

Środowiskowe Studia Doktoranckie Nauk Przyrodniczych

INSTYTUT FIZJOLOGII ROŚLIN *im. FRANCISZKA GÓRSKIEGO*
POLSKIEJ AKADEMII NAUK

Zakład Biologii Stresu



mgr Natalia Hordyńska

**Genetyczne i fizjologiczne markery odporności
pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.) na suszę
w aspekcie interakcji zachodzących w ryzosferze**

Rozprawa doktorska

Promotor

dr hab. inż. Magdalena Szechyńska-Hebda, prof. Instytutu IB PAN

Kraków, 2024

Niniejsza rozprawa doktorska została wykonana w ramach projektu nr HOR.hn. 801–PB–103, finansowanego przez Ministerstwo Rolnictwa i Rozwoju Wsi i realizowanego we współpracy z Instytutem Ogrodnictwa - Polskim Instytutem Badawczym w Skierniewicach. Rozprawa zawiera wyniki niepublikowane.

Pragnę złożyć serdeczne podziękowania:

Pani Promotor dr hab. inż. Magdalenie Szechyńskiej-Hebdzie za opiekę merytoryczną, cenne uwagi oraz wsparcie podczas prowadzenia badań, a także podczas pisania niniejszej rozprawy doktorskiej.

Pracownikom oraz Doktorantom Instytutu Fizjologii Roślin PAN w Krakowie za wsparcie, pomoc i serdeczną atmosferę na różnych etapach prowadzenia doświadczeń i pisania rozprawy doktorskiej.

Moim Rodzicom, Narzeczonemu Dawidowi, Rodzinie i Przyjaciółom za wiarę, wsparcie i dopingowanie w dążeniu do osiągnięcia celu.

SPIS TREŚCI

1. Wykaz stosowanych skrótów	6
2. Przegląd literatury.....	8
2.1. Charakterystyka pszenicy jarej	8
2.1.1. Systematyka pszenicy	8
2.1.2. Uprawa pszenicy w Polsce i na świecie	8
2.1.3. Wymagania środowiskowe pszenicy	10
2.1.3.1. Wymagania glebowe	10
2.1.3.2. Wymagania klimatyczne	11
2.1.3.3. Wymagania wodne	11
2.2. Wpływ suszy glebowej na wzrost i rozwój pszenicy jarej	12
2.3. Nowe trendy w przeciwdziałaniu negatywnym skutkom suszy w uprawie pszenicy	16
2.3.1. Zielony Ład i rolnictwo ekologiczne	16
2.3.2. Pożyteczne mikroorganizmy glebowe	17
2.3.2.1. Grzyby mikoryzowe	17
2.3.2.2. Pożyteczne bakterie glebowe.....	19
2.3.2.2.1. Pośrednie oddziaływanie PGPR na rośliny	20
2.3.2.2.2. Bezpośrednie oddziaływanie PGPR na rośliny	22
3. Cel badawczy.....	25
4. Materiały i Metody	26
4.1. Materiał roślinny i warunki uprawy	26
4.2. Układ eksperymentalny	28
4.2.1. Doświadczenia bez stosowania mikroorganizmów	28
4.2.2. Doświadczenia z wykorzystaniem mikroorganizmów	28
4.3. Pomiarów cech morfologicznych i komponentów plonu	30
4.4. Określenie stopnia tolerancji genotypów pszenicy jarej na stres suszy glebowej.....	30
4.5. Pomiarów fluorescencji chlorofilu a	31
4.6. Izolacja i identyfikacja mikroorganizmów ryzosferowych	31
4.6.1. Izolacja mikroorganizmów ryzosferowych pszenicy jarej	31
4.6.2. Charakterystyka izolatów bakterii względem cech korzystnych dla roślin.....	32
4.6.3. Charakterystyka izolatów grzybowych względem cech korzystnych dla roślin	34
4.6.4. Identyfikacja bakterii	35
4.6.5. Identyfikacja grzybów	36
4.6.6. Określenie stopnia kolonizacji korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi.....	37
4.7. Analiza transkryptomu korzeni roślin pszenicy techniką RNA-seq.....	37
4.8. Analiza ekspresji genów w liściach pszenicy techniką RT-qPCR.	39
4.9. Analiza statystyczna	41
5. Wyniki	42
5.1. Tolerancja suszy glebowej pszenicy jarej zależna od genotypu.....	42
5.2. Efektywność fotosyntezy pszenicy w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy	43
5.2.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas wczesnej wiosny	44
5.2.1.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych podczas wczesnej wiosny	44
5.2.1.2. Efektywność fotosyntezy w warunkach suszy podczas wczesnej wiosny	48
5.2.1.3. Porównanie efektywności fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas wczesnej wiosny	52
5.2.2. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas późnej wiosny	56
5.2.2.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych podczas późnej wiosny	56
5.2.2.2. Efektywność fotosyntezy w warunkach suszy podczas późnej wiosny	59

5.2.2.3. Porównanie efektywności fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas późnej wiosny	62
5.3. Cechy morfologiczne pszenicy jarej w warunkach stresu suszy	64
5.3.1. Cechy morfologiczne wegetatywnej części roślin podczas wczesnej wiosny	64
5.3.2. Cechy morfologiczne części generatywnej roślin podczas wczesnej wiosny.....	69
5.3.3. Cechy morfologiczne części wegetatywnej roślin, rosnących podczas późnej wiosny. 74	
5.3.4. Cechy morfologiczne generatywnej części roślin podczas późnej wiosny.....	77
5.4. Wpływ intensywności stresu suszy na fotosyntezę.....	81
5.5. Bioróżnorodność mikroorganizmów ryzosferowy pszenicy jarej w warunkach suszy	88
5.5.1. Liczba mikroorganizmów ryzosfery pszenicy	88
5.5.2. Charakterystyka bakterii ryzosfery pszenicy	91
5.5.3. Charakterystyka grzybów ryzosfery pszenicy	97
5.6. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych pszenicy jarej w warunkach suszy	106
5.6.1. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów z SymbioBanku	106
5.6.1.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami	106
5.6.1.2. Morfologia części wegetatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami.....	117
5.6.1.3. Morfologia części generatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami.....	124
5.6.2. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych wyizolowanych z ryzosfery pszenicy jarej	131
5.6.2.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji konsorcjami mikroorganizmów ryzosferowych.....	132
5.6.2.2. Morfologia części wegetatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami.....	136
5.6.2.3. Morfologia części generatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami.....	140
5.6.2.4. Morfologia korzeni w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami	143
5.6.2.5. Wpływ suplementacji mikroorganizmami na kolonizację korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi	149
5.7. Wpływ mikroorganizmów ryzosferowych na profil ekspresji genów korzeni pszenicy jarej.....	152
5.8. Ekspresja wybranych genów liści pszenicy jarej w warunkach stresu suszy glebowej..	167
6. Dyskusja.....	173
6.1. Kinetyka fotosyntezy stanowi marker wrażliwości roślin na warunki suszy.	173
6.2. Mechanizmy fotosyntetyczne determinujące wrażliwość roślin na suszę są zależne od genotypu i w mniejszym stopniu od okresu wczesnej i późnej wiosny.....	175
6.3. Parametry efektywności fotosyntezy umożliwiają wybór modelowych roślin wrażliwych i tolerancyjnych na stres suszy.....	182
6.4. Rozwój wegetatywnych i generatywnych organów pszenicy jarej podlega modyfikacji w warunkach suszy podczas wczesnej i późnej wiosny.	186
6.5. Intensywność stresu suszy modyfikuje efektywność fotosyntezy	191
6.6. Kompozycja grzybów i bakterii jest zmodyfikowana w ryzosferze pszenicy różniącej się stopniem wrażliwości na suszę.	194
6.7. Pożyteczne bakterie glebowe wpływają na kinetykę fotosyntezy, promują wzrost i rozwój pszenicy rosnącej w warunkach suszy.	199

6.8. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na efektywność fotosyntezy, wzrost i rozwój części nadziemnych roślin w warunkach suszy.	204
6.9. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na morfologię korzeni w warunkach suszy glebowej.	206
6.10. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na bioróżnorodność gleby, w tym kolonizację korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi.....	207
6.11. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na profil transkryptomu korzeni roślin w warunkach suszy glebowej	210
6.12. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na ekspresję genów liści roślin w warunkach suszy glebowej w sposób zależny od temperatury powietrza.....	220
7. Wnioski.....	226
8. Literatura	229
9. Streszczenie	251
10. Summary.....	253

1. Wykaz stosowanych skrótów

ABA	kwask absycsynowy
ABS/CSm	absorpcja energii przeliczona na powierzchnię fotosyntetyzującej próbki
ABS/RC	przepływ zaabsorbowanej energii przez jedno aktywne centrum reakcji
AMF	grzyby mikoryzowe (ang. <i>arbuscular mycorrhizal fungi</i>)
cDNA	komplementarne DNA
COBORU	Centralny Ośrodek Badania Odmian Roślin Uprawnych
CS	powierzchnia wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki
CuZn-SOD	dysmutaza anionorodnikowa miedziowo-cynkowa
DEG	geny o zróżnicowanej ekspresji (ang. <i>differentially expressed genes</i>)
DHN	dehdrogenazy
DIo/CSm	rozpraszanie energii wzbudzenia w postaci ciepła przez PSII przeliczone na jednostkę fotosyntetyzującej próbki
DIo/RC	rozpraszanie energii nieprzechwyconej przez centrum reakcji w postaci ciepła
DIR	białka dyrygujące (ang. <i>dirigent protein</i>)
DM	sucha masa (ang. <i>dry matter</i>) w kontekście pomiarów cech morfologicznych
DNA	kwask deoksyrybonukleinowy
DSI	wskaźnik wrażliwości na suszę (ang. <i>drought susceptibility index</i>)
DW	sucha masa (ang. <i>dry weight</i>), w kontekście wskaźnika wrażliwości na suszę DSI
ETo/CSm	transport elektronów przez PSII fotosyntetyzującej próbki
ETo/RC	szybkość transportu elektronów przez jedno aktywne centrum reakcji
F%	frekwencja struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym
FM	świeża masa nadziemnej części roślin (ang. <i>fresh mass</i>)
Fv/Fm	maksymalna wydajność fotosystemu II
GO	ontologia genu (ang. <i>gene ontology</i>)
GY	masa ziarniaków (ang. <i>grain yield</i>)
H	wysokość rośliny/pędu (ang. <i>height</i>)
HSP	białka szoku cieplnego (ang. <i>heat shock protein</i>)
IAA	kwask indoliloctowy
ISR	indukowana odporność systemowa (ang. <i>induced systemic resistance</i> ,)
K	warunki kontrolne, pełna dawka wody tj. 70% PPW
K1/K2/K3/K4	konsorcjum mikroorganizmów glebowych wyizolowanych z ryzosfery genotypów wrażliwych i tolerancyjnych względem stresu suszy
KE	Komisja Europejska
KSB	konsorcjum mikrobiologiczne bakterii glebowych z SymbioBanku
LEA	białko późnej embriogenezy (ang. <i>late embryogenesis abundant</i>)
LHC	kompleks antenowy PSII (ang. <i>light harvesting complex</i>)
m	intensywność mikoryzowej kolonizacji fragmentów korzeni
M	intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego
NCBI	Narodowe Centrum Informacji Biotechnologicznej (ang. <i>National Center for Biotechnology Information</i>)
NoG	liczba ziarniaków (ang. <i>number of grains</i>)
NoL	liczba liści (ang. <i>number of leaves</i>)
NoRT	liczba wierzchołków korzeni (ang. <i>number of root tips</i>)
NoS	liczba pięterek kłosa (ang. <i>number of spikelets</i>)
NoT	liczba pędów (ang. <i>number of tillers</i>)
PCA	pożywka do hodowli bakterii (ang. <i>plate count agar</i>)
PDA	pożywka agarowa do wzrostu grzybów (ang. <i>potato dextrose agar</i>)

PGPR	pożyteczne dla rozwoju roślin bakterie ryzosferowe (ang. <i>plant growth promoting rhizobacteria</i>)
PI _{ABS}	wskaźnik funkcjonowania PSII w stosunku do absorpcji
PPW	połowa pojemność wodna
PS I	fotosystem I
PS II	fotosystem II
RC	fotocemicznie aktywne centrum reakcji fotosystemu II
RC/CSm	gęstość centrów reakcji redukujących plastochinon Q _A
RD	średnica korzenia (ang. <i>root diameter</i>)
RFM	świeża masa korzeni (ang. <i>root fresh mass</i>)
RL	długość korzeni (ang. <i>root length</i>)
RNA	kwas rybonukleinowy
ROS	reaktywne formy tlenu (ang. <i>reactive oxygen species</i>)
RSA	pole powierzchni korzeni (ang. <i>root surface area</i>)
Rubisco	karboksylaza/oksygenaza rybulozo-1,5-bisfosforanu
RV	objętość korzeni (ang. <i>root volume</i>)
S	warunki stresu suszy, połowa dawki wody tj. 35% PPW
SA	kwas salicylowy
SA	kwas salicylowy
SA	pole powierzchni nadziemnej części roślin
sHsp	małe białka szoku cieplnego (ang. <i>small heat shock protein</i>)
SL	długość kłosa (ang. <i>spike length</i>)
TRo/CSm	przepływ energii przez PSII fotosyntetyzującej próbki
TRo/RC	wychwyt energii przez jedno aktywne centrum reakcji
TSA	pożywka agarowa do wzrostu bakterii (ang. <i>tryptic soy agar</i>)
TSB	bulion tryptonowo-sojowy
UE	Unia Europejska
W	woda
XTH	endotransglukozylaza-hydrolaza ksyloglukanu
ZŁ	Zielony Ład

2. Przegląd literatury

2.1. Charakterystyka pszenicy jarej

2.1.1. Systematyka pszenicy

Pszenica zwyczajna (*Triticum aestivum* L.) jest gatunkiem należącym do rzędu plewoców (*Glumiflorae*), rodziny traw (*Glumineae*), podrodziny wiechlinowatych (*Pooidae*), i rodzaju pszenica (*Triticum* L.). Rodzaj *Triticum* zawiera około dwudziestu gatunków, z których najbardziej znanymi są pszenica zwyczajna (*T. aestivum* L.), pszenica twarda (*T. durum* Desf.), oraz pszenica samopsza (*T. monococcum* L.), z których ta ostatnia uważana jest za przodka wszystkich współczesnych gatunków pszenicy.

Pszenicę zwyczajną zaliczamy do pszenic heksaploidalnych, które należą do grupy tzw. „pszenic miękkich”, ich genom (AABBDD) posiada 42 chromosomy, a od pozostałych pszenic (diploidalnych oraz tetraploidalnych) odróżnia je obecność genomu D, najprawdopodobniej pochodzącego od gatunku *Aegilops speltoides* (Tausch) Á.Löve, bądź *Triticum tauschii* (Coss.) Schmal. (Gąsiorowski, 2004).

2.1.2. Uprawa pszenicy w Polsce i na świecie

Pszenica jest jednym z najstarszych zbóż użytkowanych przez ludzkość. Około 17 tys. lat p.n.e. ludy zamieszkujące Górny Egipt i Nubię zaczęły zbierać dziko rosnące trawy, które około 6 tys. lat p.n.e. zaczęto uprawiać. Pierwszymi z uprawianych gatunków były pszenica płaskurka (*Triticum dicoccum* Schübl.) oraz pszenica twarda (*Triticum durum* Desf.). W Europie pszenica pojawiła się około 5000 lat p.n.e. i uprawiana była głównie na terenie basenu Morza Śródziemnego. Do Europy pszenica mogła zostać sprowadzona z rejonów Syrii, Egiptu, północnych wybrzeży Afryki, Sycylii, a następnie dzisiejszych terenów Włoch, bądź Hiszpanii. Drugi szlak, prawdopodobny rejon pochodzenia, obejmować mógł rejony Turcji, Grecji, Bałkanów, Węgier oraz Moraw. W Polsce uprawę pszenicy datuje się na przełom III i II wieku p.n.e., kiedy to na ziemiach nadbałtyckich pojawiła się grupa rzucewska, należąca do ludów ceramiki sznurowej. Na terenach przez nich zamieszkanym odnaleziono ślady upraw pszenicy płaskurki. Późniejsze dowody na uprawę pszenicy na ziemiach Polskich pochodzą z okresu kultury łużyckiej (1200-600 lat p.n.e.), kiedy wraz z pszenicą płaskurką, uprawiano pszenicę orkisz i zbitokłosą (Gąsiorowski, 2004).

Według danych Food and Agriculture Organization (FAO), w roku 2021 na świecie było 220 mln ha upraw pszenicy, co czyni ją najbardziej rozpowszechnionym zbożem. Wprawdzie areal zasiewów pszenicy zmalał względem lat 70. i 80. ubiegłego stulecia, niemniej częściowo związane jest to z ciągłym rozwojem technologii i hodowlą nowych odmian, charakteryzujących się wyższym plonowaniem (Erenstein i in., 2022). Pod względem wielkości światowej produkcji plonu, pszenica jest trzecim najważniejszym zbożem, tuż po kukurydzy oraz ryżu. Według danych FAO w roku 2021 na świecie wyprodukowano łącznie około 770,8 mln ton pszenicy. Średni plon tego zboża wynosi 3,5 t ha⁻¹, niemniej w sprzyjających warunkach środowiskowych, przy odpowiednim nawadnianiu oraz dobrej jakości ziarna, plon może wynosić nawet do 9 t ha⁻¹ (FAO, <https://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/wheat/en/>, dostęp 25.07.2023). Według danych Komisji Europejskiej (KE) produkcja pszenicy w roku 2022 osiągnęła poziom 133,9 mln ton, w tym w Francji 35,5 mln ton (27%), Niemczech 22,2 mln ton (17%) i Polsce 13,4 mln ton (10%) (KE, <https://agridata.ec.europa.eu/extensions/DashboardCereals/CerealsProduction.html>; dostęp 15.09.2023).

Powierzchnia zasiewów pszenicy w Polsce w roku 2022 wynosiła 2,5 mln ha. Najwięcej ziem rolnych pod uprawę pszenicy przeznaczono w województwie lubelskim (13% ogólnego areалу upraw), natomiast najmniej w województwie podlaskim (2,4% ogólnego areálu upraw). Średni plon pszenicy dla Polski w roku 2022 wyniósł 5,3 t ha⁻¹. Natomiast najwyższy plon odnotowano w województwie opolskim na poziomie 6,8 t ha⁻¹ (128 % średniego plonu krajowego). Najniższe plonowanie pszenicy odnotowano dla województwa świętokrzyskiego, wynosiło ono 4,3 t ha⁻¹ (63% średniego plonu krajowego). Łączna produkcja pszenicy w Polsce w roku 2022 wyniosła 13,4 mln ton, o 1,3 mln ton więcej niż w roku 2021 (GUS, dostęp 26.07.2023). Pszenica jara zajmuje mniejszy areal upraw niż pszenica ozima (Feledyn-Szewczyk i in., 2023). Pomimo niższego i mniej wyrównanego plonowania pszenicy jarej w porównaniu do pszenicy ozimej, jest ona uprawiana ze względu na korzystniejszy skład ziarna (Cacak-Pietrzak i in., 2014; Sułek i in., 2021). Ziarno pszenicy jarej zawiera więcej białka i glutenu, co decyduje o przydatności w przemyśle spożywczym i piekarskim (Gąsiorowski, 2004).

Aktualnie w Krajowym Rejestrze Centralnego Ośrodka Badania Odmian Roślin Uprawnych (COBORU) wpisano 203 odmiany pszenicy zwyczajnej (*T. aestivum* L.), w tym 50 odmian pszenicy zwyczajnej jarej, 149 odmian pszenicy zwyczajnej ozimej oraz 4 regionalne odmiany pszenicy zwyczajnej ozimej. Spośród 50 odmian pszenicy zwyczajnej jarej aż 45 (90%) odmian należało do kategorii A, czyli jakościowej odmiany chlebowej, natomiast pozostałe 5 do kategorii B, czyli odmiany chlebowej (COBORU, dostęp 21.07.2023).

Uprawy pszenicy przeznaczone są przede wszystkim na cele przemysłu spożywczego i paszowego. W przemyśle spożywczym, pszenica wykorzystywana jest głównie w formie mąki, która następnie po odpowiedniej obróbce wykorzystywana jest do produkcji chleba, makaronów, ciast, kasz, płatków śniadaniowych i innych. Pszenicę wykorzystuje się również do produkcji słoju piwowarskiego, skrobi i suchego glutenu (Jaksińska i Kotecki, 2003). Pszenica jest źródłem około 20% białka, spożywanego przez ludzi, a jej wysoka produkcja odgrywa niezmiernie ważną rolę w utrzymaniu bezpieczeństwa żywnościowego na świecie (Cacak-Pietrzak i in., 2014; Erenstein i in., 2022). W przemyśle paszowym pszenica wykorzystywana jest głównie ze względu na dużą, w porównaniu z innymi rodzajami zbóż, energię metaboliczną. Stosunkowo niska zawartość substancji antyżywnościowych w ziarnie pszenicy sprawia, że jest ona często stosowana jako źródło pożywienia dla zwierząt monogastrycznych. Pszenica stosowana jest jako otręby, dodawane do pasz zwierzęcych (Jaksińska i Kotecki, 2003).

Podczas produkcji pszenicy na ziarno, produkowane jest dużo odpadów w postaci suchych łodyg, które mogą być wykorzystane w produkcji bioetanolu (Patni i in., 2013; Hammond i McCann, 2023). Według Hammond i McCann (2023) produkcja biopaliwa z roślin jest często określana jako neutralna pod względem śladu węglowego, ponieważ emisja CO₂ w trakcie generowania energii z biomasy jest niemal równa ze zużyciem CO₂ w trakcie produkcji paliwa. Dyrektywa UE z roku 2009 określiła, że do roku 2020, odnawialne źródła energii powinny stanowić 10% zużycia paliw w przemyśle transportowym (Glithero i in., 2013), a do roku 2023 udział ten miał się zwiększyć do 14% (Parlament Europejski i Rada Unii Europejskiej, 2018). Dlatego obserwowane jest rosnące zainteresowanie pozyskaniem biopaliw z odpadów roślinnych produkowanych na skalę przemysłową, jak w przypadku pszenicy, czy innych traw.

2.1.3. Wymagania środowiskowe pszenicy

2.1.3.1. Wymagania glebowe

Pszenica jest rośliną o najwyższych wymaganiach glebowych spośród zbóż (Jaksińska i Kotecki, 2003). Pszenicę wysiewa się głównie na kompleksie glebowym pszennym bardzo dobrym oraz pszennym dobrym, które zaliczane są odpowiednio do I i II oraz II, IIIa i IIIb klasy bonitacyjnej gleby. Do I klasy gleb należą czarnoziemy, rędziny, gleby brunatne, bogate w próchnicę oraz mady. Cechuje je łatwość uprawy, wysoka zasobność w składniki pokarmowe oraz dobre stosunki powietrzno-wodne. Klasę II stanowią gleby, pod względem

składu i właściwości zbliżone od klasy I, lub gleby klasy I, których położenie sprawia, że są one mniej korzystne, mając na uwadze plonowanie roślin. Gleby klasy III (a i b) to gleby o gorszym składzie chemicznym i mniej korzystnych właściwościach fizycznych, do których zaliczane są gleby bielcowe oraz brunatne (Zawadzki i in., 1999).

2.1.3.2. Wymagania klimatyczne

Pszenicę ozimą uprawia się pomiędzy 20 a 62 równoleżnikiem, natomiast pszenice jara pomiędzy 20 a 66 równoleżnikiem. W rejonach położonych powyżej 900 m n.p.m. uprawa pszenicy ozimej i jarej jest niemożliwa, ze względu na zbyt niskie temperatury w miesiącach zimowych w przypadku pszenicy ozimej, oraz ze względu na zbyt krótki okres wegetacyjny dla pszenicy jarej. Pszenica kiełkuje już przy temperaturze od 1 do 3°C, dodatkowo może znosić przymrozki do -6°C. W fazie krzewienia optymalną temperaturą jest zakres od 8 do 12°C, niższe i wyższe temperatury wpływają negatywnie na wykształcenie pędów bocznych. Korzystne dla zawiązywania ziarna pszenicy jarej są temperatury umiarkowane (ok. 17°C). Zbyt wysoka temperatura (szczególnie w okresie dojrzewania) nienaturalnie przyspiesza rozwój ziarniaków i pogarsza plonowanie roślin (Jaksińska i Kotecki, 2003).

2.1.3.3. Wymagania wodne

Pszenica charakteryzuje się stosunkowo wysokim współczynnikiem transpiracji (ilość wody, która potrzebna jest do wyprodukowania przez roślinę jednostki suchej masy), który wynosi 450-500 dm³ kg⁻¹ (Kopcewicz i Lewak, 2002). Wymagania wodne pszenicy jarej są nieco wyższe niż w przypadku pszenicy ozimej. Zgromadzony zapas wody zimowej, czyli opady jesienne oraz stopniały na wiosnę śnieg, powinny wynosić pomiędzy 150 a 250 mm. Wysokie plony pszenicy jarej odnotowane są w latach charakteryzujących się obfitymi opadami, szczególnie jeśli w danym roku nie wystąpiła susza wiosenna. Jednak, obfite opady utrudniające wyjazd rolników na pola mogą opóźnić siew, co wpływa na ograniczanie plonowania roślin. Najwyższa wrażliwość na niedobory wody jest obserwowana w fazie strzelania w źdźbło i fazie kłoszenia. Jeżeli opady, po wcześniejszym okresie suszy, wystąpią w okresie 20 dni przed kłoszeniem, możliwa jest rekompensacja negatywnych skutków suszy. Wystąpienie opadów po tym terminie nie gwarantuje istotnej rekompensacji plonowania roślin. Wszystkie wymienione czynniki sprawiają, że uprawa pszenicy jarej może być problematyczna w rejonach Polski centralnej, gdzie zapasy wody zimowej mogą być niewystarczające dla tego gatunku (Gąsiorowski, 2004).

Przewiduje się, że gwałtowne zjawiska pogodowe (jak ulewne deszcze, czy susza) będą występowały coraz częściej na całej kuli ziemskiej (Lesk i in., 2016; Schlaepfer i in., 2017), w tym na terenie Polski. W ostatnich latach ze względu na zmiany klimatyczne obserwuje się coraz częstsze i powszechniejsze występowanie okresów bezdeszczowych oraz suszy glebowej. Pomimo spodziewanych okresów suszy w okresie wegetacyjnym roślin, trudno jest przewidzieć stopień intensywności tego zjawiska. Na ostateczną intensywność suszy w danym sezonie wegetacyjnym wpływa jakość i ilość opadów, zdolność gleby do magazynowania wilgoci oraz intensywność parowania (Farooq i in., 2009). Według Systemu Monitoringu Suszy Rolniczej (<https://susza.iung.pulawy.pl/komentarz/2023,08/>; SMRS, IUNG w Puławach, dostęp 11.09.2023) susza rolnicza w okresie od kwietnia do maja 2023 roku występowała na obszarze 9 województw, natomiast od czerwca do lipca 2023 roku w 15 województwach. We wszystkich przypadkach na suszę rolniczą narażone były m. in. uprawy zbóż jarych, a plon roślin obniżył się o co najmniej o 20% względem wieloletniej średniej, co miało istotne skutki ekonomiczne w rolnictwie (Piwowar, 2023).

2.2. Wpływ suszy glebowej na wzrost i rozwój pszenicy jarej

Warunki suszy są czynnikiem stresowym, który istotnie ogranicza rozwój roślin, bezpośrednio przez zmiany w funkcjonowaniu roślin oraz pośrednio poprzez zaburzenie działania ekosystemu gleby. Stres suszy wpływa bezpośrednio na rozwój i wzrost roślin na wielu poziomach, w tym na poziomie molekularnym, poprzez zmiany w ekspresji genów; poziomie komórkowym, ograniczając wzrost i podziały; a także na poziomie całych roślin, powodując zmiany metaboliczne i morfologiczne (Anjum i in., 2011; Zargar i in., 2017; Zandalinas i in., 2018). Zmienione stosunki wodno-powietrzne w glebie utrudniają natomiast poprawne interakcje korzeni roślin z mikroorganizmami glebowymi (Piwowar i Kuźmiński, 2023). Pierwszym z widocznych objawów niedoboru wody jest więdnienie rośliny, spowodowane obniżeniem turgoru. Przy długotrwałym działaniu stresu suszy zmniejsza się powierzchnia asymilacyjna rośliny, szczególnie ilość i rozmiar liści (Fahad i in., 2017). Niekorzystne zmiany morfologiczne prowadzą do zmniejszenia wydajności fotosyntezy, czego wynikiem jest dalsze obniżenie akumulacji biomasy (Anjum i in., 2011). Z drugiej strony, ograniczenie rozmiaru liści jest mechanizmem aklimatyzacyjnym rośliny, zmniejsza się bowiem powierzchnia transpiracji, a przez to ograniczona zostaje utrata wody przez aparaty szparkowe (Zargar i in., 2017). Dodatkowym mechanizmem aklimatyzacji do warunków suszy jest obniżenie liczby aparatów szparkowych i kontrola ich stopnia otwarcia. Czasowe

(wynikające z krótkotrwałego działania stresu) zamknięcie aparatów szparkowych nie wpływa na ograniczenie procesów metabolicznych rośliny, natomiast długotrwałe ich zamknięcie powoduje negatywne skutki, spowodowane obniżeniem wymiany gazowej i asymilacji dwutlenku węgla (CO₂). W dłuższym okresie skutkuje to obniżeniem wydajności fotosyntezy i zmniejszeniem akumulacji biomasy (Kopcewicz i Lewak, 2002; Zargar i in., 2017).

Rośliny w toku ewolucji wykształciły różne mechanizmy aklimatyzacji i adaptacji do stresów biotycznych i abiotycznych, w tym suszy glebowej. Kontrola reakcji roślin na suszę jest jednak bardzo złożona. Mechanizmy i ich efektywność, mogą różnić się w zależności od gatunku i/lub genotypu, a wypadkowa różnych czynników determinuje tolerancję lub podatność rośliny na stres (Canales i in., 2021). Mechanizmy mogą być uruchamiane na poziomie tkankowym, komórkowym lub molekularnym. Według Farooq i in. (2009) jedną ze strategii radzenia sobie ze stresem suszy jest tzw. „unikanie”, do którego zaliczyć można mechanizmy kontroli transpiracji, wykształcenie odpowiednio rozwiniętego i rozbudowanego systemu korzeniowego, czy wykształcenie okrywy woskowej na powierzchni nadziemnej części rośliny. Cechy te wykorzystywane są do identyfikacji odmian tolerancyjnych względem stresu suszy (Su i in., 2020; Laskoś i in., 2022).

Transpiracja roślin, w wyniku której woda pobierana jest przez korzenie, transportowana przez roślinę i oddawana do atmosfery z części nadziemnych (głównie liści), może być regulowana przez kilka czynników, zarówno wewnętrznych rośliny, jak i środowiskowych. Zmniejszenie szybkości transpiracji i zwiększenie potencjału wody w liściach może poprawić odporność roślin na suszę. Czynniki wewnętrzne regulacji transpiracji to głównie fitohormony, w tym, szczególnie kwas abscysynowy (ABA). Rośliny o wyższej wrażliwości na ABA szybciej zamykają aparaty szparkowe w odpowiedzi na stres wodny (Canales i in., 2021; Yang i in., 2022; Sidorenko i Chebotar, 2023). Transpirację można regulować przez zewnętrzne podanie substancji antytranspiracyjnych np. nawożenie dolistne (Cao XiaoXia i in., 2010). Rozwój tkanek przewodzących roślin, w tym ksylemu, łyka i kambium naczyniowego oraz powierzchni asymilacyjnej, głównie liści, zależy od czynników środowiskowych, szczególnie temperatury i opadów. Ich prawidłowe wykształcenie ma kluczowe znaczenie dla transpiracji, a także dla fotosyntezy. Zmiany klimatu powodują jednak, że rośliny mogą doświadczać wielu współwystępujących czynników stresu środowiskowego (np. zmian dwutlenku węgla, temperatury i suszy). Stwierdzono, że o ile stres suszy powoduje zmniejszoną średnicę i gęstość naczyń ksylemu, o tyle interakcja czynników środowiskowych, związanych z ociepleniem klimatu, zwiększa grubość ścian komórek naczyń, a tym samym zwiększa alokację węgla do tych tkanek (Qaderi i in., 2019).

Rośliny w celu przystosowania się do stresu suszy glebowej i w celu umożliwienia pobierania wody z głębszych warstw gleby, mogą wytwarzać dłuższe i bardziej rozgałęzione korzenie (Kavar i in., 2008). W badaniach Grzesiak i in. (2019a) określono szczegółowo cechy morfologiczne korzeni pszenicy, oraz scharakteryzowano w jaki sposób struktura korzeni przyczynia się do tolerancji na suszę. W odpowiedzi na stres związany z suszą, genotypy pszenicy odporne na suszę wykazywały zmniejszony stosunek pędów do korzeni, co wskazuje alokację asymilatów w celu wspierania wzrostu korzeni. Genotypy odporne charakteryzowały się również zwiększoną akumulacją suchej masy w korzeniach, liczbą korzeni, długością korzeni i ich średnicą, szczególnie korzeni węzłowych i bocznych. Taka struktura systemu korzeniowego zapewniała większy dostęp do wody i składników odżywczych w glebie w warunkach suszy. Powierzchnia i rozmieszczenie korzeni genotypów o różnej tolerancji na suszę różniła się znacznie w obrębie górnej warstwy (15 cm) gleby, głównie z powodu silnego wzrostu korzeni pod kątem 0–30° i 30–60°, co prawdopodobnie ułatwiało bardziej efektywne pobieranie wody w górnych warstwach gleby. Zatem utrzymanie równowagi pomiędzy głębokością korzeni a ich rozwojem w pobliżu powierzchni gleby ma kluczowe znaczenie dla optymalnej tolerancji suszy przez rośliny pszenicy (Grzesiak i in., 2019a). Dodatkowym istotnym czynnikiem związanym z efektywnym pobieraniem wody przez rośliny w warunkach suszy jest wysokie stężenie substancji osmotycznie czynnych w komórkach i tkankach korzeni (Farooq i in., 2009; Fang i Xiong, 2015).

Wykształcenie kutikuli na powierzchni nadziemnej części rośliny (woskowa warstwa na powierzchni liści i łodyg), ogranicza utratę wody w wyniku parowania. Badania wykazały, że rośliny o grubszej warstwie woskowej charakteryzują się niższym współczynnikiem transpiracji, ponieważ stanowi on barierę zapobiegającą bezpośredniej utracie wody. Okrywa woskowa ułatwia utrzymanie potencjału wodnego tkanek liścia w niesprzyjających warunkach (Farooq i in., 2009). Wpływa także na efektywność odbijania promieniowania słonecznego i chroni przed absorpcją zbyt dużej ilości energii słonecznej, które często koreluje z wystąpieniem suszy glebowej (Zhang i in., 2015).

Jednym z istotnych mechanizmów regulacji odporności roślin na stresy środowiskowe, w tym suszę, jest optymalne zbalansowanie, powstających podczas stresu, reaktywnych form tlenu (ROS, *ang. reactive oxygen species*) z udziałem mechanizmów antyoksydacyjnych, enzymatycznych lub nieenzymatycznych. W enzymatycznym usuwaniu ROS udział biorą m. in. katalaza, peroksydaza, dysmutaza ponadtlenkowa, peroksydaza askorbinianowa, czy reduktaza glutationowa (Farooq i in., 2009; Szechyńska-Hebda i Karpiński, 2013). Różne badania podkreśliły znaczenie różnych nieenzymatycznych systemów obrony

antyoksydacyjnej w łagodzeniu negatywnych skutków stresu oksydacyjnego, spowodowanego akumulacją ROS podczas warunków suszy. Wykazano, że regulacja poziomu m. in. kwasu salicylowego, glutationu, czy flawonoidów odgrywa kluczową rolę w zwiększaniu zdolności adaptacyjnych i tolerancji roślin na stres związany z suszą (Brito i in., 2019; Koramutla i in., 2021; Jan i in., 2022). Produkcja ROS w warunkach suszy, wpływa jednak na wzajemne oddziaływanie cząsteczek sygnalizacyjnych i regulację mechanizmów tolerancji, w tym, ROS regulują ekspresję wielu genów zaangażowanych w szlaki odpowiedzi na stres, a także białek funkcyjnych, przyczyniających się do wykształcenia mechanizmów aklimatyzacyjnych do stresu (Fang i Xiong, 2015; AL-Quraan i in., 2022; Yu i in., 2023b; Bouard i in., 2024).

Fotosynteza jest jednym z najważniejszych procesów zachodzących w przyrodzie (Zargar i in., 2017; Stirbet i in., 2020). W kontekście fotosyntezy, ROS odgrywają złożoną rolę, jako produkty uboczne procesu, jak i cząsteczki sygnalizacyjne (retrosygnaly), które pomagają roślinie reagować na stres środowiskowy. ROS powstają w reakcjach świetlnych fotosyntezy, gdy energia świetlna pochłonięta przez chlorofil w błonach tylakoidów chloroplastów jest zbyt wysoka dla funkcjonowania fotosystemów. Gdy poziom produkowanych ROS przekracza zdolność rośliny do kontroli ich poziomu, ROS powodują uszkodzenia oksydacyjne białek, błon komórkowych i w konsekwencji fotoinhibicję, czyli zmniejszenia wydajności fotosyntezy z powodu uszkodzenia aparatu fotosyntetycznego, zwłaszcza fotosystemu II (Sairam i in., 2005). Chloroplasty są narażone na nadmiar ROS ze względu na interakcje wzbudzonych barwników fotosyntetycznych z tlenem cząsteczkowym, które powodują powstawanie silnych oksydantów np. O_2^- i O_2^{\cdot} (Niyogi, 1999; Reddy i in., 2004; Farooq i in., 2009). Stres suszy glebowej sprzyja intensyfikacji powstawania ROS oraz zaburzeniom balansu pomiędzy powstawaniem ROS a ich detoksyfikacją przez antyoksydanty.

Susza glebowa ogranicza dostęp do wody, która jest substratem niezbędnym do prawidłowego przebiegu fotosyntezy (Liu i in., 2016; Zargar i in., 2017). Niedobory wody w komórkach mogą doprowadzić również do zaburzeń metabolicznych komórki poprzez upośledzenie działania enzymów zaangażowanych w proces fotosyntezy, czego wynikiem jest zaburzenie działania aparatu fotosyntetycznego (Zargar i in., 2017) i deregulacja funkcji Rubisco (Bota i in., 2004). Mechanizmy obronne roślin przeciwdziałające utracie wody mogą również obniżać wydajność fotosyntezy tkanek, np. zamknięcie aparatów szparkowych ogranicza dostęp dwutlenku węgla i syntezę glukozy; nagromadzenie substancji osmotycznie czynnych powoduje zmianę stopnia płynności cytoplazmy i utratę właściwości enzymów, w skrajnych przypadkach poprzez ich agregację i denaturację (Hoekstra i in., 2001; Farooq i in., 2009).

2.3. Nowe trendy w przeciwdziałaniu negatywnym skutkom suszy w uprawie pszenicy

2.3.1. Zielony Ład i rolnictwo ekologiczne

W roku 2019 w Komisja Europejska przedstawiła plan zwany Zielonym Ładem (ZŁ), który określił stanowisko Unii Europejskiej dotyczące zmian klimatu i degradacji środowiska naturalnego, oraz przedstawił możliwe rozwiązania, aby ograniczyć negatywne zmiany. ZŁ zakłada, że do roku 2050 UE będzie posiadać nowoczesną i zasobooszczędną gospodarkę o zerowej emisji gazów cieplarnianych netto. Zielony Ład określa normy dla wielu aspektów politycznych w tym polityki klimatycznej, energetycznej, transportowej oraz podatkowej. Jednym z ważniejszych celów ZŁ jest stworzenie bardziej zrównoważonego i zdrowszego systemu produkcji żywności. Aby osiągnąć założone cele ZŁ, Komisja Europejska określiła, że przemysł rolniczy powinien zmniejszyć produkcję gazów cieplarnianych o 55% do roku 2030. Wykorzystanie nawozów sztucznych powinno zmniejszyć się o co najmniej 20%, a użycie pestycydów o 50%. Jednocześnie straty składników odżywczych powinny zmniejszyć się o 50%. Według KE ilość gruntów rolnych, na których stosuje się rolnictwo ekologiczne powinna wzrosnąć z poziomu 8% (stan na rok 2018) do 25%. Dodatkowo przynajmniej 10% użytków rolnych powinno charakteryzować się dużym zróżnicowaniem elementów krajobrazu (Matthews, 2022).

Ze względu na zmiany prawne i przyjęcie Zielonego Ładu w UE, obserwuje się coraz większą tendencję do zakładania upraw ekologicznych, gdzie niedozwolone jest wykorzystywanie chemicznych środków ochrony roślin, jak pestycydy czy fungicydy, oraz nawozów sztucznych, a jednocześnie zmniejsza się presję na środowisko. Dlatego też rozwój alternatywnych sposobów ochrony roślin przed patogenami oraz skuteczne nawożenie jest niezmiernie ważne. Zamiast nawozów sztucznych, w rolnictwie ekologicznym są stosowane preparaty pochodzenia naturalnego, jak biostymulatory lub efektywne mikroorganizmy. Wykorzystanie mikroorganizmów, w tym pożytecznych dla rozwoju roślin bakterii ryzosferowych (PGPR – ang. *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*), cieszy się coraz większym zainteresowaniem. Bakterie glebowe wpływają na kondycję rośliny i promują lepszy wzrost i plon. Ponadto niektóre z mikroorganizmów glebowych wykazują działanie ochronne przeciwko patogenom roślinnym.

2.3.2. Pożyteczne mikroorganizmy glebowe

Ryzosfera tj. strefa gleby bezpośrednio przylegająca do tkanek korzeni roślin, jest bogata w różnego rodzaju substancje, które powstają jako produkty uboczne metabolizmu roślinnego i na skutek rozkładu materii organicznej obumarłych korzeni. Molekuły produkowane, a następnie wydalone do ryzosfery przez rośliny określane są mianem ryzodepozytu i obejmują cukry, kwasy tłuszczowe, aminokwasy, nukleotydy, kwasy fenolowe, kwasy organiczne, roślinne regulatory wzrostu, sterole, czy witaminy. Stwierdzono, że skład ryzodepozytu jest zależny od gatunku roślin (Kamilova i in., 2008), ale również od stanu w jakim znajduje się roślina, np. zmienia się pod wpływem stresu (Sarma i in., 2015). Substancje w ryzosferze wykorzystywane są przez bakterie i grzyby bezpośrednio jako składniki odżywcze, lub jako repelenty, które mogą promować rozwój określonych mikroorganizmów w ryzosferze (Kang i in., 2010a). Bioróżnorodność i zróżnicowana aktywność pożytecznych mikroorganizmów glebowych zasiedlających ryzosferę, w tym grzybów mikoryzowych, bakterii oraz grzybów strzępkowych, jest bardzo istotnym aspektem wpływającym na produkcję roślinną oraz odporność roślin na stres abiotyczny i biotyczny (Mikiciuk i in., 2019; De Vries i in., 2020). Dlatego szczególne zainteresowanie naukowców i rolników skierowane jest na interakcje mikroorganizmów glebowych z roślinami, a także ich wykorzystanie w celu polepszenia plonowania ważnych przemysłowo roślin uprawnych. Jest to istotne tym bardziej, że mikroorganizmy glebowe pozytywnie wpływają na plon roślin w niesprzyjających warunkach.

2.3.2.1. Grzyby mikoryzowe

Zjawisko mikoryzy (*grec.* mykes – grzyb, rhiza – korzeń) w przyrodzie przejawia się występowaniem interakcji korzeni rośliny ze strzępkami grzyba, który może wnikać w tkanki korzeniowe (mikoryza endofityczna) lub je oplatać (mikoryza ektofityczna) (Kopcewicz i Lewak, 2002). Występowanie symbiozy między roślinami a grzybami mikoryzowymi występuje u 70% do 90% znanych gatunków roślin naczyniowych (Symanczik i in., 2018; Bernardo i in., 2019; Xiao i in., 2023), w tym wielu roślin uprawianych na skalę przemysłową i ważnych ze względu wyżywienia populacji ludzkiej (Torppa i in., 2023). Relacja roślin-grzyby mikoryzowe jest korzystna dla obu stron układu. Strzępki grzyba zwiększają pobieranie wody oraz związków mineralnych (Bitterlich i in., 2018; Mikiciuk i in., 2019). Szczególnie dotyczy to jonów i minerałów, które są dostępne w glebie, ale których forma jest ciężko przyswajalna dla roślin, m. in. jony cynku i miedzi, a także fosfor, czy azot (Kopcewicz i Lewak, 2002; Xiao i in., 2023). Zwiększenie pobierania fosforu z gleby jako efekt mikoryzy

stwierdzono zarówno w warunkach optymalnych dla wzrostu roślin, jak i w warunkach stresu suszy (Al-Karaki i Al-Raddad, 1997; Xiao i in., 2023), czy stresu zasolenia (Feng i in., 2002; Evelin i in., 2009). Jednocześnie Hao i in. (2021) dowiedli, że obecność mikoryzy u kukurydzy wpływa na zwiększenie pobierania pierwiastków pożytecznych, jak potas, fosfor, magnez czy wapń przy ograniczeniu pobierania szkodliwych pierwiastków (np. lantanu). Grzyby natomiast pobierają od roślin węgiel zasymilowany w wyniku fotosyntezy (Kopcewicz i Lewak, 2002; Ruiz-Lozano, 2003). W optymalnych warunkach około 5 do 10% węgla przekazywane jest do grzyba mikoryzowego (Xiao i in., 2023) i w warunkach niedoboru wody może wzrastać do wartości 25% zasymilowanego węgla (Bicharanloo i in., 2023) lub nawet około 40% (Bais i in., 2006; Pieterse i in., 2014). Zwiększenie zawartości ryzodepozytu w glebie powoduje, że liczebność mikroorganizmów mikoryzowych może być od 10 do 100 krotnie wyższa niż w pozostałych partiach gleby (Pieterse i in., 2014).

Dowiedziano, że obecność mikoryzy wpływa pozytywnie na wzrost oraz plonowanie wielu roślin w optymalnych warunkach, w tym pszenicy (Solange Mandou i in., 2023), ryżu (Porcel i in., 2015; Yooyongwech i in., 2023), kukurydzy (Feng i in., 2002), jęczmienia (Beslemes i in., 2023), czy truskawek (Mikiciuk i in., 2019). Niemniej wykształcenie mikoryzy sprzyja wzrostowi i lepszemu funkcjonowaniu roślin również w warunkach suboptymalnych, jak zanieczyszczenie środowiska (Ważny i in., 2018), stres suszy glebowej (Bernardo i in., 2019), czy zasolenie (Talaat i Shawky, 2014). Udowodniono, że obecność strzępek grzybów mikoryzowych w glebie podczas stresu suszy, wpływa korzystnie na jej strukturę przestrzenną (Miransari, 2010; Bitterlich i in., 2018). Strzępki grzyba, produkując polisacharydy, powodują zlepianie się mniejszych grudek ziemi i tworzenie większych agregatów, a następnie przerastanie ich przez strzępki grzyba. W konsekwencji prowadzi to do ustabilizowania struktury przestrzennej gleby (Bitterlich i in., 2018), od której zależą stosunki powietrzno-wodne, zdolność do magazynowania wody, a także szybkość parowania (Świetochowski i in., 1996). Udowodniono, że wykształcenie symbiozy z grzybem mikoryzowym zmniejsza niepożądane skutki zbyt dużej zbitości gleby w kontekście pobierania substancji odżywczych przez rośliny (Torppa i in., 2023). Odpowiednia struktura gleby jest zatem niezmiernie ważnym czynnikiem upraw rolniczych, a grzyby mikoryzowe mogą przyczynić się do poprawy jakości gleby.

Zwiększenie efektywności pobierania wody przez korzenie wzbogacone grzybnią, prowadziło do utrzymania odpowiedniego turgoru roślin, potencjału wodnego liści oraz przewodności szparkowej, co w konsekwencji przekładało się na sprawną wymianę gazową i prawidłowy przebieg fotosyntezy (Ruiz-Lozano, 2003). Stwierdzono, że aparaty szparkowe

dłużej pozostają otwarte w przypadku roślin, które wykształciły mikoryzę (Augé, 2001), a poziom asymilacji CO₂ jest wyższy. Porcel i in. (2015) odnotowali wyższą efektywność procesu fotosyntezy roślin, które wykształciły mikoryzę arbuskularną w warunkach suszy fizjologicznej wywołanej zasoleniem podłoża. W tych samych badaniach stwierdzono zwiększenie aktywności Rubisco wraz z zwiększeniem stężenia soli w glebie, pod warunkiem występowania mikoryzy. Natomiast poziom aktywności enzymu był na stałym poziomie dla roślin, które nie wykształciły mikoryzy, niezależnie od stopnia zasolenia podłoża. Ważnym mechanizmem wspomagania roślin w warunkach stresu suszy przez grzyby mikoryzowe jest zwiększanie aktywności enzymów antyoksydacyjnych i ograniczenie negatywnych skutków nadmiaru ROS oraz stresu oksydacyjnego w komórkach rośliny gospodarza (de Vries i in., 2020). Według Ruiz-Lozano (2003) grzyby mikoryzowe z wysoką aktywnością dysmutazy anionorodnikowej miedziowo-cynkowej (CuZn-SOD) podnoszą aktywność SOD rośliny, a przez to zwiększają jej odporność na stres.

Ponadto komórki grzybów wytwarzają metabolity o różnorodnym spektrum działania, np. hormony (auksyny, gibereliny i cytokininy), które wpływają na mechanizmy aklimatyzacyjne względem stresów abiotycznym (Bona i in., 2015; de Vries i in., 2020). Grzyby mikoryzowe mogą produkować antybiotyki, które uwalniane do komórek roślinnych lub do gleby, powodują zmniejszenie liczebności patogenów w obrębie ryzosfery. Pożyteczne mikroorganizmy stanowią również swego rodzaju konkurencję dla chorobotwórczych patogenów w glebie, których wzrost i obecność mogłaby negatywnie wpłynąć na stan i rozwój roślin (Raklami i in., 2019).

2.3.2.2. Pożyteczne bakterie glebowe

Oprócz grzybów mikoryzowych, glebę zasiedlają bakterie, różniące się pod względem oddziaływania na rośliny, tj. mające pozytywny, negatywny lub neutralny wpływ na wzrost i funkcjonowanie roślin (Kang i in., 2010a). Na przestrzeni ostatnich dekad szczególnym zainteresowaniem naukowców i rolników cieszą się bakterie, które wspomagają wzrost roślin, stąd określane są mianem pożytecznych dla rozwoju roślin bakterii ryzosferowych (PGPR – ang. *plant growth promoting rhizobacteria*). Termin ten został wprowadzony do powszechnego użycia w roku 1978 przez Kloepper i Schroth, którzy prowadzili badania nad wpływem bakterii glebowych na wzrost rzodkiewki (Kloepper i Schroth, 1981; Bhattacharyya i Jha, 2012). Do grupy bakterii uznawanych za pożyteczne dla roślin zalicza się wiele rodzajów, m.in.: *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Bacillus*, *Variovorax*, *Klebsiella*, *Burkholderia*, *Azospirillum*,

Serratia, *Nitrobacter*, *Agrobacterium*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Frankia*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Chromobacterium*, *Caulobacter*, *Arthrobacter*, *Allorhizobium*, *Mesorhizobium* a także *Azotobacter* (Kumar i Verma, 2018; Domenico Prisa i Alessandra Benati, 2021; Grover i in., 2021). Pomimo wielkiej bioróżnorodności bakterii uznawanych za pożyteczne dla roślin, część z nich, podobnie jak rośliny, może być wrażliwa na niedobory wody w glebie, zasolenie, lub innego rodzaju stresy abiotyczne. Istnieje zatem potrzeba scharakteryzowania bakterii pożytecznych dla wzrostu roślin w niesprzyjających warunkach środowiskowych (Sarma i in., 2015).

PGPR, podobnie do grzybów mikoryzowych, mogą wchodzić w interakcje z korzeniami roślin na różnym poziomie organizacji. Bakterie mogą zasiedlać ryzosferę, rozwijać się bezpośrednio na korzeniach, lub zasiedlać przestrzeń międzykomórkową tkanek korzenia. Do innej grupy zaliczane są natomiast: 1/ bakterie, które rozwijają się wewnątrz tkanek rośliny (rodzaje *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Caulobacter*, *Chromobacterium*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Micrococcous*, *Pseudomonas* oraz *Serratia*); 2/ bakterie endofityczne, które wykazują zdolność do wiązania azotu atmosferycznego w specjalnie wytworzonych przez roślinę organach, tzw. brodawkach (rodzaje *Allorhizobium*, *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* oraz *Rhizobium*) (Bhattacharyya i Jha, 2012); lub 3/ gatunki z rodzaju *Neotyphodium*, które zwiększają przyswajalność fosforu (Prończuk, 2005). Powszechnie znaną i dobrze opisaną symbiozę z bakteriami obserwuje się u roślin motylkowych *Fabaceae*. Niemniej poszczególne gatunki roślin motylkowatych wchodzi w symbiozę z różnymi gatunkami symbiontów, które są dla nich specyficzne (Kopcewicz i Lewak, 2002).

Bakterie glebowe mają zdolność poprawy charakterystyki gleby oraz jej żyzności, zatem pośrednio poprawiają warunki wzrostu dla roślin (Domenico Prisa i Alessandra Benati, 2021). Pożyteczne dla wzrostu bakterie glebowe zwiększają dostępność wody i substancji odżywczych dla roślin, a także wspomagają przetrwanie stresów biotycznych i abiotycznych poprzez zwiększenie tolerancji roślin na stres. Mechanizmy wpływu bakterii na wzrost roślin dzieli się na bezpośrednie i pośrednie (Backer i in., 2018; Kumar i Verma, 2018).

2.3.2.2.1. Pośrednie oddziaływanie PGPR na rośliny

Jednym z pośrednich mechanizmów oddziaływania PGPR na rośliny jest ograniczenie rozwoju szkodliwych bakterii i patogenów w obrębie ryzosfery (konkurencja pomiędzy poszczególnymi szczepami bakterii). Im większa ilość PGPR zasiedlających dane siedlisko

w obrębie ryzosfery, tym więcej mikro- i makroelementów jest przez nie zużywane, co z kolei limituje wzrost pozostałych mikroorganizmów (Tabassum i in., 2017). Głównym czynnikiem ograniczającym liczebność mikroorganizmów w glebie jest dostępność żelaza. Bakterie do prawidłowego funkcjonowania potrzebują stężenia żelaza wynoszącego około 10^{-6} , natomiast jego stężenie jest zazwyczaj około 100 razy niższe w glebie. W celu zwiększenia ilości przyswajanego żelaza, bakterie wykorzystują związki zwane sideroforami, które uwalniają do środowiska. Są one rozpuszczalnymi w wodzie organicznymi ligandami o niskiej masie cząsteczkowej, które wykazują silne powinowactwo do wiązania żelaza. Siderofory tworzą rozpuszczalne w wodzie kompleksy z jonami żelaza, które pozyskują z nierozpuszczalnych form, jak wodorotlenki żelaza, białka pochodzące z rozkładającej się materii lub z innych chelatów żelaza. Wykorzystanie sideroforów jest możliwe dzięki obecności specyficznych receptorów na powierzchni błony komórkowej mikroorganizmu, które rozpoznają i przyłączają kompleks liganda z jonem żelaza, a następnie transportują kompleks przez błonę. Wewnątrz komórki obecne są enzymy uwalniające jony żelaza od liganda (Scavino i Pedraza, 2013). Kolonizacja korzeni przez bakterie produkujące siderofory jest szczególnie częsta w przypadku bakterii rzędu *Pseudomonas* (Winkelmann, 2007). Rośliny, z rodziny traw, posiadają zdolność do produkcji własnych związków zwanych fitosideroforami (roślinnymi sideroforami), które przyłączają jony żelaza z gleby (Scavino i Pedraza, 2013). Wspomaganie bakterii w pobieraniu żelaza przez rośliny wynika z możliwości wymiany jonów żelaza pomiędzy ligandami bakteryjnymi i roślinnymi (Yehuda i in., 1996; Winkelmann, 2007; Scavino i Pedraza, 2013).

Niektóre bakterie uznawane za pożyteczne dla roślin mają zdolność produkcji antybiotyków, które ograniczają rozwój szkodliwych dla roślin mikroorganizmów. Wytwarzanie antybiotyków obserwuje się głównie u szczepów bakterii rzędu *Bacillus*, *Streptomyces* oraz *Stenotrophomonas* (Prasanna i in., 2012). Niektóre z bakterii produkują jeden specyficzny antybiotyk, niemniej jednak część z bakterii produkuje więcej niż jeden związek, czego przykładem może być *Bacillus cereus* szczep UW85 (Majed i in., 2016). Do antybiotyków produkowanych przez bakterie zaliczane się związki jak: amfifizyna, diacetylofloroglucynol, pyrrolnitrin, cyjanowodór, oomycyna A, fenazyna, tensyna, pyoluteorina, tropolon, oraz cykliczne lipopeptydy (Tabassum i in., 2017). Oprócz antybiotyków bakterie mogą produkować substancje zwane biosurfaktantami (Pieterse i in., 2014; Kashyap i in., 2017), które w kontakcie z błoną komórkową patogenów powodują jej degradację, wyciekanie cytoplazmy i zniszczenie komórki (Tabassum i in., 2017). Przykładem bakterii wytwarzających biosurfaktanty są *Bacillus subtilis* i bakterie z rodzaju *Pseudomonas* (Lugtenberg i Kamilova, 2009). Niektóre bakterie wydzielają enzymy lityczne (chitynazy,

celulazy oraz proteazy), które rozpuszczają ścianę komórkową innych mikroorganizmów (Bhattacharyya i Jha, 2012; Kumar i in., 2012; Tabassum i in., 2017).

Jednym z pośrednich mechanizmów wspomaganie wzrostu roślin przez PGPR jest zwiększanie przyswajalności pierwiastków, które występują w formie ciężko dostępnej dla roślin np. wiązanie azotu atmosferycznego i przekształcenie go w amoniak (Bhat i in., 2023). Uważa się, że bakterie corocznie wiążą od 20 do nawet 40 mln ton azotu atmosferycznego, co stanowi istotną ilość na skalę rolniczą (Backer i in., 2018). Oprócz bakterii wchodzących w symbiozę z roślinami motylkowymi, wolnożyjące bakterie, jak *Azoarcus sp.*, *Burkholderia sp.*, *Gluconacetobacter sp.*, *Diazotrophicus sp.*, *Herbaspirillum sp.*, *Azotobacter sp.*, *Bacillus Polymyxa*, oraz *Azospirillum sp.* (Tabassum i in., 2017; Backer i in., 2018; Bhat i in., 2023), również zwiększają dostępność azotu w glebie, w tym dla roślin zbożowych. Inne grupy bakterii, pomimo, że nie wiążą azotu, wpływają na zwiększenie objętości korzeni i zwiększają wykorzystanie azotu z gleby (Tabassum i in., 2017; Backer i in., 2018).

Niektóre z bakterii zaliczanych do PGPR wykazuje zdolność do rozpuszczania nieorganicznych fosforanów i mineralizacji fosforanów organicznych. Pomimo stosunkowo dużej zawartości fosforu w glebie, 30% do 65% występuje w formie nierozpuszczalnej i nieodstępnej dla roślin (Katiyar, 2016; Grover i in., 2021; Bhat i in., 2023). Rozpuszczanie nieorganicznych związków fosforu jest możliwe dzięki kwasom organicznym o małej masie cząsteczkowej (Katiyar, 2016), jonom H^+ (Bhat i in., 2023) lub enzymom (fosfatazy i fitazy) produkowanym przez bakterie (Grover i in., 2021). Ponadto produkcja cyjanowodoru przez niektóre Gram-ujemne bakterie może pozytywnie wpływać na zwiększenie dostępności fosforu dla roślin. Do bakterii udostępniających fosfor roślinom zaliczane są między innymi bakterie rzędów *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Corynebacterium* czy *Pseudomonas* (Bhat i in., 2023).

2.3.2.2.2. Bezpośrednie oddziaływanie PGPR na rośliny

Substancje produkowane przez mikroorganizmy (np. siderofory, lipopolisacharydy czy antybiotyki) powodują uruchomienie w komórkach roślinnych mechanizmów obronnych tzw. indukowanej odporności systemowej (ang. *induced systemic resistance*, ISR) (Kumar i Verma, 2018; Tabassum i in., 2017). Indukcja odpowiednich ścieżek sygnałowych uruchamia reakcje tworzenia chemicznych i fizycznych barier dla konkretnego patogena (Tabassum i in., 2017). Uznaje się, że ISR roślin jest wywoływana przez kontakt z niektórymi elementami komórki bakteryjnej, np. wiciami, znajdującymi się na jej powierzchni. Odporność nie ogranicza się wyłącznie do korzeni, mających bezpośredni kontakt z mikroorganizmami. Udowodniono, że

szczypty rodzaju *Bacillus* wywołują wprawdzie ISR w korzeniach, ale powoduje to skuteczną obronę przeciwko patogenom atakującym liście (Kloepper i in., 2004).

Bakterie glebowe wytwarzają wiele różnych fitohormonów, w tym auksyny, cytokininy, gibereliny, kwas abscysynowy, czy etylen. Hormony mogą brać udział w wytwarzaniu ISR (Spence i Bais, 2015). Jednakże główną rolą hormonów, produkowanych przez bakterie glebowe, jest regulacja wzrostu korzeni roślin, poprzez podziały, elongację i różnicowanie komórek (Tabassum i in., 2017). PGPR wpływają na morfologię korzeni, poprzez zwiększenie ich powierzchni (Rana i in., 2012). Wiele z mikroorganizmów zaliczanych do PGPR powoduje ograniczenie wzrostu korzenia głównego, przy jednoczesnej stymulacji rozwoju korzeni bocznych, co przyczynia się do zwiększenia ich powierzchni. Creus i in. (2005) udowodnili, że bakterie rzędu *Azospirillum* zwiększały liczbę korzeni bocznych inokulowanych roślin pomidora o 28%. Ponadto, PGPR stymulują wzrost korzeni włóśnikowych, co w konsekwencji powoduje zwiększenie pobierania substancji odżywczych i wody z gleby (Grover i in., 2021).

Oprócz kontroli wzrostu korzeni roślin, hormony produkowane przez bakterie mają holistyczny wpływ na rozwój roślin. Jednym z przykładów hormonów jest ABA, który bierze udział w: 1/ procesie abscyzji, czyli opadaniu liści, kwiatów, owoców (Cracker i Abeles, 1969); 2/ wytwarzaniu substancji zapasowych, co prowadzi do zawiązywania nasion, przy jednoczesnym zapobieganiu kiełkowania poprzez antagonistyczne działanie względem kwasu giberelinowego (Spence i Bais, 2015); 3/ łagodzeniu krótkotrwałych stresów abiotycznych, w tym suszy, poprzez ograniczenie procesu fotosyntezy, akumulację związków osmotycznie czynnych, akumulację dehydryn, których zadaniem jest akumulacja wody w komórce i zapobieganie odwodnieniu w warunkach stresu wysokiej temperatury lub zasolenia (Spence i Bais, 2015). Niemniej, zbyt wysokie stężenie ABA przyczynia się do zmniejszenia odporności na stesy biotyczne. Wynika to z antagonistycznych właściwości kwasu abscysynowego względem hormonów zaangażowanych w odpowiedź na stesy biotyczne, jak kwas salicylowy, kwas jasmonowy oraz etylen (Spence i Bais, 2015). Kolejnym istotnym fitohormonem roślinnym, produkowanym przez bakterie glebowe, jest należący do grupy auksyn kwas indoliloctowy (IAA). Wytwarzanie auksyn jest udokumentowane w przypadku ponad 80% bakterii ryzosferowych zasiedlających glebę roślin uprawnych (Amara i in., 2015). Dowiedziono, że rośliny w obecności bakterii syntetyzujących IAA wykazują szybsze tempo wzrostu, co związane jest z rolą tego hormonu w procesach elongacji, podziałów oraz specjalizacji komórek (Tabassum i in., 2017). Ponadto IAA bierze udział w inicjowaniu powstawania korzeni bocznych, zawiązywaniu i dojrzewaniu owoców, czy dominacji wierzchołkowej (Amara i in., 2015). Kolejną grupą hormonów roślinnych syntetyzowanych

przez PGPR są cytokininy, które biorą udział w takich procesach jak formowanie pędów, promowanie podziałów komórkowych, regulacja rozwoju korzeni, w tym hamowanie ich wydłużania (Tabassum i in., 2017), kiełkowanie nasion, formowanie organów roślinnych oraz spowalnianie starzenia liści (Amara i in., 2015). Ponadto, cytokininy są zaangażowane w regulację procesu fotosyntezy, powstawanie chloroplastów oraz regulację otwierania szparek (Amara i in., 2015; Bhat i in., 2023). Przykładami PGPR, syntetyzujących cytokininy są bakterie z rodzajów *Azospirillum*, *Bacillus*, *Escherichia*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Proteus*, oraz *Xanthomonas* (Tabassum i in., 2017). Inokulacja PGPR, które zdolne są do syntetyzy cytokinin pozytywnie wpływa na wzrost roślin w warunkach stresu suszy glebowej (Liu i in., 2023). PGPR syntetyzują również gibereliny, które są zaangażowane w regulację podziałów komórkowych, elongację komórek, kiełkowanie nasion (Bhat i in., 2023), regulację kwitnienia (Amara i in., 2015), czy zawiązywanie owoców (Tabassum i in., 2017). Wydzielane przez PGPR gibereliny stymulują syntezę endogennych hormonów w roślinie i regulują ich homeostazę (Bhat i in., 2023). Spośród PGPR, bakterie z rzędów *Bacillus* oraz *Sphingomonas* znane są zsyntetyzowania giberelin i pozytywnego wpływu na rośliny (Tabassum i in., 2017).

Część z bakterii glebowych uznawanych za pożyteczne dla wzrostu roślin produkuje deaminazę kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksyłowego (deaminaza ACC), która degraduje prekursor biosyntezy etylenu. Etylen jest hormonem, którego zwiększona produkcja stymuluje dojrzewanie owoców, czy kiełkowanie przez przerwanie spoczynku nasion (Amara i in., 2015). Deaminaza ACC obniża poziom etylenu, przez co przyczynia się do zmniejszenia szkodliwych skutków zbyt wysokiego poziomu tego hormonu, jak zrzucanie liści (Bhattacharyya i Jha, 2012). Obniżenie poziomu etylenu, produkowanego przez bakterie w odpowiedzi na stresy abiotyczne, wiąże się z tolerancją roślin na stres suszy (Bhattacharyya i Jha, 2012; Bhat i in., 2023; Liu i in., 2023), poprzez mechanizmy takie jak utrzymanie prawidłowego rozwoju korzeni oraz opóźnienie starzenia (Grover i in., 2021). Do bakterii ryzosferowych wykazujących aktywność deaminazy ACC można zaliczyć bakterie rzędów *Achromobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Pseudomonas* i *Rhizobium* (Bhattacharyya i Jha, 2012).

3. Cel badawczy

Hipoteza badawcza niniejszej rozprawy doktorskiej zakłada, że stopień wrażliwości lub tolerancji na stres suszy glebowej pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.) warunkowany jest genetycznie. Niemniej interakcje korzeni roślin z mikroorganizmami zasiedlającymi ryzosferę będą pośrednio bądź bezpośrednio modyfikować odpowiedź roślin na suszę glebową.

Celem niniejszej pracy jest zatem próba odpowiedzi na pytanie w jakim zakresie genetycznie warunkowana wrażliwość roślin na stres suszy glebowej jest modyfikowana przez interakcje z mikroorganizmami zasiedlającymi ryzosferę. Celem aplikacyjnym jest wskazanie składu konsorcjów mikroorganizmów, które mogą być wykorzystane w praktyce rolniczej, co najmniej do ochrony upraw pszenicy w czasie suszy glebowej.

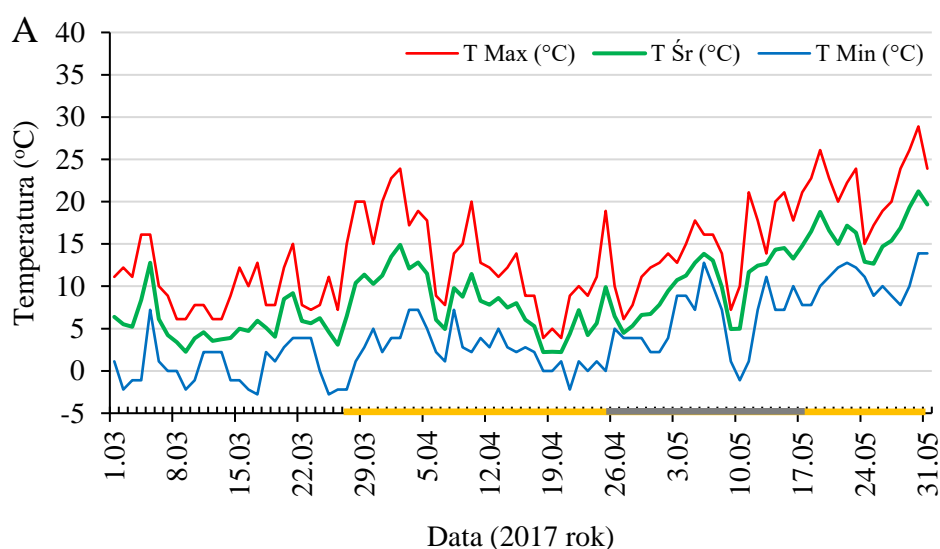
Szczegółowe cele badawcze obejmują charakterystykę:

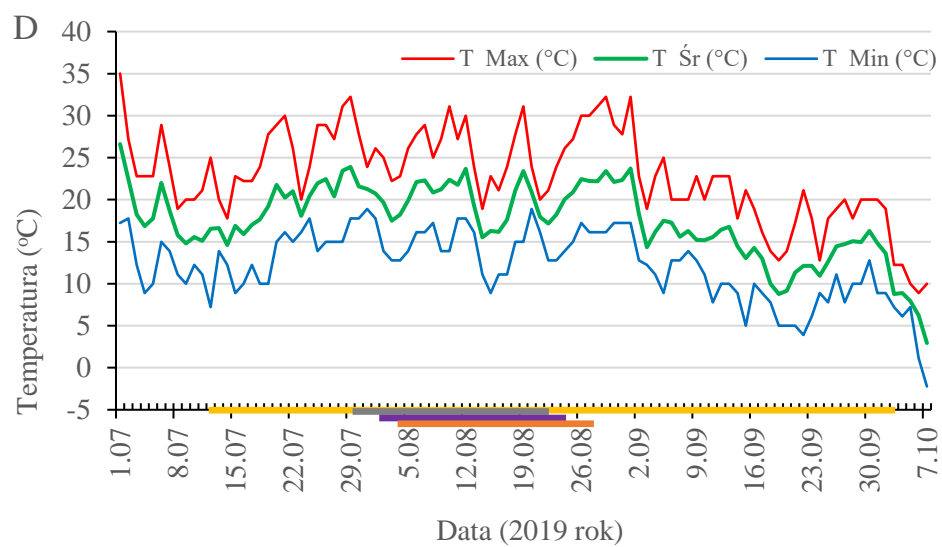
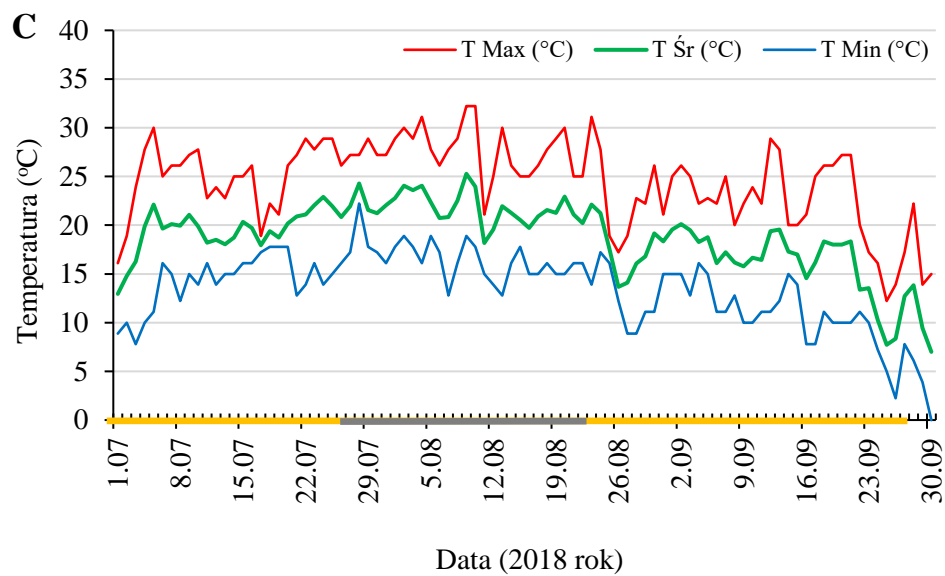
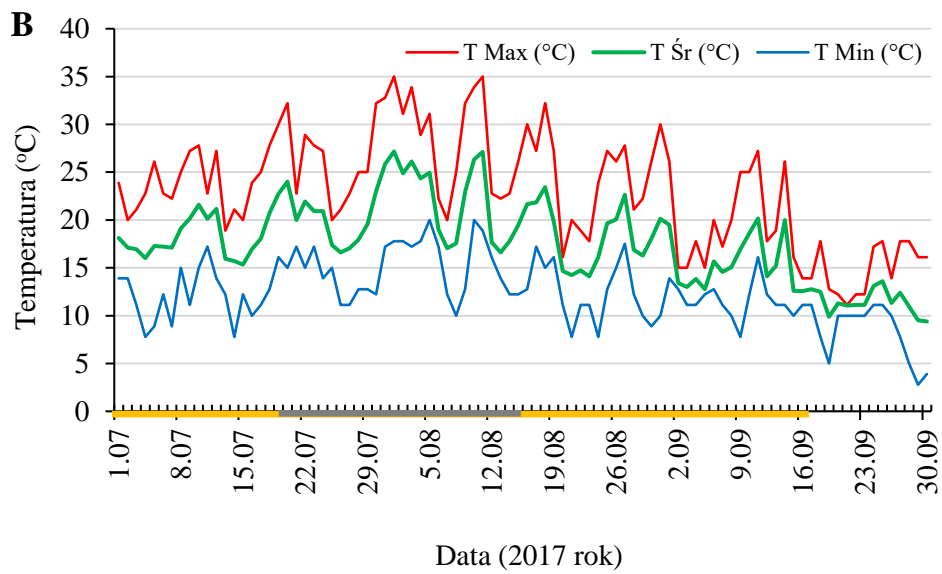
- ✓ stopnia wrażliwości dwudziestu genotypów pszenicy na suszę w kontekście efektywności procesu fotosyntezy, cech morfologicznych organów wegetatywnych i generatywnych;
- ✓ mechanizmów indukowanych przez rośliny o różnej wrażliwości na stres, w odpowiedzi na suszę glebową w różnych reżimach temperaturowych (występowanie suszy wczesną lub późną wiosną) oraz o różnym poziomie intensywności (ustalenie pojemności wodnej gleby na czterech poziomach);
- ✓ sześciu genotypów roślin wrażliwych i tolerancyjnych na stres suszy, które stanowić mogą model badawczy;
- ✓ kompozycji ilościowej i jakościowej mikroorganizmów w ryzosferze genotypów, różniących się stopniem wrażliwości na suszę, w tym, cech mikroorganizmów potencjalnie korzystnych dla roślin;
- ✓ wpływu pożytecznych mikroorganizmów glebowych (mikroorganizmów modelowych z depozytu SymbioBanku oraz natywnych z ryzosfery pszenicy) na kinetykę fotosyntezy, wzrost (wegetatywne organy nadziemne) i rozwój (generatywne organy) pszenicy, rosnącej w warunkach suszy;
- ✓ wpływu pożytecznych mikroorganizmów glebowych (natywnych z ryzosfery pszenicy) na strukturę korzeni i bioróżnorodność stanowiska glebowego;
- ✓ interakcji mikroorganizmów glebowych z roślinami pszenicy na poziomie transkryptomu korzeni roślin i ekspresji wybranych genów pędów roślin dla określenia mechanizmów odpowiedzialnych za wrażliwość pszenicy na stres suszy.

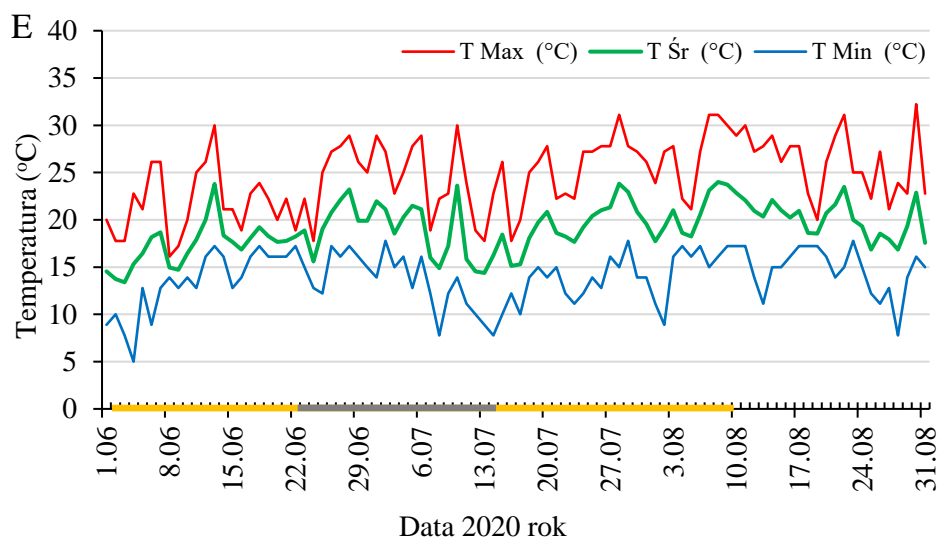
4. Materiały i Metody

4.1. Materiał roślinny i warunki uprawy

Wyjściowy materiał do badań stanowiły ziarniaki dwudziestu genotypów pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.). Ziarniaki pozyskano z dwóch firm hodowli roślin: Danko Hodowla Roślin Sp. z o.o. oraz Hodowla Roślin Smolice Sp. z o. o. Rośliny rosły w tunelu wegetacyjnym, co umożliwiło wzrost roślin w naturalnych warunkach pogodowych, z wykluczeniem opadów. W każdym z przeprowadzonych eksperymentów wstępnie skielkowane ziarniaki wysadzono do plastikowych doniczek (o wysokości 21 cm i średnicy 13 cm) wypełnionych mieszanką ziemi i piasku w proporcji 1:2 (v/v) o zbitości podłoża wynoszącej $1,3 \text{ g cm}^{-3}$. Skielkowane ziarniaki umieszczono na głębokości około 2-3 cm. Na każdy obiekt (traktowanie x genotyp) przygotowano trzy doniczki, a w każdej z nich umieszczono siedem sztuk skielkowanych ziarniaków, co łącznie stanowiło 21 powtórzeń biologicznych dla każdego obiektu. Eksperymenty prowadzono w czterech niezależnych okresach wegetacji. Na **Rysunku 1** przedstawiono warunki temperaturowe podczas prowadzenia poszczególnych okresów doświadczeń.







Rysunek 1. Zakres temperatur w czterech sezonach wegetacyjnych: 2017 (A, susza w warunkach chłodu; B, susza w warunkach ciepła), 2018 (C), 2019 (D) oraz 2020 (E). Na osi X kolorem żółtym zaznaczono okres trwania eksperymentu, natomiast kolorem szarym okres trwania suszy glebowej. W przypadku rysunku D kolory na osi oznaczają rodzaje intensywności suszy: D1, D2 i D3, odpowiednio szary, fioletowy i pomarańczowy. Literą T oznaczono temperaturę maksymalną (Max), średnią (Śr) i minimalną (Min).

4.2. Układ eksperymentalny

4.2.1. Doświadczenia bez stosowania mikroorganizmów

W początkowym okresie wzrostu wszystkie rośliny traktowano jednakowo, utrzymując wilgotność podłoża na poziomie 70% połowej pojemności wodnej (PPW). Po całkowitym wykształceniu trzeciego liścia, rośliny podzielono na dwie grupy: kontrolną i poddaną stresowi suszy glebowej. Wilgotność podłoża w grupie kontrolnej utrzymywano na poziomie 70% PPW, natomiast w przypadku warunków suszy glebowej wilgotność zmniejszono o połowę wartości do 35% PPW. Po trzech tygodniach zróżnicowanego podlewania przywrócono optymalne nawodnienie dla wszystkich roślin i utrzymywano wilgotność podłoża na poziomie 70% PPW do osiągnięcia pełnej dojrzałości roślin.

4.2.2. Doświadczenia z wykorzystaniem mikroorganizmów

Schemat doświadczeń z wykorzystaniem konsorcjów mikrobiologicznych miał analogiczny przebieg do podstawowego schematu doświadczenia, opisanego powyżej. Jednak spośród roślin stanowiących grupę kontrolną oraz grupę poddaną suszy, wyznaczono po cztery podgrupy dla każdego genotypu pszenicy, które podlewano wyłącznie wodą bądź

suplementowano jednym z konsorcjów mikrobiologicznych. Każdorazowo konsorcja przygotowano w Instytucie Ogrodnictwa, a następnie dostarczono do Instytutu Fizjologii Roślin PAN w Krakowie. W dwóch sezonach wegetacyjnych testowano wpływ konsorcjów mikrobiologicznych, różnych pod względem składu.

W sezonie wegetacyjnym w 2018 roku testowano wpływ suplementacji pszenicy jarej trzema konsorcjami (KSB1, KSB2, KSB3) skomponowanymi na podstawie szczepów bakteryjnych, izolowanych oryginalnie z gleby obszarów pustynnych, półpustynnych i zasolonych, a które dostępne są w bazie SymbioBanku Instytutu Ogrodnictwa pod odpowiednimi numerami akcesyjnymi lub opisowymi (DPB4, DLGB, pszenica 23 i 28, DKB67, DPGB7). W skład poszczególnych konsorcjów wchodziły odpowiednio:

- KSB1 - DPB4 (*Bacillus sp*) oraz DLGB (*Microbacterium sp*);
- KSB2 - pszenica 23 (*Bacillus sp*) oraz pszenica 28 (*Bacillus sp*);
- KSB3 - DKB67 (*Pantoea sp*) oraz DPGB7 (*Pantoea sp*).

W sezonie wegetacyjnym w 2020 roku testowano wpływ suplementacji pszenicy jarej czterema konsorcjami (K1, K2, K3, K4) skomponowanymi na bazie mikroorganizmów natywnych, wyizolowanych z ryzosfery badanych genotypów pszenicy, którym nadano odpowiednie numery akcesyjne (GO – Goplany, TE – Telimeny, SH – Sharki, SM – SMJ 2115). W skład poszczególnych konsorcjów wchodziły odpowiednio:

- K1 - izolaty GOS5B7, GOS5B17b (*Bacillus sp.*, *Bacillus subtilis*);
- K2 - izolaty TES5B7, TES5B10a, TES5B10b-2 (*Streptomyces sp.*, *Streptomyces sp.*, *Streptomyces sp.*);
- K3 – izolaty SHS10B5a, SHS5B14a (*Bacillus megaterium*, *Streptomyces sp.*);
- K4 – izolaty SMS5B3, SMS10B12a (*Bacillus licheniformis*, *Streptomyces sp.*).

Konsorcja mikrobiologiczne przygotowano w formie płynnej zawieszając mikroorganizmy w bulionie tryptonowo-sojowym (TSB). Bakterie hodowano na podłożu PCA (ang. *Plate Count Agar*) o składzie: glukoza 1 g, ekstrakt drożdżowy 2,5 g, pepton K 5 g, agar 15 g, H₂O 1000 g, pH 7,2 ± 0,2. Po 72 h inkubacji w temperaturze 26°C, bakterie przeniesiono do 100 ml 10% TSB o składzie: pepton kazeinowy 1,7 g, pepton sojowy 0,3 g, monohydrat glukozy 0,25 g, NaCl 0,5 g, K₂HPO₄ 0,25 g, H₂O 1000 g. Końcowe pH pożywki ustalono do 7,3 ± 0,2. Zaszczepione podłoże inkubowano w temperaturze 30°C w łaźni wodnej wstrząsanej z prędkością 100 rpm. Po 72 h, 50 ml porcje płynu hodowlanego przeniesiono do 400 ml 10% bulionu TBS w 1000 ml kolbach Erlenmayera. Po kolejnych 72 h inkubacji w temperaturze 30°C w łaźni wodnej z wytrząsaniem przy 100 rpm, stężenie bakterii znormalizowano do 0.7 -

2.5×10^9 jtk \times ml⁻¹, korzystając z metod analizy stężenia za pomocą spektrofotometru (Biowave II, producent Biochrom WPA) przy długości fali 590 nm i posiewu na pożywkę PCA. Mikroorganizmy w formie płynnej aplikowano do podłoża glebowego roślin dwukrotnie w czasie trwania doświadczenia, każdorazowo osięgając stężenie płynnej zawiesiny mikroorganizmów w podłożu ok. 1% (10 ml płynnej zawiesiny na każdy kilogram podłoża). Pierwsza aplikacja prowadzona była po wysadzeniu skiełkowanych ziarniaków do podłoża, drugą dawkę konsorcjów aplikowano w dniu poprzedzającym rozpoczęcie suszy. Kontrolnie zweryfikowano wpływ samej pożywki na wzrost roślin, nie stwierdzono większych zmian w morfologii roślin po zastosowaniu pożywki względem roślin podlewanych wyłącznie wodą.

4.3. Pomiary cech morfologicznych i komponentów plonu

Bezpośrednio po zakończeniu okresu suszy glebowej zebrano po trzy rośliny z każdej z doniczek (łącznie dziewięć powtórzeń biologicznych z każdego obiektu, N=9) celem oznaczenia cech morfologicznych. Pozostałe rośliny pozostawiono w doniczkach do osiągnięcia pełnej dojrzałości. Oznaczenia cech morfologicznych komponentów plonu wykonano dla trzech roślin z każdej doniczki (łącznie dziewięć powtórzeń biologicznych z każdego obiektu, N=9). Oznaczono takie cechy morfologiczne jak: wysokość pędu głównego (H), całkowita liczba liści (NoL), całkowita liczba pędów (NoT), długość kłosa (SL), liczba pięterek kłosa (NoS), liczba ziarniaków (NoG), masa ziarniaków (GY). Po wysuszeniu roślin w suszarce przez 72 godziny w temperaturze 60-65°C, wykonano pomiary suchej masy roślin (DM) przy użyciu wagi laboratoryjnej (Radwag WLC 2/A2/C/2/IO).

Celem oznaczenia cech wzrostu korzeni, system korzeniowy umieszczono na sicie, oczyszczono z gleby poprzez delikatne opłukiwanie wodą. Po osuszeniu korzeni określono ich świeżą masę, a następnie skanowano je przy użyciu skanera korzeniowego EPSON EXPRESSION 10000 XL. Cechy wzrostu korzeni roślin pszenicy tj. RL - długość korzeni, RSA - pole powierzchni korzeni, RD - średnicę korzeni, RV - objętość korzeni i NoRT - liczbę wierzchołków korzeni, określono za pomocą oprogramowania WinRhizo. Następnie korzenie suszono w temperaturze 50°C przez 2 dni i na podstawie pomiarów wagowych (Radwag WLC 3/A2/C/2) określono suchą masę korzeni.

4.4. Określenie stopnia tolerancji genotypów pszenicy jarej na stres suszy glebowej

Współczynnik wrażliwości na suszę (DSI) obliczono na podstawie wartości dwóch parametrów: suchej masy nadziemnej części roślin (DW) oraz masy ziarniaków (GY).

Współczynnik obliczano według następującego wzoru, stosując metodę Golbashy i in. (2010):

$$\text{Drought Susceptibility Index (DSI)} = \frac{1 - \left(\frac{Y_s}{Y_p}\right)}{1 - \left(\frac{\bar{Y}_s}{\bar{Y}_p}\right)}$$

gdzie: Y_s – potencjał plonowania danego genotypu w warunkach stresu suszy, Y_p – potencjał plonowania danego genotypu w warunkach kontrolnych. \bar{Y}_s i \bar{Y}_p średnie wartości plonu wszystkich genotypów, odpowiednio pod wpływem stresu oraz w warunkach kontrolnych.

4.5. Pomiary fluorescencji chlorofilu a

Pomiar fluorescencji chlorofilu *a* przeprowadzono minimum dwukrotnie w trakcie każdego z eksperymentów. Pierwszy pomiar wykonano tuż przed wprowadzeniem ograniczenia w nawodnieniu (rozpoczęcie suszy glebowej), natomiast drugi pomiar, bezpośrednio po zakończeniu okresu suszy. W przypadku doświadczenia, którego celem było określenie intensywności suszy dodatkowy pomiar wykonano po pierwszym tygodniu ograniczenia nawodnienia. Pomiary wykonano przy użyciu fluorymetru (Handy PEA, Hansatech). Przed pomiarami właściwymi wykonano pomiary kalibracyjne dla określenia punktu kompensacji świetlnej i wyznaczenia wartości maksymalnej intensywności światła, w której następuje zamknięcie wszystkich centrów aktywnych. W celu adaptacji liści do ciemności, każdorazowo na liście zakładano klipsy zaciemniające na 20 - 30 minut przed planowanym pomiarem. Pomiaru dokonywano zawsze na najmłodszym, w pełni rozwiniętym liściu, w dwóch powtórzeniach dla danego obiektu (łącznie sześć powtórzeń biologicznych na obiekt; N=6). Za każdym razem pomiary wykonano pomiędzy godziną 10:00 a 12:00.

