amlannirlawn (*Polyunsaturated fatty acids; PUFA*) er mwyn bod yn fuddiol i'n hiechyd. Mae glaswellt ffres a silwair yn cynnwys tua 60 y cant o asid linolenig (18:3 *n*-3), 20 y cant o asid palmitig (16:0) a 15 y cant o asid linolëig (18:2 *n*-6). Er bod y porthiant yn cynnal cymhareb fuddiol o *PUFA*, mae llaeth, ac yn enwedig cig, yn uchel mewn *SFA*, yn enwedig asid stearig (18:0) (Dewhurst et al., 2003; Scollan et al., 2006; Lourenco et al., 2010; Kim et al., 2008; Huws et al., 2011). Daw hyn o ganlyniad i'r broses o biohydrogeniad, sef y broses



Ffigwr 5: Y llwybrau biocemegol cymhleth yn y broses o fiohydrogeniad yn y rwmn. (Wedi ei gymryd o Lourenco et al., 2010).

o dorri bondiau dwbl yn y PUFA gan facteria'r rwmn. Mae sawl cam i'r broses hon gyda'r bondiau dwbl yn asidau linolenig a linolëig yn cael eu torri mewn trefn benodol (Ffig. 5). Mae'r llwybr hydrogeniad sy'n dechrau gyda'r ensym isomerase yn achosi newid safle'r bond dwbl a geir ger carbon rhif 12, gan greu *cis*-9, *trans*-11 18:2 *n*-6, sef asid rhediadau linolenig (*Conjugated linoleic acid*). Mae'r asid brasterog *cis*-9, *trans*-11 18:2 *n*-6, fel yr asidau brasterog linolenig a linolëig, yn fuddiol i'n hiechyd (Lock a Bauman, 2004). Wedi hyn mae'r microbiota yn defnyddio ensym redyctas er mwyn gwaredu'r bond dwbl ar garbon 11, i greu 18:1 *trans*-11. Gellir trosi 18:1 *trans*-11, trwy weithrediad yr ensym *delta*-9-*destaurase*, yn ôl i *cis*-9, *trans*-11 18:2 *n*-6 yn y chwarennau llaeth. Felly yn anuniongyrchol mae lefelau o 18:1 *trans*-11 yn medru bod yn dda i'n hiechyd gan fod y braster asidig hwn yn cael ei newid yn ôl i *cis*-9, *trans*-11 18:2 *n*-6, sy'n fuddiol i'n hiechyd (Griinari a Bauman, 1999).

Ynghyd â bod yn bwysig i ddiraddio walïau cell y planhigyn, mae'r cymunedau sydd ynghlwm wrth y porthiant hefyd yn bwysig yn y broses o drawsffurfio'r asidau brasterog yn y rwmn (Huws et al., 2011). Tan yn gymharol ddiweddar, roedd ein dealltwriaeth o'r micro-organebau oedd yn cyflawni'r broses o fiohydrogeniad wedi ei sellio ar nifer fach o facteria yr oedd yn bosibl eu hastudio yn y labordy: yn bennaf rhywogaethau *Butyrivibrio* (Kopečný et al., 2003; van de Vossenberg a Joblin, 2003; Wallace et al., 2006; Paillard et al., 2007; Moon et al., 2008; Lourenco et al., 2010). Wrth ddefnyddio technoleg folecwlar ynghyd â dulliau ystadegol amlamrywedd, dangoswyd bod nifer o rywogaethau o facteria, sydd eto heb eu meithrin yn y labordy, gan gynnwys aelodau o'r *Prevotella*, *Bacteroidales*, *Clostridiales* ac eraill, yn chwarae rhan bwysig yn y broses o fiohydrogeniad (Boeckaert et al., 2008; Huws et al., 2011). Credir bellach bod y bacteria yn cyflawni'r broses hon gan fod y PUFA yn wenwynig iddynt ac mae eu trawsnewid i asidau brasterog dirlawn yn eu harbed rhag cael eu gwenwyno (Lourenco et al., 2010).

Prif ddiben cynyddu ein dealltwriaeth o fiohydrogeniad yn y rwmen yw datblygu strategaethau newydd i atal, neu leihau, y broses hon a thrwy hynny wella cyfansawdd y PUFA, sy'n fwy llesol i'n hiechyd mewn llaeth a chig. Annhebygol iawn y gellir datblygu ffyrdd uniongyrchol o rwystro'r bacteria rhag cyflawni'r broses o waredu'r bondiau dwbl, a hynny oherwydd yr ystod eang o facteria sy'n cyfrannu at y broses. Er hyn, mae rheoli lipolysis, sef y broses o ryddhau asidau brasterog amlannirlawn o'r lipidau, yn opsiwn i ostwng biohydrogeniad. Un posibilrwydd yw cynyddu lipolysis er mwyn rhyddhau lefelau uchel o asidau brasterog amlannirlawn ac felly wenwyno'r bacteria hyn. Y ddamcaniaeth yw ceisio lladd y bacteria sy'n gallu cynnal biohydrogeniad cyn iddynt ddechrau'r broses. I'r gwrthwyneb, buasai lleihau'r broses o lipolysis a gostwng lefelau asidau brasterog amlannirlawn ar gael i fynd trwy'r broses o fiohydrogeniad yn golygu byddai mwy o PUFA yn gallu cael eu trosglwyddo i laeth a chig.

Er mwyn deall y broses o lipolysis, rhaid, yn gyntaf, gynyddu ein dealltwriaeth o'r micro-organebau sy'n chwarae rhan yn y broses ynghyd â gweithrediad y lipasau eu hunain. Tan yn ddiweddar, *Anaerovibrio lipolytica* oedd yr unig facteriwm y gwyddid amdano sydd â'r gallu i drawsnewid triglyserid drwy ddefnyddio lipas (Hobson a Mann, 1961; Hungate, 1966), a *Butyrivibrio* oedd yr unig rywogaeth â'r gallu i drawsnewid ffosfolipasau (Harfoot a Hazlewood, 1997). Yn ôl dosbarthiad Arpigny a Jaeger (1999), mae'r lipidau yn cael eu rhannu'n wyth teulu ar sail eu dilyniant asid amino a'u nodweddion biolegol. Er y gwyddom fod *A. lipolytica* a rhywogaethau o *Butyrivibrio* yn cynhyrchu lipasau nid oes gennym unrhyw wybodaeth am strwythur na nodweddion biolegol y lipasau hyn.

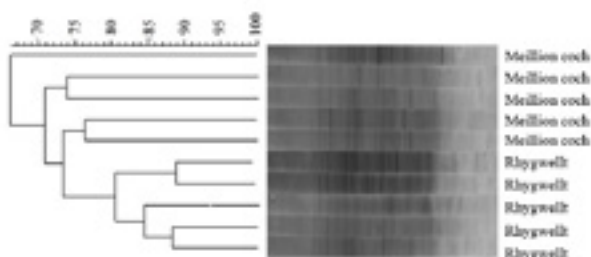
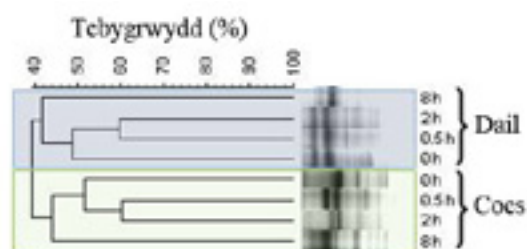
Trwy sgrinio metagenomig swyddogaethol o'r bacteria yn y rwmen, canfu Liu et al. (2009) ddau lipas a chanfu Privé et al. (2011a; 2011b) 14 o lipasau gwreiddiol eraill. Mae'r lipasau hyn yn wahanol iawn i'w gilydd ac yn perthyn i bob un o'r wyth categori y sonnir amdanynt gan Arpigny a Jaeger (1999). Ar yr un pryd dangosant dipyn o wahaniaeth yn eu dilyniant DNA ag asidau amino o'u cymharu â gweddill aelodau'r grwpiau, gyda dau ohonynt yn ffosfolipasau (Privé et al., 2011a; 2011b).

Yn ogystal â'u potensial yn y rwmen, mae'r ensymau hyn o ddiddordeb ehangach i'r diwydiant biotechnoleg, gan y gellir eu defnyddio i greu bioplastigau, aeddfedu caws, gwaredu lipidau o ledr yn y broses barcio, a chynhyrchu biodanwydd (Hasan et al., 2006; Ribeiro et al., 2011). Er bod dealltwriaeth o lipidau'r rwmen a phroses lipolysis wedi cynyddu rywfaint, rhaid deall rhagor cyn y byddwn mewn sefyllfa i ystyried y broses fel rheoliad o fiohydrogeniad, gyda'r bwriad o wella ansawdd cynnyrch cilgnowyr.

Effaith y porthiant ar amrywiaeth y micro-organebau sy'n cydio

Mae'r prosesau cychwynnol o ddiraddio porthiant yn y rwmen yn arbenigol, a gwyddom fod y cymunedau o facteria a geir ar ddail rhygwellt, er enghraifft, yn wahanol i'r rhai sy'n cytrefu ar goesau'r un planhigyn (Ffig. 6). Rydym hefyd yn gwybod bod gwahaniaeth yn yr amrywiaeth a'r dwysedd o facteria sydd ynghlwm wrth ochrau uchaf (allechelinel) ac isaf (adechelinel) y ddeilen, gyda mwy o facteria yn cydio ar yr ochr adechelinel (data heb eu cyhoeddi eto). Dangoswyd hefyd bod gwahaniaeth yn y tacsia o facteria ynghlwm i borthiant o wahanol fathau (e.e. meillion coch o'u cymharu â rhygwellt) (Ffig. 7; Huws et al., 2010). Bellach mae trwch o ddata yn disgrifio effaith y planhigyn ar amrywiaeth a nifer y micro-organebau sydd ynghlwm wrth y planhigion ond y sialens bellach yw symud

Ffigwr 6: Dendogram UPGMA ('Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean') yn seiliedig ar dechneg DGGE ('Denaturing Gradient Gel Electrophoresis') yn dangos amrywiaeth 16S rDNA ynghlwm wrth ddail a choesau rhygwellt ffres dros amser ar ôl deor yn rwmen gwartheg llaeth. Rhifau ar ôl pob proffil yn dangos amser ar ôl deor yn y rwmen. Graddfa yn ymwneud â chanran tebygrwydd.



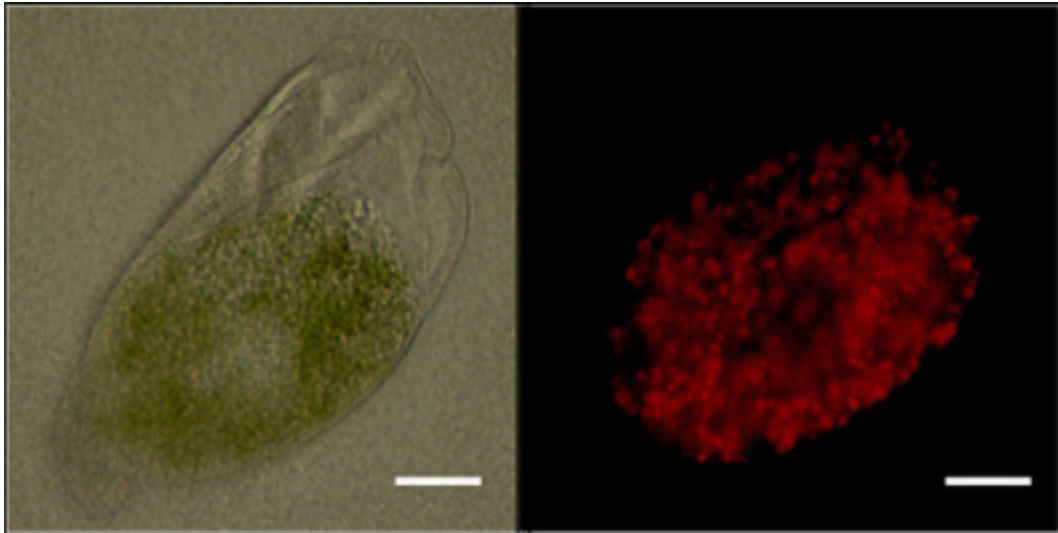
Ffigwr 7: Dendogram UPGMA yn seiliedig ar dechneg DGGE yn dangos amrywiaeth 16S rDNA ynghlwm wrth silwair o rygwellt a meillion coch ar ôl dwy awr wedi iddo ddeor yn rwmen gwartheg llaeth. Rhifau ar ôl pob proffil yn dangos amser ar ôl deor yn y rwmen. Graddfa yn ymwneud â chanran tebygrwydd.

ymlaen o 'gasglu stampiau'. Mae angen deall gweithgaredd y micro-organebau hyn, ynghyd â'u swyddogaethau yn y prosesau sy'n arwain at ddiraddiad y planhigyn. Fel ym mhob cynefin biolegol, mae elfen o orgyffwrdd rhwng y bacteria sy'n bresennol ac felly nid yw amrywiaeth gwahanol o reidrwydd yn arwydd o weithgaredd gwahanol. Yn ddiweddar dechreuwyd defnyddio technoleg metatranscriptomeg i astudio newidiadau yng ngweithgaredd y bacteria sydd ynghlwm wrth y porthiant dros amser (Edwards et al., 2012).

Rhyngweithiadau protistiaid a chloroplastau a'u heffaith ar y defnydd o nitrogen yr anifail ac ansawdd y cynnyrch terfynol

Er pwysigrwydd rhywogaeth y planhigyn i'r amrywiaeth o rywogaethau o ficro-organebau sy'n cydio wrth y porthiant, gan mai'r cloroplastau (sef organynnau ffotosynthetig y planhigyn) yn y porthiant sy'n llawn o faetholion gan gynnwys proteinau a PUFA (tua 60 y cant o gynnwys y planhigyn yn ei gyfanrwydd) (Huws et al., 2009; 2012), eu tynged hwy sy'n bwysig i dwf yr anifail ac ansawdd y cynnyrch.

Derbyn y protistiaid yn y rwmen eu maeth yn bennaf trwy lyncu a diraddio bacteria o fewn ffagolysosomau mewngellol. Mae protistiaid y rwmen yn wahanol i'r bacteria gan eu bod yn ffynhonnell o asidau brasterog amlannirlawn a monoannirlawn (Emmanuel, 1974; Devillard et al., 2006). Tan yn ddiweddar nid oedd y rheswm am hyn yn eglur. Am fod protistiaid yn bwyta bacteria yn bennaf roedd hyn yn anarferol, ond yn ddiweddar canfuwyd fod rhai protistiaid, yn enwedig aelodau o'r genws *Epidinia*, yn lyncu nifer uchel o gloroplastau, a'u bod yn aml yn llawn ohonynt (Ffig. 8; Huws et al., 2009; 2012). Felly mae'n debygol taw gallu'r protistiaid i lyncu cloroplastau sy'n eu gwneud yn ffynhonnell o faetholion.



Ffigwr 8: Genws *Epidinia* yn llawn o gloroplastau o dan olau (A) ac yn awto-fflwroleuol o dan olau fflwroleuol (B). Graddfa 20µm.

Mae'r gallu i gynyddu cloroplastau mewngellol gan y protistiaid yn rhoi cyfle i fanteisio ar hyn, a gwella ansawdd y maetholion sy'n cyrraedd y dwodenwm trwy gynyddu llif y protistiaid. Yn sgil asesu'r cyfle hwn, yn fwy diweddar astudiwyd cyfraniad protistiaid oedd yn cynnwys nifer sylweddol o gloroplastau mewngellol o'u cymharu â phrotistiaid yn cynnwys llai o gloroplastau mewngellol. Defnyddiwyd gwartheg wedi eu bwydo ar rygwellt ffres er mwyn cynyddu nifer y cloroplastau mewngellol i gymharu ar ddeiet o wellt a dwysfwyd (60:40) i gyflawni protistiaid gyda llai o gloroplastau mewngellol ar lif protein a PUFA i'r dwodenwm (Huws *et al.*, 2012). Dangoswyd cynnydd yn nifer y cloroplastau yn y protistiaid yn yr arbrawf hwn trwy fwydo rhygwellt ffres, ond ni welwyd gwelliant yn llif y protein a PUFA i'r dwodenwm. Ymddengys nad yw protistiaid yn llifo'n dda i'r dwodenwm ar y deiet hwn (Huws *et al.*, 2012). Un rheswm am hyn yw bod rhygwellt ffres yn cynnwys tipyn o siwgr sy'n denu protistiaid ac mae hyn yn creu'r potensial i'w cadw yn y rwmen. Gwyddom fod protistiaid yn ffynhonnell o brotein a PUFA i'r anifail ond yr her bellach yw sicrhau llif digonol ohonynt i'r dwodenwm er mwyn sicrhau gwelliant yn nhwff yr anifail, yn ogystal â sicrhau niferoedd cynaliadwy o brotistiaid yn y rwmen. Rhaid hefyd fagu dealltwriaeth ddyfnach o'r rhyngweithiadau rhwng y protistiaid a'r cloroplast. Ni wyddys pam mae protistiaid yn llyncu cloroplastau, na chwaith beth a ddigwydd i'r cloroplastau hynny wedi iddynt gael eu llyncu. Er hynny, gwelir potensial cymryd mantais o brotistiaid fel ffynhonnell o brotein a PUFA yng ngyd-destun datblygu technoleg newydd.

Nid yw'r planhigyn yn anadweithiol yn y rwmen

Ynghyd â deall pwysigrwydd micro-organebau'r rwmen, mae hefyd yn bwysig ystyried metaboledd y planhigyn ei hun wrth iddo gael ei llyncu a'i ddiraddio yn y rwmen. Hyd yn gymharol ddiweddar, credid bod y planhigyn yn marw yn sydyn wedi iddo gyrraedd y rwmen. Fodd bynnag, awgryma tystiolaeth ddiweddarach fod rhai prosesau yn medru parhau am hyd at chwe awr heb ocsigen na golau (Kingston-Smith *et al.*, 2008). Dengys gwaith ymchwil diweddar fod y planhigyn, yn hytrach, yn marw mewn ffordd raddol a

threfnus, trwy ddull a elwir yn Farwolaeth Cell Raglunedig (*Programmed Cell Death; PCD*). Gwelir tebygrwydd yn y broses hon i'r hyn a ddigwydd tanddwr, lle ceir hefyd ddiffyg ocsigen (Zhu et al., 1999; Beha et al., 2002; Kingston-Smith et al., 2003; Kingston-Smith et al., 2008). Yn ystod PCD, celloedd sy'n cynnwys y protein RuBisCO yn y cloroplast sy'n cael eu diraddio gan y planhigyn ei hun (Kingston-Smith et al., 2008). Golyga hyn nad yw'r proteinau sydd ar gael i'r microbau bob amser yr un peth â'r rhai oedd yn y ddeilen iach. Mae deall y llwybrau metaboledd yn y planhigyn, yn enwedig yn y cloroplast wrth i'r planhigyn farw, yn bwysig, nid yn unig yng nghyd-destun tynged y proteinau, ond hefyd y lipidau.

Bioleg Systemau Rwmen

Mae'r rwmen yn system gymhleth nad ydym eto yn ei llwyr ddeall, yn sicr nid ar y lefel o fanylder sydd ei hangen i wynebu'r heriau o'n blaenau. Yn sgil datblygiadau'r dilynianwyr ail genhedlaeth, mae'n hawdd casglu data ynglŷn â genomau a mynegiant genynnau o fewn y rwmen, gan hwyluso'r broses o ddeall swyddogaethau a rhyngweithiadau microbau'r rwmen mewn ffordd nad oedd modd ei rhagweld hyd yn oed ddegawd yn ôl. Yn sgil y datblygiadau hyn, pwysleisir pwysigrwydd deall ecosystemau fel systemau yn eu cyfanrwydd gan ddefnyddio syniadaeth bioleg systemau (Park et al., 2008; Kell, 2010). Diffiniad y term 'bioleg systemau' yw ymchwiliadau rhyngddisgyblaethol er mwyn deall y rhyngweithiadau cymhleth o fewn systemau biolegol gan ddefnyddio ymagwedd gyfannol yn hytrach nag ymagwedd leihaol i ymchwil fiolegol. Mae'n bwysig nodi, serch hynny, nad yw'r syniad o astudio nifer o elfennau o ecosystem (bioleg systemau) yn newydd gan fod ecolegwyr yn gwneud hyn cyn y cyfnod molecwlar. Y gwahaniaeth yn awr yw ein gallu i astudio mewn dyfnder elfennau o'r system ar lefel y gennyn, protein a metabolom oherwydd y datblygiadau technolegol diweddar.

Gwyddom pan fo cilgnowyr yn bwyta rhygwellt ffres sy'n cynnwys mwy o siwgr fod eplesiad metabolaidd yn cyflymu, ac o ganlyniad gwellir twf yr anifail o'i gymharu â bwydo rhygwellt ac ynddo lai o siwgr (Miller et al., 2001; Lee et al., 2002; Moorby et al., 2006); mae'r allyriadau methan hefyd yn llai (Kim et al., 2011b). Ni wyddom mewn unrhyw fanylder y rhesymau, nac ar lefel fwy sylfaenol, y llwybrau metabolaidd sy'n cael eu dilyn gan y micro-organebau yn sgil bwydo â rhygwellt sy'n cynnwys lefelau uwch o siwgr o'i gymharu â chyltifarau o rygwellt gyda llai o gynnwys siwgr. Trwy ddefnyddio technoleg metagenomeg, metatranscriptomeg, metaproteomeg, a metabolomeg i ddisgrifio'r berthynas rhwng y planhigyn a'r micro-organebau yn y rwmen, gallwn adeiladu model i ddisgrifio ac i ddeall y perthnasau rhwng y micro-organebau mewn cyltifarau o rygwellt sy'n gwahaniaethu yn eu cynnwys o siwgr.

Casgliadau

Erys nifer o heriau o'n blaenau i sicrhau argaeledd cynnyrch cilgnowyr sy'n iach a heb fod yn andwyol i'r amgylchedd. Nid oes, eto, ateb penodol i'r her hon, a bydd yn rhaid ceisio creu polisiau i gyfyngu'r defnydd o gynnyrch cilgnowyr yn neiet y boblogaeth fyd-eang, edrych ar y posibilrwydd o newid rhai arferion ffermio a gwneud y gorau o'r arbenigedd gwyddonol sydd gennym i ddatblygu strategaethau newydd. Trwy gynyddu ein dealltwriaeth o'r rwmen ar nifer o lefelau 'omeg', gobeithir y meddir mynd

i'r afael â gweithgareddau micro-organebau'r rwmen a'r porthiant er mwyn datblygu effeithlonrwydd ecosystem y rwmen.

Diolchiadau

Mae Sharon Huws yn cael ei hariannu gan y Coleg Cymraeg Cenedlaethol, Cyngor Ymchwil Biotechnoleg a Gwyddorau Biolegol (BBSRC), y Comisiwn Ewropeaidd (FOOD-CT-2006-36241 - *Prosafebeef*) a gan Lywodraeth Cymru (HE 11 ADP 1001 – LADP prosiect 'Green odour'). Dymuna Sharon Huws ddiolch hefyd i Hybu Cig Cymru am eu cyfraniad i'r gwaith diweddar ar lipolysis.

Llyfryddiaeth

Arpigny, J. L. a Jaeger, K. E. (1999), 'Bacterial lipolytic enzymes: classification and properties', *Biochemistry Journal*, 343, tt. 177-83.

Asner, G. P., Elmorre, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E. a Harris, A. T. (2004), 'Grazing systems, ecosystem responses and global change', *Annual Review of Environment and Resources*, 29, tt. 261-99.

Beha, E. M., Theodorou, M. K. a Kingston-Smith, A. H. (2002), 'Grass cells ingested by ruminants undergo autolysis which differs from senescence: implications for grass breeding targets and livestock production', *Plant, Cell and Environment*, 25, tt. 1299-312.

Boeckaert, C., Vlaeminck, B., Fievez, V., Maignien, L., Dijkstra, J. a Boon, N. (2008), 'Accumulation of *trans* C18:1 fatty acids in the rumen after dietary algal supplementation is associated with changes in the *Butyrivibrio* population', *Applied and Environmental Microbiology*, 74, tt. 6923-30.

Bouwman, L., Goldewijk, K. K., Van Der Hoek, K. W., Beusen, A. H. W., Van Vuuren, D. P., Willems, J., Rufino, M. C. a Stehfest, E. (2011), 'Exploring global changes in nitrogen and phosphorus cycles in agriculture induced by livestock production over the 1900-2050 period', *Proceeding of the National Academy of Sciences doi:10.1073/pnas.1012878108*.

Broudicou, L. a Jouany, J. P. (1995), 'Reassessing the manipulation of protein synthesis by rumen microbes', *Reproduction, Nutrition, Development*, 35, tt. 517-35.

Brulc, J. M., Antonopoulos, D. A., Berg Miller, M. E., Wilson, M. K., Yannarell, A. C., Dinsdale, E. A., Edwards, R. E., Frank, E. D., Emerson, J. B., Wacklin, P., Coutinho, P. M., Henrissat, B., Nelson, K. E. a White, B. A. (2009), 'Gene-centric metagenomics of fiber-adherent bovine rumen microbiom reveals forage specific glycoside hydrolases', *Proceedings of the National Academy of Science*, 106, tt. 1948-53.

Coleman, A. G. a Williams, G. S. (1992), *The Rumen Protozoa* (Efrog Newydd: Springer-Verlag).

Costerton, J. W., Stewart, P. S. a Greenberg, E. P. (1999), 'Bacterial biofilms: A common cause for persistent infections', *Science*, 10, tt. 135-43.

Davis, K. E., Joseph, S. J. a Janssen, P. H. (2005), 'Effects of growth medium, inoculum size, and incubation time on culturability and isolation of soil bacteria', *Applied and Environmental Microbiology*, 71, tt. 826-34.

- Devillard, E., McIntosh, F. M., Newbold C. J. a Wallace, R. J. (2006), 'Rumen ciliate protozoa contain high concentrations of conjugated linoleic acids and vaccenic acid, yet do not hydrogenate linoleic acid or desaturate stearic acid', *British Journal of Nutrition*, 96, tt. 697-704.
- Dewhurst, R. J., Davies, D. R. a Merry, R. J. (2000), 'Microbial protein supply in the rumen', *Animal Feed Science and Technology*, 85, tt. 1-21.
- Dewhurst, R. J., Scollan, N. D., Lee, M. R. F., Ougham, H. J. a Humphreys, M. O. (2003), 'Forage breeding and management to increase the beneficial fatty acid content of ruminant products', *Proceedings of the Nutrition Society*, 62, tt. 329-36.
- Edwards, J. E., Huws, S. A., Swarbreck, D., Rees Stevens, P., Febrer, M., Alston, M., Pachebat, J., a Kingston-Smith, A. H. (2012), 'Investigation of a rumen bacterial "functional core" utilising a metatranscriptomics approach', RRI-INRA Gut Microbiology: Gut microbiota: friend or foe? 8th Biennial Meeting, Clermont Ferrand.
- Edwards, A. H., Kingston-Smith, A. H., Jiminez, H. R., Huws, S. A., Skot, K.P., Griffith, G. W., McEwan, N. R. a Theodorou, M. K. (2008a), 'Dynamics of initial colonisation of non-conserved perennial ryegrass by anaerobic fungi in the bovine rumen', *FEMS Microbiology Ecology*, 66, tt. 537-45.
- Edwards, J. A., Huws, S. A., Kim, E. J., Lee, M. R. F., Kingston-Smith, A. H. a Scollan, N. D. (2008b), 'Advances in microbial ecosystem concepts and their consequences for ruminant agriculture', *Animal*, 2, tt. 653-60.
- Edwards, J. E., Huws, S. A., Kim, E. J. a Kingston-Smith, A. H. (2007), 'Characterisation of the dynamics of initial bacterial colonisation of nonconserved forage in the bovine rumen', *FEMS Microbiology Ecology*, 62, tt. 323-35.
- Edwards, J. E., McEwan, N. R., Travis, A. J. a Wallace, R. J. (2004), '16S rDNA library-based analysis of ruminal bacterial diversity', *Antonie van Leeuwenhoek*, 86, tt. 263-81.
- Emmanuel B (1974), 'On the origin of rumen protozoan fatty acids', *Biochimica Biophysica Acta*, 337, tt. 404-13.
- FAO (2006), *Livestock's Long Shadow. Environmental Issues and Options*, FAO, Rhufain. <http://ftp.fao.org/docrep/fao/010/a0701e/A0701E00.pdf>
- FAOSTAT (2009), <http://faostat.fao.org/>
- Ferrer, M., Golyshina, O. V., Chernikova, T. N., Khachane, A. N., Reyes-Duarte, D., Santos, V. A., Strompl, C., Elborough, K., Jarvis, G., Neef, A., Yakimov, M. M., Timmis, K. N. a Golyshin, P. N. (2005), 'Novel hydrolase diversity retrieved from a metagenome library of bovine rumen microflora', *Environmental Microbiology*, 7, tt. 1996-2010.
- Flemming, H. K a Wingender, J. (2010), 'The Biofilm Matrix', *Nature Reviews*, 8, tt. 623-33.
- Foresight (2011), *The Future of Food and Farming: Challenges and choices for global sustainability*, Adroddiad Llywodraeth Prydain.
- Gill, M., Smith, P. a Wilkinson, J. M. (2010), 'Mitigating climate change: the role of domestic livestock', *Animal*, 4, tt. 323-33.