4.6. Izolacja i identyfikacja mikroorganizmów ryzosferowych

4.6.1. Izolacja mikroorganizmów ryzosferowych pszenicy jarej

Materiał do badań stanowiła gleba ryzosferowa pobrana z warstwy przylegającej do korzeni pszenicy jarej genotypów Goplana, Sharki, SMJ 2115 i Telimena, rosnących w warunkach optymalnego nawadniania oraz w warunkach stresu suszy. Próby gleby ryzosferowej pobrano osobno dla każdego z genotypów pszenicy oraz traktowań, a następnie zawieszono w wodzie destylowanej, w proporcji 1:9 i poddano wytrząsaniu z szybkością 100 rpm przez 45 minut. Z otrzymanej zawiesiny wykonano serię rozcieńczeń (10^{-2} , 10^{-3} , 10^{-4}). Przygotowano szalki Petri'ego (9 mm) z pożywkami wysterylizowanymi uprzednio w autoklawie stołowym

(Prestige Medical 210004, 0.105 MPa, 125°C, 20 minut). Zestaw pożywek obejmował TSA do wzrostu bakterii (Tryptic Soy Agar, 22091 Millipore; skład: 15 g dm⁻³ peptonu kazeinowego, 5 g dm⁻³ peptonu sojowego, 15 g dm⁻³ chlorku sodu, 5 g dm⁻³ agaru) oraz PDA do wzrostu grzybów (Potato Dextrose Agar, 70139 Millipore; skład: 15 g dm⁻³ agaru, 20 g dm⁻³ dekstrozy, 4 g dm⁻³ ekstraktu ziemniaczanego). Oba typy pożywek przygotowano w czterech wariantach, w tym pożywki bez dodatków oraz pożywki z dodatkiem NaCl o trzech stężeniach: 5%, 10% oraz 15%. W warunkach sterylnych rozprowadzono równomiernie 0,1 ml zawiesiny gleby z każdego rozcieńczenia. Szalki z zawiesiną gleby inkubowano 3 dni w temperaturze 26°C, po czym przeprowadzono obserwacje liczby kolonii bakterii i grzybów na pożywkach. Liczebność bakterii i grzybów określono jako jednostki tworzące kolonie w 1g suchej masy podłoża (jtk g⁻¹ s.m.).

4.6.2. Charakterystyka izolatów bakterii względem cech korzystnych dla roślin

Do testów wybrano izolaty bakterii, które uzyskano z korzeni roślin traktowanych stresem suszy i które wykazywały wzrost na pożywce z dodatkiem NaCl: 70 izolatów bakterii, rosnących na pożywce z dodatkiem 5% NaCl oraz 44 izolaty bakterii, rosnących na pożywce z dodatkiem 10% NaCl. Nie uzyskano izolatów z pożywek z dodatkiem 15% NaCl, ponieważ na tych pożywkach wzrost kolonii bakteryjnych był zahamowany. Pojedyncze kolonie bakterii przeniesiono na nowe pożywki TSA (po 6 kolonii). Po inkubacji w temperaturze 26°C przez okres trzech tygodni, uzyskane kolonie bakterii poddano testom w kierunku określenia ich właściwości.

- Test rozpuszczania chityny koloidalnej

Test wykonano na chitynowym podłożu agarowym. Chitynę koloidalną przygotowano poprzez rozpuszczenie 15 g sproszkowanej chityny w 200 ml stężonego HCl. Chitynę przemywano wodą destylowaną, aż zawiesina osiągnęła wartość pH 5,5-6,0. Następnie, 4 g koloidalnej chityny zmieszano z 0,7 g K₂HPO₄, 0,3 g KH₂PO₄, 0,5 g MgSO₄ · 5H₂O, 0,01 g FeSO₄ · 7H₂O, 0,001 g ZnSO₄, 0,001 g MnCl₂, 20 g agaru i 1000 ml wody destylowanej. Roztwór dostosowano do pH 8,0 przy użyciu 50% KOH i autoklawowano. Izolaty zaszczepiono na szalkach Petriego. Produkcję chitynaz obserwowano jako odbarwienie podłoża agarowego.

- Test rozpuszczania związków fosforu

Test wykonano na podłożu agarowym Pikovskaya, zgodnie z Nautiyal (1999). Zaszczepione na płytkach agarowych izolaty inkubowano w 26°C przez okres 14 dni. Szczepy wykazujące zdolność do rozpuszczania fosforanu wytwarzały wyraźną przezroczystą strefę wokół kolonii.

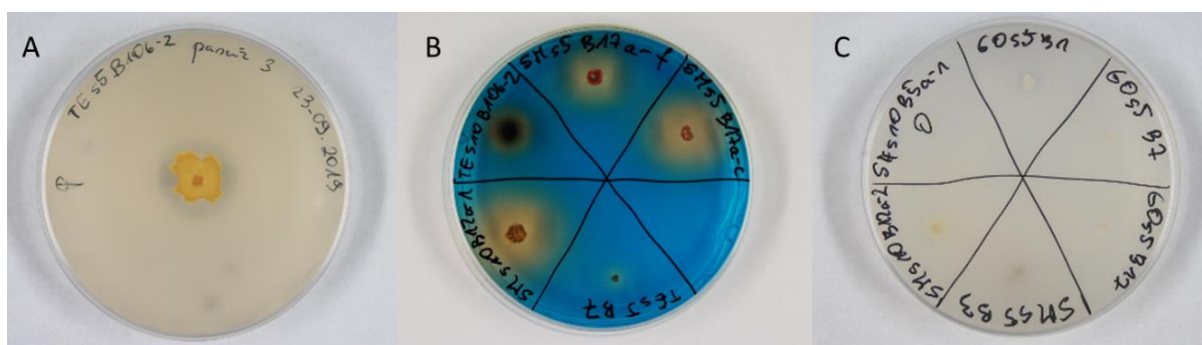
- Test rozpuszczania związków żelaza (II)

Test wytwarzania sideroforów (związków chelatujących jony żelaza) wykonano na podłożu agarowym CAS zgodnie z metodyką Alexander i Zuberer (1991). Zaszczepione na płytkach agarowych izolaty inkubowano w 26°C przez okres 2-3 dni. Szczepy wykazujące zdolność do produkcji sideroforów wytwarzały pomarańczową strefę wokół kolonii.

- Test antagonizmu przeciwko patogenom

Do oceny antagonizmu bakterii wobec patogenów wykorzystano dwa rodzaje podłoży agarowych: bogatą w składniki odżywcze pożywkę PDA i ubogi w składniki odżywcze agar glebowy składający się z 5 g suszonej na powietrzu gleby, 15 g agaru bakteriologicznego oraz 1000 g wody destylowanej. Płytki z PDA lub agarem glebowym zaszczepiono patogenami *Phytophthora cactorum*, *Fusarium oxysporum* (szczep WT42AA1), *Fusarium oxysporum* (szczep WT42AA2), *Verticilium dahliae* (szczep VD1). Szczepienie *P. cactorum* i *F. oxysporum* przeprowadzono przy pomocy krążków agarowych przerośniętych jednym ze szczepów, które umieszczano na środku szalek Petriego. *V. dahliae* zaszczepiano poprzez rozprowadzanie kultur na całej powierzchni płytek agarowych za pomocą bawełnianego wacika z biomasą zeskrobaną z 7-dniowej kultury rosnącej na podłożu PDA. Następnie szalki z patogenami inokulowano punktowo badanymi izolatami za pomocą sterylnej drewnianej wykałaczki i inkubowano w temperaturze 26°C. Zaszczepione płytki z patogenami analizowano co tydzień przez kolejne 21 dni. Izolaty zdolne do syntezy metabolitów toksycznych dla szczepów *P. cactorum* i *F. oxysporum* hamowały lub spowalniały wzrost badanych patogenów. Kolonie izolatów zdolnych do wytwarzania metabolitów toksycznych dla *V. dahliae* były otoczone strefą zahamowania wzrostu grzybów.

Przykładowe zdjęcia szalek z izolatami bakterii przedstawiono na **Rysunku 2**.



Rysunek 2. Test bakterii w kierunku właściwości rozpuszczania związków fosforu (A), wytwarzania sideroforów (B) oraz właściwości chitynolitycznych (C).

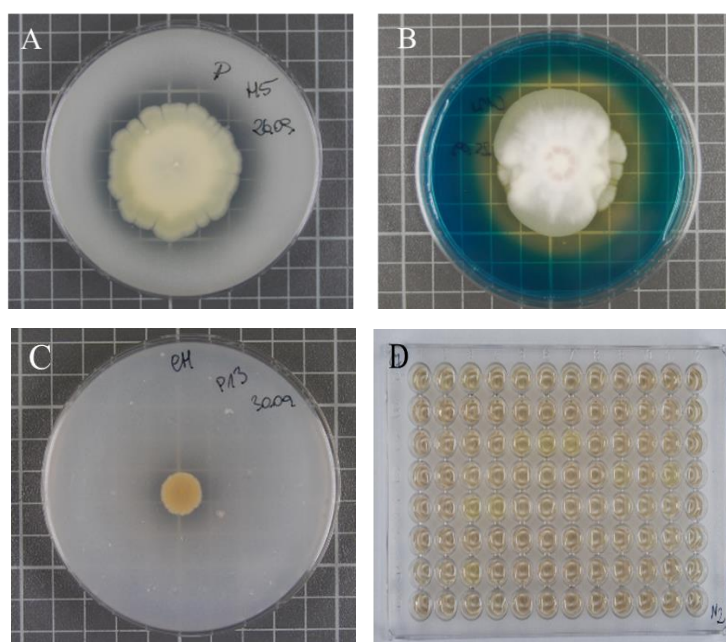
4.6.3. Charakterystyka izolatów grzybowych względem cech korzystnych dla roślin

Do testów wybrano: 133 izolaty grzybów, które uzyskano z korzeni roślin traktowanych suszą i które wykazywały wzrost na pożywce z dodatkiem 15% NaCl; 64 izolaty grzybów z pożywek bez dodatku NaCl, w tym 33 izolaty z ryzosfery roślin traktowanych stresem suszy oraz 31 izolaty z ryzosfery roślin z warunków optymalnego uwodnienia gleby. Ogółem do analiz przeznaczono 197 izolatów grzybów. Wybrane izolaty grzybów przeniesiono pojedynczo na szalki z nową pożywką PDA. Po inkubacji kultur przez 3 tygodnie w temperaturze 26°C przeprowadzono testy w kierunku charakterystyki cech korzystnych dla roślin:

- rozpuszczania chityny koloidalnej (metoda analogiczna do testów izolatów bakteryjnych);
- rozpuszczania związków fosforu (metoda analogiczna do testów izolatów bakteryjnych);
- rozpuszczania związków żelaza II (metoda analogiczna do testów izolatów bakteryjnych);
- wytwarzania auksyny – kwasu indoliloctowego (IAA).

W przypadku testu wytwarzania kwasu indoliloctowego, przygotowano bulion lizogenny z dodatkiem 5 mM l-tryptofanu, zgodnie z Ribeiro i Cardoso (2012), który inokulowano izolatami i inkubowano w 26°C przez 24 h. Po tym czasie próbki wirowano przy ok. 20 600 g. Na płytkę 96-dołkową przeniesiono 500 µl supernatantu, a następnie dodano 250 µl odczynnika Salkovskiego. Po 30 minutach oceniano zmianę koloru, na czerwono-różowe, które wskazywało wytwarzanie IAA z l-tryptofanu.

Przykładowe zdjęcia szalek z izolatami grzybów przedstawiono na **Rysunku 3**.



Rysunek 3. Test grzybów w kierunku właściwości rozpuszczania związków fosforu (A), wytwarzania sideroforów (B), właściwości chitynolitycznych (C), wytwarzania auksyn (D).

4.6.4. Identyfikacja bakterii

Do identyfikacji bakterii technikami analizy DNA wybrano 13 izolatów bakterii, wykazujących cechy korzystne dla roślin. DNA izolowano z kolonii bakteryjnych przy użyciu zestawu komercyjnego GeneMatrix Bacterial & Yeast Genomic DNA Purification Kit (EURx) do izolacji DNA z bakterii i drożdży zgodnie z instrukcją producenta. Stężenie DNA zmierzono spektrofotometrycznie przy długości fali 260 nm i rozcieńczono do 10 ng DNA na 1 µl.

Szczepy bakterii identyfikowano na podstawie analizy sekwencji genu rybosomalnego 16S rRNA (Qian i in., 2009; Charbonneau i in., 2012). W przypadku bakterii dla których podobieństwo sekwencji tego genu jest bardzo duże pomiędzy gatunkami (co uniemożliwia identyfikację gatunku bakterii) stosowano analizę sekwencji kilku genów, warunkujących podstawowe funkcje komórki (Aanensen i Spratt, 2005). Technika była stosowana do charakterystyki i identyfikacji szczepów rodzajów *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas* i *Erwinia* (Andreani i in., 2014; Prabhakar i Bishop, 2014; Krongdang i in., 2017; Refahi i in., 2017) z zastosowaniem amplifikacji genów *rpoB* (polymerase beta subunit), *tuf* (TU elongation factor) i *purH* (phosphoribosylaminoimidazolecarboxamide formyltransferase) (Lane, 1991; Rooney i in., 2009; Andreani i in., 2014; Caamaño-Antelo i in., 2015). **Tabela 1** prezentuje startery stosowane w reakcjach PCR.

Tabela 1. Startery zastosowane do analizy sekwencji genów w genomie bakterii.

Amplifikowany gen	Startery	Literatura
16S rRNA	27F/1492R	Lane, 1991
<i>rpoB</i>	rpoBF/rpoBR	Andreani i in., 2014
<i>tuf</i>	tufGPF/tufGPR	Caamaño-Antelo i in., 2015
<i>purH</i>	purH 70F/ purH 1013R	Rooney i in., 2009

Reakcje przeprowadzono w mieszaninie reakcyjnej (20µl) składającej się z: buforu do PCR (1x), 0,2 mM mieszaniny nukleotydów, 0,2 µM startera, 0.5U polimerazy Thermo Scientific™ DreamTaq™ DNA oraz 20 ng DNA. Reakcje przeprowadzono w termocyklerze S 1000 (BioRad) zgodnie z profilami termicznymi reakcji dla poszczególnych par starterów przedstawionych w **Tabeli 2**.

Tabela 2. Profile termiczne przeprowadzonych reakcji.

Startery	Liczba cykli	Profil termiczny reakcji
27F/1492R	35	94°C x 1 min, 55°C x 1 min, 72°C x 2 min.
rpoBF/rpoBR	30	94°C x 30 s., 60°C x 1 min., 72°C x 1 min.
tufGPF/tufGPR	35	95°C x 30 s, 55°C x 1 min. 72°C x 30 s
purH 70F/ purH 1013R	35	94°C x 30 s, 55°C x 30 s, 72°C x 1 min.

Elektroforezę produktów amplifikacji genu 16S rRNA oraz genów, warunkujących podstawowe funkcje komórki prowadzono w 1,4% żelu agarozowym. Żele wybarwiano w bromku etydyny i wizualizowano w świetle UV. Wielkość produktów oceniano przy użyciu markera Thermo Scientific™ GeneRuler™ 1 kb DNA Ladder. Uzyskane produkty amplifikacji genów poddano sekwencjonowaniu w Genomed S.A. Jakość uzyskanych sekwencji oceniano z użyciem programu BioEdit 7.2. Do analizy wybierano fragment sekwencji o najwyższej jakości. Sekwencje DNA porównano z danymi dostępnymi w bazie NCBI (National Center for Biotechnology Information): https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAM=blastn&PAGE_TYPE=BlastSearch&LINK_LOC=blasthome.

4.6.5. Identyfikacja grzybów

Do identyfikacji grzybów technikami analizy DNA wybrano 31 izolatów grzybów, pochodzących z ryzosfery roślin traktowanych stresem suszy i wykazujących wzrost na pożywce PDA z dodatkiem 15% NaCl (28 izolatów), na pożywce z dodatkiem 5% NaCl (2 izolaty) oraz na pożywce z 10% NaCl (1 izolat). Ponadto, wybrano izolaty grzybów testowane na pożywce bez dodatku NaCl (20 izolatów), w tym pochodzące z ryzosfery roślin traktowanych suszą (12 izolatów) oraz nawadnianych optymalnie (8 izolatów).

Ekstrakcję DNA przeprowadzono z użyciem zestawu Plant & Fungi DNA Purification Kit (EURx) do izolacji DNA z roślin i grzybów zgodnie z instrukcją producenta. Stężenie DNA określono spektrofotometrycznie przy długości fali 260 nm. Sporządzono rozcieńczenie 10 ng DNA na 1 µl. Do identyfikacji grzybów zastosowano analizę regionu ITS (ang. *Internal Transcribed Spacer*) genu kodującego rybosomalny RNA. W reakcji PCR zastosowano startery uniwersalne, takie jak ITS4 (5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3') oraz ITS6 (5'-GAA GGT GAA GTC GTA ACA AGG-3') (White i in., 1990). Reakcje PCR przeprowadzono w 20 µl mieszaniny reakcyjnej zawierającej: bufor do PCR (1x), 0,2 mM mieszaniny nukleotydów, 0,2 µM startera, 0,5U polimerazy Thermo Scientific™ DreamTaq™ DNA oraz 10 ng DNA. Reakcje przeprowadzono w termocyklerze S 1000 (BioRad) w 30 cyklach termicznych: denaturacja w 95°C przez 30 s, przyłączanie starterów w 55°C przez 30 s, wydłużanie w 72°C przez 1 min. Obecność produktu amplifikacji regionu ITS sprawdzano w 1,2% żelu agarozowym, który barwiono w bromku etydyny i wizualizowano w świetle UV. Ocenę jakości sekwencji przeprowadzono z użyciem programu BioEdit (Hall, 2011). Uzyskane sekwencje porównywano do danych zgromadzonych w bazie NCBI (National Center for Biotechnology Information) z użyciem narzędzia BLASTN (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>).

4.6.6. Określenie stopnia kolonizacji korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi

Fragmety korzeni pszenicy pobrano i wybarwiono według metody opracowanej w Zakładzie Mikrobiologii i Ryzosfery Instytutu Ogrodnictwa (Derkowska i in., 2015b). Z przygotowanych korzeni wykonano preparaty mikroskopowe wybierając po 30 fragmentów o długości około 1 cm, które ułożono równolegle na szkiełku podstawowym zawierającym glicerynę i rozgnieciono szkiełkiem nakrywkowym. Przygotowane preparaty histologiczne analizowano przy użyciu mikroskopu Nikon 50i (obiektywy o powiększeniu: 20x, 40x, 60x, 100x). Ocenę stopnia kolonizacji korzeni pszenicy przez arbuskularne grzyby mikoryzowe wykonano metodą Trouvelot i in. (1986). Na podstawie uzyskanych wyników obliczano frekwencję mikoryzową (F) oraz intensywność kolonizacji korzeni (M, m) przy wykorzystaniu programu komputerowego MYCOCALC, dostępnego na stronie internetowej: <http://www2.dijon.inra.fr/mychintec-/Mycocalcprg/download.html>.

4.7. Analiza transkryptomu korzeni roślin pszenicy techniką RNA-seq

Materiał wyjściowy do analizy ekspresji genów techniką RNA-seq stanowiły korzenie dwóch genotypów pszenicy jarej Sharki i Telimeny, rosnących w warunkach suszy glebowej, suplementowanych konsorcjami K2 i K3 (suplementacja prosta lub krzyżowa). **Tabela 3** demonstruje schemat prostej i krzyżowej suplementacji konsorcjami K2 i K3.

Tabela 3. Układ eksperymentalny dla dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy glebowej, suplementowanych konsorcjami konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych K2 lub K3. Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy.

Konsorcjum mikroorganizmów \ Genotyp pszenicy	Sharki	Telimena
K3 z ryzosfery Sharki	suplementacja prosta	suplementacja krzyżowa
K2 z ryzosfery Telimeny	suplementacja krzyżowa	suplementacja prosta

Rośliny rosły w warunkach opisanych w rozdziale 3.2.2, z zastrzeżeniem, że ziarniaki wysadzono do doniczek hodowlanych wypełnionych wermikulitem w celu ułatwienia oczyszczenia korzeni. Bezpośrednio po zbiorze, korzenie zamrożono w ciekłym azocie. Próbkę przechowywano w -80 °C do momentu izolacji RNA. Zamrożone próbki utarto z wykorzystaniem schłodzonych w ciekłym azocie metalowych kulek o średnicy 5mm i młynka kulowego (Retsch MM400, wytrząsanie 1 minuta, 20Hz). Po zakończeniu cyklu, próbki chłodzono w ciekłym azocie przez 30 sekund. Taką procedurę powtórzono trzykrotnie do

całkowitego zhomogenizowania materiału. RNA wyizolowano z wykorzystaniem Spectrum™ Plant Total RNA Kit (Sigma, STRN50-1KT) według instrukcji producenta. Pomiar jakości RNA i wartości RIN wykonano przy pomocy Agilent RNA 6000 Nano Kit oraz Agilent 2100 Bioanalyzer, według instrukcji producenta. RNA uznano za dobrej jakości, gdy parametr A260/280 mieścił się w zakresie 1,8 - 2,1; natomiast A260/230 mieścił się w zakresie 1,8 - 2,0. Wartość RIN dla wybranych próbek zawierała się w przedziale od 8,0 do 8,7.

Wyizolowane próbki RNA przesłano do VIB Nucleomics Core (Gent, Belgia), gdzie przeprowadzono powtórny ocenę jakości próbek, które następnie poddano analizie RNAseq. Dla każdej próbki oznaczono liczbę zasad, liczbę odczytów oraz długość odczytów. Następnie przeprowadzono statystykę dokładności sekwenatora poprzez wyliczenie wyniku jakości Phred (Q). Wynik ten określa prawdopodobieństwo z jakim dana zasada zostanie nieprawidłowo rozpoznana przez sekwenator. Wartość Q obliczono przy użyciu oprogramowania ShortRead 1.40.0, Bioconductor (<http://www.bioconductor.org>; Morgan i in. (2008), ze wzoru:

$$P = 10^{-\frac{Q}{10}}$$

gdzie: P - błąd, Q - wynik jakości Phred.

Dla wszystkich próbek osiągnięto wartość Q30, co wskazuje na wykluczenie z odczytów błędów. Ponadto przy użyciu ShortRead 1.40.0 otrzymano rozkład średniej jakości odczytu określony jako bardzo dobry. Następnie wykonano przyrównanie odczytów do genomu referencyjnego *T. aestivum* L. (IWGSC.48), które obejmowało kroki:

- mapowanie odczytów tj. dopasowanie odczytów do genomu referencyjnego przy użyciu STAR 2.5.2b (Dobin i in., 2013);
- filtrowanie tj. usunięcie odczytów złej jakości (≤ 20) i mapowań wielokrotnych (ang. *non-primary mappings*) przy pomocy Samtools 1.5 (Li i in., 2009);
- sortowanie i indeksowanie przy pomocy Samtools 1.5 (sortowano odczyt według chromosomów i indeksowano otrzymane pliki).

W kolejnym etapie analizy oznaczono poziom ekspresji genów w następujących krokach:

- zliczenie odczytów pokrywających się z cechami genów przy pomocy programu FeatureCounts 1.5.3 (Liao i in., 2014);
- połączenie surowych danych z adnotacją genu referencyjnego;
- oczyszczenie z szumów, poprzez usunięcie 62 670 genów, które wykazały mniej niż jedno zliczenie na milion tzw. geny nieobecne (Robinson i Smyth, 2007);
- znormalizowanie próbki pod względem zawartości par CG przy użyciu pełnej normalizacji kwantylowej z zastosowaniem narzędzia EDASeq Bioconductor (Risso i in., 2011);

- znormalizowanie próbek pod względem rozmiaru biblioteki oraz składu RNA przy użyciu pełnej normalizacji kwantylowej, celem zniwelowania specyficznej zmienności próbek wynikającej z długości biblioteki i składu RNA z zastosowaniem narzędzia EDASeq (Robinson i Oshlack, 2010);
- podzielenie znormalizowanych zliczeń dla każdej próbki przez całkowitą liczbę zliczeń (w milionach), następnie podzielenie dla każdego genu skalowanych zliczeń przez długość genu (w kbp i otrzymanie liczby fragmentów na kilobazę sekwencji genu i na milion fragmentów wielkości biblioteki (FPKM).

Wyboru genów o zróżnicowanej ekspresji dokonano w kolejnych krokach:

- określenie modelu statystycznego eksperymentu;
- testowanie hipotez, czyli obliczenie różnic pomiędzy obiektami;
- korekta otrzymanych wartości p za pomocą testu Benjamini-Hochberg celem kontroli wskaźnika fałszywych odkryć FDR (Benjamini i Hochberg, 1995);
- wybór genów o różnej ekspresji tj. po obliczeniu wartości p zdefiniowanie oparte na wartości p kryterium wyboru genów; wybieranie genów na podstawie wartości $FDR < 0,05$ lub na podstawie $p < 0,001$ (Shi i in., 2006) lub połączeniu obu kryteriów z odcięciem od zmiany krotności, dodatkowo ograniczając wybór genów do genów o bezwzględnym współczynniku $\log_2 > 1$.

Analizę ontologii genów przeprowadzono przy wykorzystaniu narzędzia on-line PantherTM 18.0 (<https://pantherdb.org>; Mi i in., 2019), ograniczając liczbę genów o różnej ekspresji zgodnie z kryterium, dla którego $p < 0,001$ oraz bezwzględna wartość \log_{FC} była wyższa niż jeden. Diagramy Venna wygenerowano z wykorzystaniem narzędzia on-line dostępnego pod adresem: <https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn/> (VIB / UGent Bioinformatics & Evolutionary Genomics).

4.8. Analiza ekspresji genów w liściach pszenicy techniką RT-qPCR.

Materiałem wyjściowym do analizy ekspresji genów był drugi najmłodszy, w pełni rozwinięty liść. Liście pobrano w ilości jednej sztuki na doniczkę, co stanowiło łącznie trzy powtórzenia biologiczne na każdy badany obiekt ($N=3$). Natychmiast po pobraniu materiału liście mrożono w ciekłym azocie. Materiał roślinny do momentu analiz przechowywano w temperaturze -80°C . Zamrożony materiał roślinny utarto w moździerzu w obecności ciekłego azotu. Następnie z 60 mg zmielonej tkanki roślinnej ekstrahowano całkowite RNA, korzystając z Aurum Total RNA Mini Kit (Bio-Rad Laboratories, Inc., nr kat. 732-6820) i postępując

zgodnie z wytycznymi zawartymi w instrukcji producenta. Stężenie oraz czystość wyekstrahowanego RNA zmierzono przy pomocy spektrofotometru BioSpec-nano (Shimadzu, Japonia). RNA uznano za dobrej jakości, kiedy parametr A260/280 mieścił się w zakresie 1,8 - 2,1; natomiast A260/230 mieścił się w zakresie 1,8 - 2,0. Genomowe DNA usunięto za pomocą enzymu DNazy I (Sigma-Aldrich, nr kat. AMPD1), postępując według instrukcji producenta. Próbkę inkubowano z enzymem w temperaturze pokojowej przez 15 minut, następnie dodano Stop Solution (50mM EDTA), aby zatrzymać reakcję. Próbkę podgrzano w temperaturze 70°C przez 10 minut i następnie chłodzono na lodzie. Ponownie wykonano pomiar stężenia RNA przy pomocy spektrofotometru BioSpec-nano (Shimadzu, Japonia). Na bazie RNA syntetyzowano cDNA przy użyciu iScript cDNA synthesis kit (Bio-Rad Laboratories, Inc., nr kat. 1708890) według zaleceń producenta. Reakcję syntezy cDNA przeprowadzono w termocyklerze C1000 (CFX96 Real-Time System, Bio-Rad Laboratories, Inc., USA). Poszczególne etapy syntezy obejmowały: priming (5 min. w 25°C), odwrotną transkrypcję (20 min. w 46°C), inaktywację odwrotnej transkrypcji (1 min. w 95°C), schłodzenie próbek w 4°C. Całkowita objętość przeprowadzanej reakcji stanowiła 20 µl.

Część starterów zaprojektowano przy pomocy oprogramowania Primer-BLAST dostępnego on-line w ramach bazy danych NCBI. Startery użyte jako referencyjne wybrano na podstawie publikacji (Paolacci i in., 2009), gdzie autorzy zaproponowali najlepsze geny referencyjne dla pszenicy, rosnącej w zmiennych warunkach atmosferycznych oraz geny o stabilnym poziomie ekspresji w zależności od stadiów rozwojowych rośliny. Jako gen referencyjny wybrano gen białka podobnego do inhibitora RNazy L, ze względu na stabilny poziom ekspresji na różnych etapach rozwoju rośliny oraz stabilność ekspresji w zmiennej temperaturze wzrostu roślin. W badaniach wykorzystano również geny markerowe stresu suszy, wybrane na podstawie danych literaturowych, w tym gen kodujący białko rodziny czynników transkrypcyjnych MYB (startery według Ergen i Budak (2009) oraz gen *DHN14* (Christov i in., 2007). Pozostałe geny wybrano z grupy genów zaangażowanych w odpowiedź na stres oksydacyjny, syntezę cukrów lub funkcjonowanie PSII i zaprojektowano dla nich startery przy pomocy Primer-BLAST.

Specyficzność każdej pary starterów została sprawdzona przy pomocy termocyklera w teście topnienia starterów. W każdym przypadku, gdzie para starterów dawała więcej niż jeden pik amplikonu na generowanym przez urządzenie wykresie, para starterów była odrzucana. Sekwencje poszczególnych par starterów zaprezentowano w **Tabeli 4**.

Tabela 4. Sekwencje starterów wykorzystanych w analizach ekspresji genów pszenicy jarej.

Nazwa	Typ (Forward/Reverse)	Sekwencja (5'-3')
<i>DHN14</i>	F	CGGAGTTACCGGCGAGAACA
	R	CCATGAAAGCTTAAACCCAGATGT
<i>Myb</i>	F	TGTGAGCCCACCAATGACTA
	R	GCAGGAGCTTACGCAACATT
<i>DHAR</i>	F	CGTCAGTAACAAGGCCGACT
	R	ACTCAGGAGGGGTCACAAGT
<i>SOD</i>	F	TACGTCGCCCACTACAACAAG
	R	AGATCCTTGTAAGCACCTCT
<i>SOD1</i>	F	ACGACGGTGAACGTTTCGTAT
	R	TCAGGCCAACAACACCACAT
<i>tAPX</i>	F	TTGAGGAAACCGGTGGACCC
	R	TGCTGAGTTTAGCATGGGCT
<i>CAT</i>	F	TCATAGTGCCTTCTCCACC
	R	CGAACCGCTCCTCATAGTCC
<i>D1</i>	F	CAACAGCAATCCAAGGACGC
	R	AAGTACAAGCCTGTGGGGTC
<i>D2</i>	F	GGTTCTTTGCGCCGAGTTTT
	R	ACGCACGAATACCCTCGTTT
<i>CBP3</i>	F	GTTTCATCTCACTGAGCTCGC
	R	ATAAACTACAGAAGGGGCTGGG
<i>CBP5</i>	F	TCATCTCACTGAGCTCGCAGG
	R	GTCGAAGAGGTTCTCTACGGGC
<i>Wcab</i>	F	TGTCTTCCCTGAGTTGCTCG
	R	CTGGGTAGAGTGGGTCAACG
<i>SSIII</i>	F	CCACATTGCCGTTGAGATGG
	R	AGTTCGGTGAATTGCGTGCT

Reakcję RT-qPCR przeprowadzono w roztworze o składzie: 5,5 µl woda (Ultra Pure DEPC, Invitrogen, USA), 7,5 µl SsoFast Eva Green Supermix (Bio-Rad Laboratories, Inc., nr kat. 172-5200), 0,5 µl startery (forward oraz reverse) i 1 µl cDNA. Reakcję przeprowadzono w termocyklerze C1000 (CFX96 Real-Time System, Bio-Rad Laboratories, Inc., USA). Pojedynczy cykl reakcji składał się z: denaturacji w 95°C przez 10 s, przyłączenia starterów w 60°C przez 15 s, syntezy DNA w 72°C przez 20 s, odczytu w 79°C przez 1 s. Całkowita reakcja Real-Time qPCR obejmowała około 50 cykli. Dane opracowano według metody Pfaffl (2001, 2007), umożliwiającej uzyskanie względnej ekspresji genów w badanych próbkach.

4.9. Analiza statystyczna

Statystykę obliczono przy pomocy oprogramowania Statistica 13.1 StatSoft, Polska. W pracy wykorzystano wieloczynnikowy test ANOVA z testem post-hoc Duncana lub HSD odpowiednio dla grup o równej lub różnej liczebności. Ponadto wykorzystano test korelacji Pearsona oraz test T-Studenta. Wyniki porównań uznano za statystycznie istotne przy $p \leq 0,05$.

5. Wyniki

5.1. Tolerancja suszy glebowej pszenicy jarej zależna od genotypu

W badaniach opublikowanych przez Grzesiak i in. (2019b) określono poziom wrażliwości dwudziestu genotypów pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.) na stres spowodowany ograniczeniem dostępności wody w glebie (susza glebowa) stosując metodę Golbasha i in. (2010) oraz wskaźnik wrażliwości na suszę DSI (*ang. Drought Susceptibility Index*). Wysokie wartości wskaźnika DSI opisywały wysoką wrażliwość roślin, natomiast niskie wartości DSI informowały o wysokiej tolerancji roślin na stres suszy glebowej.

W modelu eksperymentalnym zastosowanym w niniejszej pracy wytypowano genotypy pszenicy jarej, skrajne względem wrażliwości na suszę stosując wskaźnik DSI. Pozwoliło to na zaprojektowanie modelu badawczego dla analiz fizjologicznych, i genetycznych przedstawionych w kolejnych etapach pracy doktorskiej.

Wskaźniki DSI wyliczono oddzielnie dla suchej masy części wegetatywnej roślin (DSI DW) oraz plonu ziarna (DSI GY). Genotypy pszenicy jarej Telimena, Scirocco, Goplana, których wartość DSI DW wynosiła odpowiednio 1,219; 1,316; 1,262 oraz wartość DSI GY wynosiła odpowiednio 1,552; 1,253; 1,373; wytypowano jako genotypy potencjalnie wrażliwe. Genotypy pszenicy jarej Sharki, Struna, SMJ 2115, których wartość DSI DW wynosiła odpowiednio 0,909; 0,554; 0,524 oraz wartość DSI GY wynosiła odpowiednio 0,933; 0,65; 0,508; wytypowano jako genotypy potencjalnie tolerancyjne względem stresu suszy (**Tabela 5**). Genotyp TDOZ 1508, pomimo bardzo niskich wartości DSI DW oraz DSI GY nie został uwzględniony w badaniach ze względu na niski procent kiełkowania ziarniaków.

Tabela 5. Wskaźnik wrażliwości na suszę dla dwudziestu genotypów pszenicy. DSI obliczono na podstawie suchej masy (DSI DW) oraz plonu ziarna (DSI GY) dla roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy (Grzesiak i in. 2019b). Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki wytypowano jako model eksperymentalny do dalszych badań; kolor zielony czcionki – genotypy potencjalnie tolerancyjne, czerwony kolor czcionki - genotypy potencjalnie wrażliwe na stres suszy.

Genotyp	DSI DW	DSI GY
TDOZ 1508	0,273	0,616
SMJ 2115	0,524	0,508
Struna	0,554	0,65
Tonika	0,824	1,362
Sharki	0,909	0,933
Cornetto	0,974	0,952
SMJ 1314	0,978	0,784
Harenda	0,981	0,884
TDOZ 1384	1,033	0,774
Ostka smolicka	1,038	0,781
Kandela	1,064	0,918
TDOZ 1403	1,086	1,526
Tybalt	1,101	0,949
Mandaryna	1,116	0,951
Jarlanka	1,125	0,86
Arabella	1,126	1,063
SMJ 3016	1,158	0,865
Goplana	1,262	1,253
Telimena	1,291	1,552
Scirocco	1,316	1,373

5.2. Efektywność fotosyntezy pszenicy w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy

Analiza i parametry fluorescencji chlorofilu *a* określają funkcjonowanie aparatu fotosyntetycznego i stan fizjologiczny roślin na poziomie procesu fotosyntezy.

Celem eksperymentów było: 1/ określenie korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI z parametrami fluorescencji chlorofilu *a*; 2/ potwierdzenie prawidłowości wyboru genotypów tolerancyjnych i wrażliwych na suszę do modelu eksperymentalnego; 3/ scharakteryzowanie mechanizmów odpowiedzialnych za utrzymanie efektywnego procesu fotosyntezy w warunkach stresu suszy; w tym porównanie efektu fizjologicznego suszy w okresie wczesnej wiosny (relatywnie niskie temperatury) i późnej wiosny (relatywnie wysokie temperatury).

Pomiary fluorescencji chlorofilu *a* przeprowadzono dla roślin rosnących w warunkach optymalnej wilgotności gleby (kontrolnych, tj. 70% PPW) i roślin poddanych stresowi suszy

(połowa optymalnej dawki wody, tj. 35% PPW) oraz w okresie wiosny wczesnej (niskie temperatury powietrza) i późnej (wysokie temperatury powietrza). Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przeliczono na jedno fotochemicznie aktywne centrum reakcji (RC) fotosystemu II (PSII), biorące udział w redukcji plastochinonu (Q_A), lub na jednostkę powierzchni wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Do analiz wybrano parametry:

- ✓ przepływ zaabsorbowanej energii przez jedno aktywne centrum reakcji, ABS/RC;
- ✓ absorpcję energii przeliczoną na powierzchnię fotosyntetyzującej próbki, ABS/CSm;
- ✓ wychwytywanie energii przez jedno aktywne centrum reakcji, TRo/RC;
- ✓ przepływ energii przez PSII fotosyntetyzującej próbki, TRo/CSm;
- ✓ szybkość transportu elektronów przez jedno aktywne centrum reakcji, ETo/RC;
- ✓ transport elektronów przez PSII fotosyntetyzującej próbki, ETo/CSm;
- ✓ rozpraszanie energii nieprzechwyconej przez centrum reakcji w postaci ciepła, DIo/RC;
- ✓ rozpraszanie energii wzbudzenia w postaci ciepła przez PSII przeliczone na jednostkę fotosyntetyzującej próbki, DIo/CSm;
- ✓ gęstość centrów reakcji redukujących plastochinon Q_A , RC/CSm;
- ✓ wskaźnik funkcjonowania PSII w stosunku do absorpcji, PI_{ABS} ;
- ✓ maksymalną wydajność PSII, F_v/F_m .

5.2.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas wczesnej wiosny

Pierwszy eksperyment prowadzony był w okresie od marca do maja 2017 roku w warunkach relatywnie niskiej temperatury powietrza (średnia najniższa i najwyższa temperatura w tym okresie wynosiła odpowiednio 6,2 °C i 15,4 °C).

5.2.1.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych podczas wczesnej wiosny

W Tabeli 6 przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla **dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz niskiej temperaturze powietrza**. Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje słabe zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów w obrębie analizowanej grupy genotypów pszenicy jarej. Różnice statystycznie istotne pomiędzy genotypami stwierdzono jedynie w nielicznych przypadkach dla poszczególnych parametrów. Mając na względzie uszeregowanie genotypów względem rosnących wartości parametru DSI DW najbardziej odbiegającymi genotypami w analizowanej grupie były TDOZ 1508, Tonika, TDOZ 1403 oraz SMJ 3016.

Tabela 6. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnej dawki wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone kolorem czcionki wytypowano jako model eksperymentalny do dalszych badań; kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy, czerwony kolor czcionki - genotypy wrażliwe. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor żółty intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wyniki oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie wg testu Duncana, $p < 0,05$.

Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
TDOZ 1508			2,23	f	2507	bc	1,87	i	2096	bcd	1,19	f	1336	abc	0,37	f	411	g	1131	a	4,12	a	0,83	a-d
SMJ 2115			2,56	bcd	2548	abc	2,11	d-g	2097	bcd	1,36	bcd	1356	abc	0,45	cde	450	a-f	998	b-f	3,41	bc	0,82	b-e
Struna			2,51	cde	2625	abc	2,07	fg	2163	a-d	1,35	bcd	1411	ab	0,44	cde	462	abc	1048	a-d	3,58	abc	0,82	b-e
Tonika			2,61	bc	2506	bc	2,12	d-g	2035	cd	1,25	e	1204	de	0,49	abc	471	ab	962	d-g	2,44	e	0,81	e
Sharki			2,59	bcd	2562	abc	2,12	c-g	2103	bcd	1,35	bcd	1337	abc	0,46	bcd	459	abc	994	b-f	3,18	bc	0,82	b-e
Cornetto			2,57	bcd	2659	ab	2,14	c-g	2215	abc	1,38	abc	1432	ab	0,43	cde	445	b-f	1039	a-d	3,58	abc	0,83	a-d
SMJ 1314			2,61	bc	2550	abc	2,15	c-f	2105	bcd	1,35	bcd	1324	a-d	0,46	cde	445	b-f	983	c-f	3,19	bcd	0,82	b-e
Harenda			2,71	ab	2663	ab	2,24	abc	2204	abc	1,40	abc	1376	abc	0,47	bcd	458	a-d	985	c-f	2,98	b-e	0,83	b-e
TDOZ 1384			2,66	bc	2476	c	2,20	b-e	2044	cd	1,43	a	1333	abc	0,47	bcd	431	d-g	931	efg	3,36	bc	0,83	b-e
Ostka smolicka			2,87	a	2543	abc	2,34	a	2085	bcd	1,41	ab	1261	cde	0,52	ab	458	a-e	896	fg	2,52	de	0,82	de
Kandela			2,72	ab	2630	abc	2,23	bcd	2156	a-d	1,38	abc	1340	abc	0,49	abc	474	a	968	d-g	2,92	cde	0,82	cde
TDOZ 1403			2,35	ef	2496	bc	1,93	hi	2048	cd	1,24	ef	1319	a-d	0,42	def	448	a-f	1062	a-d	3,60	abc	0,82	cde
Tybalt			2,56	bcd	2510	bc	2,11	d-g	2069	cd	1,33	cd	1308	bcd	0,45	cde	441	c-f	983	c-f	3,19	bcd	0,82	b-e
Mandaryna			2,51	cde	2709	a	2,09	efg	2262	ab	1,34	bcd	1451	a	0,41	def	447	b-f	1081	abc	3,65	ab	0,83	abc
Jarlanka			2,59	bc	2574	abc	2,14	c-g	2128	a-d	1,37	abc	1369	abc	0,45	cde	446	b-f	998	b-f	3,39	bc	0,83	b-e
Arabella			2,49	cde	2547	abc	2,07	fg	2122	a-d	1,30	de	1333	abc	0,42	def	426	fg	1028	b-e	3,43	bc	0,83	a-d
SMJ 3016			2,85	a	2456	c	2,31	ab	2000	d	1,36	bcd	1187	e	0,54	a	455	a-e	878	g	2,41	e	0,81	e
Goplana			2,56	bcd	2574	abc	2,10	d-g	2118	a-d	1,36	bcd	1366	abc	0,45	cde	456	a-e	1008	b-e	3,33	bc	0,82	b-e
Telimena			2,52	cd	2714	a	2,12	c-g	2286	a	1,34	cd	1442	a	0,40	ef	428	fg	1078	abc	3,64	abc	0,84	a
Scirocco			2,41	de	2628	abc	2,02	gh	2197	abc	1,33	cd	1449	a	0,40	ef	431	efg	1092	ab	4,16	a	0,84	ab

W Tabeli 7 przedstawiono współczynniki korelacji wyliczone pomiędzy parametrem DSI DW lub DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz niskiej temperaturze powietrza. Nie stwierdzono statystycznie istotnej korelacji pomiędzy wartościami DSI DW oraz DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a*. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od -0,2 do 0,38 oraz od -0,3 do 0,26, odpowiednio dla DSI DW oraz DSI GY. Można stwierdzić, że DSI DW oraz DSI GY korelowały z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nikle, słabo, bądź przeciętnie. W warunkach optymalnego nawodnienia i niskiej temperaturze powietrza sprawność procesu fotosyntezy poszczególnych genotypów pszenicy była na podobnym poziomie i nie korelowała ze stopniem tolerancji bądź wrażliwości genotypów względem stresu suszy glebowej. Wśród parametrów można wyróżnić jedynie parametry przeliczone na jedno centrum aktywne, które opisują wczesne etapy fotosyntezy tj. ABS/RC, TRo/RC oraz ETo/RC. Wskazane parametry pozytywnie korelowały z DSI DW oraz negatywnie z DSI GY.

Tabela 7. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno fotochemiczne czynne centrum reakcji PSII (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,64	0,31	0,23	0,35	0,21	0,38	0,11	0,14	0,05	-0,20	-0,14	0,15
	GY		1,00	-0,24	0,19	-0,23	0,19	-0,30	0,10	-0,23	-0,03	0,26	0,09	0,16

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

W Tabeli 8 przedstawiono korelacje wyliczone pomiędzy parametrem DSI DW lub DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej (wytypowanych jako model do badań), rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz wysokiej temperaturze powietrza. Wartości korelacji były wyższe niż wcześniej

wyliczone dla 20 genotypów i zawierały się w zakresach od -0,66 do 0,63 oraz od -0,73 do 0,76, odpowiednio dla DSI DW oraz DSI GY. Wartości korelacji, pomimo braku istotności statystycznej, zaliczono do korelacji nikłych, słabych, przeciętnych i wysokich. W przeciwieństwie do wartości korelacji obliczonych dla dwudziestu genotypów pszenicy (Tabela 7), w przypadku sześciu genotypów (Tabela 8), współczynniki korelacji poszczególnych parametrów fluorescencji chlorofilu *a* były zbieżne dla DSI DW lub DSI GY; w obu przypadkach dodatnie, bądź ujemne.

Najsilniejsze dodatnie korelacje pomiędzy współczynnikami DSI (DW oraz GY) oraz parametrami fluorescencji chlorofilu *a* obliczono dla parametrów ABS/C_{Sm}, TRo/C_{Sm}, ETo/C_{Sm}, RC/C_{Sm}, PI_{ABS} oraz Fv/Fm. Dla tych parametrów korelacje mieściły się w zakresie od 0,39 do 0,76. Najsilniejsze ujemne korelacje występowały pomiędzy współczynnikami DSI (DW oraz GY) a parametrami ETo/RC, DIo/RC i DIo/C_{Sm}. Wartości korelacji DSI DW z ETo/RC, DIo/RC, DIo/C_{Sm} wynosiły odpowiednio -0,58; -0,60; -0,66; natomiast dla DSI GY wynosiły odpowiednio -0,64; -0,71; -0,73.

Tabela 8. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (C_{Sm}). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/C _{Sm}	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	C _{Sm}	RC	C _{Sm}	RC	C _{Sm}	RC	C _{Sm}			
DSI	DW	1,00	0,97	-0,39	0,47	-0,14	0,53	-0,58	0,45	-0,60	-0,66	0,50	0,39	0,63
	GY		1,00	-0,41	0,66	-0,09	0,71	-0,64	0,58	-0,71	-0,73	0,61	0,42	0,76

r >

0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
------	------	------	------	------

r <

-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90
-------	-------	-------	-------	-------

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach optymalnej wilgotności gleby i niskiej temperaturze powietrza, genotypy potencjalnie wrażliwe na suszę charakteryzowała relatywnie wysoka absorpcja fotonów (ABS/RC i TRo/RC dla 20 genotypów oraz ABS/CSm i TRo/CSm dla sześciu genotypów), efektywny transport elektronów (odpowiednio ETo/RC i ETo/CSm), wyższa gęstość centrów reakcji (RC/CSm dla sześciu genotypów), oraz efektywność funkcjonowania PSII (PI_{ABS} oraz Fv/Fm dla sześciu genotypów). Jednocześnie mechanizmy rozproszenia energii przeliczone na centrum reakcji i fotosyntetyzującą próbkę były niższe niż dla genotypów tolerancyjnych (DIo/RC i DIo/CSm dla sześciu genotypów).

5.2.1.2. Efektywność fotosyntezy w warunkach suszy podczas wczesnej wiosny

W Tabeli 9 przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach suszy glebowej tj. obniżonej o połowę dawki wody oraz niskiej temperaturze powietrza. Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje słabe zróżnicowanie wartości uzyskanych dla poszczególnych parametrów w obrębie analizowanej grupy genotypów pszenicy jarej. Różnice statystycznie istotne pomiędzy genotypami stwierdzono w nielicznych przypadkach dla poszczególnych parametrów, w tym dla wartości wskaźnika PI_{ABS} . Wartości tego parametru były niższe u roślin wytypowanych jako wrażliwe na stres suszy. Pomimo, że nie wykazano istotności statystycznej, wskaźniki DIo/RC , DIo/CSm , były wyższe, natomiast RC/CSm i Fv/Fm niższe, dla roślin wrażliwych na stres suszy.

Tabela 9. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach obniżonej o połowę dawki wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wyniki oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie wg testu Duncana, $p < 0,05$.

Genotyp	DSI		ABS			TRo			ETo			DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm								
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm												
TDOZ 1508			2,96	bc	1890	c	2,23	e	1448	d	1,21	c	808	f	0,74	b	442	c	663	cd	1,59	d	0,76	ab
SMJ 2115			3,15	bc	2532	ab	2,49	a-e	2033	abc	1,43	ab	1193	a-d	0,65	b	499	bc	832	abc	2,17	a-d	0,80	a
Struna			2,91	bc	2678	a	2,38	b-e	2201	a	1,46	a	1351	a	0,53	b	477	bc	936	a	2,62	a	0,82	a
Tonika			6,13	a	1939	c	2,74	a	1009	e	0,85	e	328	h	3,39	a	930	a	361	e	0,12	e	0,49	c
Sharki			3,07	bc	2611	a	2,51	a-d	2136	abc	1,51	a	1296	a-d	0,57	b	475	bc	861	ab	2,40	abc	0,82	a
Cornetto			2,96	bc	2593	a	2,43	b-e	2130	abc	1,53	a	1341	ab	0,53	b	463	bc	885	ab	2,71	a	0,82	a
SMJ 1314			3,25	bc	2475	ab	2,55	a-d	1967	abc	1,40	ab	1094	cde	0,70	b	508	bc	788	abc	1,74	cd	0,79	a
Harenda			3,02	bc	2489	ab	2,43	b-e	2013	abc	1,45	a	1203	a-d	0,59	b	476	bc	844	ab	2,25	a-d	0,81	a
TDOZ 1384			2,82	c	2426	ab	2,32	cde	1993	abc	1,49	a	1284	a-d	0,50	b	433	c	860	ab	2,97	a	0,82	a
Ostka smolicka			3,23	bc	2466	ab	2,56	a-d	1967	abc	1,42	ab	1096	cde	0,66	b	499	bc	772	abc	1,61	cd	0,80	a
Kandela			2,92	bc	2613	a	2,40	b-e	2154	ab	1,49	a	1339	ab	0,52	b	459	bc	910	ab	2,73	a	0,82	a
TDOZ 1403			3,68	b	1840	c	2,51	a-d	1337	d	1,06	d	602	g	1,16	b	503	bc	542	d	0,72	e	0,71	b
Tybalt			3,20	bc	2561	ab	2,56	a-d	2058	abc	1,41	ab	1147	a-e	0,64	b	503	bc	820	abc	1,78	bcd	0,80	a
Mandaryna			2,83	c	2555	ab	2,31	de	2093	abc	1,44	ab	1307	abc	0,52	b	462	bc	917	ab	2,81	a	0,82	a
Jarlanka			3,43	bc	2509	ab	2,63	ab	1968	abc	1,39	ab	1077	de	0,80	b	541	b	764	abc	1,62	cd	0,78	a
Arabella			3,04	bc	2275	b	2,41	b-e	1820	c	1,49	a	1136	a-e	0,63	b	455	bc	769	abc	2,42	abc	0,80	a
SMJ 3016			2,96	bc	2558	ab	2,43	b-e	2103	abc	1,48	a	1288	a-d	0,53	b	456	bc	871	ab	2,54	ab	0,82	a
Goplana			3,30	bc	2394	ab	2,50	a-e	1853	bc	1,30	bc	979	ef	0,80	b	540	b	759	bc	1,45	d	0,77	a
Telimena			3,28	bc	2513	ab	2,60	abc	2000	abc	1,46	a	1129	b-e	0,68	b	512	bc	776	abc	1,65	cd	0,80	a
Scirocco			3,29	bc	2519	ab	2,61	ab	2006	abc	1,44	ab	1111	cde	0,68	b	513	bc	772	abc	1,54	d	0,79	a

W Tabeli 10 przedstawiono korelacje wyliczone pomiędzy parametrem DSI DW lub DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach suszy glebowej oraz niskiej temperaturze powietrza. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI DW i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od -0,12 do 0,39, oraz były odpowiednio wyższe dla DSI GY, mieszcząc się w zakresie od -0,56 do 0,52. Można stwierdzić, że DSI DW korelowało z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nikle, słabo bądź przeciętnie, natomiast DSI GY przeciętnie lub wysoko. W warunkach suszy i niskiej temperatury powietrza sprawność procesu fotosyntezy dwudziestu genotypów pszenicy nie korelowała istotnie ze stopniem tolerancji bądź wrażliwości na suszę opisaną przyrostem suchej masy DSI DW, jednak wśród parametrów można wyróżnić parametr TRo/RC, który pozytywnie korelował z tym wskaźnikiem. Natomiast stwierdzono istotną statystycznie dodatnią korelację DSI GY z parametrami ABS/RC, TRo/RC, oraz istotną statystycznie ujemną korelację z parametrami ETo/CSm, RC/CSm, PI_{ABS}.

Tabela 10. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach obniżonej o połowę dawki wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne Q_A (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		D ₁₀		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,64	-0,04	0,27	0,39	0,23	0,22	0,14	-0,12	-0,03	0,10	-0,02	0,14
	GY		1,00	0,46	-0,34	0,52	-0,41	-0,41	-0,48	0,41	0,41	-0,51	-0,56	-0,44

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

W Tabeli 11 przedstawiono korelacje wyliczone pomiędzy parametrem DSI DW lub DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy (wytypowanych jako model do dalszych badań), rosnących w warunkach suszy oraz niskiej temperaturze powietrza. Wartości korelacji były wyższe niż wcześniej wyliczone dla 20 genotypów

i zawierały się w zakresach od -0,87 do 0,83 oraz od -0,81 do 0,79, odpowiednio dla DSI DW oraz DSI GY. Wartości korelacji, zaliczono do korelacji słabych, przeciętnych, wysokich i bardzo wysokich. W odniesieniu do wartości korelacji obliczonych dla dwudziestu genotypów pszenicy (**Tabela 10**), w przypadku sześciu genotypów (**Tabela 11**), współczynniki korelacji poszczególnych parametrów fluorescencji chlorofilu *a* były bardziej zbieżne dla DSI DW i DSI GY; w obu przypadkach dodatnie, bądź ujemne. Co istotne, wyniki korelacji dla sześciu genotypów, uzyskane pomiędzy dwoma współczynnikami DSI (DW oraz GY) a parametrami fluorescencji chlorofilu *a*, były analogiczne, jak te uzyskane dla DSI GY, w przypadku, gdy analizowano dwadzieścia genotypów.

Dla DSI DW wyliczono istotną statystycznie korelację dodatnią z ABS/RC na poziomie 0,83 oraz korelację ujemną z RC/CSm i PI_{ABS}, odpowiednio -0,83 i -0,87. We wszystkich przypadkach korelacje można zaliczyć do bardzo wysokich. Pomimo silnych korelacji dla DSI GY i parametrów fluorescencji chlorofilu *a* nie stwierdzono korelacji istotnych statystycznie.

Tabela 11. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach obniżonej o połowę dawki wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		Dlo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,97	0,83	-0,66	0,79	-0,67	-0,33	-0,74	0,68	0,69	-0,83	-0,87	-0,64
	GY		1,00	0,77	-0,54	0,79	-0,56	-0,21	-0,64	0,57	0,61	-0,76	-0,81	-0,54

$r >$ 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90

$r <$ -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach suszy i w niskiej temperaturze powietrza, indywidualne genotypy charakteryzowała relatywnie duża elastyczność poszczególnych mechanizmów związanych z funkcjonowaniem PSII i fotosyntezy dla przyrostu suchej biomasy organów wegetatywnych (DSI DW dla pędów, liści). W kontekście plonu (DSI GY) i częściowo przyrostu suchej masy organów wegetatywnych, dla genotypów wrażliwych (szczególnie

rozpatrywanych w obrębie wyselekcjonowanych dla modelu eksperymentalnego) stwierdzono większą absorpcję fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC), jednak obniżoną absorpcję na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej (ABS/CSm, TRo/CSm), jako efekt zmniejszonej gęstości centrów reakcji (RC/CSm). Spowodowało to obniżoną efektywność transportu wybitych elektronów (ETo/RC, ETo/CSm). Pomimo uruchomienia mechanizmów ochronnych dla PSII tj. rozproszenia energii nieprzechwyconej przez centrum reakcji (DIO/RC) i rozpraszania energii wzbudzenia przez PSII fotosyntetyzującej próbki (DIO/CSm), ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS} , Fv/Fm) były obniżone w konsekwencji prowadząc do zmniejszenia plonu. Stąd, specyficzna modyfikacja (indukcja/inhibicja) poszczególnych mechanizmów fotosyntetycznych i wpływ tej modyfikacji może być istotny dla plonu w warunkach suszy (wrażliwość genotypów na suszę w kontekście plonu).

5.2.1.3. Porównanie efektywności fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas wczesnej wiosny

W Tabeli 12 przedstawiono **względne wartości** parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla **dwudziestu genotypów pszenicy**, rosnących w **niskiej temperaturze powietrza**. Wartości obliczono jako procent wartości uzyskanych w **warunkach suszy** w odniesieniu do wartości uzyskanych w **warunkach optymalnego nawodnienia**.

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje trzy typy różnicowania wartości parametrów po zastosowaniu suszy: 1/ wartości względne były wyższe w przeliczeniu na jedno centrum aktywne (ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC) i niższe lub nie zmieniały się w odniesieniu do jednostki powierzchni fotosyntetyzującej (ABS/CSm, TRo/CSm, ETo/CSm); 2/ wartości względne były znacząco wyższe w przeliczeniu na jedno centrum aktywne i nieznacznie wyższe w odniesieniu na jednostkę powierzchni fotosyntetyzującej (odpowiednio: DIO/RC i DIO/CSm); 3/ wartości względne były obniżone (RC/CSm, PI_{ABS} , Fv/Fm).

Mając na względzie uszeregowanie genotypów względem rosnących wartości parametru DSI DW najbardziej odbiegającymi genotypami w analizowanej grupie były TDOZ 1508, Tonika, TDOZ 1403 oraz SMJ 3016.

Tabela 12. Względne wartości poszczególnych parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w niskiej temperaturze powietrza. Wartości obliczono jako procent wartości uzyskanych w warunkach suszy w odniesieniu do wartości dla optymalnej wilgotności gleby. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność koloru odpowiada wizualizacji wartości poszczególnych parametrów w formatowaniu warunkowym. Formatowanie przeprowadzono osobno dla kolumn DSI DW i DSI GY (skala dwukolorowa: kolor żółty-biały); kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Formatowanie przeprowadzono dla wszystkich komórek w kolumnach tabeli z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* (skala trójkolorowa: kolor czerwony-biały-zielony); czerwony kolor oznacza obniżenie względnej wartości; zielony kolor oznacza podwyższenie względnej wartości; kolor biały oznacza wartość środkową, równą 100; kolor intensywny – większa zmiana względem wartości środkowej.

Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CS m	PI _{ABS}	Fv/Fm
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
TDOZ 1508			133	75	119	69	102	60	200	108	59	55	91
SMJ 2115			123	99	118	97	105	88	143	111	83	75	97
Struna			116	102	115	102	108	96	119	103	89	87	100
Tonika			235	77	129	50	68	27	688	197	37	19	60
Sharki			119	102	118	102	112	97	122	104	87	84	100
Cornetto			115	97	114	96	110	94	123	104	85	82	99
SMJ 1314			124	97	118	93	104	83	152	114	80	70	96
Harenda			112	93	109	91	103	87	126	104	86	82	98
TDOZ 1384			106	98	106	97	104	96	108	100	92	92	99
Ostka													
smolicka			112	97	109	94	101	87	126	109	86	79	97
Kandela			107	99	108	100	108	100	105	97	94	97	100
TDOZ 1403			156	74	130	65	86	46	273	112	51	45	86
Tybalt			125	102	121	99	106	88	143	114	83	73	97
Mandaryna			113	94	110	93	107	90	125	103	85	82	98
Jarlanka			132	97	123	92	101	79	178	121	77	63	94
Arabella			122	89	117	86	114	85	150	107	75	70	96
SMJ 3016			104	104	105	105	109	108	98	100	99	99	101
Goplana			129	93	119	87	96	72	176	119	75	63	94
Telimena			130	93	122	88	109	78	171	120	72	60	94
Scirocco			136	96	129	91	108	77	172	119	71	59	95

W Tabeli 13 przedstawiono korelacje wyliczone pomiędzy parametrem DSI DW lub DSI GY oraz względnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy oraz niskiej temperaturze powietrza. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI DW i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od -0,13 do 0,24, oraz były odpowiednio wyższe dla DSI GY mieszcząc się w zakresie od -0,56 do 0,59. Można stwierdzić, że DSI DW korelowało z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nikle lub słabo, natomiast DSI GY korelowało przeciętnie bądź wysoko.

Porównując warunki suszy w odniesieniu do warunków kontrolnych, sprawność procesu fotosyntezy dwudziestu genotypów pszenicy nie korelowała istotnie z DSI DW. Natomiast, dla DSI GY wyliczono istotną statystycznie dodatnią korelację z ABS/RC, TRo/RC, DIo/RC oraz istotną statystycznie ujemną korelację z TRo/CSm, ETo/CSm, RC/CSm, PI_{ABS} i Fv/Fm. W porównaniu do korelacji parametrów z warunków suszy (**Tabela 10**), korelacje uzyskane dla wartości względnych (**Tabela 13**) były podobne, gdy obliczenia wykonano dla DSI DW oraz nieznacznie wyższe, gdy obliczenia wykonano dla DSI GY.

Tabela 13. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach relatywnie niskiej temperatury powietrza. Wartości korelacji obliczono na podstawie względnych wartościach pomiarów. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,64	-0,11	0,24	0,02	0,20	0,11	0,14	-0,13	-0,03	0,15	0,06	0,13
	GY		1,00	0,51	-0,43	0,59	-0,49	-0,39	-0,53	0,45	0,44	-0,56	-0,56	-0,47

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja niska; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

W **Tabeli 14** przedstawiono korelacje wyliczone pomiędzy wskaźnikiem DSI DW lub DSI GY oraz względnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI DW i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od -0,88 do 0,83, oraz dla DSI GY od -0,87 do 0,79. Można stwierdzić, że DSI DW korelowało z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nisko lub przeciętnie, natomiast DSI GY korelowało z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* słabo, wysoko, bądź bardzo wysoko.

W odniesieniu do wartości korelacji obliczonych dla dwudziestu genotypów pszenicy (**Tabela 13**), w przypadku sześciu genotypów (**Tabela 14**) współczynniki korelacji poszczególnych parametrów fluorescencji chlorofilu *a* były wyższe dla DSI DW; zbieżne

między DSI DW i DSI GY; oraz w obu przypadkach analogiczne z wynikami korelacji uzyskanymi dla DSI GY.

Wyliczono dla DSI DW istotną statystycznie korelację dodatnią względem parametrów ABS/RC i DIO/RC na poziomie 0,83 i 0,82, oraz istotną statystycznie korelację ujemną z parametrem ABS/CSm, TRo/CSm, RC/CSm, PI_{ABS}, na poziomie -0,82, -0,82, -0,88, -0,83. We wszystkich przypadkach korelacje zaliczały się do bardzo wysokich. Pomimo stosunkowo silnych korelacji pomiędzy DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nie wyliczono istotności statystycznej dla korelacji dodatniej. Korelację statystycznie istotną ujemną wyliczono pomiędzy DSI GY oraz ABS/CSm i RC/CSm; odpowiednio -0,82 i -0,87. W porównaniu do korelacji parametrów z warunków suszy (**Tabela 11**), korelacje uzyskane dla wartości względnych (**Tabela 14**) były wyższe (wartość względna korelacji) dla większości parametrów. Wyjątek stanowiły nieznacznie niższe wartości względne dla TRo/RC, ETo/RC i PI_{ABS}.

Tabela 14. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Korelację wyliczono na podstawie względnych wartości parametrów. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowemu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,97	0,83	-0,82	0,71	-0,82	-0,22	-0,79	0,82	0,80	-0,88	-0,83	-0,79
	GY		1,00	0,79	-0,82	0,68	-0,80	-0,10	-0,73	0,78	0,78	-0,87	-0,80	-0,75

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki potwierdzają wcześniej opisane efekty i wskazują, różnicę w funkcjonowaniu procesu fotosyntezy roślin tolerancyjnych oraz wrażliwych na stres suszy. Nie stwierdzono jednoznacznie określonego trendu zmian zależnych od genotypu dla poszczególnych etapów fotosyntezy w fazie wegetatywnej wzrostu roślin w warunkach suszy względem warunków optymalnej dawki wody, gdy rozpatrywano dwadzieścia genotypów pszenicy. Jednakże, w niskiej temperaturze powietrza, zarówno w warunkach suszy i kontrolnych, indywidualne

genotypy charakteryzowała relatywnie duża elastyczność poszczególnych mechanizmów związanych z funkcjonowaniem PSII i fotosyntezy dla przyrostu suchej biomasy organów wegetatywnych (DSI DW dla pędów, liści). Ostatecznie susza powodowała obniżenie efektywności fotosyntezy (**Tabela 7**, PI_{ABS} , F_v/F_m). W kontekście analizy sześciu genotypów oraz wskaźnika wrażliwości na poziomie plonu, można stwierdzić uruchamianie mechanizmów (opisanych w poprzednich podrozdziałach) regulacji fotosyntezy, specyficznych w genotypach wrażliwych i tolerancyjnych. Istotny wpływ na obniżoną akumulację biomasy i produkcję plonu (korelacja parametrów fotosyntezy z DSI GY) roślin wrażliwych na stres suszy miały: większa absorpcja fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC , TR_o/RC), jednak obniżona absorpcja na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej (ABS/CSm , TR_o/CSm), jako efekt zmniejszonej gęstości centrów reakcji (RC/CSm); obniżona efektywność transportu wybitych elektronów (ET_o/RC , ET_o/CSm); podwyższone rozpraszanie energii nieprzechwyconej przez centrum reakcji (DI_o/RC) i rozpraszanie energii wzbudzenia przez PSII fotosyntetyzującej próbki (DI_o/CSm); obniżone ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS} , F_v/F_m). Indywidualne genotypy, uruchamiając specyficzne mechanizmy (opisane powyżej) regulacji fotosyntezy, spełniały kryteria dla wyboru jako genotypy modelowe wrażliwe i tolerancyjne.

5.2.2. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas późnej wiosny

Drugi eksperyment prowadzony był w okresie od lipca do sierpnia 2017 roku w warunkach relatywnie wysokiej temperatury powietrza (średnia najniższa i najwyższa temperatura w tym okresie wynosiła odpowiednio 15,4 °C oraz 26,7 °C).

5.2.2.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnych podczas późnej wiosny

W **Tabeli 15** przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz wysokiej temperaturze powietrza. Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje słabe zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów w obrębie analizowanej grupy genotypów pszenicy jarej. Różnice statystycznie istotne pomiędzy genotypami stwierdzono jedynie w nielicznych przypadkach dla poszczególnych parametrów.

Tabela 15. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody oraz relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wyniki oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie wg testu Duncana, $p < 0,05$.

Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		Dio		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
SMJ 2115			2,93	c	2160	a	2,32	c	1714	a	1,34	a	993	a	0,61	b	447	b	742	ab	1,89	a	0,79	ab
Struna			3,27	ab	2205	a	2,56	ab	1735	a	1,39	a	958	a	0,71	ab	471	ab	685	b	1,51	a	0,78	ab
Goplana			2,92	c	2315	a	2,35	c	1869	a	1,34	a	1076	a	0,57	b	447	b	797	a	1,99	a	0,81	a
Telimena			3,04	bc	2298	a	2,42	bc	1835	a	1,37	a	1042	a	0,61	b	463	b	758	ab	1,76	a	0,80	ab
Scirocco			3,42	a	2216	a	2,63	a	1717	a	1,43	a	956	a	0,78	a	499	a	661	b	1,43	a	0,77	b

W Tabeli 16 przedstawiono współczynniki korelacji wyliczone pomiędzy parametrem DSI DW lub DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz wysokiej temperaturze powietrza. Nie stwierdzono statystycznie istotnej korelacji pomiędzy wartościami DSI DW oraz DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a*. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od 0,01 do 0,76 oraz od -0,06 do 0,78 odpowiednio dla DSI DW oraz DSI GY. Można stwierdzić, że DSI DW oraz DSI GY korelowały z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nagle, słabo, przeciętnie, oraz wysoko w przypadku TRo/CSm i bardzo wysoko w przypadku ABS/CSm. Pomimo wysokich korelacji nie stwierdzono istotności statystycznej. Dla wskaźnika DSI DW i DSI GY korelacje miały podobne wartości o identycznym znaku (w obu przypadkach ujemny, bądź dodatni).

Tabela 16. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody oraz relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,97	0,11	0,76	0,17	0,59	0,33	0,47	0,02	0,33	0,20	0,01	0,12
	GY		1,00	0,14	0,78	0,21	0,60	0,36	0,44	0,03	0,35	0,17	-0,06	0,11

$r >$	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
$r <$	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja niska; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach optymalnej wilgotności gleby i relatywnie wysokiej temperaturze powietrza genotypy potencjalnie wrażliwe charakteryzowała wyższa absorpcja fotonów (ABS/CSm i TRo/CSm), efektywny transport elektronów (ETo/CSm), ale także zwiększone rozpraszanie energii w postaci ciepła (DIo//CSm), tj. ewentualne straty energii kosztem jej wykorzystania w procesie fotosyntezy.

5.2.2.2. Efektywność fotosyntezy w warunkach suszy podczas późnej wiosny

W Tabeli 17 przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach suszy oraz wysokiej temperaturze powietrza. Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje słabe zróżnicowanie wartości uzyskanych dla poszczególnych parametrów w obrębie analizowanej grupy genotypów pszenicy jarej. Różnice statystycznie istotne pomiędzy genotypami stwierdzono w nielicznych przypadkach dla poszczególnych parametrów. Wartości pomiarów dla wrażliwego na stres suszy genotypu Scirocco najbardziej odbiegały od innych genotypów.

Tabela 17. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach obniżonej o połowę dawki wody oraz relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wyniki oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie wg testu Duncana, $p < 0,05$.

Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
SMJ 2115			2,93	c	2186	a	2,37	b	1767	ab	1,44	b	1080	a	0,57	b	419	c	750	a	2,27	a	0,81	a
Struna			3,38	ab	2368	a	2,64	a	1853	a	1,53	a	1080	a	0,74	b	514	b	704	a	1,53	b	0,78	a
Goplana			3,41	ab	2223	a	2,68	a	1752	ab	1,55	a	1012	ab	0,73	b	471	bc	655	ab	1,52	b	0,79	a
Telimena			3,31	bc	2278	a	2,57	ab	1787	a	1,44	b	1023	ab	0,74	b	490	b	713	a	1,74	b	0,77	a
Scirocco			3,78	a	2159	a	2,75	a	1575	b	1,55	a	890	b	1,03	a	583	a	575	b	0,97	c	0,73	b

W **Tabeli 18** przedstawiono współczynniki korelacji wyliczone pomiędzy wskaźnikiem DSI DW lub DSI GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach suszy oraz wysokiej temperaturze powietrza. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI DW i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od -0,76 do 0,66; oraz były niższe dla DSI GY, mieszcząc się w zakresie od -0,69 do 0,62. Można stwierdzić, że DSI DW korelowało z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* słabo, przeciętnie, wysoko oraz bardzo wysoko w przypadku ETo/CSm ($p=0,132$), natomiast DSI GY słabo, przeciętnie, bądź wysoko. W warunkach suszy i relatywnie wysokiej temperatury powietrza sprawność procesu fotosyntezy dwudziestu genotypów pszenicy nie korelowała istotnie ze stopniem wrażliwości na suszę. Wartości korelacji dla dwóch wskaźników DSI DW i DSI GY były zbieżne, w obu przypadkach ujemne bądź dodatnie.

Tabela 18. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach obniżonej o połowę dawki wody oraz relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p<0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		Dio		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,97	0,66	-0,37	0,64	-0,58	0,27	-0,76	0,62	0,48	-0,67	-0,61	-0,65
	GY		1,00	0,62	-0,22	0,60	-0,46	0,15	-0,69	0,59	0,49	-0,56	-0,56	-0,65

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

$0<|r|\leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1<|r|\leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3<|r|\leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5<|r|\leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7<|r|\leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9<|r|<1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach suszy i relatywnie wysokiej temperaturze powietrza, genotypy wrażliwe charakteryzowała niższa gęstość centrów reakcji PSII (RC/CSm), a także niższa absorpcja fotonów na powierzchnię badanej próbki (ABS/CSm, TRo/CSm), mniej sprawny transport elektronów w przeliczeniu na powierzchnię badanej próbki (ETo/CSm). Ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS}, Fv/Fm) były niższe niż u genotypów tolerancyjnych na stres, a w konsekwencji wpływały na obniżenie plonu i akumulacji biomasy.

5.2.2.3. Porównanie efektywności fotosyntezy w warunkach optymalnych i suszy podczas późnej wiosny

W Tabeli 19 przedstawiono względne wartości poszczególnych parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w wysokiej temperaturze powietrza. Wartości obliczono jako procent wartości w warunkach suszy w odniesieniu do wartości w warunkach optymalnego nawodnienia.

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje trzy typy zróżnicowania wartości względnych dla parametrów po zastosowaniu suszy: 1/ wartości były nieznacznie wyższe lub nie zmieniały się w przeliczeniu na jedno centrum aktywne (ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC); 2/ wartości były obniżone dla genotypów wrażliwych, natomiast bez zmian lub zwiększone dla genotypów tolerancyjnych (PI_{ABS}, Fv/Fm, ABS/CSm, TRo/CSm, ETo/CSm, RC/CSm); 3/ wartości były niższe dla tolerancyjnego genotypu SMJ 2115, oraz wyższe dla pozostałych genotypów (DIo/RC i DIo/CSm), w tym najwyższe dla genotypów wrażliwych na stres (DIo/RC).

Tabela 19. Względne wartości poszczególnych parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w stosunkowo wysokiej temperaturze powietrza. Wartości obliczono jako procent wartości uzyskanych w warunkach suszy w odniesieniu do wartości uzyskanych w warunkach optymalnego nawodnienia. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność koloru odpowiada wizualizacji wartości poszczególnych parametrów w formatowaniu warunkowym. Formatowanie przeprowadzono osobno dla kolumn DSI DW i DSI GY (skala dwukolorowa: kolor żółty-biały); kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Formatowanie zbiorcze przeprowadzono dla wszystkich komórek tabeli z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* (skala trój kolorowa: kolor czerwony-biały-zielony); czerwony kolor oznacza obniżenie względnej wartości; zielony kolor podwyższenie względnej wartości; kolor biały, wartość środkowa, równa 100; kolor intensywny – największa zmiana względem wartości środkowej.

Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
SMJ 2115			100	101	102	103	108	109	93	94	101	121	102
Struna			103	107	103	107	110	113	104	109	103	102	100
Goplana			117	96	114	94	115	94	128	105	82	76	98
Telimena			109	99	106	97	105	98	120	106	94	99	97
Scirocco			111	97	105	92	108	93	132	117	87	68	94

W Tabeli 20 przedstawiono korelacje wyliczone pomiędzy wskaźnikiem DSI DW lub DSI GY oraz względnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz wysokiej

temperaturze powietrza. Wyliczone korelacje pomiędzy DSI DW i poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* przyjmowały wartości od -0,96 do 0,94, oraz dla DSI GY od -0,89 do 0,89. Można stwierdzić, że DSI DW korelowało z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nikle, wysoko, bardzo wysoko lub niemal w pełni, natomiast DSI GY słabo, wysoko lub bardzo wysoko.

Wyliczono dla DSI DW istotną statystycznie dodatnią korelację z parametrem DIo/RC na poziomie 0,94, oraz korelacje istotne statystycznie ujemne z parametrami TRo/CSm, ETo/CSm, Fv/Fm, odpowiednio na poziomie -0,92, -0,96 -0,89. Dla DSI GY wyliczono dodatnią korelację z DIo/RC o wartości 0,89 oraz ujemną z Fv/Fm o wartości -0,89.

Tabela 20. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Korelacje wyliczono na podstawie względnych wartości parametrów. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC) oraz w przeliczeniu na powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

		DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
DSI	DW	1,00	0,97	0,87	-0,82	0,62	-0,92	0,03	-0,96	0,94	0,55	-0,87	-0,79	-0,89
	GY		1,00	0,78	-0,70	0,52	-0,82	-0,12	-0,87	0,89	0,56	-0,73	-0,69	-0,89

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują różnicę w funkcjonowaniu procesu fotosyntezy roślin tolerancyjnych oraz wrażliwych na stres suszy. Istotny wpływ na obniżoną akumulację biomasy i produkcję plonu (korelacja parametrów fotosyntezy z DSI GY) roślin wrażliwych na stres suszy miały: niższa absorpcja energii (ABS/CSm), przepływ przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII (TRo/CSm), aktywny transport elektronów przez PSII fotosyntetyzującej próbki (ETo/CSm) oraz zwiększone rozpraszanie nadmiaru energii w postaci ciepła (DIo/RC). Potwierdziła to również, istotna ujemna korelacja współczynników DSI (DW oraz GY) z gęstością centrów aktywnych (RC/CSm), ogólnym funkcjonowaniem i wydajnością PSII (PI_{ABS}, Fv/Fm), a zatem niższa maksymalna wydajność fotochemiczna PSII roślin wrażliwych na stres suszy.

5.3. Cechy morfologiczne pszenicy jarej w warunkach stresu suszy

Celem eksperymentów było: 1/ określenie wpływu stresu suszy glebowej na procesy wzrostu i rozwoju roślin pszenicy o różnej tolerancji stresu suszy, w kontekście charakterystyki wybranych cech morfologicznych organów wegetatywnych i generatywnych; 2/ określenie korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI z cechami morfologicznymi roślin; 3/ potwierdzenie prawidłowości wyboru genotypów tolerancyjnych i wrażliwych na suszę do modelu eksperymentalnego w kontekście kolejnych sezonów wegetacyjnych.

5.3.1. Cechy morfologiczne wegetatywnej części roślin podczas wczesnej wiosny

Rośliny scharakteryzowano podczas pierwszego eksperymentu, prowadzonego w okresie od marca do maja 2017 roku.

W **Tabeli 21** zamieszczono wybrane cechy morfologiczne **dwudziestu genotypów pszenicy**, rosnących w warunkach **optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza**. Stres spowodowany suszą w większości przypadków powodował ograniczenie wzrostu roślin.

Długość pędu głównego w warunkach stresu suszy osiągała średnią wartość 63,5% wysokości roślin rosnących w warunkach kontrolnych (%K_H). Najsilniejszy, statystycznie istotny efekt działania suszy na długość pędu roślin w porównaniu do warunków optymalnego nawodnienia gleby zaobserwowano dla genotypu Mandaryna (44,3%), oraz genotypów modelowych Telimena (49,7%), Scirocco (50,0%), Goplana (51,4%). Najślabszy, nieistotny statystycznie wpływ suszy na długość pędów, obserwowano dla genotypu modelowego SMJ 2115 (87,8%), oraz w kolejności dla genotypów TDOZ 1508 (75,4%), SMJ 3016 (73,3%), i genotypów modelowych Struna (73,0%), Sharki (70,8%). Dla genotypów wrażliwych na stres suszy, wybranych do modelu eksperymentalnego, średnia wartość %K_H wynosiła 50,3%. Dla genotypów wytypowanych do modelu eksperymentalnego jako rośliny tolerancyjne na stres suszy glebowej, średnia wartość %K_H wynosiła 77,2%. Genotypami najbardziej odbiegającymi w kontekście wrażliwości wyznaczonej wskaźnikiem DSI były TDOZ 1384, TDOZ 1403 oraz Mandaryna.

Średnie obniżenie liczby pędów (%K_{NoT}) w warunkach niedoboru wody stwierdzono na poziomie 83,4% (w porównaniu do roślin podlewanych optymalną dawką wody). Susza spowodowała ograniczenie rozwoju pędów bocznych 75% genotypów; w przypadku 50% genotypów niższa liczba pędów bocznych była statystycznie istotna. Najsilniejsze obniżenie liczby pędów w warunkach suszy w porównaniu do warunków kontrolnych (%K_{NoT})

stwierdzono dla genotypu Cornetto (50,6%). Dla genotypów wybranych jako modelowe rośliny wrażliwe na stres suszy tj. Scirocco, Telimena, Goplana, obniżenie liczby pędów w warunkach suszy wynosiło odpowiednio 64,3%, 58,3%, 67,0%, natomiast dla genotypów tolerancyjnych, tj. SMJ 2115, Struna, Sharki wynosiło 125,0%, 98,4%, 63,5%. Susza glebowa indukowała rozwój pędów bocznych niektórych genotypów; najwyższą liczbę pędów odnotowano dla TDOZ 1508 (165%). Średnia wartość liczby pędów $\%K_{NoT}$ genotypów modelowych, rosnących w warunkach stresu suszy glebowej, wrażliwych na stres suszy wynosiła 63,2%; natomiast tolerancyjnych 95,6%.

Efektom suszy był również spadek całkowitej liczby liści ($\%K_{NoL}$). Zachowany został trend zmian, który obserwowano dla liczby pędów. Średnia wartość $\%K_{NoL}$ dla wszystkich genotypów wyniosła 83%; w przypadku niemal połowy genotypów zmiany były istotne statystycznie. Wartości $\%K_{NoL}$ dla genotypów wrażliwych na stres suszy (Scirocco, Telimena, Goplana) mieściły się w zakresie 63,2% - 78,3%, natomiast dla genotypów tolerancyjnych (SMJ 2115, Struna, Sharki) w zakresie 76,3% - 107,7%. Średnie wartości wynosiły 71,8% i 93,7% odpowiednio dla genotypów wrażliwych i tolerancyjnych.

Sucha masa (DM), jako miara wykorzystania dostępnej energii w procesie fotosyntezy do produkcji biomasy roślinnej, najdokładniej określała poziom wrażliwości i tolerancji genotypów na stres suszy. W warunkach suszy obserwowano średnio o połowę niższą wartość DM, niż w warunkach optymalnej wilgotności podłoża (średnie $\%K_{DM}$ dla wszystkich genotypów wyniosło 52,3%). W efekcie, w przypadku piętnastu genotypów obniżenie wartości $\%K_{DM}$ pod wpływem stresu było istotne statystycznie. Najsilniejsze obniżenie $\%K_{DM}$ w warunkach suszy w porównaniu do warunków kontrolnych stwierdzono dla genotypu Scirocco (37,2%), natomiast dla genotypów Telimena i Goplana, odpowiednio 38,4% i 39,8%. W przypadku wszystkich trzech genotypów zmiany były istotne statystycznie. Najslabszy, nieistotny statystycznie wpływ suszy na suchą masę, obserwowano dla genotypu TDOZ 1508 (89,4%). Dla roślin modelowych SMJ 2115, Struna, Sharki stwierdzono odpowiednio wartości DM na poziomie 75%; 71,7%; 56,6%. Obniżenie wartości DM było istotne statystycznie w przypadku Sharki. Dla genotypów wybranych jako modelowe rośliny wrażliwe na stres suszy glebowej średnia wartość $\%K_{DM}$ wynosiła 38,5%, dla genotypów wytypowanych do modelu eksperymentalnego jako rośliny tolerancyjne, średnia wartość $\%K_{DM}$ wynosiła 67,8%.

Tabela 21. Cechy morfologiczne dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S) podczas wczesnej wiosny. Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI (Tabela 5). H [cm] – długość pędu głównego; NoT [szt.] – całkowita liczba pędów; NoL [szt.] – całkowita liczba liści; DM [g] sucha masa; %K - procent wartości cechy w warunkach suszy względem wartości cechy w warunkach optymalnego nawodnienia. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność zabarwienia w kolumnie wskazuje rosnącą wartość cechy. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$). Istotność statystyczną zmiany wartości danej cechy pomiędzy traktowaniami, w obrębie danego genotypu obliczono za pomocą testu T-Studenta dla grup niezależnych: NS - brak istotnych różnic; różnice statystycznie istotne *, **, *** odpowiednio dla $p < 0,05$; $p < 0,01$; $p < 0,001$.

Genotyp	DSI		H				NoT				NoL			DM												
	DW	GY	K	S	%K _H	K	S	%K _{NoT}	K	S	%K _{NoL}	K	S	%K _{DM}												
TDOZ 1508			33,6	bc	25,3	abc	75,4	NS	2,2	b	3,7	ab	165,0	NS	10,3	b	15,3	a	148,4	NS	1,207	a	1,079	ab	89,4	NS
SMJ 2115			28,6	bc	25,1	abc	87,8	NS	2,3	ab	2,9	ab	125,0	NS	10,4	ab	10,1	abc	97,3	NS	0,947	a	0,711	abc	75,0	NS
Struna			42,9	c	31,3	a	73,0	**	3,6	ab	3,5	ab	98,4	NS	13,0	ab	14,0	b	107,7	NS	1,211	a	0,868	abc	71,7	NS
Tonika			46,9	ab	31,3	ab	66,8	**	3,8	ab	3,8	a	101,3	NS	14,9	ab	13,4	abc	90,1	NS	1,680	a	1,065	b	63,4	*
Sharki			35,8	c	25,3	abc	70,8	**	2,9	ab	1,8	b	63,5	**	12,9	ab	9,8	abc	76,3	*	1,023	a	0,580	abc	56,6	**
Cornetto			32,2	abc	20,4	abc	63,5	***	3,7	ab	1,9	b	50,6	***	12,7	ab	8,3	c	65,4	***	1,060	a	0,568	ac	53,5	***
SMJ 1314			35,1	abc	21,4	abc	60,9	NS	3,6	ab	3,0	ab	84,0	NS	14,0	ab	11,5	abc	82,1	*	1,317	a	0,661	abc	50,2	*
Harenda			35,4	abc	23,1	abc	65,1	**	2,8	ab	2,3	ab	84,0	NS	11,2	ab	9,0	ac	80,2	*	1,175	a	0,625	abc	53,2	**
TDOZ 1384			28,3	c	16,8	abc	59,4	NS	3,2	ab	1,7	ab	52,6	*	14,5	ab	8,3	bc	57,5	**	0,921	a	0,408	c	44,3	NS
Ostka smolicka			39,3	bc	20,9	abc	53,1	***	3,1	ab	2,8	ab	88,0	NS	12,3	ab	12,3	abc	100,0	NS	1,188	a	0,561	abc	47,2	***
Kandela			33,7	bc	22,3	abc	66,0	***	3,7	ab	2,5	ab	68,2	*	14,2	ab	11,0	abc	77,3	*	1,200	a	0,566	ac	47,1	***
TDOZ 1403			51,6	a	30,8	ab	59,7	***	3,4	ab	3,7	a	106,5	NS	13,6	ab	14,0	b	103,3	NS	1,684	a	0,819	abc	48,6	***
Tybalt			31,9	bc	20,4	abc	64,0	**	3,4	ab	2,1	ab	62,2	**	13,7	ab	9,1	ac	66,9	**	1,089	a	0,517	ac	47,5	**
Mandaryna			38,3	abc	17,0	c	44,3	***	2,7	ab	2,5	ab	93,8	NS	11,3	ab	8,5	c	75,0	*	1,280	a	0,598	abc	46,8	*
Jarlanka			33,6	c	23,1	abc	68,7	**	3,3	ab	2,1	ab	64,3	*	11,8	ab	9,3	abc	78,5	NS	1,100	a	0,511	ac	46,5	**
Arabella			34,4	bc	23,2	abc	67,3	***	3,3	ab	2,3	ab	70,0	*	12,4	ab	8,6	c	68,8	**	1,260	a	0,584	abc	46,3	***
SMJ 3016			29,0	abc	21,3	abc	73,3	NS	2,5	ab	2,5	ab	100,0	NS	13,8	ab	9,8	abc	70,5	*	1,246	a	0,550	abc	44,1	NS
Goplana			38,9	bc	20,0	bc	51,4	***	3,6	ab	2,4	ab	67,0	*	13,8	ab	10,1	abc	73,8	NS	1,299	a	0,517	ac	39,8	**
Telimena			40,7	abc	20,2	abc	49,7	***	4,0	a	2,3	ab	58,3	***	15,1	a	9,6	abc	63,2	***	1,523	a	0,585	abc	38,4	***
Scirocco			41,0	c	20,5	abc	50,0	***	3,8	a	2,4	ab	64,3	*	14,2	ab	11,1	abc	78,3	NS	1,611	a	0,599	abc	37,2	***

W **Tabeli 22** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźników DSI z cechami morfologicznymi **dwudziestu genotypów** pszenicy, rosnących w **warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza**.

W warunkach kontrolnych obserwowano dodatnie korelacje pomiędzy wskaźnikiem DSI DW lub DSI GY a parametrami morfologicznymi roślin, jak również pomiędzy poszczególnymi parametrami morfologicznymi. Wartości korelacji wskaźnika DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi zawierały się w zakresie 0,12 - 0,81 i były wyższe dla DSI GY. Istotnie statystycznie, wysokie korelacje DSI DW wyliczono odpowiednio dla NoT i NoL. DSI GY korelował istotnie ze wszystkimi parametrami morfologicznymi, a korelacje były wysokie i bardzo wysokie. Obserwowano istotnie statystycznie korelacje przeciętne dla H i NoT oraz DM z NoT i NoL. Korelacje bardzo wysokie wyliczono dla NoT z NoL oraz H z DM.

W warunkach stresu suszy DSI DW korelowało negatywnie ze wszystkimi parametrami morfologicznymi. Korelacje te były istotne statystycznie i zawierały się w zakresie od -0,53 do -0,71, a zatem korelacje zaliczały się do wysokich i bardzo wysokich. Natomiast DSI GY nie korelowało istotnie z żadnym z badanych parametrów. Korelacje pomiędzy cechami morfologicznymi w warunkach stresu suszy były we wszystkich przypadkach dodatnie, bardzo wysokie, i zawierały się w zakresie 0,72 do 0,90.

Tabela 22. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi (H [cm] – długość pędu głównego; NoT [szt.] – całkowita liczba pędów; NoL [szt.] – całkowita liczba liści; DM [g] sucha masa) dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (nad przekątną) lub połowy dawki wody (pod przekątną) oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Korelacje obliczono osobno dla obu typów warunków, niemniej umieszczono w jednej tabeli. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

	DSI DW	DSI GY	H	NoT	NoL	DM
DSI DW		0,64	0,12	0,53	0,56	0,30
DSI GY	0,64		0,68	0,64	0,62	0,81
H	-0,53	0,08		0,47	0,30	0,83
NoT	-0,54	0,06	0,74		0,76	0,48
NoL	-0,56	0,01	0,72	0,90		0,47
DM	-0,71	0,01	0,77	0,90	0,83	

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

W Tabeli 23 przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub DSI GY z cechami morfologicznymi sześciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza.

W warunkach kontrolnych obserwowano dodatnie korelacje pomiędzy wskaźnikiem DSI DW i DSI GY a H i DM, natomiast ujemne korelacje z NoT i NoL. Wartości korelacji zawierały się w przedziale od -0,79 do 0,86, i były przeciętne, wysokie i bardzo wysokie. Korelacje pomiędzy poszczególnymi parametrami morfologicznymi nie były istotne z wyjątkiem niemal pełnej korelacji NoL z NoT.

W warunkach stresu suszy DSI DW i DSI GY korelowały ujemnie z parametrami morfologicznymi, a wartości korelacji zawierały się w przedziale od -0,42 do -0,88 i były przeciętne, wysokie lub bardzo wysokie. Bardzo wysokie istotne korelacje obserwowano dla DSI DW z H oraz DM, natomiast dla DSI GY z H. Korelacje pomiędzy poszczególnymi parametrami morfologicznymi były wyłącznie dodatnie i zaliczały się do wysokich, bądź przeciętnych, i mieściły się w zakresie od 0,65 (dla NoT z H) do 0,89 (dla DM z H).

Tabela 23. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi (H [cm] – długość pędu głównego; NoT [szt.] – całkowita liczba pędów; NoL [szt.] – całkowita liczba liści; DM [g] sucha masa) dla sześciu wybranych genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (nad przekątną) lub połowy dawki (pod przekątną) wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Korelacje obliczono osobno dla obu typów warunków, niemniej umieszczono w jednej tabeli. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

	DSI DW	DSI GY	H	NoT	NoL	DM
DSI DW		0,97	0,46	-0,52	-0,69	0,80
DSI GY	0,97		0,55	-0,64	-0,79	0,86
H	-0,88	-0,81		-0,11	-0,17	0,73
NoT	-0,61	-0,54	0,65		0,95	-0,30
NoL	-0,47	-0,42	0,75	0,82		-0,53
DM	-0,81	-0,71	0,89	0,88	0,84	

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach suszy i w niskiej temperaturze powietrza, w kontekście wzrostu organów wegetatywnych, genotypy wrażliwe na suszę charakteryzowało znaczne obniżenie wybranych parametrów morfologicznych względem genotypów tolerancyjnych. Długość pędu głównego obniżyła się średnio o 49,7% vs 22,8%; liczba pędów o 36,8% vs 4,4%; całkowita liczba liści o 28,2% vs 6,3% oraz sucha masa o 61,5% vs 32,2% (odpowiednio dla genotypów wrażliwych vs tolerancyjnych). Zatem, liczba pędów i liści były ograniczone przez suszę w fazie wzrostu wegetatywnego w mniejszym stopniu niż ich sucha masa, czy długość pędu głównego. Mając na względzie zderegulowane parametry fotosyntezy, a zatem potencjalne zmiany w ilości i dystrybucji asymilatów, dla roślin strategiczne było utrzymanie powierzchni asymilacyjnej pędów, nawet kosztem ograniczonej akumulacji suchej masy i ograniczenia wydłużania pędów. Gwarantować to może wydanie plonu w warunkach suszy. Wrażliwość roślin na suszę była bezpośrednio związana z większymi zmianami poszczególnych parametrów. Potwierdzały to: 1/ wysokie dodatnie korelacje pomiędzy DSI DW i DSI GY w warunkach suszy (większa wrażliwość roślin na podstawie suchej masy związana była z większą wrażliwością również w kontekście plonu); 2/ w warunkach optymalnego nawodnienia wyższe korelacje dodatnie DSI GY z długością pędu głównego i suchą masą (rośliny wrażliwe na podstawie plonowania miały dłuższe pędy i wyższą suchą masę) w porównaniu do analogicznych korelacji dla wskaźnika DSI DW; oraz przeciwnie, 3/ w warunkach suszy wyższe korelacje ujemne DSI DW z długością pędu i suchej masy (rośliny wrażliwe na podstawie akumulacji suchej masy miały krótsze pędy i niższą akumulację suchej masy), niż dla korelacji z DSI GY.

5.3.2. Cechy morfologiczne części generatywnej roślin podczas wczesnej wiosny

W Tabeli 24 przedstawiono cechy generatywnych organów i komponenty plonu **dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza**. Stres suszy spowodował obniżenie parametrów dla niemal wszystkich badanych genotypów pszenicy jarej, za wyjątkiem SMJ 3016.

Pod wpływem suszy zaobserwowano zmiany długości kłosa (%K_{SL}) wszystkich genotypów; wartości obniżyły się średnio do wartości 81%. Najsilniejszy statystycznie istotny efekt zaobserwowano dla genotypu wrażliwego Telimena (50,1%), w przypadku Goplany i Scirocco %K_{SL} wyniósł odpowiednio 87,3% i 66,2%. Najsłabszy efekt suszy na zmiany długości kłosa obserwowano dla genotypu SMJ 3016 (121,6%). Dla genotypów modelowych SMJ 2115, Sharki, Struny wartości wyniosły odpowiednio 90%, 81,9% 81,7%. Średnie

obniżenie $\%K_{SL}$ w przypadku genotypów wrażliwych wyniosło 67,9%, natomiast dla genotypów tolerancyjnych, wybranych do modelu eksperymentalnego wyniosło 84,5%.

Liczba pięterek kłosa w warunkach stresu spadła średnio do wartości 87,1% dla wszystkich genotypów w stosunku do roślin w warunkach kontrolnych. Najsilniejszy statystycznie istotny efekt suszy na wartości $\%K_{NoS}$ odnotowano dla genotypów wrażliwych Scirocco (84,2%) i Telimeny (69,6%), wybranych do modelu eksperymentalnego, oraz dodatkowo dla Cornetto (73,3%), Arabelli (75%) i Mandaryny (83,3%). W przypadku trzeciego modelowego genotypu Goplany zmiana wartości NoS nie była istotna statystycznie (97%). Natomiast dla poszczególnych genotypów tolerancyjnych $\%K_{NoS}$ wyniósł 110%, 89,4% oraz 86,1% odpowiednio w przypadku Struny, Sharki i SMJ 2115. Pod wpływem suszy średnie wartości $\%K_{NoS}$ dla genotypów wrażliwych wyniosły 83,7%, dla genotypów tolerancyjnych 95,2%.

Spośród badanych komponentów plonu, masa ziarniaków najlepiej opisywała poziom tolerancji lub wrażliwości roślin na stres. Spośród badanych 20 genotypów pszenicy jarej zaledwie w pięciu przypadkach obniżenie plonowania nie było istotne statystycznie. W warunkach suszy, średnia wartość GY dla wszystkich genotypów pszenicy w porównaniu do roślin podlewanych optymalnie wyniosła 39%. Najsilniejszy efekt suszy wśród modelowych roślin wrażliwych odnotowano dla Telimeny; $\%K_{GY}$ wyniosło zaledwie 1,3%. W przypadku Goplany i Scirocco wartości $\%K_{GY}$ wyniosły odpowiednio 20,6% oraz 12,5%. Rośliny tolerancyjne wykazały niższy spadek plonowania niż rośliny wrażliwe; $\%K_{GY}$ wyniósł 65,2%, 59,6% oraz 10,5% odpowiednio dla SMJ 2115, Struny i Sharki. W przypadku roślin wrażliwych średnia wartości $\%K_{GY}$ wyniosła 11,5%, a roślin tolerancyjnych 45,1%.

Ograniczenie dostępności wody w glebie spowodowało również obniżenie liczby ziarniaków średnio o połowę ($\%K_{NoG} = 49,5\%$); tylko dla ośmiu genotypów nie odnotowano statystycznej istotności obniżenia parametru $\%K_{NoG}$. Dla roślin wybranych jako modelowe rośliny wrażliwe na stres, tj. Scirocco, Telimena, Goplana $\%K_{NoG}$ stanowił odpowiednio 10,2%, 1,5%, 28,6% liczby ziarniaków poszczególnych genotypów, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, a dla poszczególnych genotypów tolerancyjnych SMJ 2115, Struny i Sharki odpowiednio 74,7%, 65,7% i 10%. Średnia wartość $\%K_{NoG}$ genotypów wrażliwych wyniosła 13,4%, genotypów tolerancyjnych $\%K_{NoG}$ 50,1%.

Tabela 24. Cechy morfologiczne dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S) podczas wczesnej wiosny. Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI (**Tabela 5**). SL [cm] – długość kłosa; NoS [szt.] – liczba pięterek kłosa; GY [g] – masa ziarniaków; NoG [szt.] liczba ziarniaków; %K - procent wartości cechy w warunkach suszy względem wartości cechy w warunkach optymalnych. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność zabarwienia w kolumnie wskazuje rosnącą wartość cechy. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$). Istotność statystyczną zmiany wartości danej cechy pomiędzy traktowaniami, w obrębie danego genotypu obliczono za pomocą testu T-Studenta dla grup niezależnych: NS - brak istotnych różnic; różnice statystycznie istotne *, **, *** odpowiednio dla $p < 0,05$; $p < 0,01$; $p < 0,001$.

Genotyp	DSI		SL				NoS				GY			NoG												
	DW	GY	K	S	%K _{SL}	K	S	%K _{NoS}	K	S	%K _{GY}	K	S	%K _{NoG}												
TDOZ 1508			5,9	ghi	5,5	b-h	92,4	NS	7,6	ab	6,5	a-d	85,5	NS	0,802	ab	0,489	a-g	61,0	NS	29,2	abcd	14,0	a-f	47,9	NS
SMJ 2115			7,9	ef	7,1	a-e	90,0	**	8,6	a	7,4	a-d	86,1	**	0,902	ab	0,588	ab	65,2	*	31,0	ab	23,1	ab	74,7	NS
Struna			10,2	b	8,3	a	81,7	***	8,3	a	9,1	a	110,0	*	0,958	ab	0,571	b	59,6	**	33,6	a	22,1	a	65,7	**
Tonika			8,4	de	6,7	a-f	79,4	***	7,8	ab	7,3	a-d	94,3	NS	0,792	ab	0,108	efg	13,7	***	33,8	a	9,0	a-f	26,6	***
Sharki			7,3	efg	6,0	c-g	81,9	**	7,5	ab	6,7	bcd	89,4	NS	0,761	ab	0,080	efg	10,5	***	27,6	ab	2,8	cef	10,0	***
Cornetto			7,9	e	5,6	d-h	71,0	***	8,2	a	6,0	cd	73,3	***	0,718	ab	0,107	efg	14,8	***	28,3	ab	3,0	cef	10,6	***
SMJ 1314			8,3	cde	7,3	a-d	88,1	NS	8,3	ab	7,0	a-d	84,5	NS	0,939	ab	0,392	a-g	41,7	*	32,4	ab	18,7	abd	57,7	*
Harenda			7,3	efg	5,7	d-h	78,5	*	7,2	ab	6,4	bcd	89,2	NS	0,771	ab	0,473	a-d	61,3	NS	26,6	abcd	20,1	ab	75,7	NS
TDOZ 1384			4,4	i	4,1	h	93,9	NS	6,6	b	6,0	bcd	91,5	NS	0,388	b	0,162	c-g	41,7	NS	9,8	d	4,4	c-f	44,7	NS
Ostka smolicka			6,4	fgh	6,2	b-f	97,1	NS	7,6	ab	6,3	bcd	83,0	NS	0,600	ab	0,337	a-g	56,1	NS	15,2	bcd	16,3	abd	106,9	NS
Kandela			10,3	a	7,2	a-d	69,7	***	8,7	a	7,3	a-d	83,5	*	0,924	ab	0,488	abc	52,8	*	29,4	ab	20,5	a	69,5	NS
TDOZ 1403			5,6	ghi	4,5	gh	80,6	**	7,7	ab	6,5	bcd	84,8	*	0,988	ab	0,032	fg	3,2	***	22,8	abcd	1,5	cf	6,6	***
Tybalt			8,5	cde	6,4	a-g	75,1	**	8,4	a	8,0	a-d	95,5	NS	0,798	ab	0,368	a-g	46,1	*	30,4	ab	16,7	a-e	54,9	*
Mandaryna			9,5	abcd	5,9	c-h	62,1	***	8,4	a	7,0	bcd	83,3	**	1,085	a	0,427	a-e	39,3	***	39,0	a	15,7	abde	40,2	***
Jarlanka			8,5	cde	7,8	ab	92,0	*	8,0	ab	7,9	abc	98,6	NS	0,863	ab	0,390	a-f	45,1	**	28,8	ab	19,7	ab	68,4	NS
Arabella			8,7	bcde	5,2	efgh	60,3	***	8,0	ab	6,0	cd	75,0	***	1,069	a	0,348	a-g	32,5	***	37,4	a	9,8	a-f	26,2	***
SMJ 3016			5,6	hi	6,8	a-e	121,6	NS	8,0	ab	6,7	bcd	83,3	NS	0,342	b	0,344	a-g	100,6	NS	9,5	cd	15,6	abde	163,7	NS
Goplana			8,7	bcde	7,6	abc	87,3	NS	8,3	a	8,0	ab	97,0	NS	0,920	ab	0,189	ac-g	20,6	***	29,9	ab	8,5	b-f	28,6	***
Telimena			9,9	abc	5,0	fgh	50,1	***	8,3	a	5,8	d	69,9	***	1,040	a	0,014	g	1,3	***	32,3	a	0,5	f	1,5	***
Scirocco			8,7	acde	5,8	d-h	66,2	***	8,6	a	7,2	bcd	84,2	**	0,997	ab	0,125	d-g	12,5	***	29,3	ab	3,0	cef	10,2	***

W Tabeli 25 przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub DSI GY z cechami organów generatywnych oraz pomiędzy poszczególnymi komponentami plonu dla dwudziestu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza.

W warunkach kontrolnych nie odnotowano statystycznie istotnych korelacji DSI DW i DSI GY z komponentami plonu. Natomiast wszystkie korelacje pomiędzy poszczególnymi komponentami plonu były istotne oraz dodatnie; zawierały się w przedziale od 0,56 do 0,88 i zaliczały się do korelacji wysokich i bardzo wysokich.

W warunkach suszy korelacje wskaźnika DSI DW i DSI GY z komponentami plonu były ujemne, za wyjątkiem korelacji pomiędzy DSI DW i GY. Korelację ujemną, wysoką i istotną statystycznie wyliczono jedynie dla DSI GY i NoG (na poziomie -0,71). Pomędzy parametrami morfologicznymi, obserwowano dodatnią, wysoką i istotną korelację NoS z SL na poziomie 0,82, NoG z SL na poziomie 0,68, oraz NoG z NoS 0,53.

Tabela 25. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z komponentami plonu (SL [cm] – długość kłosa; NoS [szt.] – liczba pięterek kłosa; GY [g] – masa ziarniaków; NoG [szt.] liczba ziarniaków) dla dwudziestu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (nad przekątną) lub połowy dawki (pod przekątną) wody oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Korelacje obliczono osobno dla obu typów warunków, niemniej umieszczono w jednej tabeli. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

	DSI DW	DSI GY	SL	NoS	GY	NoG
DSI DW		0,64	0,16	0,12	0,01	-0,16
DSI GY	0,64		0,19	0,10	0,32	0,14
SL	-0,18	-0,35		0,76	0,70	0,76
NoS	-0,20	-0,20	0,82		0,57	0,56
GY	0,13	-0,12	0,14	-0,06		0,88
NoG	-0,40	-0,71	0,68	0,53	0,14	

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

W Tabeli 26 przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub DSI GY z cechami morfologicznymi organów generatywnych oraz pomiędzy poszczególnymi

komponentami plonu dla sześciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz niskiej temperaturze powietrza.

W warunkach kontrolnych nie odnotowano istotnie statystycznych korelacji pomiędzy parametrami. Współczynnik DSI DW i DSI GY korelował wysoko z NoG, w pozostałych przypadkach korelacje były nikłe lub słabe.

W warunkach stresu suszy DSI DW i DSI GY korelowały ujemnie wysoko lub bardzo wysoko z komponentami plonu; w przypadku GY i NoG korelacje te były bardzo wysokie oraz istotne statystycznie. Ponadto, wartości korelacji DSI DW oraz DSI GY z określonym parametrem były podobne. Korelacje pomiędzy poszczególnymi komponentami plonu były dodatnie, zaliczały się do bardzo wysokich i niemal pełnych, i zawierały się w zakresie od 0,73 do 1,00. SL było skorelowane istotnie z NoS ($r=0,95$) oraz NoG ($r=0,81$), GY było w pełni skorelowane z NoG ($r=1,0$).

Tabela 26. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z komponentami plonu (SL [cm] – długość kłosa; NoS [szt.] – liczba pięterek kłosa; GY [g] – masa ziarniaków; NoG [szt.] liczba ziarniaków) dla sześciu wybranych genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (nad przekątną) lub połowy dawki wody (pod przekątną) oraz relatywnie niskiej temperaturze powietrza. Korelacje obliczono osobno dla obu typów warunków, niemniej umieszczono w jednej tabeli. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p<0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

	DSI DW	DSI GY	SL	NoS	GY	NoG
DSI DW		0,97	0,10	-0,01	0,13	-0,64
DSI GY	0,97		0,27	0,01	0,16	-0,61
SL	-0,62	-0,68		0,38	0,73	0,51
NoS	-0,52	-0,58	0,95		0,73	0,34
GY	-0,88	-0,88	0,79	0,73		0,57
NoG	-0,87	-0,88	0,81	0,73	1,00	

$r >$	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
$r <$	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

$0<|r|\leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1<|r|\leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3<|r|\leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5<|r|\leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7<|r|\leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9<|r|<1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach suszy i w niskiej temperaturze powietrza podczas wczesnej wiosny relatywnie silnie modyfikowane były cechy morfologiczne części generatywnej roślin. Genotypy wrażliwe charakteryzowało zmniejszenie długości kłosa o 32,1%, genotypy tolerancyjne 16,5%, liczby pięterek kłosa odpowiednio 16,3% vs 4,8%,

masy ziarniaków o 88,5% vs 54,9%, liczby ziarniaków o 86,6% vs 49,9%. Zatem, masa ziarniaków i ich liczba były ograniczone najsilniej w fazie wzrostu generatywnego, co potwierdziły bardzo wysokie wartości korelacji wyliczone dla DSI (DSI DW i DSI GY) i komponentów plonu, szczególnie GY i NoG.

5.3.3. *Cechy morfologiczne części wegetatywnej roślin, rosnących podczas późnej wiosny*

Rośliny scharakteryzowano podczas drugiego eksperymentu, prowadzonego w okresie od lipca do sierpnia 2017 roku.

W **Tabeli 27** zamieszczono wybrane cechy morfologiczne **pięciu genotypów pszenicy**, rosnących w **warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz wysokiej temperaturze powietrza**. Susza w większości przypadków powodowała ograniczenie wzrostu roślin.

Długość pędu głównego w warunkach stresu suszy osiągała średnią wartość 66,5% wysokości roślin, rosnących w warunkach kontrolnych (%K_H). Najsilniejszy, statystycznie istotny efekt działania stresu na długość pędu roślin zaobserwowano dla genotypu Telimena (59,8%). Najslabszy wpływ suszy na długość pędów, obserwowano dla genotypu Struna (75%). Dla genotypów wrażliwych na stres suszy, wybranych do modelu eksperymentalnego średnia wartość %K_H wynosiła 63,7%. Dla genotypów wytypowanych do modelu eksperymentalnego jako rośliny tolerancyjne na stres suszy glebowej, średnia wartość %K_H wynosiła 70,7%.

Niedobór wody nie spowodował obniżenia liczby pędów bocznych (NoT) żadnego z genotypów.

Susza nie wpłynęła również istotnie na całkowitą liczbę liści (NoL), za wyjątkiem genotypu Struna (%K_{NoL} wyniosło 77,6%).

W warunkach suszy %K_{DM} stanowił 62,9% w porównaniu do warunków optymalnej wilgotności podłoża. Wszystkie genotypy miały istotnie niższą DM w warunkach stresu. Najsilniejsze obniżenie %K_{DM} w warunkach suszy stwierdzono dla genotypu Telimena (%K_{DM} = 48,3%). Dla pozostałych genotypów wybranych jako modelowe rośliny wrażliwe na stres suszy tj. Scirocco i Goplana, %K_{DM} wyniosło odpowiednio 70,7% i 59,6%. W przypadku wszystkich trzech genotypów zmiany były istotne statystycznie. Dla genotypów wytypowanych do modelu eksperymentalnego jako rośliny tolerancyjne na stres suszy glebowej, wartości %K_{DM} wyniosły: 65,9% dla SMJ 2115 oraz 70,2% dla Struny. Średnia wartość %K_{DM} dla genotypów wrażliwych na stres suszy glebowej wyniosła 59,5%; natomiast dla genotypów tolerancyjnych, średnia wartość %K_{DM} wyniosła 68%.

Tabela 27. Cechy morfologiczne pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S) podczas późnej wiosny. Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI (**Tabela 5**). H [cm] – długość pędu głównego; NoT [szt.] – liczba pędów; NoL [szt.] – liczba liści; DM [g] sucha masa; %K - procent wartości cechy w warunkach suszy względem wartości cechy w warunkach optymalnych. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność zabarwienia w kolumnie wskazuje rosnącą wartość cechy. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$). Istotność statystyczną zmiany wartości danej cechy pomiędzy traktowaniami, w obrębie danego genotypu obliczono za pomocą testu T-Studenta dla grup niezależnych: NS - brak istotnych różnic; różnice statystycznie istotne *, **, *** odpowiednio dla $p < 0,05$; $p < 0,01$; $p < 0,001$.

Genotyp	DSI		H			NoT			NoL			DM														
	DW	GY	K	S	%K _H	K	S	%K _{NoT}	K	S	%K _{NoL}	K	S	%K _{DM}												
SMJ 2115			46,9	b	31,1	b	66,4	***	1,0	a	1,0	a	100,0	NS	6,9	a	6,0	b	87,3	NS	0,634	ab	0,418	b	65,9	**
Struna			53,6	a	40,2	a	75,0	**	1,2	a	1,0	a	81,8	NS	7,4	a	5,8	b	77,6	*	0,739	a	0,518	a	70,2	*
Goplana			43,3	bc	28,0	bc	64,7	***	1,0	a	1,0	a	100,0	NS	7,1	a	6,8	a	95,3	NS	0,646	ab	0,385	bc	59,6	***
Telimena			42,3	bc	25,3	c	59,8	***	1,0	a	1,0	a	100,0	NS	6,1	a	5,8	b	94,5	NS	0,667	ab	0,322	c	48,3	***
Scirocco			40,2	c	26,7	c	66,5	***	1,0	a	1,0	a	100,0	NS	6,1	a	6,3	ab	103,6	NS	0,494	b	0,349	bc	70,7	**

W Tabeli 28 przedstawiono korelacje wskaźnika DSI DW lub DSI GY z parametrami morfologicznymi nadziemnej części roślin oraz korelacje pomiędzy poszczególnymi parametrami morfologicznymi dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz wysokiej temperaturze powietrza.

Pomiędzy wskaźnikami DSI DW i DSI GY a poszczególnymi parametrami morfologicznymi roślin, rosnących w warunkach kontrolnych obserwowano ujemne korelacje przeciętne, wysokie oraz bardzo wysokie, zawierające się w zakresie od -0,42 do -0,86. Niemniej jednak żadna z obliczonych korelacji nie była statystycznie istotna. W warunkach kontrolnych poszczególne parametry morfologiczne korelowały dodatnio wysoko i bardzo wysoko. Odnotowano istotną statystycznie korelację NoT z H, której wartość wyniosła 0,89.

W warunkach stresu suszy korelacje wskaźników DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi roślin były ujemne, wysokie i bardzo wysokie, za wyjątkiem DSI GY z NoL, dla których korelacja była dodatnia i słaba. Ze względu na stałą liczbę pędów nie obliczono korelacji tego parametru ze wskaźnikami DSI, ani pozostałymi parametrami morfologicznymi. Odnotowano istotną, dodatnią, niemal pełną korelację H z DM. Ponadto, H z NoL oraz DM z NoL korelowały ujemnie, odpowiednio przeciętnie i słabo.

Tabela 28. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi (H [cm] – długość pędu głównego; NoT [szt.] – całkowita liczba pędów; NoL [szt.] – całkowita liczba liści; DM [g] sucha masa) dla pięciu wybranych genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (nad przekątną) lub połowy dawki (pod przekątną) wody oraz relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Korelacje obliczono osobno dla obu typów warunków, niemniej umieszczono w jednej tabeli. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna. NA – brak możliwości wyliczenia korelacji.

	DSI DW	DSI GY	H	NoT	NoL	DM
DSI DW		0,97	-0,86	-0,59	-0,68	-0,53
DSI GY	0,97		-0,80	-0,51	-0,74	-0,42
H	-0,82	-0,78		0,89	0,82	0,78
NoT	NA	NA			0,64	0,65
NoL	-0,68	0,29	-0,39	NA		0,67
DM	-0,83	-0,82	0,99	NA	-0,27	

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach suszy i w wysokiej temperaturze powietrza, w kontekście wzrostu organów wegetatywnych, genotypy wrażliwe charakteryzowało obniżenie wybranych parametrów morfologicznych, jednak reakcje roślin były mniej wyraźne względem zmian podczas suszy w niskiej temperaturze powietrza. Długość pędu głównego obniżyła się średnio o 33%, liczba pędów bocznych i całkowita liczba liści nie zmieniła się znacząco w warunkach suszy, a sucha masa pędów obniżyła się średnio o 36 %. Stanowiło to odpowiednio różnicę 7% dla długość pędu głównego i 8,5% dla suchej masy pędów, gdy porównano reakcje roślin wrażliwych do reakcji roślin tolerancyjnych. Stwierdzono wysoką korelację wrażliwości roślin, wybranych na podstawie wskaźników DSI dla suchej masy i plonowania. Jednocześnie najwyższe korelacje ujemne pomiędzy DSI (DSI DW i DSI GY) a długością pędu w warunkach optymalnego nawodnienia oraz pomiędzy DSI (DSI DW i DSI GY) i długością pędu lub suchą masą w warunkach suszy potwierdziły zależność pomiędzy wrażliwością roślin i obniżaniem tych parametrów morfologicznych.

5.3.4. Cechy morfologiczne generatywnej części roślin podczas późnej wiosny

W Tabeli 29 przedstawiono cechy generatywnych organów i komponenty plonu **pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz wysokiej temperaturze powietrza.**

Stres suszy spowodował obniżenie długości kłosów u genotypów tolerancyjnych, natomiast zwiększenie długości kłosa u genotypów wrażliwych na suszę. Najwyższą wartość %K_{SL} w warunkach stresu odnotowano dla Scirocco (112,8%), natomiast najniższą dla Struny (90,5%). Nie wykazano statystycznie istotnych różnic w długości kłosów pomiędzy genotypami zarówno w warunkach kontrolnych, jak też w warunkach suszy. Średnia wartość %K_{SL} dla genotypów wrażliwych i tolerancyjnych wyniosła odpowiednio 108,2% oraz 94%.

Obserwowano zmniejszenie liczby pięterek kłosów roślin, rosnących w warunkach suszy w stosunku do roślin kontrolnych, za wyjątkiem Scirocco, dla którego %K_{NoS} wyniósł 106,5%. Najsilniejszym, a zarazem istotnym statystycznie, obniżeniem liczby pięterek kłosa charakteryzował się genotyp Struna, u którego %K_{NoS} wyniósł 78,4%. W przypadku pozostałych genotypów różnice w liczbie pięterek kłosa były nieistotne. Dla genotypów wrażliwych na stres suszy, średnia wartość %K_{NoS} wyniosła 97,8% i była wyższa niż średnia wartość %K_{NoS} dla genotypów tolerancyjnych, która wyniosła 88,6%.

Jedynym genotypem, u którego masa ziarniaków nie obniżyła się pod wpływem stresu suszy była Goplana, dla której %K_{GY} wyniósł 107,3%. W pozostałych przypadkach produkcja

ziarniaków podczas suszy była znacznie niższa, niż dla roślin kontrolnych. Najsilniejszym obniżeniem masy ziarniaków charakteryzował się genotyp Scirocco, dla którego $\%K_{GY}$ wyniósł 64,4%, a obniżenie GY było istotne statystycznie. Dla genotypów wrażliwych na stres suszy, średnia wartość $\%K_{GY}$ wyniosła 84% i była wyższa niż średnia wartość $\%K_{GY}$ dla genotypów tolerancyjnych, która wyniosła 81,3%.

Stres suszy w warunkach wysokiej temperatury spowodował obniżenie liczby ziarniaków wszystkich badanych genotypów pszenicy. Niemniej, istotne obniżenie liczby ziarniaków pod wpływem stresu odnotowano tylko dla dwóch genotypów tj. wrażliwego na stres suszy Scirocco i tolerancyjnej na stres suszy Struny, dla których $\%K_{NoG}$ wyniósł odpowiednio 72,2% i 64,9%. Warto podkreślić, że genotyp Scirocco charakteryzowała najniższa liczba ziarniaków w obu typach warunków (18 i 13 sztuk/roślinę, odpowiednio w warunkach kontrolnych i suszy). Najniższą zmianę liczby ziarniaków odnotowano w przypadku Goplany, dla której $\%K_{NoG}$ wyniósł 89,7%. Dla genotypów wrażliwych na stres suszy, wybranych do modelu eksperymentalnego średnia wartość $\%K_{NoG}$ wyniosła 80,7%. Dla genotypów wytypowanych do modelu eksperymentalnego jako rośliny tolerancyjne na stres suszy glebowej, średnia wartość $\%K_{NoG}$ wyniosła 74,1%.

Tabela 29. Cechy morfologiczne pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S) podczas późnej wiosny. Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI (**Tabela 5**). SL [cm] – długość kłosa; NoS [szt.] – liczba pięterek kłosa; GY [g] – masa ziarniaków; NoG [szt.] liczba ziarniaków; %K - procent wartości cechy w warunkach suszy względem wartości cechy w warunkach optymalnych. Genotypy zaznaczone kolorem czcionki: kolor zielony - genotypy tolerancyjne na stres suszy, kolor czerwony - genotypy wrażliwe. Intensywność zabarwienia w kolumnie wskazuje rosnącą wartość cechy. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu Duncana ($p<0,05$). Istotność statystyczną zmiany wartości danej cechy pomiędzy traktowaniami, w obrębie danego genotypu obliczono za pomocą testu T-Studenta dla grup niezależnych: NS - brak istotnych różnic; różnice statystycznie istotne *, **, *** odpowiednio dla $p<0,05$; $p<0,01$; $p<0,001$.

Genotyp	DSI		SL [cm]				NoS				GY [g]				NoG											
	DW	GY	K	S	%K _{SL}	K	S	%K _{NoS}	K	S	%K _{GY}	K	S	%K _{NoG}												
SMJ 2115	0,524	0,508	5,9	b	5,8	b	97,5	NS	5,4	b	5,3	b	98,8	NS	0,646	a	0,576	ab	89,2	NS	23,2	a	19,3	abc	83,3	NS
Struna	0,554	0,65	6,7	ab	6,0	ab	90,5	NS	6,8	a	5,3	b	78,4	*	0,754	a	0,555	ab	73,5	NS	22,6	a	14,7	bc	64,9	*
Goplana	1,262	1,253	5,6	b	6,1	ab	108,2	NS	5,8	ab	5,5	ab	94,3	NS	0,637	a	0,684	a	107,3	NS	19,3	abc	17,3	abc	89,7	NS
Telimena	1,291	1,552	6,9	ab	7,2	a	103,5	NS	6,7	ab	6,2	ab	92,5	NS	0,840	a	0,674	a	80,2	NS	26,0	a	20,8	ab	80,1	NS
Scirocco	1,316	1,373	6,0	b	6,7	ab	112,9	NS	5,2	b	5,5	ab	106,5	NS	0,647	a	0,417	a	64,4	*	18,0	abc	13,0	c	72,2	*

W Tabeli 30 przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub DSI GY z cechami morfologicznymi organów generatywnych oraz pomiędzy poszczególnymi komponentami plonu dla pięciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy oraz wysokiej temperaturze powietrza.

W warunkach kontrolnych nie odnotowano istotnych statystycznie korelacji pomiędzy wskaźnikami DSI DW i DSI GY a parametrami plonu. Wartości korelacji zawierały się w przedziale od -0,31 do 0,29 i zaliczały się do nikłych, słabych lub przeciętnych. Pomędzy poszczególnymi parametrami plonu odnotowano wyłącznie korelacje dodatnie wysokie, bardzo wysokie lub niemal pełne, które zawierały się w zakresie od 0,66 do 0,96. Odnotowano jedną istotną statystycznie korelację pomiędzy SL a GY.

W warunkach suszy wskaźniki DSI DW i DSI GY korelowały dodatnio, wysoko lub bardzo wysoko, z SL oraz NoS, natomiast nikle i słabo z GY oraz NoG. Ujemną korelację stwierdzono jedynie w przypadku DSI DW z NoG. Korelacje pomiędzy poszczególnymi parametrami plonu należały do nikłych, słabych, przeciętnych i wysokich, a zawierały się w zakresie od -0,02 do 0,86. Niemal wszystkie korelacje pomiędzy parametrami plonu były dodatnie z wyjątkiem SL z GY. Najsilniejsze spośród korelacji odnotowano pomiędzy SL i NoS oraz GY i NoG, które wyniosły odpowiednio 0,86 i 0,78.

Tabela 30. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z komponentami plonu (SL [cm] – długość kłosa; NoS [szt.] – liczba pięterek kłosa; GY [g] – masa ziarniaków; NoG [szt.] liczba ziarniaków) dla pięciu wybranych genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (nad przekątną) lub połowy dawki wody (pod przekątną) oraz relatywnie wysokiej temperaturze powietrza. Korelacje obliczono osobno dla obu typów warunków, niemniej umieszczono w jednej tabeli. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

	DSI DW	DSI GY	SL	NoS	GY	NoG
DSI DW		0,97	-0,10	-0,15	0,06	-0,31
DSI GY	0,97		0,13	0,03	0,29	-0,12
SL	0,75	0,87		0,82	0,96	0,75
NoS	0,62	0,76	0,86		0,85	0,66
GY	0,09	0,14	-0,02	0,45		0,80
NoG	-0,02	0,06	0,11	0,57	0,78	

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach suszy i w wysokiej temperaturze powietrza podczas późnej wiosny modyfikowane były cechy morfologiczne części generatywnej roślin, jednak reakcje roślin były znacząco różne względem warunków suszy w niskiej temperaturze powietrza. Genotypy wrażliwe charakteryzowało zwiększenie długości kłosa o 8,2%, genotypy a tolerancyjne obniżenie o 6%; liczby pięterek kłosa odpowiednio o 2,8% i 11,4%, masy ziarniaków o 16% i 18,7%, liczby ziarniaków o 19,3 i 25,9%. Stanowiło to odpowiednio różnicę 14,2% dla długości kłosa, 9,2% liczby pięterek kłosa, 2,7% masy ziarniaków oraz 6,6% liczby ziarniaków, gdy porównano reakcje roślin wrażliwych do reakcji roślin tolerancyjnych. Efekty potwierdziły wysokie korelacje dodatnie pomiędzy wskaźnikami wrażliwości DSI (DSI DW i DSI GY) oraz długością kłosa i jego liczbą pięterek.

5.4. Wpływ intensywności stresu suszy na fotosyntezę

Celem eksperymentów było: 1/ określenie wpływu intensywności stresu suszy glebowej (określonej potencjałem pojemności wodnej gleby lub/i długością trwania suszy) na proces fotosyntezy dla genotypów o różnej wrażliwości względem suszy; 2/ określenie korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI z parametrami fluorescencji chlorofilu *a*; 3/ potwierdzenie selekcji genotypów tolerancyjnych i wrażliwych na suszę; 4/ charakterystyka mechanizmów odpowiedzialnych za utrzymanie efektywności fotosyntezy w warunkach zróżnicowanego poziomu wilgotności podłoża.

Pomiary fluorescencji chlorofilu *a* przeprowadzano dla sześciu modelowych genotypów pszenicy, rosnących w warunkach kontrolnych (optymalna wilgotność gleby - 70 % pojemności wodnej gleby) oraz poddanych stresowi suszy w trzech poziomach wilgotności podłoża (D1 – 55%, D2 – 35% i D3 - 15 % PPW) przez okres trzech tygodni.

W **Tabeli 31** przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla **sześciu genotypów pszenicy bezpośrednio przed zastosowaniem stresu suszy, w Tabeli 32 tydzień po zastosowaniu suszy, w Tabeli 33 trzy tygodnie po zastosowaniu suszy**. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* przedstawiono w przeliczeniu na jedno aktywne centrum reakcji w PSII (RC) i fotosyntetyzującą powierzchnię próbki (CSm). Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabel wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów w obrębie analizowanej grupy genotypów pszenicy jarej.

W okresie bezpośrednio przed zastosowaniem stresu suszy, różnice statystycznie istotne pomiędzy genotypami stwierdzono w przypadku wszystkich parametrów. Największe zróżnicowanie obserwowano dla parametrów TRo/CSm, ETo/CSm oraz RC/CSm. Mając

na względzie uszeregowanie genotypów względem rosnących wartości parametru DSI DW najbardziej odbiegającym genotypem w analizowanej grupie był genotyp SMJ 2115.

W pierwszym tygodniu suszy glebowej, stwierdzono spadek parametrów ABS/C_{Sm}, TRo/C_{Sm}, ETo/C_{Sm}, RC/C_{Sm}, PI_{ABS}, Fv/Fm oraz wzrost parametrów ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC, DIo/RC, DIo/C_{Sm} względem roślin podlewanych optymalnie.

Po trzech tygodniach suszy glebowej, stwierdzono podobny trend zmian, jak w pierwszym tygodniu suszy. Dodatkowo zaobserwowano, że zmiany wartości parametrów najbardziej drastycznie zmieniały się w warunkach suszy D3.

Tabela 31. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody przed rozpoczęciem stresu suszy. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy w danych warunkach uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie.

Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
	DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
SMJ 2115			4,47	a 1634 d	3,28	a 1204 d	1,09	b 402 d	1,19	a 430 b	368 e	0,32 c	0,73 b
Struna			4,17	b 1695 cd	3,17	b 1292 c	1,14	ab 466 c	1,00	bc 403 c	408 d	0,44 ab	0,76 a
Sharki			4,07	b 1844 b	3,11	b 1412 b	1,15	a 525 b	0,96	c 431 b	457 bc	0,48 ab	0,77 a
Goplana			4,06	b 1952 a	3,11	b 1497 a	1,11	ab 538 b	0,95	c 456 a	483 ab	0,46 ab	0,77 a
Telimena			4,02	b 1998 a	3,08	b 1533 a	1,16	a 579 a	0,94	c 465 a	500 a	0,51 a	0,77 a
Scirocco			4,22	b 1776 bc	3,12	b 1319 c	1,13	ab 483 c	1,08	b 452 a	424 cd	0,42 b	0,74 b

Tabela 32. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (K) oraz trzech poziomach wilgotności podłoża (D1 – 55%, D2 – 35% i D3 - 15% PPW) w pierwszym tygodniu stresu suszy. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy w danych warunkach uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie.

Traktowanie	Genotyp	DSI		ABS			TRo			ETo			Dio			RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm							
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm												
K	SMJ 2115			2,82	i	2427	ab	2,35	i	2023	ab	1,28	fg	1102	ab	0,47	gh	404	hi	862	ab	2,15	ab	0,83	ab
	Struna			2,82	i	2501	a	2,36	i	2094	a	1,30	efg	1159	a	0,46	h	407	ghi	890	a	2,30	a	0,84	a
	Sharki			3,06	e-h	2389	a-d	2,51	d-h	1963	bc	1,26	g	984	b-f	0,55	e-h	426	d-i	781	cde	1,52	f-j	0,82	a-d
	Goplana			3,09	d-h	2408	abc	2,54	d-h	1984	ab	1,30	efg	1019	b-e	0,54	e-h	424	d-i	782	cde	1,61	e-i	0,82	a-d
	Telimena			3,09	d-h	2393	abc	2,53	d-h	1959	bc	1,27	g	988	b-f	0,56	d-g	434	b-f	777	cde	1,52	f-j	0,82	b-e
	Scirocco			3,08	d-h	2332	b-f	2,53	d-h	1913	bcd	1,28	fg	968	c-g	0,56	e-h	420	e-i	758	c-f	1,53	f-j	0,82	b-e
D1	SMJ 2115			2,94	ghi	2292	c-g	2,42	f-i	1891	b-e	1,33	d-g	1043	bcd	0,51	fgh	401	i	782	cde	1,98	a-e	0,83	abc
	Struna			2,91	hi	2374	b-e	2,41	hi	1961	bc	1,35	c-f	1103	ab	0,51	fgh	413	f-i	817	bc	2,12	abc	0,83	abc
	Sharki			3,07	e-h	2340	b-e	2,50	d-h	1911	bcd	1,36	b-e	1041	bcd	0,56	d-g	429	c-h	765	c-f	1,77	b-g	0,82	b-f
	Goplana			3,12	c-h	2370	b-e	2,56	c-f	1943	bcd	1,33	d-g	1015	b-f	0,56	d-g	427	c-h	761	c-f	1,62	e-i	0,82	b-e
	Telimena			3,03	f-i	2369	b-e	2,48	d-i	1941	bcd	1,37	b-e	1075	abc	0,55	e-h	428	c-h	784	cde	1,91	a-f	0,82	b-e
	Scirocco			2,98	ghi	2357	b-e	2,45	e-i	1939	bcd	1,30	efg	1030	bcd	0,53	fgh	418	e-i	794	bcd	1,79	b-g	0,82	a-d
D2	SMJ 2115			2,99	ghi	2196	ghi	2,41	ghi	1773	e-h	1,30	efg	960	c-g	0,58	def	423	d-i	736	d-g	1,72	c-g	0,81	d-h
	Struna			2,97	ghi	2260	d-g	2,42	f-i	1844	c-f	1,40	a-d	1066	abc	0,55	e-h	416	e-i	763	c-f	2,07	a-d	0,82	b-f
	Sharki			3,16	c-g	2251	efg	2,55	c-g	1819	d-g	1,42	abc	1013	b-f	0,61	c-f	432	b-g	714	e-h	1,70	c-h	0,81	c-g
	Goplana			3,33	abc	2075	ij	2,61	a-d	1634	ij	1,35	c-f	853	gh	0,72	ab	441	a-e	630	ijk	1,27	hij	0,79	ijk
	Telimena			3,27	b-e	2191	ghi	2,61	a-d	1753	f-i	1,39	a-d	938	d-h	0,65	bcd	438	b-f	673	g-j	1,43	g-j	0,80	f-i
	Scirocco			3,22	b-f	2211	fgh	2,56	c-f	1764	e-i	1,44	ab	997	b-f	0,66	bcd	447	a-d	696	f-i	1,67	d-h	0,80	g-j
D3	SMJ 2115			3,31	a-d	2100	hij	2,61	a-d	1660	hij	1,41	abc	901	e-h	0,70	abc	440	b-e	640	h-k	1,39	g-j	0,79	h-k
	Struna			3,23	b-f	2105	hij	2,58	b-e	1678	hij	1,46	a	953	c-h	0,66	bcd	426	d-i	653	h-k	1,64	e-i	0,80	g-j
	Sharki			3,48	a	2104	hij	2,72	a	1647	hij	1,39	a-d	852	gh	0,76	a	457	ab	609	jk	1,15	j	0,78	jk
	Goplana			3,48	a	2042	j	2,70	ab	1590	j	1,42	abc	838	h	0,77	a	452	abc	588	k	1,14	j	0,78	k
	Telimena			3,42	ab	2166	g-j	2,68	abc	1702	g-j	1,41	a-d	894	fgh	0,74	ab	464	a	635	ijk	1,21	ij	0,79	ijk
	Scirocco			3,26	b-e	2212	fgh	2,62	a-d	1776	e-h	1,42	abc	962	c-g	0,64	b-e	437	b-f	679	g-j	1,48	f-j	0,80	e-h

Tabela 33. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (K) oraz trzech poziomach wilgotności podłoża (D1 – 55%, D2 – 35% i D3 - 15% PPW) w trzecim tygodniu stresu suszy. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy w danych warunkach uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie.

Traktowanie	Genotyp	DSI		ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
K	SMJ 2115			2,64	k	2474	a-e	2,20	g	2060	abc	1,18	fg	1109	a-d	0,44	e	414	de	944	a	2,28	abc	0,83	a
	Struna			2,74	ijk	2440	a-e	2,29	d-g	2037	abc	1,22	efg	1088	a-d	0,45	e	403	e	891	ab	2,12	abc	0,83	a
	Sharki			2,68	jk	2422	a-e	2,23	fg	2015	abc	1,24	c-g	1126	abc	0,45	e	407	e	909	ab	2,35	ab	0,83	a
	Goplana			2,74	ijk	2488	a-d	2,30	d-g	2088	ab	1,21	fg	1104	a-d	0,44	e	400	e	914	ab	2,18	abc	0,84	a
	Telimena			2,68	jk	2456	a-e	2,23	fg	2046	abc	1,22	efg	1119	a-d	0,45	e	409	e	917	ab	2,26	abc	0,83	a
	Scirocco			2,87	f-k	2294	b-f	2,33	d-g	1869	b-e	1,19	fg	961	c-f	0,53	de	425	cde	802	bcd	1,71	cd	0,81	abc
D1	SMJ 2115			2,96	e-i	2407	a-e	2,45	b-e	1993	abc	1,26	b-g	1034	b-e	0,51	de	414	de	821	a-d	1,81	bcd	0,83	ab
	Struna			2,77	h-k	2477	a-e	2,32	d-g	2074	ab	1,22	efg	1093	a-d	0,45	e	403	e	896	ab	2,10	abc	0,84	a
	Sharki			2,73	ijk	2580	ab	2,29	d-g	2164	ab	1,27	b-g	1202	ab	0,44	e	416	de	947	a	2,39	ab	0,84	a
	Goplana			2,84	g-k	2659	a	2,39	c-f	2236	a	1,25	b-g	1173	abc	0,45	e	423	de	936	a	2,06	abc	0,84	a
	Telimena			2,70	jk	2515	abc	2,26	fg	2106	ab	1,23	d-g	1151	abc	0,44	e	410	e	933	a	2,30	abc	0,84	a
	Scirocco			2,73	ijk	2446	a-e	2,27	efg	2041	abc	1,22	efg	1098	a-d	0,45	e	405	e	899	ab	2,18	abc	0,83	a
D2	SMJ 2115			2,91	f-j	2451	a-e	2,39	c-f	2020	abc	1,32	a-f	1115	a-d	0,51	de	431	cde	847	abc	2,03	abc	0,82	ab
	Struna			2,87	f-k	2561	ab	2,40	c-f	2137	ab	1,36	a-e	1215	ab	0,48	e	424	cde	895	ab	2,37	ab	0,83	a
	Sharki			2,77	h-k	2580	ab	2,30	d-g	2144	ab	1,37	a-d	1271	a	0,47	e	436	cde	933	a	2,60	a	0,83	a
	Goplana			3,05	d-g	2596	a	2,53	abc	2160	ab	1,38	abc	1176	ab	0,51	de	437	cde	853	ab	1,98	bc	0,83	a
	Telimena			3,01	d-h	2668	a	2,51	abc	2229	a	1,41	a	1248	ab	0,50	de	439	cde	887	ab	2,16	abc	0,84	a
	Scirocco			2,88	f-k	2459	a-e	2,39	c-f	2042	abc	1,39	ab	1186	ab	0,49	de	417	de	857	ab	2,39	ab	0,83	a
D3	SMJ 2115			3,09	c-f	2213	def	2,46	bcd	1777	cde	1,17	g	862	efg	0,64	cd	436	cde	720	de	1,30	de	0,80	bcd
	Struna			3,18	cde	2068	fg	2,44	b-e	1605	ef	1,15	g	765	fg	0,74	abc	463	bcd	649	ef	1,03	ef	0,77	de
	Sharki			3,54	a	2241	c-f	2,67	a	1697	def	1,13	g	723	g	0,87	a	544	a	638	ef	0,68	f	0,76	e
	Goplana			3,42	ab	2186	ef	2,64	a	1714	de	1,19	fg	791	fg	0,79	ab	473	bc	647	ef	1,00	ef	0,77	de
	Telimena			3,31	bc	2395	a-e	2,59	ab	1889	bcd	1,23	efg	909	d-g	0,72	bc	507	ab	733	cde	1,15	ef	0,79	cde
	Scirocco			3,23	bcd	1836	g	2,53	abc	1448	f	1,25	b-g	727	g	0,70	bc	388	e	574	f	1,36	de	0,79	cde

W **Tabeli 33** przedstawiono współczynniki korelacji wyliczone pomiędzy wskaźnikiem DSI DW lub DSI GY oraz parametrami fluorescencji chlorofilu *a* **dla sześciu genotypów pszenicy, rosnących w warunkach różnej wilgotności podłoża**. Stwierdzono statystycznie istotne korelacje pomiędzy wartościami DSI DW oraz DSI GY z wybranymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a*.

W okresie bezpośrednio przed zastosowaniem stresu suszy odnotowano istotne dodatnie korelacje DSI DW i GY z ABS/CSm i DIo/CSm, natomiast ujemne z TRo/RC; we wszystkich przypadkach korelacje były bardzo wysokie. DSI GY korelowało dodatnio i bardzo wysoko z ETo/CSm oraz RC/CSm.

W pierwszym tygodniu suszy glebowej odnotowano istotne korelacje pomiędzy DSI DW i GY a parametrami fluorescencji chlorofilu *a* w przypadku roślin podlewanych optymalnie (kontrola) oraz w warunkach suszy umiarkowanej D2. Wartości korelacji wyliczone dla D1 oraz D3 były generalnie niższe niż wartości dla roślin, rosnących w warunkach optymalnych i suszy typu D2. W warunkach optymalnych odnotowano korelacje dodatnie, bardzo wysokie oraz niemal pełne dla DSI DW i GY z ABS/RC, TRo/RC, DIo/RC oraz DIo/CSm, oraz korelacje ujemne, bardzo wysokie lub niemal pełne z TRo/CSm, ETo/CSm, RC/CSm, PI_{ABS} oraz Fv/Fm. W warunkach suszy umiarkowanej D2, wyliczono istotne dodatnie korelacje dla DSI DW i GY z ABS/RC, TRo/RC oraz DIo/CSm. Dodatkowo DSI DW było skorelowane dodatnio i bardzo wysoko z DIo/RC oraz ujemnie z RC/CSm.

W trzecim tygodniu suszy glebowej sprawność procesu fotosyntezy poszczególnych genotypów pszenicy była na podobnym poziomie i nie korelowała ze stopniem tolerancji bądź wrażliwości genotypów względem stresu suszy glebowej. Wśród parametrów można wyróżnić jedynie parametr ETo/RC, który w warunkach stresu umiarkowanego (D2) korelował dodatnio bardzo wysoko i niemal pełnie odpowiednio z DSI DW i DSI GY.

Tabela 34. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (K) oraz trzech poziomów wilgotności podłoża (D1 – 55%, D2 – 35% i D3 - 15% PPW). Pomiary wykonano przed rozpoczęciem suszy, w pierwszym oraz trzecim tygodniu trwania suszy. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

Traktowanie DSI		ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
Przed suszą												
K	DW	-0,63	0,81	-0,82	0,75	0,33	0,76	-0,48	0,89	0,77	0,59	0,30
	GY	-0,68	0,84	-0,85	0,79	0,48	0,82	-0,54	0,87	0,81	0,67	0,37
Pierwszy tydzień suszy												
K	DW	0,94	-0,75	0,94	-0,82	-0,15	-0,86	0,93	0,84	-0,92	-0,89	-0,90
	GY	0,90	-0,67	0,90	-0,75	-0,19	-0,81	0,91	0,87	-0,86	-0,85	-0,88
D1	DW	0,68	0,53	0,68	0,35	-0,19	-0,46	0,65	0,72	-0,39	-0,72	-0,59
	GY	0,58	0,60	0,57	0,42	-0,04	-0,25	0,58	0,72	-0,26	-0,56	-0,55
D2	DW	0,95	-0,50	0,94	-0,61	0,45	-0,54	0,89	0,95	-0,85	-0,76	-0,79
	GY	0,90	-0,39	0,92	-0,50	0,50	-0,45	0,79	0,87	-0,77	-0,69	-0,67
D3	DW	0,43	0,37	0,55	0,23	-0,37	-0,19	0,28	0,57	-0,11	-0,50	-0,19
	GY	0,38	0,46	0,50	0,30	-0,33	-0,11	0,23	0,59	-0,04	-0,45	-0,14
Trzeci tydzień suszy												
K	DW	0,50	-0,35	0,49	-0,34	0,12	-0,36	0,41	0,20	-0,45	-0,39	-0,32
	GY	0,43	-0,32	0,42	-0,31	0,19	-0,30	0,37	0,18	-0,41	-0,34	-0,29
D1	DW	-0,55	0,46	-0,51	0,47	-0,19	0,55	-0,59	0,19	0,64	0,50	0,49
	GY	-0,65	0,38	-0,62	0,40	-0,30	0,52	-0,64	0,05	0,65	0,57	0,48
D2	DW	0,47	0,37	0,52	0,39	0,85	0,30	0,14	0,12	-0,14	-0,08	0,44
	GY	0,49	0,49	0,55	0,51	0,92	0,40	0,06	0,16	-0,05	-0,05	0,57
D3	DW	0,46	-0,05	0,64	-0,06	0,75	-0,01	0,20	-0,03	-0,29	0,09	0,08
	GY	0,40	0,04	0,57	0,04	0,77	0,12	0,16	0,04	-0,16	0,11	0,10

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w warunkach kontrolnych oraz suszy typu D1 i D2 wartości pomiarów danego parametru były zbieżne w obrębie genotypu. Susza typu D3 najwyraźniej ograniczała możliwość wnioskowania o mechanizmach fotosyntetycznych ze względu na przekroczenie progu wrażliwości nawet w przypadku genotypów tolerancyjnych. Potwierdzono, że optymalnym modelem doświadczalnym był poziom suszy ok. 35% PPW. W tych warunkach większość parametrów, opisujących poszczególne etapy fotosyntezy w przeliczeniu na centrum aktywne RC była dodatkowo skorelowana z wskaźnikami DSI DW i DSI GY (z wyjątkiem ETo/RC), natomiast w przeliczeniu na fotosyntetyzującą próbkę parametry były ujemnie skorelowane z wskaźnikami DSI DW i DSI GY (z wyjątkiem DIo/CSm). Wyniki wskazują na różnicę w efektywności fotosyntezy roślin tolerancyjnych oraz wrażliwych na stres suszy.

Rozpatrując długość okresu suszy, dla roślin wrażliwych na stres stwierdzono bardziej efektywne funkcjonowanie pojedynczych centrów aktywnych, ale zmniejszoną efektywność fotosyntetyczną całej powierzchni próbki (ABS, TRo, ETo), gdy rośliny były testowane w pierwszym tygodniu suszy. W efekcie zmniejszona efektywność fotosyntetyczna całej powierzchni próbki wpływała na ogólnie obniżone funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS} , Fv/Fm). Wyjątek stanowiło rozpraszanie nadmiaru energii wzbudzenia (DIo w obu przypadkach dla RC, CSm) wyższe dla roślin wrażliwych. W trzecim tygodniu stwierdzono natomiast mniejszą absorpcję fotonów zarówno na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC) jak i na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej (ABS/CSm, TRo/CSm). Spowodowało to silnie obniżoną efektywność transportu elektronów, szczególnie na poziomie pojedynczego centrum aktywnego (ETo/RC) i maksymalnej wydajności PSII (Fv/Fm).

Zatem, modyfikacja (indukcja/inhibicja) poszczególnych mechanizmów fotosyntetycznych może być istotna dla plonu w warunkach suszy (wrażliwość genotypów na suszę w kontekście plonu) i specyficzny w zależności od intensywności i okresu występowania suszy.

5.5. Bioróżnorodność mikroorganizmów ryzosferowy pszenicy jarej w warunkach suszy

5.5.1. Liczba mikroorganizmów ryzosfery pszenicy

Celem eksperymentów było określenie: 1/ składu ilościowego mikroorganizmów ryzosfery genotypów pszenicy, które różnią się stopniem wrażliwości na stres suszy glebowej; 2/ współczynnika korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI z zmianami ilościowymi mikroorganizmów glebowych; 3/ zmian w liczbie mikroorganizmów ryzosferowych w warunkach suszy.

W **Tabeli 35** przedstawiono wyniki pomiarów liczby bakterii oraz grzybów wyizolowanych z sfery korzeniowej **dwóch genotypów pszenicy tolerancyjnych na stres suszy, oraz dwóch genotypów wrażliwych na stres suszy**, rosnących w **warunkach stresu suszy** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie).

W warunkach kontrolnych najwyższą liczbę bakterii stwierdzono w ryzosferze genotypu Goplana, natomiast najniższą dla genotypu Telimena. W warunkach stresu suszy obserwowano wzrost liczby bakterii względem warunków kontrolnych (%K) w ryzosferze wszystkich genotypów, za wyjątkiem genotypu Goplana. W przypadku genotypów tolerancyjnych na stres suszy, wzrost liczby bakterii był znacznie wyższy w porównaniu do genotypów wrażliwych na stres suszy.

Najwyższą liczbę grzybów odnotowano dla genotypu Sharki, a najniższą dla genotypu SMJ 2115. Susza spowodowała silny wzrost liczby grzybów w ryzosferze badanych roślin, za wyjątkiem genotypu Sharki. W warunkach suszy najwyższą liczbę grzybów odnotowano dla genotypu Telimena, najniższą dla genotypu Goplana.

Tabela 35. Liczba bakterii oraz grzybów ryzosfery genotypów pszenicy jarej, różniących się wrażliwością na stres suszy, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) oraz suszy (S, połowa dawki wody). %K - procent wartości parametru w warunkach suszy względem wartości parametru w warunkach optymalnego nawodnienia. Liczbę mikroorganizmów przedstawiono jako jednostki tworzące kolonie w gramie suchej masy gleby [bakterie x 10⁶ jtk x g⁻¹ s.m.g.; grzyby x 10⁴ jtk x g⁻¹ s.m.g.]. Genotypy uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolorem zielonym czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach odpowiada formatowaniu warunkowemu dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD (p<0,05). Istotność statystyczną zmiany wartości cechy pomiędzy traktowaniami, w obrębie danego genotypu obliczono za pomocą testu t-Studenta dla grup niezależnych: NS- brak istotnych różnic; różnice statystycznie istotne **, *** odpowiednio dla p<0,01; p<0,001.

Genotyp	DSI		Liczba bakterii				Liczba grzybów			
	DW	GY	K	S	%K	K	S	%K		
SMJ 2115			38,1 c	54,7 b	144,0 **	6,6 c	52,7 a	803,0 ***		
Sharki			56,6 b	86,6 a	153,0 **	32,8 b	34,1 b	104,0 NS		
Goplana			62,2 b	56,5 b	91,0 NS	11,5 c	29,8 b	259,0 ***		
Telimena			31,5 c	34,7 c	110,0 NS	10,1 c	54,3 a	540,0 ***		

W Tabeli 36 przedstawiono współczynniki korelacji ogólnej liczby bakterii oraz grzybów z wskaźnikami DSI DW lub DSI GY. Nie odnotowano istotnych korelacji pomiędzy DSI DW oraz DSI GY a liczbą bakterii ryzosfery roślin rosnących w warunkach kontrolnych, jak też w warunkach stresu suszy glebowej. Wartości korelacji zawierały się w zakresie od -0,47 do 0,18 i zaliczały się do korelacji nikłych, słabych lub przeciętnych. Ogólna liczba grzybów nie korelowała istotnie z DSI DW i DSI GY, a wartości wyliczonych korelacji były niższe niż w przypadku liczby bakterii. Zarówno dla roślin rosnących w warunkach kontrolnych, jak też suszy odnotowano wyłącznie korelacje nikłe i słabe. Stwierdzono natomiast bardzo wysoką negatywną korelację pomiędzy DSI DW i DSI GY a %K liczby bakterii. Pomimo wysokich wartości współczynnika korelacji, nie były one istotne statystycznie. %K liczby grzybów mikroskopowych była skorelowana przeciętnie z wskaźnikami DSI DW i DSI GY.

Tabela 36. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z liczbą bakterii oraz grzybów mikroskopowych zasiedlających ryzosferę czterech genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach pełnej dawki wody (K) i w warunkach stresu suszy glebowej (S, połowa dawki wody). %K - procent wartości cechy w warunkach suszy względem wartości cechy w warunkach kontrolnych.

		Liczba bakterii			Liczba grzybów		
		K	S	%K	K	S	%K
DSI	DW	0,18	-0,35	-0,79	0,00	-0,29	-0,48
	GY	-0,05	-0,47	-0,71	-0,05	-0,07	-0,35

r > 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90
r < -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że w większości przypadków, liczba mikroorganizmów rosła znacząco w warunkach suszy w porównaniu do warunków optymalnego nawodnienia. Szczególnie liczba grzybów mogła być czynnikiem determinującym zmiany środowiska ryzosfery pszenicy, rosnącej w warunkach suszy. Zmiany te były zależne od genotypu pszenicy. Jednak brak było zależności wynikających z podziału genotypów na grupy potencjalnie tolerancyjne i wrażliwe względem suszy, gdy rośliny były analizowane w warunkach optymalnego nawodnienia. Stwierdzono korelację względem wrażliwości roślin na suszę, gdy wyliczono procentowe zmiany liczby bakterii w warunkach suszy względem warunków kontrolnych. Podobny trend nie był obserwowany dla grzybów, pomimo wspomnianego, znacznie bardziej intensywnego ich wzrostu w warunkach suszy.

5.5.2. Charakterystyka bakterii ryzosfery pszenicy

Celem eksperymentu było: 1/ określenie właściwości bakterii, izolowanych z ryzosfery genotypów pszenicy, które różnią się istotnie wrażliwością na stres suszy glebowej, w tym, właściwości bakterii w warunkach wysokiego stężenia soli (susza fizjologiczna), cech bakterii potencjalnie korzystnych dla roślin (rozpuszczania chityny koloidalnej, związków fosforu, i związków żelaza oraz antagonizmu przeciwko wybranym patogenom); oraz 2/ identyfikacja głównych rodzajów i gatunków bakterii i różnic jakościowych pomiędzy szczepami wyizolowanymi z ryzosfery roślin o różnej wrażliwości na suszę.

W **Tabeli 37** przedstawiono liczbę bakterii, wyizolowanych z ryzosfery roślin pszenicy, **dwóch genotypów pszenicy tolerancyjnych na stres suszy, oraz dwóch genotypów wrażliwych na stres suszy**, rosnących w **warunkach stresu suszy** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie). Bakterie hodowano na pożywce bez dodatku chlorku sodu oraz na pożywkach z dodatkiem chlorku sodu o wzrastającym stężeniu (5%, 10% i 15% NaCl).

Zaobserwowano istotne różnice w liczbie bakterii rosnących na pożywce bez dodatku chlorku sodu (NaCl), gdy porównano izolaty pozyskane z ryzosfery poszczególnych genotypów pszenicy jarej. Najwyższą liczbę bakterii odnotowano w izolatach uzyskanych dla genotypu Sharki, najniższą dla genotypu Telimena. Dodatek NaCl do pożywki spowodował istotne zahamowanie rozwoju bakterii (nawet najniższe stężenie NaCl). Wraz ze wzrostem stężenia NaCl liczba kolonii bakterii rozwijających się na pożywce spadała, aż do całkowitego zahamowania rozwoju na pożywce z dodatkiem 15% NaCl. Nie obserwowano statystycznie istotnych różnic w liczbie kolonii bakteryjnych na pożywkach z 5% i 10% dodatkiem NaCl, a także pomiędzy poszczególnymi genotypami pszenicy.

Tabela 37. Liczba bakterii ryzosfery pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy. Bakterie hodowano na pożywkach z dodatkiem NaCl o stężeniu 0 - 15%. Liczbę bakterii przedstawiono jako jednostki tworzące kolonie w gramie suchej masy gleby [$\times 10^6$ jtk $\times g^{-1}$ s.m.g]. Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolorem zielonym czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach odpowiada formatowaniu warunkowemu dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$), nb – brak wzrostu kolonii.

Genotyp	Liczba bakterii						
	NaCl w pożywce						
	0%		5%		10%		15%
SMJ 2115	54,687	b	0,130	d	0,013	d	nb
Sharki	86,577	a	0,082	d	0,005	d	nb
Goplana	56,541	b	0,033	d	0,005	d	nb
Telimena	34,704	c	0,071	d	0,011	d	nb

Pobrano pojedyncze kolonie bakterii, wykazujących wzrost na pożywce z dodatkiem 5% i 10% NaCl. Kolonie bakterii przeniesiono na pożywki (**Rysunek 2**, rozdział 4.6.2. *Charakterystyka izolatów bakterii względem cech korzystnych dla roślin*) pozwalające określić potencjał bakterii w kierunku: rozpuszczania chityny koloidalnej, rozpuszczania związków fosforu, rozpuszczania związków żelaza (II) oraz antagonizmu przeciwko patogenom *Phytophthora cactorum*, *Fusarium oxysporum* (szczep WT42AA1), *Fusarium oxysporum* (szczep WT42AA2), *Verticilium dahliae* (szczep VD1).

W **Tabeli 38** przedstawiono szczepy bakterii o zróżnicowanym zestawie cech. Generalnie większą „specjalizację metaboliczną” wykazywały szczepy izolowane z ryzosfery genotypów tolerancyjnych na stres suszy; głównie scharakteryzowano szczepy zdolne do rozpuszczania związków. Tylko jeden szczep bakterii wyizolowany z ryzosfery genotypu SMJ 2115 (SMS10B12a) wykazał cechy antagonizmu względem patogenów grzybowych, jednocześnie nie posiadając cech rozpuszczania związków.

Większe spektrum cech metabolicznych wykazywały szczepy wyizolowane z ryzosfery genotypów pszenicy wrażliwych na stres suszy, szczególnie genotypu Telimena (genotyp najbardziej wrażliwy na suszę z całej grupy). Jeden z szczepów wyizolowany z ryzosfery Telimeny, genotypu pszenicy wrażliwego na suszę (TES5B7) wykazał potencjał do rozpuszczania wszystkich związków i antagonizm względem wszystkich patogenów.

Tabela 38. Szczepy bakterii z ryzosfery genotypów pszenicy jarej, różniących się wrażliwością na stres suszy glebowej. Szczepy wytypowano względem najwyższej aktywności metabolicznej potencjalnie pozytywnej dla rozwoju roślin. Pierwsze dwie litery nazwy szczepu wskazują na genotyp, z którego pozyskano izolat (SM – SMJ 2115; SH – Sharki; GO – Goplana; TE – Telimena), pozostała numeracja jest identyfikatorem depozytu przekazanego do SymbioBanku. Zielony kolor czcionki oznacza bakterie pozyskane z ryzosfery genotypów tolerancyjnych względem suszy, czerwony kolor czcionki – genotypów wrażliwych na suszę. Znakiem „+” oznaczono obecność danej cechy, znakiem „-” brak cechy.

Nazwa szczepu	Cecha szczepu							
	rozpuszczanie związków			antagonizm względem patogenów grzybowych				
	chityny	fosforu	żelaza	<i>Phytophthora cactorum</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> (WT42AA1)	<i>Fusarium oxysporum</i> (WT42AA2)	<i>Verticilium dahliae</i> (VD1)	
SMS5B3	+	+	+	-	-	-	-	
SMS5B17a	+	-	+	-	-	-	-	
SMS10B12a	+	-	-	+	+	+	+	
SHS10B5a1	+	+	+	-	-	-	-	
SHS5B14a	-	+	+	-	-	+	-	
GOS5B7	-	+	+	-	+	-	+	
GOS5B17b	+	+	+	-	-	-	-	
TES5B7	+	+	+	+	+	+	+	
TES5B10a	+	-	+	+	+	+	+	
TES5B10b-2	-	+	+	-	+	+	-	

Dla identyfikacji szczepów bakteryjnych izolowanych z ryzosfery genotypów pszenicy dokonano porównania sekwencji amplifikowanych genów 16S rRNA; *rpoB*, polymerase beta subunit; *tuf*, TU elongation factor; oraz *purH*, phosphoribosylaminoimidazolecarboxamide formyltransferase do danych sekwencji w bazie NCBI. Amplifikacja wybranych genów pozwoliła uzyskać produkty o długości od 400 pz do 1490 pz.

W **Tabeli 39** przedstawiono wyniki analiz bioinformatycznych. Produkty amplifikacji genu 16S rRNA były obecne we wszystkich testowanych szczepach bakterii, natomiast obecność genów *rpoB*, *tuf* i *purH* stwierdzono w kombinacji zależnej od szczepu. Szczególnie *purH* potwierdzono jedynie w dwóch z testowanych szczepów. Wykonana analiza pozwoliła stwierdzić podobieństwo uzyskanych sekwencji do danych dostępnych w bazie NCBI na poziomie od 81,64% do 100%. W zależności od uzyskanych wyników określono ostateczną identyfikację szczepu bakterii, określając szczepy głównie z rodzajów *Bacillus* sp. i *Streptomyces* sp.

Stwierdzono mniejszą zbieżność identyfikowanych szczepów w ramach genotypów tolerancyjnych na stres suszy. Szczep SMS5B3 (izolowany z ryzosfery pszenicy SMJ 2115) oznaczono jako *Bacillus licheniformis*, ze względu na >99% podobieństwo wszystkich czterech sekwencji genów do sekwencji w bazie danych NCBI. Natomiast dla szczepu SMS10B12a1 (izolowanego z ryzosfery tego samego genotypu pszenicy) otrzymano produkty amplifikacji genów 16S rRNA oraz *tuf*, które odpowiadały sekwencjom charakterystycznym dla rodzaju *Streptomyces* sp odpowiednio w 100% oraz 97,7%. Podobnie, szczep SHS10B5a1 (izolowany z ryzosfery pszenicy Sharki) został zidentyfikowany jako *Bacillus megaterium*, ponieważ potwierdzono wysokie podobieństwo produktów amplifikacji genów 16S rRNA, *tuf* oraz *rpoB* do sekwencji z bazy NCBI (odpowiednio 99,81%, 100% oraz 100%), natomiast szczep SHS5B14a (izolowany również z ryzosfery pszenicy Sharki) zidentyfikowano jako rodzaj *Streptomyces* sp. ze względu na najwyższe podobieństwo sekwencji genu 16S rRNA.

Pomiędzy szczepami izolowanymi z ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę, stwierdzono większą zbieżność identyfikacji. Dla szczepu GOS5B7 i GOS5B17 (izolowanych z ryzosfery pszenicy Goplana) wykazano podobieństwo do sekwencji genu rodzaju *Bacillus* sp. Jednakże, dla szczepu GOS5B7, gen 16S rRNA jako jedyny wykazał 100% podobieństwo do sekwencji genu rodzaju *Bacillus* sp., natomiast w przypadku szczepu GOS5B17 uzyskano produkty amplifikacji wszystkich czterech genów, z których trzy, w ponad 99% wykazały podobieństwo do sekwencji genów gatunku *Bacillus subtilis*. W przypadku szczepów TES5B7 oraz TES5B10a1 wyniki sekwencjonowania były podobne; nie wykryto produktu amplifikacji genu *purH*, a sekwencje trzech pozostałych genów z 96,31% - 100% zgodnością pasowały do sekwencji genów rodzaju *Streptomyces* sp.

Wyniki wskazują, że w większości przypadków, scharakteryzowane szczepy bakterii ryzosfery pszenicy jarej można określić jako szczepy pożyteczne pod względem cech metabolicznych dla interakcji z ryzosferą pszenicy w warunkach suszy. Cechy funkcjonalne bakterii mogą umożliwiać zwiększenie dostępności składników glebowych dla roślin, jak również ochronę przed czynnikami patogennymi. W pierwszym przypadku, dotyczy to w sposób szczególny mikroorganizmów rozwijających się w okresie suszy w ryzosferze genotypów tolerancyjnych, w drugim przypadku mikroorganizmów ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę. Analizy pozwoliły na identyfikację bakterii szczególnie z dwóch rodzajów: *Bacillus* i *Streptomyces*.

Tabela 39. Identyfikacja bakterii strefy ryzosferowej pszenicy jarej, rosnących w warunkach stresu suszy w oparciu o analizę sekwencji wybranych genów: 16S rRNA, *tuf*, *rpoB*, *purH*. Pierwsze dwie litery nazwy szczepu wskazują genotyp, z którego pozyskano szczep (SM – SMJ 2115; SH – Sharki; GO – Goplana; TE – Telimena), pozostała numeracja jest identyfikatorem depozytu przekazanego do SymbioBanku. Zielony kolor czcionki oznacza szczepy pozyskane z ryzosfery genotypów tolerancyjnych względem suszy, czerwony kolor czcionki – szczepy pozyskane z ryzosfery genotypów wrażliwych na stres. Znak „-” oznacza brak produktu amplifikacji genu.

Szczep	Podobieństwo sekwencji genów szczepów do danych NCBI %				Identyfikacja
	16S rRNA	<i>tuf</i>	<i>rpoB</i>	<i>purH</i>	
SMS5B3	<i>Bacillus</i> sp.	99,3 <i>Bacillus licheniformis</i>	99,7 <i>Bacillus licheniformis</i>	99,7 <i>Bacillus licheniformis</i>	100,0 <i>Bacillus licheniformis</i>
SMS10B12a1	<i>Streptomyces</i> sp.	100,0 <i>Streptomyces</i> sp.	97,7 -	- -	- <i>Streptomyces</i> sp.
SHS10B5a1	<i>Bacillus megaterium</i> / <i>Bacillus aryabhatai</i>	99,8 <i>Bacillus megaterium</i>	100,0 <i>Bacillus megaterium</i>	100,0 -	- <i>Bacillus megaterium</i>
SHS5B14a	<i>Streptomyces</i> sp.	99,8 -	- <i>Halomonas</i> sp.	81,6 -	- <i>Streptomyces</i> sp.
GOS5B7	<i>Bacillus</i> sp.	100,0 -	- -	- -	- <i>Bacillus</i> sp.
GOS5B17	<i>Bacillus</i> sp.	99,6 <i>Bacillus subtilis</i>	100,0 <i>Halomonas</i> sp.	84,3 <i>Bacillus subtilis</i>	100,0 <i>Bacillus subtilis</i>
TES5B7	<i>Streptomyces</i> sp.	100,0 <i>Streptomyces</i> sp.	100,0 <i>Streptomyces</i> sp.	100,0 -	- <i>Streptomyces</i> sp.
TES5B10a1	<i>Streptomyces</i> sp.	100,0 <i>Streptomyces</i> sp.	100,0 <i>Streptomyces</i> sp.	100,0 -	- <i>Streptomyces</i> sp.
TES5B10b-2	<i>Streptomyces</i> sp.	100,0 <i>Streptomyces</i> sp.	96,3 <i>Halomonas</i> sp.	84,1 -	- <i>Streptomyces</i> sp.

5.5.3. Charakterystyka grzybów ryzosfery pszenicy

Celem eksperymentu było: 1/ określenie właściwości grzybów ryzosfery pszenicy jarej, różniących się wrażliwością na stres suszy glebowej, w tym, właściwości grzybów w warunkach wysokiego stężenia soli (susza fizjologiczna); oraz 2/ identyfikacja głównych rodzajów i gatunków grzybów, wyizolowanych z ryzosfery roślin o różnej wrażliwości na suszę.

W **Tabeli 40** przedstawiono liczbę grzybów, wyizolowanych z ryzosfery **dwóch genotypów pszenicy tolerancyjnych na stres suszy, oraz dwóch genotypów wrażliwych na stres suszy**, rosnących w **warunkach stresu suszy** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie). Grzyby hodowano na pożywce bez dodatku chlorku sodu oraz na pożywkach z dodatkiem chlorku sodu o stężeniu 5%, 10% i 15% NaCl.

Zaobserwowano istotne różnice w liczbie grzybów rosnących się na pożywce bez dodatku chlorku sodu (NaCl). Najwyższą liczbę grzybów odnotowano dla izolatów pochodzących z ryzosfery genotypów SMJ 2115 oraz Telimena, najniższą dla Goplany.

Dodatek NaCl do pożywki spowodował istotne ograniczenie liczby kolonii grzybów na pożywce. Liczba rosnących kolonii grzybowych zmniejszyła się już w stężeniu 5% NaCl, a wraz ze wzrostem stężenia, liczba kolonii grzybowych była jeszcze bardziej ograniczona. Efekt ograniczenia wzrostu grzybów obserwowano również dla izolatów z ryzosfery genotypów pszenicy w kolejności: Telimena (genotyp najbardziej wrażliwy na stres suszy) > Sharki > SMJ 2115 (SMJ 2115 genotyp najbardziej tolerancyjny na suszę). Nie stwierdzono jednak pełnej liniowej zależności, ze względu na odbiegające wyniki dla izolatów z ryzosfery genotypu Goplana.

Tabela 40. Liczba grzybów ryzosfery pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy. Grzyby hodowano na pożywkach z dodatkiem NaCl o stężeniu 0% - 15%. Liczbę grzybów przedstawiono jako jednostki tworzące kolonie w gramie suchej masy gleby [$\times 10^4$ jtk \times g⁻¹ s.m.g.]. Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolorem zielonym czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach odpowiada formatowaniu warunkowemu dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tych samych warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

Genotyp	Liczba grzybów							
	NaCl w pożywce							
	0%		5%		10%		15%	
SMJ 2115	52,68	a	30,42	bc	19,18	def	15,87	d-g
Sharki	34,07	b	13,25	efg	13,25	efg	12,19	fg
Goplana	29,78	bc	23,18	cd	20,97	de	19,31	def
Telimena	54,32	a	10,81	gh	8,53	gh	3,98	h

W **Tabeli 41** przedstawiono wyniki identyfikacji grzybów, wyizolowanych z ryzosfery pszenicy, rosnących w warunkach suszy oraz selekcionowanych na pożywkach z różnym stężeniem NaCl (0% - 15%). Bioróżnorodność grzybów, izolowanych z ryzosfery genotypów tolerancyjnych była znacznie niższa niż dla roślin wrażliwych na suszę. Rozróżniono, od 1 - 5 odmiennych szczepów dla genotypów tolerancyjnych (SMJ 2115, Sharki), oraz 1 - 11 szczepów dla genotypów wrażliwych (Goplana, Telimena).

Wykaz pozyskanych izolatów przedstawiono w **Tabeli 42**. Identyfikacji specyficznych gatunkowo fragmentów DNA dokonano na podstawie analiz sekwencji wewnętrznych regionów niekodujących ITS (ang. *Internal Transcribed Spacer*) oraz wewnętrznej kodującej podjednostki rybosomalnego DNA 5.8S (ITS1-5.8S-ITS2).

Każdy z wyizolowanych szczepów zidentyfikowano przynajmniej do rodzaju. Otrzymane wyniki porównania sekwencji genów izolowanych grzybów do sekwencji w bazie NCBI wahały się w zakresie podobieństwa od 98,15% do 100%. Najliczniejszym rodzajem zidentyfikowanych grzybów był *Penicillium* sp. Ponadto, grzyby tego rodzaju jako jedyne wykazały wzrost na pożywkach z dodatkiem 15% NaCl. *Penicillium* sp. było też jedynym zidentyfikowanym rodzajem grzybów izolowanych z ryzosfery genotypów tolerancyjnych na warunki suszy (SMJ 2115, Sharki). Pojedyncze szczepy zidentyfikowane zostały jako: *Trichoderma* sp. lub *Trichoderma koningiopsis* (CSHG8 oraz CSHG5, szczepy wyizolowane z ryzosfery genotypu Sharki, odpornego na suszę i CGOG1, szczep wyizolowany z ryzosfery

genotypu Goplana), oraz *Cladosporium* sp. i *Clonostachys* sp. (GOS10B20 i DTEG1, szczepy wyizolowane z ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę, odpowiednio Goplana i Telimena).

W przypadku rodzaju *Penicillium* stwierdzono różnorodność gatunkową, szczególnie na pożywkach o wyższej zawartości NaCl (wyższy poziom stresu stanowi czynnik selekcyjny, różnicujący przeżywalność w ramach gatunków) w porównaniu do niższych stężeń NaCl (wyższa przeżywalność, mieszana kompozycja gatunkowa, brak możliwości selekcji). Jednak nie udało się zidentyfikować jednoznacznie poszczególnych gatunków grzyba w ramach rodzaju *Penicillium*. Jednak na cele depozytu w SymbioBanku, opisano zróżnicowanie jako odmienne szczepy.

Wyniki wskazują, że w większości przypadków, scharakteryzowane szczepy grzybów ryzosfery pszenicy jarej można określić jako szczepy pożyteczne w warunkach suszy (wzrost na pożywkach o wysokim stężeniu NaCl). Jednakże, w przypadku grzybów izolowanych z ryzosfery pszenicy, stwierdzono ograniczenie ich wzrostu (wrażliwość na wysokie stężenia NaCl) wraz z większą wrażliwością genotypu pszenicy na suszę. Bioróżnorodność grzybów, izolowanych z ryzosfery genotypów tolerancyjnych była znacznie niższa niż dla roślin wrażliwych na suszę. Analizy pozwoliły na identyfikację bakterii z rodzaju *Penicillium* sp. bardzo odpornego na wysokie stężenia NaCl (15%). Jednakże, szczepy *Trichoderma* sp. z ryzosfery genotypu Sharki, odpornego na suszę, oraz *Cladosporium* sp. i *Clonostachys* sp. wyizolowane z ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę, mogą również mieć istotny wpływ na modyfikację warunków glebowych podczas suszy.

Tabela 41. Identyfikacja grzybów ryzosfery pszenicy jarej, rosnącej w warunkach suszy. Izolaty grzybów selekcjonowano na pożywkach z różnym stężeniem NaCl (0%, 5%, 10%, 15%). Zielony kolor czcionki oznacza szczepy pozyskane z ryzosfery genotypów tolerancyjnych względem suszy, czerwony kolor czcionki – szczepy pozyskane z ryzosfery genotypów wrażliwych na stres. Znak „-” oznacza brak wzrostu na pożywce.

Genotyp	Rodzaj/gatunek grzyba (liczba szczepów)				
	Kontrola	Susza			
	0% NaCl	15% NaCl	10% NaCl	5% NaCl	0% NaCl
SMJ 2115	<i>Penicillium</i> sp (1)	<i>Penicillium</i> sp. (5)	-	<i>Penicillium</i> sp. (1)	<i>Penicillium</i> sp. (2)
Sharki	<i>Trichoderma koningiopsis</i> (1)	<i>Penicillium</i> sp. (3)	-	<i>Penicillium</i> sp. (1)	<i>Penicillium</i> sp. (4)
Goplana	<i>Trichoderma</i> sp. (1)	<i>Penicillium</i> sp. (9)	<i>Cladosporium</i> sp. (1)	-	<i>Penicillium</i> sp. (1)
Telimena	<i>Penicillium</i> sp. (3)	<i>Penicillium</i> sp. (11)	-	-	<i>Penicillium</i> sp. (5) <i>Clonostachys</i> sp. (1)

Tabela 42. Identyfikacja grzybów ryzosfery pszenicy jarej, rosnącej w warunkach suszy na podstawie analizy sekwencji ITS genu rybosomalnego. Odpowiednie dwie litery nazwy szczepu wskazują genotyp, z którego pozyskano szczep (SM – SMJ 2115; SH – Sharki; GO – Goplana; TE – Telimena), pozostałe oznaczenia są identyfikatorem depozytu przekazanego do SymbioBanku. Zielony kolor czcionki oznacza szczepy pozyskane z ryzosfery genotypów tolerancyjnych względem suszy, czerwony kolor czcionki – szczepy pozyskane z ryzosfery genotypów wrażliwych na stres.

Izolat	Gatunek o największym podobieństwie do sekwencji	Podobieństwo (%)	Nr sekwencji w NCBI	Identyfikacja
SMS5B21	<i>Penicillium adametzii</i>	100,0	MH865748.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium restrictum</i>	100,0	MK358981.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	100,0	MH150880.1	
CSMG7	<i>Penicillium adametzii</i>	100,0	MH865748.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium restrictum</i>	100,0	MK358981.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	100,0	MH150880.1	
DSMG4	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU872809.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	
DSMG5	<i>Penicillium daleae</i>	100,0	LT821403.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium simplicissimum</i>	99,81	MH858238.1	
	<i>Penicillium singorense</i>	99,07	LT558940.1	

SDSMG5	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,8	MK910054.1	
SDSMG6	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	
SDSMG8	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
SDSMG16	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU872809.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium aeneum</i>	99,62	KP016812.1	
SDSMG24	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
SHS5B2	<i>Penicillium adametzii</i>	100,0	MH865748.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium restrictum</i>	100,0	MK358981.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	100,0	MH150880.1	
CSHG5	<i>Trichoderma koningiopsis</i>	100,0	FJ884183.1	<i>Trichoderma koningiopsis</i>
	<i>Trichoderma dorotheae</i>	98,15	GQ241295.1	
	<i>Trichoderma texanum</i>	98,15	NR_137308.1	
CSHG6	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	
CSHG8	<i>Trichoderma viride</i>	100,0	KP009372.1	<i>Trichoderma</i> sp.
	<i>Trichoderma paraviridescens</i>	99,64	JQ272436.1	
	<i>Trichoderma koningii</i>	99,45	KT715712.1	
DSHG2	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU597313.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	JX140943.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,72	MK910054.1	

DSHG6	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU597313.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium aeneum</i>	99,61	MK911683.1	
DSHG7	<i>Penicillium sumatraense</i>	100,0	MK910053.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium janthinellum</i>	100,0	KM268715.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	MH865753.1	
DSHG8	<i>Penicillium tropicum</i>	100,0	MN577283.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium meleagrinum</i>	100,0	MN511332.1	
	<i>Penicillium sumatraense</i>	100,0	MN326479.1	
SDSHG23	<i>Penicillium tropicum</i>	100,0	MN577283.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium meleagrinum</i> var. <i>viridiflavum</i>	100,0	MN511332.1	
	<i>Penicillium sumatraense</i>	100,0	MN326479.1	
SDSHG27	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU872809.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	
SDSHG29	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH865736.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
GOS10B20	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	100,0	MK388045.1	<i>Cladosporium</i> sp.
	<i>Cladosporium ramotenellum</i>	100,0	MK722198.1	
	<i>Cladosporium puyae</i>	100,0	NR_152298.1	
CGOG1	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	100,0	MN511324.1	<i>Trichoderma</i> sp.
	<i>Trichoderma bissettii</i>	100,0	MN329160.1	
	<i>Trichoderma citrinoviride</i>	100,0	MN320501.1	
DGOG3	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU597313.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	JX140943.1	
	<i>Penicillium aeneum</i>	99,56	MK911683.1	
SDGOG26	<i>Penicillium adametzii</i>	100,0	MH865748.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium restrictum</i>	100,0	MK358981.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	100,0	MH150880.1	

SDGOG9	<i>Penicillium restrictum</i>	100,0	MK358981.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,8	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,8	NR_144845.1	
SDGOG3	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,81	KM042212.1	
SDGOG4	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,81	KM042212.1	
SDGOG11	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,81	KM042212.1	
SDGOG13	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,81	KM042212.1	
SDGOG14	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,81	KM042212.1	
SDGOG18	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,81	KM042212.1	
SDGOG21	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Phialocephala fortinii</i>	99,76	KM042212.1	
CTEG3	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	99,81	MF475968.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	NR_153252.1	
CTEG6	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	

CTEG7	<i>Penicillium restrictum</i>	99,8	MH865736.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,8	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,8	NR_144845.1	
DTEG1	<i>Clonostachys</i> sp.	100,0	MN186772.1	<i>Clonostachys</i> sp.
DTEG2	<i>Penicillium philippinense</i>	99,26	MH860600.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,26	NR_144845.1	
	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	
DTEG3	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
DTEG4	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU872809.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	
DTEG5	<i>Penicillium daleae</i>	100,0	LT821403.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium simplicissimum</i>	99,81	MH858238.1	
	<i>Penicillium singorense</i>	99,26	LT558940.1	
DTEG6	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU872809.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium aeneum</i>	99,61	MK911683.1	
SDTEG5	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU872809.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	KP016814.1	
SDTEG7	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	100,0	MK910054.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KJ783267.1	
	<i>Penicillium toxicarium</i>	99,81	MK794492.1	
SDTEG25	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	
SDTEG8	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU978912.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	NR_153252.1	

SDTEG16	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	KU978912.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium toxicarium</i>	100,0	DQ682595.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	NR_153252.1	
SDTEG11	<i>Penicillium restrictum</i>	99,81	MH860892.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,81	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,81	NR_144845.1	
SDTEG28	<i>Penicillium restrictum</i>	99,8	MH865736.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium philippinense</i>	99,8	MH860600.1	
	<i>Penicillium chalabudae</i>	99,8	NR_144845.1	
SDTEG10	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	KP016814.1	
SDTEG15	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	
SDTEG33	<i>Penicillium aeneum</i>	99,62	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,62	MK910054.1	
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	99,62	MH857876.1	
SDTEG34	<i>Penicillium aeneum</i>	100,0	MK911683.1	<i>Penicillium</i> sp.
	<i>Penicillium citreonigrum</i>	100,0	MH857876.1	
	<i>Penicillium citreosulfuratum</i>	99,81	MK910054.1	

5.6. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych pszenicy jarej w warunkach suszy

5.6.1. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów z SymbioBanku

Celem doświadczeń było określenie: 1/ wpływu konsorcjów mikroorganizmów pożytecznych na pszenicę jara, przygotowanych ze szczepów, pochodzących z stanowisk suchych, półpustynnych i zasolonych (znajdujących się w zasobach SymbioBanku); 2/ wpływu pożytecznych mikroorganizmów glebowych na fotosyntezę, parametry wzrostu (części wegetatywne) i rozwoju (części generatywne) pszenicy jarej; 3/ współczynnika korelacji parametrów fotosyntezy, wzrostu i rozwoju z typem zastosowanych mikroorganizmów; 4/ współczynnika korelacji wskaźnika wrażliwości pszenicy na suszę DSI z parametrami fotosyntezy, wzrostu i rozwoju w kontekście traktowania mikroorganizmami.