- Griinari, J. M. A. a Bauman, D. E. (1999), 'Biosynthesis of conjugated linoleic acid and its incorporation into meat and milk in ruminants', yn Yurawecz, M. P., Mossoba, M. M., Kramer, J. K., Pariza, J. K. G., M. W. a Nelson, G. J. (goln.), *Advances in conjugated linoleic acid research* 1, tt. 180-200.
- Harfoot, C.G. a Hazlewood, G.P. (1997), 'Lipid metabolism in the rumen' yn Hobson P.N. a Stewart C.S., (goln.), *The Rumen Microbial Ecosystem*, tt. 382-426 (Llundain: Chapman & Hall).
- Hasan, F., Shah, A. A. a Hameed, A. (2006), 'Industrial applications of microbial lipases', *Enzyme and Microbial Technology*, 39, tt. 235-51.
- Hess, M., Sczybra, A., Egan, R., Kim, T. W., Chokhawala, H., Schroth, G., Luo, S., Clark, D. S., Cheng, F., Zhang, T., Mackie, R. I., Pennacchio, L. A., Tringe, S. G., Visel, A., Woyke, T., Wang, Z. a Rubin, E. M. (2011), 'Metagenomic discovery of biomass-degrading genes and genomes from cow rumen', *Science*, 331, tt. 463-7.
- Hobson, P. N. a Mann, S. O. (1961), 'The isolation of glycerol fermenting and lipolytic bacteria from the rumen of the sheep', *Journal of General Microbiology*, 25, tt. 227-40.
- Hobson, P. N. a Stewart, C. S. (1997), *The Rumen Microbial Ecosystem* (Llundain: Chapman a Hall).
- Hungate, R. E. (1966), *The Rumen and its Microbes* (Efrog Newydd: Academic Press).
- Huws, S. A., Lee, M. R. F., Kingston-Smith, A. H., Kim, E. J., Scott, M. B., Tweed, J. a Scollan, N. D. (2012), 'Ruminal protozoal contribution to the flow of fatty acids following feeding of steers on forages differing in their chloroplast content', *British Journal of Nutrition*, 1, tt. 1-8.
- Huws, S. A., Kim E. J., Lee, M. R. F., Pinloche, E., Wallace, R. J. a Scollan, N. D. (2011), 'As yet uncultured bacteria phylogenetically classified as Prevotella, Lachnospiraceae incertae sedis, and unclassified Bacteroidales, Clostridiales and Ruminococcaceae may play a predominant role in ruminal biohydrogenation', *Environmental Microbiology*, 13, 1500-12.
- Huws, S. A., Lee, M. R. F., Muetzel, S. M., Scott, M. B., Wallace, R. J. a Scollan, N. D. (2010), 'Forage type and fish oil cause shifts in rumen bacterial diversity', *FEMS Microbiology Ecology*, 73, tt. 396-407.
- Huws, S. A., Kim, E. J., Kingston-Smith, A. H., Lee, M. R. F., Muetzel, S. M., Cookson, A. R., Newbold, C. J., Wallace, R. J. a Scollan, N. D. (2009), 'Rumen protozoa are rich in polyunsaturated fatty acids due to the ingestion of chloroplast', *FEMS Microbiol Ecology*, 69, tt. 461-71.
- Huws, S. A., Mayorga, O.L., Theodorou, M.K., Kim, E. J., Newbold C.J. a Kingston-Smith, A.H. (2013) 'Successional colonisation of perennial ryegrass by rumen bacteria'. *Letters in Applied Microbiology* 56, tt 186-196.
- Janssen, P. H. a Kirs, M. (2008), 'Structure of the Archaeal community of the rumen', *Applied and Environmental Microbiology*, 74, tt. 3619-25.
- Kell, D. B. (2010), Systems microbiology, *Microbiology Today* 37, 14-15.
- Kim, E. J., Huws, S. A., Lee, M. R. F., Wood, J. D., Muetzel, S. M., Wallace, R. J. a Scollan, N. D. (2008), 'Fish oil increases the duodenal flow of long chain polyunsaturated fatty acids and *trans*-11 18:1 and decreases 18:0 in steers via changes in the rumen bacterial community', *Journal of Nutrition*, 138, tt. 889-96.

- Kim, M., Morrison, M. a Zhu, Z. (2011a), 'Phylogenetic diversity of bacterial communities in bovine rumen as affected by diets and microenvironments', *Folia Microbiologica (Praha)*, 56, tt. 453-8.
- Kim, E. J., Newbold C. J. a Scollan, N. D. (2011b), 'Effect of water-soluble carbohydrate in fresh forage on growth and methane production by growing lambs', yn *8th International Symposium on the Nutrition of Herbivores*, t. 30 (Caergrawnt: Gwasg y Brifysgol).
- Kingston-Smith, A. H., Edwards, J. E., Huws, S. A., Kim, E. J. ac Abberton, M. (2010), 'Plant-based strategies towards minimising 'livestock's long shadow', *Proceedings of the Nutrition Society*, 69, 613-20.
- Kingston-Smith, A. H., Davies, T. E., Edwards, J. E. a Theodorou, M. K. (2008), 'From plants to animals; the role of plant cell death in ruminant herbivores', *Journal of Experimental Botany*, 59, tt. 521-32.
- Kingston-Smith, A. H., Bollard, A., Armstead, I. P., Thomas, B. J. a Theodorou, M. K. (2003), 'Proteolysis and cell death in clover leaves is induced by grazing', *Protoplasma*, 220, tt. 119-29.
- Kopečný, J., Zorec, M., Mrázek, J., Kobayashi, Y. a Marinšek-Logar, R. (2003), '*Butyrivibrio hungatei* sp nov and *Pseudobutyrvibrio xylanivorans* sp nov., butyrate-producing bacteria from the rumen', *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53, tt. 201-9.
- Lee, M. R. F., Harris, L. J., Moorby, J. M., Humphreys, M. O., Theodorou, M. K., MacRae, J. C. a Scollan, N. D. (2002), 'Rumen metabolism and nitrogen flow to the small intestine in steers offered *Lolium perenne* containing different levels of water-soluble carbohydrate', *Animal Science*, 74, tt. 587-96.
- Li, L. L., McCorkle, S. R., Monchy, S., Taghavi, S. a van der Lelie, D. (2009), 'Bioprospecting metagenomes: glycosyl hydrolases for converting biomass', *Biotechnology for Biofuels*, 2, tt. 10-20.
- Liu, K., Wang, J., Bu, D., Zhao, S., McSweeney, C., Yu, P. a Li, D. (2009), 'Isolation and biochemical characterization of two lipases from a metagenomic library of China Holstein cow rumen', *Biochemistry and Biophysics Research Communications*, 385, tt. 605-11.
- Lock, A. L. a Bauman, D. E. (2004), 'Modifying milk fat composition of dairy cows to enhance fatty acids beneficial to human health', *Lipids*, 39, tt. 1197-206.
- Lourenco, M. Ramos-Morales, E. a Wallace, R. J. (2010), 'The role of microbes in rumen lipolysis and biohydrogenation and their manipulation', *Animal*, 4, tt. 1008-23.
- Mackie, R. I. a White, B. A. (1997), *Gastrointestinal Ecosystems and Fermentations* (Llundain: Chapman a Hall).
- MacRae, J. C., Campbell, D. R. ac Eadie, J. (1975), 'Changes in the biochemical composition of herbage upon freezing and thawing', *The Journal of Agricultural Research* 84, tt. 125-31.
- Månsson, H. L. (2008), 'Fatty acids in bovine milk fat', *Food and Nutrition Research*, 52, tt. 3402-4.
- Martin, C., Morgavi, D. P. a Doreau, M. (2010), 'Methane mitigation in ruminants: from microbe to the farm scale', *Animal*, 4, tt. 351-65.

- McAllister, T. A., Bae, H. D., Jones, G. A. a Cheng, K. J. (1994), 'Microbial attachment and feed digestion in the rumen'. *Journal of Animal Science*, 72, tt. 3004-18.
- McMichael, A. J., Powles, J. W., Butler, C. D. a Uauy, R. (2007), 'Food, livestock production, energy, climate change, and health', *Lancet*, 370, tt. 1253-63.
- Miller, L. A., Moorby, J. M., Davies, D. R., Humphreys, M. O., Scollan, N. D., MacRae, J. C. a Theodorou, M. K. (2001), 'Increased concentration of water-soluble carbohydrate in perennial ryegrass (*Lolium perenne*): Milk production from late-lactation dairy cows', *Grass and Forage Science*, 56, tt. 383-94.
- Moon, C. D., Pacheco, D. M., Kelly, W. J., Leahy, S. C., Li, D., Kopečný, J., a Attwood, G.T. (2008), 'Reclassification of *Clostridium proteoclasticum* as *Butyrivibrio proteoclasticus* comb. nov., a butyrate-producing ruminal bacterium', *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 58, tt. 2041-5.
- Moorby, J. M., Evans, R. T., Scollan, N. D., MacRae, J. C. a Theodorou, M. K. (2006), 'Increased concentration of water-soluble carbohydrate in perennial ryegrass (*Lolium perenne*). Evaluation in dairy cows in early lactation', *Grass and Forage Science*, 61, tt. 52-9.
- Mullis, K. B. (1990), 'Target amplification for DNA analysis by the polymerase chain reaction', *Annales de Biologie Clinique*, 48, tt. 579-82.
- Neuman, C. G., Bwibo, N. O., Murphy, S. P., Sigman, M., Whaley, S., Allen, L. H., Guthrie, D., Weiss, R. E. a Demment, M. W. (2003), 'Animal source foods improve dietary quality, micronutrient status, growth and cognitive function in Kenyan school children: background, study design and baseline findings', *Journal of Nutrition*, 133, 3941S-3949S.
- Ozkose E., Thomas, B. J., Davies, D. R., Griffith, G. W. a Theodorou, M. K. (2001), 'Cyllamyces aberensis gen. Nov sp. Nov, a New anaerobic gut fungus with branched sporangiophores isolated from cattle', *Canadian Journal of Botany*, 79, tt. 666-73.
- Paillard, D., McKain, N., Chaudhary, L.C., Walker, N.D., Pizette, F., Koppova, I., McEwan, N.R., Kopečný, J. a Vercoe, P.E. (2007), 'Relation between phylogenetic position, lipid metabolism and butyrate production by different *Butyrivibrio*-like bacteria from the rumen', *Antonie Van Leeuwenhoek*, 91, tt. 417-22.
- Park, J.H., Lee, S.Y., Kim, T.Y. a Kim, H.U. (2008), 'Application of systems biology for bioprocess development. 'Trends in Biotechnology', 26, tt. 404-12.
- Privé, F., Huws, S. A., Scollan, N. D., Golyshina, O. V., Golyshin, P., a Newbold, C. J. (2011a), 'Genomic analysis of *Anaerovibrio lipolytica* 5S, a rumen lipolytic bacteria', Symposia rhyngwladol ar 'Herbivore Nutrition', Y Deyrnas Unedig.
- Privé, F., Huws, S. A., Scollan, N. D., Golyshina, O. V., Golyshin, P., Newbold, C. J. (2011b), 'Novel lipolytic activity isolated from bovine rumen bacteria metagenomic libraries', Symposia rhyngwladol ar 'Herbivore Nutrition', Y Deyrnas Unedig.
- Qi, M., Wang, P., O'Toole, N., Barboza, P. S., Ungerfeld, E., Leigh, M. B., Selinger, L. B., Butler, G., Tsang, A., McAllister, T. A. a Forster, R. J. (2011), 'Snapshot of the eukaryotic gene expression in muskoxen rumen – a metatranscriptomic approach', *PLOS One*, 6, e20521.

Ribeiro, B. D., De Castro, A. M., Coelho, M. A. Z. a Freire, M. G. (2011), 'Production of lipases in bioenergy: A review from the feedstocks to biodiesel production', *Enzyme Research*, 615803.

Ricard, G., McEwan, N. R., Dutilh, B. E., Jopuany, J. P., Macheboeuf, D., Mitsumori, M., McIntosh, F. M., Michalowski, T., Nagamine, T., Nelson, N., Newbold, C. J., Nsabimana, E., Takenaka, A., Thomas, N. A., Ushida, K., Hackstein, J. H. a Huyen, M. A. (2006), 'Horizontal gene transfer from bacteria to rumen ciliates indicates adaptation to their anaerobic, carbohydrate-rich environment', *BMC Genomics*, 7, tt. 22.

Schuster, S. C. (2008), 'Next-generation sequencing transforms today's biology', *Nature Methods*, 5, tt. 16-18.

Scollan, N. D., Greenwood, P. L., Newbold, C. J., Yáñez Ruiz, D. R., Shingfield, K. J., Wallace, R. J. a Hocquette, J. F. (2011), 'Future research priorities for animal production in a changing world', *Animal Production Science*, 51, tt. 1-5.

Scollan, N., Hocquette, J. F., Nuernberg, K., Dannenberger, D., Richardson, I. a Moloney, A. (2006), 'Innovations in beef production systems that enhance the nutritional and health value of beef lipids and their relationship with meat quality', *Meat Science*, 74, tt. 17-33.

van de Vossenberg, J. a Joblin, K.N. (2003), 'Biohydrogenation of C18 unsaturated fatty acids to stearic acid by a strain of *Butyrivibrio hungatei* from the bovine rumen', *Letters in Applied Microbiology*, 37, tt. 424-8.

Wallace, R. J., Chaudhary, L. C., McKain, N., McEwan, N. R., Richardson, A. J., Vercoe, P. E., Walker, N. D. a Paillard, D. (2006), '*Clostridium proteoclasticum*: a ruminal bacterium that forms stearic acid from linoleic acid', *FEMS Microbiology Letters*, 265, tt. 195-201.

Zhu, W.-Y., Kingston-Smith, A. H., Troncosos, D., Merry, R. J., Davies, D. R., Pichard, G., Thomas, H. a Thodorou, M. K. (1999), 'Evidence of a role for plant proteases in the degradation of herbage proteins in the rumen of grazing cattle', *Journal of Dairy Science*, 82, tt. 2651-8.

Paula Roberts

**A yw peptidau bach
yn ffynhonnell maeth i
briddoedd a phlanhigion
yr Antarctig forwrol?**

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

Golygydd Yr Athro Ioan Williams

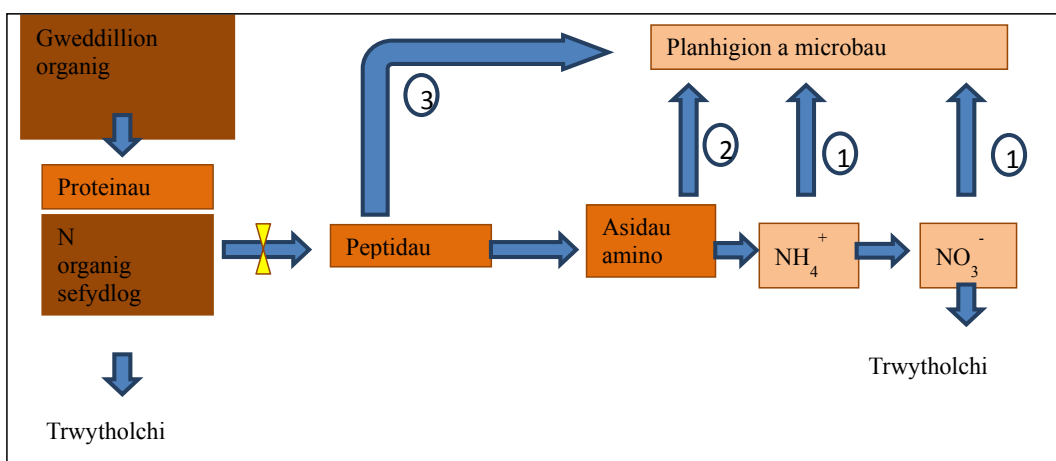
A yw peptidau bach yn ffynhonnell maeth i briddoedd a phlanhigion yr Antarctig forwrol?

Paula Roberts

Cyflwyniad

Yn hanesyddol, mae gwyddonwyr sy'n astudio twf planhigion a phrosesau cylchdroi nitrogen (N) wedi bod o'r farn bod yn rhaid i ffurfiau cymhleth o N (e.e. protein) gael eu torri i lawr i unedau o bwysau moleciwlaidd isel (monomerig) fel asidau amino, yna eu mwyneddio i amoniwm (NH_4^+) a'u nitreiddio i nitrad (NO_3^-) cyn i blanhigion fedru eu defnyddio (rhifau 1 yn Ffig. 1). Yn y 1990au cynnar, darganfuwyd bod rhai planhigion yn y pegynau yn defnyddio asidau amino (rhif 2 yn Ffig. 1) fel ffynhonnell o N. Roedd hyn yn amlygu ein diffyg dealltwriaeth o'r broses o gylchdroi N mewn amgylcheddau pegynol (Chapin, 1995). Ers hynny, mae sawl ymchwilydd wedi dangos mai mewnllifiad uniongyrchol o'r N organig toddedig (NOT) hwn gan blanhigion sy'n gyrru swyddogaeth ecosystemau ac olyniaeth llystyfiant mewn amgylcheddau cyntefig N-gyfyngedig fel y twndra (Chapin et al., 1993; Kielland, 1994; Jones a Kielland, 2002).

Mae'r rhan fwyaf o N mewn unrhyw bridd yn deillio o hen feinwe planhigion ac, yn gyffredinol, ffurfiau solet o N organig toddedig (NOT) yw'r ffurf ddominyddol o N (Stevenson 1982). Nid yw'r ffurf hon ar gael i blanhigion nac i ran helaeth o'r boblogaeth ficrobaidd hyd nes iddi gael ei phrosesu gan ensymau i unedau toddadwy llai. Mae sawl astudiaeth wedi mesur maint y gronfa o NOT ac wedi gwneud cymhariaeth uniongyrchol â'r gronfa anorganig – NH_4^+ a NO_3^- , (Schobert a Komor, 1987; Jones a Kielland, 2002). Mewn rhai priddoedd mae'r gronfa o NOT yn medru bod yn fawr o'i chymharu â'r gronfa anorganig ac mae rhai awduron yn crybwyll bod hyn yn darparu ffynhonnell fawr o N



Ffig. 1: Manylder y broses o gyfnwidd gweddillion organig i ffurfiau cemegol sydd o ddefnydd i blanhigion. Mae'r rhifau o fewn y cylchoedd yn adnabod y cemegolion a oedd yn cael eu hystyried o bwysigrwydd i blanhigion 1. cyn 1995; 2. o 1995 ymlaen a 3. datblygiadau diweddar iawn yn ein dealltwriaeth. Mae'r symbol yn adnabod lleoliad y gwagle yn y broses.

sydd ar gael i blanhigion (Jones a Kielland, 2002). Mae'n bosibl bod y gronfa hon yn fawr am nad yw ffurf gemegol yr N yn addas ar gyfer twf planhigion a microbau. Mae'r dystiolaeth bresennol yn awgrymu bod y rhan fwyaf o NOT o faint moleciwlaidd uchel ac yn gwrthsefyll y broses o'i dorri i lawr a bod yn rhaid i NOT fod o bwysau moleciwlaidd isel i'w ddefnyddio fel ffynhonnell maeth.

Dealltwriaeth arwynebol iawn sydd gennym o bwysigrwydd NOT mewn rheoli llwyddiant llystyfiant unrhyw amgylchedd o'i cymharu â NH_4^+ a NO_3^- . Mae hyn yn syndod gan fod NOT yn cael ei ystyried fel ffynhonnell bwysig o faeth mewn ecosystemau dŵr môr a dŵr croyw yn y pegynau (e.e. Thomas et al., 2001; Kähler et al., 1997). Mae absenoldeb y ffynhonnell hon o faeth o fodolau cyfrifiadurol o'r ecosystemau hyn wedi denu beirniadaeth (Chapin, 1995; Perakis a Hedin, 2002), ond i'w chynnwys, mae angen dealltwriaeth ddofn o natur, tarddiad, parhad a'u tynged mewn pridd.

A yw NOT yn bwysig ar gyfer swyddogaeth ecosystem?

Mae NOT wedi cael cryn dipyn o sylw ers i ni sylweddoli ei fod yn medru cynrychioli hyd at 90 y cant o'r N sy'n cael ei golli o ecosystemau N-isel (Perakis a Hedin, 2002). Arweiniodd hyn at y canfyddiad, yn enwedig mewn ecosystemau dŵr croyw a phridd, fod NOT yn ffynhonnell bwysig i blanhigion ac iicrobau ond mae angen astudio'r awgrym hwn yn ofalus. Mae NOT yn medru cynnwys ystod eang o gemegolion, rhai ohonynt ar ffurf sy'n parhau, yn sefydlog ac yn gwrthsefyll diraddio am amser hir ac felly allan o gyrraedd fel maeth yn y broses o gynhyrchiant sylfaenol. Mae eraill yn gemegolion syml (e.e. asidau amino, siwgrau amino) sy'n medru croesi pilen celloedd planhigion a microbau, ac eraill nad ydynt yn croesi'r bilen fel protein neu brotein sydd wedi ei amsugno i poliphenol. Mae medru adnabod y cemegolion hyn yn holl bwysig os ydym am eu cynnwys wrth fodelu ecosystemau neu brosesau biocemeg planhigion.

Fel arfer, mae cludwyr cemegolion ar draws pilen y gell yn weithredol ar gyfer dosbarthiadau lled eang o asidau amino yn seiliedig ar eu hasidedd (e.e. cludwyr asidau amino asidig, niwtral neu fasig). Felly ymddengys fod planhigion yn medru defnyddio ystod eang o asidau amino sy'n bresennol mewn pridd. Y cwestiwn sy'n codi yw – a yw hyn yn digwydd o ddifrif *in vivo* ac i ba ddiben? Mae'r dystiolaeth o fewnlifiad asidau amino i wreiddiau wedi ei seilio ar astudiaethau sy'n ategu isotopau $^{13}\text{C}/^{15}\text{N}$ o asidau amino i bridd ac yn mesur adferiad y ^{13}C a/neu'r ^{15}N ym meinweoedd planhigion. Mae canfod dystiolaeth ddiamwys o'r fewnlifiad hwn o bridd yn anodd ac yn cael ei gymhlethu gan y prosesau microbiologol hynny sy'n mynd rhagddynt yn y pridd megis mwyneiddio'r NOT sy'n cael ei ychwanegu. Yn ogystal, mae'r rhan fwyaf o'r astudiaethau sy'n dangos fewnlifiad uniongyrchol wedi eu cynnal yn y labordy mewn amgylchedd di-haint, yn absenoldeb unrhyw gystadleuaeth ganicrobau (Jones a Darrah, 1994), neu wedi defnyddio un asid amino ar grynodiad annaturiol o uchel (e.e. Schimel a Chapin, 1996; Näsholm et al., 2001).

Mewn amgylchedd trofannol neu dymherol, lle mae planhigion â galw uchel am N yn tyfu (e.e. gwenith), mae'n debygol na fydd y galw hwn yn cael ei fodloni gan NOT yn unig am fod y gymunedicrobaidd yn y pridd yn cystadlu yn gryf amdano (Hodge et al., 1998; Owen a Jones, 2001; Bardgett et al., 2003). Mewn cymhariaeth gwelwn amgylcheddau pegynol, lle mae'r broses o rewi a dadmer yn debygol o greu pyllau o NOT a charbon organig toddadwy (COT) (Fitzhugh et al., 2001) yn y gwanwyn a fydd yn fwy na bodloni

anghenion y microbau yn y tymor byr, ac felly yn rhoi cyfle i blanhigion ddefnyddio'r NOT sy'n weddill. Yn hwyrach yn yr haf, pan fo gweithgaredd y microbau a'r gystadleuaeth am y NOT ar eu hanterth, tybiwn fod yr N sy'n weddill i'r planhigion yn bennaf ar ffurf anorganig megis NH_4^+ .

Mae cryn dipyn o waith ymchwil yn adrodd ar ymddygiad asidau amino, asidau organig a siwgr amino mewn priddoedd tymherol ac ar allu'r microbau i'w defnyddio i yrru resbiradaeth a thwf (e.e. Jones et al., 2005; Roberts et al., 2007, Roberts a Jones 2012). Mae arsguniad rhai asidau amino ac asidau organig i'r mwynau clai ac i safleoedd cyfnewid ar fater organig y pridd yn broses sy'n medru tynnu'r cemegolion hyn allan o gyrraedd y boblogaeth ficrobiolegol (Vinolas et al., 2001). Mae'r raddfa pan fo hyn yn digwydd yn ddibynnol ar briodweddau'r cemegolion unigol a'r pridd (Jones a Hodge, 1999; Ström et al., 2001; Roberts et al., 2007).

Efallai mai'r hyn sydd bwysicach, wrth ystyried argaeledd y cemegolion hyn i blanhigion, yw cyflymdra'r mewnlifiad i gelloedd microbau'r pridd. Fel arfer mae symud moleciwlau fel hyn ar draws pilen y gell yn defnyddio egni ac yn gostus i'r organeb. Serch hynny mae microbau'r pridd wedi esblygu i fanteisio yn sydyn ar y maethion hyn ac yn ymateb o fewn munudau i bresenoldeb asidau amino, asidau organig, glwcos a siwgr amino. Yn gyffredinol, ac ar grynodiad a geir yn naturiol mewn priddoedd tymherol, gwelwn hanner oes ($t_{1/2}$) y cemegolion hyn rhwng 0.5 a 3 awr (Boddy et al., 2007; Roberts et al., 2007). Rydym hefyd yn ymwybodol bod tymheredd yn effeithio ar gyflymdra'r broses o fwyneiddio asidau amino mewn priddoedd Canoldirol a thymherol (Vinolas et al., 2001).

Am sawl rheswm, mae ymchwil i NOT wedi canolbwyntio ar gemegolion bychain eu maint (asidau amino, glwcos, asidau organig a siwgr amino). Mae'n synhwyrol astudio'r cemegolion hynny sy'n cynrychioli'r cam nesaf yn y gylchred N, ond i raddau helaeth mae argaeledd masnachol cemegolion mwy cymhleth sydd wedi eu labelu ag isotopau ymbelydrol (^{14}C) neu sefydlog (^{13}C , ^{15}N) wedi cyfyngu ar ba arbrofion sy'n bosibl. Mae argaeledd diweddar peptidau wedi'u labelu yn golygu y bydd datblygiadau pellach yn y maes hwn yn debygol dros y blyneddau nesaf.

Mae ecosystemau'r pegynau yn labordy pwysig ar gyfer astudio effeithiau'r newid yn yr hinsawdd ac mae'n hanfodol ein bod yn deall yn iawn, y newidiadau sy'n digwydd i llystyfiant a phriddoedd yr ardaloedd hyn (Quayle et al., 2001). Mae'r unigrywiaeth hon yn codi o achos cyfuniad o ecosystemau cymharol syml yn y pridd a bioamrywiaeth llystyfiannol cyfyng, yn enwedig yn yr Antarctig. Yn ogystal, gwelir graddfeydd o gynhesu oddeutu dwywaith yn gyflymach yn yr Antarctig o'u cymharu ag ardaloedd tymherus. Yn yr Arctig, lle mae'r ecosystemau ychydig yn fwy cymhleth, gwelir cynhesu tebyg ond mae'n peri llai o effaith uniongyrchol ar ecosystemau a phrosesau'r pridd a'r planhigion (Oechel et al., 1997; Huntley a Cramer 1997).

N yw'r prif faetholyn sy'n effeithio ar gynhyrchiant planhigion yn ardaloedd y pegynau (Davey a Rothery, 1992; Chapin et al., 1993) ac, er ein bod yn deall y broses ar lefel gyffredinol (Ffig. 1), mae ein dealltwriaeth fanwl yn wan mewn meysydd eraill. Yn benodol, nid ydym yn deall effaith cynhesu ar gyflymdra'r mwyneiddio nac ar y microbau hynny sy'n yrru'r broses, nac ychwaith pam mae gwahaniaethau amlwg i'w gweld rhwng y ddau begwn. Mae hefyd yn bosibl y byddai newidiadau yn y prosesau sy'n rheoli cylchdroi N mewn priddoedd yn rhwystro gallu planhigion a microbau'r pridd i ymateb i'r ffactorau hynny sy'n yrru newid amgylcheddol.