Pomiary przeprowadzano dla roślin w warunkach kontrolnych (optymalne nawodnienie gleby) i roślin poddanych stresowi suszy (połowa optymalnej dawki wody przez trzy tygodnie) oraz w okresie późnej wiosny z relatywnie wysokimi temperaturami powietrza.

Do suplementacji gleby zastosowano trzy konsorcja mikrobiologiczne z szczepami bakterii dostępnych w SymbioBanku Instytutu Ogrodnictwa – Państwowy Instytut Badawczy. Szczepy bakterii użyte do przygotowania konsorcjów mikrobiologicznych oryginalnie izolowano z gleby zebranej z terenów o bardzo niskiej wilgotności gleby (w tym terenów półpustynnych). Poszczególne konsorcja zawierały:

konsorcjum 1 (KSB1) – *Bacillus* sp. oraz *Microbacterium* sp.

konsorcjum 2 (KSB2) – dwa szczepy *Bacillus* sp.

konsorcjum 3 (KSB3) – dwa szczepy *Pantoea* sp.

5.6.1.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami

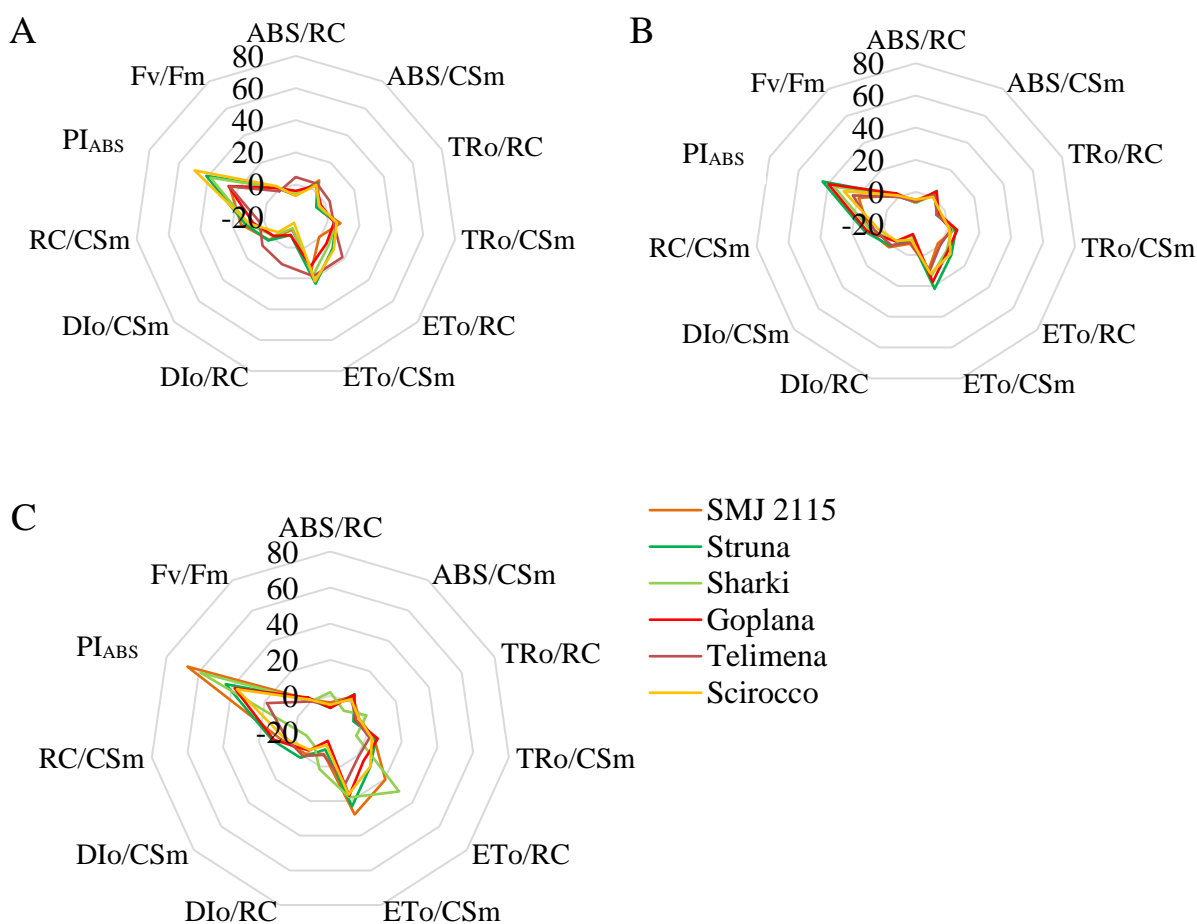
W Tabeli 43 przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów glebowych (KSB1, KSB2 lub KSB3). Pomiary wykonano tuż przed rozpoczęciem okresu suszy.

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów. Nie stwierdzono istotnych różnic pomiędzy genotypami, w tym wrażliwymi i tolerancyjnymi, w obrębie danego traktowania (woda, KSB1, KSB2 lub KSB3), ani pomiędzy traktowaniami. Jednak zauważyć można trend zwiększenia parametrów fotosyntezy po dodaniu mikroorganizmów względem traktowania wodą, szczególnie w przypadku parametrów przeliczonych na powierzchnię badanej próbki: absorpcji energii (ABS/C_{Sm}), przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII (TRo/C_{Sm}), efektywności transportu elektronów (ETo/C_{Sm}), jak również sprawności fotosyntezy (PI_{ABS} i Fv/Fm). Nieznacznie większy wpływ miały konsorcja na parametry fotosyntezy.

Tabela 43. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. Pomiarzy wykonano przed rozpoczęciem suszy. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy w danych warunkach uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

Genotyp	Traktowanie	DSI		ABS		TRo		ETo		Dio		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
SMJ 2115	Woda			3,49	abc	2198	ab	2,80	ab	1765	abc	1,13	bc	708	bcd	0,69	ab	433	ab	633	cd	0,79	cde	0,80	abc
Struna				3,27	c	2227	ab	2,66	b	1814	abc	0,97	c	666	cd	0,61	b	414	b	684	a-d	0,80	cde	0,81	ab
Sharki				3,55	abc	2238	b	2,83	ab	1790	c	1,15	bc	722	bcd	0,72	ab	448	b	635	d	0,78	cde	0,80	abc
Goplana				3,59	abc	2190	ab	2,85	ab	1741	abc	1,14	bc	694	bcd	0,74	ab	450	ab	613	cd	0,73	de	0,79	abc
Telimena				3,64	abc	2177	ab	2,90	ab	1743	abc	1,31	abc	760	a-d	0,74	ab	434	ab	618	cd	0,91	a-e	0,80	abc
Scirocco				3,61	abc	2166	ab	2,79	ab	1692	c	1,07	c	649	d	0,81	ab	474	ab	612	cd	0,65	e	0,78	c
SMJ 2115	KSB1			3,25	abc	2348	ab	2,64	ab	1906	abc	1,12	bc	811	a-d	0,61	ab	442	ab	724	a-d	0,99	a-e	0,81	abc
Struna				3,06	c	2336	a	2,50	b	1910	ab	1,07	c	822	a-d	0,56	b	425	ab	765	ac	1,13	a-d	0,82	ab
Sharki				3,34	abc	2328	ab	2,71	ab	1887	abc	1,23	abc	852	abc	0,63	ab	441	ab	698	cd	1,08	a-d	0,81	abc
Goplana				3,45	abc	2254	ab	2,77	ab	1811	abc	1,20	abc	779	a-d	0,68	ab	442	ab	655	a-d	0,92	b-e	0,80	abc
Telimena				3,81	abc	2272	ab	2,99	ab	1805	abc	1,55	abc	901	ab	0,82	ab	467	ab	635	cd	1,14	a-d	0,79	abc
Scirocco				3,36	abc	2237	ab	2,68	ab	1787	bc	1,19	bc	791	bcd	0,68	ab	449	ab	670	cd	0,97	cde	0,80	bc
SMJ 2115	KSB2			3,31	abc	2282	ab	2,67	ab	1840	abc	1,11	bc	773	a-d	0,64	ab	442	ab	692	a-d	0,94	a-e	0,81	ab
Struna				3,05	bc	2326	a	2,50	b	1908	ab	1,06	c	812	abc	0,55	b	417	ab	766	a	1,15	abc	0,82	a
Sharki				3,31	abc	2269	ab	2,68	ab	1838	abc	1,21	abc	822	ab	0,63	ab	430	ab	687	a-d	1,06	a-d	0,81	ab
Goplana				3,37	abc	2278	ab	2,72	ab	1845	abc	1,21	abc	816	a-d	0,64	ab	434	ab	678	a-d	1,02	a-e	0,81	ab
Telimena				3,42	abc	2215	ab	2,74	ab	1781	abc	1,31	abc	840	ab	0,68	ab	435	ab	655	bcd	1,12	a-d	0,80	abc
Scirocco				3,44	abc	2166	ab	2,71	ab	1711	abc	1,16	abc	728	a-d	0,73	ab	454	ab	632	a-d	0,84	b-e	0,79	abc
SMJ 2115	KSB3			3,36	abc	2272	a	2,73	ab	1845	ab	1,36	abc	904	a	0,64	ab	426	ab	683	abc	1,32	a	0,81	ab
Struna				3,05	abc	2336	a	2,50	ab	1915	a	1,06	c	819	abc	0,55	ab	422	ab	769	a	1,15	abc	0,82	a
Sharki				3,62	bc	2102	a	2,89	a	1691	abc	1,50	ab	851	ab	0,73	ab	411	ab	594	a-d	1,24	ab	0,80	ab
Goplana				3,35	abc	2286	ab	2,72	ab	1856	abc	1,19	abc	811	abc	0,63	ab	431	ab	684	a-d	1,01	a-e	0,81	ab
Telimena				3,47	a	2212	ab	2,78	a	1777	abc	1,32	a	834	a	0,69	a	435	ab	646	a-d	1,08	abc	0,80	abc
Scirocco				3,43	abc	2198	ab	2,72	ab	1747	abc	1,17	abc	754	a-d	0,71	a	451	a	646	a-d	0,89	a-e	0,79	abc

Na **Rysunku 4** przedstawiono względne zmiany parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla roślin w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu potwierdzono, że efektywny transport elektronów zwiększył się o około 10% w przeliczeniu na jedno centrum aktywne (ETo/RC) i około 20% w przeliczeniu na fotosyntetyzującą próbkę (ETo/CSm), pomimo obniżenia efektywnej absorpcji fotonów przez pojedyncze centrum (ABS/RC) oraz jedynie niewielkiego wzrostu poziomu absorbowanej energii przez próbkę (ABS/CSm). Częściowo, za efekt ten mogło być odpowiedzialne zwiększenie gęstości centrów reakcji (RC/CSm) aparatu fotosyntetycznego. Natomiast skutkiem było ponad 40% zwiększenie ogólnego funkcjonowania PSII w stosunku do absorpcji energii (PI_{ABS}). Zmniejszenie stresu spowodowanego suszą potwierdza również zmniejszenie lub podobny poziom rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji (DIO/RC; DIO/CSm).



Rysunek 4. Względne zmiany wartości parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1 (Rys. 4A), KSB2 (Rys. 4B) i KSB3 (Rys. 4C). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. Pomiary wykonano przed rozpoczęciem suszy.

W **Tabeli 44A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI (DW i GY) z bezwzględnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a*. Obliczenia wykonano osobno dla każdego traktowania. Istotne statystycznie korelacje pomiędzy parametrami odnotowano dla roślin podlewanych wodą oraz KSB1. W przypadku roślin suplementowanych KSB1 korelacje istotne były najczęściej ujemne. Bardzo wysokie lub niemal pełne ujemne korelacje odnotowano dla DSI (zarówno w kontekście suchej masy wegetatywnych organów DW jak i w przeliczeniu na plon GY) z ABS/CSm, TRo/CSm, RC/CSm oraz Fv/Fm. Bardzo wysokie dodatnie korelacje obserwowano dla DSI GY z ABS/RC oraz DIo/RC. Najslabsze korelacje obserwowano w przypadku suplementacji konsorcjum KSB3.

W **Tabeli 44B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI (DW i GY) z względnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a*. W przypadku wartości względnych, silniejsze korelacje obserwowano w przypadku KSB1 niż KSB2. Dla roślin suplementowanych KSB1, odnotowano trzy istotne statystycznie korelacje, z czego wszystkie były korelacjami ujemnymi (ABS/CSm z DSI DW, RC/CSm z DSI DW i GY). Korelacje DIo/RC i DIo/CSm z DSI (DW i GY) były głównie dodatnie, przeciwnie do wyniku korelacji uzyskanych dla wartości bezwzględnych. Najslabsze wartości korelacji wyliczono przy suplementacji KSB3, za wyjątkiem korelacji ETo/CSm z DSI DW i GY, oraz PI_{ABS} z DSI GY, które były bardzo wysokie lub niemal pełne i istotne statystycznie.

Tabela 44. Współczynniki korelacji dla wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW lub DSI GY oraz parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. Pomiary wykonano przed rozpoczęciem suszy. (A) Korelacja wartości bezwzględnych (zamieszczonych w Tabeli 43) oraz (B) względnych (przedstawionych na Rysunku 4). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

A

Traktowanie	DSI	ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
Woda	DW	0,82	-0,66	0,67	-0,77	0,52	0,12	0,84	0,69	-0,78	-0,21	-0,76
	GY	0,77	-0,66	0,66	-0,70	0,59	0,23	0,76	0,55	-0,69	-0,01	-0,64
KSB1	DW	0,75	-0,94	0,72	-0,97	0,61	0,06	0,78	0,71	-0,92	-0,30	-0,89
	GY	0,82	-0,89	0,79	-0,94	0,74	0,25	0,86	0,78	-0,91	-0,08	-0,93
KSB2	DW	0,79	-0,75	0,76	-0,72	0,76	-0,02	0,74	0,48	-0,79	-0,25	-0,63
	GY	0,73	-0,75	0,70	-0,70	0,80	0,08	0,69	0,39	-0,74	-0,11	-0,58
KSB3	DW	0,48	-0,37	0,41	-0,47	-0,02	-0,66	0,60	0,62	-0,51	-0,81	-0,72
	GY	0,43	-0,34	0,35	-0,44	-0,04	-0,63	0,56	0,61	-0,45	-0,78	-0,69

B

Traktowanie	DSI	ABS		TRo		ETo		DIo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
KSB1	DW	0,51	-0,81	0,69	-0,71	0,56	-0,11	0,29	-0,23	-0,82	0,04	-0,14
	GY	0,66	-0,74	0,81	-0,78	0,72	0,01	0,48	-0,03	-0,90	0,01	-0,32
KSB2	DW	0,24	-0,61	0,48	-0,44	0,14	-0,21	-0,34	-0,65	-0,64	-0,05	-0,01
	GY	0,17	-0,60	0,34	-0,49	0,08	-0,22	-0,20	-0,51	-0,66	-0,10	-0,21
KSB3	DW	-0,12	-0,12	0,01	-0,05	-0,51	-0,88	-0,31	-0,34	-0,14	-0,73	0,04
	GY	-0,14	-0,10	-0,07	-0,06	-0,59	-0,95	-0,25	-0,17	-0,13	-0,85	-0,11

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

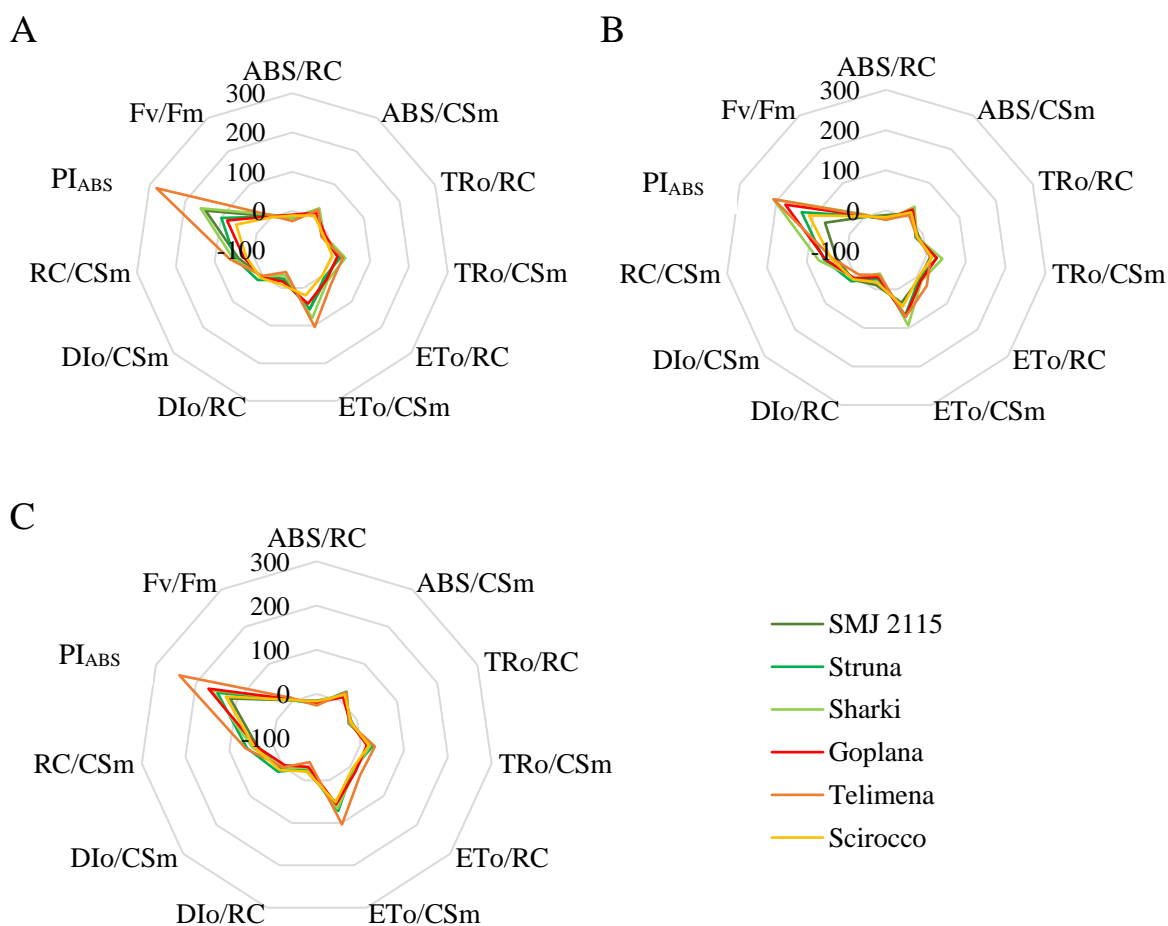
W **Tabeli 45** przedstawiono wyniki pomiarów fluorescencji chlorofilu *a* dla **sześciu genotypów pszenicy jarej**, rosnących w **warunkach stresu suszy glebowej** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), **podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów** pożytecznych mikroorganizmów glebowych (KSB1, KSB2 lub KSB3). Pomiary wykonano bezpośrednio po zakończeniu okresu suszy.

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów, szczególnie przy porównaniu wartości parametrów otrzymanych dla roślin podlewanych wodą i po zastosowaniu konsorcjów mikroorganizmów. Rośliny podlewane konsorcjami KSB1, KSB2 i KSB3 w porównaniu do roślin podlewanych wyłącznie wodą, charakteryzowała niższa absorpcja energii na jedno centrum aktywne (ABS/RC), ale wyższa absorpcja w przeliczeniu na powierzchnię badanej próbki (ABS/CSm), jako efekt podwyższonej liczby aktywnych centrów reakcji badanej próbki (RC/CSm). W przypadku przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII obserwowano podobny trend (TRo/RC i TRo/CSm). Zastosowanie konsorcjów spowodowało również istotne obniżenie rozpraszania nadmiaru energii w postaci ciepła (DIO/RC). Jako efekt wpływu suplementacji na najwcześniejsze etapy fotosyntezy zwiększyła się sprawność fotosyntezy (PI_{ABS} oraz F_v/F_m). Nie obserwowano istotnych statystycznie różnic pomiędzy genotypami wrażliwymi i tolerancyjnymi.

Tabela 45. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. Pomiarzy wykonano bezpośrednio po zakończeniu suszy. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotypy w danych warunkach uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD($p < 0,05$).

Genotyp	Traktowanie	DSI		ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
		DW	GY	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
SMJ 2115	Woda			3,67	a-d	1960	ab	2,83	a-d	1509	abc	1,16	abc	622	b-g	0,85	abc	452	a	534	b-f	0,65	def	0,77	ab
Struna				3,64	a-d	1734	b	2,79	a-d	1332	abc	1,15	abc	561	d-g	0,86	abc	401	a	483	c-f	0,70	c-f	0,77	ab
Sharki				3,99	ab	1716	b	2,87	abc	1243	c	1,12	bc	491	fg	1,12	ab	472	a	436	ef	0,46	ef	0,72	b
Goplana				3,62	bcd	1937	ab	2,77	a-e	1489	abc	1,18	abc	647	c-g	0,85	abc	448	a	540	b-f	0,75	def	0,77	ab
Telimena				4,35	a	1791	b	3,07	a	1300	bc	1,01	c	446	g	1,27	a	491	a	426	f	0,36	f	0,72	b
Scirocco				3,84	abc	1806	b	2,89	ab	1365	bc	1,21	abc	577	efg	0,95	abc	441	a	473	def	0,61	ef	0,75	ab
SMJ 2115	KSB1			3,02	de	2232	ab	2,38	ghi	1762	ab	1,31	ab	973	abc	0,64	c	469	a	744	abc	1,58	a-d	0,79	ab
Struna				3,00	de	2120	ab	2,33	ghi	1655	abc	1,23	ab	880	a-e	0,67	c	465	a	712	a-d	1,39	a-e	0,78	ab
Sharki				3,29	cde	2181	ab	2,56	c-h	1696	abc	1,33	a	885	a-e	0,74	bc	485	a	664	a-f	1,18	a-f	0,78	ab
Goplana				3,28	cde	2200	ab	2,57	c-g	1729	abc	1,36	a	918	a-e	0,71	bc	471	a	675	a-e	1,37	a-e	0,79	ab
Telimena				3,24	cde	2184	ab	2,50	d-i	1694	abc	1,32	a	909	a-e	0,74	bc	491	a	685	a-d	1,37	a-e	0,77	ab
Scirocco				3,40	b-e	1886	ab	2,53	d-i	1413	abc	1,21	ab	692	b-g	0,87	abc	474	a	560	b-f	0,96	c-f	0,75	ab
SMJ 2115	KSB2			3,25	cde	2164	ab	2,50	d-i	1668	abc	1,25	ab	837	a-f	0,76	bc	496	a	670	a-e	1,09	b-f	0,77	ab
Struna				2,86	e	2151	ab	2,24	hi	1687	abc	1,24	ab	936	a-d	0,63	c	464	a	754	ab	1,62	a-d	0,78	ab
Sharki				3,04	de	2237	ab	2,37	ghi	1751	abc	1,29	ab	951	a-d	0,66	c	486	a	738	abc	1,42	a-e	0,78	ab
Goplana				2,88	e	2354	a	2,29	ghi	1886	a	1,34	a	1109	a	0,58	c	469	a	825	a	2,07	a	0,80	a
Telimena				3,37	b-e	1894	ab	2,57	c-g	1450	abc	1,35	a	764	a-g	0,80	bc	444	a	573	b-f	1,11	b-f	0,76	ab
Scirocco				3,20	cde	2052	ab	2,43	f-i	1571	abc	1,26	ab	833	a-f	0,78	bc	481	a	657	a-f	1,29	a-f	0,76	ab
SMJ 2115	KSB3			3,12	de	2244	ab	2,45	e-i	1764	ab	1,30	ab	940	a-d	0,67	c	480	a	723	abc	1,40	a-e	0,78	ab
Struna				2,83	e	2169	ab	2,22	i	1704	abc	1,25	ab	965	abc	0,62	c	465	a	771	ab	1,73	abc	0,78	ab
Sharki				3,15	de	1991	ab	2,36	ghi	1517	abc	1,27	ab	817	a-f	0,79	bc	475	a	643	a-f	1,20	a-f	0,75	ab
Goplana				2,90	e	2133	ab	2,32	ghi	1709	abc	1,37	a	1010	ab	0,58	c	424	a	738	abc	2,02	ab	0,80	a
Telimena				3,22	cde	2226	ab	2,50	d-i	1730	abc	1,31	ab	908	a-e	0,72	bc	496	a	694	a-d	1,23	a-f	0,78	ab
Scirocco				3,21	cde	2116	ab	2,46	e-i	1630	abc	1,29	ab	874	a-e	0,75	bc	486	a	676	a-e	1,38	a-e	0,77	ab

Na **Rysunku 5** przedstawiono względne zmiany parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla roślin, rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że efektywność transportu elektronów zwiększyła się o 0-30% w przeliczeniu na jedno centrum aktywne (ETo/RC) i 19-104% w przeliczeniu na fotosyntetyzującą próbkę (ETo/CSm), pomimo ok. 20% obniżenia absorpcji fotonów przez pojedyncze centrum (ABS/RC). Poziom absorbowanej energii przez próbkę (ABS/CSm) był natomiast podwyższony o ok. 20%. Częściowo, za efekt ten mogło być odpowiedzialne zwiększenie gęstości centrów reakcji aparatu fotosyntetycznego o średnio 50% (RC/CSm). Natomiast skutkiem było zmniejszenie lub podobny poziom rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji (DIO/RC; DIO/CSm); przy jednoczesnym 57-281% zwiększeniu ogólnego funkcjonowania PSII w stosunku do absorpcji energii (PI_{ABS}).



Rysunek 5. Względne zmiany wartości parametrów fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1 (Rys. 5A), KSB2 (Rys. 5B) i KSB3 (Rys. 5C). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. Pomiary wykonano bezpośrednio po zakończeniu suszy.

W **Tabeli 46A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI (DW i GY) z bezwzględnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a*. Obliczenia wykonano osobno dla każdego traktowania. Korelacje pomiędzy poszczególnymi parametrami w większości wyliczeń nie były istotne statystycznie. Współczynniki DSI roślin podlewanych wyłącznie wodą korelowały z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* nikle, słabo oraz przeciętnie w zakresie od -0,52 do 0,64. W przypadku roślin podlewanych konsorcjami obserwowano korelacje słabe, przeciętne, wysokie oraz bardzo wysokie, których wartości zawierały się pomiędzy -0,71 i 0,89. Odnotowano jedną istotną korelację pomiędzy DSI DW a ABS/RC dla roślin suplementowanych KSB1.

W **Tabeli 46B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI (DW i GY) z względnymi wartościami parametrów fluorescencji chlorofilu *a*. Obliczone korelacje pomiędzy parametrami fluorescencji chlorofilu *a* i wskaźnikami DSI (DW i GY) nie były istotne statystycznie. W przeciwieństwie do korelacji odnotowanych dla wartości bezwzględnych, dany parametr w przeliczeniu na centrum reakcji lub pole powierzchni fotosyntetyzującej próbki, korelował bądź dodatnio bądź ujemnie z wskaźnikami DSI. Stosunkowo najslabsze korelacje pomiędzy fluorescencją chlorofilu *a* i DSI odnotowano pod wpływem suplementacji KSB1. Silniejsze korelacje odnotowano dla dwóch pozostałych konsorcjów w przypadku ETo/RC, DIo/CSm, PI_{ABS} oraz Fv/Fm. W przypadku parametrów ABS/RC, ETo/CSm, DIo/CSm, PI_{ABS}, Fv/Fm, porównując wartości względne i bezwzględne, znak wartości korelacji uległ zmianie z dodatniego na ujemny lub odwrotnie.

Tabela 46. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach stresu suszy, podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. Pomiary wykonano bezpośrednio po zakończeniu suszy. (A) Korelacja dla wartości bezwzględnych (zamieszczonych w Tabeli 45) oraz (B) względnych (prezentowanych na Rysunku 5). Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

A

Traktowanie	DSI	ABS		TRo		ETo		Dlo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
Woda	DW	0,47	0,00	0,48	-0,14	-0,17	-0,21	0,45	0,49	-0,28	-0,31	-0,41
	GY	0,62	-0,11	0,64	-0,26	-0,36	-0,38	0,58	0,53	-0,43	-0,45	-0,52
KSB1	DW	0,89	-0,39	0,83	-0,43	0,16	-0,48	0,74	0,52	-0,71	-0,59	-0,53
	GY	0,81	-0,36	0,72	-0,41	0,12	-0,45	0,71	0,61	-0,64	-0,54	-0,54
KSB2	DW	0,24	-0,23	0,26	-0,19	0,75	0,02	0,19	-0,45	-0,19	0,16	-0,07
	GY	0,33	-0,42	0,35	-0,37	0,78	-0,13	0,29	-0,61	-0,34	0,04	-0,19
KSB3	DW	0,39	-0,19	0,46	-0,18	0,56	-0,12	0,21	-0,05	-0,42	-0,02	-0,01
	GY	0,42	-0,08	0,48	-0,11	0,46	-0,14	0,23	0,09	-0,39	-0,11	-0,05

B

Traktowanie	DSI	ABS		TRo		ETo		Dlo		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm
		RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm			
KSB1	DW	0,19	-0,34	0,35	-0,23	0,21	-0,06	0,09	-0,45	-0,29	0,10	0,11
	GY	-0,02	-0,23	0,14	-0,11	0,32	0,10	-0,06	-0,44	-0,11	0,27	0,18
KSB2	DW	-0,33	-0,25	-0,15	-0,11	0,41	0,20	-0,37	-0,62	-0,02	0,51	0,38
	GY	-0,41	-0,34	-0,20	-0,18	0,56	0,23	-0,43	-0,71	-0,07	0,57	0,40
KSB3	DW	-0,25	-0,17	0,07	0,03	0,41	0,22	-0,43	-0,52	0,03	0,51	0,67
	GY	-0,42	0,05	-0,08	0,25	0,54	0,43	-0,57	-0,44	0,24	0,66	0,78

$r >$ 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90

$r <$ -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (z SymbioBanku) poprawiło efektywność procesu fotosyntezy w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy. Jednak efekt suplementacji był kilkakrotnie większy dla roślin rosnących w warunkach stresu suszy (**Rysunek 5**) względem roślin rosnących w optymalnej wilgotności gleby (**Rysunek 4**). Efekt łagodzenia efektu stresu suszy był widoczny dla wszystkich genotypów pszenicy, niezależnie od ich wrażliwości na suszę, wyznaczonej na podstawie wskaźnika DSI. Mechanizmy fotosyntetyczne, podlegające korzystnej modyfikacji po suplementacji mikroorganizmami obejmowały co najmniej: podwyższenie efektywnego transportu elektronów; zwiększenie gęstości centrów reakcji aparatu fotosyntetycznego; podniesienie efektywności ogólnego funkcjonowania PSII w stosunku do absorpcji energii; zmniejszenie lub podobny poziom rozpraszania nadmiaru energii wzbudzenia.

5.6.1.2. Morfologia części wegetatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami

W **Tabeli 47** przedstawiono wybrane cechy morfologiczne **sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz stresu suszy** glebowej (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), **podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów** pożytecznych mikroorganizmów (KSB1, KSB2 lub KSB3).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów. Suplementacja roślin konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów wpłynęła na zwiększenie długości pędu głównego wszystkich roślin w warunkach optymalnego nawodnienia oraz suszy, przy czym efekt ten był istotnie większy w warunkach kontrolnych. Niezależnie od warunków wzrostu roślin nie odnotowano wpływu zastosowania konsorcjów na liczbę pędów (NoT) wszystkich genotypów pszenicy. Pomimo stałych wartości NoT, liczba liści (NoL) nieznacznie wzrosła w wyniku suplementacji roślin wrażliwych na stres suszy. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów istotnie zwiększyła natomiast akumulację suchej masy roślin (DM) zarówno roślin kontrolnych jak i w warunkach suszy glebowej dla wszystkich genotypów pszenicy.

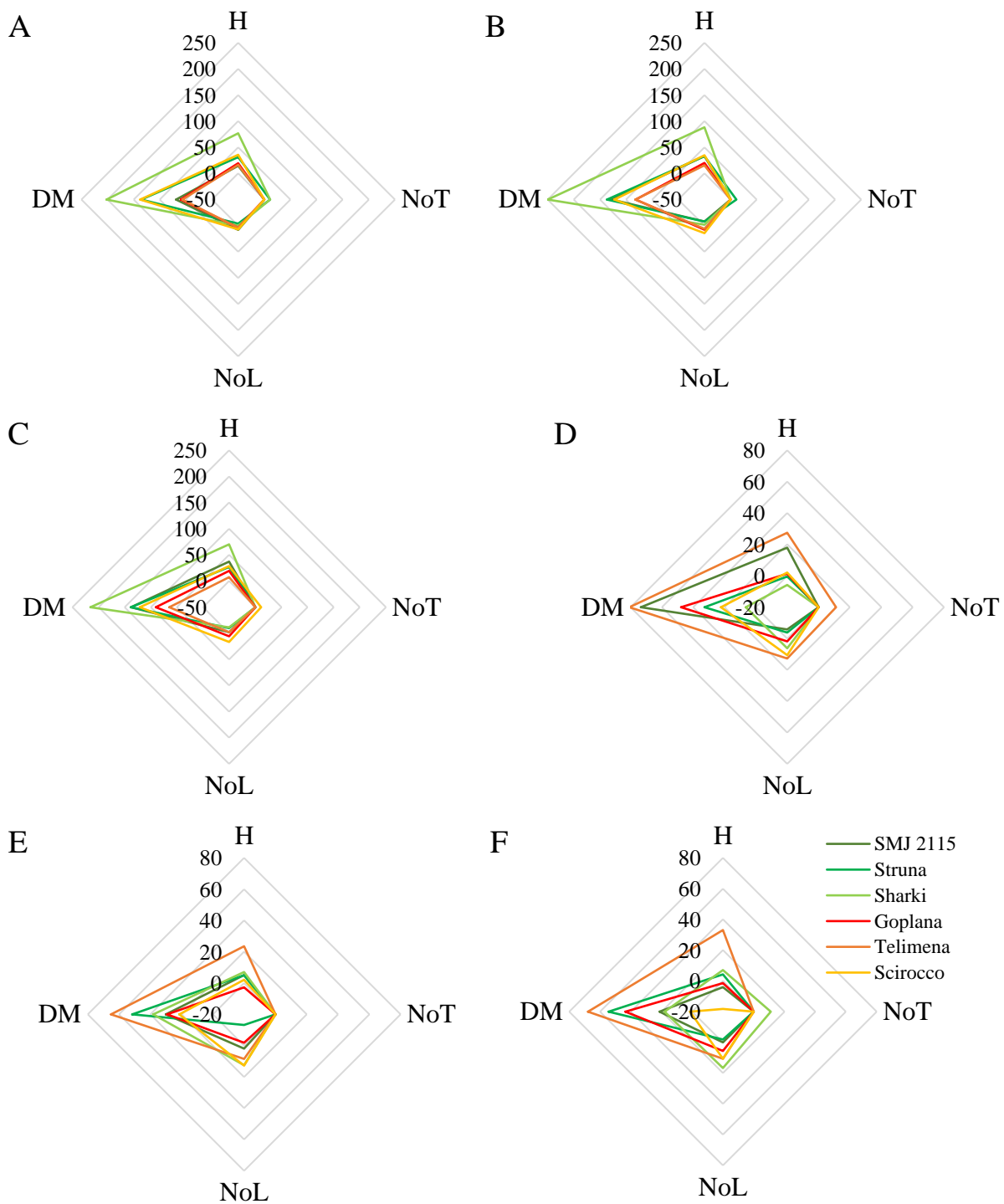
Tabela 47. Wybrane cechy morfologiczne sześciu genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów KSB1, KSB2, KSB3. Genotypy ułożono zgodnie z rosnącymi wartościami DSI (Tabela 5). H [cm] – długość pędu głównego; NoT [szt.] – liczba pędów; NoL [szt.] – liczba liści; DM [g] - sucha masa. Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

Genotyp	Traktowanie	DSI		H		NoT		NoL		DM										
		DW	GY	K	S	K	S	K	S	K	S									
SMJ 2115	Woda			41,5	g	43	a-d	1,0	a	1,0	a	5,6	abc	5,8	ab	0,393	de	0,374	cd	
Struna				44,9	fg	49	ab	1,0	a	1,0	a	5,7	abc	5,9	ab	0,321	e	0,376	cd	
Sharki				30,1	h	47	abc	1,0	a	1,0	a	5,9	ab	5,3	ab	0,225	e	0,398	bcd	
Goplana				48,2	c-g	46	abc	1,0	a	1,0	a	5,8	abc	6,0	ab	0,449	cde	0,389	cd	
Telimena				45,9	efg	35	d	1,0	a	1,0	a	5,6	abc	5,2	ab	0,473	b-e	0,343	d	
Scirocco				41,6	g	46	abc	1,0	a	1,0	a	4,7	c	5,2	ab	0,339	e	0,448	a-d	
SMJ 2115				47,6	d-g	50	ab	1,0	a	1,0	a	6,0	ab	5,4	ab	0,664	a-d	0,649	a	
Struna				58,9	ab	49	ab	1,1	a	1,0	a	5,4	abc	5,7	ab	0,757	ab	0,499	a-d	
Sharki				53,2	a-f	44	a-d	1,1	a	1,0	a	5,9	ab	5,7	ab	0,678	a-d	0,423	bcd	
Goplana	KSB1			57,6	abc	47	abc	1,0	a	1,0	a	6,0	ab	6,1	ab	0,717	abc	0,574	abc	
Telimena				53,4	a-f	45	abc	1,0	a	1,1	a	5,8	abc	5,9	ab	0,741	abc	0,620	ab	
Scirocco				56,4	a-d	47	abc	1,0	a	1,0	a	5,0	bc	5,8	ab	0,806	a	0,548	a-d	
SMJ 2115				55,2	a-e	45	a-d	1,0	a	1,0	a	5,1	abc	5,9	ab	0,895	a	0,487	a-d	
Struna				59,7	a	51	a	1,1	a	1,0	a	5,2	abc	5,1	b	0,760	ab	0,569	abc	
Sharki				56,7	a-d	50	ab	1,0	a	1,0	a	5,8	abc	6,0	ab	0,786	a	0,549	a-d	
Goplana				57,9	abc	45	abc	1,0	a	1,0	a	6,2	a	5,9	ab	0,815	a	0,503	a-d	
Telimena				53,0	a-f	44	a-d	1,0	a	1,0	a	5,9	ab	5,7	ab	0,862	a	0,566	abc	
Scirocco				56,1	a-d	47	abc	1,0	a	1,0	a	5,3	abc	5,9	ab	0,754	ab	0,544	a-d	
SMJ 2115	KSB2			56,9	a-d	41	bcd	1,0	a	1,0	a	5,4	abc	5,8	ab	0,936	a	0,454	a-d	
Struna				56,9	a-d	51	a	1,0	a	1,0	a	5,1	abc	5,8	ab	0,765	ab	0,580	abc	
Sharki				51,2	a-g	50	ab	1,0	a	1,1	a	5,2	abc	6,2	ab	0,709	abc	0,469	a-d	
Goplana		KSB3			57,6	a-d	46	abc	1,0	a	1,0	a	6,1	ab	6,3	a	0,855	a	0,558	a-d
Telimena					49,2	b-g	47	abc	1,0	a	1,0	a	5,4	abc	5,8	ab	0,778	a	0,575	abc
Scirocco					53,4	a-f	38	cd	1,1	a	1,0	a	5,4	abc	5,8	ab	0,750	abc	0,454	a-d

Na **Rysunku 6** przedstawiono względne zmiany parametrów opisujących części wegetatywne roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że suplementacja konsorcjami KSB1, KSB2 oraz KSB3 wpłynęła w silniejszym stopniu na rośliny kontrolne, niż na rośliny rosnące w warunkach suszy glebowej (zakres zmian wyrażony w procentach do 250% dla roślin kontrolnych i do 80% dla roślin z warunków suszy).

W warunkach kontrolnych obserwowano zwiększenie długości pędu głównego (H) na poziomie 7% - 88%. Liczba pędów (NoT) była stała dla wszystkich genotypów, niezależnie od warunków i zastosowanej suplementacji. Wpływ zastosowania konsorcjów mikrobiologicznych na liczbę liści (NoL) w warunkach kontrolnych obserwowano głównie w przypadku roślin wrażliwych na stres, a maksymalne zwiększenie liczby liści wyniosło 17%. Konsorcja mikroorganizmów miały największy wpływ na suchą masę roślin, w warunkach kontrolnych sucha masa (DM) zwiększyła się o 60 - 250%.

W warunkach stresu suszy obserwowano zmniejszenie wysokości roślin większości genotypów, najsilniejszy spadek wartości H odnotowano w przypadku Scirocco suplementowanego KSB3 (-18%). Wpływ suplementacji na wydłużenie pędów obserwowano wyłącznie dla genotypu Telimena (23-33%). Liczba pędów była stała dla wszystkich genotypów. Suplementacja zwiększała liczbę liści wszystkich genotypów za wyjątkiem SMJ 2115 oraz Struna (w przypadku wszystkich zastosowanych konsorcjów). Podobnie jak w warunkach kontrolnych, również w warunkach suszy, konsorcja miały największy wpływ na suchą masę roślin; akumulacja DM zwiększyła się o 1% - 81%.



Rysunek 6. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych części wegetatywnej roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (Rys. 6A, 6B i 6C) oraz suszy glebowej (Rys. 6D, 6E, 6F), podlewanych konsorcjami mikroorganizmów KSB1 (Rys. 6A i 6D), KSB2 (Rys. 6B i 6E) oraz KSB3 (Rys. 6C i 6F). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. H - długość pędu głównego; NoT – liczba pędów; NoL – liczba liści; DM - sucha masa.

W **Tabeli 48A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW oraz DSI GY z bezwzględnymi wartościami parametrów morfologicznych dla roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia. Nie stwierdzono istotnych statystycznie korelacji parametrów. Wysokie korelacje ujemne obliczono dla DSI DW z NoT po suplementacji roślin konsorcjami mikroorganizmów KSB1 i KSB2 oraz DSI GY z H po zastosowaniu konsorcjum KSB3. Wysokie korelacje dodatnie obliczono dla DSI GY i DM po zastosowaniu konsorcjum KSB1; DSI (DW, GY) z NoL po podlaniu konsorcjum KSB2 oraz DSI DW z NoL po zastosowaniu konsorcjum KSB3.

W **Tabeli 48B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI (DW i GY) z względnymi wartościami parametrów morfologicznych dla roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia. Stwierdzono wysokie korelacje ujemne pomiędzy wskaźnikiem DSI DW z NoT po suplementacji roślin konsorcjami mikroorganizmów KSB1 i KSB2 oraz DSI GY z DM po zastosowaniu konsorcjum KSB3. Ponadto, obliczono co najmniej bardzo wysokie dodatnie korelacje wskaźnika DSI (DW i GY) z NoL po zastosowaniu konsorcjum KSB2 oraz KSB3, korelacje były istotne przy suplementacji KSB2.

Tabela 48. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. (A) Korelacja dla wartości bezwzględnych (zgodnie z **Tabelą 47**) oraz (B) względnych (zgodnie z **Rysunkiem 6A, B i C**). H - długość pędu głównego; NoT – liczba pędów; NoL– liczba liści; DM - sucha masa. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna; nb – brak możliwości obliczenia korelacji.

A

Traktowanie	DSI	H	NoT	NoL	DM
Woda	DW	0,23	nb	-0,38	0,38
	GY	0,27	nb	-0,36	0,43
KSB1	DW	0,34	-0,51	-0,23	0,49
	GY	0,34	-0,47	-0,26	0,53
KSB2	DW	-0,39	-0,56	0,68	-0,16
	GY	-0,47	-0,47	0,64	-0,12
KSB3	DW	-0,47	0,45	0,54	-0,32
	GY	-0,59	0,39	0,41	-0,38

B

Traktowanie	DSI	H	NoT	NoL	DM
KSB1	DW	-0,05	-0,51	0,34	-0,19
	GY	-0,10	-0,47	0,26	-0,22
KSB2	DW	-0,26	-0,56	0,95	-0,36
	GY	-0,32	-0,47	0,90	-0,40
KSB3	DW	-0,39	0,45	0,65	-0,50
	GY	-0,48	0,39	0,55	-0,57

$r >$ 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90
 $r <$ -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

W **Tabeli 49A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW oraz DSI GY z bezwzględnymi wartościami parametrów morfologicznych, dla roślin rosnących w warunkach suszy. Nie wyliczono istotnych statystycznie korelacji. Odnotowano wysokie korelacje ujemne pomiędzy DSI (DW i GY) i H oraz wysokie korelacje dodatnie pomiędzy DSI (DW i GY) i NoL po zastosowaniu suplementacji konsorcjum KSB1. Ze względu na stałą liczbę pędów nie obliczono korelacji NoT z DSI w przypadku podlewania wodą i KSB2.

W **Tabeli 49B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW oraz DSI GY z względnymi wartościami parametrów morfologicznych dla roślin, rosnących w warunkach suszy. Wyliczono głównie korelacje dodatnie dla wskaźników DSI DW i DSI GY z NoL po zastosowaniu wszystkich typów konsorcjów, w tym korelacje istotne przy suplementacji KSB1.

Tabela 49. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z parametrami morfologicznymi sześciu genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach suszy glebowej (połowa dawki wody), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. (A) Korelacja dla wartości bezwzględnych (zgodnie z **Tabelą 47**) oraz (B) względnych (zgodnie z **Rysunkiem 6D, E i F**). H - długość pędu głównego; NoT - liczba pędów; NoL - liczba liści; DM - sucha masa. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny - najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały - najniższa wartość bezwzględna; nb - brak możliwości obliczenia korelacji.

A

Traktowanie	DSI	H	NoT	NoL	DM
Woda	DW	-0,32	nb	-0,48	0,27
	GY	-0,46	nb	-0,56	0,11
KSB1	DW	-0,58	0,42	0,80	0,09
	GY	-0,61	0,60	0,77	0,12
KSB2	DW	-0,44	nb	0,41	0,16
	GY	-0,44	nb	0,27	0,32
KSB3	DW	-0,26	-0,09	0,27	0,12
	GY	-0,16	-0,13	0,12	0,25

B

Traktowanie	DSI	H	NoT	NoL	DM
KSB1	DW	0,09	0,42	0,86	-0,01
	GY	0,23	0,60	0,91	0,08
KSB2	DW	0,15	nb	0,56	-0,06
	GY	0,35	nb	0,52	0,16
KSB3	DW	0,11	-0,09	0,63	0,01
	GY	0,29	-0,13	0,61	0,17

r >	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
r <	-0,10	-0,30	-0,50	-0,70	-0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (z SymbioBanku) poprawiło parametry morfologiczne roślin i funkcjonowanie roślin zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i w warunkach suszy. Efekty suplementacji stwierdzono podczas wzrostu roślin jako: zwiększenie długości pędu głównego wszystkich roślin w warunkach kontrolnych i zmniejszenie w warunkach suszy; brak zmian w liczbie pędów; zwiększenie liczby liści, szczególnie roślin wrażliwych (dodatnie korelacje z DSI DW i DSI GY); istotnie zwiększenie akumulacji suchej masy roślin, wyższe i zależne od genotypu w warunkach kontrolnych (wzrost DM w grupie roślin tolerancyjnych na stres suszy) oraz ciągle znaczące zmiany, ale niezależne od grupy roślin w warunkach suszy (taki sam wpływ konsorcjów na genotypy tolerancyjne i wrażliwe).

5.6.1.3. Morfologia części generatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami

W Tabeli 50 przedstawiono cechy morfologiczne części generatywnych roślin i plonowanie dla sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy glebowej (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów glebowych (KSB1, KSB2 lub KSB3).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów. Zastosowanie konsorcjów mikroorganizmów wpłynęło na zwiększenie parametrów roślin, zarówno w warunkach kontrolnych, jak też w warunkach stresu suszy glebowej. W warunkach kontrolnych wartości parametrów były nieznacznie wyższe w porównaniu do warunków suszy. Najsilniejsze zmiany po zastosowaniu konsorcjów mikroorganizmów odnotowano względem liczby ziarniaków w kłosie (NoG) oraz ich masy (GY).

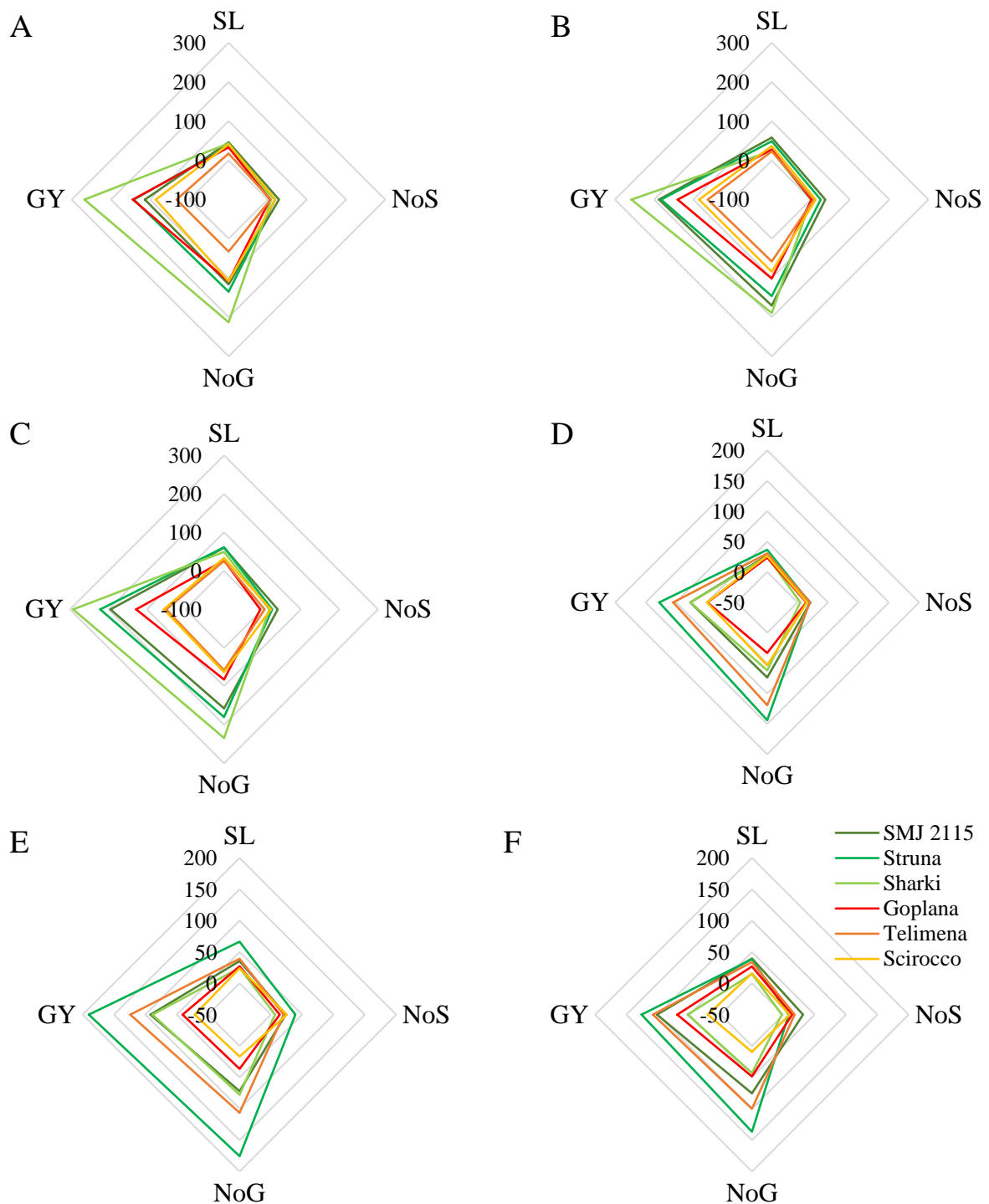
Tabela 50. Wybrane komponenty plonu dwudziestu genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów KSB1, KSB2, KSB3. Genotypy ustawiono zgodnie z rosnącymi wartościami DSI (Tabela 5). SL [cm] – długość kłosa; NoS [szt.] – liczba pięterek kłosa; NoG [szt.] - liczba ziarniaków; GY [g] – masa ziarniaków. Genotypy zaznaczone czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe, kolor zielony czcionki - genotypy tolerancyjne na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

Genotyp	Traktowanie	DSI		SL		NoS		NoG		GY									
		DW	GY	K	S	K	S	K	S	K	S								
SMJ 2115	Woda			32,9	ij	36,1	gh	4,2	e	4,2	g	6,8	h	6,3	g	0,155	f	0,146	f
Struna				38,2	f-j	35,6	h	5,3	a-e	5,1	b-g	6,0	d-h	4,6	efg	0,157	c-f	0,138	c-f
Sharki				33,3	hij	37,8	fgh	5,0	cde	5,0	c-g	4,2	a-e	6,4	a-f	0,101	a-d	0,169	b-f
Goplana				34,3	g-j	37,6	fgh	5,8	a-d	4,7	efg	7,6	abc	7,3	a-d	0,175	abc	0,181	a-d
Telimena				45,0	c-g	38,6	e-h	6,0	abc	4,9	c-g	10,6	abc	5,2	abc	0,273	abc	0,145	abc
Scirocco				32,8	j	38,9	e-h	4,6	de	4,3	fg	7,0	ab	6,0	ab	0,239	ab	0,206	ab
SMJ 2115	KSB1			48,0	b-f	45,8	cde	5,4	a-e	5,1	b-g	14,7	gh	11,0	g	0,332	ef	0,258	f
Struna				52,1	a-d	48,5	bcd	6,3	abc	6,1	ab	14,1	c-g	11,1	d-g	0,378	b-f	0,314	b-f
Sharki				47,6	b-f	47,4	bcd	5,4	a-e	5,2	b-g	13,2	a-d	10,4	a-f	0,370	a-d	0,298	b-f
Goplana				45,7	c-f	46,5	bcd	6,1	abc	5,3	b-f	15,8	abc	9,8	a-d	0,426	abc	0,268	abc
Telimena				52,8	a-d	50,3	bcd	6,4	ab	5,9	bc	14,0	abc	11,4	abc	0,361	ab	0,297	ab
Scirocco				46,2	b-f	49,2	bcd	5,4	a-e	5,0	c-g	14,6	ab	9,2	a	0,444	ab	0,307	ab
SMJ 2115	KSB2			52,0	a-e	48,9	bcd	5,8	a-d	5,2	b-g	18,3	fgh	10,9	fg	0,447	ef	0,281	ef
Struna				56,9	ab	59,2	a	6,7	a	7,1	a	14,8	b-g	12,6	c-g	0,442	a-e	0,400	b-f
Sharki				41,4	e-j	47,1	bcd	5,0	cde	5,3	b-f	12,2	abc	11,4	a-f	0,361	abc	0,320	b-f
Goplana				43,8	d-h	47,9	bcd	5,9	a-d	5,3	b-f	15,2	abc	10,0	abc	0,419	abc	0,254	abc
Telimena				55,2	abc	53,8	ab	6,4	ab	5,9	bc	16,7	abc	10,8	ab	0,444	ab	0,325	ab
Scirocco				44,8	c-g	48,2	bcd	5,1	b-e	5,4	b-e	12,9	ab	7,0	a	0,443	ab	0,250	ab
SMJ 2115	KSB3			52,7	a-d	50,3	bcd	5,9	a-d	5,6	b-e	17,4	e-h	11,1	efg	0,458	def	0,295	def
Struna				61,6	a	49,3	bcd	6,7	a	5,6	b-e	16,8	b-f	10,8	b-g	0,504	a-d	0,311	b-f
Sharki				49,7	b-e	43,5	d-g	5,9	a-d	4,9	c-g	14,1	abc	9,2	a-e	0,395	abc	0,258	b-e
Goplana				43,5	d-i	47,8	bcd	5,4	a-e	5,3	b-f	13,8	abc	10,9	abc	0,399	abc	0,305	abc
Telimena				56,5	ab	51,7	abc	6,3	abc	5,8	bcd	16,7	ab	10,4	ab	0,409	ab	0,301	ab
Scirocco				43,8	d-h	45,1	c-f	5,6	a-e	4,8	d-g	11,4	a	6,6	a	0,374	a	0,248	a

Na **Rysunku 7** przedstawiono względne zmiany komponentów plonu roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że suplementacja roślin konsorcjami mikroorganizmów wpłynęła w większym stopniu na zmiany parametrów roślin kontrolnych (zakres zmian wyrażony w procentach do 300% dla roślin kontrolnych i do 200% dla roślin z warunków suszy).

W warunkach kontrolnych obserwowano zwiększenie SL pod wpływem suplementacji konsorcjami o 17-61%. Suplementacja wywarła najslabszy efekt na NoS, który w warunkach kontrolnych w przypadku Goplany wyniósł -6%, a jego najwyższy przyrost wyniósł 39%. Najsilniejszy wpływ suplementacji odnotowano dla NoG i GY, których wartość w warunkach kontrolnych zwiększyła się odpowiednio o 33-234% i 32-292%.

W warunkach stresu suszy obserwowano zwiększenie SL pod wpływem suplementacji konsorcjami o 15-66% i zmianę NoS od -2% do 39%. Podobnie jak w warunkach kontrolnych, stres suszy spowodował najsilniejsze zwiększenie NoG i GY, których wartość wyniosła odpowiednio 9-176% i 20-190%.



Rysunek 7. Względne zmiany wartości komponentów plonu roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (Rys. 7A, 7B i 7C) oraz suszy glebowej (Rys. 7D, 7E, 7F), podlewanych konsorcjami mikroorganizmów KSB1 (Rys. 7A i 7D), KSB2 (Rys. 7B i 7E) oraz KSB3 (Rys. 7C i 7F). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. SL – długość kłosa; NoS – liczba pięterek kłosa; NoG - liczba ziarniaków; GY– masa ziarniaków.

W **Tabeli 51A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub GY z bezwzględnymi wartościami komponentów plonu, dla roślin rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia. Korelacje pomiędzy poszczególnymi parametrami w przypadku roślin niesuplementowanych były wyłącznie dodatnie i zawierały się w zakresie 0,22 do 0,74, a najwyższą wartość odnotowano dla DSI GY z GY. Pod wpływem suplementacji najwyższe korelacje dodatnie DSI (DW i GY) obliczono dla GY po zastosowaniu KSB1, natomiast korelacje ujemne dla SL, NoG, GY po zastosowaniu konsorcjum KSB3. DSI DW korelowało istotnie z GY przy zastosowaniu suplementacji KSB3.

W **Tabeli 51B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub GY z względnymi wartościami komponentów plonu, dla roślin rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia. Korelacje względnej zmiany wartości parametrów z wskaźnikami DSI (DW i GY) były wyłącznie ujemne, dla większości parametrów co najmniej wysokie, najsilniejsze dla KSB3. Przy suplementacji KSB2 odnotowano istotną korelację DSI GY z NoG. W przypadku KSB3 korelacje były bardzo wysokie oraz niemal pełne. Istotną korelację odnotowano dla SL z DSI DW oraz z DSI GY.

Tabela 51. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z komponentami plonu sześciu genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. (A) Korelacja dla wartości bezwzględnych (zgodnie z **Tabelą 50**) oraz (B) względnych (zgodnie z **Rysunkiem 7A, B i C**). SL – długość kłosa; NoS – liczba pięterek kłosa; NoG - liczba ziarniaków; GY – masa ziarniaków. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

A

Traktowanie	DSI	SL	NoS	NoG	GY
Woda	DW	0,22	0,47	0,52	0,64
	GY	0,43	0,56	0,63	0,74
KSB1	DW	-0,26	0,15	0,25	0,67
	GY	-0,04	0,30	0,13	0,56
KSB2	DW	-0,42	-0,25	-0,32	-0,04
	GY	-0,23	-0,09	-0,25	0,04
KSB3	DW	-0,61	-0,50	-0,66	-0,85
	GY	-0,41	-0,29	-0,52	-0,75

B

Traktowanie	DSI	SL	NoS	NoG	GY
KSB1	DW	-0,54	-0,66	-0,43	-0,33
	GY	-0,69	-0,67	-0,54	-0,44
KSB2	DW	-0,79	-0,76	-0,79	-0,68
	GY	-0,80	-0,72	-0,86	-0,75
KSB3	DW	-0,97	-0,76	-0,75	-0,73
	GY	-0,96	-0,74	-0,76	-0,77

$r >$ 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90

$r <$ -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

W **Tabeli 52A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub GY z bezwzględnymi wartościami komponentów plonu roślin, rosnących w warunkach suszy. W przypadku roślin niesuplementowanych odnotowano istotną niemal pełną dodatnią korelację SL z wskaźnikami DSI. Pozostałe korelacje wskaźników DSI z parametrami plonu oraz pomiędzy poszczególnymi parametrami plonu nie były istotne statystycznie. Pod wpływem suplementacji najwyższe korelacje dodatnie DSI (DW i GY) obliczono dla SL po zastosowaniu KSB1, natomiast korelacje ujemne po zastosowaniu konsorcjum KSB2 dla NoG (dla obu wskaźników DSI) oraz GY (DSI DW).

W **Tabeli 52B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI DW lub GY z względnymi wartościami komponentów plonu roślin, rosnących w warunkach suszy. Korelacje względnej zmiany wartości parametrów z wskaźnikami DSI (DW i GY) były wyłącznie ujemne i nieistotne statystycznie. Pod wpływem każdego konsorcjum badane parametry korelowały silniej z DSI DW, niż DSI GY. Wyjątek stanowi parametr NoS, gdzie po suplementacji KSB2 i KSB3 korelacje były odpowiednio przeciętne lub słabe, w przypadku obu wskaźników DSI.

Tabela 52. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY z komponentami plonu sześciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy glebowej (połowa dawki wody), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych KSB1, KSB2, KSB3. (A) Korelacja dla wartości bezwzględnych (zgodnie z **Tabelą 50**) oraz (B) względnych (zgodnie z **Rysunkiem 7D, E i F**). SL – długość kłosa; NoS – liczba pięterek kłosa; NoG - liczba ziarniaków; GY– masa ziarniaków. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

A

Traktowanie	DSI	SL	NoS	NoG	GY
Woda	DW	0,93	-0,08	0,31	0,66
	GY	0,91	0,04	0,11	0,49
KSB1	DW	0,48	-0,19	-0,52	0,13
	GY	0,65	0,00	-0,33	0,24
KSB2	DW	-0,37	-0,37	-0,67	-0,55
	GY	-0,19	-0,22	-0,57	-0,38
KSB3	DW	-0,21	-0,29	-0,48	-0,32
	GY	-0,06	-0,14	-0,42	-0,22

B

Traktowanie	DSI	SL	NoS	NoG	GY
KSB1	DW	-0,46	-0,20	-0,42	-0,52
	GY	-0,28	-0,09	-0,21	-0,32
KSB2	DW	-0,59	-0,41	-0,60	-0,62
	GY	-0,44	-0,31	-0,42	-0,44
KSB3	DW	-0,56	-0,22	-0,55	-0,57
	GY	-0,45	-0,20	-0,38	-0,42

$r >$ 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90

$r <$ -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

$0 < |r| \leq 0,1$ - korelacja nikła; $0,1 < |r| \leq 0,3$ - korelacja słaba; $0,3 < |r| \leq 0,5$ - korelacja przeciętna; $0,5 < |r| \leq 0,7$ - korelacja wysoka; $0,7 < |r| \leq 0,9$ - korelacja bardzo wysoka; $0,9 < |r| < 1,0$ - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że suplementacja roślin konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów (z SymbioBanku) wpłynęła pozytywnie na badane cechy generatywne i komponenty plonu, co sugeruje potencjalnie lepsze funkcjonowanie roślin zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i w warunkach suszy. Najsilniejsze efekty suplementacji odnotowano podczas

rozwoju roślin jako: zmiany liczby ziarniaków w kłosie (NoG) oraz ich masy (GY). Dodatkowo, stwierdzono efekt specyfiki konsorcjów. W warunkach optymalnego nawodnienia i w warunkach suszy dla wartości bezwzględnych parametrów obserwowano większy wpływ konsorcjum KSB1 na rośliny z grupy wrażliwych na stres suszy (korelacje dodatnie DSI odpowiednio z GY i SL) oraz większy wpływ konsorcjum KSB2 i KSB3 na rośliny z grupy tolerancyjnych (korelacje ujemne DSI z SL, NoG, GY po zastosowaniu konsorcjum KSB3 w warunkach optymalnego nawodnienia oraz DSI z NoG, GY po zastosowaniu konsorcjum KSB2 w warunkach suszy). Efektu tego nie obserwowano jednak, gdy analizowano wartości względne; wszystkie korelacje wskazywały na większy wpływ konsorcjów na rośliny z grupy roślin tolerancyjnych.

5.6.2. Suplementacja konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych wyizolowanych z ryzosfery pszenicy jarej

Celem doświadczeń było określenie: 1/ wpływu na pszenicę jarą konsorcjów mikroorganizmów pożytecznych, przygotowanych ze szczepów pochodzących z ryzosfery roślin pszenicy jarej genotypów tolerancyjnych i wrażliwych na stres suszy, rosnących w warunkach suszy; 2/ wpływu pożytecznych mikroorganizmów glebowych na fotosyntezę, parametry wzrostu (części wegetatywne) i rozwoju (części generatywne) pszenicy jarej.

Pomiary przeprowadzono dla roślin w warunkach kontrolnych (optymalne nawodnienie gleby) i roślin poddanych stresowi suszy (połowa optymalnej dawki wody przez trzy tygodnie) oraz w okresie późnej wiosny z relatywnie wysokimi temperaturami powietrza.

Do suplementacji gleby zastosowano cztery konsorcja z szczepami mikroorganizmów scharakteryzowane zgodnie z Tabelą 34 i 35 i przygotowane zgodnie z kompozycją:

K1 – izolaty GOS5B7, GOS5B17b (*Bacillus* sp., *Bacillus subtilis*)

K2 – izolaty TES5B7, TES5B10a, TES5B10b-2 (*Streptomyces* sp., *Streptomyces* sp., *Streptomyces* sp.)

K3 – izolaty SHS10B5a1, SHS5B14a (*Bacillus megaterium*, *Streptomyces* sp.)

K4 – izolaty SMS5B3, SMS10B12a (*Bacillus licheniformis*, *Streptomyces* sp.)

Szczepy wchodzące w skład poszczególnych konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych wyselekcjonowano tak, aby posiadały jak najszerszą gamę właściwości wspomagających wzrost roślin, bądź zapewniały ochronę przeciwko patogenom roślinnym (**Tabela 38**). Wpływ konsorcjów testowano dla dwóch genotypów pszenicy: Sharki, tolerancyjnego na suszę oraz Telimena, wrażliwego na stres suszy.

5.6.2.1. Efektywność fotosyntezy w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji konsorcjami mikroorganizmów ryzosferowych

W Tabeli 53 przedstawiono wyniki pomiaru parametrów fluorescencji chlorofilu *a* **dwóch** genotypów pszenicy jarej, rosnących w **warunkach optymalnego nawodnienia oraz warunkach stresu suszy glebowej** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), **podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów** mikroorganizmów ryzosferowych (K1, K2, K3 lub K4).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów w obrębie analizowanej grupy genotypów pszenicy jarej.

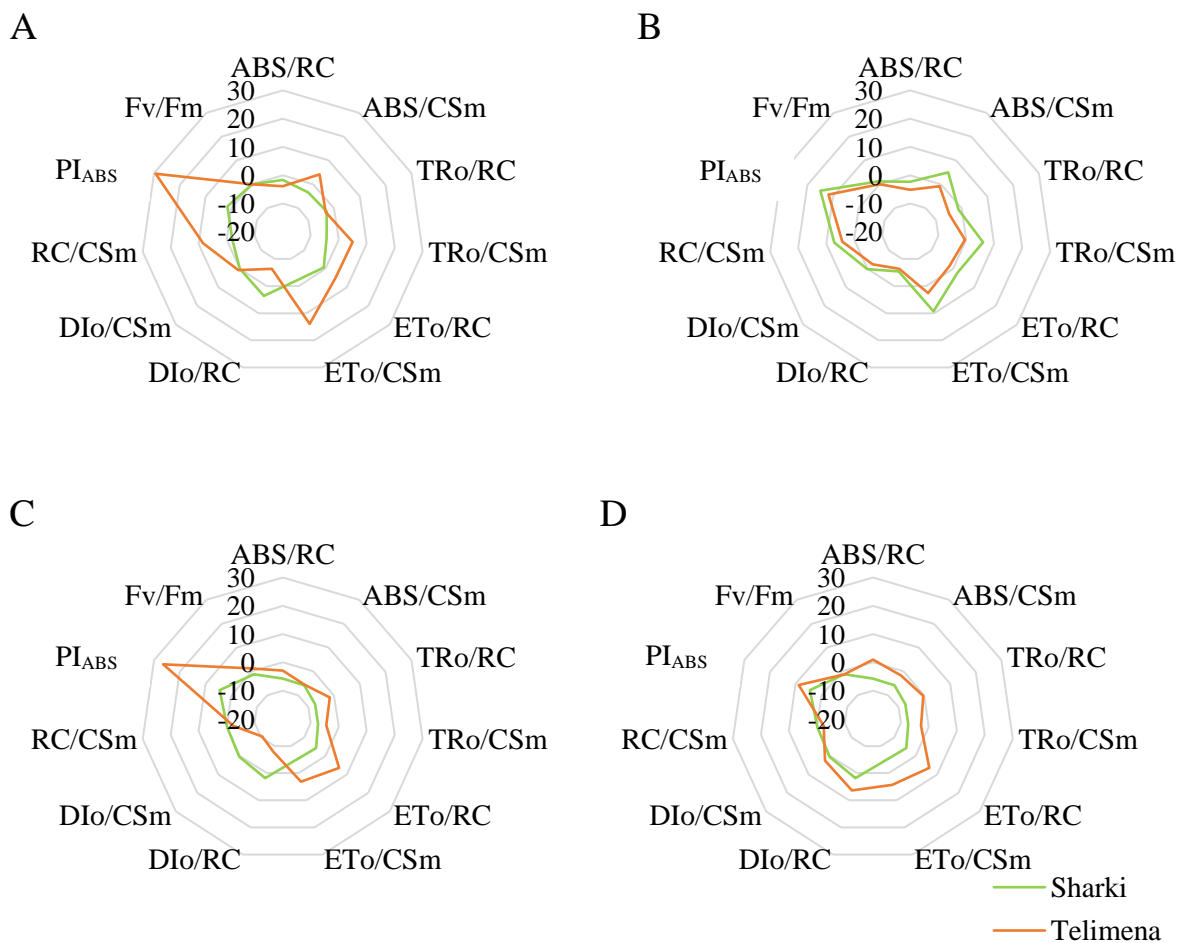
W warunkach optymalnego nawodnienia stwierdzono dla genotypu Sharki wyższe parametry absorpcji energii (ABS/CSm) i przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII (TRo/CSm) w przeliczeniu na powierzchnię fotosyntetyzującej próbki, efektywność transportu elektronów w przeliczeniu na jedno centrum aktywne i powierzchnię fotosyntetyzującej próbki (ETo/RC, ETo/CSm), ilość centrów aktywnych (RC/CSm), oraz ogólną sprawność fotosyntezy (PI_{ABS} i Fv/Fm). Szczególnie zmiany spowodowane były po zastosowaniu konsorcjum K2. Genotyp Telimena wyróżniał się natomiast wyższymi parametrami absorpcji energii (ABS/RC) i przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII (TRo/RC) w przeliczeniu na centrum aktywne, podwyższonym poziomem rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji (DIO/RC; DIO/CSm), oraz zwiększoną ogólną sprawnością fotosyntezy (wyższe PI_{ABS} i Fv/Fm bez zmian).

W warunkach suszy stwierdzono podwyższenie większości parametrów dla obu genotypów, gdy porównano wartości do warunków optymalnego nawodnienia. Dla genotypu Sharki stwierdzono podobny trend zmian parametrów fluorescencji chlorofilu *a* jak w warunkach optymalnego nawodnienia z zastrzeżeniem, że zmiany zaobserwowano po zastosowaniu zarówno konsorcjum K2 jak i K4. Natomiast genotyp Telimena w warunkach suszy po zastosowaniu konsorcjów mikroorganizmów względem podlewania wodą, wyróżniał się porównywalnym lub niższym poziomem rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji (DIO/RC; DIO/CSm) oraz podwyższonymi wartościami ilości centrów aktywnych (RC/CSm) i ogólnej sprawności fotosyntezy (PI_{ABS} i Fv/Fm).

Tabela 53. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) oraz suszy glebowej (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów glebowych K1, K2, K4, K4. Pomiary wykonano bezpośrednio po zakończeniu suszy. Parametry przedstawiono w przeliczeniu na jedno centrum reakcji PSII fotochemicznie czynne (RC), bądź powierzchnię wzbudzonej fotosyntetyzującej próbki (CSm). Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

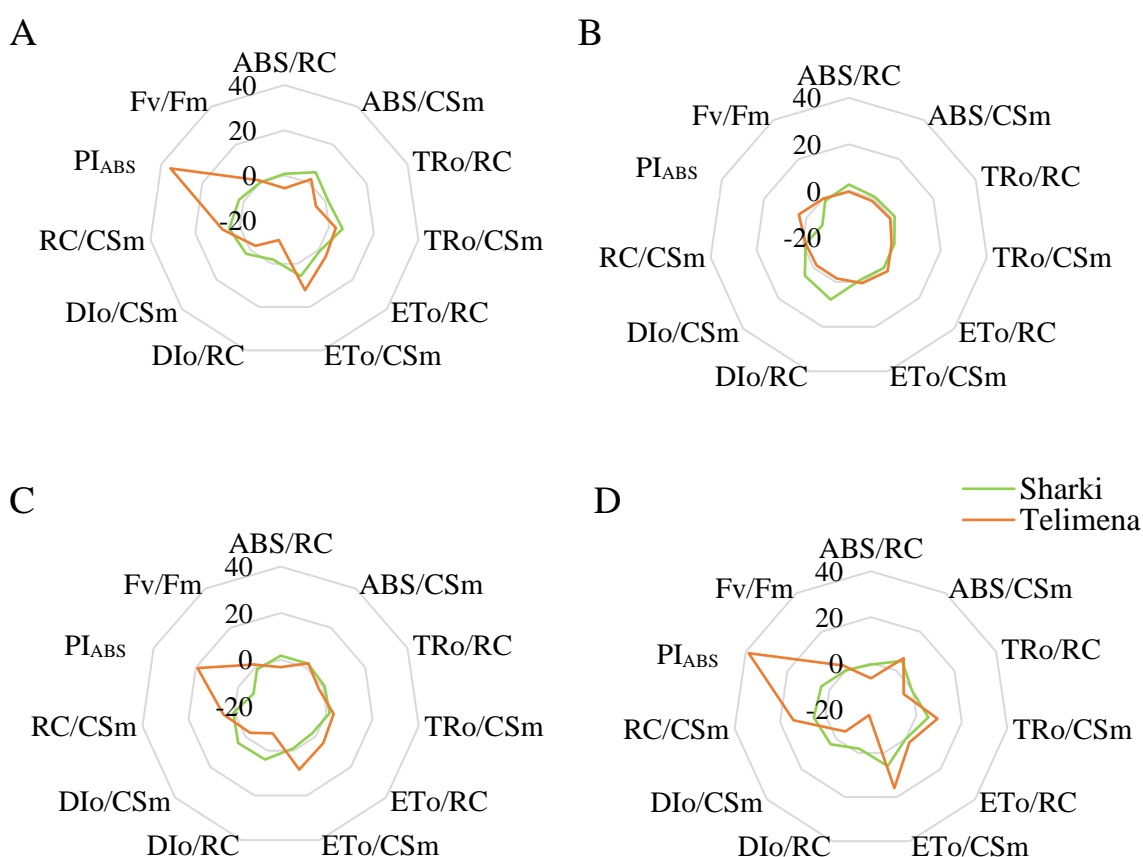
Genotyp	Traktowanie	ABS		TRo		ETo		DIO		RC/CSm	PI _{ABS}	Fv/Fm											
		RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm	RC	CSm														
Sharki	Woda	2,99	ab	3330	a	2,44	ab	2716	a	1,39	ab	1556	a-d	0,55	ab	615	a	1116	a	2,01	a-d	0,81	ab
	K1	2,94	ab	3215	a	2,37	ab	2600	a	1,38	abc	1523	a-d	0,57	ab	615	a	1094	a	2,04	a-d	0,81	ab
	K2	2,92	ab	3495	a	2,41	ab	2880	a	1,42	a	1701	a-d	0,52	b	616	a	1196	a	2,31	abc	0,82	a
	K3	2,82	b	3133	a	2,26	b	2516	a	1,33	abc	1483	a-d	0,56	ab	617	a	1114	a	2,10	a-d	0,80	ab
	K4	2,91	ab	3207	a	2,35	ab	2594	a	1,37	abc	1520	a-d	0,56	ab	613	a	1107	a	2,09	a-d	0,81	ab
Telimena	Woda	3,10	ab	3236	a	2,47	a	2583	a	1,25	bc	1312	d	0,63	ab	653	a	1046	a	1,36	d	0,80	ab
	K1	2,98	ab	3370	a	2,39	ab	2712	a	1,31	abc	1495	a-d	0,59	ab	658	a	1134	a	1,76	a-d	0,80	ab
	K2	2,94	ab	3209	a	2,35	ab	2572	a	1,23	c	1346	cd	0,59	ab	637	a	1091	a	1,52	bcd	0,80	ab
	K3	3,01	ab	3054	a	2,43	ab	2469	a	1,33	abc	1353	a-d	0,58	ab	585	a	1021	a	1,72	a-d	0,81	ab
	K4	3,13	a	3179	a	2,46	ab	2510	a	1,33	abc	1368	bcd	0,67	ab	669	a	1021	a	1,48	cd	0,79	b
Sharki	Woda	2,92	ab	3430	a	2,41	ab	2832	a	1,43	a	1679	a-d	0,51	b	598	a	1177	a	2,38	ab	0,83	a
	K1	3,00	ab	3456	a	2,45	ab	2828	a	1,43	a	1660	a-d	0,55	ab	628	a	1162	a	2,20	a-d	0,82	ab
	K2	2,94	ab	3616	a	2,44	ab	3002	a	1,44	a	1774	ab	0,50	b	613	a	1233	a	2,43	a	0,83	a
	K3	2,97	ab	3491	a	2,43	ab	2869	a	1,40	a	1662	a-d	0,53	ab	623	a	1183	a	2,21	abc	0,82	ab
	K4	2,90	ab	3599	a	2,40	ab	2981	a	1,43	a	1778	a	0,50	b	618	a	1238	a	2,47	a	0,83	a
Telimena	Woda	3,16	a	3292	a	2,53	a	2634	a	1,40	a	1472	a-d	0,64	ab	658	a	1045	a	1,66	a-d	0,80	ab
	K1	3,15	a	3244	a	2,52	a	2597	a	1,43	a	1479	a-d	0,63	ab	647	a	1032	a	1,72	a-d	0,80	ab
	K2	2,98	ab	3351	a	2,41	ab	2713	a	1,46	a	1652	a-d	0,57	ab	639	a	1127	a	2,25	abc	0,81	ab
	K3	3,06	ab	3355	a	2,48	ab	2714	a	1,46	a	1596	a-d	0,59	ab	641	a	1096	a	1,98	a-d	0,81	ab
	K4	2,95	ab	3503	a	2,42	ab	2879	a	1,43	a	1706	abc	0,53	ab	624	a	1192	a	2,30	abc	0,82	ab

Na **Rysunku 8** przedstawiono względne zmiany parametrów fluorescencji chlorofilu *a* roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że suplementacja genotypu Sharki konsorcjum K2 wpłynęła najsilniej na podwyższenie parametrów TRo/CSm, ETo/CSm, RC/CSm i PI_{ABS} (odpowiednio o 6, 9, 7 i 15%) natomiast suplementacja genotypu Telimena pozostałymi typami konsorcjów zwiększyła wartości, ETo/RC (od 5 do 6%; a w przypadku K1 również ETo/CSm o 14%) i PI_{ABS} (od 9 do 29%).



Rysunek 8. Względne zmiany wartości parametrów fluorescencji chlorofilu *a* roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 8A), K2 (Rys. 8B) i K3 (Rys. 8C) i K4 (Rys. 8D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków.

Na **Rysunku 9** przedstawiono względne zmiany parametrów fluorescencji chlorofilu *a* roślin, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że suplementacja roślin konsorcjami mikroorganizmów wpłynęła najsilniej na podwyższenie parametrów ET_o/CSm i PI_{ABS} (odpowiednio o 6 do 16% i od 2 do 39%) oraz w mniejszym stopniu na ABS/CSm (2-6%) i TR_o/CSm (1-9%). Niewielkie zmiany tych parametrów zaobserwowano dla genotypu Sharki po zastosowaniu konsorcjów K1 i K4. Znacznie silniejsze zmiany tych parametrów oraz dodatkowo obniżenie rozpraszania nadmiaru energii wzbudzenia jako ciepła odnotowano dla genotypu Telimena po zastosowaniu konsorcjów K2, K3, K4 (odpowiednio od -8 do -17% w przeliczeniu na RC, oraz od -3 do -5% w przeliczeniu na CSm).



Rysunek 9. Względne zmiany wartości parametrów fluorescencji chlorofilu *a* roślin, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1 (Rys. 9A), K2 (Rys. 9B) i K3 (Rys.9C) i K4 (Rys. 9D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków.

Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (wyizolowanych z ryzosfery pszenicy jarej) poprawiło efektywność procesu fotosyntezy w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy. Jednak efekt suplementacji był zależny od warunków dostępności wody, rodzaju genotypu pszenicy oraz zastosowanego konsorcjum mikroorganizmów. Mechanizmy fotosyntetyczne, podlegające modyfikacji po suplementacji mikroorganizmami obejmowały trzy typy zależności: 1/ wyższa absorpcja energii, a następnie zwiększenie przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII i transportu elektronów dla całej próbki fotosyntetyzującej, głównie dzięki zwiększeniu ilości centrów aktywnych, a w konsekwencji podwyższenie ogólnej sprawności fotosyntezy; wyniki takie uzyskano dla genotypu tolerancyjnego Sharki zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia jak i suszy po zastosowaniu konsorcjum K2 (i ewentualnie K4); 2/ wyższe parametry absorpcji energii i przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII w wyniku zwiększenia sprawności pojedynczego centrum aktywnego, ale również podwyższony poziom rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji, a w konsekwencji zmniejszenie ogólnej sprawności fotosyntezy; ten typ mechanizmów uzyskano dla genotypu wrażliwego Telimena w warunkach optymalnego nawodnienia i po zastosowaniu konsorcjum K4 (ale również K1 i K3); 3/ podwyższenie parametrów ET_o/CS_m , niższy poziom rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji oraz podwyższona liczba centrów aktywnych, a w konsekwencji podwyższenie ogólnej sprawności fotosyntezy; mechanizmy takie stwierdzono dla genotypu wrażliwego Telimena w warunkach suszy i po zastosowaniu konsorcjum K4 (i ewentualnie K1 i K3).

5.6.2.2. Morfologia części wegetatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami

W Tabeli 54 przedstawiono parametry morfologiczne **dwóch genotypów pszenicy jarej**, rosnących w warunkach **optymalnego nawodnienia lub w warunkach suszy glebowej** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), **podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów** pożytecznych mikroorganizmów glebowych (K1, K2, K3 lub K4).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów.

W warunkach kontrolnych nie odnotowano istotnych statystycznie różnic pomiędzy długością pędu głównego (H) roślin suplementowanych i niesuplementowanych konsorcjami K1, K2, K3 i K4, niezależnie od genotypu. Natomiast, pole powierzchni nadziemnej części

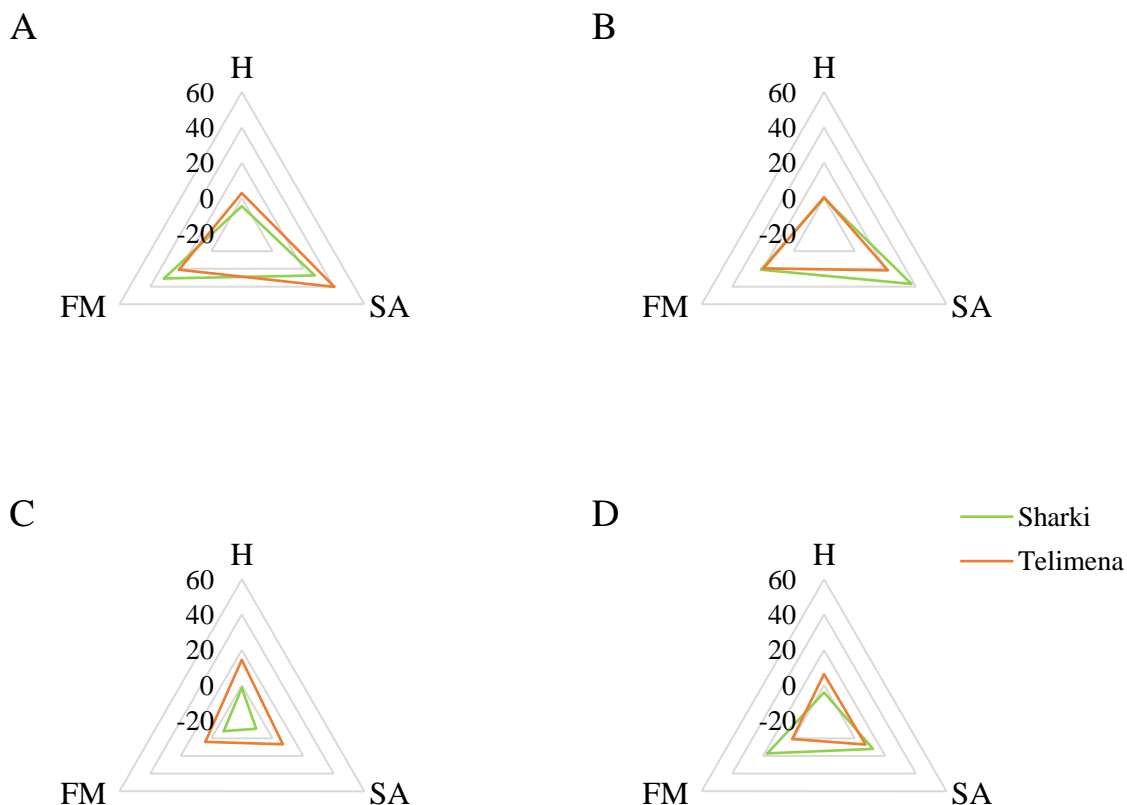
roślin (SA) oraz produkcja świeżej masy (FM) w warunkach kontrolnych były najwyższe przy suplementacji konsorcjami K1 i K2 zarówno dla genotypu Sharki jak również Telimeny.