Rydym ni ac eraill wedi cadarnhau bod angiosbermau yn medru defnyddio'r N o asidau amino mewn ecosystemau oer a thymherol (Schimel a Chapin, 1996; Lipson a Monson, 1998; Bardgett et al., 2003; Neff et al., 2003; Jones et al., 2005) a bod gwahanol rywogaethau o blanhigion yn dangos ffafriaeth tuag at wahanol ffurfiau o N. Y cwestiwn sy'n codi yw a yw hon yn broses bwysig i blanhigion o ystyried y gystadleuaeth frwd gan ficrobau am y ffynhonnell hon o faeth? Mae'r ymchwil a adroddir isod yn tynnu at ei gilydd y gwaith yr ydym wedi ei wneud ar y ffynhonnell hon o NOT ym mhriddoedd y pegynau ac yn cynnig cylchred fer i'r system yr ydym yn ei derbyn sy'n weithredol ar hyn o bryd.

2. Dulliau a defnyddiau

2.1. Safleoedd samplu pridd

Defnyddiwyd pridd o Ynys Signy (6.5 cilomedr x 5 cilomedr mewn maint) sydd wedi ei lleoli yn Ynysoedd De Orkney, yn yr Antarctig (60°42'S, 45°37' W). Mae oddeutu hanner yr ynys wedi ei gorchuddio â chap iâ parhaol. Yn y gaeaf mae pac iâ y môr Weddel yn amgylchynu'r ynys ac yn cysylltu Signy â chyfandir yr Antarctig. Pryd hynny mae'r tywydd ar Signy yn newid i fod yn fwy cyfandirol gyda thymheredd isel (isafswm -39°C). Yn yr haf, mae'r pac iâ yn encilio ac mae'r tymheredd ar Signy yn newid i fod yn arforol gyda thymheredd y pridd rhwng 2 a 10°C (Roberts et al., 2009). Cyfansoddir mamgraig y safleoedd samplu o waddodion metamorffig (sgist cwarts-mica) o darddiad rhewlifol.

Defnyddiwyd tair sampl annibynnol o dair ecosystem nodweddiadol (dyfnder 0-5 cm) ym misoedd haf hemisffer y de o safle 'fellfield' (twndra moel gyda ychydig o gen yn tyfu ar y cerrig) yn Jane Col (60°41'55" De, 45°37'41" Gor), oddi tan blanhigion uwch (*Deschampsia antarctica* Desv. a *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.) yn Deschampsia Point (60°40'80" De, 45°38'03" Gor), ac o safleoedd gyferbyn â chytrefi pengwin ar benrhyn Gourlay lle nad oes unrhyw lystyfiant (60°43'85" De, 45°35'29" Gor). Rhoddwyd y samplau mewn rhewgell (-20°C) cyn gynted â phosibl ar ôl eu casglu a'u dychwelyd i Gymru ar gyfer y gwaith canlynol. Fe'u dadmerwyd yn araf yn y tywyllwch dros 5 diwrnod mewn ystafell sy'n rheoli hinsawdd cyn eu defnyddio, ac fe dynnwyd dŵr y pridd allan o is-sampl gan ddefnyddio dull draenio allgyrchol Giesler a Lundström (1993).

2.2. Mesuriadau Cemegol

Dargludedd trydanol (DT; mesurydd-4010, Jenway Scientific Ltd., Dunmow, DU) a pH (mesurydd - pH Orion 410A, Thermo, Waltham, MA) yn dilyn gwanediad 1:1 (cyfaint/cyfaint) o'r pridd gyda dŵr distyll (Smith a Doran, 1996). COT a chyfanswm N toddedig (CNT) gyda mesurydd Shimadzu TOC-TNV (Shimadzu Corp., Kyoto, Japan). NH_4^+ a NO_3^- yn nŵr y pridd gan ddefnyddio dulliau microbrawf lliwfesulol (*colorimetrically by microassay*) yn dilyn trefn Downes (1978) a Mulvaney (1996). Cyfrifwyd NOT trwy ddefnyddio'r gwahaniaeth rhwng CNT a'r N anorganig. Mesurwyd cyfanswm asidau amino rhydd (CAAR) drwy ddefnyddio adwaith fflwroleuol gyda *o-phthalaldehyde-β-mercaptoethanol* yn ôl dull Jones et al. (2002). Mesurwyd cyfanswm ffenol drwy ddefnyddio adweithydd Folin-Ciocalteu yn ôl dull Box (1983).

2.3. Mwyneiddiad asid amino, peptid a phrotein

Gan na chaniateir gweithio gyda chemegolion ymbelydrol yn y maes, cynhaliwyd yr arbrofion i gyd gyda ^{14}C ym Mangor gyda phriddoedd wedi eu rhewi yn yr Antarctig a'u dychwelyd a'u dadmer yng Nghymru.

I asesu mwyneiddiad NOT mewn pridd defnyddiwyd dau asid amino wedi eu labelu'n unol â ^{14}C megis ^{14}C -U-Val a ^{14}C -U-Glu (100 μM ; 37 kBq ml^{-1} ; >1.5 GBq mmol^{-1} ; Amersham Biosciences UK Cyf, Chalfont St Giles, DU). Defnyddiwyd hefyd y dipeptid (^{14}C -U-Glu-Phe) a'r tripeptid (^{14}C -U-Val)-Pro-Pro (100 μM ; 37 kBq ml^{-1} ; >1.5 GBq mmol^{-1} ; American Radiolabeled Chemicals Inc., St Louis, MO). I gynhyrchu canlyniadau cymharol i'r arbrawf â pheptidau, roedd toddiant yr asid amino yn cynnwys cyfanswm yr asidau amino sy'n bresennol yn y peptid ac ar grynodiad cyfatebol, gyda'r Val neu'r Glu yn unig wedi eu labelu â ^{14}C .

Rhoddwyd 2.5 g o bob pridd mewn tiwb polypropylen 20 ml, ac fe ychwanegwyd toddiant o beptid ac asid amino (33 kBq kg^{-1} , 0.1 ml g^{-1}). Cyn selio'r tiwb, fe gyflwynwyd trap $^{14}\text{CO}_2$ megis tiwbiau bach yn cynnwys 1 M NaOH (300 μl) i gasglu'r $^{14}\text{CO}_2$ a gynhyrchwyd, yn ôl Jones (1999). Cadwyd 3 thiwb dyblygol o bob triniaeth yn y tywyllwch ar dymheredd o 1.5 neu 10°C. Fe newidiwyd y trapiau NaOH bob 1, 3, 7, 24, 48 ac 168 awr a chyfrifwyd cynhyrchiant $^{14}\text{CO}_2$ â pheiriant cyfrif sintileiddiant hylifol (*liquid scintillation counter*) Wallac 1409 (EG&G Cyf, Milton Keynes, DU) a hylif sintileiddio Wallac Optiphase 3 (EG&G Cyf).

Mae mwyneiddiad asidau amino mewn pridd yn ddeu-gyfnodol (*bi-phasic*) (van Hees et al., 2005; Boddy et al., 2007, 2008). Eglurwyd mwyneiddiad y swbstrad gan fodel dadfeiliad 'dwy broses, trefn gyntaf ddwbl' (*two process, double first order decay model*):

$$S = (a_1 \times \exp(-k_1 t)) + (a_2 \times \exp(-k_2 t))$$

Hafaliad 1

S yw'r label ^{14}C yng ngweddill y pridd, k_1 yw'r cyfeirnod esboniadol sy'n disgrifio mwyneiddiad cynradd gan y boblogaeth ficrobaidd, k_2 yw'r cyfeirnod esboniadol sy'n disgrifio mwyneiddiad arafach, eilradd. Mae a_1 a a_2 yn disgrifio'r gyfran o ^{14}C sy'n gysylltiedig â'r pyllau gyda'r cyfeirnodau esboniadol k_1 a k_2 , a t yw amser. Rydym yn cysylltu'r mwyneiddiad cynradd â chynhyrchiant cyflym o $^{14}\text{CO}_2$ gyda defnydd uniongyrchol o'r swbstrad mewn proses gatabolig (h.y. resbiradaeth; Jones, 1999). Cyfrifwyd hanner oes ($t_{1/2}$) y swbstrad ym mhwl a_1 fel

$$t_{1/2} = \ln(2) / k_1$$

Hafaliad 2

Cyfrifwyd effeithlonrwydd defnydd y microbau o'r C (C_{eff}) fel

$$C_{\text{eff}} = a_2 / (a_1 + a_2)$$

Hafaliad 3

2.4. Arsugniad asidau amino a pheptid

Mesurwyd arsugniad asidau amino a pheptid i fwynau solet y pridd drwy anffrwythloni â gwres (80°C, 3 awr) i atal mwynedd microbiolegol o'r swbstrad yn ystod yr arbrawf (Kuzyakov a Jones, 2006). Rydym yn tybio nad yw cynhesu yn newid nodweddion arsugno y cyfansoddion hydroffilig, pwysau molecylaidd isel tuag at safleoedd adweithiol y pridd (*soil exchange phase*), (Kuzyakov a Jones, 2006). Darparwyd sawl crynodiad (0 - 2.5 mM) o asid amino a pheptid wedi eu labelu â ¹⁴C mewn toddiant cefndirol o CaCl₂ (0.01 M). Roedd y toddiadau ¹⁴C (2 ml) yn cynnwys unai Glu, Val, Glu-Phe neu Val-Pro-Pro. Pwysom 400 mg o'r pridd anffrwythlon o bob safle i mewn i diwb allgyrchu (15 ml) (92.5 kBq kg⁻¹ pridd) ac ychwanegu'r toddiadau NOT. Ysgydwyd y toddiannau arsugno gyda'i gilydd am 10 munud (200 sigliad mun⁻¹). Yn syth wedi'u hysgwyd, fe'u hall-gyrchwyd yn syth ar ôl ysgwyd am 5 munud (15000 g) ac adferwyd y swpernatent ar gyfer ei fesur am ¹⁴C, fel y disgrifiwyd uchod. Defnyddiwyd isotherm arsugno Freundlich i ddadansoddi'r data arbrofol, lle bo:

$$S = a \times ESC^b$$

Hafaliad 4

ESC yw crynodiad cydbwysedd y toddiant (*equilibrium solution concentration*) ar ddiwedd yr arbrawf (mmol l⁻¹), S yw maint yr arsugniad ar fwynau solet y pridd (mmol kg⁻¹), a pharamedrau deilliadol empirig yw *a* a *b*. Cyfrifwyd cyfernod arsugno (*K_d*) fel hyn:

$$K_d = S / ESC$$

Hafaliad 5

Cyfrifwyd maint gwefr y peptid drwy ddefnyddio *Peptide Charge Calculator* (Gale Rhodes, University of Southern Maine).

2.6 Defnydd *Deschampsia antarctica* o NOT

Er mwyn penderfynu a yw planhigion angiosberm yr Antarcig forwrol yn defnyddio NOT fel maetholyn N, cyflwynwyd ¹⁵NH₄, ¹⁵NO₃ neu ¹⁵N/¹³C asidau amino (98.9 0/00; 1 kg N ha⁻¹) i'r pridd, yn y maes a mesur crynhoad ¹⁵N a ¹³C o fewn y gwreiddiau a'r dail *D. antarctica* (Owen a Jones, 2001). Cyflwynwyd y cemegolion wedi'u labelu yng nghanol yr haf deheuol, pan dybid bod y twf cyflymaf yn digwydd. Defnyddiwyd dull Bardgett *et al.*, (2003), i chwistrellu'r cemegolion i dywyrch (ardaledd 20 cm²) o'r gwair. Er mwyn sicrhau bod pob tywarchen yn derbyn yr un faint o N, chwistrellwyd yr un crynodiad o'r cyfansoddion cymysg heblaw fod elfen wahanol yn cael ei chyflwyno fel label sefydlog ¹⁵N neu ¹³C/¹⁵N ym mhob triniaeth ddyblygol. Casglwyd samplau o *D. antarctica* 6, 24, 48, 168 a 720 awr wedi cyflwyno'r cemegolion, sychwyd hwy am 48 awr ar 80°C ac yna'u malu. Mesurwyd ¹³C a ¹⁵N drwy ddefnyddio sbectromedr mas gyda dadansoddiad cymhareb isotopig ar y cyd â labordy isotopau sefydlog, Cyngor Ymchwil yr Amgylchedd Naturiol (Prifysgol Caerhirfryn).

2.7. Dadansoddiad ystadegol

Defnyddiwyd Mesuriadau Niferus (*Repeated Measures*) (ANOVA MN) i ganfod gwahaniaethau arwyddocaol yn yr arbrofion mwyneiddio. Defnyddiwyd ANOVA un-newidyn i astudio effaith tymheredd gan osod pridd, swbstrad a thymheredd fel ffactorau sy'n effeithio ar fwyneiddiad. Dadansoddiwyd gweddill y data drwy ddefnyddio ANOVA un-ffordd. Adnabuwyd y gwahaniaethau arwyddocaol drwy ddefnyddio prawf post hoc Tukey (gan ddefnyddio $P < 0.05$ fel y ffin arwyddocaol). Defnyddiwyd rhaglen gyfrifiadurol SPSS 14 i brosesu'r holl waith ystadegol a rhaglen Sigmaplot fersiwn 8.0 (SPSS Inc., Chicago, IL) i gyfrifo'r hafaliad arsgugno ac i ffitio'r model dadfeiliad drwy ddefnyddio proses optimeiddiaeth sgwariau lleiaf (*least squares optimization*).

3. Canlyniadau

3.1 Mesuriadau Cemegol

Roedd gwahaniaeth arwyddocaol yng nghemeg toddiant y pridd (Tabl 1). Roedd presenoldeb planhigion yn codi crynodiad o COT ac asidau amino rhydd (CAAR) o'i gymharu â phriddoedd moel. Roedd dargludiad trydanol (DT) yn uwch, pH yn is, a chrynodiad CNT, NOT, CAAR, NO_3^- , NH_4^+ a phenol yn uwch ym mhriddoedd nythod pengwin o'u cymharu â'r priddoedd moel. Yn ogystal, roedd crynodiad CNT, NOT, NO_3^- , NH_4^+ a phenol yn uwch a DT yn uwch ym mhriddoedd nythod mewn cymhariaeth â phriddoedd o dan blanhigion (Tabl 1). Roedd 32 y cant o CNT mewn ffurf NOT yn y priddoedd moel ond roedd crynodiadau llawer uwch o NOT (94 y cant a 91 y cant) ym mhriddoedd gyda phlanhigion ac o'r nythod (Tabl 1). O'r NOT hwn, roedd 28 y cant, 48 y cant a 0.7 y cant yn ôl eu trefn yn asidau amino, gyda 21 y cant, 6.4 y cant a 9.5 y cant yn N anorganig (Tabl 1).

	Moel	Gyda phlanhigion	Nythod
pH	6.82 ± 0.12^a	6.02 ± 0.13^{ab}	5.22 ± 0.32^b
DT ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	37 ± 9^a	28 ± 3^a	378 ± 60^b
Cyfanswm C (g C kg^{-1})	21.9 ± 2.3^a	$92.6b \pm 9.2^b$	64.7 ± 13.8^b
Cyfanswm N (g N kg^{-1})	1.2 ± 0.14^a	5.7 ± 0.50^a	113.3 ± 26.9^b
COT (mg C l^{-1})	29.4 ± 7.7^a	84.9 ± 16.6^b	71.7 ± 8.3^{ab}
NOT (mg N l^{-1})	0.15 ± 0.08^a	3.23 ± 0.63^a	157 ± 27^b
AA (mg N l^{-1})	0.08 ± 0.02^a	0.30 ± 0.03^b	0.21 ± 0.02^b
NO_3^- (mg N l^{-1})	0.42 ± 0.10^a	0.08 ± 0.01^a	1.30 ± 0.70^b
NH_4^+ (mg N l^{-1})	0.05 ± 0.02^a	0.14 ± 0.02^a	15.0 ± 1.5^b
Phenols (mg l^{-1})	0.06 ± 0.06^a	5.1 ± 1.8^b	21.1 ± 2.0^c

Tabl 1: Nodweddion cemegol y tri phridd a ddefnyddiwyd yn yr arbrofion hyn.

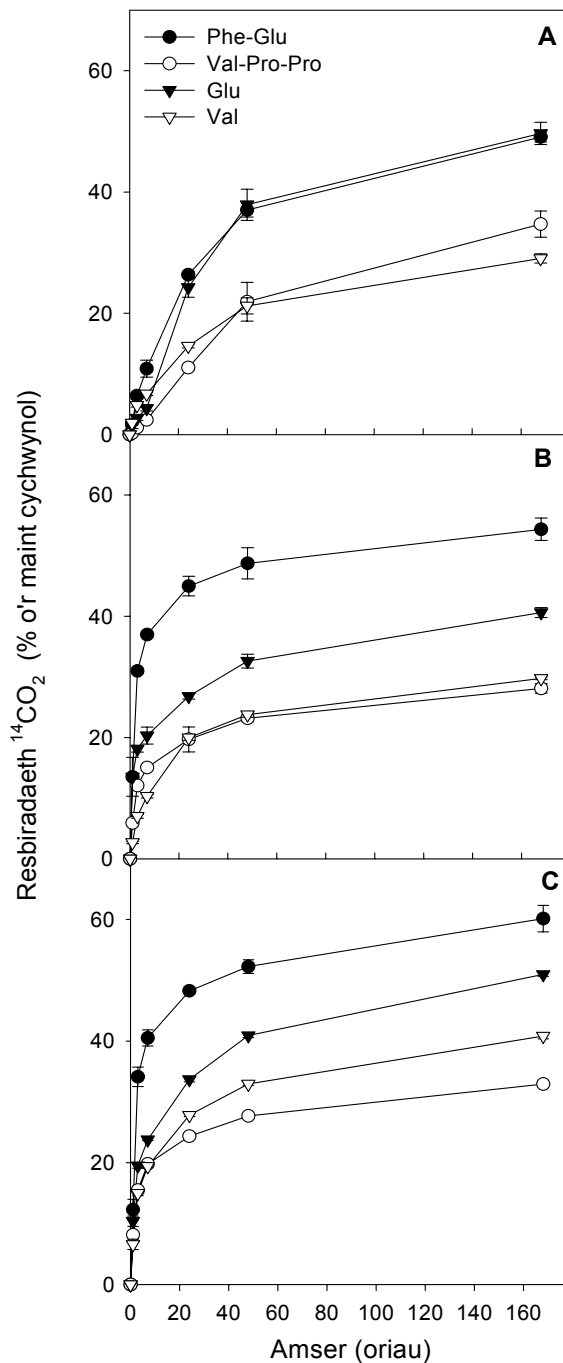
Mae'r gwerthoedd yn cynrychioli cymedr $\pm$ Gwall safonol ($n = 3$). Dynodir gwerthoedd ystadegol arwyddocaol ($P < 0.05$) o fewn yr un rhes gan lythyren uwchysgrifol wahanol DT yn nodi dargludiad trydanol. Mae'r mesuriadau canlynol ar ddŵr y pridd, COT – Carbon organig toddedig, NOT – N organig toddedig, AA yn cynrychioli cyfanswm yr asidau amino, a Phenol yn cynrychioli crynodiad y phenol toddedig.

3.2 Mwyneiddiad asidau amino a pheptid

Ar dymheredd o 10 °C, roedd mwyneiddiad asidau amino a pheptid yn dilyn y patrwm:

Glu-Phe > Glu > Val > Val-Pro-Pro. Nid oedd gwahaniaeth arwyddocaol yn amlwg rhwng y swbstrad unigol ym mhob pridd.

Ar gyfartaledd, ar ôl saith diwrnod, roedd $51 \pm 2\%$ o'r ^{14}C -Glu yn weddill yn y peptid â $44 \pm 5\%$ o'r ^{14}C -Glu wedi ei fwyneiddio i $^{14}\text{CO}_2$. Yn achos Val, adferwyd $34 \pm 3\%$ o'r ^{14}C -Val yn y peptid a $30 \pm 1\%$ o'r asid amino rhydd fel $^{14}\text{CO}_2$ (Ffig 2). Roedd profion ystadegol



Ffig. 2: Mwyneiddiad asidau amino, peptid a protein mewn tri phridd o Ynys Signy. Panel A – priddoedd noeth; panel B – priddoedd gyda *D. antarctica* yn tyfu arnynt; panel C – priddoedd o nythod pengwiniaid. Dangosir cymedr bob pwynt â'r gwall safonol ($n = 3$).

ANOVA MN rhwng asidau amino unigol a'r peptid perthnasol yn dangos gwahaniaethau arwyddocaol mewn mwyneiddiad rhwng Glu a Glu-Phe yn y priddoedd â phlanhigion ($P \leq 0.01$) a'r priddoedd o'r nythod ($P \leq 0.01$). Roedd tebygrwydd yn y raddfa resbiradaeth ymysg y ddau bridd hyn (Ffig 2). Yn gyffredinol, roedd cyflymdra'r mwyneiddiad enydaidd (*instantaneous mineralisation rate*) yn arafach yn y priddoedd moel (cymedr $\pm$ gwall safonol $0.05 \pm 0.02 - 1.6 \pm 0.3 \mu\text{M g}^{-1}$ pridd awr $^{-1}$) o'u cymharu â'r priddoedd eraill a astudiwyd (gyda phlanhigion $0.9 \pm 0.2 - 5.4 \pm 0.04 \mu\text{M g}^{-1}$ pridd awr $^{-1}$; nythod $2.5 \pm 0.2 - 5.5 \pm 0.4 \mu\text{M g}^{-1}$ pridd awr $^{-1}$).

Ym mhob achos roedd hafaliadau dadfeilio esbonyddol dwbl yn ffitio'r data yn dda ($r^2 = 0.99 \pm 0.02$). Defnyddiwyd cyfnod cyntaf, cyflym o'r hafaliad dadfeilio esbonyddol i gyfrifo hanner oes ($t_{1/2}$) pob swbstrad ym mhob tymheredd. Mae gwerthoedd a_1 a a_2 yn egluro faint o'r swbstrad sy'n cael ei rannu i brosesau anabolig a chatabolig (Tabl 2). Roedd y math o bridd a swbstrad yn effeithio ar ymraniad y swbstrad yn sylweddol. Roedd llawer llai o'r ^{14}C o bob swbstrad yn cael ei rannu i'r gronfa a_1 yn y priddoedd â phlanhigion ($P < 0.05$) a llawer mwy o'r peptid Glu-Phe yn cael ei rannu i'r gronfa hon na'r un swbstrad arall ($P < 0.001$) (Tabl 2). O ganlyniad, roedd llawer mwy o'r ^{14}C o bob swbstrad yn aros ym miomas y microbau yn y priddoedd o dan blanhigion. Llonyddwyd llawer llai o'r

Pridd	Glu	Glu-Phe	Val	Val-Pro-Pro
Cronfa C resbiredig a_1 (%)				
Moel	32.2 $\pm$ 7	51.3 $\pm$ 2.0	32.8 $\pm$ 0.	21.0 $\pm$ 0
Gyda phlanhigion	22.0 $\pm$ 1.	39.9 $\pm$ 2.	20.7 $\pm$ 0.	20.1 $\pm$ 0
Nythod	33.4 $\pm$ 3.7	50.0 $\pm$ 3.6	26.1 $\pm$ 1.2	23.5 $\pm$ 1.7
Cronfa C a lonyddwyd a_2 (%)				
Moel	67.7 $\pm$ 7.2	50.2 $\pm$ 1.9	67.8 $\pm$ 0.5	75.1 $\pm$ 0.4
Gyda phlanhigion	76.2 $\pm$ 1.3	59.5 $\pm$ 2.5	77.9 $\pm$ 0.4	78.5 $\pm$ 0.5
Nythod	63.89 $\pm$ 4.4	50.3 $\pm$ 2.4	72.3 $\pm$ 1.1	75.2 $\pm$ 1.7
Cronfa resbiredig (k_1) ($\mu\text{M awr}^{-1} \times 10^{-2}$)				
Moel	2.8 $\pm$ 0.4	1.5 $\pm$ 0.7	2.3 $\pm$ 0.3	5.1 $\pm$ 0.9
Gyda phlanhigion	34.3 $\pm$ 5.5	14.5 $\pm$ 7.3	7.0 $\pm$ 0.8	18.4 $\pm$ 1.8
Nythod	21.45 $\pm$ 10.1	18.0 $\pm$ 8.0	16.4 $\pm$ 0.9	25.0 $\pm$ 3.1
$t_{1/2}$ swbstrad ($\ln(2)/k_1$)				
Gyda phlanhigion				
1 °C	8.5 $\pm$ 1.3	1.7 $\pm$ 0.1	13.4 $\pm$ 2.9	4.6 $\pm$ 0.4
5 °C	4.7 $\pm$ 0.8	2.4 $\pm$ 0.8	9.4 $\pm$ 1.8	4.0 $\pm$ 0.6
10 °C	2.1 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 1.3	4.2 $\pm$ 2.0	3.6 $\pm$ 1.2

Tabl 2: Effaith berthnasol asidau amino a pheptidau sy'n cael eu rhannu rhwng resbiradaeth (cronfa a_1) neu'n llonyddu ym miomas y microbau (cronfa a_2). Cysoniad (k_1) ar gyfer trosiant y C a resbiradwyd (cronfa a_1) a chyfrifiad o'r $t_{1/2}$ mewn pridd â phlanhigion ar dri thymheredd. Mae'r gwerthoedd yn cynrychioli cymedr a gwall safonol ($n = 3$).

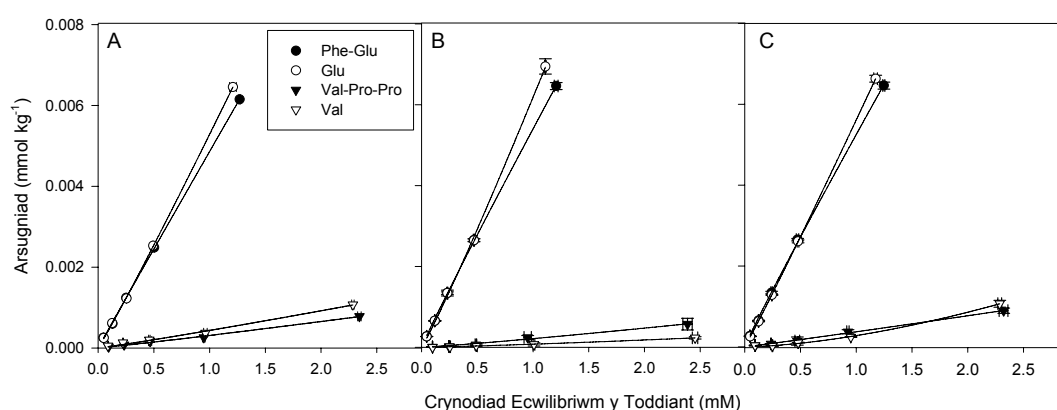
swbstrad Glu-Phe na'r un swbstrad arall. Yn gyffredinol, roedd fflwcs o ^{14}C yn arafach yn y priddoedd moel (cymedr $\pm$ gwall safonol $1.5 \pm 0.7 \cdot 10^{-2} - 5.1 \pm 0.9 \cdot 10^{-2}$) o'u cymharu â'r ddau bridd arall a astudiwyd (gyda phlanhigion $7.0 \pm 0.8 \cdot 10^{-2} - 34.3 \pm 5.5 \cdot 10^{-2}$ a nythod $16.4 \pm 0.9 \cdot 10^{-2} - 25 \pm 3.1 \cdot 10^{-2}$).

Yn groes i'r disgwyl, roedd effaith tymheredd ar barhad y swbstrad yn gymhleth ac yn ddibynnol ar y math o bridd ac ar y swbstrad. O'r tri phridd, ymateb y pridd o dan blanhigion oedd y symlaf i'w egluro lle roedd $t_{1/2}$ yn gostwng wrth i'r tymheredd godi (Tabl 2), ond nid oedd effaith tymheredd yn amlwg ar $t_{1/2}$ yn y ddau bridd arall (data heb ei gyflwyno). Ychydig effaith tymheredd a welwyd hefyd ar fflwcs ^{14}C i'r ddau bwl α_1 ag α_2 (paramedrau k_1 ag k_2 ; $P > 0.05$; Tabl 2).

3.3 Arsugniad asidau amino a pheptid

Ar sail y mesuriadau pH (Tabl 1), roeddwn yn rhagfynegi na fyddai gwefr net (*net charge*) ar asidau amino na'r peptidau Val-Pro a Val-Pro-Pro ym mhob pridd. Byddai gwefr o -1.07 ar Glu a Glu-Phe yn y priddoedd moel (pH 6.82), -0.83 ym mhriddoedd nythod (pH 5.22) a -0.98 (pH 6.02) mewn priddoedd â phlanhigion.