W warunkach suszy konsorcja mikrobiologiczne wpłynęły na zwiększenie wartości wszystkich parametrów wzrostu w porównaniu do roślin niesuplementowanych, za wyjątkiem pola powierzchni nadziemnej części (SA) genotypu Sharki. Większość zmian była istotna statystycznie.

Tabela 54. Wybrane cechy morfologiczne dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1, K2, K3, K4. H [cm] – długość pędu głównego; SA [cm²] – pole powierzchni nadziemnej części roślin; FM [g] – świeża masa nadziemnej części roślin. Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD (p<0,05).

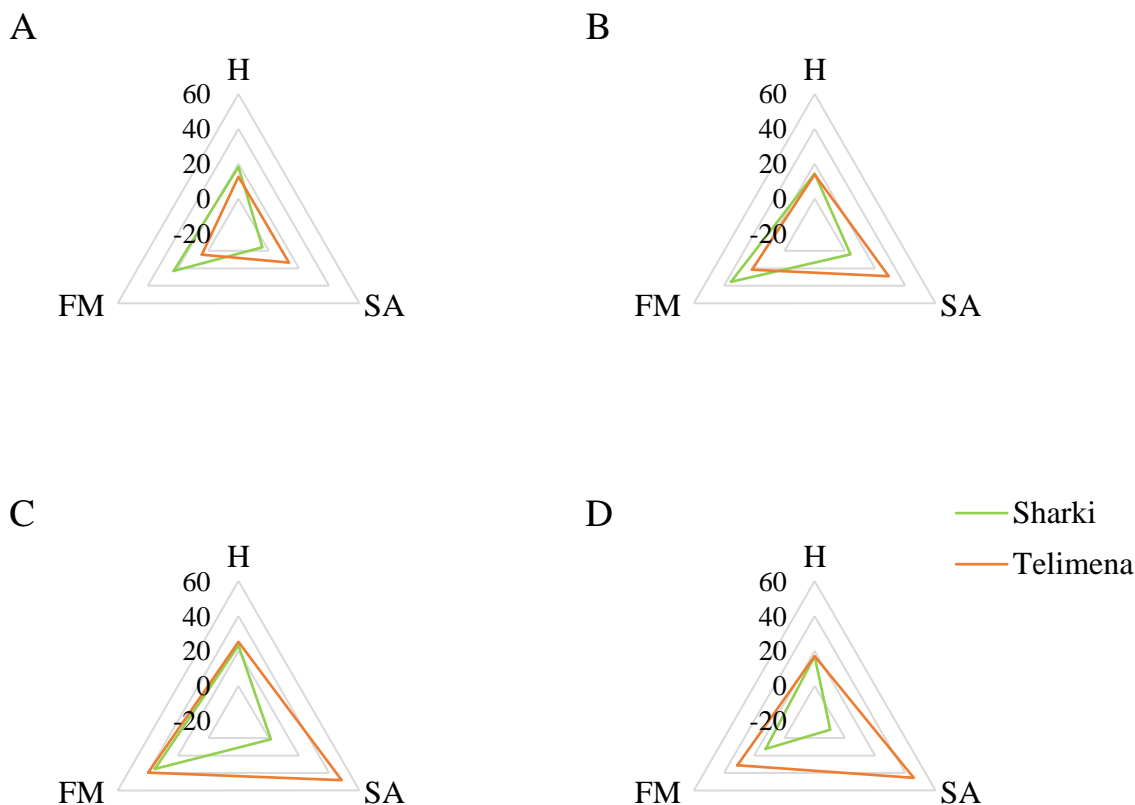
Genotyp	Traktowanie	H		SA		FM		
		K	S	K	S	K	S	
Sharki	Woda	39,6	a 32,0	b 66,6	bc 72,0	a 1,23	ab 0,96	b
	K1	37,8	a 37,8	a 85,0	ab 69,0	a 1,61	a 1,18	ab
	K2	39,6	a 36,6	a 91,3	a 74,7	a 1,49	ab 1,30	a
	K3	39,0	a 39,4	a 59,5	c 73,0	a 1,13	b 1,30	a
	K4	38,0	a 37,4	a 74,6	a-c 65,0	a 1,44	ab 1,08	ab
Telimena	Woda	34,8	a 31,8	c 66,8	b 52,4	c 1,28	c 0,93	b
	K1	35,8	a 35,8	b 93,8	a 59,4	bc 1,55	a 0,97	b
	K2	35,0	a 36,2	ab 81,3	ab 67,6	a-c 1,53	ab 1,13	ab
	K3	39,8	a 39,8	a 71,3	b 77,7	a 1,33	a-c 1,30	a
	K4	37,0	a 37,2	ab 71,5	b 76,3	ab 1,29	bc 1,22	a

Na **Rysunku 10** przedstawiono względne zmiany parametrów morfologicznych roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że zastosowanie konsorcjów w najmniejszym stopniu wpłynęło na długość pędu głównego roślin (H), a w największym na pole powierzchni roślin (maksymalny wzrost 40%). Najsilniejszy pozytywny wpływ na zwiększenie SA miały konsorcja K1 i K2, w przypadku obu genotypów. Zmiana wartości FM wyniosła od -8% do 31% oraz od 1% do 21% dla Sharki i Telimeny, odpowiednio. Najmniejszy wpływ na FM miały konsorcja K3 i K4.



Rysunek 10. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych części wegetatywnej roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1 (Rys. 10A), K2 (Rys. 10B) i K3 (Rys. 10C) i K4 (Rys. 10D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. H – długość pędu głównego; SA – pole powierzchni nadziemnej części roślin; FM - świeża masa nadziemnej części roślin.

Na **Rysunku 11** przedstawiono względne zmiany parametrów morfologicznych roślin, rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że wszystkie badane konsorcja mikroorganizmów stymulowały wzrost pędu głównego (H) obu genotypów, a wzrost parametru mieścił się pomiędzy 13 a 25% w stosunku do roślin niesuplementowanych. Konsorcja wpłynęły pozytywnie na zwiększenie SA genotypu Telimena (13-48%), natomiast spowodowały obniżenie lub brak zmian SA genotypu Sharki (-10% do 4%). W przypadku Telimeny najsilniejsze działanie stymulujące wzrost SA wykazały konsorcja K3 i K4 (odpowiednio wzrost o 48 i 46%). Podlewanie konsorcjami wpłynęło również na zwiększenie FM obu genotypów pszenicy (od 4% do około 40%).



Rysunek 11. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych części wegetatywnej roślin, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1 (Rys. 11A), K2 (Rys. 11B) i K3 (Rys.11C) i K4 (Rys. 11D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. H – długość pędu głównego; SA – pole powierzchni nadziemnej części roślin; FM - świeża masa nadziemnej części roślin.

Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (wyzolowanych z ryzosfery pszenicy jarej) poprawiło parametry wzrostu wegetatywnego roślin w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy. Parametry, podlegające modyfikacji po suplementacji mikroorganizmami obejmowały szczególnie pole powierzchni nadziemnej części roślin oraz jej świeżą masę. W warunkach kontrolnych najwyższe parametry uzyskano przy suplementacji konsorcjami K1 i K2 dla obu genotypów, w warunkach suszy najsilniejsze działanie stymulujące wzrost wykazały konsorcja K3 i K4, szczególnie dla genotypu Telimena.

5.6.2.3. Morfologia części generatywnych roślin w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami

W Tabeli 55 przedstawiono komponenty plonu **dwóch genotypów pszenicy jarej**, rosnących w warunkach **optymalnego nawodnienia i warunkach suszy glebowej** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), **podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów** pożytecznych mikroorganizmów glebowych (K1, K2, K3 lub K4).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów.

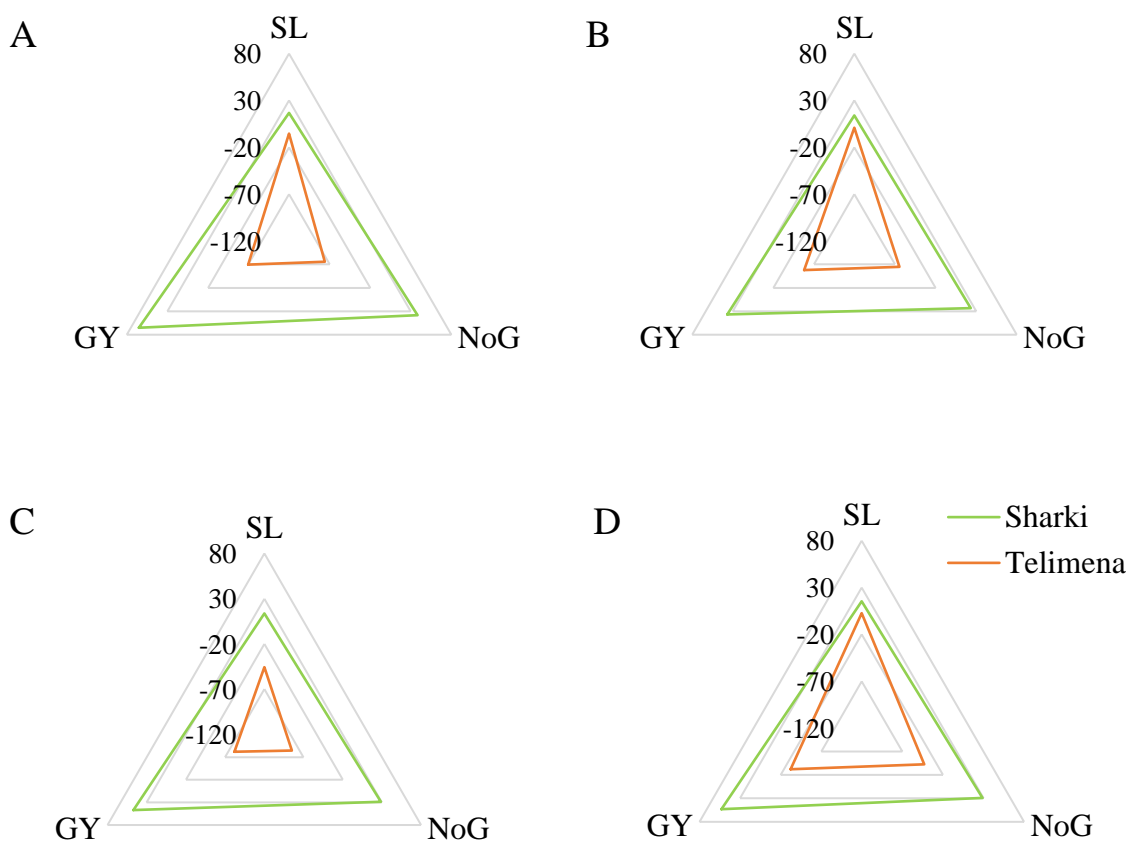
W warunkach kontrolnych pozytywny wpływ suplementacji konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów na długość kłosa (SL), masę ziarniaków (GY) i ich liczbę (NoG) odnotowano jedynie dla genotypu Sharki.

W warunkach suszy glebowej konsorcja K3 i K4 wpłynęły pozytywnie na zwiększenie długości kłosów (SL) obu badanych genotypów, dodatkowo w przypadku Telimena analogiczny efekt obserwowano przy suplementacji konsorcjum K2. Konsorcja nie wpłynęły na masę ziarniaków (GY) ani na ich liczbę w kłosie (NoG).

Tabela 55. Wybrane komponenty plonu dwóch genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S, połowa dawki wody), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1, K2, K3 lub K4. SL [cm] – długość kłosa; NoG [szt.] liczba ziarniaków; GY [g] – masa ziarniaków. Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy. Intensywność zabarwienia w kolumnie wskazuje rosnącą wartość cechy. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$). Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

Genotyp	Traktowanie	SL		NoG				GY					
		K	S	K	S	K	S						
Sharki	Woda	36,5	a-d	34,5	a-d	7,3	ab	3,3	cd	0,215	a-d	0,203	a-e
	K1	42,6	abc	30,2	bcd	10,1	a	0,3	d	0,355	a	0,013	g
	K2	41,6	abc	28,5	cd	9,0	a	0,3	d	0,294	ab	0,011	g
	K3	41,5	abc	35,6	a-d	9,4	a	0,8	cd	0,316	ab	0,031	fg
	K4	42,1	a-d	34,8	a-d	9,4	ab	0,7	cd	0,329	abc	0,026	fg
Telimena	Woda	44,7	ab	22,4	d	7,9	ab	0,0	d	0,276	ab	0,000	g
	K1	42,3	abc	21,8	d	1,9	cd	0,0	d	0,084	d-g	0,000	g
	K2	45,1	ab	37,4	a-d	2,8	cd	0,2	d	0,116	c-g	0,009	g
	K3	24,3	d	31,0	a-d	1,2	cd	0,0	d	0,050	efg	0,000	g
	K4	45,9	a	37,4	a-d	4,5	bc	0,0	d	0,187	b-f	0,000	g

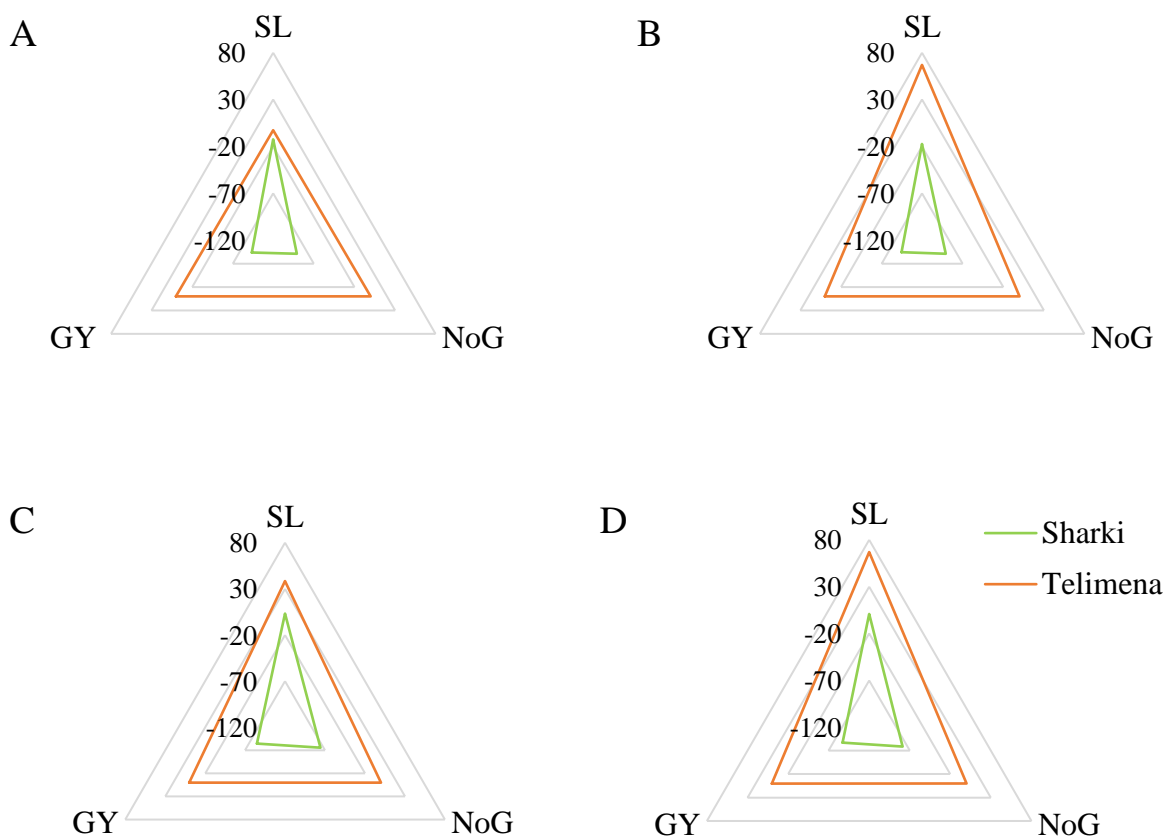
Na **Rysunku 12** przedstawiono względne zmiany komponentów plonu roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W tym ujęciu stwierdzono, że suplementacja konsorcjami wpłynęła pozytywnie na wszystkie badane parametry genotypu Sharki, w tym wzrost SL o 14-17%, NoG o 23-38% oraz GY o 37-65%, natomiast negatywnie dla genotypu Telimena, w tym spadek wartości SL o 0-46%, NoG o 43-85% oraz GY o 32-82%.



Rysunek 12. Względne zmiany wartości parametrów części generatywnej roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1 (Rys. 12A), K2 (Rys. 12B) i K3 (Rys. 12C) i K4 (Rys. 12D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. SL – długość kłosa; GY – masa ziarniaków; NoG - liczba ziarniaków.

Na **Rysunku 13** przedstawiono względne zmiany komponentów plonu roślin rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W tym ujęciu stwierdzono, że podlewanie konsorcjami (za

wyjątkiem K1) wpłynęło pozytywnie jedynie na SL genotypu wrażliwego na suszę (wzrost o 38-67%). Konsorcja nie wpłynęły na zwiększenie pozostałych parametrów.



Rysunek 13. Względne zmiany wartości parametrów części generatywnej roślin, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1 (Rys. 13A), K2 (Rys. 13B) i K3 (Rys. 13C) i K4 (Rys. 13D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. SL – długość kłosa; GY – masa ziarniaków; NoG - liczba ziarniaków.

Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (wyzolowanych z ryzosfery pszenicy jarej) poprawia parametry rozwoju generatywnego roślin w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy w sposób zależny od genotypu. Suplementacja genotypu Sharki odniosła pozytywny skutek w warunkach kontrolnych zwiększając długość kłosa, masę ziarniaków i ich liczbę, natomiast w warunkach suszy wpłynęła jedynie na długość kłosa. Genotyp Telimena po suplementacji wykazywał brak zmian lub obniżenie parametrów plonu. Jednakże należy zauważyć, że w prowadzonym eksperymencie, genotyp zaskakująco słabo plonował niezależnie od zastosowanego typu warunków.

5.6.2.4. Morfologia korzeni w warunkach kontrolnych i suszy po suplementacji mikroorganizmami

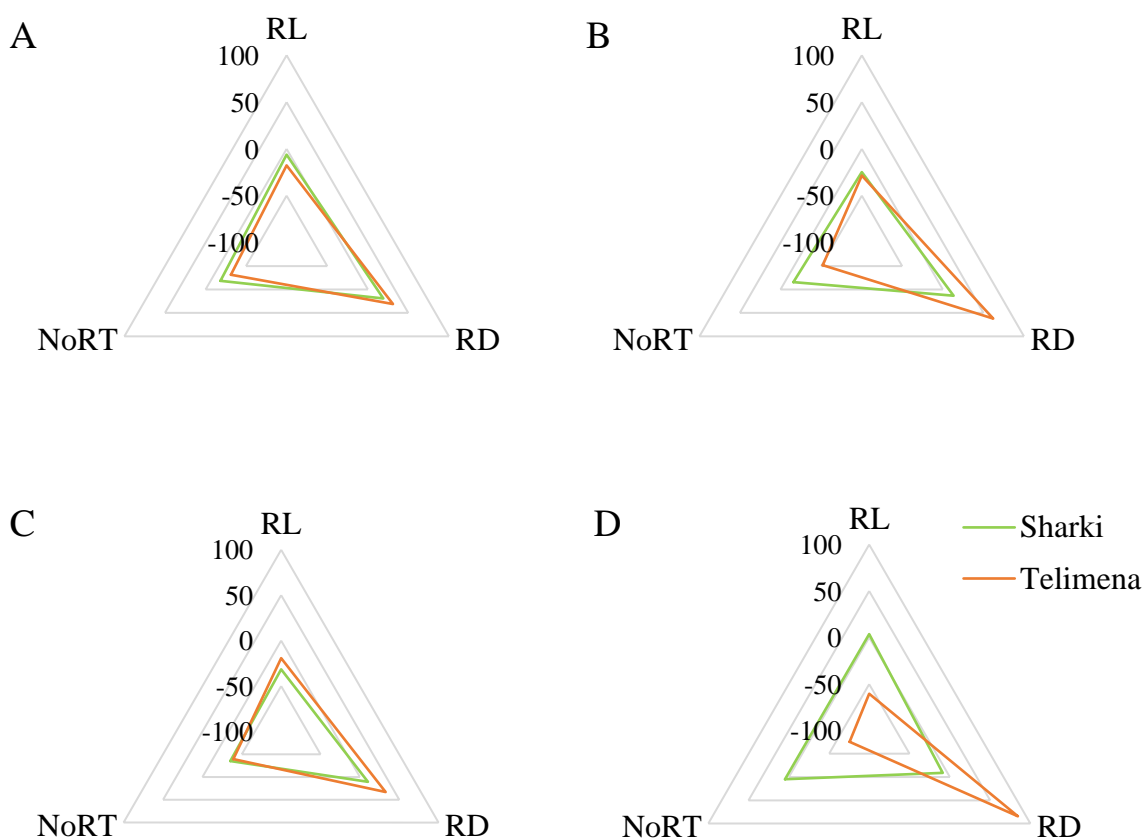
W Tabeli 56 przedstawiono wyniki pomiarów cech morfologicznych korzeni dla dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia oraz stresu suszy glebowej (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów glebowych (K1, K2, K3 lub K4).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów. Nie obserwowano istotnego statystycznie wpływu suplementacji konsorcjami na parametry wzrostu korzeni genotypu Sharki rosnących zarówno w warunkach kontrolnych, jak i suszy. Suplementacja konsorcjami ryzosferowymi wpłynęła nieznacznie na wydłużenie korzeni (RL) genotypu Telimena w warunkach suszy (z wyjątkiem konsorcjum K4), oraz dodatkowo na zwiększenie średnicy korzenia (RD) w warunkach suszy (z wyjątkiem konsorcjum K2) i optymalnej wilgotności gleby. Zastosowanie konsorcjum K2 zwiększyło liczbę wierzchołków korzeni (NoRT) genotypu Telimena w warunkach suszy.

Tabela 56. Wybrane cechy morfologiczne korzeni dwóch genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1, K2, K3 lub K4. RL [cm] – długość korzeni; RD [mm] – średnica korzenia; NoRT [szt.] - liczba wierzchołków korzeni. Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

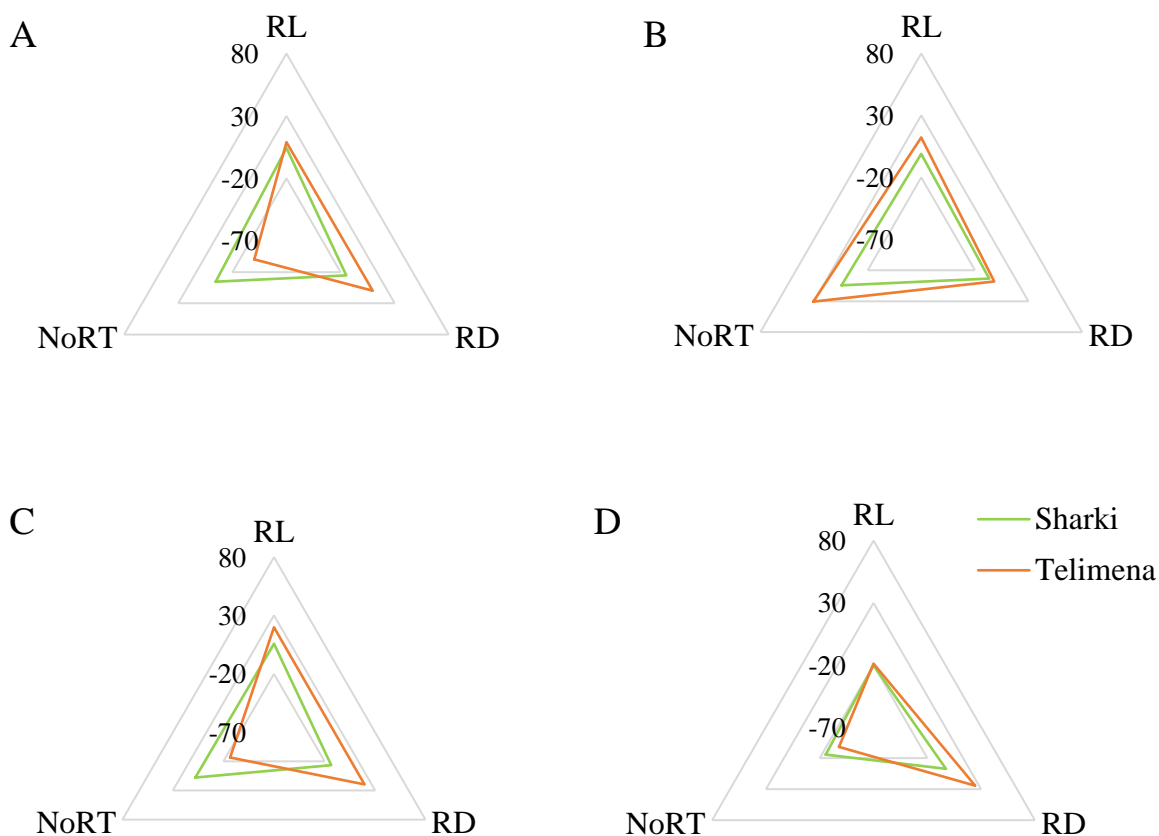
Genotyp	Traktowanie	RL		RD		NoRT							
		K	S	K	S	K	S						
Sharki	Woda	103,6	a	84,6	a	0,7	a	0,75	a	380	a	344	a
	K1	97,3	a	88,3	a	0,8	a	0,64	a	310	a	328	a
	K2	78,0	a	83,7	a	0,8	a	0,7	a	320	a	359	a
	K3	71,0	a	89,5	a	0,8	a	0,65	a	245	a	371	a
	K4	107,4	a	67,3	a	0,6	a	0,73	a	398	a	256	a
Telimena	Woda	108,9	a	46,8	ab	0,6	d	1,02	a	473	a	124	ab
	K1	89,8	ab	51,0	ab	0,8	cd	1,12	a	325	b	74	b
	K2	78,0	b	52,5	ab	0,9	ab	1	a	227	bc	162	a
	K3	88,0	ab	56,1	a	0,8	bc	1,22	a	287	b	91	ab
	K4	43,1	c	37,9	b	1,1	a	1,27	a	116	c	77	b

Na **Rysunku 14** przedstawiono względne zmiany morfologii korzeni roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W tym ujęciu stwierdzono, że najsilniejszy wpływ konsorcjów na korzenie odnotowano w odniesieniu do średnicy korzenia (RD), dla której wartość cechy zwiększyła się od 31 do 84% w przypadku Telimena i od 10 do 19% dla genotypu Sharki. W przypadku RL i NoRT obserwowano wyłącznie spadek wartości cech u obu genotypów pszenicy, za wyjątkiem Sharki suplementowanego konsorcjum K4. Obniżenie parametrów było silniejsze w przypadku Telimena niż Sharki i wyniosło odpowiednio 17-60% i 6-31% oraz 31-75% i 16-36% dla RL i NoRT.



Rysunek 14. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 14A), K2 (Rys. 14B) i K3 (Rys. 14C) i K4 (Rys. 14D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. RL – długość korzeni; RD – średnica korzenia; NoRT - liczba wierzchołków korzeni.

Na **Rysunku 15** przedstawiono względne zmiany morfologii korzeni roślin, rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że względne zmiany wartości cech były mniejsze niż dla roślin rosnących w warunkach optymalnej wilgotności gleby. Suplementacja konsorcjami K1, K2, K3 zwiększyła RL 9-20% i 4-6% odpowiednio dla Telimeny i Sharki. Stosowanie konsorcjów mikroorganizmów (szczególnie K1, K3, K4) sprzyjało zwiększeniu średnicy korzenia dla genotypu Telimena (zwiększenie 10-25%), natomiast w przypadku Sharki obserwowano brak zmian lub obniżenie wartości parametru około 7-15%. Wartość NoRT w większości przypadków suplementacji pozostawała bez zmian lub była obniżona (silniej dla genotypu Telimena niż Sharki, odpowiednio spadek 27-40% i 5-26%).



Rysunek 15. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 15A), K2 (Rys. 15B) i K3 (Rys. 15C) i K4 (Rys. 15D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. RL – długość korzeni; RD – średnica korzenia; NoRT - liczba wierzchołków korzeni.

W Tabeli 57 przedstawiono dodatkowe cechy morfologiczne korzeni dla **dwóch genotypów pszenicy jarej**, rosnących w warunkach **optymalnego nawodnienia i warunkach suszy glebowej** (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), podlewanych **wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów** pożytecznych mikroorganizmów glebowych (K1, K2, K3 lub K4).

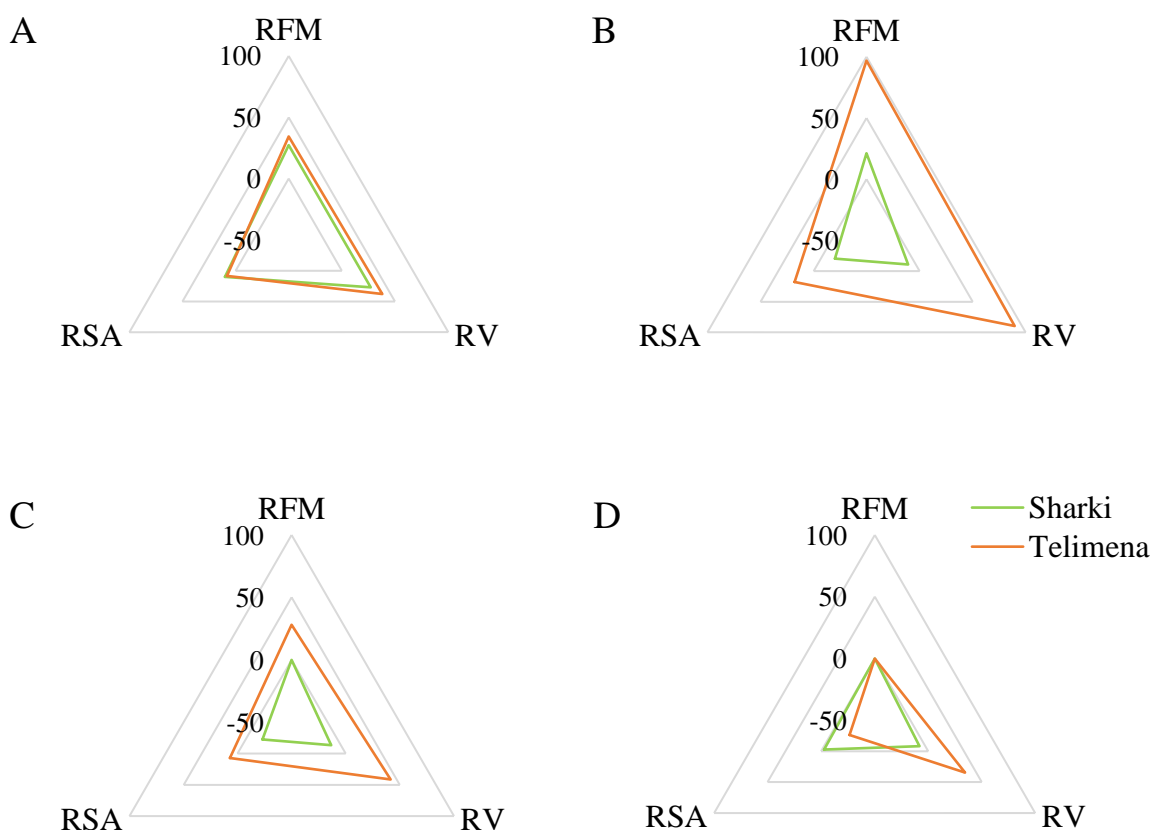
Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów. W warunkach kontrolnych i suszy, zastosowanie konsorcjów nie wpłynęło istotnie na zwiększenie parametrów korzeni genotypu Sharki (z wyjątkiem zwiększenia świeżej masy korzeni po zastosowaniu K3). W przeciwieństwie, obserwowano zwiększenie świeżej masy korzeni (RFM), objętości korzeni (RV) i pola powierzchni korzeni (RSA) genotypu Telimena, szczególnie po zastosowaniu konsorcjum K2 w warunkach optymalnego nawodnienia i wszystkich parametrów w warunkach suszy (z wyjątkiem RSA po stosowaniu konsorcjum K4).

Tabela 57. Wybrane cechy morfologiczne korzeni dwóch genotypów pszenicy jarej rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1, K2, K3 lub K4. RFM [g] – świeża masa korzeni; RV [cm³] – objętość korzeni; RSA [cm²] pole powierzchni korzeni. Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD (p<0,05).

Genotyp	Traktowanie	RFM		RV		RSA							
		K	S	K	S	K	S						
Sharki	Woda	0,33	a	0,23	b	0,37	ab	0,32	a	21,8	ab	18,0	a
	K1	0,42	a	0,33	ab	0,47	a	0,29	a	24,0	a	17,8	a
	K2	0,4	a	0,36	ab	0,33	b	0,30	a	17,4	ab	17,4	a
	K3	0,33	a	0,4	a	0,32	b	0,31	a	16,8	b	18,5	a
	K4	0,33	a	0,28	ab	0,34	ab	0,27	a	21,2	ab	15,0	a
Telimena	Woda	0,32	b	0,25	b	0,29	b	0,40	b	19,6	ab	15,2	b
	K1	0,43	ab	0,42	a	0,40	ab	0,52	ab	21,2	a	18,1	ab
	K2	0,63	a	0,38	a	0,55	a	0,42	b	23,1	a	16,5	ab
	K3	0,41	ab	0,39	a	0,41	ab	0,62	a	21,0	a	20,8	a
	K4	0,32	b	0,31	ab	0,39	ab	0,48	ab	14,4	b	15,0	b

Na Rysunku 16 przedstawiono względne zmiany cech morfologicznych korzeni roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W tym ujęciu stwierdzono, że

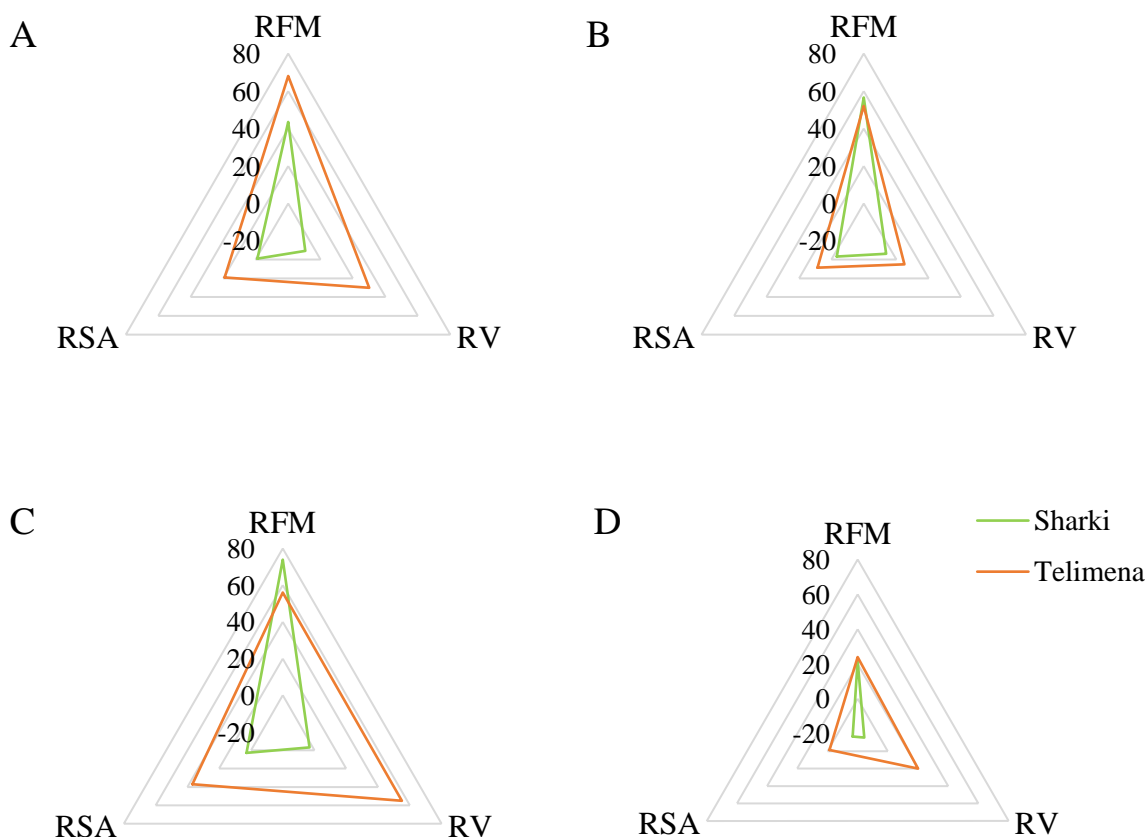
zastosowanie konsorcjów spowodowało wzrost RFM o około 20-97%, silniejszy w przypadku genotypu Telimena. Konsorcja wpłynęły na zwiększenie RV korzeni genotypu Telimena (35-90%), natomiast Sharki reagował przeciwnie na suplementację, odnotowano obniżenie RV maksymalnie o 15%. Wartości RSA spadły po zastosowaniu konsorcjów dla genotypu Sharki, natomiast wzrosły dla genotypu Telimena o 7-18% (za wyjątkiem suplementacji K4).



Rysunek 16. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych korzeni dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 16A), K2 (Rys. 16B), K3 (Rys. 16C) i K4 (Rys. 16D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. RFM – świeża masa korzeni; RV – objętość korzeni; RSA - pole powierzchni korzeni.

Na **Rysunku 17** przedstawiono względne zmiany cech morfologicznych korzeni roślin, rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W tym ujęciu stwierdzono, że zastosowanie konsorcjów zwiększyło RFM o 22-74% dla obu badanych genotypów. Analogicznie jak w warunkach kontrolnych, zmiana wartości RV była zależna od genotypu – wzrost cechy

obserwowano dla Telimena (5-55%) i spadek dla Sharki (3-16%). Taki sam trend zmian obserwowano w przypadku parametru RSA (odpowiednio, wzrost 8-37% i spadek 3-17%).



Rysunek 17. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 17A), K2 (Rys. 17B), K3 (Rys. 17C) i K4 (Rys. 17D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. RFM – świeża masa korzeni; RV – objętość korzeni; RSA - pole powierzchni korzeni.

Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (wyzolowanych z ryzosfery pszenicy jarej) poprawia parametry wzrostu korzeni roślin w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy w sposób zależny od genotypu i rodzaju konsorcjum. W większości przypadków mikroorganizmy wpłynęły słabiej na genotyp Sharki. Natomiast suplementacja konsorcjami ryzosferowymi genotypu Telimena wpłynęła znacząco na wydłużenie korzeni, zwiększenie średnicy, liczby korzeni, świeżą masę, objętość i pole powierzchni. Najsilniejszy wpływ konsorcjów w warunkach suszy stwierdzono w odniesieniu do średnicy korzenia i jego świeżej masy. Najbardziej efektywna indukcja wzrostu korzeni w warunkach suszy wydaje się być efektem suplementacji konsorcjum K1 i K3.

5.6.2.5. Wpływ suplementacji mikroorganizmami na kolonizację korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi

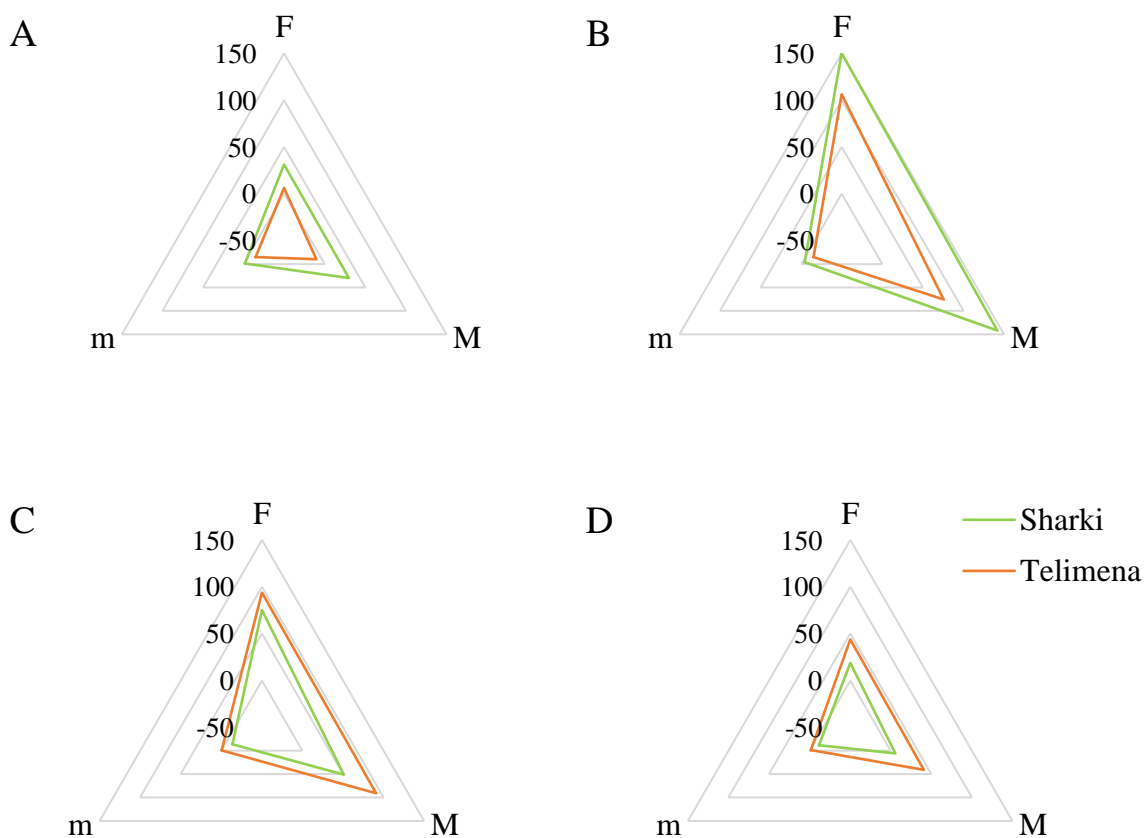
W Tabeli 58 przedstawiono stopień kolonizacji arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi (AMF) korzeni dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy glebowej (połowa dawki wody przez trzy tygodnie), podlewanych wodą bądź suplementowanych jednym z konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów glebowych (K1, K2, K3 lub K4).

Zastosowanie formatowania warunkowego komórek w tabeli wizualizuje zróżnicowanie wartości, uzyskanych dla poszczególnych parametrów. W warunkach optymalnego nawodnienia i suszy, dla genotypu Sharki i Telimena stwierdzono podwyższenie frekwencji struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym (F), intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego (M), ale stałą intensywność mikoryzowej kolonizacji fragmentów korzeni (m). Najlepsze wyniki osiągnięto po zastosowaniu konsorcjów K2 i K3.

Tabela 58. Wpływ konsorcjów K1, K2, K3 i K4 na kolonizację arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi korzeni dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia (K) i warunkach suszy (S), podlewanych wodą lub suplementowanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów K1, K2, K3, K4. F (%) - frekwencja struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym; M (%) - intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego; m (%) - intensywność mikoryzowej kolonizacji fragmentów korzeni. Genotyp zaznaczony czerwonym kolorem czcionki - genotyp wrażliwy, kolor zielony czcionki - genotyp tolerancyjny na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie. Wartości średnie w obrębie tego samego parametru i warunków wzrostu roślin, oznaczone taką samą literą, nie są zróżnicowane istotnie według testu HSD ($p < 0,05$).

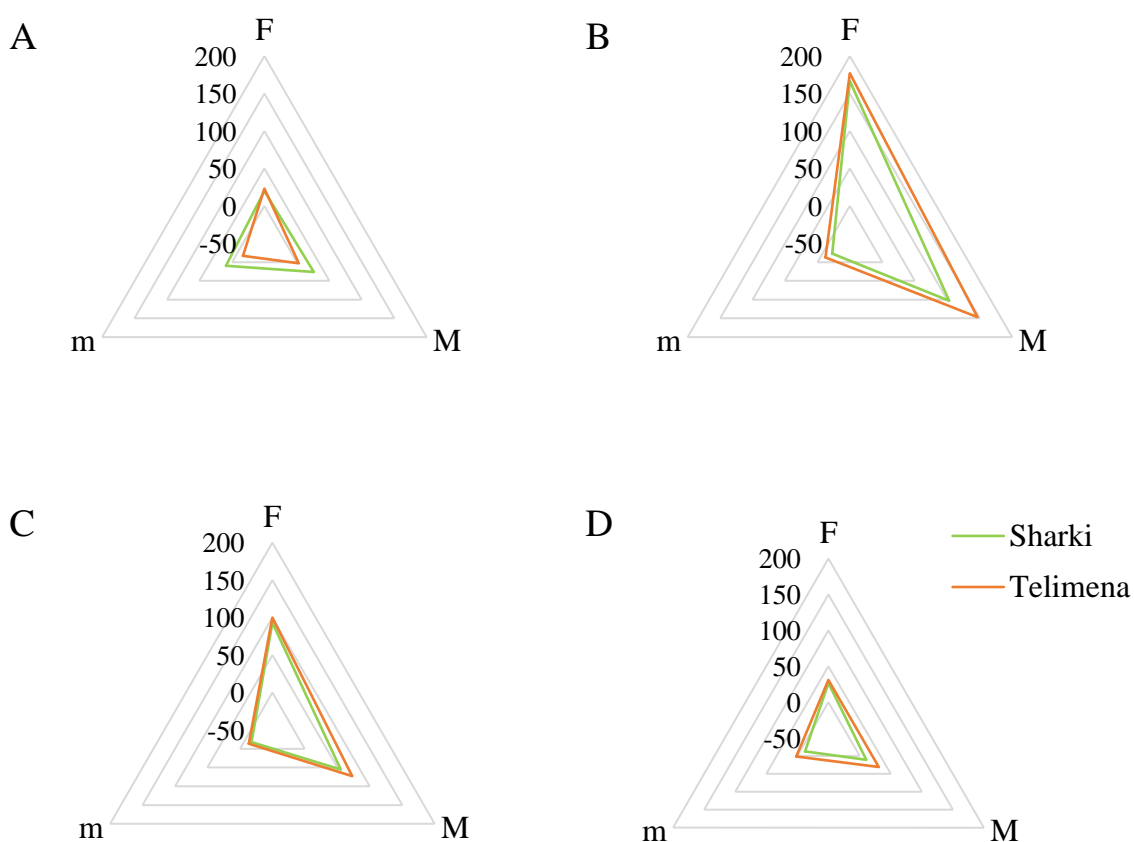
Genotyp	Traktowanie	F		M				m	
		K	S	K	S	K	S		
Sharki	Woda	17,78 d	16,67 d	1,41 b	1,68 ab	7,99 a	9,88 a		
	K1	23,33 cd	20,00 d	1,83 ab	2,12 ab	7,86 a	10,79 a		
	K2	44,44 a	44,44 a	3,41 a	3,41 a	7,65 a	7,63 a		
	K3	31,11 bc	32,22 b	2,13 ab	2,61 ab	6,89 a	8,12 a		
	K4	21,11 d	21,11 d	1,49 b	1,86 ab	7,07 a	8,67 a		
Telimena	Woda	17,78 de	14,44 e	1,64 ab	1,33 b	9,09 a	9,30 a		
	K1	18,89 de	17,78 de	1,47 ab	1,37 ab	7,75 a	7,72 a		
	K2	36,66 ab	40,00 a	2,88 ab	3,28 a	7,71 a	8,15 a		
	K3	34,44 a-c	28,89 bc	3,13 ab	2,30 ab	9,05 a	8,03 a		
	K4	25,56 cd	18,89 ed	2,31 ab	1,74 ab	8,95 a	9,47 a		

Na **Rysunku 18** przedstawiono względne zmiany kolonizacji arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi korzeni roślin, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W takim ujęciu stwierdzono, że suplementacja konsorcjami spowodowała zwiększenie F we wszystkich przypadkach, najsilniej w wyniku suplementacji K2 (150% dla Sharki i 106% dla Telimeny), a następnie K3 (75% dla Sharki i 94% dla Telimeny). Zastosowanie konsorcjów promowało wzrost M w zakresie 5% - 142% w przypadku genotypu Sharki i 41% - 91% w przypadku genotypu Telimena. Zastosowanie konsorcjów spowodowało obniżenie wartości m maksymalnie o około 15%.



Rysunek 18. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 18A), K2 (Rys. 18B) i K3 (Rys. 18C) i K4 (Rys. 18D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. F - frekwencja struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym; M - intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego; m - intensywność mikoryzowej kolonizacji fragmentów korzeni.

Na **Rysunku 19** przedstawiono względne zmiany kolonizacji arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi korzeni roślin, rosnących w warunkach suszy glebowej, podlewanych konsorcjami mikroorganizmów w odniesieniu do roślin podlewanych wodą. W tym ujęciu zaobserwowano, że suplementacja obu genotypów wpłynęła najsilniej na zwiększenie F około 170% dla konsorcjum K2 oraz około 100% dla konsorcjum K3. Podobny trend obserwowano dla parametru M, niemniej znacznie silniejszy efekt obserwowano dla genotypu Telimena niż Sharki (wzrost o 146% i 73% oraz o 102 i 55% przy suplementacji odpowiednio K2 i K3). Parametr m uległ obniżeniu o około 14-23% po zastosowaniu konsorcjów mikroorganizmów.



Rysunek 19. Względne zmiany wartości parametrów morfologicznych dwóch genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach suszy, podlewanych konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów ryzosferowych K1 (Rys. 19A), K2 (Rys. 19B) i K3 (Rys. 19C) i K4 (Rys. 19D). Wartości obliczono w odniesieniu do roślin podlewanych wodą, dla każdego typu warunków. F - frekwencja struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym; M - intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego; m - intensywność mikoryzowej kolonizacji fragmentów korzeni.

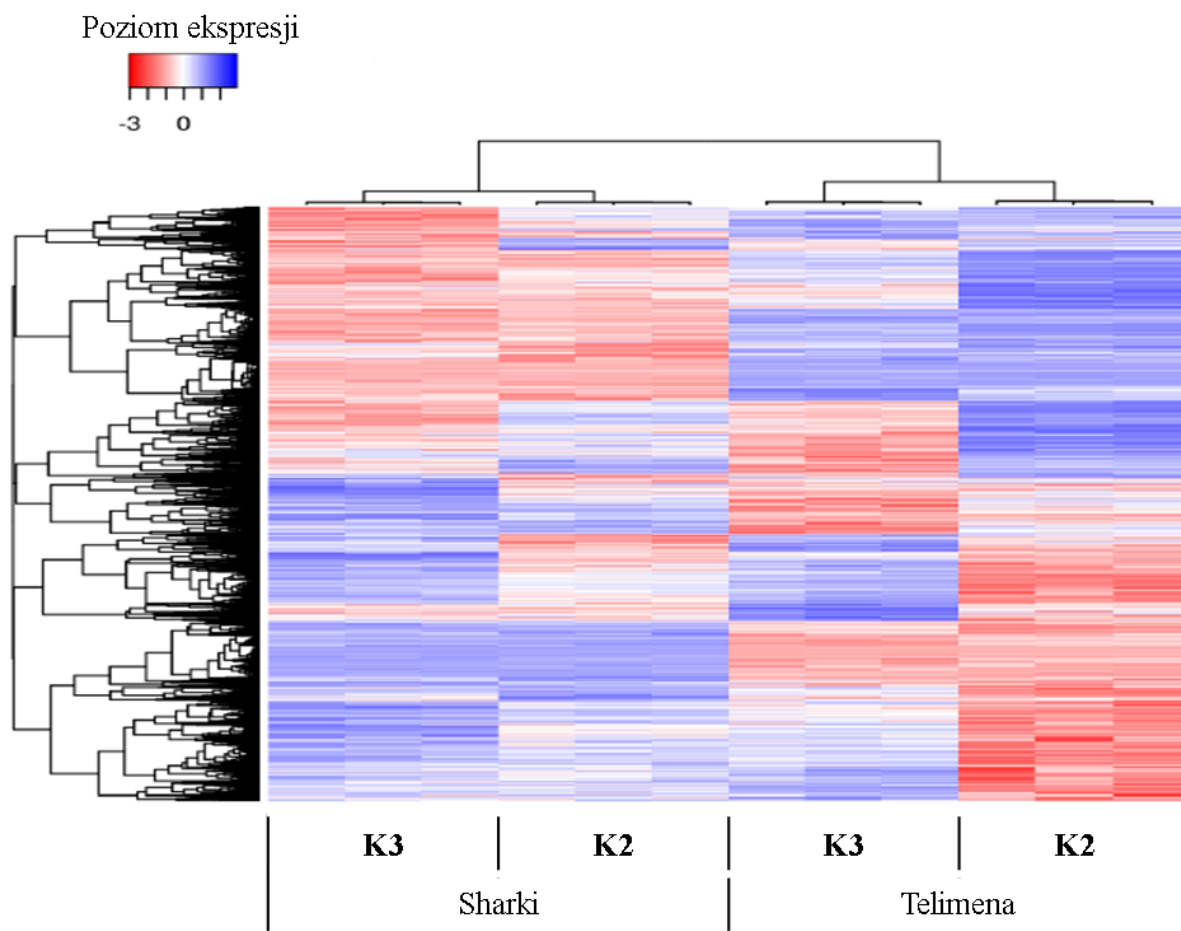
Wyniki wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów (wyizolowanych z ryzosfery pszenicy jarej) poprawiało kształtowanie mikoryzy w systemie korzeniowym w sposób zależny od rodzaju konsorcjum. W większości przypadków mikroorganizmy wpłynęły na podwyższenie frekwencji struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym, intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego, ale nie zmieniły intensywności mikoryzowej kolonizacji fragmentów korzeni, zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia jak i suszy, dla obu genotypów (Sharki i Telimena). Najsilniejszy efekt suplementacji na mikoryzę miało konsorcjum K2 a następnie K3.

5.7. Wpływ mikroorganizmów ryzosferowych na profil ekspresji genów korzeni pszenicy jarej

Celem eksperymentów było określenie: 1/ interakcji mikroorganizmów glebowych z roślinami pszenicy na poziomie transkryptomu korzeni roślin; 2/ wpływu suplementacji gleby konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów na ekspresję określonych genów i grup genów w korzeniach roślin.

Analiza RNA-seq pozwoliła na wytypowanie całkowitej liczby 58 175 genów dla dwóch genotypów pszenicy i dwóch suplementacji konsorcjami mikroorganizmów ryzosferowych. Długość wytypowanych sekwencji genów była w zakresie od 61 do 16672 pz. Wśród genów, 57 960 było genami kodującymi białka („*protein_coding*”). Ponadto, oznaczono sekwencje w liczbie 68 jako nie ulegające translacji CDS („*nontranslating_CDS*”), 8 pre_miRNA, 67 rRNA, 39 snoRNA, 3 snRNA, oraz 2 SRP_RNA.

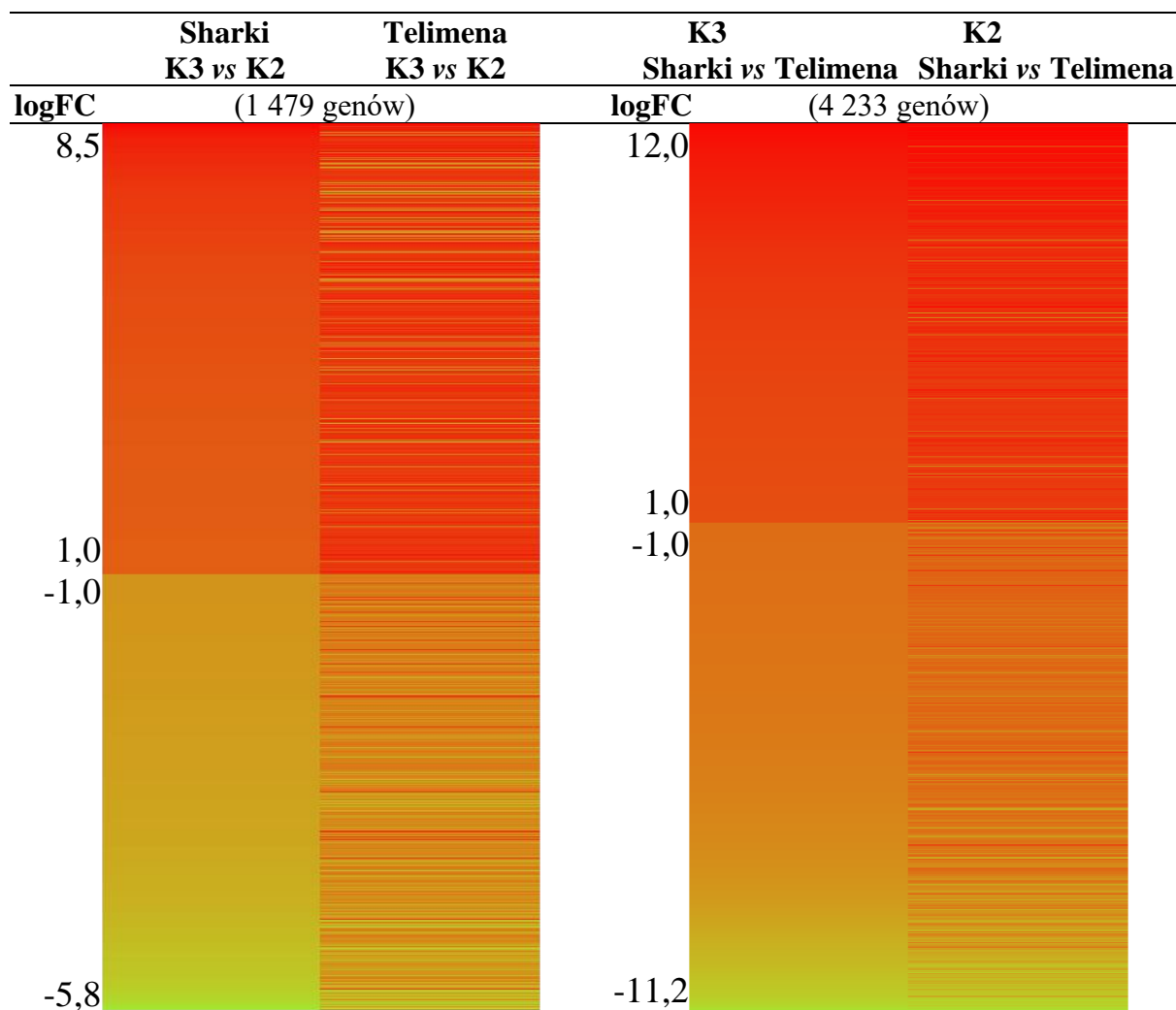
Na **Rysunku 20** przedstawiono ekspresję wybranych genów, które spełniają kryteria: skorygowana wartość $p < 0,05$ oraz logFC mniejszego od -1 i większego od 1. Kryteria te spełniało 3 964 DEG.



Rysunek 20. Różnice w ekspresji 3964 genów (wiersze) pomiędzy poszczególnymi powtórzeniami biologicznymi próbek (3 powtórzenia dla obiektu w odpowiednich kolumnach) korzeni pszenicy jarej genotypu Sharki i Telimena podlewanych konsorcjami organizmów ryzosferowych K2 i K3. Metaanaliza weryfikacyjna przeprowadzona przez Nucleomics Core, VIB. Parametry do selekcji DEG spełniały kryteria: a/ skorygowana wartość $p < 0,05$; b/ logFC mniejszy od -1 i większy od 1; c/ wartość ekspresji w co najmniej jednej próbce należy do 5% najniższej z 5% najwyższych wartości dla tej próbki; wartości numeryczne mniejsze niż $1E-200$ zostały zastąpione przez „0”, aby zachować zgodność z ograniczeniami programu Excel.

Na **Rysunku 21** przedstawiono wyniki selekcji genów o zróżnicowanej ekspresji (ang. *DEG – differentially expressed genes*) w analizie porównawczej i po filtrowaniu do wartości $p < 0,001$ oraz logFC mniejszego od -1 i większego od 1. Filtrowanie wstępne w obrębie genotypów zgodne z założonymi kryteriami pozwoliło na uzyskanie łącznie 2 920 DEG dla genotypu Sharki (Sharki: K3 vs K2). Znacznie wyższą liczbę genów stwierdzono w przypadku genotypu Telimena, gdzie po filtrowaniu uzyskano 6 762 DEG (Telimena: K3 vs K2). Następnie do analizy DEG przeprowadzono filtrowanie właściwe, zgodnie z kryteriami logFC i wartości p równocześnie dla obu porównań, otrzymując łącznie 1 479 DEG (**Rysunek 21**).

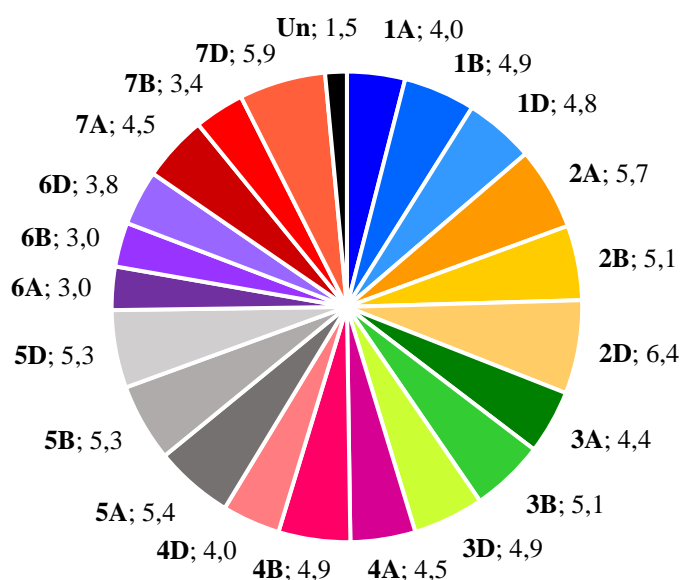
Dla wszystkich genów o zróżnicowanej ekspresji, wykonano również selekcję DEG dla konsorcjów mikroorganizmów, zgodnie z kryterium dla którego wartość $p < 0,001$ oraz $\log_{2}FC$ było mniejsze od -1 i większe od 1. W takim układzie filtrowania wstępnego uzyskano 6677 genów w przypadku konsorcjum K3 (K3: Sharki vs Telimena) oraz 8065 genów w przypadku K2 (K2: Sharki vs Telimena). Filtrowanie właściwe DEG zgodne z założeniem wartości p i $\log_{2}FC$ dla obu porównań, pozwoliło na selekcję 4233 DEG.



Rysunek 21. Geny o zróżnicowanej ekspresji (DEG) dla wpływu suplementacji dwóch genotypów Sharki i Telimena dwoma typami konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych K2 i K3. W porównaniu każdorazowo genotyp Telimena lub konsorcjum K2 stanowi odniesienie. Wyniki przedstawiono jako mapę ciepłą, w której wiersze stanowią komórki z formatowaniem warunkowym; kolor czerwony wartości najwyższe, kolor zielony wartości najniższe.

Na **Rysunku 22** przedstawiono wyniki lokalizacji DEG na poszczególnych chromosomach pszenicy w układzie dla 1 479 genów o zróżnicowanej ekspresji dla dwóch genotypów (pod wpływem zastosowania konsorcjów mikroorganizmów glebowych).

Procentowe rozmieszczenie DEG na poszczególnych chromosomach było stosunkowo równomierne, niemniej najwyższa liczba DEG została przypisana do chromosomu 7D i stanowiła ona 5,9% wszystkich genów. Najniższą procentowo liczbę DEG ok. 3% odnotowano dla chromosomu 6A, B, D. Spośród wszystkich DEG, około 1,5% nie zostało przypisane do żadnego z chromosomów.

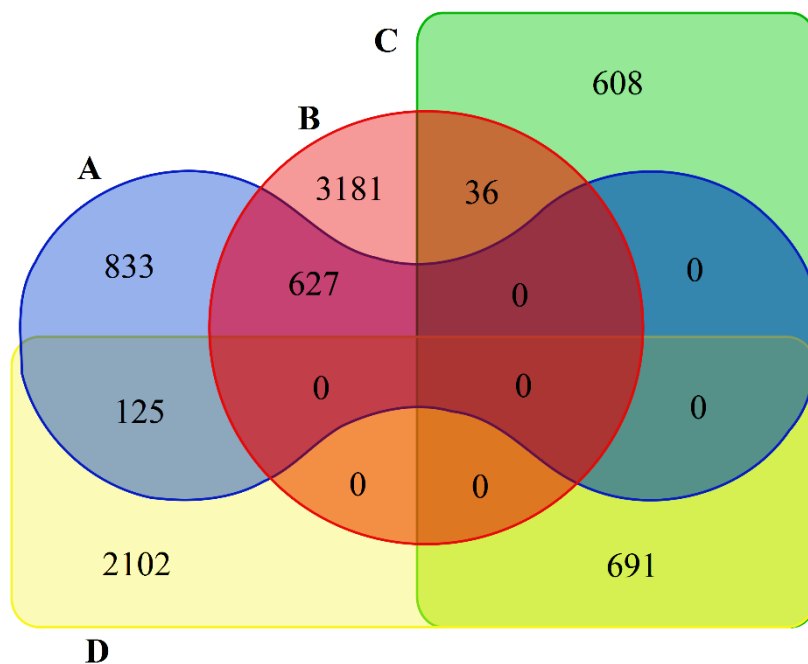


Rysunek 22. Procentowe rozmieszczenie 1 479 genów na poszczególnych chromosomach pszenicy jarej dla dwóch genotypów Sharki i Telimena (suplementowanych dwoma typami konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych K2 i K3). Pogrubioną czcionką zaznaczono poszczególne chromosomy, czcionką niepogrubioną procenty rozmieszczenia. Un – chromosom niezidentyfikowany.

Na **Rysunku 23** przedstawiono wzajemne zależności (podzbiory) dla 2 920 DEG przy wykonanym filtrowaniu wstępnym dla wpływu różnych konsorcjów na genotyp Sharki (Sharki: K3 vs K2) oraz 6 762 dla genotypu Telimena (Telimena: K3 vs K2). W przypadku genotypu Sharki, ekspresja 1585 (833 + 627 + 125) genów uległa podwyższeniu, natomiast ekspresja 1335 (608 + 36 + 691) genów obniżyła się, gdy zastosowano konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. Dla genotypu Telimena ekspresja odpowiednio wzrosła dla 3 844 (3 181 + 627 + 36) genów i zmniejszyła się dla 2 918 (2 102 + 691 + 125), gdy zastosowano konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. Dla obu genotypów łącznie wytypowano 1 479 DEG (125 + 627 + 36 + 691), których ekspresja zmieniała się u obu genotypów pod wpływem zastosowanego konsorcjum mikrobiologicznego, dlatego też do dalszej analizy wybrano wyłącznie te geny.

Spośród 1 479 DEG, ekspresja 627 (42,4%) genów wzrosła jednocześnie dla obu genotypów pszenicy, natomiast 691 (46,7%) zmniejszyła się po zastosowaniu konsorcjum K3

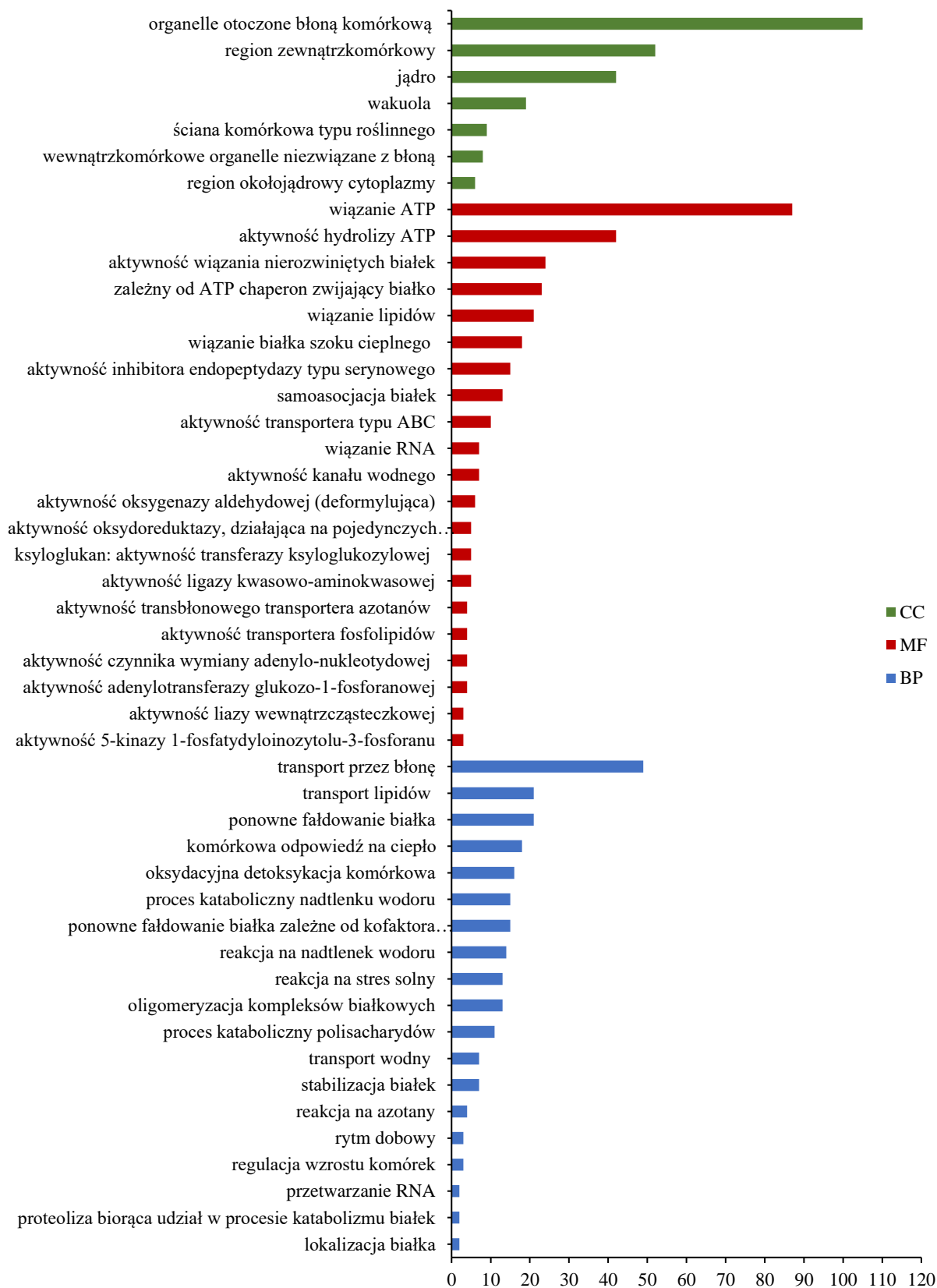
w miejsce konsorcjum K2. Ponadto, stwierdzono, że ekspresja, 161 (36 + 125) genów była zależna od genotypu, w tym ekspresja 36 genów (2,4%) zwiększyła się dla genotypu Telimena i zmniejszyła się dla Sharki, podczas gdy 125 (8,5%) genów charakteryzował trend odwrotny, ich ekspresja wzrosła w korzeniach Sharki i obniżyła się w korzeniach Telimeny (**Rysunek 23**).



Rysunek 23. Liczba genów o zróżnicowanej ekspresji (DEG) ulegających zmianie pod wpływem suplementacji konsorcjami mikrobiologicznymi K2 oraz K3. A – geny o zwiększonej ekspresji dla genotypu Sharki; B – geny o zwiększonej ekspresji dla genotypu Telimena; C – geny o zmniejszonej ekspresji dla genotypu Sharki; D – geny o zmniejszonej ekspresji dla genotypu Telimena. Każdorazowo zwiększenie lub zmniejszenie poziomu ekspresji genu jest porównaniem konsorcjum K3 względem konsorcjum K2.

Na **Rysunku 24** przedstawiono grupy ontologii dla 627 genów o zwiększonej ekspresji jednocześnie u obu genotypów pszenicy, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. Grupy określono w kategoriach: procesy biologiczne (BP), funkcja molekularna (MF), oraz komponenty komórkowe (CC). W BP geny przypisane zostały do podgrup: transport przez błonę (GO:0055085, 49 genów); transport lipidów (GO:0006869, 21 genów); ponowne fałdowanie białka (GO:0042026, 21 genów); komórkowa odpowiedź na ciepło (GO:0034605, 18 genów); oksydacyjna detoksykacja komórkowa (GO:0098869, 16 genów); proces kataboliczny nadtlenu wodoru (GO:0042744, 15 genów); ponowne fałdowanie białka zależne od kofaktora opiekuńczego (GO:0051085, 15 genów); reakcja na nadtlenek wodoru (GO:0042542, 14 genów); reakcja na stres solny (GO:0009651, 13 genów); oligomeryzacja

kompleksów białkowych (GO:0051259, 13 genów); proces kataboliczny polisacharydów (GO:0000272, 11 genów) i inne. Kategoria MF była reprezentowana najliczniej przez geny związane z: wiązaniem ATP (GO:0005524, 87 genów); aktywnością hydrolizy ATP (GO:0016887, 42 geny); aktywnością wiązania nierozwiniętych białek (GO:0051082, 24 geny); zależnym od ATP białkiem opiekuńczym zwijającym białko (GO:0140662, 23 geny); wiązaniem lipidów (GO:0008289, 21 genów); wiązaniem białka szoku cieplnego (GO:0031072, 18 genów); aktywnością inhibitora endopeptydazy typu serynowego (GO:0004867, 15 genów); samoasocjacją białek (GO:0043621, 13 genów); W grupie CC, najwięcej DEG było związanych z: organellami otoczonymi błoną komórkową (GO:0043231, 105 genów); regionem zewnątrzkomórkowym (GO:0005576, 52 geny); jądrem (GO:0005634, 42 geny) i wakuolą (GO:0005773, 19 genów).



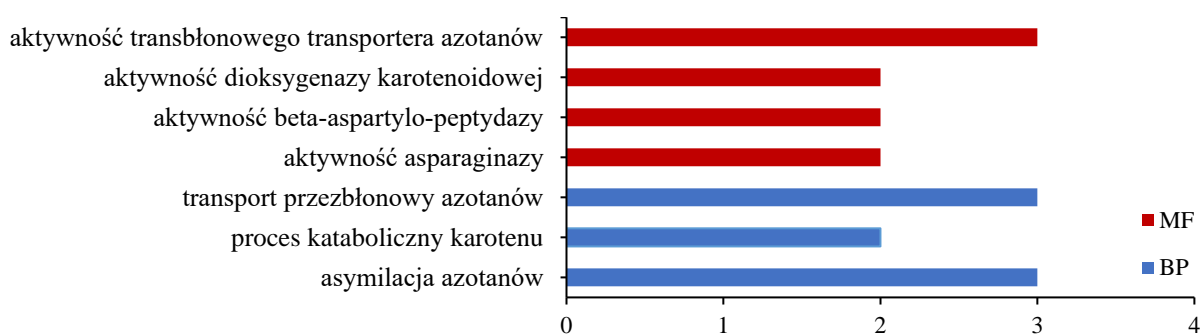
Rysunek 24. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 627 genów o zwiększonej ekspresji u dwóch genotypów pszenicy, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

Na **Rysunku 25** przedstawiono grupy ontologii dla 691 genów o zmniejszonej ekspresji jednocześnie u obu genotypów pszenicy, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. Geny przypisano w kategorii BP do: metabolizmu białek (GO:0019538, 34 geny); biosyntezy makrocząsteczek (GO:0009059, 21 genów); metabolizmu kwasu nukleinowego (GO:0090304, 14 genów); procesu rytmicznego (GO:0048511, 10 genów). W kategorii MF, DEG przypisano funkcje: wiązanie nukleotydów purynowych (GO:0017076, 42 geny); aktywność transferazy ubikwitynowo-białkowej (GO:0004842, 21 genów) i aktywność transbłonowego transportera azotanów (GO:0015112, 6 genów).



Rysunek 25. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 691 genów, o zmniejszonej ekspresji u dwóch genotypów pszenicy, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

Na **Rysunku 26** przedstawiono grupy ontologii dla 36 genów o zwiększonej ekspresji dla genotypu Telimena i zmniejszonej ekspresji dla genotypu Sharki, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. W grupie BP zaklasyfikowano 8 genów, które odpowiadały procesom: asymilacji azotanów (GO:0042128, 3 geny), transportowi azotanów przez błonę (GO:0015706, 3 geny) oraz procesowi katabolicznemu karotenu (GO:0016121, 2 geny). Do grupy MF zaliczono geny pełniące takie funkcje jak: aktywność transbłonowego transportera azotanów (GO:0015112, 3 geny); aktywność dioksygenazy karotenoidowej (GO:0010436; 2 geny); aktywność beta-aspartylo-peptydazy (GO:0008798; 2 geny) oraz aktywność asparaginazy (GO:0004067, 2 geny).



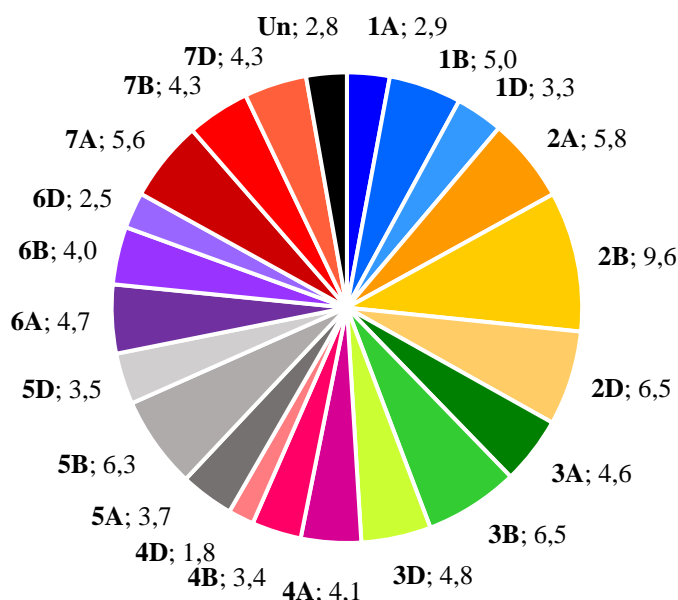
Rysunek 26. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 36 genów, o zwiększonej ekspresji dla genotypu Telimena i zmniejszonej ekspresji dla genotypu Sharki, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

Na **Rysunku 27** przedstawiono grupy ontologii dla 125 genów o zwiększonej ekspresji dla genotypu Sharki i zmniejszonej ekspresji dla genotypu Telimena, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. Dla tych genów przypisano grupy ontologii PB: aklimacja w chłodzie (GO:0009631, 12 genów); odpowiedź na kwas abscysynowy (GO:0009737, 10 genów), reakcja na brak wody (GO:0009414, 9 genów); proces metaboliczny związku azotu (GO:0006807, 8 genów); i inne. W kategorii MF przypisano geny do dwóch podgrup: samoasocjacja białek (GO:0043621, 4 geny) i wiązanie kwasów nukleinowych (GO:0003676, 2 geny). W grupie CC, najliczniej występowały geny przypisane do lokalizacji: organelle otoczone błoną komórkową (GO:0043231, 8 genów) i cytoplazma (GO:0005737, 8 genów).



Rysunek 27. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 125 genów, o zwiększonej ekspresji dla genotypu Sharki i zmniejszonej ekspresji dla genotypu Telimena, po zastosowaniu konsorcjum K3 zamiast konsorcjum K2. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

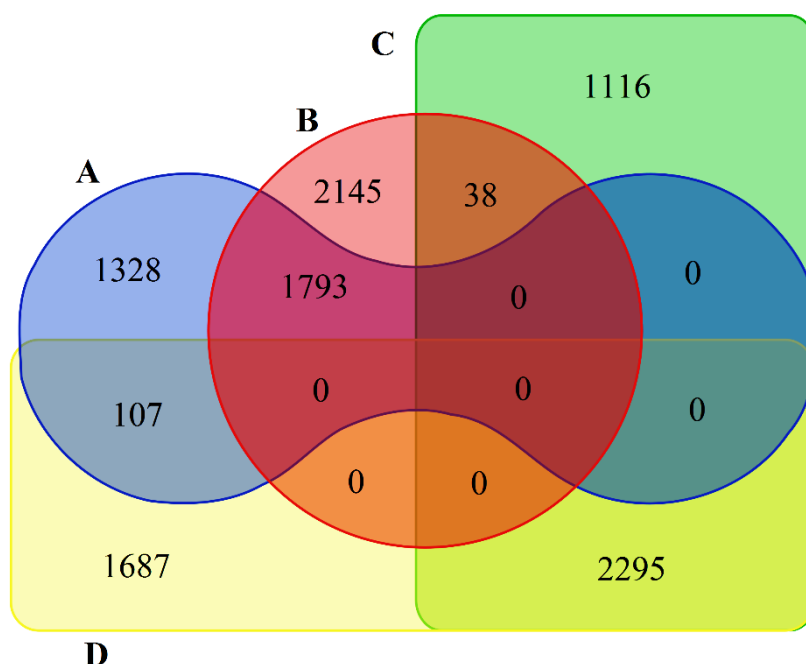
Na **Rysunku 28** przedstawiono lokalizację 4 233 DEG na poszczególnych chromosomach pszenicy w układzie zmienionej ekspresji u genotypu Sharki względem Telimena po zastosowaniu konsorcjów mikroorganizmów K2 lub K3. Najwięcej, bo 9,6% DEG było zlokalizowanych na chromosomie 2B. Najmniej tj. 1,8% DEG odnotowano dla chromosomu 4D. Procent DEG nie przypisanych do żadnego chromosomu wynosił 2,8.



Rysunek 28. Procentowe rozmieszczenie 4 233 genów na poszczególnych chromosomach pszenicy jarej dla wpływu dwóch konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych K2 i (którymi suplementowano genotypy Sharki i Telimena). Pogrubiona czcionką zaznaczono poszczególne chromosomy, czcionką niepogrubioną procenty rozmieszczenia. Un – chromosom niezidentyfikowany.

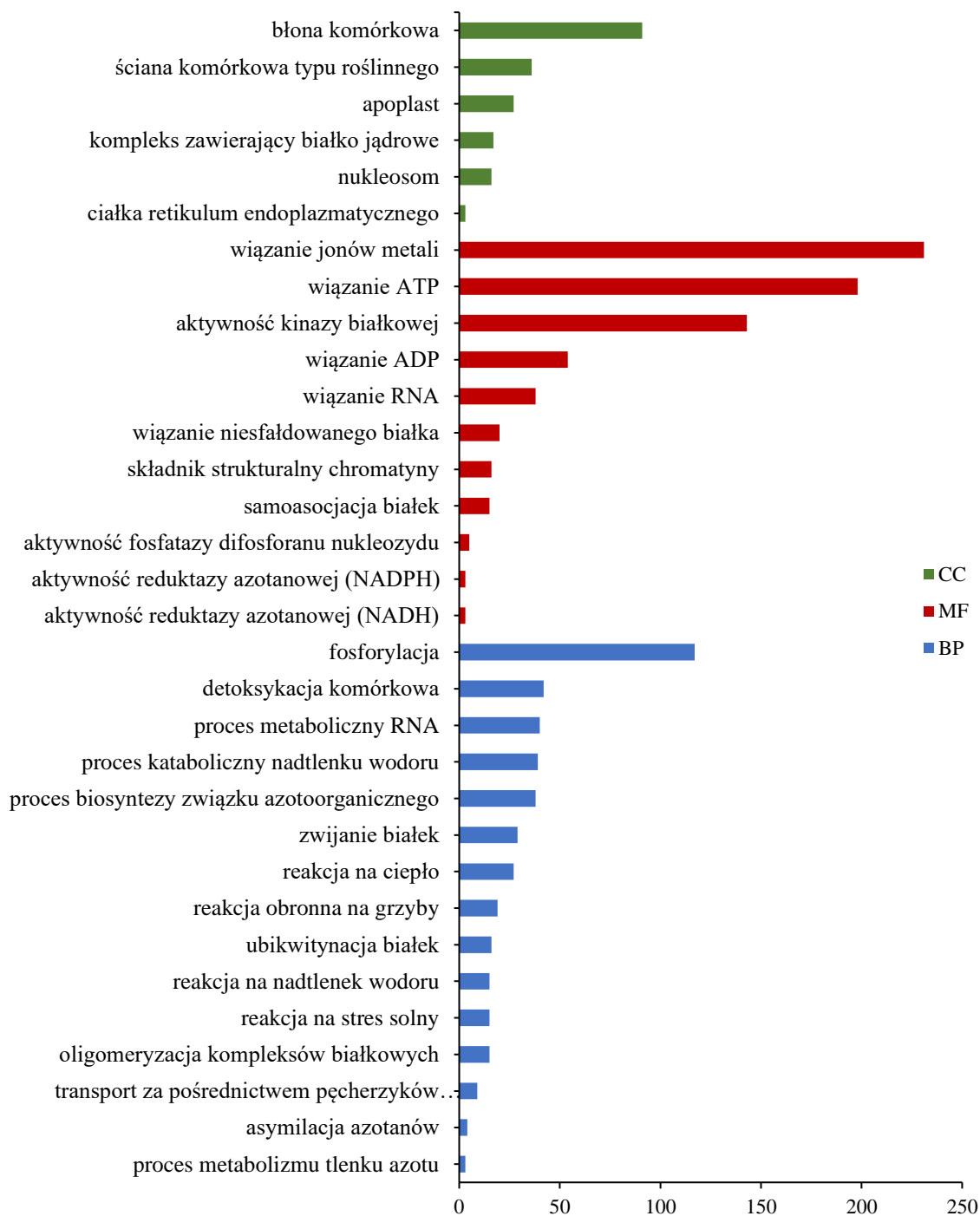
Na **Rysunku 29** przedstawiono wzajemne zależności (podzbiory) dla 8 065 DEG dla wpływu konsorcjum K2 (K2: Sharki vs Telimena) oraz 6 677 DEG dla konsorcjum K3 (K3: Sharki vs Telimena). W przypadku zastosowania konsorcjum K2, ekspresja 3 976 DEG (2 145 + 1 793 + 38) uległa podwyższeniu, natomiast 4 089 DEG (2 295 + 1 687 + 107) obniżyła się dla genotypu Sharki porównując do genotypu Telimena. W przypadku konsorcjum K3 ekspresja odpowiednio wzrosła dla 3 228 DEG (1 328 + 1 793 + 107) i zmniejszyła się dla 3 449 DEG (2 295 + 1 116 + 38) dla genotypu Sharki względem Telimeny. Dla obu genotypów łącznie wytypowano 4 233 DEG (2 295 + 1 793 + 107 + 38), których ekspresja zmieniała się dla Sharki względem Telimeny przy zastosowaniu konsorcjum mikrobiologicznego K2 lub K3, dlatego też do dalszej analizy brano pod uwagę wyłącznie te geny.

Spośród 4 233 DEG, 1 793 DEG (42,4%) wykazało zwiększoną ekspresję dla genotypu Sharki *versus* Telimena po suplementacji konsorcjami K2 i K3. Ekspresja 38 DEG (0,9%) zwiększyła się po zastosowaniu K2 i zmniejszyła po zastosowaniu K3 dla genotypu Sharki względem Telimeny. Ekspresja 2 295 DEG (54,2%) była zmniejszona u Sharki względem Telimeny pod wpływem suplementacji konsorcjami K2 i K3. Natomiast ekspresja 107 (2,5%) genów zmniejszyła się przy zastosowaniu K2, natomiast zwiększyła pod wpływem K3.



Rysunek 29 Liczba genów o zróżnicowanej ekspresji (DEG) ulegających zmianie pod wpływem suplementacji konsorcjami mikrobiologicznymi K2 oraz K3. A – geny o zwiększonej ekspresji pod wpływem konsorcjum K3; B – geny o zwiększonej ekspresji pod wpływem konsorcjum K2; C – geny o zmniejszonej ekspresji pod wpływem konsorcjum K3; D – geny o zmniejszonej ekspresji pod wpływem konsorcjum K2. Każdorazowo zwiększenie lub zmniejszenie poziomu ekspresji genu jest porównaniem genotypu Sharki względem genotypu Telimena.