Roedd patrwm arsugniad asid amino a pheptid rhannau solet y pridd yn dilyn y patrwm $\text{Glu} > \text{Glu-Phe} > (\text{Val} = \text{Val-Pro-Pro})$. Roedd isothermau arsugno, sy'n cael eu hegluro gan hafalliad Freundlich (Ffig. 3) yn cynhyrchu'r cyfernod arsugno (K_d) sy'n ymddangos yn Nhabl 3. Roedd gwerthoedd K_d rhwng 4.83 – 5.64 ar gyfer Glu, 5.17 – 5.77 ar gyfer Glu-Phe, 0.16 – 2.41 ar gyfer Val, a 0.35 – 1.28 ar gyfer Val-Pro-Pro. Roedd gan natur y pridd effaith arwyddocaol ar arsugniad Glu, Glu-Phe a Val, gydag arsugniad uwch o Val yn y priddoedd moel ac arsugniad o Glu a Glu-Phe yn uwch yn y priddoedd o dan blanhigion na'r ddau bridd arall (Tabl 3). Nid oedd gan natur y pridd effaith ar arsugniad Val-Pro-Pro (Ffig. 3, Tabl 3).



Ffigwr 3. Isothermau arsugno Freundlich o asidau amino a pheptidau yn y mwynau solet o'r tri phridd o Ynys Signy. Panel A – pridd noeth; panel B – pridd gyda *D. antarctica* yn tyfu arno; panel C – pridd o nythod pengwiniaid. Mae'r data yn dangos cymedr pob pwynt a'r gwall safonol ($n = 3$).

Pridd	Glu	Glu-Phe	Val	Val-Pro-Pro
Moel	4.83 ± 0.06 ^a	5.17 ± 0.02 ^c	2.41 ± 0.71 ^d	1.11 ± 0.11 ^e
Gyda Phlanhigion	5.64 ± 0.03 ^b	5.77 ± 0.07 ^{ch}	0.16 ± 0.05 ^{dd}	0.35 ± 0.23 ^e
Nythod	5.20 ± .0.14 ^a	5.55 ± 0.05 ^{ch}	1.49 ± 0.5 ^{d,dd}	1.28 ± 0.3 ^e

Tabl 3: Cyfernod arsugno (K_d) ar gyfer 100 μ M o ddau asid amino a dau beptid mewn tri phridd o Ynys Signy. Mae'r gwerthoedd yn cynrychioli cymedr $\pm$ gwall safonol ($n = 3$). Dynodir gwahaniaethau arwyddocaol rhwng y peptid neu asidau amino unigol gan y llythrennau bach (a, a b, – Phe-Glu a Glu; c, a d, – Val-Pro-Pro a Val nid oedd gwahaniaethau ystadegol rhwng asidau amino unigol a'r peptid perthnasol yn yr un pridd ($P < 0.05$)).

3.4 Defnydd *D. antarctica* o NOT

Yn y cyswllt hwn, mae'r defnydd o gemegolion sydd wedi eu cyd-labelu â ^{13}C a ^{15}N yn ein galluogi i adnabod ffawd cemegolion o ddiddordeb (asidau amino yn yr achos hwn). Os yw gwreiddiau yn defnyddio asidau amino yn eu cyfanrwydd (h.y. heb ddadamineiddio ensymyddol y tu allan i'r gwreiddyn ac yna defnyddio'r NH_4^+ fel maeth), fe fyddwn yn disgwyl gweld cyd-gyfoethogiad o'r lefelau o ^{13}C a ^{15}N yng ngwreiddiau a hefyd yn nail y planhigion. Yn yr achos hwn nid oes cyfoethogiad sylweddol o ^{13}C yn y gwreiddiau nac yn y dail *D. antarctica* (Ffig. 4A). Mae cyfoethogiad o'r lefelau o ^{15}N i'w weld o'r cyfnod samplu cyntaf (Ffig. 4B) ac, yn ôl y disgwyl, mae lefel y cyfoethogiad yn uwch yn y gwreiddiau yn ystod y cyfnod byr hwn wedi i ni fewnsaethu'r asid amino. Ar ôl 7 a 30 diwrnod, mae cynnydd sylweddol yng nghyfoethogiad ^{15}N yn y gwreiddiau a'r dail, gyda chyfoethogiad uwch i'w weld yn y dail.

4.0 Trafodaeth

4.1 Mwyneiddiad asid amino a pheptid

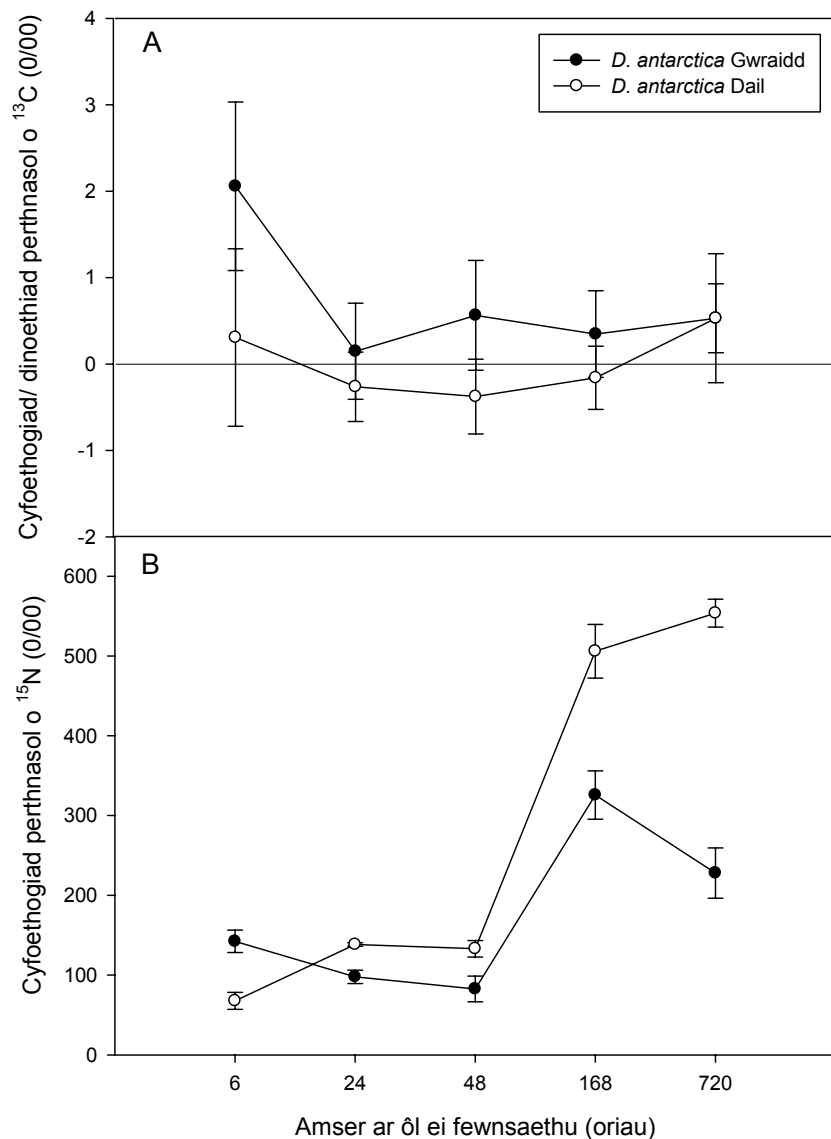
Credir mai N yw'r prif faetholyn sy'n rheoli cynhyrchiant planhigion yn y pegynau (Davey a Rothery, 1992; Hopkins et al., 2006; Roberts et al., 2009), a bod ffurfiau organig ar N yn cynrychioli'r gronfa fwyaf o N yn y priddoedd hyn (Kielland, 1994). Er ein bod yn deall cryn dipyn am ymddygiad N mewn priddoedd, ychydig iawn yr ydym yn ei ddeall o'r broses sy'n arwain at gynhyrchiant N mewn ffurf sy'n addas ar gyfer twf planhigion. Er bod tystiolaeth gynyddol bod microbau'r pridd yn defnyddio N organig yn uniongyrchol ar ffurf asidau amino ar gyfer eu prosesau metabolig (Jones et al., 2005), rydym wedi tybio ei bod yn angenrheidiol i brotein a pheptid gael eu diraddio i'w hunedau unigol megis asidau amino cyn i hyn ddigwydd. Yn ogystal, rydym yn cynnig mai'r cam cyfyngol mewn diraddio N organig yw gallu proteas yn y pridd i gyfnewid protein a pheptid i asidau amino (Jan et al., 2009).

Mae'r canlyniadau yn dangos mwyneiddiad o beptidau bach (dau neu dri asid amino). Mae'r mwyneiddiad hwn cyn gyflymed â mwyneiddiad asidau amino unigol (Ffig. 2) sy'n awgrymu bod peptidau bach yn cael eu defnyddio yn uniongyrchol gan ficrobau'r pridd

a'n bod wedi camddehongli lleoliad y cam cyfyngol hwn. Felly, y broses o ddiraddio protein a pheptidau mawr i beptidau llai yw'r cam sy'n rheoli'r ddarpariaeth o N i ficrobau'r pridd.

Ni ellir diystyru'n llwyr posibilrwydd mewnlifiad yr asidau amino unigol i gelloedd y microbau yn dilyn hydrolysis cyflym y tu allan i'r celloedd, ond mae sawl arbrawf *in vitro*, er enghraifft gydag *E. coli*, wedi dangos defnydd uniongyrchol o beptidau bach gan ficrobau yn cefnogi ein dadansoddiad (e.e. Payne a Gilvarg, 1968; Payne a Bell, 1979; Walker ac Altman, 2005). Posibilrwydd ychwanegol yw hydrolysis o fewn y gell ac yna secretiad o'r asidau amino a mwyneiddiad o'r asidau amino unigol hynny y tu allan i'r gell. Mae arsylwadau o'r broses hon yn bodoli *in vitro* (Payne a Bell, 1979) ond mae cyflymdra'r broses yn yr achos hwn yn awgrymu nad yw hyn yn digwydd. Yn ogystal, nid adroddwyd ar secretiad o unrhyw un o'r asidau amino unigol hyn gan y microbau a ddefnyddiodd Payne a Bell (1979) yn eu hastudiaeth ac mae angen astudiaethau pellach i gadarnhau a yw unrhyw un o'r prosesau hyn yn weithredol mewn priddoedd yn gyffredinol.

Ffig. 4:
Cyfoethogiad
perthnasol A =
 ^{13}C a B = ^{15}N yng
ngwreiddiau a
dail *D. antarctica*
yn y maes. Mae'r
data yn dangos
cymedr bob
pwytnt â'r gwall
safonol (n = 5).



4.2 Effaith tymheredd ar fwyneiddiad asidau amino a pheptid

Nid oedd tymheredd yn effeithio ar y gyfradd gyson (*rate constant*) o gyfnod cyntaf mwyneiddiad asid amino (k_1) (Tabl 2) ac mae hyn yn cyd-fynd â chanlyniadau Boddy et al., (2008), sef nad yw mwyneiddiad cemegolion organig bach mewn priddoedd o ledred uchel (*high latitude*) yn sensitif i newidiadau tymheredd. Mae hyn yn dra gwahanol i briddoedd o ardaloedd tymherus sy'n dangos sensitifrwydd cryf i dymheredd (Jones, 1999). Yn groes i Boddy et al., (2008) a astudiodd briddoedd o'r Arctig, mae'n ymddangos nad oes effaith tymheredd ar y cyfnod arafach o fwyneiddiad (k_2) (llonyddiad ^{14}C ym miomas y microbau) ym mhriddoedd yr Antarctig forwrol ychwaith.

Trwy ddefnyddio amcangyfrif o'r amser mae cemegolion yn parhau ym miomas microbau'r pridd, sef $\ln(2)/k_2$, rydym yn cael gwerthoedd rhwng 29 a 79 diwrnod. Mae hyn yn lled gytuno â'r amcangyfrifon ar gyfer priddoedd yr Arctig (Boddy et al., 2008). Wrth ystyried dyrannu i'r pyllau C gwahanol, gwelwn fod y gymuned ficrobaidd yn dyrannu'r deubepitid a ddefnyddiwyd yma mewn ffordd wahanol i'r asidau amino unigol (Ffig 3). Yn yr achos hwn, gwelwn fod mwy o'r deubepitid yn cael ei ddefnyddio ar gyfer resbiradaeth a llai yn cael ei ddefnyddio i greu biomas newydd. Nid oes gennym eglurhad am hyn ac ni wyddom a yw hyn yn wir am deubepitidau eraill. Felly, mae angen llawer mwy o waith ymchwil i ddeall ymddygiad a rôl peptidau bychain mewn pridd yn gyffredinol ac yn arbennig mewn systemau N isel fel yn achos y priddoedd hyn.

Er nad oes effaith tymheredd ar gyflymdra cychwynnol mwyneiddiad y swbstradau, mae'r canlyniadau dros gyfnod hirach (168 awr) yn dangos bod mwy o'r cemegolion ^{14}C yn cael eu mwyneiddio ar dymheredd uwch. Cyfrifwyd gwerthoedd Q_{10} o 1.1 – 1.6 yn y priddoedd moel, 1.4 – 4.7 yn y priddoedd â phlanhigion a 0.5 – 2.5 o'r nythod. Mae'r rhain yn lled gytuno ag astudiaethau yn yr Arctig (Bekku et al., 2004; Boddy et al., 2008). Cyfrifwyd y gwerthoedd isaf o Q_{10} yn achos y triepitid (Val-Pro-Pro), ffaith sy'n awgrymu rheolaeth wahanol o fwyneiddiad gan dymheredd. Mae maint peptid yn effeithio ar ei fewnlifiad i'r gell ond tybir mai dim ond peptidau sy'n cynnwys pump asid amino neu fwy (yn ddibynnol ar y math o asid amino) sy'n cael eu harafu yn sylweddol (Payne a Gilvarg, 1968). O ganlyniad, mae'n annhebygol mai maint sy'n effeithio ar fwyneiddiad Val-Pro-Pro yn yr achos hwn.

Mae ystod y tymheredd a ddefnyddiwyd yn yr arbrofion hyn yn gul (1 – 10°C) ond yn adlewyrchu yr hyn a welwn yn naturiol yn mhriddoedd yr Antarctig dros yr haf, ac mae'n debyg bod y canlyniadau hyn yn berthnasol i'r prosesau naturiol. Mae'n bosibl y byddwn yn gweld patrwm mwy amlwg wrth ddefnyddio tymhereddau uwch. Yn wir, mae archwiliadau cychwynnol wedi dangos nad yw resbiradaeth y microbau hyn yn cael ei heffeithio yn andwyol gan dymheredd hyd at 35°C. Fodd bynnag, mae diffyg dealltwriaeth o ymddygiad ac effaith peptidau mewn pridd ac mae'n faes ymchwil sydd angen llawer mwy o ymchwilio i'w ddeall yn well.

4.3 Arsugniad asid amino a pheptid

Mae sawl ffactor yn rheoli gallu'r microbau a'r planhigion i ddefnyddio elfennau cemegol ar gyfer maeth. Un o'r rhai pwysicaf yw'r raddfa mae elfennau unigol yn arsgugno i fater solet y pridd. Mae gwefr cemegol gronynnau clai y pridd yn un o'r ffactorau pwysicaf yn y cyd-destun hwn. Er bod cryn wybodaeth parthed arsguniad asidau amino unigol, siwgrau

amino a glwcos (Jones a Hodge, 1999), mae'r dystiolaeth ynglŷn ag arsugniad peptidau yn brin ac yn amwys, ond ceir awgrymiad bod maint, gwefr net, presenoldeb grwpiau N terfynol a mwyneiddiaeth y clai yn ffactorau pwysig. Nid oes astudiaeth o fwyneiddiaeth clai Ynys Signy yn bodoli hyd yn hyn, nac ychwaith astudiaeth o arsugniad peptid i'r rhan organig o'r pridd. O ganlyniad, dim ond canlyniadau cyffredinol sy'n bosibl yn yr achos hwn. Yn gyffredinol, nid oes gwahaniaeth rhwng arsugniad peptid unigol a'r un asidau amino cyfansoddol (e.e. rhwng Phe-Glu a'r asidau amino rhydd Phe a Glu neu Val-Pro-Pro a Val a Pro yn unigol, Ffig. 3). Yn yr un modd, nid oes patrwm amlwg i arsugniad peptid neu asid amino unigol yn y tri phridd gwahanol. Yn ogystal, mae gwerthoedd isel y cyfernod arsugno K_d a welwn yn yr astudiaeth hon yn awgrymu nad yw'r peptidau na'r asidau amino yn arsugno yn gryf iawn i'r rhan solet o'r pridd. Mewn ymgais i geisio adnabod y ffactorau hynny sy'n rheoli arsugniad, edrychwyd ar gydberthynas K_d a ffactorau cemegol y pridd yn Nhabl 1. Eto ni welwyd perthynas amlwg rhwng yr un o'r ffactorau hyn (nid yw'r data wedi ei gynnwys). Ar sail y canlyniadau cychwynnol hyn, yr ydym yn rhagfynegi bod arsugniad peptidau i'r pridd yn gymhleth ond yn digwydd ar raddfa pan fo dad-arsugno (*desorption*) yn digwydd yn weddol hawdd; ond mae angen arbrofion ychwanegol i gadarnhau hyn.

4.4 Defnydd o NOT gan *D. antarctica*

Er mwyn cadarnhau mewnlifiad asidau amino yn eu cyfanrwydd, yr ydym yn chwilio am gyfoethogiad ar y cyd o ^{13}C a ^{15}N . Yn yr achos hwn, nid hyn a ddigwyddodd (Ffig. 4), felly rhaid dod i'r casgliad nad yw *D. Antarctica* yn defnyddio asidau amino yn uniongyrchol. Ni olyga hyn nad ydynt yn meddu ar y gallu i'w defnyddio ond gan ystyried fod $t_{1/2}$ asidau amino yn y priddoedd hynny sydd â *D. antarctica* yn tyfu arnynt rhwng 12.0 a 60.0 munud (Tabl 2) yna mae'n debyg mai'r broses amlycaf yn y priddoedd hyn yw mewnlifiad NOT i gelloedd microbau'r pridd ac nid yn uniongyrchol i'r planhigion. Mae cyfoethogiad sylweddol yn yr ^{15}N yn y gwreiddiau ac yn nail y planhigion i'w weld yn glir o'r cyfnod samplu cyntaf ac mae hyn yn dod yn fwy amlwg gydag amser (Ffig. 4). Mae'n ymddangos felly mai defnyddio'r ^{15}N wedi i'r microbau ei archwysu yw'r broses sy'n darparu N ar gyfer twf *D. antarctica*. Yn yr achos hwn, nid oedd cyflenwad o beptid dau-labelog ar gael ac nid astudiwyd mewnlifiant peptid i blanhigion. Ar sail y canlyniadau a welwyd yma er hynny, mae'n debyg mai tebyg iawn i asidau amino fyddai'r canlyniad gan fod $t_{1/2}$ y ddau beptid a ddefnyddiwyd yn dilyn yr un drefn.

5.0 Casgliadau

Tan yn ddiweddar iawn, ychydig o sylw a roddwyd i fwyneiddiad peptidau mewn pridd. Mewn ecosystemau sy'n naturiol isel mewn maeth, mae deall y broses o gylchdroi NOT yn hanfodol ar gyfer modelu a rhagfynegi ymddygiad maeth ar brosesau ecolegol fel allyrru CO_2 , trwytholchi maeth a newidiadau i fioamrywiaeth llysieuol. Mae'n ymddangos ein bod wedi diystyru ffynhonnell ychwanegol o N a bod rhaid ystyried bod yna lwybr ychwanegol (rhif 3 yn Ffig. 1). Yn groes i'r gred, mae mwyneiddiad peptidau bychain yn digwydd ar raddfa debyg i'r asidau amino rhydd ac ym mhreddoedd yr Antarctig forwrol mae'n broses gyflym sy'n gymharol ansensitif i newid tymheredd. Yn ogystal, nid y broses o dorri peptidau i asidau amino unigol yw'r rhwystr pennaf yn y broses o gylchdroi N ond y broses o dorri

proteinau i lawr i beptidau byrion ac yn y maes, mae'n annhebygol bod planhigion yn defnyddio NOT ar gyfer twf am fod microbau yn ei ddefnyddio yn llawer cyflymach. Megis cychwyn y broses o ddeall ffawd ac ymddygiad peptidau mewn pridd mae'r erthygl hon ac mae llawer mwy o waith i'w wneud os ydym am gadarnhau'r broses o fewnlifiad uniongyrchol a'i bwysigrwydd i dwf microbau a phlanhigion.

Diolchiadau

Ariannwyd y gwaith hwn gan Gyngor Ymchwil yr Amgylchedd Naturiol.

Talfyriadau

AA	Asidau Amino
CAAR	Cyfanswm Asidau Amino Rhydd
CNT	Cyfanswm N Toddedig
COT	Carbon Organig Toddedig
DT	Dargludedd Trydanol
ESC	<i>Equilibrium Solution Concentration</i>
Glu	<i>Glutamic acid</i>
NOT	Nitrogen Organig Toddedig
Pro	<i>Proline</i>
Val	<i>Valine</i>

Llyfryddiaeth

- Bardgett, R. D., Streeter, T., Bol, R. (2003), 'Soil microbes compete effectively with plants for organic nitrogen inputs to temperate grasslands', *Ecology*, 84, tt. 1277-87.
- Bekku, Y. S., Nakatsubo, T., Kume, A. a Koizumi, H. (2004), 'Soil microbial biomass, respiration rate, and temperature dependence on a successional glacier foreland in Ny-Alesund, Svalbard', *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 36, tt. 395-9.
- Boddy, E., Hill, P. W., Farrar, J. a Jones, D. L. (2007), 'Fast turnover of low molecular weight components of the dissolved organic carbon pool of temperate grassland field soils', *Soil Biology and Biochemistry*, 39, tt. 827-35.
- Boddy, E., Roberts, P., Hill, P.W., Farrar, J. a Jones, D.L. (2008), 'Fast turnover of low molecular weight DOC in Arctic tundra soils', *Soil Biology & Biochemistry*, 40, tt. 1557-66.
- Box, J.D. (1983), 'Investigation of the Folin-Ciocalteu phenol reagent for the determination of polyphenolic substances in natural waters', *Water Research*, 17, tt. 511-25.
- Chapin, F.S., Moilanen, L. a Kielland, K. (1993), 'Preferential use of organic N for growth by a nonmycorrhizal arctic sedge', *Nature*, 361, t.150.
- Chapin, F.S. (1995), 'A new cog in the nitrogen cycle', *Nature*, 377, tt. 199-200.
- Davey, M.C. a Rothery, P. (1992), 'Factors causing the limitation of growth of terrestrial algae in maritime Antarctica during late summer', *Polar Biology*, 12, tt. 595-601.
- Downes, M.T. (1978), 'An improved hydrazine reduction method for the automated determination of low nitrate levels in freshwater', *Water Research*, 12, tt. 673-5.
- Fitzhugh, R. D., Driscoll, C.T., Groffman, P. M., Tierney, G. L., Fahey, T. J. a Hardy, J. P. (2001), 'Effects of soil freezing disturbance on soil solution nitrogen, phosphorus, and carbon chemistry in a northern hardwood ecosystem', *Biogeochemistry*, 56, tt. 215-38
- Giesler, R., a Lundström U. (1993), 'Soil Solution Chemistry – Effects of Bulking Soil Samples', *Soil Science Society of America Journal*, 57, tt. 1283-8.
- Hodge, A. Stewart, J., Robinson, D., Griffiths, B.S., Fitter, A.H., (1998), 'Root proliferation, soil fauna and plant nitrogen capture from nutrient-rich patches in soil', *New Phytologist*, 139, tt. 479-94.
- Hopkins, D.W., Sparr, A.D., Novis, P.M., Gregorich, E.G. Elberling, B., Greenfield, L.G. (2006) 'Controls on the distribution of productivity and organic resources in Antarctic Dry Valley soils. *Proceedings Of The Royal Society B*, 273, tt. 2687-2695
- Huntley, B. a Cramer, W. (1997), 'Arctic ecosystems and environmental change: Perceptions from the past and predictions for the future', yn Crawford, R. M. M. (gol.), *Disturbance and recovery in Arctic lands: an ecological perspective*, Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on Disturbance and Recovery of Arctic Terrestrial Ecosystems, Medi 24-30 1995, Rovaniemi, Ffindir (Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, Springer-Verlag), tt. 1-24.
- Jones, D. L. a Darrah, P. (1994), 'Amino-acid influx at the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in the rhizosphere', *Plant and Soil*, 163, tt. 1-12.
- Jones, D. L. a Hodge, A. (1999), 'Biodegradation kinetics and sorption reactions of three differently charged amino acids in soil and their effect on plant organic nitrogen availability', *Soil Biology & Biochemistry*, 31, tt. 1331-42.

- Jones, D. L. (1999), 'Amino acid biodegradation and its potential effects on organic nitrogen capture by plants', *Soil Biology & Biochemistry*, 31, tt. 613-22.
- Jones, D. L. a Kielland, K. (2001), 'Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils', *Soil Biology & Biochemistry*, 34, tt. 209-19.
- Jones, D. L., Owen, A. G. a Farrar, J. F. (2002), 'Simple method to enable the high resolution determination of total free amino acids in soil solutions and soil extracts', *Soil Biology & Biochemistry*, 34, tt. 1892-1902.
- Jones, D. L., Healey, J. R., Willett, V. B. a Farrar, J. F. (2005), 'Dissolved organic nitrogen uptake by plants – an important N uptake pathway?', *Soil Biology & Biochemistry*, 37, tt. 413-23.
- Kähler, P., Bjornsen, P. K., Lochte, K. ac Antia, A. (1997), 'DOM and its utilization by bacteria during spring in the Southern Ocean', *Deep Sea Research*, 44, tt. 341-53.
- Kielland, K. (1994), 'Amino-acid-absorption by arctic plants – implications for plant nutrition and nitrogen cycling', *Ecology*, 75, tt. 2373-83.
- Kuzyakov, Y. a Jones, D. L. (2006), 'Glucose uptake by maize roots and its transformation in the rhizosphere', *Soil Biology & Biochemistry*, 38, tt. 851-60.
- Lipson, D. A., a Monson, R. K. (1998), 'Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events', *Oecologia*, 113, tt. 406-14.
- Mulvaney, R. L. (1996), 'Nitrogen – inorganic forms', yn Sparks, D. L. (gol.), *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*, (Madison, Wisconsin: SSSA Book Series, 5), tt. 1123-84.
- Näsholm, T. Huss-Danell, K., Hogberg, P. (2001), 'Uptake of glycine by field grown wheat', *New Phytologist*, 150, tt. 59-63.
- Neff, J. C., Chapin, F. S. a Vitousek, P. M. (2003), 'Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems', *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, tt. 205-11.
- Oechel, W. C., Cook, A. C., Hastings, S. J. a Vourlitis, G. L. (1997), 'Effects of CO₂ and climate change on arctic ecosystems', yn Woodin, S. J. a Marquiss, M. (goln.), *Ecology of Arctic Environments* (Rhydychen: Blackwell Science), tt. 255-74.
- Owen, A. G. a Jones, D. L. (2001), 'Competition for amino acids between wheat roots and rhizosphere microorganisms and the role of amino acids in plant N acquisition', *Soil Biology & Biochemistry*, 33, tt. 651-7.
- Payne, J. W. a Gilvarg, C. (1968), 'Size restriction on peptide utilization in *Escherichia coli*', *The Journal of Biological Chemistry*, 243, tt. 6291-9.
- Payne, J.W. (1972), 'Mechanisms of bacterial peptide transport', yn Elliott, K. ac O'Connor, M., (goln.), *Peptide transport in bacterial and mammalian guts*, Ciba Foundation Symposium 4 (Amsterdam: Associated Scientific Publishers), tt. 17-32.
- Payne, J.W. a Bell, G. (1979), 'Direct determination of the properties of peptide transport systems in *Escherichia coli*, using fluorescent-labelling procedure', *Journal of Bacteriology*, 137, tt. 447-55.
- Payne, J.W. (1980), 'Transport and Utilization of Peptides by Bacteria', yn Payne, J.W. (gol.), *Microorganisms and nitrogen sources*, (Efrog Newydd: John Wiley and Sons), tt. 212-48.
- Perakis, S. S. a Hedin, L. O. (2002), 'Nitrogen loss from unpolluted South American forests mainly via dissolved organic compounds', *Nature*, 415, tt. 416-19.

- Quayle, W. C., Peck, L. S., Peat, H., Ellis-Evans, J. C. a Harrigan P. R. (2001), 'Extreme responses to climate change in Antarctic lakes', *Science*, 295, t. 645.
- Roberts, P., Bol, R. a Jones, D. L. (2007), 'Free amino sugar reactions in relation to soil carbon and nitrogen cycling', *Soil Biology and Biochemistry*, 39, tt. 3081-92.
- Roberts, P., Newsham, K. K., Bardgett, R. D., Farrar, J. F. a Jones, D. L. (2009), 'Vegetation cover regulates the quantity, quality and temporal dynamics of dissolved organic carbon and nitrogen in Antarctic soils', *Polar Biology*, 32, tt. 999-1008.
- Roberts, P. a Jones, D. L. (2012), '[Microbial and plant uptake of free amino sugars in grassland soils](#)', *Soil Biology & Biochemistry*, 49, tt. 139-49.
- Schobert' C. a Komor, E. (1987), '[Amino-acid-uptake by ricinus-communis roots – characterization and physiological significance](#)', *Plant Cell and Environment*, 10, tt. 493-500.
- Schimel, J., a Chapin, F.S. (1996), 'Tundra plant uptake of amino acid and NH₄⁺ nitrogen in situ: Plants compete well for amino acid N.', *Ecology*, 77, tt. 2142-7.
- Smith, J. L. a Doran, J.W. (1996), 'Measurement and use of pH and electrical conductivity', yn Doran, J.W., Jones, A. J. (goln.), *Methods for assessing soil quality* (Madison, Wisconsin: SSSA Special Publications, 49), tt. 169-86.
- Stevenson, F. J. (1982), 'Organic forms of soil nitrogen', yn Stevenson, F. J. (gol.), *Nitrogen in agricultural soils*, (Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, Monograph, 22), tt. 67-122.
- Ström, L., Owen, A. G., Godbold, D. L. a Jones, D. L. (2001), 'Organic acid behaviour in a calcareous soil: sorption reactions and biodegradation rates', *Soil Biology & Biochemistry*, 33, tt. 2125-33.
- Thomas, D. N., Kennedy, H., Kattner, G., Gerdes, D., Gough, C. a Dieckmann, G. S. (2001), 'Biogeochemistry of platelet ice: its influence on particle flux under fast ice in the Weddell Sea, Antarctica', *Polar Biology*, 24, tt. 486-96.
- van Hees, P. A.W., Jones, D. L., Finlay, R., Godbold, D. L. a Lundström, U. S. (2005), 'The carbon we do not see – the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review', *Soil Biology & Biochemistry*, 37, tt. 1-13.
- Vinolas, L. C., Healy, J. R. a Jones, D. L. (2001), 'Kinetics of soil microbial uptake of free amino acids', *Biology and Fertility of Soil*, 33, tt. 67-74.
- Walker, J. R. ac Altman, E. (2005), 'Biotinylation facilitates the uptake of large peptides by Escherichia coli and other gram-negative bacteria', *Applied and Environmental Microbiology*, 71, tt. 1850-5.

Tegwyn Harris

**Ecoleg unigryw
Ophelia bicornis,
Savigny (Polychaeta).**

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

Golygydd Yr Athro Ioan Williams

Ecoleg unigryw *Ophelia bicornis*, Savigny (Polychaeta).

Tegwyn Harris

1. Cyflwyniad i *Ophelia bicornis*.

Y mae'n aelod o Deulu'r Opheliidae *Ophelia* o fewn Dosbarth y Polychaeta (fel y mwyafrif o fwydod y môr). Mesur mwydyn aeddfed tua 5cm o hyd ac ymddengys o liw coch-golau, er fod y lliw, weithiau, yn anodd i'w weld am fod y cannoedd o wyau gwyrdd o fewn coelom corff y fenyw a'r cyflenwad o had gwyn o fewn coelom y gwryw yn ei guddio. Y mae rhan flaenaf y corff yn grwn mewn trawsdoriad ac yn culhau tua'r pen blaen – y prostomiwm, ac ar ochr isaf y rhan hon o'r corff y ceir y geg. Tua 14 pâr o degyll cul sy'n nodweddiadol o ran isaf y corff, ac ar derfyn yr abdomen (fel y'i gelwir), ceir pen-ôl ac anws cymhleth iawn.

Dioddefodd *Ophelia* driniaeth warthus yn y disgrifiad gwreiddiol ohono gan Ffrancwr o'r enw Savigny ym 1809. Trodd gorff y mwydyn wyneb-i-waered gan alw'r ochr uchaf



Llun 1: Darlun o *Ophelia bicornis* mewn cysylltiad â thywod o'r math arferol. Benyw aeddfed sydd yn y llun – profir hynny gan liw gwyrdd yr wyau a welir drwy'r croen coch-olau.

yn ochr isaf a'r isaf yn uchaf! Yn waeth na hynny, galwodd ben y mwydyn yn ben-ôl a'r pen-ôl yn ben. Y rheswm am enw rhywiogaethol *Ophelia bicornis* yw camddealltwriaeth ynglŷn â dwy o'r estyniadau sy'n amgylchynu'r anws. Gan iddo gamsynio mai ochr isaf y mwydyn oedd yr uchaf, tybiodd Savigny mai cyrn ar ben y mwydyn oedd y ddau bapila (neu cirrws).

Hyd y gellir darganfod, treulia *Ophelia* ei fywyd yn gyfan gwbl o dan wyneb y tywod. Yn wir, os cyfyngir ef ar wyneb y traeth a'i rwystro rhag gwneud ei ffordd yn ôl i'w gynefin, trengu fydd ei hanes mewn amser byr iawn. Y mae'r dibyniant llwyr hwn ar fodolaeth yn y tywod yn ymestyn i weithgareddau cenhedloll y mwydyn gan fod yr wyau a'r had yn cael eu gollwng yn syth i'r tywod – a'r cynrhon, hefyd, yn aros ymhlith y tywod wrth ddatblygu a thyfu.

2. Dosbarthiad daearyddol *Ophelia bicornis*.

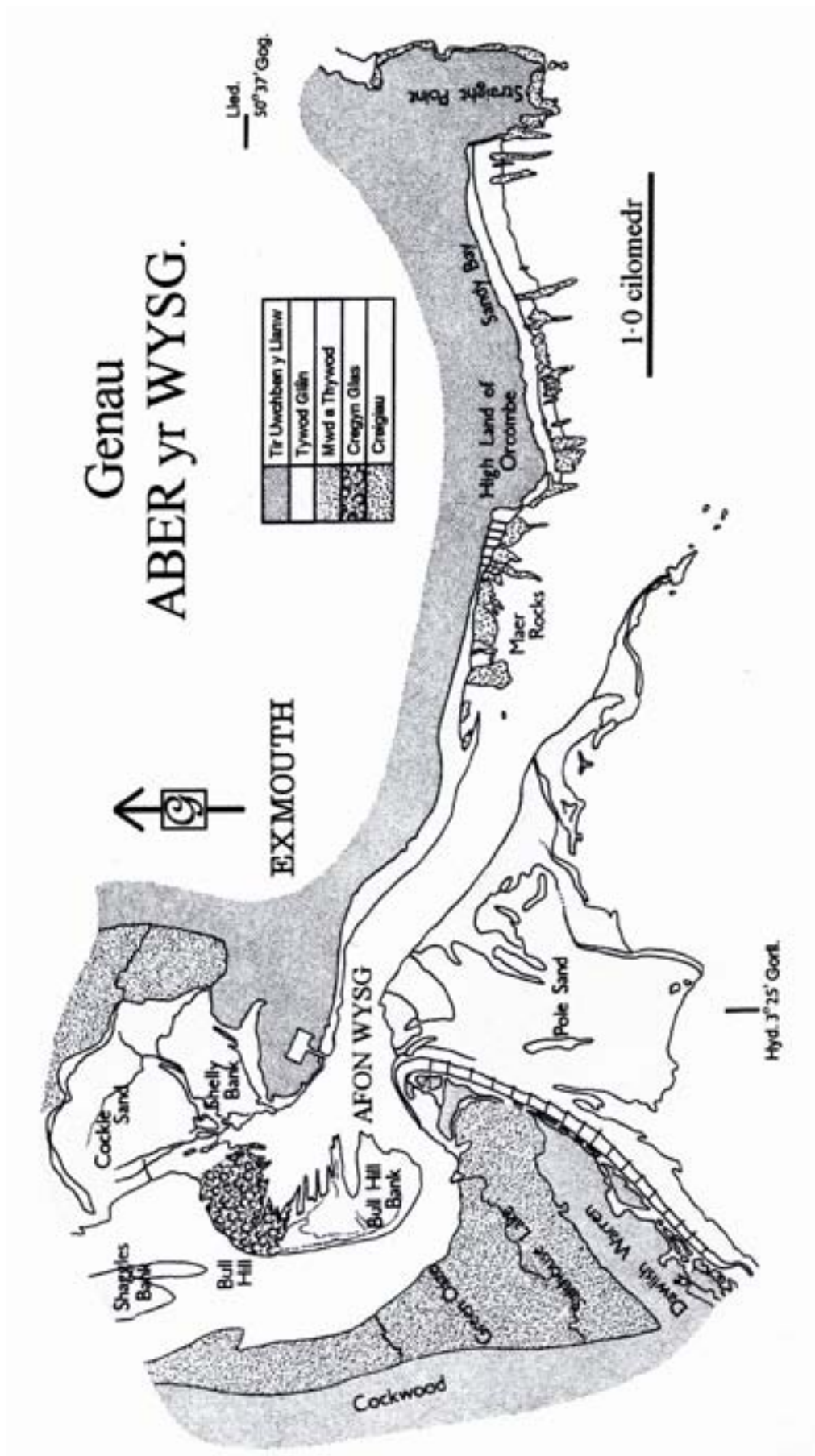
Y mae'n bur debyg mai Môr y Canoldir a fu'n grud esblygol i *Ophelia*. Gydag amser, gwasgarodd y poblogaethau gwreiddiol tua'r dwyrain nes cyrraedd y Môr Du, ac i'r gorllewin ar hyd arfordir Sbaen, Portiwgal a Ffrainc nes cyrraedd Llydaw (Amoureux, 1962, 1964, 1966; Britton-Davidian ac Amoureux, 1982; Fauvel, 1925; Harris, 1993; Pérès, 1967; Pérès a Picard, 1964; de Quatrefages, 1872; Rioja, 1917, 1923; Rullier a Cornet, 1951 a de Saint-Joseph, 1906). Ar ôl croesi'r sianel cyrhaeddodd arfordir deheuol Swydd Dyfnaint ac ymleoli yn aber afon Wysg gerllaw Exmouth (Allen a Todd, 1902; Harris, 1991a, 1991b, 1994a; Holme, 1949). Credid, hyd yn ddiweddar, mai dim ond yn aber yr Wysg yr oedd y rhywogaeth i'w chanfod ym Mhrydain Fawr – anghywir yw'r dyb hon.

Sylwyd, braidd yn arwynebol, ar bresenoldeb *Ophelia* yn aber yr Wysg tua dechrau'r ugeinfed ganrif, ac yna yn ystod y blynyddoedd yn dilyn yr Ail Ryfel Byd, yn fwy manwl a phendant gan ddau ymchwilydd o Labordy Astudiaethau'r Môr, Plymouth, Norman Holmes a D. P. Wilson (gweler y cyfeiriadau uchod). Yn ôl yr archwilywyr hyn, ysbeidiol oedd y mwydyn yn yr aber a'r boblogaeth yn gyfyngedig i ddau neu dri o fannau.

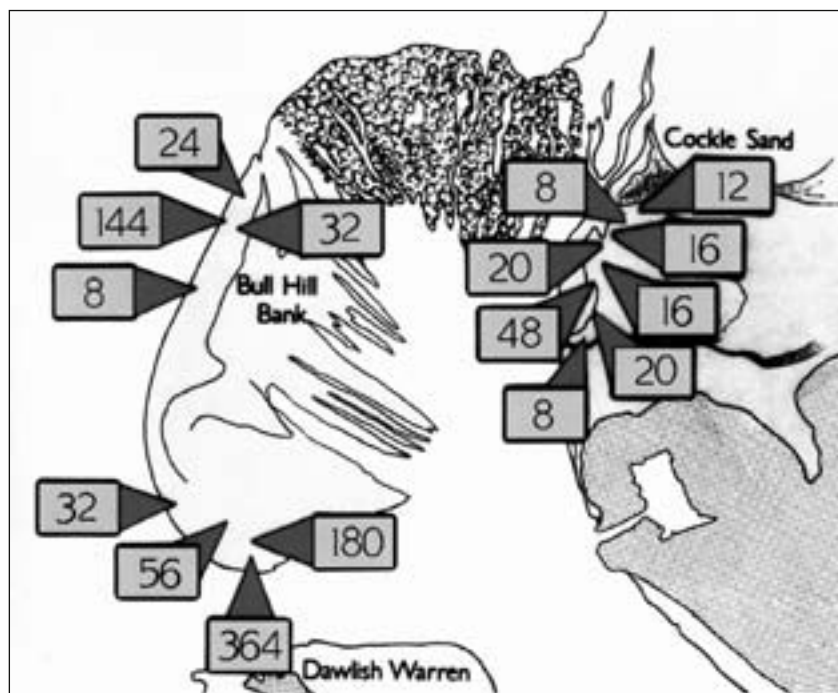
Fel ym mhob aber arall, y mae llif yr afon, llif dŵr y môr a'r llanw ei hun oddi mewn i aber yr Wysg yn gyfrifol am symudiad a dosbarthiad y mwd, y tywod ac unrhyw beth symudol arall. O ganlyniad, ceir traethau eang o dywod, yn enwedig mewn cysylltiad â'r ynys sylweddol, Bull Hill, o gregyn glas (*Mytilus edulis*), tua chanol yr aber. Pwysicach na'r dosbarthiadau cyffredinol yw'r dosbarthiadau arbennig a chymhleth a geir hyd ymylon y traethau mwyaf, oherwydd dyma lle ffynna *Ophelia*. Ceir rhai poblogaethau niferus iawn, yn enwedig ar hyd ymylon y traethau a elwir yn Bull Hill Bank a Cockle Sand.

Y mae llawer mwy o hynodrwydd yn perthyn i ddosbarthiad y mwydyn nag a awgrymir gan yr agwedd syml hon.

Ger Cockle Sand (Ffigwr 2), gweler nad yw'r tywod yn wastad. (Hwn, gyda llaw, yw un o'r mannau lle y daethpwyd o hyd i'r mwydyn gan yr ymchwilywyr cynnar.) Y mae patrwm y mân gerrig a chregyn ar draws ochrau'r bryncyn isel (tua 1m o uchder uwchben y tywod gwastad) yn dangos yn eglur gyfeiriad a grym llif y dŵr dros wyneb y tywod. Os nodir presenoldeb y mwydyn yn ofalus, gwelir mai dim ond mewn un darn hir, cul ar lethr y bryncyn y mae'n byw. Darn cul o'r traeth ydyw â chysylltiad arbennig iawn gyda phatrwm y llanw yn yr aber.



Figwr 1: Map (wedi'i symleiddio) o aber afon Wysg, Swydd Dyfnaint.



Ffigwr 2: Map o ran ganolog aber yr Wysg yn dangos dosbarthiad Ophelia a maint y boblogaeth. Y mae'r rhifau o fewn y blychau yn cyfeirio at nifer y mwydod mewn 1m² o dywod wedi'i gloddio i ddyfnder o 15cm.



Llun 2: Darlun o un o safleoedd Ophelia yn aber yr Wysg. Sylwer bod y tywod ar y chwith yn codi'n dwmpath isel (tua 1m uwchben y tywod gwastad). Dengys y patrymau o gerrig mân a chregyn ar wyneb y twmpath gyfeiriad a grym llif y dŵr yn ystod llanw a thrai.



Llun 3: Darlun o'r un man ag a welir yn Llun 2, uchod. Y mae'r Stribed, a ddangosir yn y llun, yn dangos ffiniau'r boblogaeth o fwydod.

Y mae gwersi pwysig iawn i'w dysgu oddi wrth y sefyllfa ym Môr y Canoldir ynglŷn â rhan y llanw ym mywydeg ac ecoleg *Ophelia*. Y mae'n amlwg i unrhyw un sydd wedi bod ar wyliau ger Môr y Canoldir nad yw patrwm llanw a thrai yno yn debyg i'r hyn a geir yn gyffredin. Dim ond rhyw 10cm sydd, fel arfer, rhwng man isaf y trai a man uchaf y llanw (y mesuriadau hyn yn unionsyth, fel sy'n arferol wrth drin y llanw yn wyddonol). Traeth cul iawn, felly! Y rhyfeddod yw bod yr ychydig draeth hwn yn cynnal system ecolegol arbennig iawn. Astudiwyd y ffenomen hwn gan Arnoldi, 1948, Mokievskii, 1949, 1960, 1969, Pérès, 1967, Pérès a Picard, 1964 a Harris, 1993. Rhoddwyd enwau arbennig i'r system ecolegol gyfyng yn y traeth cul – *pseudolittoral* gan y Rwsiaid a *médiolittorale* gan y Ffrancwyr. Ar hyd traethau Môr y Canoldir, yr haenen gul a gedwir yn hanner gwlyb yn union uwchben man isaf y llanw yw lleoliad y *pseudolittoral*.

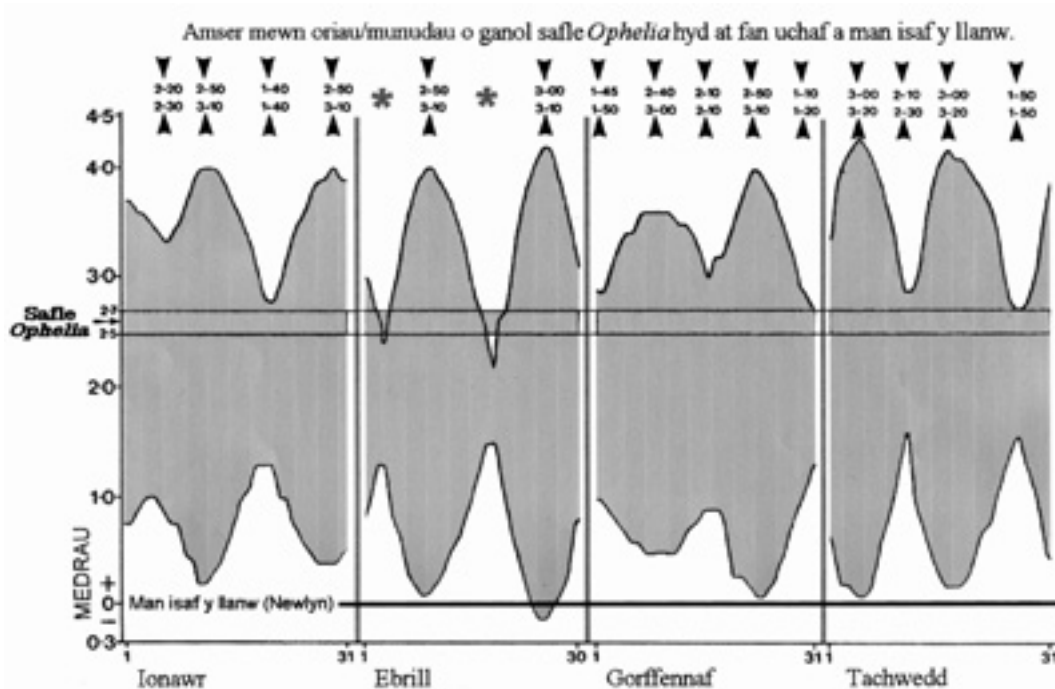
Beth bynnag am hynodwydd yr enwau (yn enwedig *pseudolittoral*!), yr hyn sy'n bwysig yn astudiaethau'r gwyddonwyr hyn yw:

- 1) bod y tywod yn cael ei ysgwyd yn rheolaidd gan symudiadau grymus y ddŵr cyfagos a hynny, yn ei dro, yn sicrhau cyflenwad da o ocsigen ymhlith y gronynnau;
- 2) nad yw llanw Môr y Canoldir yn debygol o godi llawer yn uwch na man isaf y trai yn ystod misoedd yr haf, gan adael y *pseudolittoral* yn hollol ddibynnol ar effeithiau ymylol ac ysbeidiol megis tonnau bychain a diferion o ddŵr yn tasgu;
- 3) mai *Ophelia* yw prif drigolyn y traeth.

3. Y cysylltiad agos rhwng *Ophelia* a'i amgylchedd.

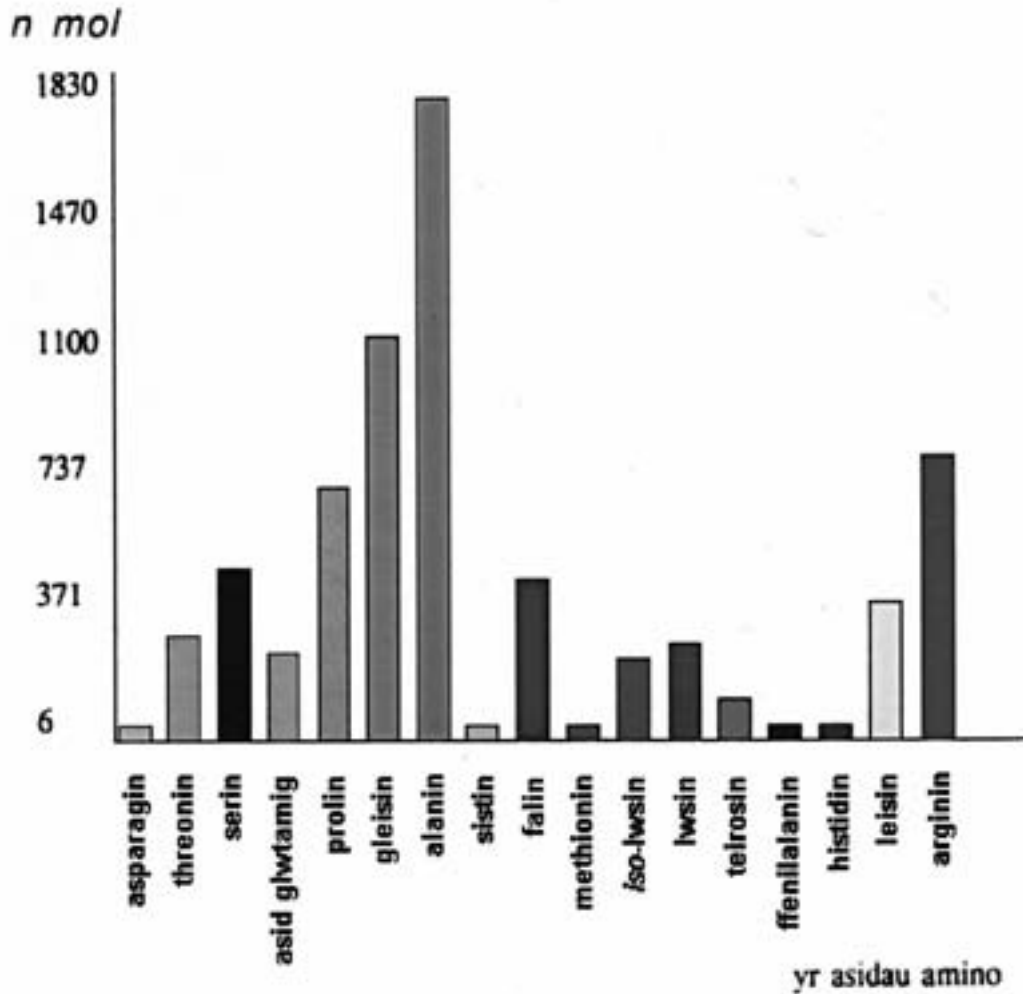
Cynnig astudiaethau a wnaed o fewn cyffiniau aber yr Wysg wybodaeth am y berthynas hon. Yn gyntaf, i ddangos hynodrwydd lleoliadau poblogaethau o *Ophelia* yn yr aber, mae'n angenrheidiol cysylltu lleoliad y rhannau cyfyng o'r traethau sy'n cynnal y mwydyn â phatrwm llanw a thrai cyffredinol yr aber.

Mae tywod yr *Ophelia* yn derbyn mesur byr o ddŵr yn gyson (Ffigwr 3) ac, ar ysbeidiau, y mae heb orchudd o ddŵr am ddyddiau ar y tro. Prin yw'r organebau sy'n dewis trigo mewn tywod o dan oruchwyliaeth amgylcheddol mor arw! Ni cheir ond un neu ddau o anifeiliaid gweladwy (un rhywogaeth o fwydyn ac un berthynas i'r corgimwch); ychydig iawn o anifeiliaid microscopig (y *meiofauna*), sydd, fel arfer, yn gyffredin iawn mewn tywod glan môr; ychydig iawn o facteria a bron dim detritws (ffrwyth pydredd sy'n cael ei ddefnyddio fel bwyd gan liaws o anifeiliaid di-asgwrn-cefn y môr). Gwna hyn aber yr Wysg yn hynod o debyg yn ecolegol i *pseudolittoral* Môr y Canoldir. Erys y cwestiwn, gan fod y tywod arbennig mor amddifad o bopeth sydd, fel arfer, yn cynrychioli lluniaeth anifail fel mwydyn, sut y llwydda *Ophelia* i gadw corff ac enaid ynghyd?



Ffigwr 3: Dangosiad diagramatig o safle *Ophelia* (fel y'i dangosir yn Llun 3, uchod), mewn perthynas â chodiad a gostyngiad y llanw yn yr aber yn ystod tri mis o'r flwyddyn. Sylwer ar y manau a nodir gan seren (*) sy'n dangos na wlychir yr *Ophelia* gan y llanw ar brydiau am ddyddiau ar y tro.

Dengys nifer o astudiaethau fod yna gynhwysiad yn nŵr y môr heblaw yr halwynau anorganig y gŵyr pawb amdanynt. Dangoswyd presenoldeb asidau amino yn wyneb-ddŵr y môr gan Tatsumoto et al. (1961), ac archwiliwyd fel y mae'r moleciwlau organig yn crynhoi yn y graean gan Erdman et al. (1956); Degens et al. (1961); Jørgensen (1976); Jørgensen et al. (1980) ac Allendorf (1981).

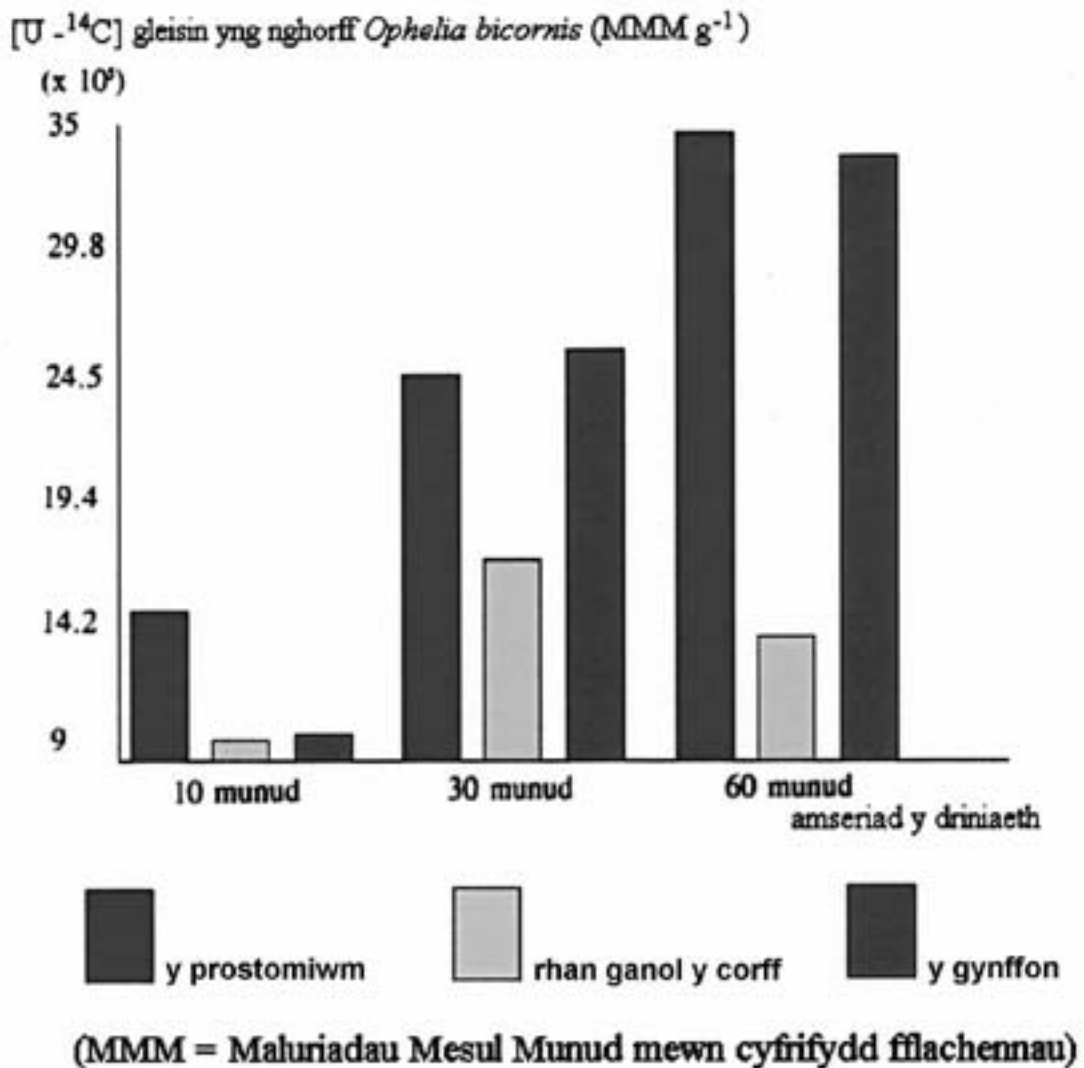


Ffigwr 4: Dangosiad darluniol o ddadansoddiad spectroscopig o'r asidau amino a gasglwyd o'r haenen ddŵr o amgylch gronynnau tywod un o safleoedd *Ophelia*.