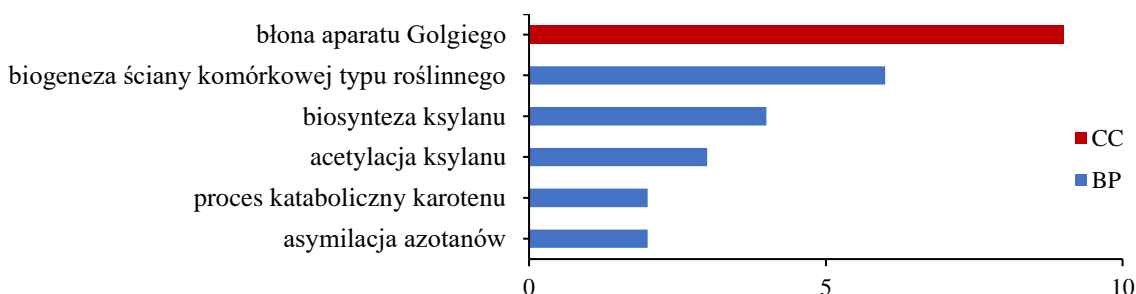
Na **Rysunku 30** przedstawiono grupy ontologii dla 1 793 genów o zwiększonym poziomie ekspresji dla genotypu Sharki w porównaniu do Telimeny pod wpływem suplementacji konsorcjami mikroorganizmów ryzosferowych. Analiza ontologii genów umożliwiła przypisanie DEG do trzech kategorii. W kategorii BP najliczniej występowały geny związane z: procesem fosforylacji (GO:0016310, 117 genów); detoksykacją komórkową (GO:0098869, 42 geny); procesem metabolicznym RNA (GO:0016070, 40 genów); procesem katabolicznym nadtlenu wodoru (GO:0042744, 39 genów); procesem biosyntezy związku azoto-organicznego (GO:1901566, 38 genów); zwijaniem białek (GO:0006457, 29 genów); reakcją na ciepło (GO:0009408, 27 genów); reakcją obronną na grzyby (GO:0050832, 19 genów); ubikwitynacją białek (GO:0016567, 16 genów); reakcją na nadtlenek wodoru (GO:0042542, 15 genów); reakcją na stres solny (GO:0009651, 15 genów), oligomeryzacją kompleksów białkowych (GO:0051259, 15 genów). W kategorii MF wyróżniono funkcje: wiązanie jonów metali (GO:0046872, 231 genów); wiązanie ATP (GO:0005524, 198 genów); aktywność kinazy białkowej (GO:0004672, 143 geny); wiązanie ADP (GO:0043531, 54 geny); wiązanie RNA (GO:0003723, 38 genów); wiązanie niesfałdowanego białka (GO:0051082, 20 genów); składnik strukturalny chromatyny (GO:0030527, 16 genów); samoasocjacja białek (GO:0043621, 15 genów); i inne. W kategorii CC najważniejszymi lokalizacjami były: błona komórkowa (GO:0005886, 91 genów); ściana komórkowa typu roślinnego (GO:0009505, 36 genów); apoplast (GO:0048046, 27 genów); kompleks zawierający białko jądrowe (GO:0140513, 17 genów) oraz nukleosom (GO:0000786, 16 genów).



Rysunek 30. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 1 793 genów, o zwiększonej u genotypu Sharki w porównaniu do Telimeny pod wpływem suplementacji konsorcjami mikroorganizmów ryzosferowych. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

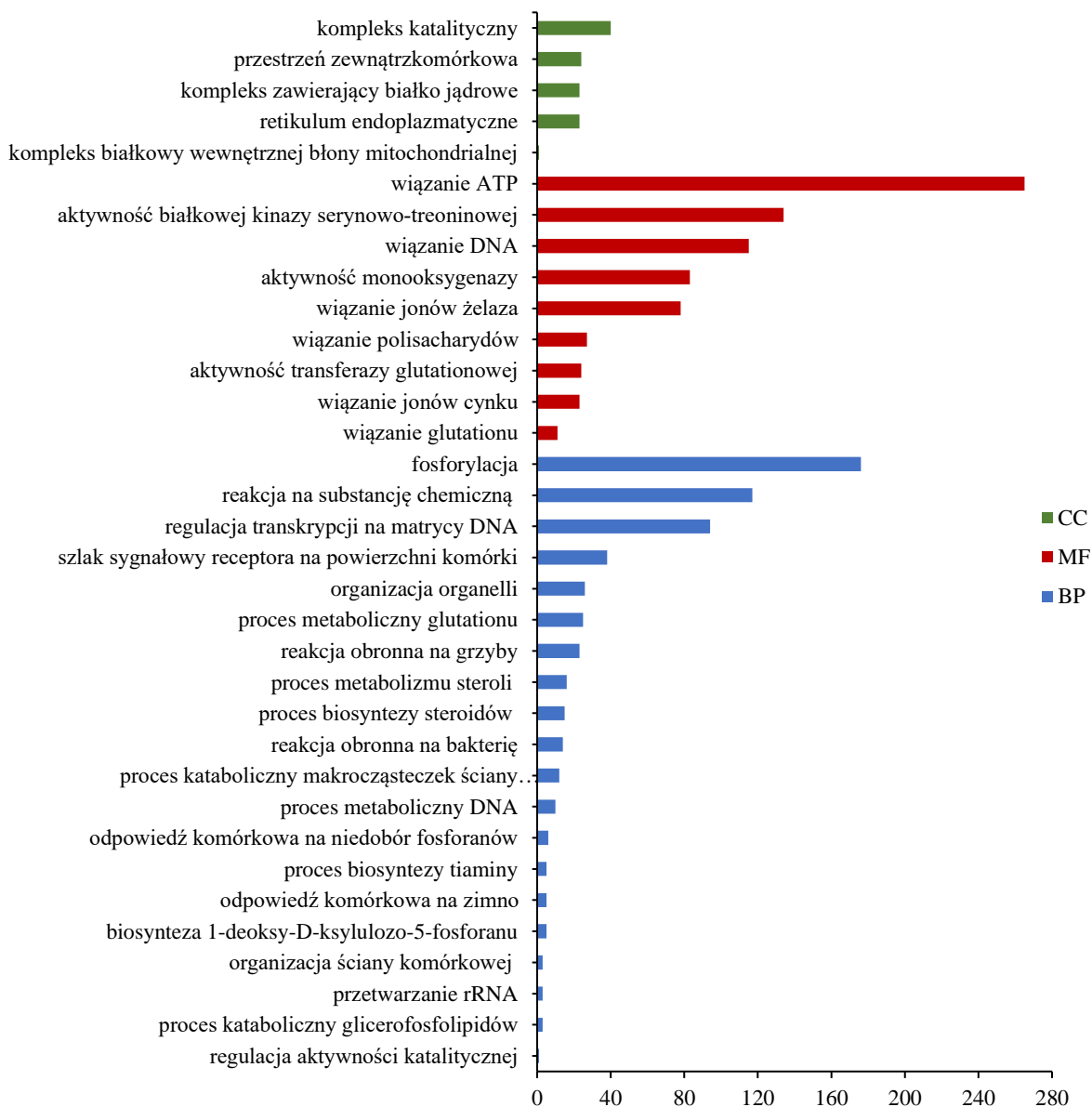
Na **Rysunku 31** przedstawiono grupy ontologii 38 genów o zwiększonej ekspresji po zastosowaniu konsorcjum K2 oraz zmniejszonej ekspresji po zastosowaniu konsorcjum K3 dla genotypu Sharki względem Telimeny. Wytypowano geny przynależące do dwóch grup ontologii. W grupie BP wyszczególniono geny odpowiedzialne za: biogenezę ściany

komórkowej typu roślinnego (GO:0009834, 6 genów); biosyntezę ksylanu (GO:0045492, 4 geny); acetylację ksylanu (GO:1990937, 3 geny); oraz proces kataboliczny karotenu i asymilacji azotanów (odpowiednio GO:0016121 oraz GO:0042128, po 2 geny). W kategorii CC wytypowano geny związane z lokalizacją błony aparatu Golgiego (GO:0000139, 9 genów).



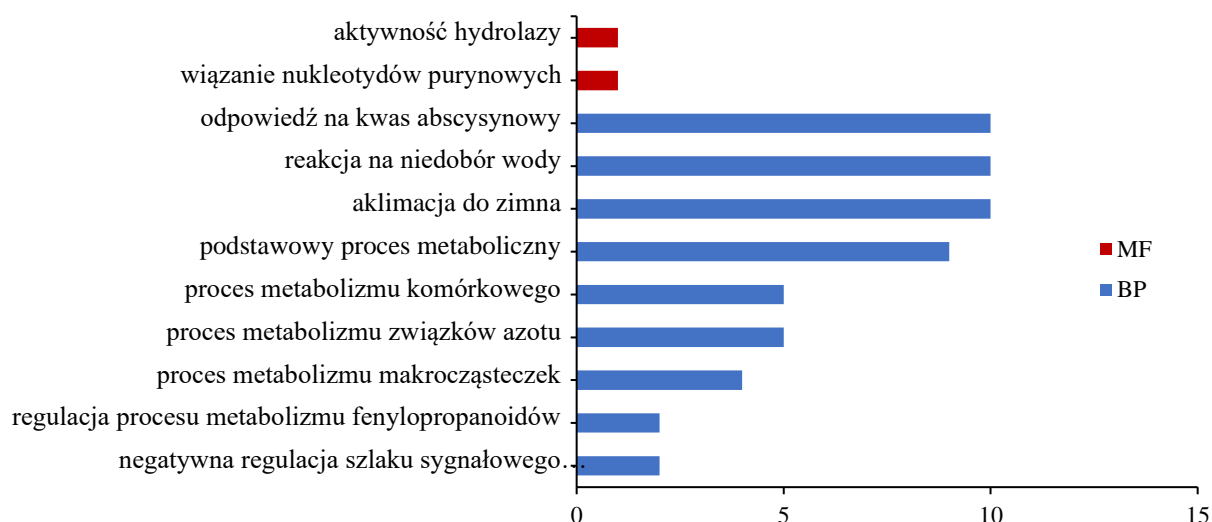
Rysunek 31. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 38 genów o zwiększonej ekspresji po suplementacji konsorcjum K2 oraz zmniejszonej ekspresji po suplementacji K3 u genotypu Sharki względem Teliminy. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

Na **Rysunku 32** przedstawiono grupy ontologii dla 2 295 DEG, których ekspresja była niższa dla genotypu Sharki względem genotypu Telimena po suplementacji konsorcjami mikroorganizmów. W kategorii BP najwięcej genów przypisano do procesów związanych z: fosforylacją (GO:0016310, 176 genów); reakcją na substancję chemiczną (GO:0042221, 117 genów); regulacją transkrypcji na matrycy DNA (GO:0006355, 94 geny); szlakiem sygnałowym receptora na powierzchni komórki (GO:0007166, 38 genów); organizacją organelli (GO:0006996, 26 genów); procesem metabolicznym glutationu (GO:0006749, 25 genów); reakcją obronną na grzyby (GO:0050832, 23 geny) i inne. W grupie MF najliczniejsze geny przypisano do funkcji: wiązanie ATP (GO:0005524, 265 genów); aktywność białkowej kinazy serynowo-treoninowej (GO:0004674, 134 geny); wiązanie DNA (GO:0003677, 115 genów); aktywność monooksygenazy (GO:0004497, 83 geny); wiązanie jonów żelaza (GO:0005506, 78 genów). W grupie CC najliczniejsze geny przypisano do komponentów komórkowych związanych z: kompleksem katalitycznym (GO:1902494, 40 genów); przestrzenią zewnątrzkomórkową (GO:0005615, 24 geny), kompleksem zawierającym białko jądrowe (GO:0140513, 23 geny); retikulum endoplazmatycznym (GO:0005783, 23 geny).



Rysunek 32. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 2 295 genów o zmniejszonej ekspresji po suplementacji konsorcjami mikroorganizmów glebowych u genotypu Sharki względem Telimeny. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

Na **Rysunku 33** przedstawiono grupy ontologii dla 107 genów o zmniejszonej ekspresji po zastosowaniu konsorcjum K2 i zwiększonej ekspresji po zastosowaniu konsorcjum K3 u genotypu Sharki w porównaniu z genotypem Telimena. W kategorii BP przypisano geny do grup: odpowiedź na kwas abscysynowy (GO:0009737, 10 genów); reakcja na niedobór wody (GO:0009414, 10 genów); aklimacja do zimna (GO:0009631, 10 genów); podstawowy proces metaboliczny (GO:0044238, 9 genów) i inne. W grupie MF wytypowano geny pełniące takie funkcje, jak: aktywność hydrolazy (GO:0016787, 1 gen) i wiązanie nukleotydów purynowych (GO:0017076, 1 gen).



Rysunek 33. Grupy Ontologii Genów (GO) dla 107 genów o zmniejszonej ekspresji po suplementacji K2 i zwiększonej po suplementacji K3 u genotypu Sharki względem Telimeny. BP - procesy biologiczne, MF - funkcja molekularna, oraz CC - komponenty komórkowe.

Wyniki wskazują, że suplementacja mikroorganizmami glebowymi roślin pszenicy zmieniała profil transkryptomu korzeni roślin zarówno w kontekście zależności genotypowych (wrażliwości genotypu na suszę glebową) jak i rodzaju mikroorganizmów (pochodzących z ryzosfery różnych genotypów pszenicy, zaaklimatyzowanych do suszy). Specyficzna ekspresja genów może modyfikować wybrane elementy metabolizmu i funkcjonowania korzeni w interakcji roślin z pożytecznymi mikroorganizmami w warunkach suszy, w tym odpowiedzi systemu antyoksydacyjnego i różnych mechanizmów detoksykacji komórki, gospodarki hormonalnej, wiązania i transportu jonów, modyfikacji struktury ściany komórkowej i kwasów nukleinowych i wielu innych.

5.8. Ekspresja wybranych genów liści pszenicy jarej w warunkach stresu suszy glebowej

Celem eksperymentów było określenie: 1/ różnic w ekspresji wybranych genów markerowych roślin, rosnących wczesną wiosną w warunkach suszy i niskiej temperaturze powietrza oraz późną wiosną w warunkach suszy i wysokiej temperaturze powietrza; 2/ mechanizmów odpowiedzialnych za wrażliwość genotypów na stres suszy, na poziomie genów markerowych względem stresu suszy, stresu oksydacyjnego; funkcjonowania PSII, syntezy skrobi (jako produkt zapasowy relokowanych asymilatów z procesu fotosyntezy); 3/ współczynnika korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI z genami markerowymi.

W **Tabeli 59** przedstawiono wyniki ekspresji wybranych genów jako relatywny wynik porównania **warunków suszy** (połowa dawki optymalnej wody) do warunków **optymalnego**

nawodnienia dla pięciu genotypów pszenicy jarej (trzy genotypy wrażliwe Goplana, Telimena, Scirocco, oraz dwa genotypy tolerancyjne SMJ 2115, Struna). Pierwszą grupę stanowiły geny, które zgodnie z danymi literaturowymi (np. Christov i in., 2007; Ergen i Budak, 2009) można określić jako markery suszy: *DHN14* (*cold-shock protein CS120-like*; *Gene ID: 100037562*); oraz gen kodujący białko rodziny czynników transkrypcyjnych MYB (*transcription factor MYB30-like*; *Gene ID: 123137517*). Drugą grupę genów stanowiły znane markery stresu oksydacyjnego (Sallam i in., 2019): *DHAR* (*glutathione S-transferase DHAR1, cytosolic*; *Gene ID: 543069*); *tAPX* (*thylakoidal ascorbate peroxidase*; *Gene ID: 844085*); *CAT1* (*catalase-1-like*; *Gene ID: 543190*), *SOD* (*manganese superoxide dismutase*; *Gene ID: 542833*), *SOD1* (*superoxide dismutase [Cu-Zn] 4A-like*; *Gene ID: 123187593*). Trzecią grupę stanowiły geny określające funkcjonowanie PSII: *CBP3* (*chlorophyll a-b binding protein 3*; *Gene ID: 100415833*); *CBP5* (*photosystem I chlorophyll a/b-binding protein 5, chloroplastic-like*; *Gene ID: 123084228*), *D1* (*photosystem II protein D1-like*; *Gene ID: 123086034*), *D2* (*photosystem II D2 protein-like*; *Gene ID: 123101630*), *WCAB* (*chlorophyll a-b binding protein of LHCII type 1*; *Gene ID: 543256*); czwartą grupę stanowił marker syntezy skrobi *SSIII* (*starch synthase 3, chloroplastic/amyloplastic-like*; *Gene ID: 123054641*).

W **Tabeli 59A** przedstawiono wyniki analizy ekspresji genów roślin, rosnących w warunkach stresu suszy glebowej oraz niskiej temperaturze. Większość genów zależna była od wrażliwości genotypów na suszę. Względna ekspresja markerów stresu suszy przyjmowała wyższe wartości *DHN14* i niższe wartości *MYB* dla genotypów wrażliwych porównując wartości ekspresji tych genów dla genotypów tolerancyjnych na stres suszy. Ekspresja wszystkich markerów stresu oksydacyjnego i funkcjonowania PSII była wyższa dla grupy genotypów wrażliwych. Natomiast dla markera syntezy skrobi nie stwierdzono żadnego trendu zmian.

W **Tabeli 59B** przedstawiono wyniki analizy ekspresji genów roślin, rosnących w warunkach stresu suszy glebowej oraz wysokiej temperaturze. Generalnie stwierdzono mniejszą specyficzność markerów stresu suszy w tych warunkach (brak trendu zmian). Ponadto, dla wszystkich markerów stresu oksydacyjnego i funkcjonowania PSII stwierdzono odwrotną tendencję w porównaniu do warunków suszy w niskiej temperaturze powietrza. Wyższe wartości ekspresji obserwowano dla genotypów bardziej tolerancyjnych na stres suszy. Podobnie jak w warunkach suszy i niskiej temperaturze powietrza również susza i wysoka temperatura nie powodowała specyfiki ekspresji markera syntezy skrobi.

Tabela 59. Względne wartości ekspresji genów pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy. W układzie doświadczalnym zastosowano (A) warunki suszy glebowej oraz niskiej temperatury powietrza oraz (B) warunki suszy i stosunkowo wysokiej temperatury powietrza. Genotypy w danych warunkach uszeregowano zgodnie z rosnącymi wartościami DSI DW (wartości podano w **Tabeli 5**). Genotypy zaznaczone kolorem zielonym czcionki - genotypy tolerancyjne, czerwonym kolorem czcionki - genotypy wrażliwe na stres suszy. Intensywność koloru cieniowania w kolumnach tabeli odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości poszczególnych parametrów; kolor intensywny – najwyższa wartość w kolumnie; kolor biały – najniższa wartość w kolumnie.

A

Genotyp	DSI		Markery stresu suszy		Markery stresu oksydacyjnego					Markery funkcjonowania PSII					Marker syntezy skrobi
	DW	GY	DHN14	MYB	DHAR	SOD	SOD1	tAPX	CAT	D1	D2	CBP3	CBP5	WCAB	SSIII
SMJ 2115			0,93	0,38	0,46	0,31	0,24	0,62	0,02	0,49	0,38	0,73	0,03	0,18	0,06
Struna			1,95	1,22	0,14	0,12	0,10	0,00	0,00	0,13	0,07	0,28	0,03	0,03	0,28
Goplana			1,81	0,26	1,03	0,74	0,43	0,16	11,97	1,79	1,49	0,44	0,15	0,17	0,28
Telimena			4,45	0,06	0,57	4,24	4,55	3,17	7,60	0,26	1,57	1,54	0,74	1,21	0,01
Scirocco			19,10	0,11	29,69	22,88	79,76	> 100	> 100	1,59	6,45	> 100	42,43	> 100	> 100

B

Genotyp	DSI		Markery stresu suszy		Markery stresu oksydacyjnego					Markery funkcjonowania PSII					Marker syntezy skrobi
	DW	GY	DHN14	MYB	DHAR	SOD	SOD1	tAPX	CAT	D1	D2	CBP3	CBP5	WCAB	SSIII
SMJ 2115			0,18	0,56	0,59	0,83	1,10	0,36	0,77	1,11	1,14	0,28	0,25	0,18	0,71
Struna			1,09	0,98	0,57	0,28	0,82	0,02	0,02	0,43	0,29	0,21	0,05	0,13	0,01
Goplana			0,42	0,25	0,24	0,28	0,53	0,22	0,33	1,15	1,45	0,14	0,70	0,28	> 100
Telimena			0,22	0,30	0,23	0,06	0,16	0,00	0,03	0,44	0,09	0,00	0,02	0,01	0,61
Scirocco			0,26	0,86	0,11	0,02	0,02	0,00	0,00	0,11	0,03	0,00	0,06	0,01	0,00

W **Tabeli 60 A** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźnika DSI (DW i GY) oraz genów markerowych z względną ekspresją pozostałych genów dla roślin rosnących odpowiednio w warunkach suszy i niskiej temperaturze powietrza. Korelacje pomiędzy markerami suszy wyrażonymi przez wartości DSI DW i GY były dodatnie oraz ujemnie dla odpowiednio ekspresji genów *DHN14* oraz *MYB*, a zaliczały się do korelacji wysokich i w przypadku DSI DW z *MYB* bardzo wysokich. Ekspresja *DHN14* w warunkach stresu suszy w układzie eksperymentalnym z niską temperaturą, pomimo wysokich wartości korelacji, nie korelowała istotnie z DSI wyliczonym na podstawie DW i GY. Niemniej obserwowano tendencję wzrostu ekspresji tego genu wraz ze wzrastającą wrażliwością genotypów pszenicy na suszę. Odnotowano wysoką ujemną korelację między *DHN14* i *MYB*. Wskaźniki DSI DW i GY oraz gen *DHN14* korelowały z markerami stresu oksydacyjnego, markerami funkcjonowania PSII oraz markerem syntezy skrobi dodatnio, natomiast ekspresja genu *MYB* ujemnie. Jedynym wyjątkiem był gen *DI*, którego ekspresja korelowała ujemnie z ekspresją genu *DHN14*. Odnotowane korelacje wskaźników suszy z pozostałymi genami markerowymi były najczęściej przeciętne lub wysokie. Bardzo wysokie korelacje odnotowano dla *SOD* z wskaźnikami DSI, *SOD1* z *DHN14* oraz *D2* i *MYB*, natomiast niemal pełne istotne korelacje odnotowano między *SOD* i *DHN14* a także *D2* i wskaźnikami DSI oraz *DHN14*.

W **Tabeli 60 B** przedstawiono współczynniki korelacji wskaźników DSI (DW i GY) oraz genów markerowych z względną ekspresją pozostałych genów dla roślin rosnących odpowiednio w warunkach suszy i wysokiej temperaturze powietrza. Korelacje pomiędzy markerami suszy wyrażonymi przez wartości DSI DW i GY były przeciętne i ujemnie dla ekspresji genów *DHN14* oraz *MYB*. W przeciwieństwie do warunków niskiej temperatury, korelacja pomiędzy ekspresją genów *DHN14* i *MYB* była wysoka i dodatnia. Względna ekspresja *DHN14* nie była zależna od wrażliwości genotypów pszenicy jarej na suszę glebową. Wartości korelacji pomiędzy wskaźnikami DSI DW i GY a ekspresją tegoż genu były przeciętne ujemne i wyniosły odpowiednio -0,47 i -0,42. Wskaźniki DSI korelowały głównie ujemnie z względną ekspresją pozostałych genów, za wyjątkiem *SSIII* (dla obu wskaźników) i ekspresji *CBP5* (dla DSI DW). Względne wartości ekspresji genów *DHAR*, *SOD1* i *CBP3* korelowały istotnie ujemnie z obydwoma wskaźnikami DSI.

Tabela 60. Współczynniki korelacji wskaźnika wrażliwości na suszę DSI DW i DSI GY oraz względnej ekspresji genów dla pięciu genotypów pszenicy jarej, rosnących w warunkach optymalnego nawodnienia i stresu suszy. W układzie doświadczalnym zastosowano (A) warunki suszy glebowej oraz niskiej temperatury powietrza oraz (B) warunki suszy i stosunkowo wysokiej temperatury powietrza. Pogrubienie czcionki wskazuje wyniki istotne statystycznie, $p < 0,05$; czerwony kolor komórek oznacza ujemne wartości korelacji, zielony kolor dodatnie. Intensywność koloru odpowiada formatowaniu warunkowemu komórek dla wizualizacji wartości korelacji; kolor intensywny – najwyższa wartość bezwzględna; kolor biały – najniższa wartość bezwzględna.

A

	DSI		DHN14	MYB	DHAR	SOD	SOD1	tAPX	CAT	D1	D2	CBP3	CBP5	WCAB	SSIII
	DW	GY													
DSI DW	-	0,97	0,73	-0,71	0,51	0,72	0,56	0,46	0,44	0,58	0,93	0,45	0,48	0,47	0,44
DSI GY	-	-	0,82	-0,64	0,43	0,77	0,53	0,39	0,37	0,42	0,95	0,38	0,42	0,40	0,37
DHN14	-	-	-	-0,55	0,67	0,98	0,80	0,66	0,64	-0,12	0,92	0,65	0,69	0,67	0,64
MYB	-	-	-	-	-0,46	-0,63	-0,50	-0,42	-0,41	-0,42	-0,77	-0,41	-0,44	-0,43	-0,41

B

	DSI		DHN14	MYB	DHAR	SOD	SOD1	tAPX	CAT	D1	D2	CBP3	CBP5	WCAB	SSIII
	DW	GY													
DSI DW	-	0,97	-0,47	-0,46	-0,98	-0,76	-0,91	-0,44	-0,49	-0,30	-0,21	-0,89	0,16	-0,32	0,37
DSI GY	-	-	-0,42	-0,44	-0,94	-0,83	-0,94	-0,57	-0,59	-0,41	-0,36	-0,95	-0,01	-0,46	0,22
DHN14	-	-	-	0,58	0,46	-0,10	0,31	-0,32	-0,38	-0,18	-0,14	0,35	-0,13	0,21	-0,03
MYB	-	-	-	-	0,30	-0,06	0,11	-0,36	-0,32	-0,59	-0,52	0,16	-0,58	-0,33	-0,59

$r >$ 0,10 0,30 0,50 0,70 0,90

$r <$ -0,10 -0,30 -0,50 -0,70 -0,90

0 < |r| ≤ 0,1 - korelacja nikła; 0,1 < |r| ≤ 0,3 - korelacja słaba; 0,3 < |r| ≤ 0,5 - korelacja przeciętna; 0,5 < |r| ≤ 0,7 - korelacja wysoka; 0,7 < |r| ≤ 0,9 - korelacja bardzo wysoka; 0,9 < |r| < 1,0 - korelacja niemal pełna.

Wyniki wskazują, że odmienne mechanizmy i reakcje aklimatyzacyjne były uruchamiane w liściach roślin w warunkach suszy, gdy zmianom uwodnienia gleby towarzyszyła wysoka lub niska temperatura powietrza. Szczególnie, reakcje związane z przeciwdziałaniem stresowi oksydacyjnemu oraz utrzymaniem prawidłowego funkcjonowania fotosystemów różniły się znacząco. Susza w niskiej temperaturze powietrza (wczesna wiosna) indukowała wszystkie geny związane z stresem oksydacyjnym i usuwaniem reaktywnych form tlenu oraz podwyższała ekspresję genów odpowiedzialnych za utrzymanie prawidłowo funkcjonujących fotosystemów lub / i syntezę białek PSII, celem naprawienia uszkodzonych struktur. W warunkach suszy w wysokiej temperaturze powietrza (późną wiosną) reakcje roślin były odmienne. Korelację, co najmniej wysoką, dla wskaźników wrażliwości DSI uzyskano w przypadku genów: *DHN14*, *MYB*, *DHAR*, *SOD*, *SOD1*, *D1*, *D2*.

6. Dyskusja

6.1. *Kinetyka fotosyntezy stanowi marker wrażliwości roślin na warunki suszy.*

Globalne zmiany klimatyczne, w tym szczególnie susza, powodują sukcesywny spadek plonu roślin uprawnych, w tym ryżu, pszenicy i kukurydzy (Challinor i in., 2014; Kim i in., 2019; Vogel i in., 2019). Naukowcy i hodowcy nieustannie udoskonalają genotypy roślin uprawnych pod względem tolerancji roślin na suszę, stosując zarówno tradycyjne metody selekcji, jak i inżynierię genetyczną. Pomimo nowych trendów w nauce, udoskonalonych praktyk agronomicznych i rozwiniętej metodologii, postęp w badaniach związanych ze stresem wywołanym suszą jest wolniejszy niż oczekiwano, a założenia naukowe zawodzą podczas weryfikacji nowych genotypów w środowisku naturalnym (Ashraf, 2010). Tolerancja roślin na czynniki stresowe związane z suszą jest złożoną cechą, dlatego selekcja odpowiednich genotypów podczas ich ekspozycji na stres, w warunkach naturalnych lub stosując równoczesne i sekwencyjne traktowanie stresem w warunkach laboratoryjnych, jest bardzo trudne. Następną i być może najważniejszą przyczyną braku sukcesu selekcji roślin odpornych na suszę jest fakt, że sam genotyp nie jest jedynym czynnikiem determinującym przeżycie roślin w warunkach przedłużającej się suszy (Sinclair, 2000; Bongers i in., 2017; Janiak i in., 2018). Istotną rolę odgrywają także różne czynniki fizjologiczne, biochemiczne i środowiskowe. W tej sytuacji, wobec skomplikowanego charakteru kształtowania cech i odpowiedzi aklimatyzacyjnych roślin w kontekście tolerancji na suszę oraz wyzwań związanych z identyfikacją odpowiednich fenotypów w warunkach naturalnych, coraz większą rolę odgrywają nowoczesne metody analizy. Szczególnie metody, które pozwalają na precyzyjne monitorowanie i ocenę stanu fizjologicznego roślin w czasie rzeczywistym bez konieczności ich uszkodzenia są kluczowe dla lepszego zrozumienia reakcji roślin na stres środowiskowy.

Jedną z metod jest analiza fluorescencji chlorofilu *a*; nieinwazyjna technika i narzędzie wykorzystywane w badaniach funkcjonowania aparatu fotosyntetycznego i stanu fizjologicznego roślin, zwłaszcza w kontekście stresu środowiskowego, takiego jak susza (Botyanszka i in., 2020; Larouk i in., 2021; Zendonadi dos Santos i in., 2021). Kinetyka fluorescencji chlorofilu *a* może dostarczyć dokładniejszych informacji, szczególnie w kontekście wczesnego stresu suszy i jego skutków, niż dane z pomiarów wizualnych, pomiarów absorbancji, czy współczynnika odbicia światła (Botyanszka i in., 2020). Umożliwia to efekt alokacji energii świetlnej w kierunku od zmniejszania fotochemicznych reakcji w fazie

jasnej fotosyntezy (wydajność kwantowa wygaszenia fotochemicznego w PSII spada z około 0,40 do 0,20) do zwiększania rozpraszania energii z cząsteczek chlorofilu w formie fluorescencji (wydajność kwantowa fluorescencji wzrasta od około 0,025 do 0,060). Alokacja powoduje zmiany w różnych kluczowych parametrach fotosyntezy (Jia i in., 2023a). Aby ocenić przydatność, wiarygodność i czułość metod pomiaru fluorescencji chlorofilu *a* dla charakterystyki skutków niedoboru wody na wzrost i rozwój pszenicy jarej, przeanalizowane zostały wyniki pomiarów wykonanych przed zastosowaniem suszy i bezpośrednio po ustąpieniu suszy w fazie wegetatywnej wzrostu oraz wpływ długoterminowy suszy w kontekście plonowania roślin. Pomiaru fluorescencji chlorofilu *a* dla reprezentatywnej próby genotypów pszenicy w warunkach suszy w tunelu hodowlanym pozwoliły na określenie fenotypowego i genotypowego zróżnicowania cech pszenicy zależnych od fotosyntezy. W sposób szczególny wyniki badań umożliwiły: 1/ określenie wysokiego wskaźnika korelacji wrażliwości na suszę DSI z poszczególnymi parametrami fluorescencji chlorofilu *a* dwudziestu genotypów o różnym stopniu wrażliwości na suszę; 2/ wybór genotypów tolerancyjnych i wrażliwych na suszę do modelu eksperymentalnego; 3/ scharakteryzowanie fizjologicznych mechanizmów, odpowiedzialnych za utrzymanie efektywnego procesu fotosyntezy w warunkach stresu suszy; w tym, wskazanie różnic fizjologicznych w okresie suszy podczas wczesnej wiosny (relatywnie niskie temperatury) i późnej wiosny (relatywnie wysokie temperatury).

Punktem wyjścia były prace Grzesiak i in. (2019a, 2019b), w których wskazano, że wskaźnik wrażliwości roślin na suszę DSI jest wysoce skorelowany z wzrostem i rozwojem roślin pszenicy w warunkach suszy. Autorzy określili znaczną zmienność dwudziestu genotypów pszenicy jarej w zakresie tolerancji na suszę, w tym na poziomie: przyrostu biomasy, plonu ziarna, wysokości roślin, liczby pędów i liści, potencjału wodnego liści i fotosyntezy, struktury korzeni oraz mechanizmów dostosowania struktury korzeni dla zwiększenia konkurencyjności pobierania wody. W badaniach stwierdzono korelacje między cechami fizjologicznymi a indeksami tolerancji na suszę oraz wykazano możliwość selekcji i klasyfikacji genotypów na grupy o niskiej, umiarkowanej i wysokiej podatności na suszę. Genotypy stabilnie plonujące, zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i suszy, charakteryzowały się niższymi wartościami DSI (indeksu wrażliwości na suszę) w porównaniu do genotypów wrażliwych, rosnących w warunkach suszy. Analiza PCA (ang. *Principal Component Analysis*) pozwoliła na pogrupowanie genotypów pszenicy według ich fenotypowych podobieństw, np.: grupa I obejmowała genotypy - Struna i Tdoz 1508; grupa II - Ostka smolicka, SMJ 2115, SMJ 3016 i SMJ 1314; grupa III - Arabella, Sharki, Cornetto,

Tybalt, Harenda, Kandela, Tdoz 1384 i Jarlanka; a grupa IV - Telimena, Sirocco, Goplana, Mandaryna, Tdoz 1403 i Tonika. Natomiast, analiza WCA (ang. *Ward's cluster analysis*) dla siedmiu wskaźników tolerancji na suszę sklasyfikowała genotypy w dwóch grupach tj.: genotypy wrażliwe na suszę (najwyższy DSI) - Telimena, Sirocco, Goplana, Tdoz 1403 i Tonika oraz tolerancyjne na suszę - Struna, SMJ 2115 i Tdoz 1508 (niższy DSI). Wyniki Grzesiak i in. (2019a, 2019b) wykorzystano w niniejszej pracy, tj. w przeprowadzonych eksperymentach przyjęto wyliczone wskaźniki wrażliwości na suszę oraz zaproponowaną klasyfikację genotypów wrażliwych i tolerancyjnych.

6.2. Mechanizmy fotosyntetyczne determinujące wrażliwość roślin na suszę są zależne od genotypu i w mniejszym stopniu od okresu wczesnej i późnej wiosny.

W niniejszej pracy potwierdzono zróżnicowanie odpowiedzi fizjologicznych roślin na suszę z zastosowaniem metod pomiarowych parametrów fluorescencji chlorofilu *a*. Zróżnicowanie było zależne, głównie od genotypowej tolerancji roślin na suszę, a w mniejszym stopniu od okresu prowadzenia eksperymentu suszy (w trakcie suszy w okresie wczesnej wiosny i późnej wiosny występowały odpowiednio niska i wysoka temperatura powietrza, oraz różnice w długości dnia, związanego z porą roku).

W warunkach optymalnego nawodnienia podczas wczesnej wiosny i niskiej temperatury powietrza (średnia najniższa i najwyższa temperatura w okresie eksperymentów wynosiła odpowiednio 6,2 °C i 15,4 °C), genotypy potencjalnie wrażliwe na suszę charakteryzował relatywnie wyższy przyrost suchej biomasy w nadziemnych organach wegetatywnych tj. pędach i liściach (sucha biomasa została wykorzystana do wyliczenia wskaźnika DSI DW) i nieznacznie wyższy plon ziarna (plon wykorzystany został do wyliczenia wskaźnika DSI GY), w porównaniu do genotypów tolerancyjnych (Grzesiak i in., 2019b). W niniejszej pracy udowodniono, że efekt ten spowodowany był mechanizmami odpowiedzialnymi za efektywność fazy jasnej fotosyntezy. Wyliczono bowiem wysoką korelację dodatnią pomiędzy wskaźnikami wrażliwości na suszę (DSI DW i DSI GY) oraz absorpcją fotonów (ABS/RC oraz TRo/RC dla 20 genotypów oraz ABS/CSm i TRo/CSm dla sześciu genotypów), efektywnym transportem elektronów (odpowiednio ETo/RC dla 20 genotypów i ETo/CSm dla sześciu genotypów), wyższą gęstością centrów reakcji (RC/CSm dla sześciu genotypów), oraz efektywnością funkcjonowania PSII (PI_{ABS} oraz Fv/Fm dla sześciu genotypów). ABS/RC określa ilość energii świetlnej (fotonów) absorbowanej przez centrum reakcji (RC) fotosystemu II (PSII) oraz ABS/CSm określa całkowitą ilość energii świetlnej absorbowanej przez chlorofil

na jednostkę powierzchni fotosyntetycznej liścia. Podobnie, TRo/RC wskazuje ilość energii przekształconej w energię chemiczną na poziomie centrum reakcji PSII na jednostkę RC, podczas gdy TRo/CSm ilość energii, która jest przekształcana i transmitowana przez wybite elektrony do reakcji fotosyntetycznych w jednostce powierzchni fotosyntetycznej. Wszystkie te parametry są wskaźnikami zdolności rośliny do absorbowania i wykorzystania energii świetlnej, a ich wyższe wartości informują, że więcej energii świetlnej jest dostępne i przekształcane w energię chemiczną podczas fotosyntezy. Efektywniejszy proces wykorzystywania światła słonecznego, umożliwia zwiększoną produkcję ATP i NADPH, kluczowych dla wzrostu i rozwoju roślin. Wyższa absorpcja energii poprawia zatem efektywność fotosyntetyczną i tym samym sprzyja wzrostowi biomasy (Maxwell i Johnson, 2000; Jiang i in., 2006; Zivcak i in., 2013; Kalaji i in., 2014). ETo/RC oraz ETo/CSm są parametrami oznaczającymi ilość elektronów transportowanych przez PSII na jednostkę RC i na jednostkę czasu oraz odpowiednio ilość elektronów transportowanych przez układ fotosyntetyczny na jednostkę powierzchni fotosyntetycznej. Ich wyższe wartości wskazują efektywniejszy transport elektronów w PSII dla produkcji ATP i NADPH oraz napędzania cyklu Calvina i produkcji węglowodanów. Rośliny zatem lepiej przekształcają energię świetlną w energię chemiczną, co ostatecznie sprzyja zwiększeniu plonu (Jiang i in., 2006; Baker, 2008; Lawson i in., 2012; Kalaji i in., 2014). Wyższa absorpcja energii w grupie roślin potencjalnie wrażliwych na suszę (potencjalnie - ze względu na warunki eksperymentu tj. optymalne nawodnienie) możliwa była nie tylko jako efekt większej sprawności centrów aktywnych reakcji, ale również dzięki większej liczbie centrów aktywnych, przypadających na jednostkę powierzchni fotosyntetycznej próbki (RC/CSm). Jednocześnie mechanizmy rozproszenia energii przeliczone na centrum reakcji i fotosyntetyzującą próbkę były ograniczone (ujemna korelacja DIo/RC i DIo/CSm z wskaźnikami wrażliwości na suszę). DIo/RC jest wskaźnikiem odnoszącym się do ilości energii pochłoniętej przez centrum reakcji, która nie jest wykorzystywana do fotosyntezy i jest rozpraszana jako ciepło (nadmiar energii wzbudzenia), natomiast DIo/CSm odnosi się do ilości energii rozpraszanej jako ciepło na jednostkę powierzchni próbki fotosyntetycznej. Niskie wartości tych wskaźników sugerują, że rośliny efektywnie wykorzystują pochłoniętą energię do napędzania reakcji fotosyntetycznych, zamiast ją rozpraszać jako ciepło. Oznacza to, że większość energii świetlnej jest konwertowana na energię chemiczną w procesie fotosyntezy, a sprawnie funkcjonujące systemy fotosyntetyczne gwarantują zwiększoną produkcję ATP i NADPH, co jest dodatkowym mechanizmem sprzyjającym wzrostowi biomasy i poprawie plonowania roślin (Baker i Rosenqvist, 2004; Goltsev i in., 2012). Niskie wartości są również wskaźnikiem zdrowia roślin i ich zdolności do

efektywnego zarządzania stresem fotochemicznym (Lichtenthaler i Miehé, 1997; Kalaji i in., 2011). Jako konsekwencję funkcjonowania powyższych mechanizmów, stwierdzono również podwyższenie parametrów fluorescencji chlorofilu *a*, opisujących ogólną efektywność fotosyntezy tj. F_v/F_m , wskaźnika maksymalnej wydajności kwantowej PSII, określającego zdrowie roślin, zdolność roślin do efektywnej fotosyntezy i optymalne funkcjonowanie PSII; oraz indeksu wydajności aparatu fotosyntetycznego PSII PI_{ABS} , który integruje efektywność pochłaniania światła, transferu energii i przekształcania energii w PSII, a którego wysoka wartość świadczy o efektywności tych procesów (Maxwell i Johnson, 2000; Baker, 2008). Genotypy potencjalnie tolerancyjne na suszę w kontekście niższego przyrostu suchej masy i plonu charakteryzowała niska efektywność tych procesów; ilość absorbowanej energii (ABS/RC , TRo/RC) była potencjalnie niewystarczająca dla efektywnego transportu elektronów (ETo/RC) i produkcji ATP i NADPH.

W warunkach suszy podczas wczesnej wiosny i niskiej temperatury powietrza (średnia najniższa i najwyższa temperatura w tym okresie wynosiła odpowiednio 6,2 °C i 15,4 °C), genotypy potencjalnie wrażliwe charakteryzowało relatywnie silniejsze (względem warunków optymalnego nawodnienia) obniżenie suchej masy w nadziemnych organach wegetatywnych (pędach i liściach) oraz plonu ziarna, w porównaniu do genotypów tolerancyjnych (Grzesiak i in., 2019b). Za efekt ten odpowiedzialne, przynajmniej częściowo, były zderegulowane mechanizmy fazy jasnej fotosyntezy. Pomimo, że dla genotypów wrażliwych stwierdzono ponownie większą absorpcję fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC , TRo/RC), jednak absorpcja energii na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej liścia była obniżona (ABS/CSm , TRo/CSm). Wynikało to z zmodyfikowanej struktury aparatu fotosyntetycznego, w tym, zmniejszonej gęstości centrów reakcji (RC/CSm). Ponieważ wydajność kwantowa transportu elektronów jest proporcjonalna do liczby otwartych centrów reakcji PSII oraz wydajności wychwytywania energii przez RC (Genty i in., 1989; Messant i in., 2021; Trinh i Masuda, 2022), skutkowało to obniżoną efektywnością transportu wybitych elektronów (ETo/RC , ETo/CSm). W konsekwencji rośliny wrażliwe miały relatywnie niższą efektywność konwertowania energii światła na energię chemiczną, sprawność systemów fotosyntetycznych, produkcję ATP i NADPH, zatem biomasę i plon. Mechanizmy ochronne dla PSII tj. rozpraszanie energii wzbudzenia w formie ciepła (DIo/RC i DIo/CSm) były efektywnie uruchamiane, jednak ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS} , F_v/F_m) były obniżone. Rozpraszanie nadmiaru energii wzbudzenia jako ciepła jest mechanizmem ochronnym, który zapobiega uszkodzeniom aparatu fotosyntetycznego w warunkach stresów środowiskowych. Szczególnie składowe mechanizmu odpowiedzialnego za niefotochemiczne wygaszanie (NPQ)

są kluczowe dla rozpraszania nadmiaru energii, celem zapobiegania uszkodzeniom PSII oraz powstawaniu reaktywnych form tlenu (ROS). W warunkach stresu, takiego jak niska temperatura i susza, wysoka absorpcja energii (ABS/RC i TRo/RC) może prowadzić do nadmiaru energii wzbudzenia w układzie fotosyntetycznym, a zaabsorbowana energia nie może być w pełni wykorzystywana w procesach fotosyntetycznych.

Potwierdzono taki stan analizą porównawczą reakcji roślin z warunków optymalnego nawodnienia i suszy. Wartości względne dla ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC były wyższe w przeliczeniu na jedno centrum aktywne oraz niższe lub nie zmieniały się w odniesieniu do jednostki powierzchni fotosyntetyzującej dla ABS/CSm, TRo/CSm, ETo/CSm. Zazwyczaj nadmiar energii wzbudzenia indukuje tworzenie reaktywnych form tlenu (ROS) w chloroplastach, gdy rozpraszanie energii (np. jako ciepło) nie jest wystarczające. Można więc założyć taki stan, mając na względzie znacząco wyższe wartości względne D_{Io}/RC (w przeliczeniu na jedno centrum aktywne) i nieznacznie wyższe wartości D_{Io}/CSm (w odniesieniu na jednostkę powierzchni fotosyntetyzującej). ROS, jako wysoce reaktywne cząsteczki, mogą uszkadzać białka, lipidy, DNA i struktury komórkowe, prowadząc do stresu oksydacyjnego. Kalaji i in. (2016) oraz Mittler (2002) stwierdzili, że nadmiar energii wzbudzenia w PSII, niewykorzystany efektywnie w transporcie elektronów (ETo/RC), może prowadzić do fotoinhibicji i uszkodzeń fotochemicznych, co w konsekwencji obniża efektywność fotosyntezy (F_v/F_m), produkcję ATP i NADPH, oraz przyrost biomasy. W eksperymentach prowadzonych podczas niniejszej pracy, stwierdzono również obniżone wartości względne dla RC/CSm, PI_{ABS} i F_v/F_m, pomimo wyższych wartości D_{Io}/RC i D_{Io}/CSm. PSII jest kluczowym elementem procesu fotosyntezy i szczególnie białka D1 i D2, CP47 i CP43 (wiążące chlorofil), odgrywają zasadniczą rolę w jego funkcjonowaniu (Cai i in., 2022). Degradacja tych białek podczas fotoinhibicji znacznie upośledza wydajność fotosyntezy. Flexas i in. (2004) wskazali, że różnice w ekspresji genów związanych z fotosyntezą, takich jak *psbA* (kodujący białko D1 w PSII) oraz genów odpowiedzialnych za syntezę i regulację chlorofilu, odgrywają kluczową rolę w adaptacji roślin do warunków stresowych; a niższa ekspresja ich genów, skutkuje mniejszą efektywnością fotosyntetyczną. Analizowane w niniejszej pracy genotypy tolerancyjne charakteryzowały się odmiennymi reakcjami systemu fotosyntetycznego w warunkach suszy i niskiej temperatury względem grupy genotypów wrażliwych i należy wnioskować, że energia wzbudzenia jest balansowana w większym stopniu przez procesy fotochemicznej konwersji energii i niefotochemicznego wygaszania dla tych genotypów. Baker (2008) oraz Maxwell i Johnson (2000) podkreślali znaczenie równowagi między absorpcją energii świetlnej a jej wykorzystaniem w procesach fotosyntetycznych dla

zdolności do przetrwania w warunkach stresu. Jednocześnie, Flexas i in. (2004) wskazali, że rośliny w odpowiedzi na stres suszy mogą zwiększać zdolności antyoksydacyjne, w tym, zwiększać syntezę białek, zaangażowanych w neutralizację ROS tj. dysmutazę ponadtlenkową (SOD), katalazę (CAT) oraz peroksydazę askorbinianową (APX). Ponadto, geny zaangażowane w mechanizmy antyoksydacyjne, są kluczowe dla utrzymania homeostazy komórkowej (Lawlor, 2002; Parry i in., 2005). O ile powyżej opisane mechanizmy gwarantują lepsze funkcjonowanie w warunkach suszy, jednak zazwyczaj indukcja niefotochemicznego wygaszania i odpowiedzi antyoksydacyjnych, odbywa się kosztem efektywności fotosyntetycznej. Jest to zatem strategia obronna, która pomaga roślinom przetrwać w trudnych warunkach suszy, jednak ogranicza ich wzrost i produktywność. Konwersja energii na ciepło i alokacja energii fotosyntetycznej do produkcji antyoksydantów, zmniejsza bowiem ilość energii dostępnej dla produkcji biomasy i procesów wzrostu. Stąd, susza powoduje obniżenie masy i plonu ziarna również roślin tolerancyjnych w warunkach wczesnej wiosny/niskiej temperatury powietrza (Grzesiak i in., 2019b), jednak w mniejszym stopniu, niż dla roślin wrażliwych. Wydaje się również, że większość opisanych mechanizmów ma znaczenie bardziej istotne w kontekście plonowania roślin, niż przyrostu suchej masy części wegetatywnej.

W warunkach optymalnego nawodnienia podczas późnej wiosny i relatywnie wysokiej temperatury powietrza (średnia najniższa i najwyższa temperatura w tym okresie wynosiła odpowiednio 15,4 °C oraz 26,7 °C) nie stwierdzono znacznych różnic w parametrach fotosyntezy roślin, względem roślin uprawianych w okresie wczesnej wiosny. Zarówno absorpcja fotonów (ABS/CSm i TRo/CSm), efektywny transport elektronów (ETo/RC , ETo/CSm) jak i mechanizmy rozproszenia energii przeliczone fotosyntetyzującą próbkę (DIo/CSm) były wyższe dla roślin potencjalnie wrażliwych na suszę, podobnie jak w niskiej temperaturze. Wyliczono wprawdzie niższe, ale jednak dodatnie, korelacje z wskaźnikami wrażliwości na suszę. Wskazuje to, że w optymalnym nawodnieniu i wyższej temperaturze różnice pomiędzy roślinami potencjalnie wrażliwymi i tolerancyjnymi są mniejsze, ale zachowany jest trend zmian, zależny od genotypu. Wyraźną różnicę dla suszy w wysokiej temperaturze powietrza, uzyskano jedynie w przypadku braku korelacji wskaźników wrażliwości na suszę z parametrami gęstości centrów reakcji (RC/CSm), efektywności funkcjonowania PSII (PI_{ABS} oraz Fv/Fm), rozpraszania energii w przeliczeniu na centrum aktywne (DIo/RC). Brak korelacji kontrastował z wysokimi wartościami wskaźnika korelacji uzyskanymi w warunkach suszy w niskiej temperaturze. Pozwoliło to na postawienie wniosku, że warunki wysokiej temperatury i optymalnego nawodnienia stanowią czynnik selekcyjny dla

genotypów potencjalnie zróżnicowanych względem wrażliwości na suszę w mniejszym zakresie niż prowadzenie selekcji w warunkach suszy i niskiej temperaturze powietrza.

W warunkach suszy podczas późnej wiosny i relatywnie wysokiej temperatury powietrza (średnia najniższa i najwyższa temperatura w tym okresie wynosiła odpowiednio 15,4 °C oraz 26,7 °C) dla genotypów wrażliwych stwierdzono ponownie większą absorpcję fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC). Pozostałe parametry charakteryzował również trend podobny jak w warunkach suszy w niskiej temperaturze. Absorpcja energii na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej liścia (ABS/CSm, TRo/CSm), gęstość centrów reakcji (RC/CSm), efektywność transportu wybitych elektronów (ETo/CSm), ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS} , F_v/F_m) były obniżone, natomiast mechanizmy rozpraszania energii wzbudzenia w formie ciepła (D_{Io}/RC i D_{Io}/CSm) były indukowane. Różnice zaobserwowano w przypadku niższych wartości korelacji ETo/RC z wskaźnikiem wrażliwości na suszę w kontekście plonu (DSI GY). Zatem efektywność poszczególnych poziomów fazy jasnej fotosyntezy była bardziej zależna od poziomu dostępności wody, a w mniejszym stopniu od temperatury powietrza podczas występowania suszy. Jednakże można stwierdzić, że pomimo podobieństwa mechanizmów, selekcja genotypów wrażliwych i tolerancyjnych może być bardziej efektywna podczas warunków suszy w niskiej temperaturze powietrza. Pomimo, że wysoka temperatura (przynajmniej w zakresie naturalnych warunków pogodowych, podczas prowadzonych eksperymentów) nie stanowiła czynnika znacznie ograniczającego stosowanie parametrów fluorescencji chlorofilu *a* jako metody selekcyjnej, wyższe zróżnicowanie parametrów obserwowane jest w niskiej temperaturze.

Podkreślić zatem należy, że stosując nawet optymalne nawodnienie, selekcję genotypów potencjalnie wrażliwych na suszę i tolerancyjnych można prowadzić w warunkach niskiej temperatury. Stan wyższej energii wzbudzenia lub nadmiar energii wzbudzenia powstający w wyniku absorpcji energii świetlnej, przekraczającej możliwości reakcji fotochemicznych, a spowodowany stresem niskiej temperatury (niższa efektywność fotochemiczna w nieoptymalnej temperaturze) może być wskaźnikiem wrażliwości na stres przyszłej suszy. Stwierdzono wprawdzie, że optymalne temperatury dla różnych etapów fotosyntezy mogą się różnić w zależności od gatunku rośliny oraz warunków wzrostu, jednak dla większości roślin optimum temperaturowe wynosi powyżej 17 °C. Dla eukaliptusa optymalne temperatury netto fotosyntezy mieszczą się w zakresie 14 °C do 23 °C (Battaglia i in., 1996), szpinaku 18 °C do 30 °C (Yamori i in., 2005), ziemniaka 24°C, a kukurydzy i ryżu 30-35°C (Nagai i Makino, 2009). Optymalna temperatura fotosyntezy dla pszenicy mieści się przeważnie w zakresie 25-

30°C. Poniżej 25°C, pszenica ma wyższą wydajność fotosyntezy niż kukurydza, ale powyżej 30°C jej wydajność znacznie spada (Bird i in., 1977). Optymalne temperatury dla różnych etapów fotosyntezy mogą się różnić w zależności od odmiany pszenicy. Różnice te wynikają z różnych adaptacji genotypowych oraz mechanizmów przystosowawczych na poziomie enzymatycznym i fizjologicznym. Dla przykładu, analiza czterech odmian pszenicy (PBW343, Berkurt, Janz, Attila) wykazała, że optymalna temperatura dla pełnego okresu rozwoju wynosiła około 22-25°C, temperatura minimalna, poniżej której wzrost i rozwój pszenicy był ograniczony, oscylowała około 4°C, a umiarkowany stres cieplny (35°C) powodował spadek aktywności fotosyntetycznej wszystkich odmianach (Slafer i Rawson, 1995). Podczas prezentowanych eksperymentów w niniejszej pracy, temperatury późną wiosną były zbliżone do optimum temperaturowego dla pszenicy jarej. Przeciwnie temperatury wczesnej wiosny odbiegały od optimum temperaturowego fotosyntezy i jednocześnie sprzyjały w powstaniu stanu nadmiaru energii wzbudzenia. W warunkach optymalnego nawodnienia stwierdzono wysoką absorpcję energii przez rośliny potencjalnie wrażliwe na suszę zarówno w niskich jak i wysokich temperaturach. Jednocześnie, w warunkach niższej temperatury stwierdzono zmiany struktury aparatu fotosyntetycznego w zakresie gęstości centrów reakcji (RC/CSm), a zatem i efektywności funkcjonowania PSII (PI_{ABS} oraz Fv/Fm), rozpraszania energii w przeliczeniu na centrum aktywne (Dio/RC) pomiędzy roślinami o różnej wrażliwości na suszę. Efektów tych nie stwierdzono w temperaturach wyższych. Badania innych autorów wskazały, że wyższa efektywność fotosyntezy jest determinowana genotypowo i gwarantuje odporność na zmiany temperatury, w tym stres cieplny (Zhang i in., 2023a). Odmiany pszenicy o wysokiej aktywności fotosyntetycznej wykazały lepszą tolerancję na wysoką temperaturę, ponieważ równoległe z utrzymaniem aktywności PSII, charakteryzowały się wyższą aktywnością kluczowych enzymów cyklu Calvinia, wyższym poziomem białek ochronnych (D1 i HSP70) i wysoką aktywnością enzymów antyoksydacyjnych (Li i in., 2021). Należy, jednak uwzględnić fakt, że optimum temperaturowe fotosyntezy (np. wskazane powyżej) zależne jest również od warunków wzrostu i może przesuwać się wraz ze wzrostem temperatury, w której rośliny są uprawiane. Efekt ten tłumaczy mniejsze różnice pomiędzy genotypami wrażliwymi i tolerancyjnymi wraz ze wzrostem temperatury wzrostu (temperatury niskie podczas wzrostu wiosną wczesną vs temperatury wysokie podczas wzrostu wiosną późną) jako konsekwencja aklimatyzacji systemu fotosyntetycznego. Generalnie zwiększenie temperatury wzrostu prowadzi do podwyższenia optymalnych temperatur dla kluczowych procesów fotosyntetycznych. Dla przykładu, optymalne temperatury procesu fotosyntezy szpinaku uprawianego w niskiej temperaturze (15°C) miały optymalną temperaturę fotosyntezy na

poziomie 18°C, podczas gdy liście, które rosły w wysokiej temperaturze (30°C) miały optymalną temperaturę na poziomie 30-35°C (Yamori i in., 2005). Podobnie, w liściach pszenicy rozwijających się w temperaturach 15°C, 25°C, 35°C, optymalne temperatury dla fotosyntezy wynosiły odpowiednio 15-20°C, 25-30°C i 35°C. Szybkość transportu elektronów w PSII również była najwyższa w zakresie temperatur, w których rozwijały się rośliny (Yamasaki i in., 2002).

6.3. Parametry efektywności fotosyntezy umożliwiają wybór modelowych roślin wrażliwych i tolerancyjnych na stres suszy.

Rozróżnienie genotypów wrażliwych od tolerancyjnych można prowadzić w oparciu o wskaźniki efektywności poszczególnych etapów fazy jasnej fotosyntezy podczas stosowania suszy zarówno w niskiej jak i wysokiej temperaturze wzrostu roślin. Daje się zauważyć logiczny wzór zmian na poszczególnych poziomach charakterystycznych dla roślin wrażliwych tj. większa absorpcja fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC) i mechanizmy rozpraszania energii wzbudzenia w formie ciepła (DlO/RC i DlO/CSm), ale niższa absorpcja energii na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej (ABS/CSm, TRo/CSm) jako konsekwencja niższej gęstości centrów reakcji (RC/CSm), skutkujące niższą efektywnością transportu wybitych elektronów (ETo/CSm), ogólnym funkcjonowaniem i wydajnością PSII (PI_{ABS} , Fv/Fm). Analiza korelacji wskazała odwrotny trend dla roślin tolerancyjnych. Na podstawie mechanizmów odpowiedzialnych, przynajmniej w części, za specyficzne odpowiedzi roślin na stres suszy, udowodniono fizjologicznie poprawność klasyfikacji roślin względem wcześniejszych badań morfologicznych (Grzesiak i in., 2019b). Potwierdzono, że wskaźnik wrażliwości roślin na suszę DSI jest wysoce skorelowany z parametrami fotosyntezy roślin pszenicy w warunkach suszy. Do doświadczeń prezentowanych w niniejszej pracy, wybrano 20 genotypów pszenicy jarej dobrze plonujących w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i suszy, oraz genotypy wrażliwe na suszę. Wyboru dokonano na podstawie analiz statystycznych (Grzesiak i in., 2019b). Wśród tych genotypów wybrane sześć genotypów modelowych na podstawie analiz znalazły się odpowiednio w grupach:

1/ analiza korelacji – w grupie A z wysokim poziomem plonowania ($A >$ od średniej wartości genotypowej) sklasyfikowano m. in. genotypy Sirocco, Telimena, Goplana; do grupy B o niskim plonie ($B <$ od średniej wartości genotypowej) sklasyfikowano genotypy Struna, Sharki, SMJ 2115;

2/ analiza PCA, gdzie pierwszy czynnik (PC1) wyjaśniał 47,4% całkowitej wariancji zmiennych, a drugi czynnik (PC2) około 20,6% – w grupie I (z najwyższym PC1 i PC2) sklasyfikowano m. in. genotyp Struna; w grupie II (najwyższe PC1 i najniższe PC2) genotyp SMJ 2115; w grupie III (najniższe PC1 i PC2) genotyp Sharki; grupie IV (najniższy PC1 i najwyższy PC2) genotypy Telimena, Sirocco, Goplana;

3/ analizy WCA - w grupie roślin wrażliwych (najwyższy DSI) sklasyfikowano m. in. genotypy Telimena, Sirocco, Goplana; w grupie roślin tolerancyjnych na suszę (niższy DSI) genotypy Struna, SMJ 2115 i Sharki.

Zatem w niniejszej pracy przyjęto, że genotypy różnią się znacząco między sobą. W wyniku badań wskazano, że fakt wystąpienia suszy wpływał na fotosyntezę, reakcje fotochemiczne i mechanizmy rozpraszania niefotochemicznego energii w sposób wysoce zbieżny i zależny od wrażliwości genotypu na stres (roślin wrażliwych i tolerancyjnych) lub/i genotypowe uwarunkowania fotosyntezy stanowiły czynnik determinujący wrażliwość roślin. Na podstawie parametrów fluorescencji chlorofilu *a* wytypowano genotypy, które w sposób bardzo istotny różniły się mechanizmami fotosyntetycznymi. Następnie na podstawie tych wyników określona została wysoka korelacja z wrażliwością genotypów na stres suszy. Ostatecznie do badań jako model eksperymentalny zostały wybrane Goplana, Telimena i Scirocco jako genotypy wrażliwe oraz SMJ 2115, Struna, Sharki jako genotypy tolerancyjne na stres suszy.

Analiza i interpretacja wskaźników fluorescencji chlorofilu *a* pozwoliła na ocenę zdolności roślin do radzenia sobie z suszą, na poziomie poszczególnych etapów fazy jasnej fotosyntezy oraz ich wydajności fotosyntetycznej w grupie roślin wrażliwych i odpornych. Parametry fluorescencji chlorofilu *a* stanowią zatem predyktory akumulacji biomasy i tolerancji na stres suszy u pszenicy. Co najmniej, efektywna wydajność kwantowa PSII z towarzyszącymi mechanizmami dystrybucji nadmiaru energii wzbudzenia są silnie skorelowane z akumulacją biomasy, plonowaniem, a zatem tolerancją na stresse środowiskowe (Sherstneva i in., 2021). Podobnie jak w wyniku badań prezentowanych w niniejszej pracy, również inni autorzy wskazywali wysoką skuteczność selekcji genotypów względem ich wrażliwości na suszę, wskazując np. wysoką korelację wrażliwości z obniżoną wydajnością kwantową PSII dla suszy krótkotrwałej (bardziej uzasadniony wzrostem temperatury, niż fizjologicznymi efektami niedoboru wody) oraz podwyższonym poziomem niefotochemicznego wygaszenia fluorescencji w suszy długotrwałej (faktyczny efekt niedoboru wody; Sherstneva i in., 2021). Wydajność operacyjna PSII i kinetyka transportu elektronów w cyklu dobowym stanowiły również doskonały marker wrażliwości roślin na niedobory wody w warunkach wysokoprzepustowego fenotypowania terenowego genotypów pszenicy twardej (Camilius-

Neto i in., 2014; Zendonadi dos Santos i in., 2021). Efekty oraz znaczenie parametrów fluorescencji chlorofilu *a*, jako markerów suszy, obserwowano dla wielu innych gatunków roślin uprawnych, np. owsa (Wen i in., 2023); kukurydzy i słonecznika (Badr i Brüggemann, 2020); fasoli (Reyes i in., 2022), eukaliptusa (Reis i in., 2021).

Procesy fotosyntetyczne nie były regulowane w sposób istotnie specyficzny w zależności od temperatury otoczenia tj. w warunkach niskiej temperatury i suszy oraz w warunkach wysokiej temperatury i suszy, dlatego też wydaje się, że czynnik suszy determinuje typ odpowiedzi roślin na poziomie fotosystemu PSII w kontekście selekcji roślin wrażliwych i tolerancyjnych. Podobnie jak w analizie pszenicy przedstawionej w niniejszej rozprawie, również rośliny buraka w niskich temperaturach (5-15°C) miały ograniczone tempo transportu elektronów i wzrost niefotochemicznego wygaszania nadmiaru energii. Szczególnie wzrost rozpraszania nadmiaru energii wzbudzenia, zmniejszała podatność aparatu fotosyntetycznego roślin na fotoinhibicję oraz zdolność do utrzymania wysokiej absorpcji światła (Naidu i Long, 2004). W innych badaniach, stwierdzono, że rośliny pszenicy poddane długotrwałemu umiarkowanemu stresowi suszy wykazywały wzrost gradientu pH przez błonę tylakoidową, co prowadziło do szybkiego wzrostu niefotochemicznego wygaszania i regulacji transportu elektronów, procesy były jednak charakterystyczne dla szerszego zakresu temperatur (Zivcak i in., 2013). W warunkach wysokiej temperatury i suszy, rośliny ciepłolubne, takie jak ryż, wykazywały zwiększone utlenianie centrum reakcji chlorofilu PSI (P700). Stres suszy prowadził do zmniejszenia wydajności kwantowej PSII i PSI oraz redukcji głównego akceptora elektronów PSI, a efekty te były nasilone w wyższych temperaturach, jednak rośliny były zdolne do dostosowania tych mechanizmów do zmiennych warunków, przynajmniej w pewnym zakresie temperaturowym (Wada i in., 2019). Podobnie dla roślin typu C4, jak kukurydza, stwierdzono dostosowanie mechanizmów fotosyntetycznych i utrzymanie efektywnej fazy jasnej fotosyntezy w warunkach wysokich temperatur podczas suszy (Correia i in., 2021). W wysokich temperaturach (30-35°C), alternatywne szlaki do asymilacji CO₂ były bardziej aktywne, co pozwalało na utrzymanie aktywności fotochemicznej (D'Ambrosio i in., 2006).

Stres cieplny i susza często występują jednocześnie w naturalnych warunkach środowiskowych. To występowanie połączonych stresów może być przyczyną nieznacznie trudniejszego rozróżnienia genotypów tolerancyjnych i wrażliwych na suszę (podwyższony próg stresu powoduje podobne reakcje genotypów). Występowanie stresów wspólnie prowadzi bowiem do synergistycznego obniżenia efektywności fotosyntezy, obniżonej asymilacji węgla, uszkodzenia transportu elektronów w korelacji z innymi mechanizmami np. zamknięciem aparatów szparkowych i stresem oksydacyjnym w chloroplastach i mitochondriach,

w konsekwencji zmniejszenia powierzchni liści i produktywności pszenicy (Singh i in., 2012; Tricker i in., 2018; Abdelhakim i in., 2022; Sareen i in., 2023). Stwierdzono, że genotypy odporne na stres cieplny wykazują lepszą efektywność fotosyntetyczną i wzrost, ale te same genotypy mogą być bardziej wrażliwe gdy występuje susza (Abdelhakim i in., 2022). Stwierdzono również, że stres łączony znacząco zmniejszał wydajność fotosyntezy i wzrost w porównaniu do pojedynczych stresów (Abdelhakim i in., 2022). Genotypy pszenicy wykazują również różne mechanizmy obrony antyoksydacyjnej w odpowiedzi na połączony stres suszy i wysokiej temperatury. Stwierdzono, że połączony stres powodował większe uszkodzenia oksydacyjne niż każdy z tych stresów osobno (Singh i in., 2012). W badaniach polowych zidentyfikowano genotypy pszenicy, które są bardziej odporne na połączony stres cieplny i suszę, jednakże efektywność produkcyjna takich genotypów w warunkach połączonych stresów jest znacznie niższa niż w przypadku stresów pojedynczych tj. biomasa i indeks plonowania był silniej ograniczony (Sareen i in., 2023).

Należy mieć również na uwadze, że reakcje genotypów wrażliwych i tolerancyjnych na suszę mogą być modyfikowane przez stresse występujące sekwencyjnie, jako efekt aklimatyzacji. Udowodniono, że wcześniejsza umiarkowana susza może przyczynić się do lepszej homeostazy metabolizmu oksydacyjnego i względnie lepszej fotosyntezy w późniejszych stresach spowodowanych przez niskie temperatury (Li i in., 2014). Efekt może być tak istotny, że obejmuje zmodyfikowane reakcje potomstwa na niską temperaturę, po zastosowaniu suszy na etapie wypełniania ziarna roślin rodzicielskich pszenicy. W porównaniu z roślinami kontrolnymi, rodzicielskie rośliny poddane stresowi suszy charakteryzowały się wyższym stężeniem ATP oraz wyższą aktywnością ATPazy i enzymów biorących udział w biosyntezie sacharozy i metabolizmie skrobi. Natomiast, rośliny potomne charakteryzowały się wyższym poziomem kwasu abscysynowego (ABA), aktywnością enzymów antyoksydacyjnych, jak również obniżoną akumulacją nadtlenu wodoru (H_2O_2) i niższym potencjałem osmotycznym (Ψ_o). W tych analizach wykazano korelację pomiędzy indukcją tolerancji na niską temperaturę u potomstwa oraz regulacją endogennego poziomu ABA, utrzymaniem homeostazy redoks oraz równowagi metabolizmu węglowodanów (Guo i in., 2022). Również stres temperaturowy może wpływać istotnie na aklimatyzację biochemiczną do następczo występującego stresu suszy, poprzez modyfikację, co najmniej, przewodnictwa szparkowego, przewodnictwa mezofilowego, maksymalnej szybkości transportu elektronów i maksymalnej szybkości karboksylacji Rubisco oraz fotooddychania (Fang i in., 2023c). Nie mniej istotne jest opisane powyżej dostosowanie optimum temperaturowego fotosyntezy podczas suboptimalnych temperatur wzrostu roślin w następczo występujących stresach.

Optymalna temperatura fotosyntezy może być przesunięta do 40°C w warunkach dobrego nawodnienia gdy temperatura wzrostu roślin była odpowiednio wysoka, ale w warunkach suszy optimum mieści się w zakresie 24–34°C pomimo wcześniejszego stresu temperaturowego (Fang i in., 2023c).

Mając na względzie wszystkie powyżej opisane mechanizmy, mogące potencjalnie modyfikować proces i efektywność selekcji roślin wrażliwych i tolerancyjnych na warunki suszy istotne jest podkreślenie wysokiej efektywności metod selekcji modelowych genotypów pszenicy z zastosowaniem parametrów fluorescencji chlorofilu *a*.

6.4. Rozwój wegetatywnych i generatywnych organów pszenicy jarej podlega modyfikacji w warunkach suszy podczas wczesnej i późnej wiosny.

Stres abiotyczny, w tym susza, wpływa na rośliny na wielu poziomach organizacji i funkcjonowania. Działa on na rośliny w sposób kompleksowy, obejmując zarówno procesy biochemiczne, fizjologiczne, jak i strukturalne. Jednym z kluczowych aspektów jest wpływ zbalansowania poszczególnych składowych metabolizmu na ostateczny pokrój roślin, czyli kształt i strukturę roślin w warunkach suszy (Fahad i in., 2017; Francini i Sebastiani, 2019; Boscaiu i Fita, 2020).

Stres suszy może prowadzić do zmniejszenia powierzchni liści i wielkości całej rośliny w wyniku sprzężenia zwrotnego z fotosyntezą, która ograniczona przez stres suszy jest przyczyną zmniejszenia organów roślin lub zmniejszenia powierzchni roślin, co skutkuje ograniczeniem fotosyntezy i jej produktów netto. W eksperymentach przedstawionych w niniejszej pracy, szczególnie sucha masa i długość pędu głównego była ograniczona w fazie wzrostu wegetatywnego, natomiast liczba pędów i liści w mniejszym stopniu podlegały modyfikacjom w trakcie suszy w niskiej temperaturze powietrza. Natomiast długość pędu głównego obniżała się średnio o 49,7% vs 22,8% oraz sucha masa o 61,5% vs 32,2% (odpowiednio dla genotypów wrażliwych vs tolerancyjnych), podczas gdy liczba pędów o 36,8% vs 4,4%, a całkowita liczba liści o 28,2% vs 6,3%. Wiele badań wykazuje negatywny wpływ suszy na akumulację suchej masy nadziemnej części rośliny (np. Mahrookashani i in., 2017; Chen i in., 2021b). Zhang i in. (2018) wskazali, że sucha masa jest cechą podlegającą najsilniejszym zmianom w stresie suszy u pszenicy i ryżu; cechy związane z przyrostem biomasy zmniejszały się odpowiednio o 27,5 i 25,4%. Jak wskazują wyniki badań prezentowanych w niniejszej pracy, ograniczenie dostępności wody prowadzi do zmniejszenia efektywności fotosyntetycznej. Jest to najważniejszy proces metaboliczny, który wpływa na

ograniczenie produkcji biomasy roślin podczas suszy (Boonjung i Fukai, 1996). Oprócz zmian poszczególnych etapów fotosyntezy i jej efektywności, omówionych w szczegółach powyżej, rośliny podczas suszy zamykają aparaty szparkowe w celu ograniczenia utraty wody. Ogranicza to asymilację dwutlenku węgla, produkty fotosyntezy i ostatecznie redukuje całkowitą biomasa roślin (Rahbarian i Sardoei, 2014; Fahad i in., 2017). Jednakże, susza powoduje również zmniejszenie syntezy chlorofilu i innych pigmentów fotosyntetycznych (Jaleel i in., 2009), wpływa na metabolizm komórkowy poprzez produkcję reaktywnych form tlenu, uszkodzenia błon komórkowych i zaburzenia aktywności enzymów, zwłaszcza tych zaangażowanych w syntezę ATP i procesy fotosyntezy (Farooq i in., 2012). Zmniejszenie biomasy nadziemnej części roślin może być również wynikiem przekierowania asymilatów do korzenia, co zwiększa powierzchnię korzeni i ich zasięg, a przez to usprawnia pobieranie wody z gleby (Farooq i in., 2009). Badania Grzesiak i in. (2019a) wskazały jednoznacznie, że architektura systemu korzeniowego powinna być rozpatrywana w kontekście plonowania roślin podczas suszy. Z drugiej strony, susza na etapie krzewienia może ograniczać rozwój korzeni, zmniejszać wchłanianie składników mineralnych przez rośliny, co w konsekwencji prowadzi do zmniejszenia powierzchni liścia, ich liczby i żywotności (Boonjung i Fukai, 1996; Zhang i in., 2018) oraz negatywnie wpływa na plonowanie roślin (Rekaby i in., 2017; Nawaz i in., 2020b).

Mając na uwadze wyniki badań prezentowane w niniejszej pracy, które wskazują na silny wpływ suszy na długość pędu głównego, zarówno w kontekście wpływu suszy, jak i różnic pomiędzy genotypami wrażliwymi i tolerancyjnymi, można rozpatrywać tę cechę jako wymierny wskaźnik odpowiedzi na stres suszy. Wysokość roślin odgrywa kluczową rolę w wyleganiu, a tym samym wpływa na plon i jakość ziarna. Wielu autorów udowodniło, że susza powoduje obniżenie wysokości roślin pszenicy (Ergen i Budak, 2009; Grzesiak i in., 2019b; Qaseem i in., 2019; Chen i in., 2021b). Ograniczenie długości pędu głównego w fazie wzrostu wegetatywnego podczas suszy powodowane jest bezpośrednio niedostateczną zawartością wody w tkankach. Zmniejszenie mechanicznej elastyczności komórek ogranicza zdolność komórek do ekspansji i elongacji, co bezpośrednio wpływa na ograniczenie wzrostu. Zmniejszona elastyczność komórek jest związana ze redukcją poziomu giberelin, które są kluczowe dla kontrolowania elongacji komórek (Litvin i in., 2016). Powoduje to również zaburzenia w przebiegu mitozy i różnicowaniu komórek, w konsekwencji przyczyniając się do zmniejszenia intensywności podziałów komórkowych i zderegulowanej organizacji tkanek (Farooq i in., 2009; Anjum i in., 2011; Kasim i in., 2013; Fahad i in., 2017; Zhang i in., 2018). Jednakże, architektura rośliny jest złożoną cechą i zrozumienie mechanizmu jej genetycznej kontroli u pszenicy, w tym regulacji wysokości rośliny, może być trudne. Proponowano, że

cechy takie mogą być kontrolowane nawet przez 150 genów (Muhammad i in., 2021). Susza może wpływać również na inne cechy określające architekturę roślin.

W eksperymentach prowadzonych podczas realizacji niemiejszej pracy zaobserwowano również zmiany w powierzchni liści, jako efekt aklimatyzacji, ale w mniejszym stopniu potwierdzono wpływ suszy na ich liczbę, która prawdopodobnie może być warunkowana genetycznie. Aklimatyzacja do suszy możliwa jest poprzez plastyczną modyfikację struktury liści, zmniejszenie szerokości i długości liści, przekroju wiązek przewodzących, szczególnie ksylemu, ale jednocześnie zwiększenie liczby wiązek przewodzących i liczby aparatów szparkowych (Wyka i in., 2019). Na podstawie tych wyników postulowano o występowanie umiarkowanego fakultatywnego kseromorfizmu u zbóż (jęczmienia; Wyka i in., 2019). Należy jednak podkreślić, że cechy takie jak sucha masa, długość pędu głównego, liczba pędów i liści mogą być ze sobą skorelowane zarówno genetycznie, jak i fizjologicznie. Wiele cech morfologicznych roślin jest kontrolowanych przez geny, które mogą wpływać na różne aspekty wzrostu i rozwoju jednocześnie. Przykładem mogą być analizy przeprowadzone przez Li i in. (2018b), w trakcie których zidentyfikowano geny odpowiedzialne zarówno za wzrost pędu, jak i produkcję liści u roślin *Arabidopsis*. W analizach potwierdzono, że niektóre geny mogą mieć wielokrotne funkcje, wpływając na różne cechy morfologiczne rośliny. Wzrost i rozwój roślin są również regulowane na poziomie wielu wspólnych mechanizmów fizjologicznych (wspólnie genetycznie regulowanych), takich jak fotosynteza, oddychanie, alokacja energii i składników odżywczych oraz metabolizm hormonów roślinnych. Te mechanizmy mogą wpływać na wielkość rośliny (suchą masę), ale również na ilość i długość pędów i liści podczas warunków suszy. Prace przeprowadzone przez Zhang i in. (2019), pokazują, że hormony roślinne (np. auksyny, cytokininy) mają kluczowy wpływ na rozwój pędów, liści oraz inne cechy morfologiczne poprzez regulację ekspresji wspólnych genów i metabolizmu roślin. Dlatego należy mieć na względzie genetyczne balansowanie poszczególnych mechanizmów roślinnych w warunkach suboptymalnych. Rośliny mogą dostosowywać swoje cechy morfologiczne do warunków środowiskowych za pośrednictwem określonych i specyficznych wzorców korelacji między różnymi cechami. Ta kompleksowość utrudnia selekcję roślin wrażliwych i tolerancyjnych w hodowli, pomimo, że cechy te mogą być modyfikowane przez selekcję hodowlaną (Rebetzke i in., 2016). Jeżeli cechy morfologiczne stanowią wyznacznik selekcji, należy zatem brać pod uwagę ich ograniczone zastosowanie i potrzebę wsparcia selekcji innymi, bardziej miarodajnymi metodami. Jest to tym bardziej istotne, że plastyczność cech morfologicznych podlega jeszcze modyfikacji dodatkowych czynników środowiskowych. Stwierdzono w niemiejszej pracy, że o ile w niskiej temperaturze powietrza i suszy, genotypy

wrażliwe charakteryzowało mniejsze lub większe obniżenie wszystkich parametrów morfologicznych względem genotypów tolerancyjnych, to w warunkach wysokiej temperatury powietrza, susza powodowała ten sam typ reakcji, jednak o zdecydowanie mniej wyraźnym efekcie genotypowym. Długość pędu głównego obniżała się wprawdzie średnio o 33%, jednak rośliny wrażliwe i tolerancyjne różniły się jedynie o 7% w kontekście zmian długości pędu. Liczba pędów bocznych i całkowita liczba liści nie zmieniała się znacząco w warunkach suszy w wysokiej temperaturze powietrza dla obu grup roślin. Natomiast sucha masa pędów obniżała się średnio o 36 %, a różnica pomiędzy roślinami wrażliwymi i tolerancyjnymi wynosiła 8,5%.

Obniżenie suchej masy i powierzchni wegetacyjnej roślin prowadzi w dalszej konsekwencji do upośledzenia rozwoju organów generatywnych i plonowania roślin. W warunkach suszy w niskiej temperaturze powietrza relatywnie silnie modyfikowane były cechy morfologiczne części generatywnej roślin, zarówno w kontekście bezwzględnego obniżenia parametrów w reakcji na stres, jak i w kontekście rozróżnienia genotypów wrażliwych i tolerancyjnych. Genotypy wrażliwe charakteryzowało zmniejszenie długości kłosa o 32,1% i genotypy tolerancyjne o 16,5%. Liczba pięterek kłosa zmniejszała się odpowiednio 16,3% i 4,8%, masy ziarniaków 88,5% i 54,9%, liczby ziarniaków 86,6% i 49,9%. Jednak reakcje roślin były znacząco różne w warunkach suszy w wysokiej temperaturze powietrza (późna wiosna). Genotypy wrażliwe charakteryzowało zwiększenie długości kłosa o 8,2%, genotypy a tolerancyjne obniżenie o 6%. Liczba pięterek kłosa obniżała się odpowiednio o 2,8% i 11,4%, masa ziarniaków o 16% i 18,7%, liczba ziarniaków o 19,3 i 25,9%. Niemniej, masa ziarniaków i ich liczba były cechami ograniczonymi najsilniej w fazie wzrostu generatywnego w warunkach suszy w obu zakresach temperaturowych, co potwierdziły bardzo wysokie współczynniki korelacji wyliczone dla DSI (DSI DW i DSI GY) i komponentów plonu, szczególnie GY i NoG. Podobne wyniki badań innych autorów wykazują, że efekty te są powszechne i susza prowadzi do zmniejszenia liczby i wielkości ziaren, co bezpośrednio przekłada się na obniżenie plonu (Tatar i in., 2020; Mahdy i in., 2022). Charakterystykę fenologiczną plonu ziarna, przeprowadzono dla genotypów pszenicy chlebowej w stresie związanym z niedoborem wody i stwierdzono, że susza prowadziła do zmniejszenia plonu, masy tysiąca ziaren, masy kłosów, wielkości ziarniaków oraz stosunku szerokości do długości ziarna w porównaniu z warunkami optymalnego nawodnienia (Darzi Ramandi i in., 2018). W przypadku suszy występującej na etapie wzrostu wegetacyjnego, powyższe cechy determinuje następczy efekt suszy, w tym poziom akumulacji biomasy. Linie pszenicy o wysokiej zawartości węglowodanów rozpuszczalnych w wodzie miały podobne lub wyższe plony w porównaniu z liniami o niskiej zawartości węglowodanów. Cechą istotnie różnicującą

linie pszenicy o wysokiej zawartości węglowodanów, była niższa liczba ziarniaków w kłosie, ale wyższa masa pojedynczego ziarniaka (Dreccer i in., 2009). Podobną zależność stwierdzono w regionach półsuchych; plonowanie pszenicy zależało w sposób bardziej istotny od zawartości węglowodanów w łodydze niż od poziomu bieżącej fotosyntezy i asymilatów. Ilość rezerw w łodydze obniżyła się w czasie suszy z 413 do 281 mg i jednocześnie była dodatnio skorelowana z obniżeniem plonu ziarna z 4,6 do 2,5 t ha⁻¹. Genotypowe różnice w procentowym udziale zapasów pędów i w plonie ziarna były istotne zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia (zmiany od 19,1 do 53,6%) i w warunkach suszy (zmiany od 36,6 do 65,4%) (Ehdaie i in., 2008). W przypadku pszenicy zdolność do przechowywania i wykorzystania węglowodanów rozpuszczalnych w wodzie (produktów fotosyntezy fazy wegetatywnej) stanowi zatem pożądaną cechę, która przyczynia się do umiarkowanej przewagi plonotwórczej pomimo niższej liczby ziaren.

Rozpatrując różnice wpływu suszy w zależności od temperatury, należy zauważyć, że warunkach wczesnej wiosny susza spowodowała silniejsze obniżenie liczby pędów (a zatem liczby kłosów i całkowitą liczbę ziarniaków) roślin wrażliwych na stres w porównaniu do roślin tolerancyjnych. Natomiast susza w warunkach późnej wiosny nie wpłynęła na obniżenie liczby pędów. Termin siewu pszenicy, jako rośliny dnia długiego ma wpływ na jej pokrój. Pszenica wysiana wczesną wiosną wytwarza większą liczbę pędów bocznych i kłosów, co przekłada się na ostateczny plon ziarna. Natomiast późny wysiew ziarna, gdy liczba godzin światła w ciągu doby jest wyższa, stymuluje rośliny do szybszego kwitnienia i wydania plonu (Świętochowski i in., 1996). Można zatem stwierdzić, że różnice w liczbie liści i pędów roślin, a także plonie roślin kontrolnych, rosnących podczas wczesnej i późnej wiosny wynikają w pewnym stopniu z terminu prowadzenia doświadczeń. Kolejnym czynnikiem determinującym plon pszenicy jest gęstość siewu (gęstość ładu). Wraz z zmniejszeniem odległości pomiędzy roślinami zmniejsza się liczba pędów i kłosów (Jaksińska i Kotecki, 2003). W doświadczeniach prezentowanych w niniejszej pracy, rośliny wysiewane były stosunkowo gęsto (dziewięć ziarniaków x doniczka⁻¹), co mogło mieć wpływ na niskie ograniczenie liczby kłosów. Rozpatrując wpływ temperatury na poziom różnic w morfologii roślin podczas suszy, można przytoczyć analizy plonowania pszenicy twardej w warunkach śródziemnomorskich. Plon ziarna w chłodniejszych warunkach był głównie determinowany masą ziarna, podczas gdy struktura kłosów wpływała na zmiany plonowania w cieplejszym klimacie (Del Moral i in., 2003). Natomiast, strategią przetrwania stresu suszy szczególnie w warunkach wysokiej temperatury, jest przyspieszone wydanie plonu (tzw. mechanizm unikania), jako efekt przekierowania energii do procesów przyspieszających osiągnięcie dojrzałości ziarna (Fang i Xiong, 2015; Gupta i in., 2020). Udowodniono, że nawet

krótkotrwałe działanie wysokiej temperatury (3 godziny w temperaturze 35 °C) na rośliny przed rozpoczęciem kwitnienia istotnie przyspiesza dojrzewanie i jednocześnie redukuje plon (Talukder i in., 2014). Qaseem i in. (2019) wykazali również, że stres spowodowany wysoką temperaturą wpływa na obniżenie masy i liczby ziarniaków, a połączenie suszy i wysokiej temperatury pogłębia negatywne skutki stresu. Co istotne, podobnie jak w przypadku badań prezentowanych w niniejszej pracy, efekty kompensacyjne pomiędzy składnikami plonu są zatem prawie nieobecne w chłodniejszym środowisku, w przeciwieństwie do warunków wysokiej temperatury (Del Moral i in., 2003). Stąd możliwe jest lepsze rozróżnienie cech plonowania roślin wrażliwych i tolerancyjnych w warunkach suszy w niższej temperaturze, aniżeli selekcja roślin w warunkach suszy, której towarzyszy wysoka temperatura powietrza.

W literaturze podkreślana jest również rola systemu korzeniowego w determinacji plonu w warunkach suszy ((Chen i in., 2021b). Zmniejszenie długości korzeni, ich suchej masy skorelowane zostało z obniżeniem długości kłosa, masy kłosa, liczby ziaren w kłosie i masy 1000 ziaren. Dodatkowo stwierdzono, że długość korzenia była ściśle skorelowana z akumulacją skrobi (Chen i in., 2021b). Odmiany pszenicy ozimej charakteryzujące się większą masą korzeni i ich zagęszczeniem w warstwach gleby charakteryzuje zazwyczaj wyższy plon ziarna w warunkach umiarkowanego stresu suszy, w tym szczególnie masa tysiąca ziaren (Fang i in., 2017). Jednocześnie stwierdzono, że poprawa wzrostu korzeni poprzez egzogenne traktowanie wysiewanych ziarniaków 1 mM arginina może przyczynić się do lepszego plonowania. Stosowanie argininy wydłużało korzenie roślin o 48,3% i zwiększało świeżą masę korzeni o 110,8%, a jednocześnie wpływało na zwiększenie liczby liści, świeżej masy pędów, chlorofilu *a*, chlorofilu *b* i karotenoidów, syntezy rozpuszczalnych cukrów, proliny, wolnych aminokwasów, fenoli i flawonoidów (w zakresie zmian cech od 11 do 140 %) (Hussein i in., 2022).

6.5. Intensywność stresu suszy modyfikuje efektywność fotosyntezy

Reakcje fizjologiczne roślin uprawnych, w tym fotosynteza, podlegają modyfikacjom ze względu na długość trwania suszy lub jej intensywność wyrażoną w obniżeniu potencjału wodnego gleby. Intensywność suszy jest jednym z najważniejszych czynników, które determinują kierunek zmian w procesach metabolicznych roślin, a ostatecznie wzrost i plonowanie roślin. Wyniki uzyskane w niniejszej pracy wskazują, że optymalnym modelem doświadczalnym był poziom suszy w zakresie około 35% wilgotności gleby. W tych warunkach większość parametrów opisujących poszczególne etapy fotosyntezy w przeliczeniu

na centrum aktywne RC było skorelowane z wskaźnikami wrażliwości na suszę (zarówno w kontekście DSI DW dedykowanemu wzrostowi wegetacyjnemu, jak DSI GY określającemu rozwój organów generatywnych).