Dengys dadansoddiadau cromatograffig o ddŵr y môr (gan gynnwys yr haenen o ddŵr o amgylch gronynnau o dywod) fodolaeth y cemegau hynny sy'n angenrheidiol i gynnal bywyd – megis carbohydrad, asidau amino a fitaminau. Deillia'r cyfan o bydredd dadelfeniad planhigion ac anifeiliaid marw. Cynnwys dŵr y môr fath o gawl tenau maethlon a defnyddia nifer fawr o drigolion y môr y bwyd-am-ddim hwn fel ychwanegiad i'r bwyd y mae'n rhaid gweithio amdano drwy chwys wyneb! Gan nad oes ymborth solet i'w gael yng nghyffiniau *Ophelia*, pur debyg fod y mwydyn yn dibynnu'n llwyr ar y cawl cemegol hwn.

Gellir profi dibyniaeth *Ophelia* ar y cawl hwn trwy roi tywod wedi'i lanhau'n gemegol a'i drin â dŵr môr artiffisial yn cynnwys asid amino (er enghraifft, gleisin) ymbelydrol i *Ophelia* yn y labordy. Bydd yr ymbelydredd yn crynhoi yng nghorff y mwydyn mewn amser byr iawn.

Ychydig iawn o fater organig sydd yn y dŵr a dim ond cyfran gymharol fechan ohono sy'n cynnwys y bwyd-am-ddim. Gellir dal i ofyn, felly, sut y gall anifail bywiog fel *Ophelia* (sy'n defnyddio cryn dipyn o ynni i dwrio drwy'r tywod hanner sych, heb sôn am gynnal ei brosesau ffisiolegol arferol) ddibynnu'n gyfan gwbl ar yr hyn sydd i'w gael yn yr haenen denau o ddŵr o amgylch y gronynnau tywod?



Ffigwr 5: Dangosiad darluniadol o ddadansoddiad a wnaed mewn cyfrifydd fflachennau o'r asidau amino ymbelydrol ((U-¹⁴C)gleisin) a amsugnwyd gan *Ophelia* mewn arbrawf labordy.

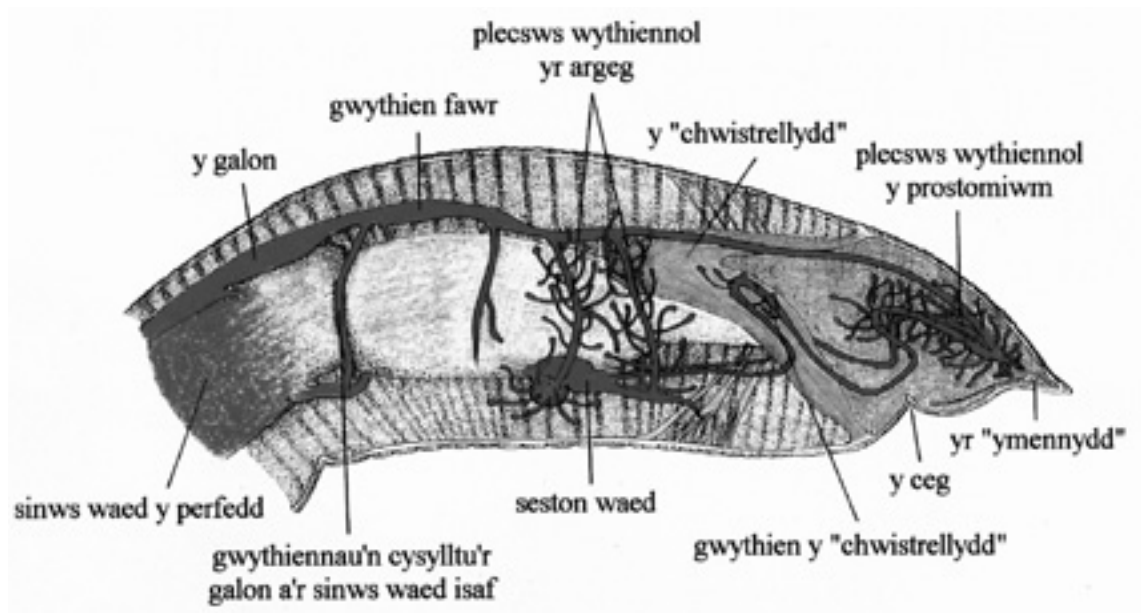
4. Y system waed, a rhannau pwysig eraill o anatomi *Ophelia*.

Ceir disgrifiad bras o anatomi mewnol *Ophelia* gan Claparède (1870). Yn ei ddisgrifiad, tynna'r awdur sylw at strwythur ym mhen blaen y mwydyn ar ffurf cornet hufen iâ, strwythur sy'n rhannu'r corff yn ddwy. Yr enw a roddwyd arni gan Claparède oedd *appareil injecteur*, chwistrellydd, gan dybio ei fod yn gyfrifol am chwistrellu neu wthio yn erbyn yr hylif sy'n llanw prostomiwm y mwydyn, gan ei chwyddo i raddau, a thrwy hynny yn ei wneud yn fwy pwrpasol i'w ddefnyddio fel math o swch i wthio drwy'r tywod. Gwyddom erbyn hyn, mai camddeall y sefyllfa a wnaeth Claparède gan nad yw'r chwistrellydd yn gweithredu fel hyn. Yn hytrach, wal gyhyrog, anystwyth ydyw sy'n ffurfio un siambr gaeedig y tu mewn i'r prostomiwm, siambr ag iddi gyflenwad sefydlog o hylif. Yr hyn sy'n peri i'r prostomiwm chwyddo ac ymgaedu yw codiad ym mhwyssedd y gwaed ymhlith rhannau o'r system waed yn y siambr gaeedig (Harris, 1994b, 2007).

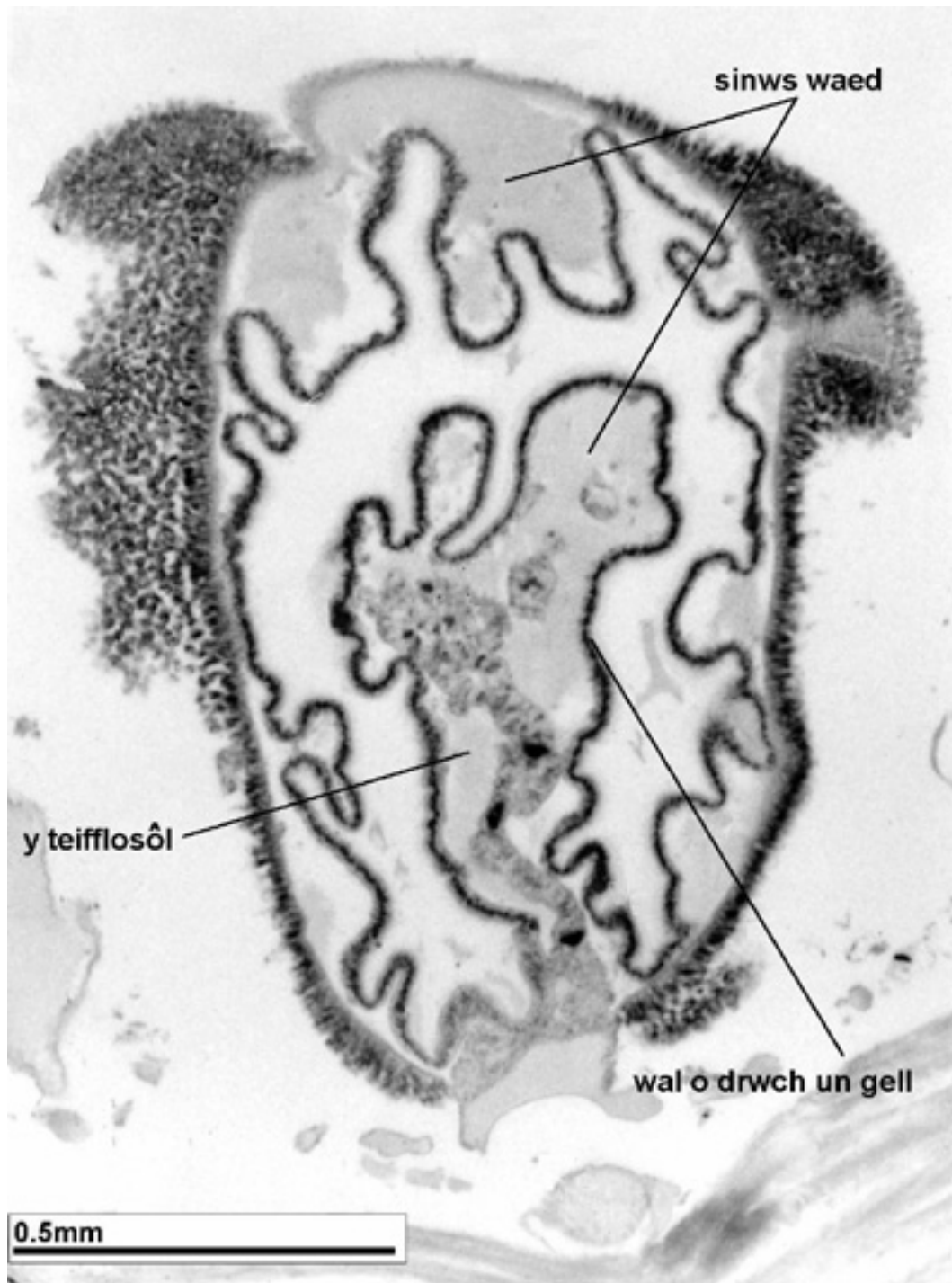
Nid yw system waed *Ophelia*’n hollol debyg i’r hyn a geir ymhlith mwydod eraill! Heblaw yr organau cyffredin o wythiennau a chalon, a falf i sicrhau rhediad unffordd y gwaed – y mae gan *Ophelia* ddau atodiad pwysig: 1) sinws waed **am** ac **o fewn** y perfedd; a 2) nifer o fân wythiennau canghennog sy’n terfynu’n gaeedig. Pan fydd y gwaed yn cael ei wthio i’r rhain, chwydda’r terfyniadau caeedig fel balŵn, gan godi pwysedd y gwaed yn gyffredinol yn hylif y ddau coelom, ond yn arbennig yn y coelom blaen. Hyn sy’n gyfrifol am y chwyddo a’r twrio.

Pwysicach fyth yw perthynas y gwaed â’r perfedd. Trwch un gell yn unig yw waliau’r perfedd a’r teifflosôl, strwythur cyffredin ymhlith y mwydod ar gyfer ehangu arwynebedd amsugol y cylla. Prin yw’r ymborth cemegol sydd yn nŵr y môr yn gyffredinol – ac yn enwedig felly yn yr ychydig sydd o amgylch y gronynnau tywod. Er hyn, gwyddom fod *Ophelia*’n llwyddo i grynhoi **digon** o fwyd i gyfarfod â’i ofynion.

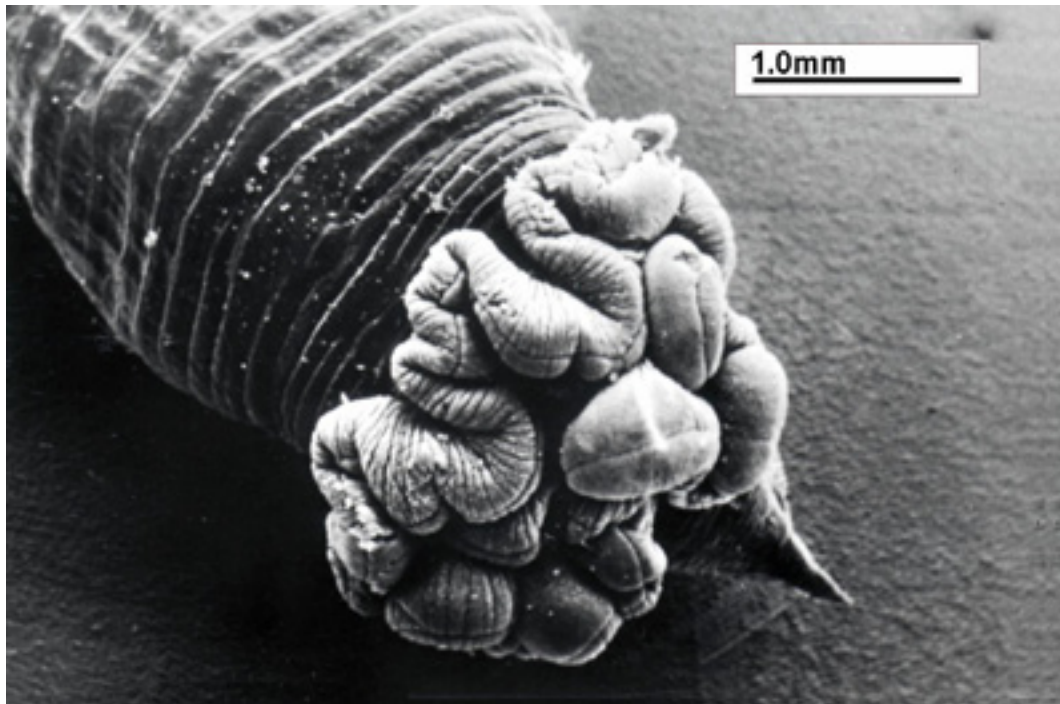
I ddechrau’r broses o grynhoi bwyd, y mae’n rhaid cael ffordd i dynnu’r tywod yn effeithiol i mewn i’r corff. Fel sydd yn arferol ymhlith mwydod y tywod, y mae gan *Ophelia* argeg gyhyrog sy’n medru ymestyn allan drwy’r geg i grynhoi dogn o dywod a’i drosglwyddo i’r perfedd. Yn arferol, pan fydd mwydyn yn cael bwyd ymhlith gronynnau o dywod, megis *Arenicola* (yr abwyd gwyrdd) er enghraifft, ceir ensymau yn y perfedd i dreulio’r bwyd sylweddol a lyncir gyda’r tywod. Gan nad oes bwyd sylweddol yn nhywod *Ophelia* ni chynhyrchir ensymau treulio-bwyd yn ei berfedd. Yn hytrach, o edrych ar drawsdoriaid cymharol drwchus (tua 0.5mm) o berfedd *Ophelia* (Llun 6), gwelir bod waliau’r perfedd a’r teifflosôl wedi’u rhwymo mewn ffordd gymhleth iawn am y gronynnau tywod gan ymestyn y waliau tenau yn deneuach fyth! Golyga hyn fod arwynebedd y gronynnau tywod yn hynod o agos at y gwaed yn y sinws a hyn sy’n galluogi’r cemegau angenrheidiol a hollbwysig i drosglwyddo mewn ffordd effeithiol. Y mae’n bur debyg hefyd fod y mân-wythiennau caeedig yn sicrhau dosbarthiad y bwyd moleciwlar drwy’r corff gan ddefnyddio’r un broses – a waliau’r gwythiennau’n teneuo’n arswydus wrth iddynt chwyddo.



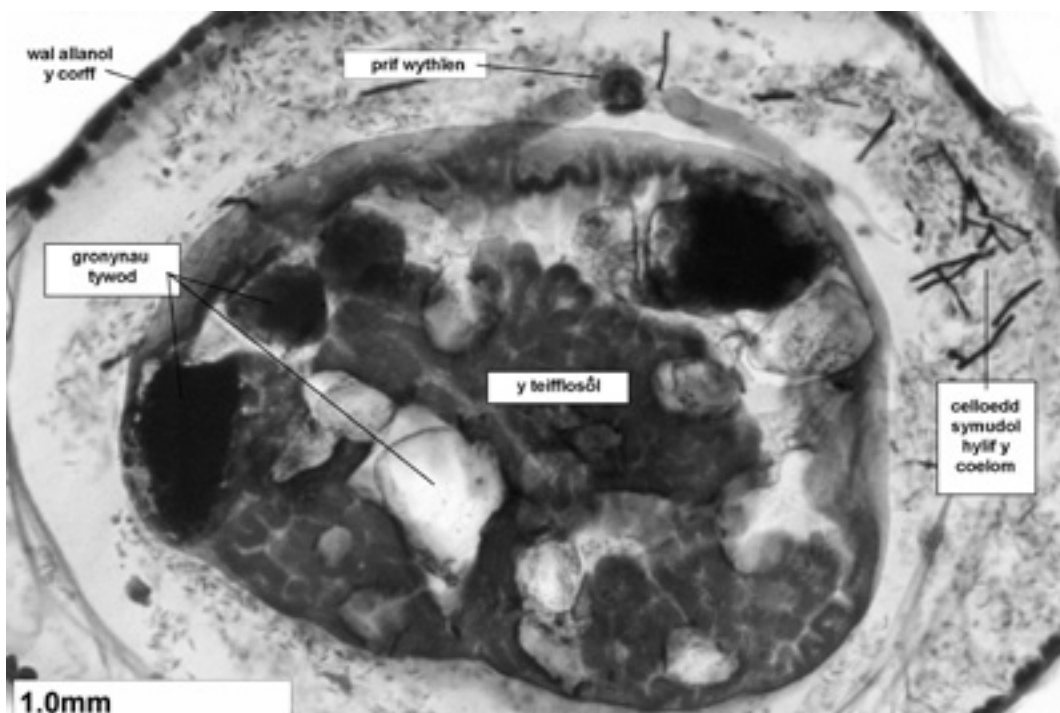
Ffigwr 6: Dyraniad o ran flaen *Ophelia* fel y'i gwelir drwy'r ystlys dde.



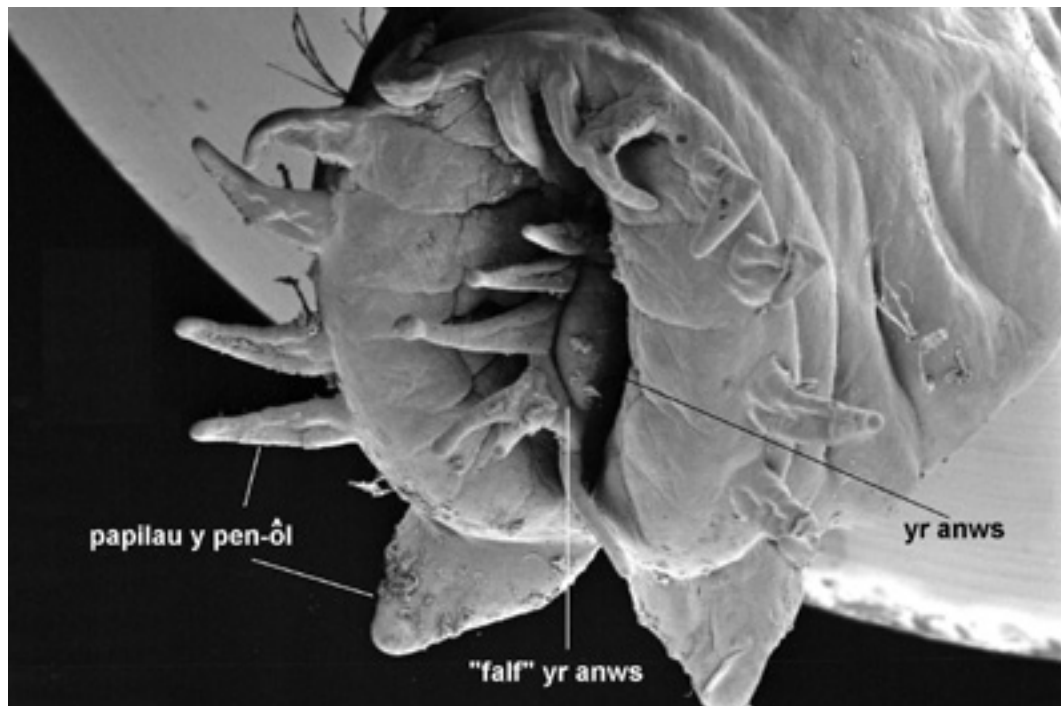
Llun 4: Trawsdoriad tenau drwy berfedd *Ophelia*, a hwnnw wedi'i lanhau oddi wrth y tywod cynwysedig.



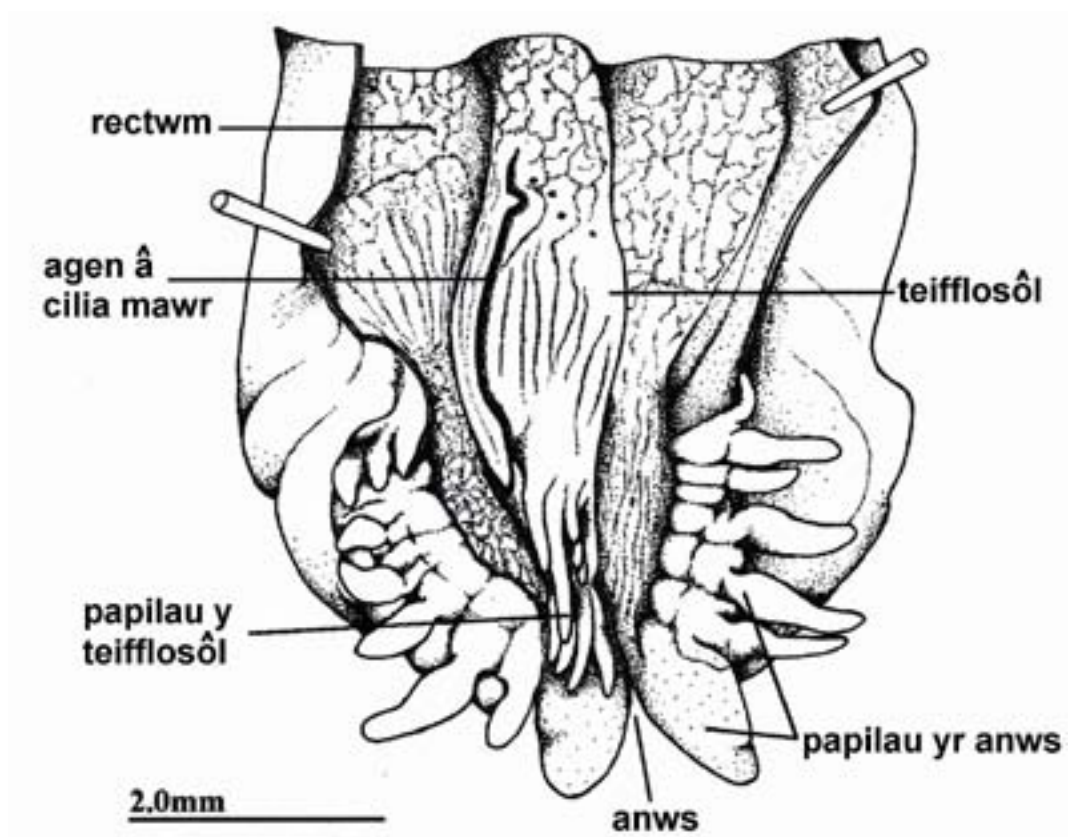
Llun 5: Darlun meicrosgop-sganio electronig o *Ophelia*'n gorwedd ar ei gefn gan ddangos yr argeg wedi'i wthio allan drwy'r geg fel a ddigwydd yn naturiol i gasglu tywod.



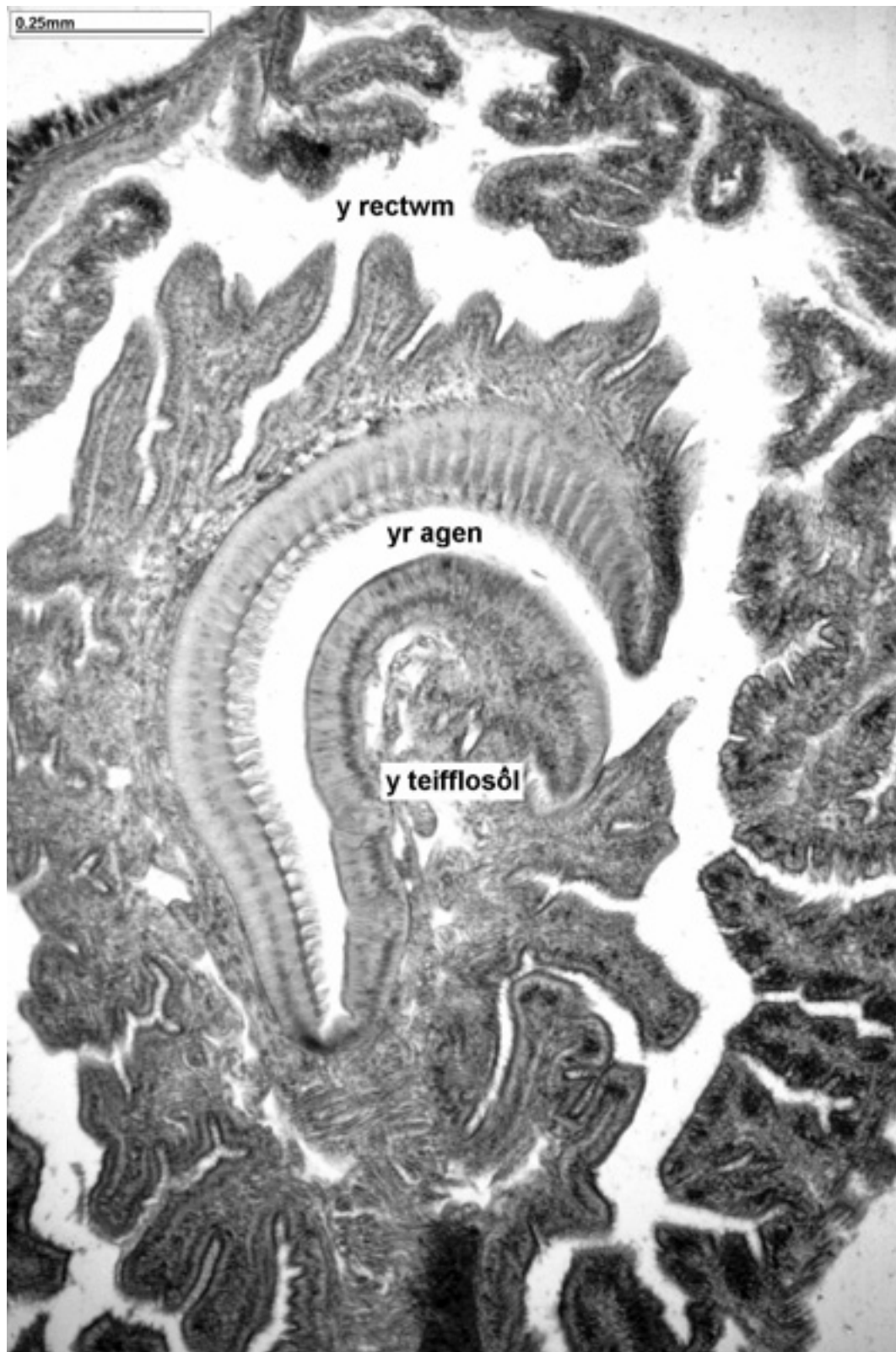
Llun 6: Trawsdoriad cymharol drwchus (tua 0.5mm) o berfedd *Ophelia*, a hwnnw'n llawn tywod. Sylwer fel y mae waliau'r perfedd a'r teiflosôl wedi'u rhwymo am y gronynau. Tua ochr dde y trawsdoriad gwelir nifer o gelloedd symudol hylif y coelom. Y mae'n debygol mai'r celloedd hyn sy'n dosbarthu ac, efallai, yn storio'r bwyd moleciwlar a amsugnir.



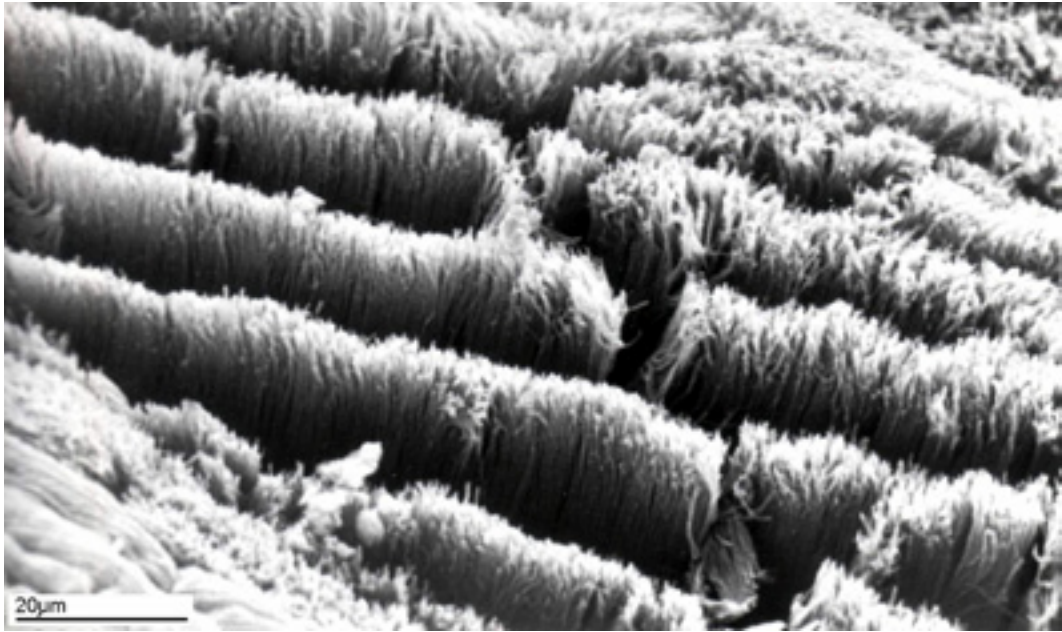
Llun 7: Pen-ôl *Ophelia bicornis* fel y'i gwelir gan y microsgop-sganio electronig. Sylwer ar y papilae (neu cirri) o amgylch yr anws, a'r strwythur tebyg i law y tu mewn i'r anws.



Ffigwr 7: Dyraniad o beigydiwm (adran y pen-ôl) *Ophelia* i ddangos yr anatomeg mewnol.



Llun 8: Trawsdoriad tenau drwy ran olaf teifflosôl Ophelia i ddangos natur mewnol yr agen. Sylwer ar drefniad y cilïa mewn rhesi llydan.



Llun 9: Rhan fechan o faes cilia agen y teifflosôl fel y'i gweler gan y meicrosgop-sganio electronig.

Er mwyn sicrhau digonedd o fwyd, sugna *Ophelia* dywod i'w berfedd drwy gydol yr amser. O ganlyniad, y mae perfedd *Ophelia* yn gyson yn orlawn o dywod a gall y cyflenwad tywod hwnnw fod mor sylweddol â chastell tywod plentyn ar y traeth! Cwyd hyn y posibilrwydd o rwymedd didrugaredd i *Ophelia* – rhwymedd hollol anfanteisiol i'r mwydyn oherwydd yr angen i drin cymaint o dywod er mwyn crynhoi digon o fwyd. Eto sicrhaodd addasiad esblygiadol symudiad cyson drwy'r perfedd.

Mae anws y mwydyn yn gymharol fawr o'i gymharu â maint y corff. Oddi amgylch iddo ceir cylch o cirri (math o dentaglau cyhyrog) – dau fawr (y ddau gorn a fu'n sail anghywir i'r enw *bicornis*) a nifer o rai llai. Swydd y cirri yw ysgwyd tywod allanol o'r pen-ôl i wneud lle i'r hyn sy'n dod allan drwy'r anws. Yn agoriad yr anws, ceir strwythur sydd, yn arwynebol, yn debyg i law â bysedd (rhagor o cirri).

Dengys dyraniad o'r rhan hon o gorff y mwydyn mai pen eithaf y teifflosôl yw'r llaw a hefyd fod yna agen amlwg gerllaw iddi yng nghnawd y teifflosôl. Dengys trawsdoriad tenau o deifflosôl y pen-ôl fod maes eang o cilia hir y tu mewn i'r agen a'u bod wedi'u trefnu mewn patrwm o resi llydain. Pan fydd *Ophelia* wrthi'n llyncu cymaint fyth ag y medr o dywod, y mae agen teifflosôl y pen-ôl yn hanner-agor fel bod y cilia'n medru ysgwyd y castell tywod a rhyddhau'r gronynau i'r fath raddau fel bo'r llaw yn medru cydio ynddynt a'u taflu allan! (Harris, 1991c). Y mae'r system rhyfedd a chymhleth hon yn sicrhau bod y tywod a lyncir yn medru teithio drwy'r perfedd o fewn tua 15 munud – amser sy'n ddigonol i alluogi'r broses o amsugno'r cemegau maethlon o'r tywod ac yn syth i'r gwaed.

Hwyrach mai gwireb o'r fath waethaf fyddai awgrymu bod llwyddiant ecolegol unrhyw beth byw yn ddibynnol ar gydweithrediad nifer o bethau, gan gynnwys bywydeg, ffisioleg ac amgylchedd. Nid oes amheuaeth nad yw llwyddiant ecolegol *Ophelia bicornis* yn ddibynnol ar gydweithrediad nifer o ofynion sy'n fwy manwl, cymhleth a thrafferthus na'r rhai arferol!

Ers y 1960au, darganfuwyd poblogaethau o *Ophelia bicornis* mewn mannau eraill heblaw aber yr Wysg. Y mae poblogaethau yn Nhraeth Sidan yn Sir Gâr, er enghraifft a hefyd ym Mae y Tri Pegwn ym Mro Gŵyr. Yn y ddau lle, y mae'r sefyllfa ecolegol yr un fath ag ym mhob man arall lle ceir y mwydyn rhyfedd hwn.

Llyfryddiaeth

- Allen, E. J. a Todd, R. A. (1902), 'The fauna of the Exe Estuary', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 6, tt. 295-335.
- Allendorf, P. (1981), 'Experiments to determine the relevance of dissolved amino acids for the nutrition of benthic animals', *Keiler Meeresforschungen*, 5, tt. 557-65.
- Amoureux, L. (1962), 'Une nouvelle station d'*Ophelia bicornis* Savigny. Considérations écologiques', *Cahiers de Biologie Marine*, 3, tt. 91-101.
- Amoureux, L. (1964), 'Deux stations nouvelles du polychète *Ophelia bicornis* Savigny sur les côtes de Bretagne', *Bulletin du Laboratoire Maritime de Dinard*, 49-50, tt. 96-8.
- Amoureux, L. (1966), 'Étude bionomique et écologique de quelques annélides polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France', *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 107, tt. 12-18.
- Arnoldi, L. V. (1948), 'O litorali v chernom more', *Trudy Sevastopolskoi Biologicheskoi Stantsii, Akademyia Nauk SSSR*, 6, tt. 353-9.
- Bellan, G. (1964), 'Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des annélides polychètes de la Méditerranée', *Récueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 49 (33), tt. 13-71.
- Britton-Davidian, J. ac Amoureux, L. (1982), 'Biomechanical systematics of two sibling species of polychaete annelids: *Ophelia bicornis* and *O. radiata*', *Biochemical Systematics and Ecology*, 10, tt. 351-4.
- Claparède, E. (1890), 'Les annélides chétopodes du golfe de Naples, seconde partie', *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 20, tt. 1-225.
- Degens, E. T., Prashnowsky, A., Emery, K. O. a Pimenta, J. (1961), 'Organic materials in recent and ancient sediments. Part II. Amino acids in marine sediments of Santa Barbara Basin, California', *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 8, tt. 413-26.
- De Quatrefages, A., (1872), 'Note sur quelques animaux invertébrés du bassin d'Arcachon', *Compte rendu de l'association française pour l'avancement des sciences*, 1: 652-656
- Erdman, J. G., Marlett, E. M. a Hanson, W. E. (1956), 'Survival of amino acids in marine sediments', *Science*, 124, tt. 1026.
- Fauvel, P. (1925), 'Sur les ophéliens des Côtes de France', *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 50, tt. 77-88.
- Harris, T. (1980), 'Invertebrate community structure on, and near Bull Hill in the Exe Estuary', *Essays on the Exe Estuary, Devonshire Association, Cyfrol Arbennig*, 2, tt. 135-58.

- Harris, T. (1991a), 'The occurrence of *Ophelia bicornis* (Polychaeta) in and near the estuary of the River Exe, Devon', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71, tt. 391-402.
- Harris, T. (1991b), 'Some aspects of the specific habitat requirements of *Ophelia bicornis* (Polychaeta)', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71, tt. 771-86.
- Harris, T. (1991c), 'The rectal organ of *Ophelia bicornis* Savigny (Polychaeta): a device for efficient defaecation', *Zoological Journal of the Linnean Society*, 103, tt. 197-206.
- Harris, T. (1993), 'A survey of *Ophelia bicornis* (*O. radiata* form A) distribution along a mediterranean shore, (Sète, Hérault, France)', *Oebalia*, 19, tt. 47-56.
- Harris, T. (1994a), 'Localisation of *Ophelia bicornis* Savigny in non-estuarine sandy shores in Devon, UK', *Polychaete Research*, 16, tt. 41-3.
- Harris, T. (1994b), 'The functional significance of blood plexuses in the ecology of *Ophelia bicornis* Savigny', *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle*, 162, tt. 57-63.
- Harris, T. (2007), 'Rhyfeddod o Fwydyn', *Y Naturiaethwr*, 21, tt. 4-13.
- Holme, N. A. (1949), 'The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe Estuary', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 28, tt. 189-237.
- Jørgensen, C. B. (1976), 'August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments', *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 51, tt. 291-328.
- Jørgensen, N. O. G., Mopper, K. a Lindroth, P. (1980), 'Occurrence, origin and assimilation of free amino acids in an estuarine environment', *Ophelia*, Suppl. 1, tt. 179-92.
- Mokievskii, O. B. (1949), 'Fauna rykhiyk gruntov litorali zapadnykh beregov Kryma', *Trudy Instituta Okeanologii. Akademya Nauk SSSR*, 4, tt. 124-59.
- Mokievskii, O. B. (1960), 'Geographical zonation of marine littoral types. Limnology and Oceanography', 5, tt. 389-96.
- Mokievskii, O. B. (1969), 'The biogeocoenotic systems of the marine littoral zone', *Okeanologiya, Moscow*, 9, tt. 211-22.
- Pérès, J. M. (1967), 'The Mediterranean benthos', *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*, 5, tt. 449-533.
- Pérès, J. M. a Picard, J. (1964), 'Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée, Édition revue et augmentée', *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 47 (31), tt. 4-137.
- Rioja, E. (1917), 'Datos para el conocimiento de la fauna de anélidos poliquetos del Cantábrico'. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Zoológica*, No.29: 5-111.
- Rioja, E. (1923), 'Algunas especies de anélidos poliquetos de las costas de Galicia', *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 23, tt. 333-45.
- Rullier, F. a Cornet, R. (1951), 'Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides', *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, Suppl. 3, tt. 1-63.

Savigny, M. J. C. (1809), 'Système des Annélides, principalement de celles des côtes de l'Égypt et de la Syrie, offrant les caractères tout distinctifs que naturels des Ordres, Familles et Genres, avec la description des Espèces', yn *Descriptions de l'Égypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand. Histoire Naturelle*, 1 (3) (Paris: Imprimerie Impériale), tt. 1-128.

Tatsumoto, M., Williams, W. T., Prescott, J. M. a Hood, D. W. (1961), 'Amino acids in samples of surface sea water', *Journal of Marine Research*, 19, tt. 89-95.

Wilson, D. P. (1948), 'The larval development of *Ophelia bicornis* Savigny', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 27, tt. 540-53.

Wilson, D. P. (1948), 'The relationship of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia* larvae', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 27, tt. 723-60.

Rhian Meara

**Pwysigrwydd llofnod
cemegol lludw folcanig
o Wlad yr Iâ: Tefra
“Grákolla” o losgfynydd
Torfajökull.**

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

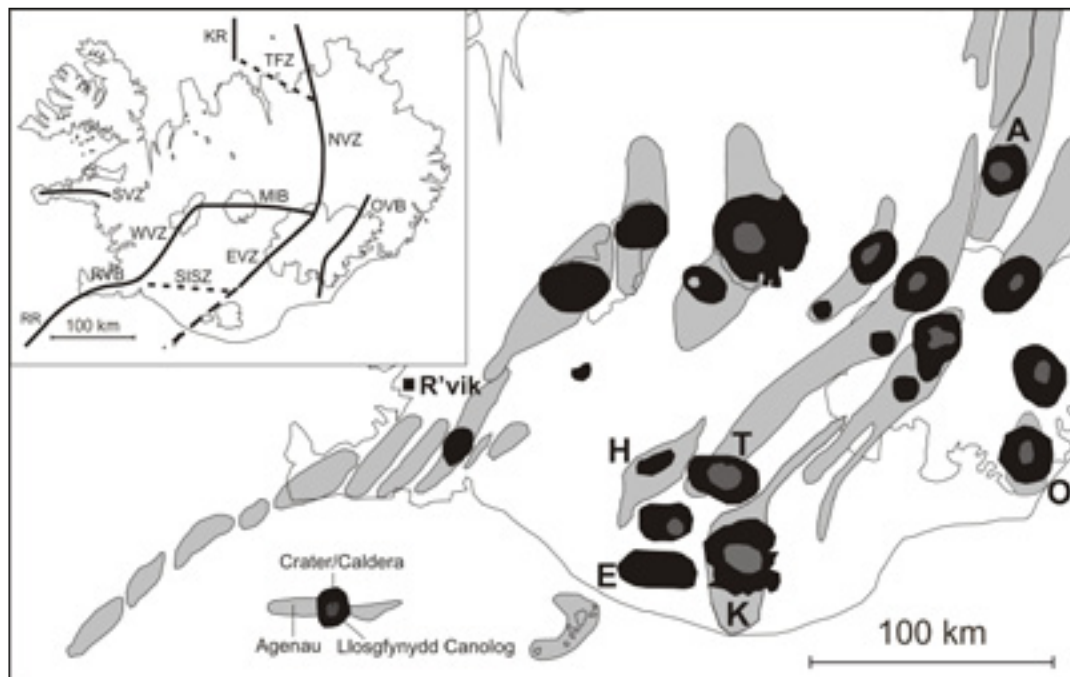
Golygydd Yr Athro Ioan Williams

Pwysigrwydd llofnod cemegol lludw folcanig o Wlad yr Iâ: Teffra “Grákolla” o losgfynydd Torfajökull.

Rhian Meara

Cyflwyniad

Yn ystod echdoriadau mawr, caiff lludw folcanig ei gludo yn bell drwy’r awyr cyn disgyn eto i’r ddaear. Darganfuwyd lludw o losgfynyddoedd yng Ngwlad yr Iâ, er enghraifft, mewn rhewlifoedd yn yr Ynys Las, yng ngwaddodion Môr Iwerydd, ac mewn haenau o fawn ar hyd a lled Ewrop (e.e. Dugmore et al. 1995; Grönvold et al. 1995; Eiriksson et al. 2000; Van Den Bogaard a Schmincke, 2002; Davies et al. 2008; Abbot et al. 2011). Mae gan ludw o Wlad yr Iâ nodweddion cemegol penodol iawn, sy’n galluogi ymchwilyr i benderfynu o ba losgfynydd y mae’n dod, ac weithiau mae hyd yn oed yn bosibl gwahaniaethu rhwng nifer yr echdoriadau o fewn yr un system (Meara, 2011). O ganlyniad, gellir defnyddio lludw folcanig i ddyddio digwyddiadau mewn meysydd eraill



Ffigwr 1: Map o dde-orllewin Gwlad yr Iâ yn dangos lleoliad prif losgfynyddoedd yr ardal gan gynnwys Torfajökull. T: Torfajökull, H: Hekla, E: Eyjafjöll, K: Katla, A: Askja, O: Öraefajökull. Mae R'vik yn dynodi lleoliad Reykjavik sef prif ddinas Gwlad yr Iâ. Map mewnol: map strwythurol o Wlad yr Iâ yn dangos y prif agennau estyniadol. KR: Kolbinsey Ridge, TFZ: Tjörnes Fracture Zone, NVZ: Northern Volcanic Zone, OVB: Öraefi Volcanic Belt, EVZ: Eastern Volcanic Zone, MIB: Mid-Iceland Belt, SISZ: South Iceland Seismic Zone, WVZ: Western Volcanic Zone, SVZ: Snæfellsnes Volcanic Zone and RVB: Reykjanes Volcanic Belt, RR: Reykjanas Ridge (Addaswyd o Thordarson a Larsen, 2007).

amrywiol iawn, megis archaeoleg a newid hinsawdd. Dyma yw sail maes teffrocronoleg. Datblygwyd y maes yn wreiddiol ym 1944 gan y gwyddonydd Islandaidd Sigurdur Thorarinsson a bu dathlu canmlwyddiant ei enedigaeth drwy'r maes yn ystod 2012. Yn wreiddiol defnyddiwyd oedran a nodweddion ffisegol i wahaniaethu rhwng haenau teffra yng Ngwlad yr Iâ. Dros y degawdau diwethaf, mae datblygiadau mawr yn y maes wedi canolbwyntio ar ddefnyddio data cemegol i adnabod haenau teffra, a hefyd ar ddatblygu dulliau o ganfod haenau teffra microsgopig mewn ardaloedd pellennig.



a)



b)



c)

Ffigwr 2: Lluniau o Deffra Grákolla a gasglwyd yn y maes. a) Lleoliad samplu ar fynydd Grákolla, i'r gogledd o losgfynydd Torfajökull. b) Pwmis gwyn wedi'i orchuddio â deunydd du fel tar. c) Pwmis cymysg (mingled) yn dangos cyfuniad o fagma gwyn a du. Lluniau: Rh. Meara.

Mae'r rhan fwyaf o'r haenau lludw hyn yn deillio o echdoriadau pwerus (mawr) sy'n creu cyfeintiau mawr o gynhyrchion, megis Askja 1875 (2 km³), Hekla 1104 (2.5 km³) ac Öraefajökull 1362 (10 km³). Serch hynny, mae nifer o haenau lludw o echdoriadau llai pwerus (bach) wedi eu darganfod yng Ngwlad yr Iâ, ac mae'n bosibl bod modd defnyddio'r haenau hyn mewn astudiaethau teffrocronoleg lleol a hyd yn oed yn rhyngwladol (e.e. echdoriad Eyjafjallajökull yn 2010). Mae teffra Grákolla, o losgfynydd Torfajökull, yn enghraifft o haen teffra bach ac mae'r erthygl hon yn cyflwyno'r teffra ac yn canolbwyntio ar ei berthynas â theffra Landnám sy'n deillio o'r un system.

Llosgfynydd Torfajökull

Mae llosgfynydd Torfajökull wedi ei leoli ym mhen pellaf yr "Eastern Rift Zone" yn Ne Gwlad yr Iâ (Ffig. 1; Blake, 1984). Mae'r llosgfynydd yn gorchuddio ardal o dros 400 km² (Walker, 1966; Blake, 1984) ac yn cynnwys Caldera sy'n mesur 18x13 km, ynghyd â chyfres o agennau sy'n ymestyn tuag at y gogledd-ddwyrain. Mae'r llosgfynydd canolog yn echdorri magma aeddfed – rhyolit – tra bod yr agennau yn echdorri magma anaeddfed – basalt ac andesit (Blake, 1984). Mae astudiaethau cemegol o'r cynhyrchion folcanig yn dangos rhyngweithio rhwng Torfajökull a'r system gyfagos Veidivötn. Mae'r rhyngweithio hwn wedi achosi i'r ddwy system echdorri ar y cyd ar sawl achlysur, ac o ganlyniad mae dau fagma gwahanol yn cyfuno a chymysgu (Ffig. 2c; McGarvie, 1984; Gunnarsson et al. 1998).

Mae'r llosgfynydd yn echdorri bob 600-800 mlynedd, ac mae'r echdoriadau mwyaf diweddar wedi eu dyddio i 1477 AD, 870 AD ac 150 AD (Larsen, 1984). Digwyddodd yr echdoriad yn 870 AD, teffra Landnám, ar yr adeg pan oedd mewnfydwyr yn mudo ac yn anheddu Gwlad yr Iâ ac mae'r teffra hwn wedi ei ddarganfod ar hyd a lled Ewrop (e.e. Grönvold et al. 1995; Wastegård et al. 2001, 2003; Pilcher et al. 2005). Mae'r haen hon o ludw felly'n bwysig o ran astudiaethau teffrocronoleg yn rhanbarth Gogledd yr Iwerydd (Pilcher et al. 2005). Mae teffra Grákolla, o'r echdoriad a ddigwyddodd yn 150 AD, heb ei ddarganfod y tu hwnt i Wlad yr Iâ hyd yn hyn. Serch hynny, mae gan y lludw hwn botensial ar gyfer astudiaethau gwyddonol lleol yng Ngwlad yr Iâ.

Teffra Grákolla

Enwyd teffra Grákolla ar ôl ei leoliad safonol i'r gogledd-ddwyrain o losgfynydd Torfajökull. Enw arall ar y teffra yw Teffra Domadalshraun ac mae'n cynrychioli gwedd ffrwydrol olaf yr echdoriad o'r un enw (Jakobsson, 1979). Dyddiwyd y teffra i 1840 +/- 100 mlynedd cyn y presennol neu 150 +/- 100 mlynedd AD (Larsen, 1984). Mae gan y cynhyrchion folcanig gyfaint o 0.05 km³ neu 0.01 km³ DRE (*dense rock equivalent*) sef y cyfaint a geid pe bai'r cynhyrchion hyn wedi echdorri ar ffurf deunydd solet (Blake, 1982). Dengys gwaith mapio lleol fod y teffra wedi ei gludo yn benodol i'r gogledd-ddwyrain. Yn y man samplu, mae gan y teffra drwch o hyd at 3m (Blake, 1984; Larsen, 1984). Nid yw'r trwch hwn yn para dros bellteroedd mawr, ond mae'n bosibl bod rhan helaeth o'r dyddodion wedi eu herydi dros amser fel y nodwyd yn achos gwaddodion yr echdoriad yn 2010 (G. Larsen, cyfathrebiad personol). Mae gan y teffra haenau o bwmis brown a gwyn am yn ail (Ffig. 2a), a chlastiau unigol yn dangos magma cymysg (Ffig. 2c) tra bod eraill wedi eu gorchuddio â deunydd fel tar (Ffig. 2b). Hyd yn hyn, ychydig iawn o astudiaethau sydd wedi'u cwblhau ar deffra Grákolla â'r rhan fwyaf yn un agwedd yn unig ar brosiectau mwy sy'n canolbwyntio ar

y llosgfynydd. Hon yw'r brif astudiaeth gyntaf sy'n canolbwyntio ar y teffra ynghyd â'r cyflwyniad cyntaf o ddata cemegol arno.

Methodoleg

Yn ystod cyfnod o waith maes yng Ngwlad yr Iâ, darganfuwyd ac astudiwyd trawsdoriad cyfeiriadol o deffra Grákolla. Nodwyd a disgrifiwyd holl nodweddion ffisegol y teffra sef lliw, trwch, maint a siâp y clastiau, ceudodiad a natur y ffenocrystiau (Meara, 2011). Casglwyd y data hyn er mwyn deall y prosesau echdorri, gan gynnwys pa mor rymus a ffrwydrol oeddent, y cynnwys nwyol, y prosesau cludo, a sut y ffurfiwyd a storiwyd y magma o fewn y ddaear. Hefyd, tynnwyd lluniau a chasglwyd samplau drwy drwch yr haen er mwyn dadansoddi nodweddion cemegol yn ôl yn y labordy.

Casglwyd data'r prif elfennau ar yr *Electron Microprobe* (EMPA) ym Mhrifysgol Caeredin, ar y model Cameca SX100 gan ddilyn y dulliau a nodir yn fanwl yn Hayward (2012). Defnyddiwyd y rhaglen "Gwasgaru Tonfedd Safonol" â foltedd cyflymu o 15 kV a cherrynt pelydryn o 2 nA i'r elfennau Si, Al, Fe, Mg, Ca, Na a K ac 80 nA i'r elfennau Mn a Ti. Diamedr y pelydryn oedd 5 µm, a defnyddiwyd amseroedd cyfrif o 20 eiliad i bob elfen heblaw Mn a Ti a gyfrifwyd am 50 eiliad a 40 eiliad yn ôl eu trefn. Rhedwyd y rhaglen am 5 munud ar bob sampl. Mae'r rhaglen hon yn sicrhau y collir y lleiaf posibl o elfennau mudol, yn enwedig Sodiwm. Gwrthodwyd unrhyw ddata nad oedd yn dangos cyfanswm o 97 y cant neu fwy. Lipari1 (rhyolit) a BHVO2g (basalt) oedd y deunyddiau safonol a ddefnyddiwyd i sicrhau safon uchel y data. Ychwanegwyd cywiriadau ZAF gan ddefnyddio meddalwedd XPhi Cameca PeakSight.

Casglwyd data elfennau hybrin ar y *Laser Ablation ICP-MS* (LA-ICP-MS) ym Mhrifysgol Aberystwyth ar y model Coherent GeoLas ArF 193 nm Excimer wedi'i gyfuno â Thermo Finnegan Element 2 sector field ICP-MS yn dilyn y fethodoleg a nodwyd yn Pearce et al. (2004). Casglwyd data'r elfennau hybrin gan ddefnyddio craterau abladiad â diametrau o 20 a 10 µm gan ddibynnu ar faint y gronynnau. Defnyddiwyd egni laser o 10 Jcm⁻² ar gyfradd ailadrodd o 5 Hz dros gyfnod o 24 eiliad. Defnyddiwyd yr isotop ²⁹Si a gasglwyd drwy EMPA yng Nghaeredin i gymharu a gwrthgyferbynnu'r data. Normaleiddiwyd y crynodiadau SiO₂ yn ôl confensiynau y maes er mwyn calibreiddio'r peiriant gan ddefnyddio'r defnydd NIST SRM 612 (Pearce et al. 1997). Addaswyd y broses o gallbreiddio wrth ddefnyddio diametr crater gwahanol i oresgyn unrhyw amrywiadau arbrolfol a fyddai'n deillio o'r meintiau gwahanol (Pearce et al. 2011).

Canlyniadau a Thrafodaeth Deffrocronolegol

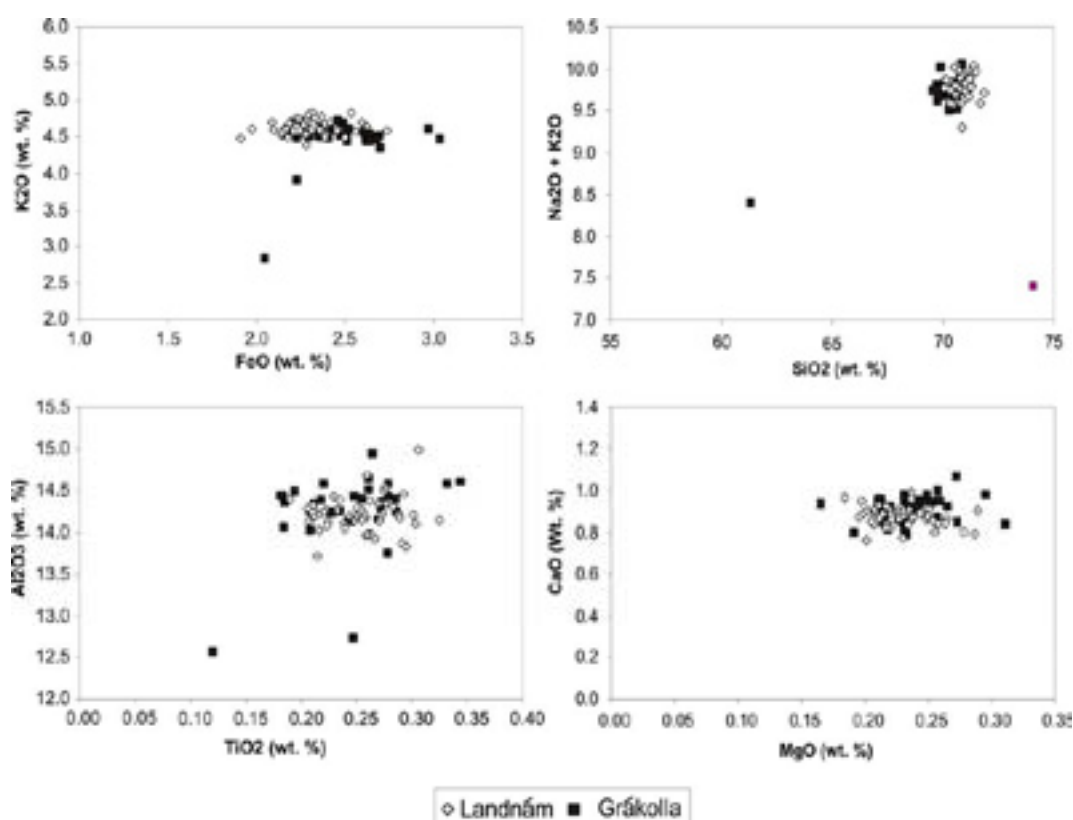
Cyflwynwyd tablau o ddata'r prif elfennau a data'r elfennau hybrin a gasglwyd i'r gwaith hwn yn Meara (2011) sydd ar gael o lyfrgell Prifysgol Caeredin.