Dla roślin wrażliwych w pierwszym tygodniu suszy stwierdzono bardziej efektywne funkcjonowanie fotosyntezy (ABS, TRo, ETo) na poziomie pojedynczych centrów aktywnych, ale zmniejszoną efektywność fotosyntetyczną całej powierzchni próbki oraz zwiększone rozpraszanie nadmiaru energii wzbudzenia (DIO/RC oraz DIO/CSm). Susza na poziomie 55% i 15% polowej pojemności gleby nie różnicowała znacząco genotypów wrażliwych i tolerancyjnych; w pierwszym przypadku, jako rezultat wciąż wystarczającej ilości wody do wzrostu i rozwoju roślin, w drugim przypadku ze względu na przekroczenie progu wrażliwości nawet w przypadku genotypów tolerancyjnych. Zbieżne wyniki otrzymali również inni autorzy. Przy optymalnym nawilżeniu (75-80% pojemności polowej), pszenica wykazywała najwyższą aktywność fotosyntetyczną oraz zawartość chlorofilu, co sprzyjało wzrostowi biomasy i plonu ziarna. Parametry fluorescencji chlorofilu *a*, takie jak Fv/Fm, utrzymywały się na wysokim i stabilnym poziomie, zwykle około 0,8 - 0,85 (Flexas i in., 2004). Natomiast susza krótkotrwała lub o niskiej intensywności (55-60% pojemności polowej) prowadziła do zamknięcia aparatów szparkowych, co ograniczało dostępność CO₂ niezbędnego do fotosyntezy i prowadziło do redukcji efektywności fotosyntezy. Jednak rośliny mogły nadal efektywnie wykorzystywać dostępne zasoby wody, w wyniku czego obserwowano jedynie umiarkowany spadek plonów (Lawlor, 2002; Abid i in., 2016; Khalil i in., 2020). Pod wpływem suszy o średniej intensywności (30-50% pojemności polowej) różne gatunki roślin mają obniżone parametry fluorescencji chlorofilu *a* jako efekt zmniejszonej efektywności fotosyntetycznej i zwiększonego stresu oksydacyjnego (Chaves i in., 2003). Często obserwowana jest zwiększona produkcja osmolitów, takich jak prolina i cukry, co pomaga w ochronie przed stresem suszy (Gregorova i in., 2015). Susza umiarkowana wpływa również na ekspresję genów związanych z reakcją na stres, w tym genów kodujących białka szokowe i enzymy antyoksydacyjne, co pomaga roślinom przetrwać okresy umiarkowanego niedoboru wody (Shinozaki i Yamaguchi-Shinozaki, 2007). W warunkach skrajnej suszy (20-30% pojemności polowej) znacznie obniża się aktywność fotosyntetyczna, zawartość chlorofilu i aktywność enzymów antyoksydacyjnych, co prowadzi do wzrostu stresu oksydacyjnego, uszkodzeń struktur fotosyntetycznych, w tym chloroplastów, wyczerpania zasobów węglowodanów i znacznych strat plonów (Mittler, 2002; Farooq i in., 2009). Parametry fluorescencji chlorofilu *a*, takie jak Fv/Fm, drastycznie spadają, wskazując poważne uszkodzenia aparatu fotosyntetycznego i możliwe procesy degradacji chlorofilu (Almeselmani

i in., 2011). Rośliny ryżu poddane trzystopniowemu stresowi suszy (-10 kPa, -25 kPa, -40 kPa) przez 15 dni zmniejszały akumulację suchej masy w łodygach i liściach. Łagodna i umiarkowana susza zwiększyła jednak efektywność translokacji suchej masy, podczas gdy silny stres suszy w dużym stopniu ograniczył akumulację i translokację suchej masy. Duża ilość suchej masy pozostawała w organach wegetatywnych. W efekcie nastąpiło znaczące zmniejszenie stopnia wypełnienia ziaren i masy tysiąca ziaren. Stres suszy spowodował również pogorszenie jakości ziarna, poprzez zmiany aktywności syntazy skrobi i enzymów odpowiedzialnych za strukturę rozgałęzioną cząsteczek skrobi. W warunkach stresu suszy obniżyła się zawartość amylozy i zwiększyła się synteza amylopektyny, szczególnie w ziarnach gorszej jakości (Wang i in., 2022c). Stres suszy o różnej intensywności może również zmieniać w specyficzny sposób gospodarkę hormonalną. Wraz z obniżaniem objętościowej wilgotności gleby z 65% do 45% w okresie 14 dni wzrastał poziom kwasu abscysynowego (ABA) oraz salicylowego (SA), co sugerowało ich rolę w regulacji reakcji na stres. Słabszy stres indukował akumulację ABA jedynie w łodygach, podczas gdy silniejszy stres suszy spowodował akumulację ABA w liściach flagowych, co wygenerowało zintegrowaną reakcję przyspieszonego dojrzewania ziarniaków (Duvnjak i in., 2023).

W powyższych badaniach wykorzystano klasyfikację na warunki optymalnego nawodnienia i trzy typy suszy (susza o niskiej intensywności, susza umiarkowana, susza skrajna), podobny podział zastosowano w niniejszej pracy. Należy jednak zaznaczyć, że w warunkach rolniczej uprawy pszenicy, w oparciu o wskaźniki fotosyntezy i przewodnictwa szparkowego, oraz mając na uwadze długość okresu suszy, proponowana była klasyfikacja suszy na pięć głównych etapów: brak suszy, łagodna, umiarkowana, ciężka i ekstremalna susza rolnicza (Zhang i in., 2022). Wraz z wydłużaniem okresu suszy obserwowane jest zaostrzenie jej efektów, w tym na poziomie fotosyntezy i opisujących jej efektywność paramentów fluorescencji chlorofilu *a*. Podczas eksperymentów w niniejszej pracy, po trzecim tygodniu stwierdzono zarówno zmniejszoną absorpcję fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC) jak i na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej (ABS/CSm, TRo/CSm), obniżoną efektywność transportu wybitych elektronów, szczególnie na poziomie pojedynczego centrum aktywnego (ETo/RC) i maksymalnej wydajności PSII (Fv/Fm). Wyniki jednoznacznie wskazują, że efekt jest silniejszy również w konsekwencji wydłużania okresu suszy.

6.6. Kompozycja grzybów i bakterii jest zmodyfikowana w ryzosferze pszenicy różniącej się stopniem wrażliwości na suszę.

W poprzednich rozdziałach zaznaczono znaczenie systemu korzeniowego w kontekście wzrostu i plonowania roślin w warunkach suszy. Wskazano, że architektura systemu korzeniowego odpowiada za efektywne pobieranie wody z gleby i stabilizację plonów w warunkach stresu suszy. Dlatego selekcja roślin tolerancyjnych na suszę powinna uwzględniać architekturę systemu korzeniowego, w tym rośliny o korzeniach zarówno głębokich, jak i rozgałęzionych w całym profilu glebowym. Cechy korzenia, takie jak długość, głębokość i gęstość struktury, powinny być rozpatrywane jednocześnie z cechami determinującymi wzrost części nadziemnych. Jednakże, funkcjonowanie systemu korzeniowego jest silnie zależne od warunków glebowych: biochemicznych, fizycznych oraz biologicznych. Bioróżnorodność mikroorganizmów ryzosfery odgrywa kluczową rolę w interakcji z korzeniami, a dalej zdrowiu i produktywności roślin uprawnych, szczególnie w warunkach stresów abiotycznych, takich jak susza. W obliczu globalnych zmian klimatycznych i rosnącej częstości występowania ekstremalnych warunków pogodowych, zrozumienie mechanizmów, które umożliwiają roślinom przetrwanie w trudnych warunkach, staje się coraz bardziej istotne. Ryzosfera, będąca strefą intensywnej interakcji między korzeniami roślin a mikroorganizmami glebowymi, stanowi dynamiczne środowisko, w którym mikroorganizmy mogą wspierać rośliny w adaptacji do suszy. Analizy wzorców organizmów glebowych, w tym bakterii i grzybów, z uwzględnieniem różnic w liczebności i różnorodności, wskazały obecność 10^5 do 10^9 komórek bakterii na gram gleby i 10^6 do 10^7 komórek grzybów na gram gleby, w zależności od żyzności gleby i sposobu jej uprawy (Kaczmarek, 1984; Fierer i in., 2009; Polyanskaya i in., 2016; Cozzolino i in., 2021; Nwokoro i Ekwem, 2021). Wcześniejsze badania wielu autorów wykazały, że bioróżnorodność mikroorganizmów ryzosfery może znacząco wpływać na zdolność roślin do przetrwania w warunkach suszy. Na przykład, niektóre bakterie promujące wzrost roślin (PGPR), takie jak *Pseudomonas* sp. i *Bacillus* sp., są znane z zdolności do zwiększania dostępności wody i składników odżywczych dla roślin poprzez różne mechanizmy, w tym solubilizację fosforu i produkcję egzopolisacharydów (Ansari i in., 2021; Sidorova i Kuchko, 2023). Ponadto, grzyby endofityczne, takie jak *Trichoderma* spp., mogą zwiększać odporność roślin na stres poprzez poprawę struktury gleby i zwiększenie efektywności pobierania wody (He i in., 2022).

Dlatego w kolejnych etapach prac przedstawionych w niniejszej rozprawie przeprowadzono dokładną charakterystykę aktywności biologicznej ryzosfery pszenicy jarej. W ramach

eksperymentów stwierdzono: 1/ zmiany w liczbie mikroorganizmów ryzosferowych w warunkach suszy; oraz 2/ zmiany w składzie jakościowym mikroorganizmów ryzosfery pszenicy w zależności od stopnia wrażliwości genotypów na stres suszy glebowej, w tym korelację z wskaźnikiem wrażliwości roślin na suszę DSI.

Badania wykazały, że w większości przypadków liczba mikroorganizmów w ryzosferze pszenicy zwiększała się w warunkach suszy w porównaniu do warunków optymalnego nawodnienia; szczególnie dotyczyło to grzybów, odnotowano wzrost ilościowy grzybów nawet o 800%. Jednakże, liczba mikroorganizmów glebowych, takich jak grzyby i bakterie, jest silnie zależna od genotypu pszenicy. Na przykład, genotypy odporne na suszę mogą sprzyjać wzrostowi specyficznych mikroorganizmów wspierających i jako sprzężenie zwrotne, mikroorganizmy mogą wspierać odporność roślin na stres suszy (Poudel i in., 2021; Kaya i in., 2023; Nguyen i in., 2024). W ramach prowadzonych analiz prezentowanych w niniejszej pracy, stwierdzono różnice składu mikroorganizmów w ramach interakcji z indywidualnym genotypem. Silniejszy wzrost liczby bakterii obserwowano w ryzosferze genotypów SMJ 2115 i Sharki oraz grzybów w ryzosferze genotypów SMJ 2115 i Telimena. Jednakże, tylko w przypadku liczby bakterii istniała korelacja z typem roślin w kontekście ich odpowiedzi na suszę; w ryzosferze genotypów tolerancyjnych stwierdzono większą liczbę bakterii ryzosferowych niż w ryzosferze genotypów wrażliwych. Takiego trendu nie obserwowano dla grzybów, pomimo znaczącego wzrostu ich liczebności w warunkach suszy. Zarówno bakterie i grzyby ryzosfery mogą odgrywać istotną rolę w odporności roślin na suszę, ale mechanizmy ich działania się różnią. W przypadku bakterii, określone metabolity, fitohormony, osmolity i substancje tworzące biofilmy, lotne substancje organiczne, enzymy antyoksydacyjne, i inne, mogą chronić rośliny w sposób bardziej specyficzny przed stresem oksydacyjnym wywołanym przez suszę i w sposób bardziej indywidualny wywoływać reakcje roślin na te czynniki chemiczne (Niranjan Raj i in., 2006). Interakcje pomiędzy bakteriami i ryzosferą roślin mogą również wpływać na modyfikacje epigenetyczne w genomie roślin. Niektóre pożyteczne bakterie mogą zwiększać w sposób specyficzny wzrost roślin tolerancyjnych na suszę w wyniku metylacji DNA epigenomu i modyfikacji histonów (Poudel i in., 2021; Kaya i in., 2023). Stwierdzono również, że bakterie ryzosfery pszenicy były bardziej wrażliwe na zmniejszenie zawartości wody w glebie niż grzyby (Azarbad i in., 2018), co może potwierdzać zarówno wyniki dotyczące mniejszej modyfikacji liczby bakterii w glebie pszenicy podczas suszy, jak i może wskazywać na większą specyfikę ich działania. Mechanizmy interakcji roślin z grzybami są niejednokrotnie wielopoziomowe i obejmują np. symbiotyczne relacje z korzeniami roślin, zwiększenie dostępności wody i składników odżywczych dla roślin

poprzez rozwój rozgałęzionych struktur grzybni; produkcję polisacharydów, które mogą zwiększać stabilność agregatów glebowych i poprawiać retencję wody w glebie (Niranjan Raj i in., 2006). Grzyby mogą zatem wpływać na odporność roślin w sposób bardziej uniwersalny. Stwierdzono, że mechanizmy te mogą wspomagać wzrost roślin oraz ich odporność na stres, przeciwdziałać chorobom, zwiększać odporność roślin na stresy abiotyczne, w tym suszę (Terrer i in., 2016; Begum i in., 2019).

Jednakże wpływ obu grup mikroorganizmów (bakterii i grzybów) na odporność roślin względem suszy może być zależy od bardzo wielu czynników, takich jak rodzaj gleby, jej skład chemiczny, system uprawy i warunków środowiska, rodzaj rośliny, rodzaj odpowiedzi fenotypowych i biochemicznych na suszę oraz skład towarzyszącego mikrobiomu glebowego, właściwości mikroorganizmów, ich metabolizmu, zdolności biochemicznej modyfikacji środowiska w kontekście cech korzystnych dla roślin (Agoussar i in., 2021; Ahlawat i in., 2021; Breitreuz i in., 2021; Fang i in., 2023a, 2023b). Dlatego też w kolejnych etapach pracy określono właściwości mikroorganizmów, izolowanych z ryzosfery genotypów pszenicy, które różniły się istotnie wrażliwością na stres suszy glebowej.

Scharakteryzowane szczepy bakterii określono jako szczepy pożyteczne pod względem cech metabolicznych dla interakcji z ryzosferą pszenicy w warunkach suszy. Bakterie miały cechy funkcjonalne, które mogą zwiększać dostępność składników glebowych dla roślin (rozpuszczania chityny koloidalnej, związków fosforu i związków żelaza), jak również mogą wspomagać rośliny w ochronie przed czynnikami patogennymi (*Phytophthora cactorum*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium oxysporum*, *Verticillium dahliae*). Rozpuszczanie związków występujących w glebie (i w mniejszym stopniu ochrona przed patogenami) w sposób szczególny dotyczyło bakterii rozwijających się w okresie suszy w ryzosferze genotypów tolerancyjnych. Stwierdzono zatem dla scharakteryzowanych szczepów z ryzosfery roślin tolerancyjnych większą „specjalizację metaboliczną”. Istnieje szereg doniesień literaturowych wskazujących na specjalizację szczepów bakterii w rozpuszczaniu związków chemicznych i ich wpływu na rośliny. Szczep *Streptomyces roseocinereus* MS1B15, bakterie ryzosferowe *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas fluorescens* oraz *Bacillus megaterium*, wykazywały zdolność do rozpuszczenia związków fosforu i produkcji sideroforów, co poprawiało wzrost jęczmienia i pomidora oraz różnorodność mikrobiologiczną ryzosfery (Scagliola i in., 2016; Chouyia i in., 2020). Rzadko jednak wskazany jest związek specjalizacji bakterii z klasyfikacją poziomu odporności roślin. Przykładem takich zależności jest praca wskazująca (pośrednio), że różnorodność bakterii w ryzosferze trzciny cukrowej zmniejszała się pod wpływem suszy, a bakterie specyficznie tolerujące suszę były bardziej obfite w przypadku genotypów

tolerancyjnych. W ryzosferze odmiany tolerancyjnej ZZ9 dominowały bakterie z klasy *Bacilli*, które były pozytywnie skorelowane jedynie z poziomem fosfatazy kwaśnej. Natomiast, genotypy roślin wrażliwych na suszę GT39 wykazywały większą zmienność w strukturze społeczności bakteryjnych w porównaniu do genotypów tolerancyjnych ZZ9. W ryzosferze GT39 dominowały bakterie z rzędu *Actinobacteria*, które były pozytywnie skorelowane z poziomami fosfatazy kwaśnej i proteaz w glebie (Liu i in., 2021). Odpowiada to uzyskanym wynikom w niniejszej pracy. Bakterie ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę wykazywały większe spektrum cech metabolicznych; szczególnie szczepy izolowane z ryzosfery genotypu Telimena (genotyp najbardziej wrażliwy na suszę z całej grupy). Przykładem może być jeden z szczepów wyizolowany z ryzosfery genotypu Telimena (TES5B7), który wykazywał potencjał do rozpuszczania wszystkich związków i antagonizm względem wszystkich patogenów. Analizy pozwoliły na identyfikację bakterii z dwóch rodzajów: *Bacillus* i *Streptomyces* w ryzosferze pszenicy wrażliwej i tolerancyjnej na suszę. Pozytywna interakcja tych bakterii została określona dla różnych gatunków roślin. Szczepy *Bacillus altitudinis* DT-89 i *Bacillus paramycooides* DT-113, izolowane z gleby pszenicy, wykazywały zdolność do rozpuszczania fosforanów, produkcji sideroforów, eksopolisacharydów, amoniaku, kwasu indoliloctowego (IAA), cytokinin oraz zwiększały tolerancję na suszę pszenicy poprzez modyfikację zawartości chlorofilu, proliny i aktywności enzymów antyoksydacyjnych (Yadav i in., 2022). Szczepy *Bacillus* poprawiały również tolerancję roślin kukurydzy na suszę poprzez zwiększenie pobierania jonów K^+ i P^+ , akumulację proliny oraz zmniejszenie aktywności peroksydazy askorbinianowej i reduktazy glutationowej (Moreno-Galván i in., 2020). Wprowadzenie do uprawy pszenicy mikroorganizmów *Streptomyces pactum* Act12 zwiększało odporność roślin na suszę poprzez zwiększenie długości korzeni, zawartości cukrów rozpuszczalnych, zmniejszenie zawartości dialdehydu malonowego (MDA) oraz podniesienie ekspresji genów związanych z odpornością na suszę (Li i in., 2020). Rodzaj *Streptomyces* produkuje kwasy pteridowe, które indukują ekspresję genów oraz odpowiedzi aklimatyzacyjne na stres solny i suszę w roślinach *Arabidopsis* (Yang i in., 2023). *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 produkuje substancje osmotycznie czynne, takie jak prolina, polisacharydy i ektoiny, zwiększające zdolność ryżu do adaptacji do suszy i zasolenia poprzez poprawę efektywności fotosyntezy, podwyższenie potencjału osmotycznego tkanek, indukcję systemu antyoksydacyjnego oraz ekspresję genów związanych z odpowiedzią na stres (Niu i in., 2022).

Podobnie, scharakteryzowane grzyby określono jako pożyteczne pod względem interakcji z ryzosferą pszenicy w warunkach suszy. Odporność grzybów na zasolenie była determinowana genotypem pszenicy, w ryzosferze której grzyby rozwijały się podczas suszy. Ograniczenie wzrostu grzybów na pożywkach z dodatkiem NaCl obserwowano dla szczepów izolowanych

z genotypów: Telimena (genotyp najbardziej wrażliwy na stres suszy) > Sharki > SMJ 2115 (SMJ 2115 genotyp najbardziej tolerancyjny na suszę). Zatem wydaje się, że odporność grzybów na zasolenie jest określona przez interakcje z roślinami o określonej charakterystyce i potencjale tolerancji stresu suszy. Rzeczywiście, stwierdzono, że genotypy pszenicy twardej o większej tolerancji na zasolenie wykazywały wyższą aktywność mikrobiologiczną w ryzosferze, co sugeruje specyficzną interakcję między korzeniami roślin a mikroorganizmami glebowymi w warunkach stresu solnego (Boudabbous i in., 2022). Genotypy pszenicy różniły się składem chemicznym ryzosfery (wyższe stężenia Na, K, Mg i P w ryzosferze), co wpływało na tolerancję stresów abiotycznych, w tym tolerancję na suszę i zasolenie (Ahlawat i in., 2024). Najliczniejszym rodzajem zidentyfikowanych grzybów był *Penicillium* sp, którego występowanie stwierdzono w warunkach kontrolnych w ryzosferze genotypów tolerancyjnych (SMJ 2115, Sharki). Grzyby tego rodzaju jako jedyne rosły w najwyższym zasoleniu pożywki, co sugeruje bardzo wysoką odporność na stesy abiotyczne. Udowodniono, że grzyby *Penicillium brevicompactum* i *Penicillium chrysogenum* stymulują wzrost biomasy korzenia i pędów truskawek rosnących w warunkach suszy, a także zwiększają przeżywalność roślin w stresie suszy. Mechanizmem odpowiedzialnym za ten efekt było zmniejszenie peroksydacji lipidów, zwiększenie poziomu proliny oraz zmiany w aktywności enzymów antyoksydacyjnych (Morales-Quintana i in., 2022). Badania Morsy i in. (2020) wykazały, że pomidory inokulowane *Penicillium chrysogenum* charakteryzowała zwiększona tolerancja na suszę jako wynik zwiększenia biomasy korzeni. Pozytywny wpływ *Penicillium* sp. na rośliny może też wynikać z zwiększenia produkcji giberelin (Khan i Lee, 2013), dużej zdolności do rozpuszczania fosforu, cynku i potasu (Whitelaw, 1999; Richardson i in., 2011), bądź antagonizmu względem patogenów (Abro i in., 2019). W prezentowanej pracy, zidentyfikowano ponadto pojedyncze szczepy *Trichoderma* sp., *Trichoderma koningiopsis*, wyizolowane odpowiednio z ryzosfery genotypów Sharki i Goplana, oraz *Cladosporium* sp. i *Clonostachys* sp. wyizolowane z ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę, odpowiednio Goplany i Telimeny. Grzyby rzędu *Trichoderma*, jak np. *Trichoderma longibrachiatum* mogą przyczyniać się do przetrwania stresu suszy przez rośliny. W badaniach Yu i in. (2023a) inokulacja sosny Massona grzybem *Trichoderma longibrachiatum* przyczyniła się do zwiększenia pobierania azotu, fosforu i potasu przez rośliny, a w konsekwencji oddziaływała pozytywnie na wzrost roślin w warunkach suszy. Ponadto inokulacja przyczyniła się do zwiększenia bioróżnorodności pożytecznych mikroorganizmów w glebie. Natomiast *Trichoderma parareesei* wspomagał wzrost rzepaku w warunkach stresu suszy poprzez wzrost ekspresji genów, związanych z wytwarzaniem hormonów roślinnych takich jak etylen czy

ABA. *Trichoderma parareesei* wykazywał także właściwości antagonistyczne przeciwko grzybom i lęgniowcom (Poveda, 2020). Analogicznie, w przypadku *Cladosporium* sp. i *Clonostachys* sp. stwierdzono pożyteczny wpływ na rośliny. Zastosowanie *Cladosporium oxysporum* zintensyfikowało wzrost *Haloxylon scoparium* w suszy o średniej i dużej intensywności (Li i in., 2019), natomiast *Clonostachys rosea* stymulowało rozwój korzeni pomidora w efekcie zwiększonej produkcji IAA (Han i in., 2022). Inokulacja szczepem *Clonostachys rosea* IK726 spowodowała zwiększenie świeżej masy roślin o 20% oraz gwarantowała ochronę przeciwko nicieniom redukując ich liczebność o 40 - 73% (Iqbal i in., 2018).

6.7. Pożyteczne bakterie glebowe wpływają na kinetykę fotosyntezy, promują wzrost i rozwój pszenicy rosnącej w warunkach suszy.

Bakterie glebowe, a także grzyby mikoryzowe, coraz częściej są rozpatrywane jako ekologiczny zamiennik nawozów sztucznych, tzw. bionawozy, które w mniejszym stopniu wywierają presję na środowisko, aniżeli nawozy syntetyczne (Raklami i in., 2019). Ponadto wielokrotnie stwierdzono pozytywny wpływ mikroorganizmów na środowisko glebowe. Bakterie izolowane z stanowisk o wysokim zanieczyszczeniu gleby mogą być wykorzystywane do przygotowania konsorcjów mikroorganizmów przydatnych do oczyszczania środowiska z wysokiego stężenia metali ciężkich (Kalitkiewicz i Kępczyńska, 2008). Wskazane zostało, że efektem zastosowania bakterii nie jest obniżenie akumulacji metali ciężkich w roślinie, ale najprawdopodobniej zmniejszenie stresu wynikającego z ich toksyczności (Liu i in., 2022). Wiele prac naukowych wskazuje, że aktywność mikroorganizmów glebowych sztucznie inokulowanych wpływa również na produktywność, wzrost roślin, a także na odporność na stesy biotyczne i abiotyczne (Pešaković i in., 2013; Sinclair i in., 2014; Derkowska i in., 2015a; Sowik i in., 2016; Mikiciuk i in., 2019). Efekt ten może być związany z pozytywnym wpływem mikroorganizmów na proces fotosyntezy. Badania prowadzone w ramach niniejszej pracy potwierdziły tą tezę. Uzyskane wyniki, wskazują na: 1/ pozytywny wpływ konsorcjów mikroorganizmów pożytecznych, pochodzących z stanowisk suchych i półpustynnych (znajdujących się w zasobach SymbioBank-u) na pszenicę jara, jej efektywność fotosyntezy, parametry wzrostu (części wegetatywne) i rozwoju (części generatywne); 2/ umiarkowaną korelację wskaźnika wrażliwości pszenicy na suszę DSI, parametrów fotosyntezy, wzrostu i rozwoju z typem zastosowanych mikroorganizmów.

W ramach prezentowanych badań, korzystną modyfikację fotosyntezy na poziomie transportu elektronów, gęstości centrów reakcji aparatu fotosyntetycznego, efektywności ogólnego funkcjonowania PSII, rozpraszania nadmiaru energii wzbudzenia, stwierdzono po suplementacji roślin mikroorganizmami, zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia jak i warunkach suszy. W badaniach Mikiciuk i in. (2019) autorzy obserwowali również wzrost parametrów fluorescencji chlorofilu *a* takich jak Fv/Fm oraz PI_{ABS}, jako efekt wyższej sprawności fotosyntezy po zastosowaniu biopreparatu, zawierającego szczep bakterii *Bacillus amyloliquefaciens* IT45. Zhao i in. (2023) odnotowali zwiększenie wydajności fotosyntezy w granicach od 10,9% do 31,7% po zastosowaniu bakterii glebowych wiążących azot, rozpuszczających związki fosforu, produkujących fitohormony oraz produkujących deaminazę ACC, w porównaniu do roślin nieinokulowanych. Badania prowadzone na roślinach tytoniu w warunkach suszy wykazały natomiast, że inokulacja pożytecznymi mikroorganizmami spowodowała 33,4% wzrost wydajności PSII przy jednoczesnym zwiększeniu akumulacji osmolitów i zwiększeniu aktywności enzymów antyoksydacyjnych (Begum i in., 2022). Podobny efekt zastosowania pożytecznych mikroorganizmów obserwowano u orzecha włoskiego poddanego trzem różnym intensywnościom suszy. W warunkach kontrolnych i słabej suszy nie obserwowano wpływu pożytecznych mikroorganizmów na zwiększenie efektywności fotosyntezy, natomiast w warunkach średniej intensywności i silnej suszy rośliny inokulowane charakteryzowała istotnie wyższa intensywność fotosyntezy netto (Liu i in., 2023). Zastosowanie bakterii ryzosferowych powodowało również zwiększenie zawartości chlorofilu w truskawkach (Mikiciuk i in., 2019), ziemniakach (Batoool i in., 2020), czy tytoniu (Begum i in., 2022), czego konsekwencją było zwiększenie absorpcji światła, efektywności transformacji energii wzbudzenia oraz separacji ładunków w kompleksie fotosyntetycznym (Wang i Grimm, 2021). W badaniach prezentowanych w niniejszej pracy, efekt suplementacji na wzrost efektywności fotosyntezy był jednak kilkakrotnie większy dla roślin rosnących w warunkach stresu suszy względem roślin rosnących w optymalnej wilgotności gleby. Łagodzenie stresu suszy było efektywne w równym stopniu dla wszystkich genotypów pszenicy, niezależnie od ich wrażliwości na suszę, wyznaczoną na podstawie wskaźnika DSI. Dlatego, stosowanie pożytecznych mikroorganizmów może być szczególnie korzystne dla utrzymania lub zwiększenia parametrów fotosyntezy w warunkach suboptymalnych i wydaje się, że mechanizmy indukowane obecnością pożytecznych mikroorganizmów w ryzosferze roślin są stosunkowo uniwersalne. Szczególne znaczenie może mieć zatem suplementacja prewencyjna roślin wrażliwych na suszę dla podtrzymania odpowiedniego poziomu asymilatów w warunkach suszy.

Efektywna fotosynteza potencjalnie gwarantuje akumulację biomasy części wegetatywnych roślin oraz lepsze plonowanie. Działanie i stosowanie bakterii dla efektywnej stymulacji wzrostu roślin udowodniono dla wielu gatunków roślin, w tym pszenicy (Upadhyay i Singh, 2015; Raklami i in., 2019), kukurydzy (Pereira i in., 2020), ryżu (Liu i in., 2022), truskawek (Mikiciuk i in., 2019), żurawiny (Derkowska i in., 2015b), czy bobu (Raklami i in., 2019). W badaniach prezentowanych w niniejszej pracy potwierdzono, że zastosowanie konsorcjów mikroorganizmów pożytecznych, które oryginalnie izolowane były ze stanowisk pustynnych, półpustynnych i zasolonych, poprawiło parametry morfologiczne roślin, zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i w warunkach suszy. Można zatem wnioskować, że bakterie w wyniku interakcji z korzeniami roślin, lub poprzez wzbogacenie gleby w metabolity, modyfikowały istotnie cechy nadziemnej części wegetatywnej rośliny. Suplementacja, która była wykonana podczas siewu i wzrostu wegetacyjnego, wpłynęła najsilniej na zwiększenie wysokości pędu oraz suchej masy roślin. Zakres zmian był silniejszy w warunkach optymalnego nawodnienia (7,36% - 250%) niż suszy (-18,2% - 80,7%) dla genotypu tolerancyjnego, natomiast wpływ suplementacji mikroorganizmów na liczbę liści odnotowano szczególnie dla roślin wrażliwych. Podczas doświadczenia kontrolowano wpływ pożywki, w której zawieszono bakterie, weryfikując wyniki uzyskane dla roślin suplementowanych wodą, pożywką bez mikroorganizmów i mikroorganizmami zawieszonymi w pożywce. Wynik jednoznacznie wskazywał na znaczący efekt obecności bakterii jako aktywnego lub pośredniego stymulatora i znacznie mniejszego wpływu samych składników pożywki. Według Raklami i in. (2019) inokulacja pożytecznych mikroorganizmów w uprawie bobu i pszenicy twardej powodowała zwiększenie suchej masy roślin, kłosów i korzeni oraz liczby liści w zakresie 12% - 40%. Aplikacja bakterii glebowych w połączeniu z grzybami mikoryzowymi, dawała najlepszy efekt stymulujący; parametry wzrostu zwiększały się do poziomu 87% - 293%. Raheem i in. (2018) odnotowali również istotne zwiększenie długości pędu w warunkach suszy glebowej po inokulacji roślin bakteriami *Bacillus amyloliquefaciens* S-134.

Suplementacja roślin konsorcjami pożytecznych mikroorganizmów (wykonana w fazie wzrostu wegetatywnego) wpłynęła również następczo na cechy organów generatywnych i komponenty plonu, zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i w warunkach suszy. Najsilniejsze pozytywne efekty suplementacji odnotowano jako zmiana liczby ziarniaków w kłosie oraz ich masa; w warunkach kontrolnych parametry zwiększały się odpowiednio o 33% - 234% i 32% - 292%, natomiast w warunkach suszy 9% - 176% i 20% - 190%. W badaniach prezentowanych w niniejszej pracy, odnotowano również istotne wydłużenie kłosów badanych genotypów pszenicy, rosnących w warunkach kontrolnych

i suszy (wzrost odpowiednio o 17-61% i 15-66%). Sugeruje to wpływ mikroorganizmów na lepsze funkcjonowanie roślin i metabolizm sprzyjający akumulacji biomasy i asymilatów w formie dostępnej podczas formowania kłosów i następnie wypełniania ziarniaków. Takie wnioski są zgodne z badaniami Raheem i in. (2018); autorzy odnotowali wydłużenie kłosów pszenicy o 34% po zastosowaniu *Bacillus muralis* D-5 i *Enterobacter aerogenes* S-10 w warunkach silnej suszy (10% polowej pojemności wodnej gleby). Upadhyay i Singh (2015) udowodnili, że zastosowanie izolatu *Bacillus subtilis* SU47 zwiększyło plon pszenicy o 17,8% w porównaniu do roślin nieinokulowanych. Natomiast w badaniach Arzanesh i in. (2011) obserwowano pozytywny wpływ *Azospirillum lipoferum* na plon w trakcie suszy umiarkowanej i silnej (50 i 25% pojemności polowej). Szczep o największym spektrum działania, udostępniający roślinom najwięcej azotu, rozpuszczający fosfor, produkujący auksyny i mający aktywność deaminazy ACC, spowodował wzrost plonu o 43% i 109% w suszy umiarkowanej i silnej. Zastosowanie analiz fluorescencji chlorofilu *a* jako wysokoprzepustowego fenotypowania polowego pszenicy twardej wykazało różnice genetyczne w cechach fotosyntetycznych indukowanych pod wpływem suszy. Pozytywny wpływ suplementacji mikroorganizmami na generatywne cechy roślin i plon był bezpośrednio efektem poprawy wydajności fotosyntetycznej (Santoyo i in., 2021). Suplementacja pomidorów w fazie wzrostu konsorcjami bakterii probiotycznych *Pseudomonas* sp. poprawiła różnorodność i skład mikrobiomu ryzosfery roślin. Zmiany w różnorodności społeczności rezydentnych oraz zwiększenie liczebności rzadkich taksonów prowadziło do poprawy cech generatywnych i wyższych plonów pomidorów (Hu i in., 2021). Konsorcja bakteryjne *Chryseobacterium* odgrywały kluczową rolę w promowaniu wzrostu roślin i poprawie jakości plonu poprzez poprawę aktywności mikrobiologicznej i dostępności składników odżywczych w glebie (Teheran-Sierra i in., 2021). Podobnie inokulacja soi konsorcjami mikroorganizmów, w tym *Bradyrhizobium* spp. i *Bacillus subtilis*, zwiększyła zawartość azotu, fosforu oraz wydajność fotosyntezy, co prowadziło do wyższych plonów i lepszej jakości nasion (Moretti i in., 2020).

Na tym etapie doświadczeń prezentowanych w niniejszej pracy identyfikacja mechanizmu działania bakterii nie była jednoznaczna, jednakże stosując bakterie, które izolowane były z ekstremalnych środowisk, takich jak pustynie, półpustynie i stanowiska zasolone, można się spodziewać unikalnych cech, które umożliwiają im przetrwanie w trudnych warunkach. Po aplikacji do gleby mogą one wspomagać wzrost i rozwój roślin uprawnych poprzez różne mechanizmy opisane powyżej, jak również dodatkowe, takie jak produkcja osmoregulantów (np. trehalozy), czy specyficznych metabolitów indukujących nabytą systemową odporność w roślinach (Nadeem i in., 2020). Ponadto, mikroorganizmy zastosowane w pracach

badawczych niniejszej rozprawy (*Bacillus* sp., *Microbacterium* sp., *Pantoea* sp.) charakteryzuje szeroki zakres zdolności do zwiększania dostępności wody i składników odżywczych dla roślin. *Bacillus* sp., jak opisano w szczegółach powyżej, indukuje w glebie różne mechanizmy, w tym, modyfikuje poziom fosfatazy kwaśnej i proteaz, umożliwia solubilizację fosforu, produkuje egzopolisacharydy, siderofory, deaminazę ACC, amoniak, fitohormony (kwas indoliloctowy, cytokininy) itp. (Scagliola i in., 2016; Moreno-Galván i in., 2020; Liu i in., 2021; Zhao i in., 2023). Podobne cechy były obserwowane dla *Microbacterium* sp. (Soni i in., 2014; Samayoa i in., 2020; Swiontek Brzezinska i in., 2022) oraz *Pantoea* sp. (Chen i in., 2017; Bhise i Dandge, 2019; Trifi i in., 2020; Qadir i in., 2022). Nawet 50-64% istotnych metabolitów roślinnych może podlegać zmianom pod wpływem inokulacji korzeni bakteriami. Jednym z ważniejszych szlaków metabolicznych, który podlega modyfikacjom pod wpływem zastosowania bakterii ryzosferowych jest szlak fenylopropanoidowy, a modyfikacja jego poszczególnych gałęzi przy zastosowaniu PGPR regulowała wzrost roślin (promowanie lub redukcja wzrostu). Podobnie spowodowane aplikacją PGPR, zmniejszenie produkcji flawonoidów u *Arabidopsis* wiązało się z wzmożeniem wzrostu roślin (Jeon i in., 2022).

Stwierdzono niewielki efekt specyfiki działania konsorcjów w kontekście zarówno warunków nawodnienia (optymalne nawodnienie *versus* susza) jak i interakcji z roślinami (genotypy wrażliwe *versus* tolerancyjne na suszę). Najbardziej uniwersalne wydaje się być konsorcjum mikroorganizmów KSB2, skomponowane z różnych szczepów rodzaju *Bacillus*. Suplementacja roślin konsorcjum KSB2 wpłynęła bowiem najsilniej na zwiększenie parametrów podczas wzrostu wegetatywnego w warunkach optymalnego nawodnienia zarówno dla roślin wrażliwych jak i tolerancyjnych na suszę. W warunkach suszy, najodpowiedniejsze wydaje się być stosowanie konsorcjum KSB1, skomponowanego z szczepów rodzajów *Bacillus* i *Microbacterium*, ze względu na najsilniejszą poprawę kondycji wszystkich roślin w fazie wegetacyjnej. Natomiast rozpatrując kontekst genotypowy, obserwowano wyższe plonowanie, w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy, roślin z grupy wrażliwych na stres suszy po zastosowaniu konsorcjum KSB1, oraz roślin z grupy tolerancyjnych po zastosowaniu KSB2 i KSB3 (KSB3 – konsorcjum skomponowane z dwóch szczepów *Pantoea* sp.). Należy jednak podkreślić, że analizując wartości względne; wszystkie konsorcja wpływały w większym stopniu na rośliny z grupy roślin tolerancyjnych.

6.8. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na efektywność fotosyntezy, wzrost i rozwój części nadziemnych roślin w warunkach suszy.

W kolejnym etapie badań określono istotny wpływ natywnych mikroorganizmów ryzosfery roślin pszenicy jarej (genotypów tolerancyjnych i wrażliwych) na kształtowanie cech roślin w warunkach stresu suszy, w tym fotosyntezę, parametry wzrostu (części wegetatywne) i rozwoju (części generatywne). Zastosowanie konsorcjów mikroorganizmów, skomponowanych w różnym układzie z rodzajów: *Bacillus* sp. i *Streptomyces* sp., poprawiło efektywność procesu fotosyntezy w warunkach optymalnego nawodnienia i warunkach suszy. Indukcja specyficznych mechanizmów fotosyntetycznych, była zależna od genotypu, rodzaju mikroorganizmów oraz ich pochodzenia.

Najbardziej uniwersalne w warunkach suszy było konsorcjum K4, zawierające *Bacillus licheniformis* i *Streptomyces* sp., izolowane z ryzosfery genotypu tolerancyjnego SMJ 2115. Suplementacja spowodowała podwyższenie ogólnej sprawności fotosyntezy, głównie dzięki podwyższonej liczbie centrów aktywnych i większej efektywności transportu elektronów dla obu genotypów tj. wrażliwego na suszę Telimena i tolerancyjnego na suszę Sharki. Nieoczekiwanym wynikiem jest, że w żadnym przypadku nie otrzymano pozytywnego wpływu po suplementacji prostej tj. po zastosowaniu konsorcjum pochodzącego z tej samej rośliny (np. suplementacja roślin genotypu tolerancyjnego Sharki izolatami pochodzącymi z ryzosfery Sharki, czy suplementacja roślin genotypu wrażliwego Telimena izolatami pochodzącymi z ryzosfery Telimena). Można zatem postawić wniosek, że natywne mikroorganizmy nie zmieniają znacząco warunków środowiska glebowego i interakcji z ryzosferą, z której pochodzą, co częściowo było sugerowane również przez innych autorów (Rudgers i Orr, 2009; Pineda i in., 2013; Armada i in., 2018; Bickford i in., 2022). Wniosek wydaje się potwierdzać fakt, że pozytywne oddziaływanie na rośliny tolerancyjne Sharki miało konsorcjum K2, stanowiące izolaty z ryzosfery genotypu wrażliwego Telimena (trzy szczepy *Streptomyces* sp.); oraz że pozytywne oddziaływanie na rośliny genotypu wrażliwego Telimena miały konsorcja K1, stanowiące izolaty z ryzosfery genotypu wrażliwego Goplana (*Bacillus* sp. i *Bacillus subtilis*) i K3, stanowiące izolaty z ryzosfery genotypu tolerancyjnego Sharki (*Bacillus megaterium* i *Streptomyces* sp.). Pomimo, że dla ostatecznego wnioskowania niezbędne są dalsze badania, które powinny obejmować większą grupę roślin i mikroorganizmów, można założyć tezę, że mikroorganizmy, które nie są natywne dla ryzosfery roślin mogą indukować ich specyficzne odpowiedzi. Taki wniosek pośrednio jest wzmocniony obserwacjami Stefan i in. (2021); odnotowano 15-35% wzrost plonowania roślin rosnących na glebie o wyższej

bioróżnorodności bakterii glebowych. Należy jednocześnie zauważyć, że w niniejszej pracy, izolaty były selekcionowane na pożywkach o wysokim stężeniu NaCl i scharakteryzowane pod kątem ich pozytywnego wpływu na rośliny (eksperymenty opisane w rozdziale 4.6.2. *Charakterystyka izolatów bakterii względem cech korzystnych dla roślin*). Stąd ich efektywność oddziaływania może być stosunkowo wyższa niż w naturalnym środowisku, gdzie stanowią komponent większej grupy mikroorganizmów. Dlatego, można założyć, że nawet suplementacja mikroorganizmami wyselekcjonowanymi z ryzosfery genotypów wrażliwych na suszę może pozytywnie oddziaływać na rośliny. Wyniki analizy sekwencjonowania wysokoprzepustowego 16S rRNA pozwoliły na stwierdzenie, że społeczność bakteryjna odmiany trzciny cukrowej wrażliwej na suszę zmieniła się bardziej pod wpływem suszy niż odmiany odpornej na suszę (Liu i in., 2021), a stres suszy glebowej wpływał na reakcję mikrobioty bakteryjnej i grzybowej (zwiększanie liczby bakterii odpornych na suszę) silniej niż genotyp rośliny (Azarbad i in., 2020). Oba wnioski pozwalają na podsumowanie, że ostateczny efekt działania mikroorganizmów pożytecznych jest wypadkową wielu czynników, w tym historii wzrostu mikroorganizmów w glebie.

Istotna jest również reakcja w kontekście typu rośliny. Genotyp tolerancyjny na suszę pozytywnie reagował na suplementację mikroorganizmami pożytecznymi z ryzosfery pszenicy w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy, podczas gdy genotyp wrażliwy jedynie w warunkach suszy. Ma to swoje uzasadnienie, rozpatrując efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnego nawodnienia genotypów wrażliwych, opisaną w pierwszych eksperymentach niniejszej rozprawy. Genotypy potencjalnie wrażliwe na suszę charakteryzowała relatywnie wyższa efektywność fotosyntezy na poszczególnych poziomach oraz konsekwentnie relatywnie wyższy przyrost suchej biomasy w nadziemnych organach wegetatywnych i plonu ziarna, w porównaniu do genotypów tolerancyjnych (niezależnie od warunków temperaturowych). Oznacza to optymalne lub maksymalne parametry, które nie mogą już teoretycznie być podwyższone w warunkach optymalnego nawodnienia. Pomimo, że suplementacja mikroorganizmami genotypu wrażliwego Telimena wpływała na podwyższenie parametrów absorpcji energii i przepływu przechwytywanej energii wzbudzenia przez PSII w wyniku zwiększenia sprawności pojedynczego centrum aktywnego, to jednak podwyższony poziom rozpraszania nadmiaru energii nieprzechwyconej przez centra reakcji prowadził do zmniejszenia ogólnej sprawności fotosyntezy. Inaczej przedstawiała się sytuacja genotypów tolerancyjnych (relatywnie niższa efektywność fotosyntezy w warunkach optymalnego nawodnienia, która teoretycznie może zostać podwyższona przez suplementację mikroorganizmami) oraz wzrost roślin w warunkach suszy (wszystkie parametry obniżone

przez stres abiotyczny, których podwyższenie po zastosowaniu pożytecznych mikroorganizmów gwarantuje lepsze funkcjonowanie roślin w warunkach stresu abiotycznego). Dodatkowym argumentem są wyniki wskazujące wpływ zastosowanych konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów na parametry wzrostu roślin. Suplementacja genotypu Sharki odniosła pozytywny skutek w warunkach kontrolnych, zwiększając długość kłosa, masę ziarniaków i ich liczbę, i w warunkach suszy wpływając na wydłużenie kłosa. Genotyp Telimena po suplementacji wykazywał brak zmian lub obniżenie parametrów plonu, co wskazywało, że zwiększenie parametrów fotosyntezy, było niewystarczające dla zwiększenia plonu, a jedynie do utrzymania na poziomie roślin kontrolnych.

6.9. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na morfologię korzeni w warunkach suszy glebowej.

Zastosowanie bakterii ryzosferowych oddziałuje na morfologię całych roślin, w tym również korzeni. Według Grover i in. (2021) PGPR promują skrócenie korzenia głównego, natomiast zwiększają liczebność lub/i długość korzeni bocznych, w celu usprawnienia pobierania wody z gleby. Podobnie, Ambreetha i in. (2018) odnotowali spadek długości korzeni ryżu inokulowanych szczepem *Bacillus altitudinis* FD48, ale jednocześnie bakterie promowały wzrost takich parametrów jak maksymalna liczba korzeni, liczba korzeni bocznych, powierzchnia, objętość oraz średnica korzeni. Ponadto zauważono, że inokulacja spowodowała wzrost stężenia IAA w korzeniach badanych roślin (auksyny stymulują wzrost korzeni), za co dopowiedziana była zmiana w ekspresji genów regulujących poziom auksyn (Ambreetha i in., 2018). Natomiast cytokiny produkowane przez bakterie ryzosferowe, wykazywały efekt hamujący elongację korzeni przy jednoczesnym promowaniu ich rozgałęziania (wzrostu korzeni bocznych, Grover i in., 2021). W badaniach prezentowanych w niniejszej pracy, w większości przypadków mikroorganizmy wpływały słabiej na rozwój korzeni genotypu tolerancyjnego Sharki. Natomiast suplementacja konsorcjami ryzosferowymi genotypu wrażliwego Telimena wpłynęła na polepszenie parametrów wzrostu korzeni. Najbardziej efektywne w warunkach suszy wydaje się być konsorcjum K1, stanowiące izolaty mikroorganizmów ryzosfery genotypu wrażliwego Goplana (*Bacillus* sp. i *Bacillus subtilis*) oraz K3, stanowiące izolaty mikroorganizmów ryzosfery genotypu tolerancyjnego Sharki (*Bacillus megaterium* i *Streptomyces* sp.). Te same konsorcja były również najbardziej efektywne w stymulowaniu procesu fotosyntezy genotypu Telimena. Zwiększenie długości korzeni (np. 9-20% genotypu Telimena i 4-6% genotypu Sharki) przy zastosowaniu konsorcjów

mikroorganizmów nie jest powszechnie opisane w literaturze; zazwyczaj obserwuje się skrócenie korzeni kosztem wzrostu ich gęstości, czy średnicy. Jednak, obserwowano wydłużenie korzeni pszenicy po zastosowaniu *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus pumilus*, *Exiguobacterium aurantiacum* i *Bacillus* sp. 12D6 ((Jochum i in., 2019; Nawaz i in., 2020a) oraz korzeni kukurydzy po suplementacji *Bacillus* sp. 12D6 oraz *Enterobacter* sp. 16i (Jochum i in., 2019). Zastosowanie konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych w warunkach optymalnego nawodnienia zwiększyło średnicę korzeni obu genotypów pszenicy (31-84% i 10-19% odpowiednio dla Telimeny i Sharki), natomiast w suszy wyłącznie wrażliwego genotypu Telimena (o 10-25%). W przypadku objętości, świeżej masy i pola powierzchni korzeni inokulacja konsorcjami ryzosferowymi miała również genotypowo zależny skutek, mianowicie wzrost i spadek parametrów morfologicznych korzenia, odpowiednio dla wrażliwego i tolerancyjnego genotypu pszenicy. Taki trend zmian utrzymywał się niezależnie od warunków wzrostu roślin. Otrzymane wyniki sugerują, że zastosowanie bakterii ryzosferowych jest szczególnie istotne dla roślin o wyższej wrażliwości na suszę. Natomiast genotypy tolerancyjne nawet bez polepszenia niektórych parametrów morfologicznych korzenia są w stanie przetrwać stres w stosunkowo dobrej kondycji. Istnieje też możliwość, że genotypy tolerancyjne czerpią korzyści z inokulacji bakteriami ryzosferowymi na innym poziomie niż modyfikacja korzenia, np. poprzez modyfikację ekspresji genów, produkcję hormonów wzrostu czy oligosacharydów, zwiększających dostępność wody w glebie.

6.10. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na bioróżnorodność gleby, w tym kolonizację korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi

Arbuskularne grzyby mikoryzowe (AMF), które tworzą symbiotyczne relacje z korzeniami roślin, są znane z zdolności do poprawy pobierania składników odżywczych przez rośliny oraz zwiększania ich odporności na stresy biotyczne i abiotyczne (Varinderpal-Singh i in., 2020; Ma i in., 2021). Kolonizacja korzeni przez AMF jest procesem złożonym, który może być modyfikowany przez obecność i aktywność innych mikroorganizmów w ryzosferze (Varinderpal-Singh i in., 2020). Wpływ wybranych mikroorganizmów ryzosfery pszenicy jarej na bioróżnorodność gleby, w kontekście kolonizacji korzeni przez AMF, stanowić może jeden z mechanizmów, który leży u podstaw zdrowia gleby i zwiększenia produktywności roślin. Wyniki uzyskane w niniejszej pracy wskazują, że zastosowanie konsorcjów pożytecznych mikroorganizmów, które były izolowane z ryzosfery pszenicy, selekcyjonowane i scharakteryzowane pod kątem ich właściwości (opisane powyżej w rozdziale 5.6.2.5. *Wpływ*

suplementacji mikroorganizmami na kolonizację korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi), poprawiają nie tylko parametry wzrostu korzeni roślin, ale również kształtują mikoryzę w systemie korzeniowym pszenicy.

W większości przypadków zastosowane mikroorganizmy wpływały na podwyższenie frekwencji struktur mikoryzowych w systemie korzeniowym i intensywność mikoryzowej kolonizacji systemu korzeniowego. Inokulacja roślin pożytecznymi mikroorganizmami, może prowadzić do poprawy różnych parametrów mikoryzy. Udowodniono, że bakterie PGPR mogą wspierać kolonizację korzeni przez AMF, co prowadzi do wyższego odsetka korzeni z obecnymi strukturami mikoryzowymi (Vessey, 2003; Giovannini i in., 2020), liczby i gęstości grzybnii w korzeniach (Chenchouni i in., 2020), częstotliwość kolonizacji (F) (Boenel i in., 2023), intensywność kolonizacji (M) (Abdelhameid i El-Shazly, 2020). Może to skutkować zwiększeniem efektywności pobierania składników odżywczych przez rośliny lub poprawą ich odporności na stresy abiotyczne, jak susza. Przykładowo, stwierdzono, że współinokulacja AMF i bakterii *Bacillus megaterium* zwiększa aktywność fosfatazy w glebie, co poprawia efektywność wykorzystania azotu przez rośliny kukurydzy (Ganugi i in., 2022) lub współinokulacja AMF i bakterii *Rhizobacteria* zwiększa zawartość glomaliny w glebie, co poprawia wykorzystanie wody przez rośliny (Aalipour i in., 2021). Jednakże, w eksperymentach wykonanych w ramach niniejszej pracy, suplementacja mikroorganizmami nie różnicowała intensywności kolonizacji korzeni arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi w kontekście warunków nawodnienia (optymalnego nawodnienia *versus* suszy) i wrażliwości genotypów na suszę (Sharki i Telimena). Mechanizmy są zatem relatywnie uniwersalne. Podobny brak zależności stwierdzono np. dla pomidorów; inokulacja drożdżami glebowymi (*Candida aff. ralunensis*; *Candida sake*; *Lachancea nothofagi* i *Candida oleophila*) i arbuskularnymi grzybami mikoryzowymi (*Funneliformis mosseae*) poprawiła plon pomidorów, niezależnie od poziomu nawadniania gleby (Boenel i in., 2023).

Efekt kolonizacji był jednak zależny od rodzaju konsorcjum. Najsilniejszy efekt odnotowano przy zastosowaniu konsorcjów K2 zawierającego trzy szczepy bakterii z rodzaju *Streptomyces* sp. oraz K3 zawierającego *Bacillus megaterium*, w połączeniu z *Streptomyces* sp. Zastosowanie konsorcjum K2 spowodowało zwiększenie ilości struktur mikoryzowych w korzeniach od 106% (dla Telimena) do 150% (dla Sharki) w warunkach optymalnego nawodnienia oraz odpowiednio o 167 do 177% w warunkach suszy. Natomiast konsorcjum K3 zwiększało mikoryzę odpowiednio o 75% do 106% w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy. Wydaje się, że efekt może być zależny od większej różnorodności składu mikroorganizmów w konsorcjum pod względem ilościowym, bądź jakościowym (K2

skomponowane było z trzech szczepów *Streptomyces*, natomiast K3 zawierało szczepy bakterii z dwóch rodzajów tj. *Bacillus* i *Streptomyces*) lub specyficznie z obecności bakterii z rodzaju *Streptomyces*. Badania pokazują, że suplementacja gleby bardziej bogatymi konsorcjami mikroorganizmów, obejmującymi różnorodne rodzaje bakterii, ma korzystniejszy wpływ na mikoryzę korzeni. Garcia i in. (2016) stwierdzili, że inokulacja mieszanką różnych bakterii PGPR zwiększyła intensywność kolonizacji AMF w porównaniu do inokulacji pojedynczymi szczepami, a mechanizm obejmował wpływ na rośliny np. lepsze pobieranie fosforu przez rośliny (Egamberdieva i in., 2017) lub wpływ na grzyby mikoryzowe np. produkcję specyficznych metabolitów, które stymulują wzrost grzybni i kolonizację korzeni (Cardinale i in., 2015). Podobnie, według Sharma i in. (2020) bakterie z rodzaju *Streptomyces* poza pozytywnym wpływem na rośliny w kontekście ochrony przed patogenami i regulacji wzrostu roślin, istotnie zwiększają kolonizację korzeni przez grzyby mikoryzowe w rolniczych uprawach roślin. Promowanie zwiększenia struktur mikoryzowych w korzeniach roślin uprawnych pod wpływem inokulacji *Streptomyces* zachodzi poprzez różnorodne interakcje chemiczne i biologiczne, które wspierają rozwój zarówno roślin, jak i grzybów, i było udowodnione dla sorga (Abdel-Fattah i Mohamedin, 2000), bobu (El-Sayed i in., 2002), pomidora (Tokala i in., 2002). W badaniach przeprowadzonych przez Keller i in. (2006) scharakteryzowano auxofuran, substancję produkowaną przez szczep bakterii *Streptomyces* AcH 505, odpowiedzialną za promowanie wzrostu grzybów. Jednocześnie, Saharan i Nehra (2011) wykazali, że *Streptomyces* sp. produkuje antybiotyki, które znacząco zmniejszają populację patogenów glebowych i zwiększają kolonizację korzeni przez AMF w roślinach uprawnych. Frey-Klett i in. (2007) udowodnili, że *Streptomyces* mogą produkować substancje wspomagające wzrost AMF, takie jak witaminy czy hormony, oraz wspierać metabolizm grzybów poprzez dostarczanie specyficznych metabolitów.

Pomimo braku zależności genotypowej w warunkach stresu suszy, należy dodatkowo zauważyć, że w warunkach kontrolnych silniejszy efekt suplementacji uzyskano dla genotypu tolerancyjnego na stres suszy Sharki (wzrost o 142 i 55% przy zastosowaniu odpowiednio K2 i K3), natomiast w warunkach stresu suszy dla genotypu wrażliwego Telimeny (wzrost o 147 i 73% przy zastosowaniu odpowiednio K2 i K3). Wyniki potwierdzają wcześniej opisane efekty specyficznej modyfikacji parametrów związanych z wzrostem genotypu wrażliwego w suszy. Dlatego poznanie interakcji roślina-gleba-mikroorganizmy może prowadzić do opracowania nowych strategii zarządzania w rolnictwie, które wspierają zrównoważone praktyki uprawy oraz ochronę zasobów glebowych.

6.11. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na profil transkryptomu korzeni roślin w warunkach suszy glebowej

Efektywność działania konsorcjów mikroorganizmów na rośliny jest wypadkową różnorodności mikrobiologicznej oraz genetycznej roślin. Kombinacje tych czynników prowadzić mogą do zróżnicowanych odpowiedzi na poziomie molekularnym, szczególnie w stresie abiotycznym jakim jest susza. Skutkuje to zwiększeniem lub zmniejszeniem ekspresji kluczowych genów związanych z różnymi reakcjami metabolicznymi, fizjologicznymi i aklimatyzacyjnymi roślin. W kontekście genetycznym, ekspresja genów w odpowiedzi na kolonizację przez mikroorganizmy może dostarczyć cennych informacji o mechanizmach molekularnych leżących u podstaw tych interakcji oraz nowych markerach genetycznych dla selekcyjnej hodowli roślin. Analizy zaprezentowane w ramach niniejszej rozprawy, koncentrowały się na wpływie suplementacji dwóch genotypów pszenicy jarej, tolerancyjnego i wrażliwego na stres suszy (Telimena i Sharki) konsorcjami mikroorganizmów ryzosferowych (K2 i K3), izolowanych z ryzosfery tych samych genotypów roślin (suplementacja prosta i krzyżowa), na ekspresję genów w korzeniach roślin. Badania wykazały, że profil transkryptomu w korzeniach pszenicy jarej może być regulowany w zależności od rodzaju stosowanych konsorcjów ryzosferowych mikroorganizmów oraz genotypów roślin. Generalnie, suplementacja mikroorganizmów w warunkach suszy spowodowała znaczne zróżnicowanie ekspresji 58 175 genów, co podkreśla złożoność i zakres odpowiedzi roślin na interakcje z mikroorganizmami ryzosferowymi.

W literaturze niejednokrotnie wskazywano, że różne konsorcja mikroorganizmów mogą mieć zdolność do specyficznej modulacji ekspresji genów w pszenicy jarej. Na przykład, konsorcja zawierające bakterie promujące wzrost roślin (PGPR), takie jak *Azospirillum* czy *Pseudomonas*, zwiększały ekspresję genów związanych z obroną przed stresem oksydacyjnym oraz syntezą białek szoku cieplnego (Bhattacharyya i Jha, 2012). Z drugiej strony, konsorcja zawierające grzyby mikoryzowe, takie jak *Glomus*, mogły bardziej skutecznie regulować geny związane z gospodarką wodną i transportem jonów, co jest kluczowe w warunkach suszy (Smith i Read, 2008). Do analiz w niniejszej pracy wybrano konsorcjum K2, stanowiące izolaty ryzosfery genotypu wrażliwego Telimena (trzy szczepy *Streptomyces* sp.) i K3 (stanowiące izolaty genotypu tolerancyjnego Sharki (*Bacillus megaterium* i *Streptomyces* sp.) ze względu na ich różne działanie na poziomie korzeni roślin pszenicy: 1/ konsorcja miały skład zróżnicowany względem rodzajów mikroorganizmów (K2 wyłącznie *Streptomyces* sp., K3 *Streptomyces* sp. i dodatkowo *Bacillus* sp.); 2/ konsorcja miały najsilniejszy wpływ na korzenie

roślin i mikoryzę (spośród 4 konsorcjów: K1 – K4); 3/ konsorcjum K2 wydaje się być bardziej funkcjonalnie uniwersalne, a K3 specyficzne względem genotypów wrażliwych (Telimena) w warunkach suszy; 4/ konsorcja w ograniczony sposób wpływają na rośliny, gdy suplementacja jest prosta i w znacznie silniejszy pozytywny sposób, gdy suplementacja jest prowadzona krzyżowo.

Rozpatrując suplementację konsorcjum K3 względem K2 stwierdzono zwiększenie ekspresji 627 genów (DEG; ang. *Differentially Expressed Genes*) dla obu genotypów Sharki i Telimeny. W najliczniejszej grupie DEG, stwierdzono geny odpowiedzialne za transport przez błonę za pośrednictwem: 1/ kanałów potasowych, transporterów potasowych; 2/ białek zawierających domenę transportera ABC; 3/ białek zawierających domenę transbłonową transportera aminokwasów; czy 4/ dwukierunkowego transportera cukru SWEET. Geny te kodują białka, które są kluczowe dla dostarczania substratów, metabolitów oraz substancji regulujących do różnych procesów fizjologicznych w komórkach roślinnych dla poprawy wzrostu, zdrowia i odporności roślin. Potas jest jednym z najważniejszych makroelementów niezbędnych do prawidłowego funkcjonowania roślin, a kanały potasowe i transportery potasowe są odpowiedzialne za regulację homeostazy jonowej, osmoregulacji oraz funkcji aparatów szparkowych. Ich indukcja na poziomie transkryptomu może sugerować adaptacje rośliny do lepszego pobierania i zarządzania potasem (Gierth i Mäser, 2007). Transportery ABC (ang. *ATP-binding cassette*) są zaangażowane w transport szerokiego zakresu substratów (Kang i in., 2010b); a geny kodujące te transportery pośredniczą w regulacji mechanizmów odpowiedzialnych za usuwanie toksyn, transport hormonów wzrostu lub metabolitów wtórnych, które wspierają wzrost i odporność rośliny. Transportery aminokwasów są natomiast kluczowe dla dystrybucji i homeostazy aminokwasów w komórkach roślinnych, a podwyższona ekspresja ich genów wskazuje na zwiększone zapotrzebowanie na aminokwasy lub adaptacje do lepszego zarządzania zasobami azotu (Tegeder i Rentsch, 2010), w tym jako efekt korzystnych interakcji rośliny z mikroorganizmami ryzosferowymi metabolizującymi związki azotu. Transportery cukru z rodziny SWEET są zaangażowane w dystrybucję i mobilizację cukrów w roślinie (Chen i in., 2012). Są to kluczowe procesy dla dostarczania energii i substratów do różnych procesów metabolicznych, wzrostowych i rozwojowych, w tym w warunkach stresu i intensywnego wzrostu wspieranego przez mikroorganizmy. Kolejna, licznie reprezentowana grupa DEG o podwyższonej ekspresji dla obu genotypów, była przypisana do odpowiedzi aklimatyzacyjnych i obronnych przed stresem oksydacyjnym. W grupie tej zidentyfikowano geny kodujące: 5/ peroksydazę; 6/ białka szoku cieplnego Hsp 70 kDa, Hsp 26 kDa, Hsp 90 kDa; 7/ białka zawierające domenę sHsp (tzw. małe białko szoku

cieplnego). Suplementacja roślin konsorcjami mikroorganizmów zwiększała ekspresję genów kodujących peroksydazy, odpowiedzialne za oksydacyjną detoksykację komórkową i procesy kataboliczne nadtlenu wodoru. Peroksydaza odgrywa istotną rolę w odporności na stres oksydacyjny i integralność ścian komórkowych (Wang i in., 2023). Peroksydazy klasy III są zaangażowane w procesy lignifikacji, kluczowe dla wzmocnienia struktur komórek roślinnych i zwiększenia odporności na stresy mechaniczne (w tym patogeny; Tugbaeva i in., 2022). Mikroorganizmy symbiotyczne, takie jak *Trichoderma harzianum* i *Streptomyces microflavus*, mogą indukować ekspresję genów kodujących peroksydazy w roślinach i silniejsze odpowiedzi obronne w roślinach (Prigigallo i in., 2023). Natomiast, białka szoku cieplnego spełniają różne funkcje w organizmie roślinnym, między innymi są obecne przy fałdowaniu białek, zapobiegając wystąpieniu błędów w tym procesie, mają zdolności naprawy uszkodzonych białek lub usuwają białka, których uszkodzenia są zbyt poważne (Sterck i in., 2007; Davoudi i in., 2022). Małe białka szoku cieplnego (sHsp) biorą udział w ochronie substancji wrażliwych na temperaturę przed denaturacją i agregacją białek pod wpływem stresu cieplnego (Siddique i in., 2008), a mikroorganizmy glebowe (drożdże) indukują ekspresję małych HSP i zwiększają odporność roślin na stres (Zhang i in., 2023b). sHsp wiążą hydrofobowe reszty aminokwasowe odsłonięte na częściowo zdenaturowanych białkach, aby utrzymać je w stanie rozpuszczonym dla fałdowania w czasie stresu. Natomiast po ustaniu czynnika stresowego białka opiekuńcze Hsp70, wspomagają ponowne fałdowanie substratu w sposób zależny od kofaktora opiekuńczego (Siddique i in., 2008). W grupie genów odpowiedzialnych za ponowne fałdowanie białka, rozpoznano również gen kodujący białko zawierające domenę Clp R (domena podobna do chitynazy). Białko z domeną Clp R jest białkiem łączącym się z Hsp100, wspomagającym jego specyficzność do substratu (Levchenko i in., 1997). Hsp 26 kDa, pośredniczy w oligomeryzacji kompleksów białkowych, odpowiedziach na nadtlenuk wodoru i stres solny. Konsorcja mikroorganizmów mogą modulować ekspresję genów kodujących Hsp 26 kDa, co pomaga roślinom radzić sobie ze stresem oksydacyjnym i solnym. Obecność Hsp 26 kDa może zwiększać tolerancję roślin na te stesy (Li i in., 2023). Podobnie, Hsp 90 kDa, zależne od ATP białko opiekuńcze pośredniczące w formowaniu struktury białek, wiązaniu nierozwiniętych białek, odpowiada za zdolności adaptacyjne roślin w odpowiedzi na stres środowiskowy, szczególnie ochronę komórek przed stresem cieplnym i oksydacyjnym (de Souza i in., 2022). Wpływ suplementacji mikroorganizmami na geny odpowiedzialne za formowanie ściany komórkowej i reakcji odpornościowych na tym poziomie potwierdziły dodatkowo zidentyfikowane podczas analiz geny kodujące: 8/ endotransglukozylazę-hydrolazę ksyloglukanu (XTH), działającą w regionie zewnątrzkomórkowym XTH, która jest białkiem

pośredniczącym w prawidłowym funkcjonowaniu ściany komórkowej, odpowiedzialnym za odwracalne lub nieodwracalne rozluźnianie wiązań w ścianie komórkowej, a zatem (pośrednio) za podziały komórkowe i elongację (Jiang i in., 2020). XTH biorą udział w odpowiedzi na suszę u pszenicy na poziomie regulacji wzrostu korzeni. Transgeniczne rośliny *Arabidopsis* zawierające gen pszeniczny *TaXTH12.5a* wykazały zwiększenie tolerancji na suszę oraz rozwijały dłuższe korzenie (Han i in., 2023). Analiza różnicowa dla określenia wpływu suplementacji w układzie konsorcjum K2 *versus* K3 pozwoliła na stwierdzenie, że odpowiedź roślin na poziomie DEG zaangażowanych w regulację mechanizmów związanych ze stresem była jeszcze silniejsza, co może sugerować, że konsorcjum K2 w większym stopniu łagodziło negatywne efekty suszy u obu genotypów roślin.

Spośród 691 DEG, których ekspresja zmniejszyła się u obu genotypów pszenicy po zastosowaniu konsorcjum K3 różnicowo względem K2, najliczniejsze były geny odpowiedzialne za warunkowanie odpowiedzi naprawczych podczas bardzo silnego stresu. Zidentyfikowano m. in.: 1/ białka zawierające domenę typu RING; i 2/ białka zawierające domenę kinazy białkowej. Białka zawierające domenę RING pełnią kluczową rolę w procesie ubikwitynacji, która jest mechanizmem regulacji degradacji białek, odpowiadającym za kontrolę homeostazy białkowej podczas reakcji na stresy środowiskowe (Sun i in., 2019). Na przykład, ligaza ubikwitynowa RING1 jest zaangażowana w indukcję śmierci komórkowej oraz reakcję obronną w odpowiedzi na infekcję patogenem (Lee i in., 2011). Domeny typu RING są często związane z aktywnością ligazy ubikwitynowej E3, co oznacza, że pomagają w transferze ubikwityny (Ub) z enzymu E2 na białka docelowe. Ligazy te przyczyniają się do specyficzności procesu ubikwitynacji, rozpoznając odpowiednie substraty i mediując transfer ubikwityny (Deshaies i Joazeiro, 2009). Dwie ligazy E3 z domeną RING w ryżu, SDEL1 i SDEL2, regulowały degradację białka SPX4, które jest wewnętrznym sensorem fosforanu. Degradacja SPX4 pod wpływem tych ligaz pomaga w regulacji pobierania fosforanu podczas jego niedoboru (Ruan i in., 2019). Białka zawierające domenę kinazy białkowej, odpowiedzialne za wiązanie nukleotydów purynowych, pełnią kluczową rolę w regulacji metabolizmu, utrzymaniu zasobów energetycznych wewnątrzkomórkowych oraz równowagi puli nukleotydów (Kandeel i Kitade, 2010). Są również kluczowymi komponentami szlaków sygnalizacyjnych, w tym proliferacji, apoptozy i rytmu dobowego (Yde i in., 2005). W odpowiedzi na stresy środowiskowe, takie jak susza czy infekcje patogenami, kinazy białkowe mogą aktywować odpowiednie ścieżki sygnalizacyjne lub wzmacniać odporność wrodzoną rośliny (Pham i in., 2020). Zmniejszona ekspresja opisanych powyżej genów dla Sharki i Telimenu może sugerować obniżenie poziomu stresu pod wpływem suplementacji

konsorcjami ryzosferowymi, lepsze funkcjonowanie roślin i zaopatrzenie w składniki mineralne.

Spośród 36 DEG o specyficznym obniżonej ekspresji u Sharki i zwiększonej u Telimena, po zastosowaniu konsorcjum K3 *versus* K2, określono geny kodujące białka odpowiedzialne za gospodarkę azotową: 1/ białka głównych mediatorów asymilacji azotanów i transportu azotanów przez błonę; 2/ białka o aktywności transbłonowego transportera azotanów; 3/ asparaginazę, która katalizuje hydrolizę asparaginy do kwasu asparaginowego i amoniaku oraz odgrywa kluczową rolę w metabolizmie azotu i odpowiedzi na stres środowiskowy. Te białka uczestniczą w metabolizmie azotu, przekształcając asparaginę, która jest głównym rezerwuarem azotu w roślinach, w kwas asparaginowy i amoniak. Biorąc również udział w recyklingu azotu wewnątrz rośliny, szczególnie w warunkach ograniczonej dostępności wody, gdzie efektywne zarządzanie zasobami azotu staje się krytyczne (Akin i Kaya, 2024). Asparaginaza wspiera system antyoksydacyjny roślin poprzez zwiększanie aktywności enzymów antyoksydacyjnych, takich jak peroksydaza, katalaza i dysmutaza ponadtlenkowa. Redukując poziom reaktywnych form tlenu, asparaginaza pomaga przetrwać stres oksydacyjny spowodowany suszą (Akin i Kaya, 2024). Pożyteczne mikroorganizmy, takie jak *Pseudomonas fluorescens* i *Bacillus megaterium*, mogą zwiększać aktywność asparaginazy w roślinach, co przyczynia się do lepszego zarządzania zasobami azotu i wody. W warunkach suszy, mikroorganizmy te zwiększają tolerancję roślin na stres, poprawiają ich wzrost i zdrowie (Romero-Munar i in., 2023). Tak więc różnice w ekspresji DEG potwierdzają, że mikroorganizmy mogą mieć wpływ na zwiększenie dostępności azotu dla roślin, która zmienia się pod wpływem suplementacji, szczególnie po zastosowaniu konsorcjum K3 w warunkach suszy.

W grupie 125 DEG o specyficznym zwiększonej ekspresji dla genotypu Sharki i zmniejszonej ekspresji dla genotypu Telimena, po zastosowaniu konsorcjum K3 *versus* K2, najliczniejsza grupa genów kodowała białka odpowiedzialne za reakcje na kwas abscysynowy i reaktywne formy tlenu np.: 1/ dehydryny, regulujące odpowiedzi na kwas abscysynowy w reakcjach na deficyt wody; 2/ białka zawierające domenę małych białek szoku cieplnego sHsp, biorące udział w procesach metabolicznych związku azotu, samoasocjacji białek; 3/ peroksyredoksynę 1-Cys PER1, białko zawierające domenę podobną do ubikwityny; 4/ ligazy ubikwityny E3 typu RING. Zarówno dehydryny, jak też sHsp znane są z zaangażowania w odpowiedź na stesy abiotyczne, natomiast geny je kodujące ulegają zwiększonej ekspresji pod wpływem stresu. Wyższa akumulacja dehydryn korelowana jest z wyższą tolerancją roślin na stesy abiotyczne (Lv i in., 2017), a poziom ich akumulacji

zależny jest od stężenia ABA. Hu i in. (2010) oraz Lv i in. (2017) odnotowali wyższą ekspresję genu kodującego 40-kDa polipeptyd dehydryny u tolerancyjnego genotypu cynodonu palczastego (z rodziny wiechlinowatych), w porównaniu do genotypu wrażliwego na stres. Podobnie u pszenicy odnotowano zależność wyższej akumulacji dehydryn u genotypów o wyższej tolerancji na stres (Lopez i in., 2003). Peroksyredoksyna 1-Cys PER1 jest enzymem antyoksydacyjnym, który przekształca m. in. nadtlenuk wodoru do wody (Kim i in., 2011). Neutralizując reaktywne formy tlenu powstające na skutek stresu w komórkach roślinnych, chroni komórki przed uszkodzeniami. Niemniej peroksyredoksyna 1-Cys PER1 oprócz funkcji antyoksydacyjnej bierze udział w odporności komórek na patogeny grzybowe, bakteryjne i wirusowe (de Oliveira i in., 2021). Podobnie ligaza ubikwityny E3 typu RING została opisana jako czynnik biorący udział w zwiększaniu odporności na stres solny pod wpływem ABA rośliny *Arabidopsis* zawierającej gen *IbATL38* (Du i in., 2021). Transgeniczne rośliny *Arabidopsis* w warunkach zasolenia, wykazały niższą akumulację ROS w liściach w porównaniu do typu dzikiego oraz wykazały wyższą ekspresję genów kodujących enzymy antyoksydacyjne jak np.: SOD, POD i APX. Zatem można stwierdzić, że ligaza ubikwityny E3 typu RING wspomaga obronę komórek przed uszkodzeniem przez reaktywne formy tlenu (Du i in., 2021). Różnica pomiędzy genotypami Sharki i Telimena w poziomie ekspresji genów, kodujących białka opisane powyżej, może być skorelowana z genetycznie determinowanym poziomem tolerancji i wrażliwości na suszę.

Rozpatrując porównanie genotypu Sharki względem genotypu Telimena po suplementacji konsorcjami K3 i K2, stwierdzono dla genotypu Sharki zwiększenie ekspresji 1 793 DEG, w tym opisanych w poprzednim zestawieniu (w zestawieniu K3 *versus* K2) genów kodujących: 1/ peroksydazę, biorącą udział w detoksykacji komórkowej, wiązaniu jonów metalu, regulacji odporności mechanicznej ściany komórkowej; 2/ białka zawierające domenę sHsp uczestniczące następczo w reakcjach na nadtlenuk wodoru, reakcjach na ciepło, oligomeryzacji kompleksów białkowych, samoasocjacji białek, wiązaniu niesfałdowanego białka; 3/ ligazę ubikwityny E3 typu RING, biorącą udział w ubikwitynacji białek i wiązaniu jonów metali; 4/ białka zawierające domenę transbłonową transportera aminokwasów i dwukierunkowy transporter cukru SWEET. Jednakże, w analizie porównawczej Sharki *versus* Telimena zidentyfikowano również specyficzne DEG kodujące białka regulujące odpowiedzi zarówno względem stresów abiotycznych (susza, temperatura), jak i biotycznych (reakcje obronne względem patogenów), w tym szczególnie na poziomie ściany komórkowej np.: 5/ receptoropodobną kinazę serynowo-treoninowo-białkową; 6/ białka zawierające domeny BTB, NB-ARC, RRM; 7/ białka podobne do syntazy celulozy D2; 8/ białka dyrygujące

(*dirigent protein*). Receptoro-podobne kinazy serynowo-treoninowe (RLKs), odpowiedzialne są za reakcje fosforylacji, zaangażowane w ścieżki sygnałowe, które mają na celu rozpoznanie patogenów, aktywację mechanizmów obronnych, ale także w regulację rozwoju rośliny (Afzal i in., 2008). Badania Sun i in. (2013) wykazały, że zastosowanie ABA, stresu suszy lub stresu solnego zwiększało ekspresję receptoro-podobnej kinazy serynowo-treoninowo-białkowej transgenicznej *Arabidopsis* posiadającej sojowy gen kodujący to białko, co w konsekwencji prowadziło do wykształcenia tolerancji na stres u roślin transgenicznych. TaSnRK2.10 jest kinazą białkową, zaangażowaną w odpowiedź na stres suszy w pszenicy. Wykazano, że TaSnRK2.10 fosforyluje białka TaERD15 i TaENO1, związane z zwiększeniem tolerancji na suszę. Ekspresja *TaSnRK2.10* prowadzi do zwiększenia stabilności błon komórkowych, zmniejszenia utraty wody oraz zmniejszenia akumulacji reaktywnych form tlenu (ROS) (Zhang i in., 2023c). Białka zawierające domenę BTB lub RRM biorą udział w różnorodnych procesach komórkowych, w tym rozwoju rośliny, regulacji transkrypcji i translacji, degradacji białek, czy przebudowie cytoszkieletu (Li i in., 2018a; Shalmani i in., 2021). Domeny stanowią miejsce przyłączania innych białek i interakcji, tym samym stanowią centrum regulujące wcześniej wymienione procesy. Goyal i in. (2023) wykryli 47 kodujących białka z domeną BTB, które brały udział w odpowiedzi na stesy abiotyczne i 16 genów biorących udział w odpowiedzi na stesy biotyczne. Białka zawierające domenę NB-ARC regulują różne procesy w komórkach, ale m. in. biorą udział w odpowiedzi na stesy biotyczne jak infekcje wywołane przez patogeny roślinne (Afzal i in., 2022). MdbHLH160, transkrypcyjny czynnik bHLH, jest stabilizowany za pośrednictwem BTB w odpowiedzi na stres suszy, co indukuje ekspresję genów związanych z tolerancją na suszę, takich jak *MdSOD1* i *MdDREB2A* (Mao i in., 2024). Białka NB-ARC odgrywają kluczową rolę w odpowiedzi roślin na stres abiotyczny. Geny tej rodziny w ryżu zostały zidentyfikowane jako związane z rozwojem roślin oraz odpowiedzią na suszę poprzez regulację długości wiechy i liczby ziaren w wiechach (Pan i in., 2022). Natomiast zwiększona ekspresja białka podobnego do syntazy celulozy D2 ponownie może mieć związek z wyższym stopniem tolerancji tego genotypu pszenicy na stres. Akumulacja celulozy stabilizuje ściany komórkowe, co jest szczególnie istotne w kontekście stresu związanego z suszą (Chen i in. 2005). Stwierdzono, że białka tetratricopeptide thioredoxin-like (TTL) są składowymi kompleksu syntazy celulozy, które stabilizują ten kompleks w warunkach niedoboru celulozy, co jest kluczowe dla utrzymania syntezy celulozy i adaptacji roślin do stresu solnego (Kesten i in., 2022). Białka dyrygujące (DIR) pełnią istotną rolę w odporności roślin na patogeny bakteryjne oraz w odporności na ekstremalne czynniki środowiskowe, ale także biorą udział w syntezie ligniny. W badaniach Li i in. (2022b) ekspresja genów DIR trzciny cukrowej

wzrosła po zastosowaniu H₂O₂, NaCl i PEG (glikol polietylenowy). Autorzy wyróżnili 4 geny DIR, których ekspresja zmieniała się pod wpływem stresu suszy. W ziemiaku zidentyfikowano 31 genów *StDIR*, z których wiele wykazuje odpowiedź na stesy abiotyczne, takie jak zimno, zasolenie, stres oksydacyjny i susza. Analizy promotorów wykazały obecność elementów cis-regulacyjnych związanych z odpowiedzią na stres i hormony roślinne, co sugeruje ich zaangażowanie w adaptację do trudnych warunków środowiskowych (Jia i in., 2023b). Natomiast Wu i in. (2009) obserwowali wzrost ekspresji DIR u *Boea hygrometrica* pod wpływem suszy, a wysoki poziom białka DIR powodował zmiany w strukturze ligniny (wiązaniach pomiędzy monoligandami). W konsekwencji zmiany prowadziły do wzrostu wytrzymałości i płynności ściany komórkowej, które w warunkach suszy gwarantowały zmniejszenie mechanicznych uszkodzeń ściany komórkowej, a ponadto umożliwiały szybszy powrót do stanu fizjologicznego, gdy stres suszy ustąpił. Podsumowując, można stwierdzić, że wyższa ekspresja genów kodujących opisane białka wiąże się z wyższą tolerancją roślin na stres, szczególnie na poziomie membran i ścian komórkowych, transkrypcji, translacji i interakcji pomiędzy białkami. Funkcjonalność tych białek uzasadnia wyższą ekspresję DEG dla genotypu tolerancyjnego na suszę Sharki.

Wśród 2 295 DEG o zmniejszonej ekspresji dla genotypu Sharki względem Teliminy po zastosowaniu konsorcjów K2 i K3, zidentyfikowano specyficzne geny biorące udział w reakcjach obronnych przeciwko patogenom, uszkodzeniach mechanicznych, ale również w mikoryzie, detoksykacji, reakcjach z pośrednictwem fitohormonów, oraz czynniki transkrypcyjne regulujące ekspresję genów w tych procesach. Zidentyfikowano w szczególności np.: 1/ chitynazę; 2/ białka zawierające domenę barwin; 3/ białka zawierające domenę NB-ARC; 4/ białka zawierające domenę SCP; 5/ transferazę glutationową; 6/ monooksygenazę flawinozależną; 7/ białka zawierające domenę dioksygenazy Fe₂OG; 8/ białka zawierające domenę AP2/ERF; 9/ białka zawierające domenę BHLH; 10/ białka zawierające domenę NAC. Geny kodujące chitynazę, białka zawierające domenę barwin, NB-ARC lub SCP pełnią w roślinach funkcje obronne przeciwko patogenom (Grover, 2012; Maia i in., 2021; Afzal i in., 2022). Chitynazy są enzymami występującymi zarówno u roślin, jak i u wielu organizmów, które mają zdolność do rozkładania chityny (składnika np. ścian komórkowych grzybów). Ekspresja genów kodujących chitynazę jest często regulowana przez sygnały związane z obecnością patogenów, ale również przez sygnały obronne, takie jak kwas salicylowy (SA) i jasmoniany (JA), które są kluczowymi regulatorami odpowiedzi immunologicznej roślin. Chitynazy są obecne w brodawkach korzeniowych roślin, które wchodzi w symbiozę z bakteriami wiążącymi azot, takimi jak *Rhizobia* i *Frankia*, chociaż

bakterie te nie zawierają chityny w swoich ścianach komórkowych (Santos i in., 2008). Chitynazy te mogą pełnić różną rolę obroną przed symbiontami wewnętrznymi i patogenami zewnętrznymi (Kim i An, 2002). W korzeniach *Medicago truncatula*, osiem różnych genów chitynazy wykazywało różne wzorce ekspresji podczas formowania mikoryzy arbuskularnej, nodulacji z *Rhizobium meliloti* oraz ataków patogenów takich jak *Phytophthora megasperma* i *Fusarium solani*. Wprawdzie białka te odgrywają główną rolę w roślinach motylkowych, jednak ekspresja genów chitynazy z klasy III była silnie indukowana również w korzeniach podczas zawiązywania mikoryzy, a geny chitynazy z klasy I, II i IV były indukowane podczas interakcji z patogenami (Salzer i in., 2000). Podobnie, białka zawierające domenę barwin wykazują aktywność przeciwgrzybiczą, co sugeruje, że mogą odgrywać rolę w odpowiedzi roślin na atak patogenów. Gen *PgPR4* kodujący białko z domeną barwin został wyizolowany z liścia żeńszenia. Ekspresja *PgPR4* była wysoka w korzeniach, a analiza czasowa wykazała, że ekspresja tego genu może być regulowana przez infekcję patogenów, sól, uszkodzenia mechaniczne i stresy hormonalne (Kim i in., 2014). Gen *MdPR-4*, kodujący białko z domeną barwin został zidentyfikowany w jabłoni. Białko MdPR-4 wykazuje aktywność rybonukleazy specyficznej dla jednoniciowego RNA oraz inhibitora wzrostu grzybni trzech patogenów jabłoni (Bai i in., 2013). Pomimo, że nieliczne są badania wskazujące rolę białek zawierających domenę NB-ARC, rodzina genów NB-ARC (adapter wiążący nukleotydy współdzielony przez APAF-1, białka R i CED-4) odgrywa stosunkowo uniwersalną rolę w rozwoju roślin. Analiza 258 genów NB-ARC w ryżu, wykazała ekspresję większości genów NB-ARC w korzeniach, wierzchołkach i liściach, modyfikowaną przez wiele czynników, takich jak rodzaj patogenu, rozwój rośliny oraz jej interakcje z otoczeniem (Pan i in., 2022). Domena NB-ARC jest częścią białek odpornościowych (R-białek), które działają jako receptory rozpoznające obecność patogenów, efekторы, fragmenty ścian komórkowych lub inne sygnały świadczące o infekcji (Takken i Goverse, 2012). Białko zawierające domenę SCP bierze udział w regulacji interakcji roślina-patogen oraz reakcjach obronnych, zarówno aktywnych (specyficznych), jak i mechanicznych (uniwersalnych). W badaniach prowadzonych na roślinach tytoniu poddanych działaniu roślinnemu patogenowi *Verticillium dahliae*, odnotowano wzrost ekspresji trzech genów *VdSCP27*, *VdSCP113* i *VdSCP126*, które skorelowano z produkcją dużej ilości ROS i obumieraniem komórek (prawdopodobne reakcje nadwrażliwości), odkładaniem kalozy i indukcją genów obronnych (Wang i in., 2020). Kolejną grupą DEG zidentyfikowanych w analizie różnicowej Sharki *versus* Telimena stanowiły geny kodujące enzymy uczestniczące w procesach oksydacyjnych i detoksykacyjnych: transferaza glutationowa, monooksygenaza flawinozależna, białko zawierające domenę dioksygenazy

Fe₂OG. Transferaza glutationowa odgrywa istotną rolę w metabolizmie i detoksykacji komórek roślinnych, katalizując koniugację glutationu z różnymi substancjami toksycznymi, w tym herbicydami i rodnikami lipidowymi. Transferazy glutationowe są zaangażowane w transport i magazynowanie ksenobiotyków w wakuolach, uczestniczą w reakcjach obronnych roślin na stresy abiotyczne, takie jak stres oksydacyjny, susza, zasolenie i hipoksja korzeni (Hernández Estévez i Rodríguez Hernández, 2020; Vaish i in., 2020; Ugalde i in., 2021; Li i in., 2022a). Monooksygenazy flawinozależne to enzymy katalizujące reakcje redoks, które uczestniczą w biosyntezie metabolitów wtórnych (alkaloidów, terpenoidów) kluczowych dla obrony roślin przed patogenami i stresem abiotycznym, pośredniczą w detoksykacji różnych związków ksenobiotycznych, biorą udział w biosyntezie i metabolizmie fitohormonów (auksyn), kluczowych dla wzrostu i rozwoju korzeni (Thodberg i in., 2020; Francis, 2023; Ung i in., 2023). Mają też podwójną rolę w detoksyfikacji reaktywnych form tlenu i produkcji nadtlenu wodoru, jako cząsteczki indukującej sygnały komórkowe (Huang i in., 2021; Krönauer i Lahaye, 2021). Dioksygenazy zależne od Fe(II) i 2-oksoglutaranu (Fe₂OG) uczestniczą w biosyntezie różnych fitohormonów regulujących wzrost i rozwój korzeni (gibereliny, etylen, auksyny i kwas salicylowy) i związków wtórnych kluczowych dla obrony roślin (glikoalkaloidy steroidowe i metabolity fenolowe), oraz jak poprzednie enzymy, pośredniczą w detoksykacji związków chemicznych, biosyntezie flawonoidów, odpowiedzi na stresy abiotyczne (Takamura i in., 2021; Wang i in., 2022b; Chauhan i in., 2023). Ważną grupę zidentyfikowaną w analizie różnicowej Sharki *versus* Telimena, stanowiły czynniki transkrypcyjne tj. białka zawierające domenę AP2/ERF, BHLH lub NAC. Czynniki te regulują ekspresję genów odpowiedzialnych za odpowiedzi na stresy środowiskowe (temperaturowe, suszę, zasolenie, hipoksję, stres osmotyczny) i czynniki wewnętrzne (kwas abscysynowy, hormony, reaktywne formy tlenu) oraz rozwój roślin (różnicowanie komórek, wzrost i starzenie; Qiu i in., 2020; Seok i in., 2022; Yu i in., 2022). Zmniejszenie poziomu ekspresji genów opisanych powyżej pod wpływem suplementacji konsorcjami ryzosferowymi sugeruje, że właściwości zastosowanych konsorcjów, pożyteczne dla roślin, w tym właściwości przeciwpatogenne, wspomagają obronę przed drobnoustrojami. Niemniej wyższy poziom tych genów u Telimeny względem Sharki potwierdza wyższą wrażliwość na stres genotypu Telimena i jej większą podatność na stosowanie konsorcjów mikroorganizmów ryzosferowych. Jednocześnie można założyć tezę, której potwierdzenie wymaga dalszych badań, że obniżenie ekspresji dla genotypu Sharki jest mechanizmem gwarantującym większą „kompatybilność” mikroorganizmów, dzięki której mogą one wchodzić w efektywną interakcję z korzeniami roślin, lub alternatywnie

mechanizmem przeciwdziałania rozpoznaniu mikroorganizmów jako potencjalny stres lub czynnik niekorzystny dla roślin.