Yn wreiddiol, gwahaniaethwyd rhwng haenau lludw gan ddefnyddio eu hoedran a'u nodweddion ffisegol, gan gynnwys eu mynegrif plygiant (*refractive index*) (Persson, 1971). Bellach, gellir defnyddio data cemegol, yn benodol data'r prif elfennau, i ddarganfod tarddle haenau teffra (e.e. Dugmore, 1989; Dugmore et al. 1995; Turney et al. 1997; Lowe, 2011; Meara, 2011). Mae hyn yn bosibl gan fod pob llosgfynydd yng Ngwlad yr Iâ yn dangos ôl bys cemegol penodol. Mae hyn yn dibynnu ar i), ei leoliad o fewn system

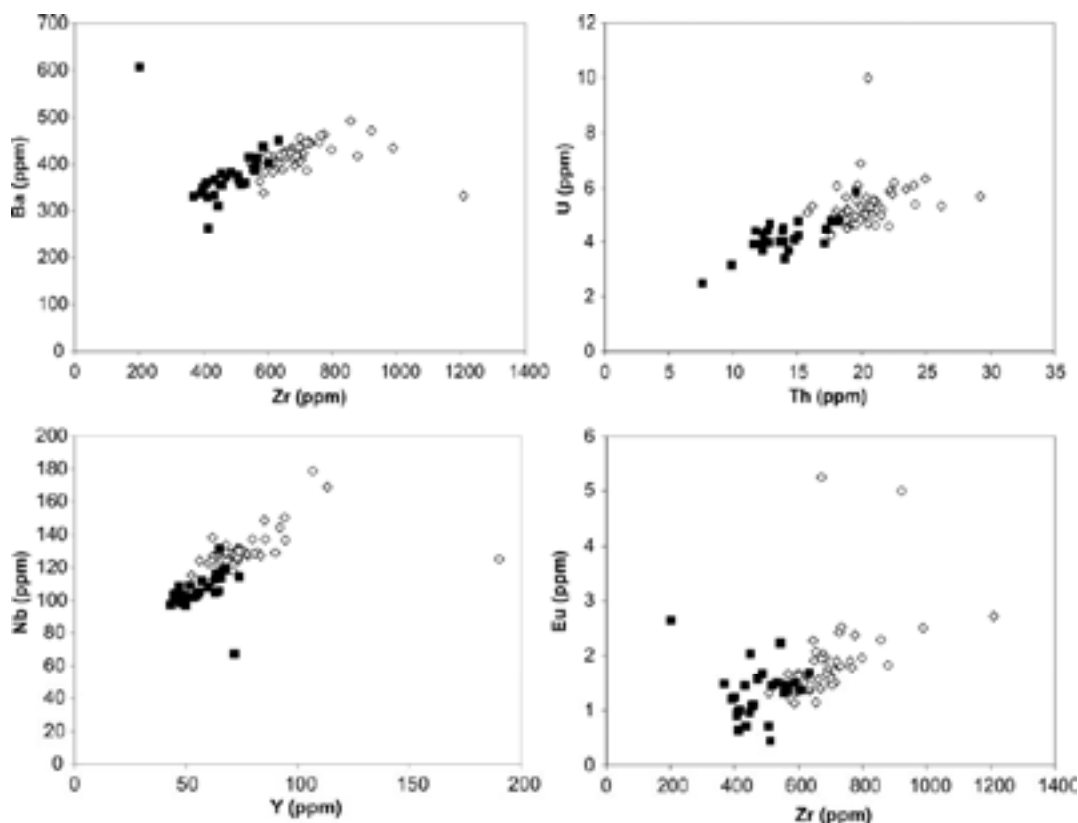
agennau rhanbarthol Gwlad yr Iâ, a ii), y berthynas â'r bluen fantell a awgrymwyd ar gyfer Gogledd yr Iwerydd (Martin a Sigmarsson, 2010).

Mae hefyd yn bosibl weithiau defnyddio'r data hyn i wahaniaethu rhwng haenau lludw a echdorwyd o fewn yr un llosgfynydd (Meara, 2011). Mae'r broses o ddefnyddio data'r elfennau hybrin o fewn astudiaethau teffrocronoleg yn ddatblygiad gweddol newydd (e.e. Pearce et al. 1999; 2004; 2007). Mae elfennau hybrin yn fwy sensitif i wahaniaethau bach sy'n digwydd wrth ffurfio a storio magma, ac felly maent yn galluogi ymchwilyr i adnabod a gwahaniaethu rhwng haenau teffra a fyddai fel arall yn ymddangos yn gemegol yr un fath.

Mae'r rhan fwyaf o astudiaethau teffrocronoleg sy'n ymwneud â Gwlad yr Iâ wedi canolbwyntio ar echdoriadau mawr a'u cynhyrchion, sydd wedi eu darganfod ar hyd a lled rhanbarth Gogledd yr Iwerydd (e.e. Dugmore et al. 1995; Larsen et al. 1999; Hall, 2003). Mae echdoriadau bach, megis y teffra Grákolla, ar y cyfan heb eu dadansoddi gan nad oedd neb yn sylweddoli eu potensial ar gyfer dyddio digwyddiadau (Dugmore et al. 1996). Serch hynny, dangosodd echdoriad diweddar llosgfynydd Eyjafjallajökull yn 2010 fod modd i echdoriadau bach gludo lludw dros bellteroedd mawr (Stevenson et al. 2012). Mae'n bosibl mai echdoriadau bach tebyg yw ffynonellau gwreiddiol nifer o'r haenau lludw sydd wedi eu darganfod ar hyd Ewrop ond sydd heb eu cysylltu hyd yn hyn



Figwr 3: Graffiau yn dangos data'r prif elfennau a gasglwyd gan electron microprobe ym Mhrifysgol Caeredin i'r haenau teffra Grákolla a Landnám. Mae pob graff yn dangos bod ôl bys cemegol y ddau deffra yn un fath. Mae tablau data llawn ar gael yn Meara (2011).



Ffigwr 4: Graffiau yn dangos data'r elfennau hybrin a gasglwyd gan LA-ICP-MS ym Mhrifysgol Aberystwyth ar gyfer yr haenau teffra Grákolla a Landnám. Mae pob graff yn dangos bod ôl bys cemegol y ddau deffra yn wahanol er bod ychydig o orgyffwrdd yn parhau. Mae tablau data llawn ar gael yn Meara (2011).

â ffynhonnell benodol yng Ngwlad yr Iâ, er enghraifft MOR-T4 (Chambers et al. 2004), Teffra Tjörnuvík (Wastegård et al., 2001), Teffra Glenn Garry (Pilcher et al. 2005), Teffra An Druim (Ranner et al. 2005) a Theffra Borrobol (Turney et al. 1997).

Mae'r data a gasglwyd ar gyfer y gwaith hwn yn gam cyntaf yn y dasg o godi ymwybyddiaeth o'r haenau lludw bach hyn. Cymharwyd y data ar gyfer teffra Grákolla â data teffra Landnám (Meara, 2011), sef yr echdoriad arall o losgfynydd Torfajökull a ddisgrifiwyd uchod. Ni chymharwyd ef â theffra 1477 gan ei fod yn wahanol iawn o ran cyfansoddiad cemegol.

Mae Ffigwr 3 yn gasgliad o bedwar graff sy'n dangos data'r prif elfennau a gasglwyd ar gyfer haenau teffra Grákolla a Landnám. Mae'r graffiau yn dangos bod y setiau data yn gorgyffwrdd yn gyson, a hyn yn profi bod gan y ddau deffra ôl bys yr un fath ac nad oes modd gwahaniaethu rhyngddynt. Mae hyn yn cadarnhau bod dibynnu ar ddata cemegol prif elfennau yn unig yn gallu arwain at gam-adnabod haenau teffra.

Mae Ffigwr 4 yn gasgliad o bedwar graff sy'n dangos data'r elfennau hybrin a gasglwyd ar gyfer yr haenau teffra Grákolla a Landnám. Mae pob graff yn dangos dau glwstwr penodol sy'n caniatáu gwahaniaethu rhwng y ddau deffra â'r lleiaf posibl o orgyffwrdd. Mae hyn yn cadarnhau darganfyddiadau Meara (2011) bod haenau teffra sy'n tarddu

o fewn yr un llosgfynydd yn gallu ymddangos yn gemegol yr un fath wrth ddefnyddio data'r prif elfennau yn unig, ond y gellir gwahaniaethu rhyngddynt wrth ddefnyddio data'r elfennau hybrin. Yn benodol, gellir gwahaniaethu rhwng y ddau deffra hyn drwy ddefnyddio'r elfennau Sirconiw (Zr), Thoriwm (Th), Niobiwm (Nb) ac Ytriwm (Y). Serch hynny, mae angen gofal wrth ddefnyddio data cemegol i adnabod haenau teffra, a dylid defnyddio pob math o ddata er mwyn sicrhau ein bod yn adnabod y teffra mewn modd dibynadwy.

Un achos lle gwelir mantais bosibl defnyddio elfennau hybrin yw Wastegård et al. (2003). Yn eu herthygl, mae'r awduron yn canfod haen o deffra o fewn cyfres waddodol yn yr Ynysoedd Ffarøe. Mae ôl bys cemegol y teffra yn debyg i deffra Landnám, ac felly mae'r awduron yn nodi oedran o 870 AD ar gyfer yr haen. Defnyddir y teffra hwn i ddyddio mudo ac anheddu cyntaf yr ynysoedd, pwnc llosg yn y maes (e.e. Jóhanssen, 1985; Arge, 1991; Dugmore et al. 2005). Mae'r awduron hefyd yn nodi bod plateau yn y dechneg dyddio radio carbon yn y cyfnod hwn ac felly nad oes modd gwirio'r dyddiadau a awgrymwyd.

Mae'n bwysig pwysleisio nad yw casgliadau Wastegård et al. (2003) yn cael eu hamau yma. Mae'r awduron yn cefnogi eu casgliadau drwy ddefnyddio data stratigraffig lleol ac yn cymharu eu data â chyfres waddodol yng Ngwlad yr Iâ. Bwriad yr erthygl hon yw dangos bod penderfynu pa deffra sydd o dan sylw gan ddefnyddio data prif elfennau yn unig, heb unrhyw ddata arall i gadarnhau hyn, yn gallu arwain at gam-ddyddio mewn perthynas â digwyddiadau eraill. Pe bai'r haen yn Ynysoedd Ffarøe wedi deillio o deffra Grákolla ac nid teffra Landnám, byddai anghysondeb dyddio o hyd at 600 mlynedd wedi amharu ar yr astudiaeth. Gan fod ffurfiant cyfresi gwaddodol ar y tir ac yn y môr yn dibynnu ar ba mor gyflym y dyddodir deunydd newydd, mae'n bosibl na fyddai modd gwahaniaethu rhwng digwyddiadau 600 mlynedd ar wahân. Er bod gwahaniaeth o 600 mlynedd yn cael ei ystyried yn gyfnod byr iawn o ran digwyddiadau daearegol, y mae'n gyfnod hir wrth drafod digwyddiadau dynol.

Mae sefyllfa fel hon yn cadarnhau pwysigrwydd defnyddio elfennau hybrin mewn astudiaethau teffrocronoleg. Mae'r data a gyflwynwyd yn yr erthygl hon yn dangos bod elfennau hybrin yn ein galluogi i wahaniaethu rhwng haenau teffra Grákolla a Landnám gyda'r lleiaf posibl o orgyffwrdd yn y data. Byddai defnyddio'r data hyn yn Wastegård et al. (2003) yn cadarnhau pa haen o deffra sydd yn Ynysoedd Ffarøe ac yn darparu methodoleg dibynadwy i ddyddio mudo ac anheddu dynol yn yr ardal.

Casgliadau

Mae haenau teffra a lludw o echdoriadau ffrwydrol yng Ngwlad yr Iâ wedi eu darganfod ar hyd a lled Ewrop ac fe'u defnyddiwyd mewn astudiaethau teffrocronoleg wrth geisio dyddio digwyddiadau penodol. Cafwyd teffra Landnám yn Norwy, yr Ynys Las ac Ynysoedd Ffarøe ac mae data prif elfennau'r teffra wedi'u casglu a'u hastudio yn drylwyr. Mae teffra Grákolla, o'r un system, wedi'i anwybyddu yn y rhan helaeth o astudiaethau oherwydd cyfaint bach y teffra. Cyfranna'r erthygl hon tuag at lenwi'r bwlch, gan fod pwysigrwydd haenau teffra bach yn cynyddu ym maes teffrocronoleg.

Mae'r data newydd a gyflwynwyd ar gyfer haenau teffra Landnám a Grákolla yn dangos bod ganddynt ôl bys cemegol yr un fath wrth ddefnyddio data'r prif elfennau,

er bod gwahaniaeth oedran o hyd at 600 mlynedd rhyngddynt. Mae hyn yn adlewyrchu darganfyddiadau Dugmore et al. (1996) a Larsen et al. (1999) ar gyfer llosgfynydd Hekla ac yn amlygu'r problemau all godi os ydym yn dibynnu ar ddata'r prif elfennau yn unig. Mae defnyddio data'r elfennau hybrin yn ein galluogi i wahaniaethu rhwng yr haenau â'r lleiaf posibl o orgyffwrdd ac mae hyn yn caniatáu adnabod pa deffra sydd gennym pan na fydd y ddau yn bresennol yn yr un lleoliad. Mae pwysigrwydd hyn yn fwy fyth mewn sefyllfa lle na ellir defnyddio dulliau radio carbon i gadarnhau dyddiadau. Gan fod ôl bys cemegol y ddau deffra yn ymddangos yn unfath o safbwynt y prif elfennau ond yn wahanol wrth astudio elfennau hybrin, y cam nesaf yn y gwaith fydd dadansoddi ychydig ar brosesau ffurfiant a storio magma sy'n digwydd o fewn y llosgfynydd.

Gall canfod ôl bys cemegol yr haenau teffra hyn o echdoriadau bach yng Ngwlad yr Iâ roi cyfle i adnabod haenau microsgopig o deffra mewn rhannau pellennig o Ewrop sydd heb eu cysylltu â tharddle penodol hyd yn hyn. Bydd datblygu'r gwaith hwn yn gwella a chryfhau maes teffrocronoleg wrth iddo dyfu a datblygu.

Llyfryddiaeth

Abbott, P. M., Davies, S. M., Austin, W. E., Pearce, N. J. G. a Hibbert, F. D. (2011), 'Identification of cryptotephra horizons in a North East Atlantic marine record spanning marine isotope stages 4 and 5a (-60,000-82,000 a b2k)', *Quaternary International*, 246 (1-2), tt. 177-89.

Arge, S. V. (1991), 'The Landnám in the Faroes', *Arctic Anthropology*, 28 (2), tt. 101-20.

Blake, S. (1982), *Physical aspects of selected volcano-magmatic processes* (Traethawd PhD, Prifysgol Lancaster).

Blake, S. (1984), 'Magma mixing and hybridization processes at the alkalic, silicic, Torfajökull central volcano triggered by tholeiitic Veidivötn fissuring, south Iceland', *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 22 (1-2), tt. 1-31.

Chambers, F. M., Daniell, J. R. G., Hunt, J. B., Molloy, K. ac O'Connell, M. (2004), 'Tephrostratigraphy of An Loch Mór, Inis Oírr, western Ireland: implications for Holocene tephrochronology in the northeastern Atlantic region', *The Holocene*, 14 (5), tt. 703-20.

Davies, S. M., Wastegård, S., Rasmussen, T. L., Svensson, A., Johnsen, S. J., Steffensen, J. P. ac Andersen, K. K. (2008), 'Identification of the Fugloyarbanki tephra in the NGRIP ice core: a key tie-point for marine and ice-core sequences during the last glacial period', *Journal of Quaternary Science*, 23 (5), tt. 409-14.

Dugmore, A. J. (1989), 'Icelandic volcanic ash in Scotland', *Scottish Geographical Magazine*, 105 (3), tt. 168-72.

Dugmore, A. J., Larsen, G. a Newton, A. J. (1995), 'Seven tephra isochrones in Scotland', *The Holocene*, 5 (3), tt. 257-66. Dugmore, A. J., Newton, A. J., Edwards, K. J., Larsen, G., Blackford, J. J. a Cook, G. T. (1996), 'Long distance marker horizons from small scale eruptions: British tephra deposits from the AD 1510 eruption of Hekla, Iceland', *Journal of Quaternary Science*, 11 (6), tt. 511-16.

- Dugmore, A. J., Church, M. J., Buckland, P. C., Edwards K. J., Lawson, I., McGovern, T. H., Panagiotakopulu, E., Simpson, I. A., Skidmore, P. a Sveinbjarnardóttir, G. (2005), 'The Norse Landnám on the North Atlantic Islands: an environmental impact assessment', *Polar Record*, 41 (216), tt. 21-37.
- Eiríksson, J., Knudsen, K. L., Hafliðason, H. a Heinemeier, J. (2000), 'Chronology of late Holocene climatic events in the northern North Atlantic based on AMS 14C dates and tephra markers from the volcano Hekla, Iceland', *Journal of Quaternary Science*, 15 (6), tt. 573-80.
- Grönvold, K., Óskarsson, K., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Hammer, C. U., Bond, G. a Bard, E. (1995), 'Ash layers from Iceland in the Greenland GRIP ice core correlated with oceanic and land sediments', *Earth and Planetary Science Letters*, 135 (1-4), tt. 149-55.
- Gunnarsson, B., Marsh, B. D. a Taylor Jr, H. P. (1998), 'Generation of Icelandic rhyolites: silicic lavas from the Torfajökull central volcano', *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 83 (1-2), tt. 1-45.
- Hall, V. A. (2003), 'Vegetation history of mid- to western Ireland in the 2nd Millennium AD; fresh evidence from tephra-dated palynological investigations', *Vegetation History and Archaeobotany*, 12 (1), tt. 7-17.
- Hayward, C. (2012), 'High spatial resolution electron probe microanalysis of tephras and melt inclusions without beam-induced chemical modification', *The Holocene*, 22 (1), tt. 119-25.
- Jakobsson, S.P., (1979), 'Petrology of recent basalts of the Eastern Volcanic Zone, Iceland', *Acta Naturalia Islandica*, 26, tt. 1-103.
- Larsen, G. (1984), 'Recent volcanic history of the Veidivötn fissure swarm, southern Iceland – an approach to volcanic risk assessment' *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 22 (1-2), tt. 33-58.
- Larsen, G., Dugmore, A. a Newton, A. (1999), 'Geochemistry of historical-age tephras in Iceland', *The Holocene*, 9 (4), tt. 463-71.
- Lowe, D. J. (2011), 'Tephrochronology and its application: A review', *Quaternary Geochronology*, 6 (2), tt. 107-53.
- Martin, E. a Sigmarsson, O. (2010), 'Thirteen million years of silicic magma production in Iceland: Links between petrogenesis and tectonic setting', *Lithos*, 116 (1-2), tt. 129-44.
- McGarvie, D. W. (1984), 'Torfajökull – a volcano dominated by magma mixing', *Geology*, 12 (11), tt. 685-8.
- McGarvie, D. W., Macdonald, R., Pinkerton, H. a Smith, R. L. (1990), 'Petrogenetic evolution of the Torfajökull volcanic complex, Iceland II. The role of magma mixing', *The Journal of Petrology*, 31 (2), tt. 461-81.
- McGarvie, D. W., Burgess, R., Tindle, A. G., Tuffen, H. a Stevenson, J. A. (2006), 'Pleistocene rhyolitic volcanism at Torfajökull, Iceland: eruption ages, glaciovolcanism, and geochemical evolution', *Jökull*, 56, tt.57-75.
- Meara, Rh. H. (2011), *Geochemical Fingerprinting of Icelandic silicic Holocene Tephra Layers*, (Traethawd PhD. Prifysgol Caeredin).

- Pearce, N. J. G., Denton, J. S., Perkins, W. T., Westgate, J. A. & Alloway B. V. (2007), 'Correlation and characterisation of individual glass shards from tephra deposits using trace element laser ablation ICP-MS analyses: current status and future potential', *Journal of Quaternary Science*, 22 (7), tt.721-36.
- Pearce, N. J. G., Perkins, W. T., Westgate, J. A., Gorton, M. P., Jackson, S. E., Neal, C. R. & Chenery S. P. (1997), 'A compilation of new and published major and trace element data for NIST SRM 610 and NIST SRM 612 glass reference materials', *Geostandards Newsletter*, 21 (1), tt. 115-44
- Pearce, N. J. G., Perkins W. T., Westgate J. A & Wade S. C. (2011), 'Trace-element microanalysis by LA- ICP-MS: the quest for comprehensive chemical characterisation of single sub-10 µm volcanic glass shards', *Quaternary International*, 246 (1-2), tt.57-81.
- Pearce, N. J. G., Westgate, J. A. & Perkins, W. T. (1996), 'Developments in the analysis of volcanic glass shards by Laser Ablation ICP-MS: quantitative and single internal standard-multi-element methods', *Quaternary International*, 34-36, tt. 213-27.
- Pearce, N. J. G., Westgate, J. A., Perkins, W. T., Eastwood, W. J. & Shane, P. (1999), 'The application of laser ablation ICP-MS to the analysis of volcanic glass shards from tephra deposits: bulk glass and single shard analysis', *Global and Planetary Change*, 21 (1-3), tt. 151-71.
- Pearce N. J. G., Westgate J. A., Perkins W. T. & Preece S. J. (2004), 'The application of ICP-MS methods to tephrochronological problems', *Applied Geochemistry*, 19 (3), tt. 289-322.
- Persson, C. (1971), 'Tephrochronological investigations of peat deposits in Scandinavia and on the Faroe Islands', *Sveriges Geologiska Undersökning Serie C Årsbok*, 65 (2), tt. 3-34.
- Pilcher, J., Bradley, R. S., Francus, P. & Anderson, L. (2005), 'A Holocene tephra record from the Lofoten Islands, Arctic Norway', *Boreas* 34 (2), tt. 136-56.
- Ranner, P. H., Allen, J. R. M. & Huntley, B. (2005), 'A new early Holocene cryptotephra from north-west Scotland', *Journal of Quaternary Science*, 20 (3), tt. 201-08.
- Saemundsson, K. (1972), 'Jarðfræðiglefsur um Torfajökulssvæðið', *Náttúrufræðingurinn*, 42, tt. 81-99.
- Saemundsson, K. & Friðleifsson, G. Ó. (2001), *Geological map of the Torfajöll central volcano, 1:40,000* (National Energy Authority, Iceland).
- Stevenson, J. A., Loughlin, S., Rae, C., Thordarson, Th., Milodowski, A. E., Gilbert, J. S., Harangi, S., Lukacs, R., Højgaard, B., Árting, U., Pynne-O'Donnell, S., MacLeod, A., Whitney, B. & Cassidy, M. (2012), 'Distal deposition of tephra from the Eyjafjallajökull 2010 summit eruption', *Journal of Geophysical Research*, 117: B00C10, doi:10.1029/2011JB008904, 2012.
- Thorarinsson, S. (1944), 'Tephrochronologiska studier på Island. Nagra tillägg och rättelser', *Geografiska Annaler*, 26, tt. 1-217.
- Thordarson, T. & Larsen, G. (2007), 'Volcanism in Iceland in historical time: Volcano types, eruptions styles and eruptive history', *Journal of Geodynamics*, 43 (1), tt. 118-52.
- Turney, C. S. M., Harkness, D. D. & Lowe, J. J. (1997), 'The use of microtephra horizons to correlate Late-glacial lake sediment successions in Scotland', *Journal of Quaternary Science*, 12 (6), tt. 525-31.

Turney, C. S. M., Van Den Burg, K., Wastegård, S., Davies, S. M., Whitehouse, N. J., Pilcher, J. R. a Callaghan, C. (2006), 'North European last glacial-interglacial transition (LGIT; 15 – 9 ka) tephrochronology: extended limits and new events', *Journal of Quaternary Science*, 21 (4), tt. 335-45.

Van den Bogaard, C. a Schmincke, H-U. (2002), 'Linking the North Atlantic to central Europe: a high resolution Holocene tephrochronological record from northern Germany', *Journal of Quaternary Science*, 17 (1), tt. 3-20.

Walker, G. P. L. (1966), 'Acid volcanic rocks in Iceland', *Bulletin of Volcanology*, 29 (1), tt. 375-402.

Wastegård, S., Björck, S., Grauert, M. a Hannon, G. E. (2001), 'The Mjáuvøtn tephra and other Holocene tephra horizons from the Faroe Islands: a link between Icelandic source region, the Nordic Seas and the European continent', *The Holocene*, 11 (1), tt. 101-9.

Wastegård, S., Hall, V. A., Hannon, G. E., Van Den Bogaard, C., Pilcher, J. R., Sigurgeirsson, M. Á. a Hermanns-Auðardóttir, M. (2003), 'Rhyolitic tephra horizons in northwestern Europe and Iceland from the AD 700s – 800s: a potential alternative for dating first human impact', *The Holocene*, 13 (2), tt. 277-83.

Westgate, J. A. a Gordon, M. P. (1981), 'Correlation techniques in tephra studies', yn Self, S., Sparks, R. S. J. (goln.), *Tephra Studies*, (D. Reidal: Dordrecht), tt. 73-94.

Cyfranwyr

Tegwyn Harris

Mae Tegwyn Harris yn gyn brif-ddarlithydd mewn Rheolaeth Amgylcheddol gyda'r Coleg Cymraeg Cenedlaethol ym Mhrifysgol Caerwysg. Fe'i ganed ym mhentref Penyrheolgerrig, ger Merthyr Tudful. Graddiodd mewn Sŵoleg o Brifysgol Cymru Abertawe cyn ennill graddau ôl-radd ym Mhrifysgol Cymru Abertawe a Phrifysgol Caerwysg mewn astudiaethau morol gan ganolbwyntio ar ecoleg aberoedd a bioleg *Ophelia bicornis*. Bu'n ddarlithydd ac yna'n uwch-ddarlithydd yn Ysgol Astudiaethau Biolegol, Prifysgol Caerwysg. Mae ei ddiddordebau gwyddonol yn cynnwys ecoleg y glannau a'r aberoedd a thegeirianau.

Sharon Huws

Mae Sharon Huws yn ddarlithydd ym maes Gwyddor Anifeiliaid gyda'r Coleg Cymraeg Cenedlaethol ym Mhrifysgol Aberystwyth. Ar ôl gwneud Lefel A yn Ysgol Uwchradd Aberteifi cyflawnodd Sharon radd mewn Sŵoleg ym Mhrifysgol Bangor ym 1998. Yna enillodd radd Meistr mewn parasitoleg ac entomoleg ym Mhrifysgol Lerpwl cyn symud i Fanceinion i astudio am radd PhD ar ryngweithiadau protistiaid gyda chymunedau bacteria. Wedi cyfnod yng Nghaerfaddon, symudodd i Aberystwyth fel aelod o staff y Sefydliad Ymchwil Glaswelltir ac Amgylcheddol i weithio fel microbiologydd y rwmen. Mae Sharon wedi ysgrifennu pump ar hugain o bapurau gwreiddiol mewn cyfnodolion sydd wedi eu hasesu'n allanol a thros ddegain o gyhoeddiadau o gynadleddau. Mae hefyd wedi ennill dros ddau gan mil o bunnoedd o incwm ymchwil yn uniongyrchol.

Rhian Meara

Mae Rhian Meara yn gweithio fel Athrawes Brifysgol ym Mhrifysgol Glasgow wedi cyfnod fel ymchwilydd ym Mhrifysgol Abertawe. Enillodd ei gradd Meistr o Brifysgol Caerlŷr a'i doethuriaeth o Brifysgol Caeredin. Ei phennaf diddordeb yw llosgfynyddoedd ac mae wedi teithio i Wlad yr Iâ er mwyn cwblhau gwaith ymchwil yn y maes. Ar wahân i'w gwaith fel gwyddonydd, mae'n ymddiddori mewn hyrwyddo a chyfathrebu gwyddoniaeth y tu hwnt i'r ystafell ddosbarth.

Paula Roberts

Mae Paula Roberts yn ddarlithydd mewn Rheolaeth Amgylcheddol gyda'r Coleg Cymraeg Cenedlaethol yn yr Ysgol Amgylchedd, Adnoddau Naturiol a Daearyddiaeth, Prifysgol Bangor. Mae'n frodor o Ddyffryn Peris. Enillodd ei doethuriaeth o Brifysgol Bangor ac yna treuliodd gyfnodau fel ymchwilydd ar y cyd ar y *British Antarctic Survey*, gan dreulio cyfnodau yn y maes yn yr Arctig a'r Antarctig. Mae ei gwaith ymchwil presennol yn canolbwyntio ar geisio deall y prosesau cemegol a bio-gemegol sy'n mynd rhagddo ym mhriddoedd y pegynau, eu dylanwad ar dwf planhigion ac effeithiau'r newid yn yr hinsawdd ar y prosesau hynny.

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

ISSN 1741-4261



9 771741 426008