W podsumowaniu należy stwierdzić, że konsorcja mikroorganizmów wpływają na ekspresję genów w dwóch genotypach pszenicy jarej (Telimena i Sharki) bardzo kompleksowo, modulując odpowiedzi roślin na wielu poziomach. Interakcja, w zakresie różnych mikroorganizmów i genotypów roślin, prowadzi do zróżnicowanych odpowiedzi molekularnych. Niemniej, suplementacja mikroorganizmami ryzosferowymi korzeni pszenicy w warunkach suszy znacząco modyfikowała ekspresję genów, które głównie związane są z obroną przed stresem oksydacyjnym, regulacją transportu i dystrybucji jonów, metabolitów i hormonów, indukcją detoksykacji komórkowej. Potwierdzono, że K2 jest konsorcjum bakteryjnym o szerokim i uniwersalnym zakresie łagodzenia negatywnych efektów suszy, podczas gdy K3 jest bardziej specyficzne dla wrażliwych genotypów, zwiększając ich odporność na stres poprzez modulację ekspresji genów obronnych i transportowych.

6.12. Wybrane mikroorganizmy ryzosfery pszenicy jarej wpływają na ekspresję genów liści roślin w warunkach suszy glebowej w sposób zależny od temperatury powietrza

Ponieważ poprzednio opisane badania wykazują, że mikroorganizmy ryzosfery mogą indukować w korzeniach roślin zmiany w ekspresji genów regulujących mechanizmy obronne roślin, w tym genów związanych z syntezą osmoprotektantów, antyoksydantów oraz innych związków bioaktywnych; można założyć, że te zmiany mogą również modyfikować odporność części nadziemnych roślin na stres suszy np. poprzez lepsze utrzymanie turgoru komórkowego, stabilność fotosyntezy oraz ogólną kondycję rośliny. Dlatego, w kolejnym etapie prac określono ekspresję genów liści, co najmniej w zakresie genów markerowych suszy, stresu oksydacyjnego, funkcjonowania PSII i syntezy skrobi.

Ponieważ, ekspresja markera suszy (*DHN14*), wszystkich markerów stresu oksydacyjnego (*DHAR*, *SOD*, *SOD1*, *tAPX*, *CAT*) i funkcjonowania PSII (*D1*, *D2*, *CBP3*, *CBP5*, *WCAB*) była wyższa dla grupy genotypów wrażliwych podczas suszy w niskiej temperaturze powietrza i niższa podczas suszy w wysokiej temperaturze powietrza, a dla genotypów tolerancyjnych stwierdzono efekt odwrotny, można wnioskować o synergicznym działaniu obu typów stresu (suszy i temperatury). Zwiększone zapotrzebowanie na ochronę przed stresem oksydacyjnym na poziomie liści (wyższa ekspresja *DHAR*, *SOD*, *SOD1*, *tAPX*, *CAT*) mogło być spowodowane zmodyfikowaną efektywnością poszczególnych etapów fotosyntezy. Dla genotypów wrażliwych stwierdzono bowiem w warunkach suszy i niskiej temperatury powietrza

(w porównaniu do genotypów tolerancyjnych) wyższą absorpcję fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC) i niższą na poziomie całej próbki, jako efekt obniżonej liczby centrów aktywnych na próbkę. Wskazywać może to na wysoką energię wzbudzenia pojedynczych centrów aktywnych. Potwierdzeniem było uruchomienie mechanizmów ochronnych dla fotosystemów, odpowiedzialnych za zwiększone rozproszenie energii nieprzechwyconej przez centrum reakcji (DIO/RC) i rozpraszanie energii wzbudzenia przez PSII fotosyntetyzującej próbki (DIO/CSm). Mechanizmy te świadczą jednocześnie, że generowany może być stan nadmiaru energii wzbudzenia, który sprzyja powstawaniu reaktywnych form tlenu. Zbieżne są zatem wyniki efektywności fotosyntezy i wyniki podwyższonej ekspresji wszystkich enzymów antyoksydacyjnych (*DHAR*, *SOD*, *SOD1*, *tAPX*, *CAT*) dla genotypów wrażliwych podczas suszy w warunkach niskiej temperatury. Mechanizmom rozpraszania energii w postaci ciepła towarzyszy zatem mobilizacja systemu antyoksydacyjnego w komórkach fotosyntetyzujących. Jednocześnie w tym układzie eksperymentalnym, stwierdzono zmniejszoną efektywność transportu wybitych elektronów (ETo/RC), ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS} , F_v/F_m), stąd podwyższona ekspresja markerów funkcjonowania PSII jest elementem przeciwdziałania tym ograniczeniom, aby utrzymać efektywność fotosyntezy. Pomimo, że trendy i charakterystyka poszczególnych etapów fotosyntezy były zbieżne dla warunków suszy w niskiej i wysokiej temperaturze powietrza, jednakże w tych doświadczeniach wartości korelacji efektywności fotosyntezy z wskaźnikiem wrażliwości na suszę (DSI_{DW} i DSI_{GY}) były niższe w wysokiej temperaturze. Tłumaczyć to może przynajmniej częściowo, zarówno odmienny charakter ekspresji genów w różnych temperaturach i genotypach, jak i współczynniki korelacji ekspresji genów do wskaźnika DSI: 1/ podczas suszy w niskiej temperaturze uzyskano dodatnie korelacje w zakresie (od 0,95 do 0,51), malejące w kolejności dla $D2 > DHN14 > SOD > SOD1 > DHAR$; oraz 2/ podczas suszy w wysokiej temperaturze uzyskano ujemne korelacje w zakresie (od -0,98 do -0,57) rosnące w kolejności dla $CBP3 < DHAR < SOD1 < SOD < CAT < tAPX$. Różnice w ekspresji genów markerów stresu oksydacyjnego i funkcjonowania PSII pomiędzy suszą w różnych temperaturach mogą sugerować, że rośliny wykazują aklimatyzacyjne reakcje zależne od warunków środowiskowych. Wyniki mogą także odzwierciedlać aklimatyzację procesu fotosyntezy do różnych optimumów temperaturowych wykształconych podczas wzrostu roślin w różnych temperaturach.

Rozpatrując charakter zmian ekspresji poszczególnych genów w warunkach suszy w niskiej temperaturze powietrza, należy zauważyć największą różnicę pomiędzy wskaźnikami suszy *DHN14* i fotosyntezy *D2* (wyższe wartości dla genotypów wrażliwych). *DHN14* (cold-shock

protein CS120-like), to białko z rodziny dehydryn, zaliczanych do rodziny białek LEA (ang. *Late Embryogenesis Abundant*), które odgrywają kluczową rolę w odpowiedzi roślin na stresy abiotyczne, w tym suszę. *DHN14* jest jednym z genów kodujących dehydryny, znane z zdolności do ochrony komórek przed uszkodzeniami spowodowanymi przez stres osmotyczny. Są rozpatrywane jako kluczowe czynniki, chroniące białka i błony komórkowe przed denaturacją i degradacją w warunkach suszy (Close, 1996). Pełnią również funkcje jako: 1/ osmoprotektanty, pomagając w utrzymaniu równowagi osmotycznej w komórkach poprzez wiązanie wody i jonów, co zmniejsza ryzyko odwodnienia komórek (Battaglia i in., 2008); 2/ przeciwutleniacze, chroniąc komórki przed uszkodzeniami spowodowanymi przez reaktywne formy tlenu (ROS), które gromadzą się podczas suszy (Hara, 2010). Natomiast, *D2* to białko centralne PSII, biorące udział w transporcie elektronów, silnie wrażliwe na nadmiar energii wzbudzenia, reaktywne formy tlenu i uszkodzenia spowodowane stresem oksydacyjnym. Uszkodzone białko D1 podlega degradacji, jednak możliwa jest jego odbudowa, aby zapewnić ciągłość fotosyntezy i ochronę PSII przed uszkodzeniami oksydacyjnymi (Huo i in., 2016). Według Li i in. (2017) zwiększona ekspresja genów metabolizmu białka D1 (degradacja i synteza) wskazują na adaptację do warunków stresowych ze względu na bardziej wydajną obronę przed ROS i przeciwdziałanie fotoinhibicji. Dehydryny, takie jak *DHN14*, mogą współdziałać z białkami PSII, aby chronić struktury fotosyntetyczne przed uszkodzeniami spowodowanymi stresem oksydacyjnym i suszą, co jest kluczowe dla utrzymania fotosyntezy w warunkach stresu. Zhao i in. (2020) wskazali, że ekspresja genów związanych z LHC (kompleksami antenowymi PSII) oraz dehydryn może poprawiać tolerancję na stres suszy poprzez mechanizmy fotoprotekcyjne i stabilizację struktur fotosyntetycznych. Ekspresja genów kodujących białka wiążące chlorofil (CBP3, CBP5, WCAB) wykazała podobny trend zmian jak ekspresja genu kodującego białko D1, jednak stwierdzono dużo niższe wartości współczynnika korelacji z DSI (w zakresie od 0.38 do 0.48). W badaniach Al-Hindi i in. (2023) stres suszy spowodował wzrost ekspresji tych genów, zarówno u pszenicy wrażliwej, jak tolerancyjnej na stres suszy. Niemniej u genotypu tolerancyjnego odnotowano tylko wzrost ekspresji genów białek wiążących chlorofil a-b, natomiast u genotypu wrażliwego odnotowano początkowy wzrost ekspresji, a następnie spadek po 12h od aplikacji stresu. Ekspresja genu białka D2 podlegała analogicznym zmianom, jak w przypadku białka D1. Podobnie Zada i in. (2022) wskazali, że kompleksy LHCII wiążące chlorofil w chloroplastach pszenicy są regulowane przez warunki stresu suszy, a ekspresja genów odpowiedzialnych za ich strukturę jest skorelowana z efektywnością fotosyntezy i zachowaniem funkcji chloroplastów (Zada i in., 2022). Współdziałanie DHN z białkami

fotosystemu II, takimi jak D1 i D2, jest kluczowe dla utrzymania funkcji fotosyntetycznych i ochrony aparatu fotosyntetycznego przed uszkodzeniami spowodowanymi stresem suszy na kilku poziomach. Dehidryny zwiększają zdolność roślin do detoksykacji ROS, co chroni białka PSII przed uszkodzeniami oksydacyjnymi, mogą wiązać się z białkami PSII, stabilizując ich strukturę i funkcję w warunkach stresu suszy, mogą regulować ekspresję genów kodujących białka PSII, co pomaga w adaptacji do warunków stresowych, współdziałają z innymi białkami ochronnymi, takimi jak białka chaperonowe, w celu ochrony PSII (Meng i in., 2021; AL-Quraan i in., 2022; Jiang i in., 2023; Thi Thu Hue i in., 2023). Można zatem stwierdzić, że podczas wczesnej wiosny to genotypy wrażliwe na stres mają podwyższoną ekspresję genów *D1*, a genotypy tolerancyjne nie doświadczają wysokiego poziomu stresu, w tym oksydacyjnego, będącego rezultatem nadmiaru energii wzbudzenia i produkcji reaktywnych form tlenu w błonach fotosyntetycznych (co potwierdzają wyniki uzyskane dla poszczególnych etapów efektywności fotosyntezy).

Stres i modyfikacje efektywności fotosyntezy prowadzą do akumulacji reaktywnych form tlenu i uszkodzeń w PSII i komórkach. W badaniach opisanych w niniejszej pracy stwierdzono, że najistotniejszymi markerami suszy w zakresie genów antyoksydacyjnych są *SOD*, *SOD1*, *DHAR*, których zwiększona ekspresja była wysoko skorelowana z wskaźnikami wrażliwości na suszę. SOD jest enzymem antyoksydacyjnym, który katalizuje dysmutację rodników ponadtlenkowych (O_2^-) do tlenu (O_2) i nadtlenu wodoru (H_2O_2) i jest kluczowy w ochronie PSII przed uszkodzeniami oksydacyjnymi spowodowanymi stresem suszy. W warunkach suszy ekspresja genów SOD w pszenicy i pszenżycie znacząco wzrosła, zwiększając tolerancję na suszę (Nasirzadeh i in., 2021; Wang i in., 2022a). Podobnie, ekspresja genów w pszenżycie była wyższa w roślinach tolerancyjnych na suszę (Saed-Moucheshi i in., 2021). Saed-Moucheshi i in. (2021) zasugerowali wykorzystanie badania poziomu ekspresji genu kodującego Cu/Zn SOD jako kryterium selekcji genotypów pszenżyta o wysokim plonowaniu w warunkach suszy glebowej. S-transferaza glutationowa DHAR jest natomiast enzymem zaangażowanym w regenerację kwasu askorbinowego (AsA) z dehydroaskorbinianu (DHA), procesu kluczowego dla utrzymania równowagi redoks i ochrony przed stresem oksydacyjnym. Ekspresja genów DHAR w warunkach suszy jest zazwyczaj zwiększona, co pomaga w podwyższeniu poziomu AsA, a tym samym wzmocnieniu systemu antyoksydacyjnego (Kumar i in., 2020; Raja i in., 2020).

Jednym z mechanizmów obronnych roślin względem suszy jest również akumulacja cukrów rozpuszczalnych w komórkach roślinnych, których poziom może rosnąć w wyniku degradacji skrobi. Meta-analiza wykazała, że susza prowadzi do wzrostu cukrów

rozpuszczalnych w liściach, podczas gdy skrobia w organach roślinnych ulega zmniejszeniu (He i in., 2020). Cukry rozpuszczalne, takie jak glukoza, pełnią kluczową rolę w osmoregulacji, pomagając roślinom utrzymać turgor komórkowy i minimalizować uszkodzenia komórek podczas suszy. Susza indukuje degradację skrobi do cukrów rozpuszczalnych, co pomaga w osmoregulacji i adaptacji roślin do stresu wodnego. Na przykład, *ABF4* i *ABR1* synergicznie regulują katabolizm skrobi podczas suszy poprzez zwiększenie ekspresji *BAM3*, co prowadzi do akumulacji cukrów rozpuszczalnych i poprawia tolerancję na suszę (Zhang i in., 2023d). Rośliny o wyższym poziomie skrobi w warunkach stresu suszy, lepiej radzą sobie po przywróceniu optymalnej wilgotności podłoża (AbdElgawad i in., 2020). Synteza skrobi jest niezwykle istotna w wykształceniu plonu; stanowi ona od 65 do 75% bielma w ziarniakach pszenicy (Lu i in., 2019). W niniejszych badaniach nie obserwowano korelacji ekspresji *SSIII* z wskaźnikami DSI DW i GY. Wzrost ekspresji markera syntezy skrobi *SSIII* odnotowano jedynie dla genotypów pszenicy wrażliwych na stres, Scirocco i Goplany, rosnących odpowiednio podczas wczesnej i późnej wiosny. W przypadku pozostałych genotypów spadek ekspresji *SSIII* pozostawał w zgodzie z wynikami Lu i in. (2019), gdzie autorzy obserwowali obniżenie *SSIII* (i innych genów powiązanych z syntezą skrobi i cukrów) pod wpływem suszy, stresu cieplnego oraz połączenia obu tych czynników. Według autorów spadek ekspresji genów spowodował zmniejszenie zawartości amylopektyny, a w rezultacie zmniejszenie całkowitej zawartości skrobi. Należy zatem zauważyć, że brak znacznych różnic w ekspresji *SSIII* nie jest związany bezpośrednio z zmniejszeniem plonu ziarna, obserwowanym dla wszystkich genotypów pszenicy, rosnących w warunkach suszy.

Należy jeszcze podkreślić różną regulację genów, które analizowano jako markery suszy tj. *DHN14* (cold-shock protein CS120-like); oraz gen kodujący białko rodziny czynników transkrypcyjnych MYB (transcription factor MYB30-like). Oba białka odgrywają kluczową rolę w adaptacji roślin do warunków suszy poprzez różne mechanizmy molekularne. Dehidryna DHN14 chroni komórki roślinne przed uszkodzeniami oksydacyjnymi i stabilizuje białka fotosyntetyczne, podczas gdy MYB30 reguluje ekspresję genów odpowiedzi na stres, biosyntezę wosków kutykularnych i stabilizacją struktur komórkowych (Dubos i in., 2010). Interakcje pomiędzy białkami są kompleksowe, stąd różna ekspresja może być odzwierciedleniem indukcji różnych procesów przez suszę z zależności od genotypu i temperatury, w której susza występowała. Peng i in. (2023) wskazali, że podwyższenie ekspresji *OsMYB1R1* negatywnie reguluje tolerancję na suszę i wpływa na regulację ekspresji genów DHN (i funkcjonowania PSII). Natomiast badania Chen i in. (2021a) na soi pokazały, że podwyższona ekspresja *GmMYB14* poprawia tolerancję na suszę poprzez regulację

architektury rośliny, szlaku sygnalizacyjnego brassinosteroidów (BR) i zmniejszenie uszkodzeń PSII. Również podwyższenie ekspresji *BpMYB123* w brzozie zwiększyło aktywność enzymów antyoksydacyjnych POD i SOD, zmniejszając uszkodzenia oksydacyjne pod wpływem suszy (Lv i in., 2021). MYB może również regulować szlaki hormonalne, takie jak szlak kwasu abscysynowego (ABA), który odgrywa kluczową rolę w odpowiedzi roślin na suszę poprzez kontrolę zamykania aparatów szparkowych i regulację transpiracji (Abe i in., 2003). W tych badaniach ekspresja genów kodujących czynniki transkrypcyjne MYB pod wpływem suszy wzrosła wyłącznie w przypadku genotypu tolerancyjnego.

Wyniki podkreślają złożoność interakcji między różnymi czynnikami stresowymi, takimi jak temperatura i susza. W kontekście praktycznym, obserwacja różnic w odpowiedzi genotypów potwierdza, że warunki selekcji genotypów wrażliwych i tolerancyjnych są kluczowe dla skuteczności selekcji. Z drugiej strony poznanie tych mechanizmów jest niezbędne dla selekcji odmian roślin odpornych na zmienne warunki środowiskowe, takie jak susza przy różnych temperaturach.

7. Wnioski

1. Potwierdzono główną hipotezę badawczą – stopień wrażliwości lub tolerancji na stres suszy glebowej pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.) warunkowany był genetycznie, niemniej interakcje korzeni roślin z mikroorganizmami zasiedlającymi ryzosferę pośrednio lub bezpośrednio modyfikowały odpowiedź roślin na suszę glebową.
2. Wskaźnik wrażliwości na suszę DSI był skorelowany z efektywnością procesu fotosyntezy, cechami morfologicznymi organów wegetatywnych, generatywnych, co umożliwiło szczegółową charakterystykę odpowiedzi na suszę dwudziestu genotypów.
3. Mechanizmy roślin o różnej wrażliwości, indukowane w odpowiedzi na stres suszy glebowej w różnych reżimach temperaturowych (występowanie suszy wczesną lub późną wiosną) oraz intensywności suszy (ustalenie pojemności wodnej gleby na czterech poziomach) obejmowały deregulację poszczególnych etapów fazy jasnej fotosyntezy, w tym (dla genotypów wrażliwych na stres suszy w porównaniu do genotypów tolerancyjnych): a/ wyższy poziom absorpcji fotonów na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC, TRo/RC), jednak obniżoną absorpcję energii na poziomie całej próbki fotosyntetyzującej liścia (ABS/CSm, TRo/CSm); b/ zmniejszoną gęstość centrów reakcji (RC/CSm); c/ indukowanie mechanizmów rozpraszania energii wzbudzenia w formie ciepła (Dl_o/RC i Dl_o/CSm); d/ obniżone ogólne funkcjonowanie i wydajność PSII (PI_{ABS}, Fv/Fm). Mechanizmy wskazywały na nadmiar energii wzbudzenia w przeliczeniu na jedno centrum aktywne (wysoką produkcję reaktywnych form tlenu), oraz brak możliwości wykorzystania całkowitej zaabsorbowanej energii w procesach fotosyntetycznych. Efektem tych modyfikacji było silniejsze obniżenie suchej masy w nadziemnych organach wegetatywnych (pędach i liściach) oraz plonu ziarna genotypów wrażliwych, w porównaniu do genotypów tolerancyjnych. Warunki suszy (około 35% połowej pojemności wodnej gleby) w niskiej temperaturze powietrza stanowiły lepszy czynnik selekcyjny wrażliwości na suszę niż warunki suszy w wysokiej temperaturze.
4. Wysoka efektywność metod selekcji modelowych genotypów pszenicy z zastosowaniem parametrów fluorescencji chlorofilu *a* umożliwiła wytypowanie genotypów do modelu eksperymentalnego: a/ Goplana, Telimena i Scirocco wybrane zostały jako genotypy wrażliwe na stres suszy; oraz b/ SMJ 2115, Struna, Sharki jako genotypy tolerancyjne na stres suszy.

5. Kompozycja ilościowa i jakościowa mikroorganizmów różniła się w ryzosferze genotypów wrażliwych i tolerancyjnych na suszę: a/ liczba mikroorganizmów, szczególnie grzybów, była wyższa w ryzosferze pszenicy w warunkach suszy w porównaniu do warunków optymalnego nawodnienia; b/ liczba bakterii ryzosferowych była większa w ryzosferze genotypów tolerancyjnych niż wrażliwych na suszę, ale bakterie ryzosfery genotypów wrażliwych charakteryzowało większe spektrum cech metabolicznych, pożytecznych dla roślin; c/ bakterie i grzyby ryzosfery zwiększały dostępność składników glebowych dla roślin i wspomagały rośliny w ochronie przed czynnikami patogennymi; grzyby wpływały w sposób bardziej uniwersalny, bakterie bardziej specyficzny względem genotypów pszenicy; d/ główne rodzaje zidentyfikowanych bakterii obejmowały *Bacillus* i *Streptomyces*, najliczniejszym rodzajem zidentyfikowanych grzybów był *Penicillium* sp, oraz dodatkowo *Trichoderma* sp., *Trichoderma koningiopsis*., *Cladosporium* sp. i *Clonostachys* sp.
6. Pożyteczne bakterie glebowe (zarówno modelowe z depozytu SymbioBanku jak i natywne izolowane z ryzosfery pszenicy): a/ wpływały pozytywnie na kinetykę fotosyntezy, promowały wzrost (cechy organów wegetatywnych) i rozwój (cechy organów generatywnych) pszenicy rosnącej w warunkach suszy; b/ mikroorganizmy, które nie były natywne dla ryzosfery określonego genotypu pszenicy (w inokulacji krzyżowej) indukowały specyficzne odpowiedzi roślin; c/ genotyp tolerancyjny na suszę pozytywnie reagował na suplementację mikroorganizmami pożytecznymi w warunkach optymalnego nawodnienia i suszy, podczas gdy genotyp wrażliwy jedynie w warunkach suszy.
7. Pożyteczne mikroorganizmy glebowe (z ryzosfery pszenicy): a/ wpływały pozytywnie na strukturę korzeni i bioróżnorodność stanowiska glebowego; b/ miały największą efektywność działania w kompozycji konsorcjum K2 (trzy szczepy *Streptomyces* sp. z ryzosfery genotypu wrażliwego Telimena) i K3 (*Bacillus megaterium* i *Streptomyces* sp. z ryzosfery genotypu tolerancyjnego Sharki); c/ były szczególnie istotne dla roślin o wyższej wrażliwości na suszę; d/ poprawiały nie tylko parametry korzeni roślin, ale również kształtują mikoryzę w systemie korzeniowym pszenicy; e/ o bardziej bogatym składzie jakościowym miały korzystniejszy wpływ na mikoryzę korzeni.

8. Profil transkryptomu w korzeniach pszenicy jarej był regulowany w zależności od rodzaju stosowanych konsorcjów ryzosferowych mikroorganizmów oraz genotypów roślin: a/ konsorcjum K3 regulowało grupy genów, odpowiedzialnych za transport przez błonę składników mineralnych, metabolitów i cukrów, odpowiedzi aklimatyzacyjne i obronne przed stresem oksydacyjnym, formowanie ściany komórkowej i reakcji odpornościowych; b/ konsorcjum K2 w większym stopniu łagodziło negatywne efekty suszy u obu genotypów roślin; c/ suplementacja konsorcjami obniżała ekspresję genów korzeni Sharki i zwiększała ekspresję genów Telimeny w grupach genów odpowiedzialnych za gospodarkę azotową; d/ suplementacja konsorcjami zwiększała ekspresję genów Sharki i obniżała ekspresję genów Telimeny w grupach genów odpowiedzialnych za reakcje na kwas abscysynowy i reaktywne formy tlenu; e/ suplementacja konsorcjami korzeni genotypu Sharki specyficznie (wyłącznie dla tego genotypu) zwiększała ekspresję niektórych genów odpowiedzialnych za odpowiedzi na stresy abiotyczne (susza, temperatura) i biotyczne (reakcje obronne względem patogenów), w tym szczególnie na poziomie modyfikacji ściany komórkowej; f/ suplementacja konsorcjami korzeni genotypu Sharki specyficznie (wyłącznie dla tego genotypu) zmniejszała ekspresję niektórych genów odpowiedzialnych za regulację interakcji z patogenem, odpowiedzi na uszkodzenia mechaniczne, ale również mikoryzę, detoksykację, reakcje z pośrednictwem fitohormonów, oraz czynników transkrypcyjnych, regulujących ekspresję genów w tych procesach.
9. Zmiany ekspresji genów, odpowiedzialnych za reakcje fotosyntetyczne i antyoksydacyjne w liściach, miały odmienny charakter w różnych genotypach i temperaturach: a/ dla genotypów wrażliwych susza w niskiej temperaturze zwiększała ekspresję genów $D2 > DHN14 > SOD > SOD1 > DHAR$; oraz b/ dla genotypów wrażliwych susza w wysokiej temperaturze obniżała ekspresję genów $CBP3 > DHAR > SOD1 > SOD > CAT > tAPX$.
10. Konsorcja mikroorganizmów, o składzie wskazanym w niniejszej pracy, mogą być wykorzystane w praktyce rolniczej, co najmniej do ochrony upraw pszenicy w czasie suszy glebowej.

8. Literatura

- Aalipour, H., Nikbakht, A., Etemadi, N., i MacDonald, J. E. (2021). Co-inoculation of Arizona cypress with mycorrhizae and rhizobacteria affects biomass, nutrient status, water-use efficiency, and glomalin-related soil protein concentration. *Urban For. Urban Green.* 60, 127050.
- Aanensen, D. M., i Spratt, B. G. (2005). The multilocus sequence typing network: mlst.net. *Nucleic Acids Res.* 33, W728–W733.
- Abdel-Fattah, G. M., i Mohamedin, A. H. (2000). Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) and *Streptomyces coelicolor* and their effects on sorghum plants grown in soil amended with chitin of brawn scales. *Biol. Fertil. Soils* 32, 401–409.
- AbdElgawad, H., Avramova, V., Baggerman, G., Van Raemdonck, G., Valkenburg, D., Van Ostade, X., i in. (2020). Starch biosynthesis contributes to the maintenance of photosynthesis and leaf growth under drought stress in maize. *Plant Cell Environ.* 43, 2254–2271.
- Abdelhakim, L. O. A., Mendanha, T., Palma, C. F. F., Vrobel, O., Štefelová, N., Čavar Zeljković, S., i in. (2022). Elevated CO₂ improves the physiology but not the final yield in spring wheat genotypes subjected to heat and drought stress during anthesis. *Front. Plant Sci.* 13, 824476.
- Abdelhameid, N., i El-Shazly, M. (2020). The impact of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on tomato tolerance to salt stress and nutrients uptake in sandy soil. *J. Agric. Chem. Biotechnol.* 11, 63–70.
- Abe, H., Urao, T., Ito, T., Seki, M., Shinozaki, K., i Yamaguchi-Shinozaki, K. (2003). *Arabidopsis* AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *Plant Cell* 15, 63–78.
- Abid, M., Tian, Z., Ata-Ul-Karim, S. T., Wang, F., Liu, Y., Zahoor, R., i in. (2016). Adaptation to and recovery from drought stress at vegetative stages in wheat (*Triticum aestivum*) cultivars. *Funct. Plant Biol.* 43, 1159–1169.
- Abro, M. A., Sun, X., Li, X., Jatoi, G. H., i Guo, L. D. (2019). Biocontrol potential of fungal endophytes against *Fusarium oxysporum* f. Sp. *cucumerinum* causing wilt in cucumber. *Plant Pathol. J.* 35, 598–608.
- Afzal, A. J., Wood, A. J., i Lightfoot, D. A. (2008). Plant receptor-like serine threonine kinases: roles in signaling and plant defense. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 21, 507–517.
- Afzal, M., Alghamdi, S. S., Nawaz, H., Migdadi, H. H., Altaf, M., El-Harty, E., i in. (2022). Genome-wide identification and expression analysis of CC-NB-ARC-LRR (NB-ARC) disease-resistant family members from soybean (*Glycine max* L.) reveal their response to biotic stress. *J. King Saud Univ. Sci.* 34, 101758.
- Agoussar, A., Azarbad, H., Tremblay, J., i Yergeau, É. (2021). The resistance of the wheat microbial community to water stress is more influenced by plant compartment than reduced water availability. *FEMS Microbiol. Ecol.* 97, 1–11.
- Ahlawat, O. P., Chugh, T., Venkatesh, K., Tiwari, R., Sharma, P., Sheoran, S., i in. (2021). Response of contrasting bread wheat genotypes for heat and drought stress tolerance for rhizospheric soil properties. *J. Environ. Biol.* 42, 1298–1306.
- Ahlawat, O. P., Walia, N., Venkatesh, K., Yadav, D., Sheoran, S., Arora, N. K., i in. (2024). Variations in chemical constituents of the rhizosphere of bread wheat genotypes and their significance for using as markers for heat and drought tolerance. *Arid L. Res. Manag.* 38, 62–80.
- Akin, S., i Kaya, C. (2024). Asparagine and nitric oxide jointly enhance antioxidant capacity and nitrogen metabolism to improve drought resistance in cotton: evidence from long-term field trials. *Food Energy Secur.* 13, 1–22.
- Al-Hindi, R. R., Bahieldin, A., Edris, S., Alharbi, M. G., i Abulfaraj, A. A. (2023). Expression profiling of transcription factors under drought stress at seedling stage in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Appl. Ecol. Environ. Res.* 21, 3965–3996.
- Al-Karaki, G. N., i Al-Raddad, A. (1997). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Mycorrhiza* 7, 83–88.

- AL-Quraan, N. A., Samarah, N. H., i Tanash, A. A. (2022). Effect of drought stress on wheat (*Triticum durum*) growth and metabolism: insight from GABA shunt, reactive oxygen species and dehydrin genes expression. *Funct. Plant Biol.* 51, FP22177.
- Alexander, D. B., i Zuberer, D. A. (1991). Use of chrome azurol S reagents to evaluate siderophore production by rhizosphere bacteria. *Biol. Fertil. soils* 12, 39–45.
- Almeselmani, M., Abdullah, F., Hareri, F., Naesan, M., Adel Ammar, M., ZuherKanbar, O., i in. (2011). Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of syrian durum wheat. *J. Agric. Sci.* 3, 127–133.
- Amara, U., Khalid, R., i Hayat, R. (2015). Soil bacteria and phytohormones for sustainable crop production, w *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem*, (Springer), 87–103.
- Ambreetha, S., Chinnadurai, C., Marimuthu, P., i Balachandar, D. (2018). Plant-associated *Bacillus* modulates the expression of auxin-responsive genes of rice and modifies the root architecture. *Rhizosphere* 5, 57–66.
- Andreani, N. A., Martino, M. E., Fasolato, L., Carraro, L., Montemurro, F., Mioni, R., i in. (2014). Tracking the blue: a MLST approach to characterise the *Pseudomonas fluorescens* group. *Food Microbiol.* 39, 116–126.
- Anjum, S. A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M. F., Man, C., i Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African J. Agric. Res.* 6, 2026–2032.
- Ansari, F. A., Jabeen, M., i Ahmad, I. (2021). *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 18, 3855–3870.
- Armada, E., Leite, M. F. A., Medina, A., Azcón, R., i Kuramae, E. E. (2018). Native bacteria promote plant growth under drought stress condition without impacting the rhizomicrobiome. *FEMS Microbiol. Ecol.* 94, 1–13.
- Arzanesh, M. H., Alikhani, H. A., Khavazi, K., Rahimian, H. A., i Miransari, M. (2011). Wheat (*Triticum aestivum* L.) growth enhancement by *Azospirillum* sp. under drought stress. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 27, 197–205.
- Ashraf, M. (2010). Inducing drought tolerance in plants: recent advances. *Biotechnol. Adv.* 28, 169–183.
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42.
- Azarbad, H., Constant, P., Giard-Laliberté, C., Bainard, L. D., i Yergeau, E. (2018). Water stress history and wheat genotype modulate rhizosphere microbial response to drought. *Soil Biol. Biochem.* 126, 228–236.
- Azarbad, H., Tremblay, J., Giard-Laliberté, C., Bainard, L. D., i Yergeau, E. (2020). Four decades of soil water stress history together with host genotype constrain the response of the wheat microbiome to soil moisture. *FEMS Microbiol. Ecol.* 96, 1–12.
- Backer, R., Rokem, J. S., Ilangumaran, G., Lamont, J., Praslickova, D., Ricci, E., i in. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Front. Plant Sci.* 871, 1–17.
- Badr, A., i Brüggemann, W. (2020). Comparative analysis of drought stress response of maize genotypes using chlorophyll fluorescence measurements and leaf relative water content. *Photosynthetica* 58, 638–645.
- Bai, S., Dong, C., Li, B., i Dai, H. (2013). A PR-4 gene identified from *Malus domestica* is involved in the defense responses against *Botryosphaeria dothidea*. *Plant Physiol. Biochem.* 62, 23–32.
- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., i Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 233–266.
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 89–113.
- Baker, N. R., i Rosenqvist, E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.* 55, 1607–1621.

- Batool, T., Ali, S., Seleiman, M. F., Naveed, N. H., Ali, A., Ahmed, K., i in. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. *Sci. Rep.* 10, 16975.
- Battaglia, M., Beadle, C., i Loughhead, S. (1996). Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiol.* 16, 81–90.
- Battaglia, M., Olvera-Carrillo, Y., Garcarrubio, A., Campos, F., i Covarrubias, A. A. (2008). The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins. *Plant Physiol.* 148, 6–24.
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ashraf, M., i in. (2019). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Front. Plant Sci.* 10, 1–15.
- Begum, N., Wang, L., Ahmad, H., Akhtar, K., Roy, R., Khan, M. I., i in. (2022). Co-inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and the plant growth-promoting rhizobacteria improve growth and photosynthesis in tobacco under drought stress by up-regulating antioxidant and mineral nutrition metabolism. *Microb. Ecol.*, 1–18.
- Benjamini, Y., i Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* 57, 289–300.
- Bernardo, L., Carletti, P., Badeck, F. W., Rizza, F., Morcia, C., Ghizzoni, R., i in. (2019). Metabolomic responses triggered by arbuscular mycorrhiza enhance tolerance to water stress in wheat cultivars. *Plant Physiol. Biochem.* 137, 203–212.
- Beslemes, D., Tigka, E., Roussis, I., Kakabouki, I., Mavroeidis, A., i Vlachostergios, D. (2023). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus uptake efficiency and crop productivity of two-rowed barley under different crop production systems. *Plants* 12, 1908.
- Bhat, M. A., Mishra, A. K., Jan, S., Bhat, M. A., Kamal, M. A., Rahman, S., i in. (2023). Plant growth promoting rhizobacteria in plant health: a perspective study of the underground interaction. *Plants* 12, 1–21.
- Bhattacharyya, P. N., i Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 28, 1327–1350.
- Bhise, K. K., i Dandge, P. B. (2019). Alleviation of salinity stress in rice plant by encapsulated salt tolerant plant growth promoting bacteria *Pantoea agglomerans* strain KL and its root colonization ability. *Arch. Agron. Soil Sci.* 65, 1955–1968.
- Bicharanloo, B., Salomon, M. J., Cavagnaro, T. R., Keitel, C., Brien, C., Jewell, N., i in. (2023). Arbuscular mycorrhizae are important for phosphorus uptake and root biomass, and exudation for nitrogen uptake in tomato plants grown under variable water conditions. *Plant Soil* 490, 325–342.
- Bickford, W. A., Goldberg, D. E., Zak, D. R., Snow, D. S., i Kowalski, K. P. (2022). Plant effects on and response to soil microbes in native and non-native *Phragmites australis*. *Ecol. Appl.* 32, 1–18.
- Bird, I. F., Cornelius, M. J., i Keys, A. J. (1977). Effects of temperature on photosynthesis by maize and wheat. *J. Exp. Bot.* 28, 519–524.
- Bitterlich, M., Franken, P., i Graefe, J. (2018). Arbuscular mycorrhiza improves substrate hydraulic conductivity in the plant available moisture range under root growth exclusion. *Front. Plant Sci.* 9, 1–11.
- Boenel, M., Fontenla, S., Solans, M., i Mestre, C. M. (2023). Effect of yeast and mycorrhizae inoculation on tomato (*Solanum lycopersicum*) production under normal and water stress conditions. *Rev. la Fac. Ciencias Agrar.* 55, 141–151.
- Bona, E., Lingua, G., Manassero, P., Cantamessa, S., Marsano, F., Todeschini, V., i in. (2015). AM fungi and PGP pseudomonads increase flowering, fruit production, and vitamin content in strawberry grown at low nitrogen and phosphorus levels. *Mycorrhiza* 25, 181–193.
- Bongers, F. J., Olmo, M., Lopez-Iglesias, B., Anten, N. P. R., i Villar, R. (2017). Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites. *Plant Biol.* 19, 386–395.
- Boonjung, H., i Fukai, S. (1996). Effects of soil water deficit at different growth stages on rice growth and yield under upland conditions. 1. Growth during drought. *F. Crop. Res.* 48, 37–45.

- Boscaiu, M., i Fita, A. (2020). Physiological and molecular characterization of crop resistance to abiotic stresses. *Agronomy* 10, 1308.
- Bota, J., Medrano, H., i Flexas, J. (2004). Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytol.* 162, 671–681.
- Botyanszka, L., Zivcak, M., Chovancek, E., Sytar, O., Barek, V., Hauptvogel, P., i in. (2020). Chlorophyll fluorescence kinetics may be useful to identify early drought and irrigation effects on photosynthetic apparatus in field-grown wheat. *Agronomy* 10, 1275.
- Bouard, W., Ouellet, F., i Houde, M. (2024). Modulation of the wheat transcriptome by TaZFP13D under well-watered and drought conditions. *Plant Mol. Biol.* 114, 16.
- Boudabbous, K., Bouhaouel, I., Benaissa, N., Jerbi, M., Trifa, Y., Sahli, A., i in. (2022). Durum wheat salt stress tolerance is modulated by the interaction between plant genotypes, soil microbial biomass, and enzyme activity. *Ital. J. Agron.* 17(1).
- Breitkreuz, C., Herzig, L., Buscot, F., Reitz, T., i Tarkka, M. (2021). Interactions between soil properties, agricultural management and cultivar type drive structural and functional adaptations of the wheat rhizosphere microbiome to drought. *Environ. Microbiol.* 23, 5866–5882.
- Brito, C., Dinis, L. T., Ferreira, H., Coutinho, J., Moutinho-Pereira, J., i Correia, C. M. (2019). Salicylic acid increases drought adaptability of young olive trees by changes on redox status and ionome. *Plant Physiol. Biochem.* 141, 315–324.
- Caamaño-Antelo, S., Fernández-No, I. C., Böhme, K., Ezzat-Alnakip, M., Quintela-Baluja, M., Barros-Velázquez, J., i in. (2015). Genetic discrimination of foodborne pathogenic and spoilage *Bacillus* spp. based on three housekeeping genes. *Food Microbiol.* 46, 288–298.
- Cacak-Pietrzak, G., Ceglińska, A., i Jończyk, K. (2014). Wartość wypiekowa mąki z ziarna odmian pszenicy uprawianych w ekologicznym systemie produkcji. *Zesz. Probl. Postępów Nauk Rol.* 576, 23–32.
- Cai, W., Zheng, X., i Liang, Y.-R. (2022). High-light-induced degradation of photosystem II subunits' involvement in the albino phenotype in tea plants. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 8522.
- Camilios-Neto, D., Bonato, P., Wassem, R., Tadra-Sfeir, M. Z., Brusamarello-Santos, L. C. C., Valdameri, G., i in. (2014). Dual RNA-seq transcriptional analysis of wheat roots colonized by *Azospirillum brasilense* reveals up-regulation of nutrient acquisition and cell cycle genes. *BMC Genomics* 15, 378.
- Canales, F. J., Rispaill, N., García-Tejera, O., Arbona, V., Pérez-de-Luque, A., i Prats, E. (2021). Drought resistance in oat involves ABA-mediated modulation of transpiration and root hydraulic conductivity. *Environ. Exp. Bot.* 182, 104333.
- Cao XiaoXia, C. X., Guo JianBin, G. J., Li WenBin, L. W., Yang XiaoFei, Y. X., Jiang KunYun, J. K., i Qin LingLing, Q. L. (2010). Anti-transpiration foliar fertilization on regulatory function of drought resistance. *J. Northwest A F Univ. Nat. Sci. Ed.* 38, 61–65.
- Cardinale, M., Ratering, S., Suarez, C., Zapata Montoya, A. M., Geissler-Plaum, R., i Schnell, S. (2015). Paradox of plant growth promotion potential of rhizobacteria and their actual promotion effect on growth of barley (*Hordeum vulgare* L.) under salt stress. *Microbiol. Res.* 181, 22–32.
- Challinor, A. J., Watson, J., Lobell, D. B., Howden, S. M., Smith, D. R., i Chhetri, N. (2014). A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nat. Clim. Chang.* 4, 287–291.
- Charbonneau, D. M., Meddeb-Mouelhi, F., Boissinot, M., Sirois, M., i Beaugard, M. (2012). Identification of thermophilic bacterial strains producing thermotolerant hydrolytic enzymes from manure compost. *Indian J. Microbiol.* 52, 41–47.
- Chauhan, H., Aiana, i Singh, K. (2023). Genome-wide identification of 2-oxoglutarate and Fe (II)-dependent dioxygenase family genes and their expression profiling under drought and salt stress in potato. *PeerJ* 11, e16449.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., i Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Funct. plant Biol.* 30, 239–264.
- Chen, C., Xin, K., Liu, H., Cheng, J., Shen, X., Wang, Y., i in. (2017). *Pantoea alhagi*, a novel endophytic bacterium with ability to improve growth and drought tolerance in wheat. *Sci. Rep.* 7, 41564.

- Chen, L.-Q., Qu, X.-Q., Hou, B.-H., Sosso, D., Osorio, S., Fernie, A. R., i in. (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*. 335, 207–211.
- Chen, L., Yang, H., Fang, Y., Guo, W., Chen, H., Zhang, X., i in. (2021a). Overexpression of *GmMYB14* improves high-density yield and drought tolerance of soybean through regulating plant architecture mediated by the brassinosteroid pathway. *Plant Biotechnol. J.* 19, 702–716.
- Chen, X., Zhu, Y., Ding, Y., Pan, R., Shen, W., Yu, X., i in. (2021b). The relationship between characteristics of root morphology and grain filling in wheat under drought stress. *PeerJ* 9, e12015.
- Chen, Z., Hong, X., Zhang, H., Wang, Y., Li, X., Zhu, J. K., i in. (2005). Disruption of the cellulose synthase gene, *AtCesA8/IRX1*, enhances drought and osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J.* 43, 273–283.
- Chenchouni, H., Mekahlia, M. N., i Beddiar, A. (2020). Effect of inoculation with native and commercial arbuscular mycorrhizal fungi on growth and mycorrhizal colonization of olive (*Olea europaea* L.). *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 261, 108969.
- Chouyia, F. E., Romano, I., Fechtali, T., Fagnano, M., Fiorentino, N., Visconti, D., i in. (2020). P-solubilizing *Streptomyces roseocinereus* MS1B15 with multiple plant growth-promoting traits enhance barley development and regulate rhizosphere microbial population. *Front. Plant Sci.* 11, 1–10.
- Christov, N. K., Yoneyama, S., Shimamoto, Y., i Imai, R. (2007). Differential expression of wheat genes during cold acclimation. *Cytol. Genet.* 41, 142–150.
- Close, T. J. (1996). Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiol. Plant.* 97, 795–803.
- Correia, P. M. P., da Silva, A. B., Vaz, M., Carmo-Silva, E., i Marques da Silva, J. (2021). Efficient regulation of CO₂ assimilation enables greater resilience to high temperature and drought in maize. *Front. Plant Sci.* 12.
- Cozzolino, V., Monda, H., Savy, D., Di Meo, V., Vinci, G., i Smalla, K. (2021). Cooperation among phosphate-solubilizing bacteria, humic acids and arbuscular mycorrhizal fungi induces soil microbiome shifts and enhances plant nutrient uptake. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 8, 31.
- Cracker, L. E., i Abeles, F. B. (1969). Abscission: role of abscisic acid. *Plant Physiol.* 44, 1144–1149.
- Creus, C. M., Graziano, M., Casanovas, E. M., Pereyra, M. A., Simontacchi, M., Puntarulo, S., i in. (2005). Nitric oxide is involved in the *Azospirillum brasilense*-induced lateral root formation in tomato. *Planta* 221, 297–303.
- D'Ambrosio, N., Arena, C., i De Santo, A. V. (2006). Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. *Environ. Exp. Bot.* 55, 248–257.
- Darzi Ramandi, H., Najafi Zarini, H., Shariati, V., Razavi, K., i Kazemitabar, S. K. (2018). Evaluation of the relationship between kernel size, phenological characteristics and grain yield of local wheat genotypes under water deficit stress conditions. *J. Crop Breed.* 10, 76–94.
- Davoudi, M., Chen, J., i Lou, Q. (2022). Genome-wide identification and expression analysis of heat shock protein 70 (*HSP70*) gene family in pumpkin (*Cucurbita moschata*) rootstock under drought stress suggested the potential role of these chaperones in stress tolerance. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 1918.
- De Oliveira, M. A., Tairum, C. A., Netto, L. E. S., de Oliveira, A. L. P., Aleixo-Silva, R. L., Cabrera, V. I. M., i in. (2021). Relevance of peroxiredoxins in pathogenic microorganisms. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 105, 5701–5717.
- De Souza, E. D., e Souza, J. F. da S., de Oliveira Netto, P. M., de Rezende Carvalheira, L., Batista, R. I. T. P., Quintão, C. C. R., i in. (2022). Inhibition of Hsp90 during *in vitro* maturation under thermoneutral or heat shock conditions compromises the developmental competence of bovine oocytes. *Zygote* 30, 854–862.
- De Vries, F. T., Griffiths, R. I., Knight, C. G., Nicolitch, O., i Williams, A. (2020). Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. *Science*. 368, 270–274.
- Del Moral, L. F. G., Rharrabti, Y., Villegas, D., i Royo, C. (2003). Evaluation of grain yield and its components in durum wheat under Mediterranean conditions: an ontogenic approach. *Agron. J.* 95, 266–274.

- Derkowska, E., Paszt, L. S., Dyki, B., i Sumorok, B. (2015a). Assessment of mycorrhizal frequency in the roots of fruit plants using different dyes. *Adv. Microbiol.* 05, 54–64.
- Derkowska, E., Paszt, L. S., i Szwońek, E. (2015b). Influence of biological products on the growth and development of large-fruited cranberry under greenhouse conditions. *Folia Hortic.* 27, 71–77.
- Deshaiies, R. J., i Joazeiro, C. A. P. (2009). RING domain E3 ubiquitin ligases. *Annu. Rev. Biochem.* 78, 399–434.
- Dobin, A., Davis, C. A., Schlesinger, F., Drenkow, J., Zaleski, C., Jha, S., i in. (2013). STAR: ultrafast universal RNA-seq aligner. *Bioinformatics* 29, 15–21.
- Domenico Prisa, i Alessandra Benati (2021). Improving the quality of ornamental bulbous with plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). *EPRA Int. J. Multidiscip. Res.*, 225–263.
- Dreccer, M. F., van Herwaarden, A. F., i Chapman, S. C. (2009). Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *F. Crop. Res.* 112, 43–54.
- Du, B., Nie, N., Sun, S., Hu, Y., Bai, Y., He, S., i in. (2021). A novel sweetpotato RING-H2 type E3 ubiquitin ligase gene *IbATL38* enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Sci.* 304, 110802.
- Dubos, C., Stracke, R., Grotewold, E., Weisshaar, B., Martin, C., i Lepiniec, L. (2010). MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 15, 573–581.
- Duvnjak, J., Lončarić, A., Brkljačić, L., Šamec, D., Šarčević, H., Salopek-Sondi, B., i in. (2023). Morpho-physiological and hormonal response of winter wheat varieties to drought stress at stem elongation and anthesis stages. *Plants* 12, 418.
- Egamberdieva, D., Wirth, S. J., Shurigin, V. V., Hashem, A., i Abd_Allah, E. F. (2017). Endophytic bacteria improve plant growth, symbiotic performance of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and induce suppression of root rot caused by *Fusarium solani* under salt stress. *Front. Microbiol.* 8, 1–13.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., i Waines, J. G. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *F. Crop. Res.* 106, 34–43.
- El-Sayed, E.-S., El-Didamony, G., i El-Sayed, E. F. (2002). Effects of mycorrhizae and chitin-hydrolysing microbes on *Vicia faba*. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 18, 505–515.
- Erenstein, O., Jaleta, M., Mottaleb, K. A., Sonder, K., Donovan, J., i Braun, H.-J. (2022). Global trends in wheat production, consumption and trade, w *Wheat Improvement*, (Springer International Publishing), 47–66.
- Ergen, N. Z., i Budak, H. (2009). Sequencing over 13 000 expressed sequence tags from six subtractive cDNA libraries of wild and modern wheats following slow drought stress. *Plant, Cell Environ.* 32, 220–236.
- Evelin, H., Kapoor, R., i Giri, B. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Ann. Bot.* 104, 1263–1280.
- Fahad, S., Bajwa, A. A., Nazir, U., Anjum, S. A., Farooq, A., Zohaib, A., i in. (2017). Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Front. Plant Sci.* 8, 1–16.
- Fang, J., Shi, G., Wei, S., Ma, J., Zhang, X., Wang, J., i in. (2023a). Drought sensitivity of spring wheat cultivars shapes rhizosphere microbial community patterns in response to drought. *Plants* 12, 3650.
- Fang, J., Wei, S., Gao, Y., Zhang, X., Cheng, Y., Wang, J., i in. (2023b). Character variation of root space microbial community composition in the response of drought-tolerant spring wheat to drought stress. *Front. Microbiol.* 14, 1–15.
- Fang, L., Martre, P., Jin, K., Du, X., van der Putten, P. E. L., Yin, X., i in. (2023c). Neglecting acclimation of photosynthesis under drought can cause significant errors in predicting leaf photosynthesis in wheat. *Glob. Chang. Biol.* 29, 505–521.
- Fang, Y., Du, Y., Wang, J., Wu, A., Qiao, S., Xu, B., i in. (2017). Moderate drought stress affected root growth and grain yield in old, modern and newly released cultivars of winter wheat. *Front. Plant Sci.* 8, 1–14.
- Fang, Y., i Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cell. Mol. Life Sci.* 72, 673–689.

- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., i Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants: an overview. *Plant responses to drought Stress From Morphol. to Mol. Featur.*, 1–33.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., i Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 185–212.
- Feledyn-Szewczyk, B., Kuś, J., Jończyk, K., i Nakielska, M. (2023). *Zboża w uprawie ekologicznej: pszenica jara*. Puławy: Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa Państwowy Instytut Badawczy.
- Feng, G., Zhang, F. S., Li, X. L., Tian, C. Y., Tang, C., i Rengel, Z. (2002). Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12, 185–190.
- Fierer, N., Strickland, M. S., Liptzin, D., Bradford, M. A., i Cleveland, C. C. (2009). Global patterns in belowground communities. *Ecol. Lett.* 12, 1238–1249. 0248.2009.01360.x
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., i Sharkey, T. D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biol.* 6, 269–279.
- Francini, A., i Sebastiani, L. (2019). Abiotic stress effects on performance of horticultural crops. *Horticulturae* 5, 67.
- Francis, K. (2023). Flavin Monooxygenases: a multifaceted class of enzymes with abundant biomedical applications. *Ann. Adv. Biomed. Sci.* 6, 1–13.
- Frey-Klett, P., Garbaye, J., i Tarkka, M. (2007). The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytol.* 176, 22–36.
- Ganugi, P., Fiorini, A., Rocchetti, G., Bonini, P., Tabaglio, V., i Lucini, L. (2022). A response surface methodology approach to improve nitrogen use efficiency in maize by an optimal mycorrhiza-to-*Bacillus* co-inoculation rate. *Front. Plant Sci.* 13, 1–12.
- Garcia, K., Doidy, J., Zimmermann, S. D., Wipf, D., i Courty, P.-E. (2016). Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. *Trends Plant Sci.* 21, 937–950.
- Gąsiorowski, H. red. (2004). *Pszenica chemia i technologia*. Poznań: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Genty, B., Briantais, J.-M., i Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta (BBA)-General Subj.* 990, 87–92.
- Gierth, M., i Mäser, P. (2007). Potassium transporters in plants - Involvement in K⁺ acquisition, redistribution and homeostasis. *FEBS Lett.* 581, 2348–2356.
- Giovannini, L., Palla, M., Agnolucci, M., Avio, L., Sbrana, C., Turrini, A., i in. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi and associated microbiota as plant biostimulants: research strategies for the selection of the best performing inocula. *Agronomy* 10, 106.
- Glithero, N. J., Ramsden, S. J., i Wilson, P. (2013). Barriers and incentives to the production of bioethanol from cereal straw: a farm business perspective. *Energy Policy* 59, 161–171.
- Golbashy, M., Ebrahimi, M., Khorasani, S. K., i Choukan, R. (2010). Evaluation of drought tolerance of some corn (*Zea mays* L.) hybrids in Iran. *African J. Agric. Res.* 5, 2714–2719.
- Goltsev, V., Zaharieva, I., Chernev, P., Kouzmanova, M., Kalaji, H. M., Yordanov, I., i in. (2012). Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation. *Biochim. Biophys. Acta - Bioenerg.* 1817, 1490–1498.
- Goyal, N., Bhuria, M., Verma, D., Garewal, N., i Singh, K. (2023). Genome-wide identification of BTB domain-containing gene family in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Agriculture* 13, 252.
- Gregorova, Z., Kovacik, J., Klejdus, B., Maglovski, M., Kuna, R., Hauptvogel, P., i in. (2015). Drought-induced responses of physiology, metabolites, and PR proteins in *Triticum aestivum*. *J. Agric. Food Chem.* 63, 8125–8133.
- Grover, A. (2012). Plant chitinases: genetic diversity and physiological roles. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 31, 57–73.

- Grover, M., Bodhankar, S., Sharma, A., Sharma, P., Singh, J., i Nain, L. (2021). PGPR mediated alterations in root traits: way toward sustainable crop production. *Front. Sustain. Food Syst.* 4, 1–28.
- Grzesiak, M. T., Hordyńska, N., Maksymowicz, A., Grzesiak, S., i Szechyńska-Hebda, M. (2019a). variation among spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in response to the drought stress. II—root system structure. *Plants* 8, 584.
- Grzesiak, S., Hordyńska, N., Szczyrek, P., Grzesiak, M. T., Noga, A., i Szechyńska-Hebda, M. (2019b). Variation among wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in response to the drought stress: I—selection approaches. *J. Plant Interact.* 14, 30–44.
- Guo, J., Wang, H., Liu, S., Wang, Y., Liu, F., i Li, X. (2022). Parental drought priming enhances tolerance to low temperature in wheat (*Triticum aestivum*) offspring. *Funct. Plant Biol.* 49, 946–957.
- Gupta, A., Rico-Medina, A., i Caño-Delgado, A. I. (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science.* 368, 266–269.
- Hall, T. (2011). BioEdit: An important software for molecular biology. *Green Earth Res. Found. Bull. Biociences* 2, 60–61.
- Hammond, G. P., i McCann, N. (2023). Bioethanol processing from wheat straw: investment appraisal of a full-scale UK biofuel refinery. *Biofuels* 14, 267–277.
- Han, J., Liu, Y., Shen, Y., i Li, W. (2023). A surprising diversity of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase in wheat: new in sight to the roles in drought tolerance. *Int. J. Mol. Sci.* 24, 9886.
- Han, Z., Ghanizadeh, H., Zhang, H., Li, X., Li, T., Wang, Q., i in. (2022). *Clonostachys rosea* promotes root growth in tomato by secreting auxin produced through the tryptamine pathway. *J. Fungi* 8, 1166.
- Hao, L., Zhang, Z., Hao, B., Diao, F., Zhang, J., Bao, Z., i in. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi alter microbiome structure of rhizosphere soil to enhance maize tolerance to La. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 212, 111996.
- Hara, M. (2010). The multifunctionality of dehydrins: an overview. *Plant Signal. Behav.* 5, 503–508.
- He, C., Liu, C., Liu, H., Wang, W., Hou, J., i Li, X. (2022). Dual inoculation of dark septate endophytes and *Trichoderma viride* drives plant performance and rhizosphere microbiome adaptations of *Astragalus mongholicus* to drought. *Environ. Microbiol.* 24, 324–340.
- He, W., Liu, H., Qi, Y., Liu, F., i Zhu, X. (2020). Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. *Glob. Chang. Biol.* 26, 3627–3638.
- Hernández Estévez, I., i Rodríguez Hernández, M. (2020). Plant glutathione S-transferases: an overview. *Plant Gene* 23, 100233.
- Hoekstra, F. A., Golovina, E. A., i Buitink, J. (2001). Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 6, 431–438.
- Hu, J., Yang, T., Friman, V.-P., Kowalchuk, G. A., Hautier, Y., Li, M., i in. (2021). Introduction of probiotic bacterial consortia promotes plant growth via impacts on the resident rhizosphere microbiome. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 288.
- Hu, L., Wang, Z., Du, H., i Huang, B. (2010). Differential accumulation of dehydrins in response to water stress for hybrid and common bermudagrass genotypes differing in drought tolerance. *J. Plant Physiol.* 167, 103–109.
- Huang, S., Howington, M. B., Dobry, C. J., Evans, C. R., i Leiser, S. F. (2021). Flavin-containing monooxygenases are conserved regulators of stress resistance and metabolism. *Front. Cell Dev. Biol.* 9, 1–18.
- Huo, Y., Wang, M., Wei, Y., i Xia, Z. (2016). Overexpression of the maize *psbA* gene enhances drought tolerance through regulating antioxidant system, photosynthetic capability, and stress defense gene expression in tobacco. *Front. Plant Sci.* 6, 1–10.
- Hussein, H.-A. A., Alshammari, S. O., Kenawy, S. K. M., Elkady, F. M., i Badawy, A. A. (2022). Grain-priming with l-arginine improves the growth performance of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants under drought stress. *Plants* 11, 1219.

- Iqbal, M., Dubey, M., Mcewan, K., Menzel, U., Franko, M. A., Viketoft, M., i in. (2018). Evaluation of *Clonostachys rosea* for control of plant-parasitic nematodes in soil and in roots of carrot and wheat. *Phytopathology* 108, 52–59.
- Jaksińska, Z., i Kotecki, A. (2003). *Szczegółowa uprawa roślin: praca zbiorowa, Tom 1.*, red. Z. Jaksińska i A. Kotecki. Wrocław: Wydawnictwo Akademii Rolniczej.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R., i in. (2009). Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol* 11, 100–105.
- Jan, R., Khan, M.-A., Asaf, S., Lubna, Waqas, M., Park, J.-R., i in. (2022). Drought and UV radiation stress tolerance in rice is improved by overaccumulation of non-enzymatic antioxidant flavonoids. *Antioxidants* 11, 917.
- Janiak, A., Kwasniewski, M., Sowa, M., Gajek, K., Żmuda, K., Kościelniak, J., i in. (2018). No time to waste: transcriptome study reveals that drought tolerance in barley may be attributed to stressed-like expression patterns that exist before the occurrence of stress. *Front. Plant Sci.* 8, 2212.
- Jeon, J. S., Rybka, D., Carreno-Quintero, N., De Vos, R., Raaijmakers, J. M., i Etalo, D. W. (2022). Metabolic signatures of rhizobacteria-induced plant growth promotion. *Plant Cell Environ.* 45, 3086–3099.
- Jia, Q., Liu, Z., Guo, C., Wang, Y., Yang, J., Yu, Q., i in. (2023a). Relationship between photosynthetic CO₂ assimilation and chlorophyll fluorescence for winter wheat under water stress. *Plants* 12, 1–25.
- Jia, W., Xiong, Y., Li, M., Zhang, S., Han, Z., i Li, K. (2023b). Genome-wide identification, characterization, evolution and expression analysis of the *DIR* gene family in potato (*Solanum tuberosum*). *Front. Genet.* 14, 1–14.
- Jiang, C.-D., Gao, H., Zou, Q., Jiang, G., i Li, L. (2006). Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. *Environ. Exp. Bot.* 55, 87–96.
- Jiang, W., Tong, T., Li, W., Huang, Z., Chen, G., Zeng, F., i in. (2023). Molecular evolution of plant 14-3-3 proteins and function of hv14-3-3a in stomatal regulation and drought tolerance. *Plant Cell Physiol.* 63, 1857–1872.
- Jiang, Y., Li, Y., Lu, C., Tang, Y., Jiang, X., i Gai, Y. (2020). Isolation and characterization of *Populus* xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase (XTH) involved in osmotic stress responses. *Int. J. Biol. Macromol.* 155, 1277–1287.
- Jochum, M. D., McWilliams, K. L., Borrego, E. J., Kolomiets, M. V., Niu, G., Pierson, E. A., i in. (2019). Bioprospecting plant growth-promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. *Front. Microbiol.* 10, 1–9.
- Kaczmarek, W. (1984). A comparison of bacterial and fungal biomass in several cultivated soils. *Acta Microbiol. Pol.* 33, 239–247.
- Kalaji, H. M., Bosa, K., Kościelniak, J., i Hossain, Z. (2011). Chlorophyll *a* fluorescence—a useful tool for the early detection of temperature stress in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Omi. a J. Integr. Biol.* 15, 925–934.
- Kalaji, H. M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I. A., i in. (2016). Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiol. Plant.* 38, 102.
- Kalaji, H. M., Schansker, G., Ladle, R. J., Goltsev, V., Bosa, K., Allakhverdiev, S. I., i in. (2014). Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynth. Res.* 122, 121–158.
- Kalitikiewicz, A., i Kępczyńska, E. (2008). Wykorzystanie ryzobakterii do stymulacji wzrostu roślin The use of rhizobacteria in plant growth promoting process. *Biotechnologia* 2, 102–114.
- Kamilova, F., Lamers, G., i Lugtenberg, B. (2008). Biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* WCS365 inhibits germination of *Fusarium oxysporum* spores in tomato root exudate as well as subsequent formation of new spores. *Environ. Microbiol.* 10, 2455–2461.

- Kandeel, M., i Kitade, Y. (2010). Substrate specificity and nucleotides binding properties of NM23H2/nucleoside diphosphate kinase homolog from *Plasmodium falciparum*. *J. Bioenerg. Biomembr.* 42, 361–369.
- Kang, B. G., Kim, W. T., Yun, H. S., i Chang, S. C. (2010a). Use of plant growth-promoting rhizobacteria to control stress responses of plant roots. *Plant Biotechnol. Rep.* 4, 179–183.
- Kang, J., Hwang, J. U., Lee, M., Kim, Y. Y., Assmann, S. M., Martinoia, E., i in. (2010b). PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 2355–2360.
- Kashyap, A. S., Pandey, V. K., Manzar, N., Kannoja, P., Singh, U. B., i Sharma, P. K. (2017). Role of plant growth-promoting rhizobacteria for improving crop productivity in sustainable agriculture, w *Plant-microbe interactions in agro-ecological perspectives*, red. D. Singh, H. Singh, i R. Prabha (Singapore: Springer), 673–693.
- Kasim, W. A., Osman, M. E., Omar, M. N., Abd El-Daim, I. A., Bejai, S., i Meijer, J. (2013). Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. *J. Plant Growth Regul.* 32, 122–130.
- Katiyar, D. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria-an efficient tool for agriculture promotion. *Adv. Plants Agric. Res.* 4, 426–434.
- Kavar, T., Maras, M., Kidrič, M., Šuštar-Vozlič, J., i Meglič, V. (2008). Identification of genes involved in the response of leaves of *Phaseolus vulgaris* to drought stress. *Mol. Breed.* 21, 159–172.
- Kaya, C., Uğurlar, F., i Adamakis, I.-D. S. (2023). Epigenetic and hormonal modulation in plant–plant growth-promoting microorganism symbiosis for drought-resilient agriculture. *Int. J. Mol. Sci.* 24, 16064.
- Keller, S., Schneider, K., i Süßmuth, R. D. (2006). Structure elucidation of auxofuran, a metabolite involved in stimulating growth of fly agaric, produced by the mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* AcH 505. *J. Antibiot. (Tokyo)*. 59, 801–803.
- Kesten, C., García-Moreno, Á., Amorim-Silva, V., Menna, A., Castillo, A. G., Percio, F., i in. (2022). Peripheral membrane proteins modulate stress tolerance by safeguarding cellulose synthases. *Sci. Adv.* 8, eabq6971.
- Khalil, A. M., Murchie, E. H., i Mooney, S. J. (2020). Quantifying the influence of water deficit on root and shoot growth in wheat using X-ray computed tomography. *AoB Plants* 12, plaa036.
- Khan, A. L., i Lee, I. J. (2013). Endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 secretes gibberellin that reprograms *Glycine max* L. growth during copper stress. *BMC Plant Biol.* 13.
- Kim, H. B., i An, C. S. (2002). Differential expression patterns of an acidic chitinase and a basic chitinase in the root nodule of *Elaeagnus umbellata*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 15, 209–215.
- Kim, S. Y., Paeng, S. K., Nawkar, G. M., Maibam, P., Lee, E. S., Kim, K.-S., i in. (2011). The 1-Cys peroxiredoxin, a regulator of seed dormancy, functions as a molecular chaperone under oxidative stress conditions. *Plant Sci.* 181, 119–124.
- Kim, W., Iizumi, T., i Nishimori, M. (2019). Global patterns of crop production losses associated with droughts from 1983 to 2009. *J. Appl. Meteorol. ans Climatol.* 58, 1233–1244.
- Kim, Y. J., Lee, H. J., Jang, M. G., Kwon, W. S., Kim, S. Y., i Yang, D. C. (2014). Cloning and characterization of pathogenesis-related protein 4 gene from *Panax ginseng*. *Russ. J. Plant Physiol.* 61, 664–671.
- Kloepper, J. W., Ryu, C.-M., i Zhang, S. (2004). Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology* 94, 1259–1266.
- Kloepper, J. W., i Schroth, M. N. (1981). Plant growth-promoting rhizobacteria and plant growth under gnotobiotic conditions. *Phytopathology* 71, 642–644.
- Kopcewicz, J., i Lewak, S. red. (2002). *Fizjologia Roślin*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Koramutla, M. K., Negi, M., i Ayele, B. T. (2021). Roles of glutathione in mediating abscisic acid signaling and its regulation of seed dormancy and drought tolerance. *Genes (Basel)*. 12, 1620.
- Krönauer, C., i Lahaye, T. (2021). The flavin monooxygenase Bs3 triggers cell death in plants, impairs growth in yeast and produces H₂O₂ in vitro. *PLoS One* 16, 1–17.

- Krongdang, S., Evans, J. D., Pettis, J. S., i Chantawannakul, P. (2017). Multilocus sequence typing, biochemical and antibiotic resistance characterizations reveal diversity of North American strains of the honey bee pathogen *Paenibacillus larvae*. *PLoS One* 12, e0176831.
- Kumar, A., Dubey, A. K., Kumar, V., Ansari, M. A., Narayan, S., Kumar, S., i in. (2020). Overexpression of rice glutaredoxin genes *LOC_Os02g40500* and *LOC_Os01g27140* regulate plant responses to drought stress. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 200, 110721.
- Kumar, A., i Verma, J. P. (2018). Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review? *Microbiol. Res.* 207, 41–52.
- Kumar, P., Dubey, R. C., i Maheshwari, D. K. (2012). *Bacillus* strains isolated from rhizosphere showed plant growth promoting and antagonistic activity against phytopathogens. *Microbiol. Res.* 167, 493–499.
- Lane, D. J. (1991). 16S/23S rRNA sequencing, w *Nuceic acid techniques in bacterial systematics*, red. E. Stackebrandt i M. Goodfellow (Chichester, United Kingdom: John Wiley & Sons Ltd), 115–175.
- Larouk, C., Gabon, F., Kehel, Z., Djekoun, A., Nachit, M., i Amri, A. (2021). Chlorophyll fluorescence and drought tolerance in a mapping population of durum wheat. *Contemp. Agric.* 70, 123–134.
- Laskoś, K., Myśków, B., Dziurka, M., Warchoń, M., Dziurka, K., Juzoń, K., i in. (2022). Variation between glaucous and non-glaucous near-isogenic lines of rye (*Secale cereale* L.) under drought stress. *Sci. Rep.* 12, 22486.
- Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Ann. Bot.* 89, 871–885.
- Lawson, T., Kramer, D. M., i Raines, C. A. (2012). Improving yield by exploiting mechanisms underlying natural variation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotechnol.* 23, 215–220.
- Lee, D. H., Choi, H. W., i Hwang, B. K. (2011). The pepper E3 ubiquitin ligase RING1 gene, *caRING1*, is required for cell death and the salicylic acid-dependent defense response. *Plant Physiol.* 156, 2011–2025.
- Lesk, C., Rowhani, P., i Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature* 529, 84–87.
- Levchenko, I., Smith, C. K., Walsh, N. P., Sauer, R. T., i Baker, T. A. (1997). PDZ-like domains mediate binding specificity in the Clp/Hsp100 family of chaperones and protease regulatory subunits. *Cell* 91, 939–947.
- Li, C., Ma, M., Zhang, T., Feng, P., Chen, X., Liu, Y., i in. (2021). Comparison of photosynthetic activity and heat tolerance between near isogenic lines of wheat with different photosynthetic rates. *PLoS One* 16, e0255896.
- Li, H., Guo, Q., Jing, Y., Liu, Z., Zheng, Z., Sun, Y., i in. (2020). Application of *Streptomyces pactum* Act12 enhances drought resistance in wheat. *J. Plant Growth Regul.* 39, 122–132.
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., i in. (2009). The sequence alignment/map format and SAMtools. *Bioinformatics* 25, 2078–2079.
- Li, H., Xu, H., Zhang, P., Gao, M., Wang, D., i Zhao, H. (2017). High temperature effects on D1 protein turnover in three wheat varieties with different heat susceptibility. *Plant Growth Regul.* 81, 1–9.
- Li, J., Su, X., Wang, Y., Yang, W., Pan, Y., Su, C., i in. (2018a). Genome-wide identification and expression analysis of the BTB domain-containing protein gene family in tomato. *Genes Genomics* 40, 1–15.
- Li, J., Wang, C., Wu, X., Gong, B., Lü, G., i Gao, H. (2022a). Molecular cloning of a TCHQD class glutathione S-transferase and GST function in response to GABA induction of melon seedlings under root hypoxic stress. *Horticulturae* 8, 446.
- Li, X., Cai, J., Liu, F., Dai, T., Cao, W., i Jiang, D. (2014). Physiological, proteomic and transcriptional responses of wheat to combination of drought or waterlogging with late spring low temperature. *Funct. plant Biol.* 41, 690–703.
- Li, X., He, C., He, X., Su, F., Hou, L., Ren, Y., i in. (2019). Dark septate endophytes improve the growth of host and non-host plants under drought stress through altered root development. *Plant Soil* 439, 259–272.

- Li, X., Liu, Z., Zhao, H., Deng, X., Su, Y., Li, R., i in. (2022b). Overexpression of sugarcane *ScDIR* genes enhances drought tolerance in *Nicotiana benthamiana*. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 5340.
- Li, X., Ma, W., i Jiang, Y. (2023). Expression patterns of heat shock protein genes and antioxidase genes in *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: *Apidae*) under heat stress. *J. Entomol. Sci.* 58, 95–103.
- Li, Z., Woo, H. R., i Guo, H. (2018b). Genetic redundancy of senescence-associated transcription factors in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 69, 811–823.
- Liao, Y., Smyth, G. K., i Shi, W. (2014). FeatureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features. *Bioinformatics* 30, 923–930.
- Lichtenthaler, H. K., i Miehe, J. A. (1997). Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. *Trends Plant Sci.* 2, 316–320.
- Litvin, A. G., van Iersel, M. W., i Malladi, A. (2016). Drought stress reduces stem elongation and alters gibberellin-related gene expression during vegetative growth of tomato. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 141, 591–597.
- Liu, A., Wang, W., Zheng, X., Chen, X., Fu, W., Wang, G., i in. (2022). Improvement of the Cd and Zn phytoremediation efficiency of rice (*Oryza sativa*) through the inoculation of a metal-resistant PGPR strain. *Chemosphere* 302, 134900.
- Liu, E. K., Mei, X. R., Yan, C. R., Gong, D. Z., i Zhang, Y. Q. (2016). Effects of water stress on photosynthetic characteristics, dry matter translocation and WUE in two winter wheat genotypes. *Agric. Water Manag.* 167, 75–85.
- Liu, F., Ma, H., Liu, B., Du, Z., Ma, B., i Jing, D. (2023). Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on the physioecological characteristics and growth of walnut seedlings under drought stress. *Agronomy* 13, 290.
- Liu, Q., Xie, S., Zhao, X., Liu, Y., Xing, Y., Dao, J., i in. (2021). Drought sensitivity of sugarcane cultivars shapes rhizosphere bacterial community patterns in response to water stress. *Front. Microbiol.* 12, 732989.
- Lopez, C. G., Banowitz, G. M., Peterson, C. J., i Kronstad, W. E. (2003). Dehydrin expression and drought tolerance in seven wheat cultivars. *Crop Sci.* 43, 577–582.
- Lu, H., Hu, Y., Wang, C., Liu, W., Ma, G., Han, Q., i in. (2019). Effects of high temperature and drought stress on the expression of gene encoding enzymes and the activity of key enzymes involved in starch biosynthesis in wheat grains. *Front. Plant Sci.* 10, 1–17.
- Lugtenberg, B., i Kamilova, F. (2009). Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 63, 541–556.
- Lv, A., Fan, N., Xie, J., Yuan, S., An, Y., i Zhou, P. (2017). Expression of *CdDHN4*, a novel YSK2-type dehydrin gene from bermudagrass, responses to drought stress through the ABA-dependent signal pathway. *Front. Plant Sci.* 8, 1–12.
- Lv, K., Wei, H., i Liu, G. (2021). A R2R3-MYB transcription factor gene, *BpMYB123*, regulates *BpLEA14* to improve drought tolerance in *Betula platyphylla*. *Front. Plant Sci.* 12, 1–9.
- Ma, Y., Zhang, H., Wang, D., Guo, X., Yang, T., Xiang, X., i in. (2021). Differential responses of arbuscular mycorrhizal fungal communities to long-term fertilization in the wheat rhizosphere and root endosphere. *Appl. Environ. Microbiol.* 87, 1–13.
- Mahdy, R. E., Ashetri, D., Alatawi, H. A., Al-Amrah, H., i Mahdy, E. E. (2022). Direct and indirect selection for grain yield and grain weight in late generations of bread wheat under drought stress and normal irrigation environments. *Plants* 11, 1604.
- Mahrookashani, A., Siebert, S., Hüging, H., i Ewert, F. (2017). Independent and combined effects of high temperature and drought stress around anthesis on wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 203, 453–463.
- Maia, L. B. L., Pereira, H. D., Garratt, R. C., Brandão-Neto, J., Henrique-Silva, F., Toyama, D., i in. (2021). Structural and evolutionary analyses of PR-4 SUGARWINs points to a different pattern of protein function. *Front. Plant Sci.* 12, 1–13.
- Majed, R., Faille, C., Kallassy, M., i Gohar, M. (2016). *Bacillus cereus* biofilms-same, only different. *Front. Microbiol.* 7, 1–16.

- Mao, K., Yang, J., Sun, Y., Guo, X., Qiu, L., Mei, Q., i in. (2024). MdbHLH160 is stabilized via reduced MdbT2-mediated degradation to promote *MdSOD1* and *MdDREB2A*-like expression for apple drought tolerance. *Plant Physiol.* 194, 1181–1203.
- Matthews, A. (2022). Implications of the European Green Deal for agri-food trade with developing countries. Brussels. Dostęp: https://europeanlandowners.org/images/Mathews_ELO_paper_23_May_2022.pdf?mc_cid=76a264d9b9&mc_eid=2dcb19faf9
- Maxwell, K., i Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51, 659–668.
- Meng, Y.-C., Zhang, H.-F., Pan, X.-X., Chen, N., Hu, H.-F., Haq, S. U., i in. (2021). *CaDHN3*, a pepper (*Capsicum annuum* L.) dehydrin gene enhances the tolerance against salt and drought stresses by reducing ROS accumulation. *Int. J. Mol. Sci.* 22, 3205.
- Messant, M., Krieger-Liszkay, A., i Shimakawa, G. (2021). Dynamic changes in protein-membrane association for regulating photosynthetic electron transport. *Cells* 10, 1216.
- Mi, H., Muruganujan, A., Ebert, D., Huang, X., i Thomas, P. D. (2019). PANTHER version 14: more genomes, a new PANTHER GO-slim and improvements in enrichment analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 47, D419–D426.
- Mikiciuk, G., Sas-Paszt, L., Mikiciuk, M., Derkowska, E., Trzciński, P., Głuszek, S., i in. (2019). Mycorrhizal frequency, physiological parameters, and yield of strawberry plants inoculated with endomycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza* 29, 489–501.
- Miransari, M. (2010). Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biol.* 12, 563–569.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress , antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7, 405–410.
- Morales-Quintana, L., Moya, M., Santelices-Moya, R., Cabrera-Ariza, A., Rabert, C., Pollmann, S., i in. (2022). Improvement in the physiological and biochemical performance of strawberries under drought stress through symbiosis with Antarctic fungal endophytes. *Front. Microbiol.* 13, 1–11.
- Moreno-Galván, A., Romero-Perdomo, F. A., Estrada-Bonilla, G., Meneses, C. H. S. G., i Bonilla, R. R. (2020). Dry-caribbean *Bacillus* spp. strains ameliorate drought stress in maize by a strain-specific antioxidant response modulation. *Microorganisms* 8, 823.
- Moretti, L. G., Crusciol, C. A. C., Bossolani, J. W., Momesso, L., Garcia, A., Kuramae, E. E., i in. (2020). Bacterial consortium and microbial metabolites increase grain quality and soybean yield. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 20, 1923–1934.
- Morgan, M., Lawrence, M., i Anders, S. (2008). ShortRead: base classes and methods for high-throughput short-read sequencing data. *R Packag. version 0.1* 23.
- Morsy, M., Cleckler, B., i Armuelles-Millican, H. (2020). Fungal endophytes promote tomato growth and enhance drought and salt tolerance. *Plants* 9, 877.
- Muhammad, A., Li, J., Hu, W., Yu, J., Khan, S. U., Khan, M. H. U., i in. (2021). Uncovering genomic regions controlling plant architectural traits in hexaploid wheat using different GWAS models. *Sci. Rep.* 11, 1–14.
- Nadeem, M., Ali, M., Kubra, G., Fareed, A., Hasan, H., Khursheed, A., i in. (2020). Role of osmoprotectants in salinity tolerance in wheat, w *Climate change and food security with emphasis on wheat*, (Elsevier), 93–106.
- Nagai, T., i Makino, A. (2009). Differences between rice and wheat in temperature responses of photosynthesis and plant growth. *Plant Cell Physiol.* 50, 744–755.
- Naidu, S. L., i Long, S. P. (2004). Potential mechanisms of low-temperature tolerance of C4 photosynthesis in *Miscanthus x giganteus*: an *in vivo* analysis. *Planta* 220, 145–155.
- Nasirzadeh, L., Sorkhilaleloo, B., Majidi Hervan, E., i Fatehi, F. (2021). Changes in antioxidant enzyme activities and gene expression profiles under drought stress in tolerant, intermediate, and susceptible wheat genotypes. *Cereal Res. Commun.* 49, 83–89.
- Nautiyal, C. S. (1999). An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiol. Lett.* 170, 265–270.

- Nawaz, A., Shahbaz, M., Asadullah, Imran, A., Marghoob, M. U., Imtiaz, M., i in. (2020a). Potential of salt tolerant pgpr in growth and yield augmentation of wheat (*Triticum aestivum* L.) under saline conditions. *Front. Microbiol.* 11, 1–12.
- Nawaz, H., Hussain, N., Jamil, M., Yasmeen, A., Bukhari, S. A. H., Aurangzaib, M., i in. (2020b). Seed biopriming mitigates terminal drought stress at reproductive stage of maize by enhancing gas exchange attributes and nutrient uptake. *Turkish J. Agric. For.* 44, 250–261.
- Nguyen, T. C., Jo, H., Tran, H. A., Lee, J., Lee, J.-D., Kim, J. H., i in. (2024). Assessment of drought responses of wild soybean accessions at different growth stages. *Agronomy* 14, 471.
- Niranjan Raj, S., Shetty, H. S., i Reddy, M. S. (2006). Plant growth promoting rhizobacteria: potential green alternative for plant productivity, w *PGPR: biocontrol and biofertilization*, red. Z. A. Siddiqui (Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag), 197–216.
- Niu, S., Gao, Y., Zi, H., Liu, Y., Liu, X., Xiong, X., i in. (2022). The osmolyte-producing endophyte *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 induces drought and salt tolerance in rice via a multi-level mechanism. *Crop J.* 10, 375–386.
- Niyogi, K. K. (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 333–359.
- Nwokoro, O., i Ekwem, O. H. (2021). Impact of seasonal variations on the colonial populations of bacteria and fungi in soil and on buried plant stems. *Niger. J. Environ. Sci. Technol.* 5, 110–119.
- Pan, Y. H., Chen, L., Guo, H. F., Feng, R., Lou, Q. J., Rashid, M. A. R., i in. (2022). Systematic analysis of NB-ARC gene family in rice and functional characterization of *GNP12*. *Front. Genet.* 13, 1–15.
- Paolacci, A. R., Tanzarella, O. A., Porceddu, E., i Ciaffi, M. (2009). Identification and validation of reference genes for quantitative RT-PCR normalization in wheat. *BMC Mol. Biol.* 10, 1–27.
- Parlament Europejski i Rada Unii Europejskiej (2018). Dyrektywa Parlamentu Europejskiego i Rady (UE) 2018/2001 z dnia 11 grudnia 2018 r. w sprawie promowania stosowania energii ze źródeł odnawialnych. *Dz. Urzędowy Unii Eur.* L 328, 82–209.
- Parry, M. A. J., Flexas, J., i Medrano, H. (2005). Prospects for crop production under drought: research priorities and future directions. *Ann. Appl. Biol.* 147, 211–226.
- Patni, N., Pillai, S. G., i Dwivedi, A. H. (2013). Wheat as a promising substitute of corn for bioethanol production. *Procedia Eng.* 51, 355–362.
- Peng, Y., Tang, N., Zou, J., Ran, J., i Chen, X. (2023). Rice MYB transcription factor *OsMYB1R1* negatively regulates drought resistance. *Plant Growth Regul.* 99, 515–525.
- Pereira, S. I. A., Abreu, D., Moreira, H., Vega, A., i Castro, P. M. L. (2020). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) improve the growth and nutrient use efficiency in maize (*Zea mays* L.) under water deficit conditions. *Heliyon* 6, e05106.
- Pešaković, M., Karaklajić-Stajić, Ž., Milenković, S., i Mitrović, O. (2013). Biofertilizer affecting yield related characteristics of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) and soil micro-organisms. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 150, 238–243.
- Pfaffl, M. W. (2001). A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Res.* 29, 2003–2007.
- Pfaffl, M. W. (2007). Relative quantification, w *Real-time PCR*, red. M. Tefvik Dorak (Abingdon: Taylor & Francis Group), 63–82.
- Pham, A. Q., Cho, S.-H., Nguyen, C. T., i Stacey, G. (2020). *Arabidopsis* lectin receptor kinase P2K2 is a second plant receptor for extracellular ATP and contributes to innate immunity. *Plant Physiol.* 183, 1364–1375.
- Pieterse, C. M. J., Zamioudis, C., Berendsen, R. L., Weller, D. M., Van Wees, S. C. M., i Bakker, P. A. H. M. (2014). Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 52, 347–375.
- Pineda, A., Dicke, M., Pieterse, C. M. J., i Pozo, M. J. (2013). Beneficial microbes in a changing environment: Are they always helping plants to deal with insects? *Funct. Ecol.* 27, 574–586.

- Piwowar, A. (2023). Water shortage in polish agriculture and its economic consequences., w *Proceedings of the international scientific conference Hradec Economic Days 2023*, red. J. Maci, P. Maresova, K. Firlej, i I. Soukal, 519–526.
- Piwowar, A., i Kuźmiński, Ł. (2023). Drought risk probabilistic models based on extreme value theory. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 30, 95945–95958.
- Polyanskaya, L. M., Prikhod'ko, V. E., Lomakin, D. G., i Chernov, I. Y. (2016). The number and biomass of microorganisms in ancient buried and recent chernozems under different land uses. *Eurasian Soil Sci.* 49, 1122–1135.
- Porcel, R., Redondo-Gómez, S., Mateos-Naranjo, E., Aroca, R., Garcia, R., i Ruiz-Lozano, J. M. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. *J. Plant Physiol.* 185, 75–83.
- Poudel, M., Mendes, R., Costa, L. A. S., Bueno, C. G., Meng, Y., Folimonova, S. Y., i in. (2021). The role of plant-associated bacteria, fungi, and viruses in drought stress mitigation. *Front. Microbiol.* 12, 1–21.
- Poveda, J. (2020). *Trichoderma parareesei* favors the tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to salinity and drought due to a chorismate mutase. *Agronomy* 10, 118.
- Prabhakar, A., i Bishop, A. H. (2014). Comparative studies to assess bacterial communities on the clover phylloplane using MLST, DGGE and T-RFLP. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 30, 153–161.
- Prasanna, R., Rana, A., Chaudhary, V., Joshi, M., i Nain, L. (2012). Cyanobacteria-PGPR interactions for effective nutrient and pest management strategies in agriculture, w *Microorganisms in Sustainable Agriculture and Biotechnology*, (Dordrecht: Springer Netherlands), 173–195.
- Prigigallo, M. I., Staropoli, A., Vinale, F., i Bubici, G. (2023). Interactions between plant-beneficial microorganisms in a consortium: *Streptomyces microflavus* and *Trichoderma harzianum*. *Microb. Biotechnol.* 16, 2292–2312.
- Prończuk, M. (2005). Endofity traw-znaczenie, występowanie i metody wykrywania. Przegląd literatury. *Biul. iInstytutu Hod. i Aklim. Roślin* 235, 297–309.
- Qaderi, M., Martel, A., i Dixon, S. (2019). Environmental factors influence plant vascular system and water regulation. *Plants* 8, 65.
- Qadir, M., Hussain, A., Shah, M., Lee, I. J., Iqbal, A., Irshad, M., i in. (2022). Comparative assessment of chromate bioremediation potential of *Pantoea conspicua* and *Aspergillus niger*. *J. Hazard. Mater.* 424, 127314.
- Qaseem, M. F., Qureshi, R., i Shaheen, H. (2019). Effects of pre-anthesis drought, heat and their combination on the growth, yield and physiology of diverse wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes varying in sensitivity to heat and drought stress. *Sci. Rep.* 9, 6955.
- Qian, G., Hu, B., Jiang, Y., i Liu, F. (2009). Identification and characterization of *Lysobacter enzymogenes* as a biological control agent against some fungal pathogens. *Agric. Sci. China* 8, 68–75.
- Qiu, J.-R., Huang, Z., Xiang, X.-Y., Xu, W.-X., Wang, J.-T., Chen, J., i in. (2020). MfbHLH38, a *Myrothamnus flabellifolia* bHLH transcription factor, confers tolerance to drought and salinity stresses in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol.* 20, 542.
- Rahbarian, P., i Sardoei, A. S. (2014). Effects of drought stress and manure on plant growth promoting stability in dragonhead (*Dracocephalum moldavica*). *Int. J. Plant, Anim. Environ. Sci.* 4, 324–329.
- Raheem, A., Shaposhnikov, A., Belimov, A. A., Dodd, I. C., i Ali, B. (2018). Auxin production by rhizobacteria was associated with improved yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress. *Arch. Agron. Soil Sci.* 64, 574–587.
- Raja, V., Qadir, S. U., Alyemeni, M. N., i Ahmad, P. (2020). Impact of drought and heat stress individually and in combination on physio-biochemical parameters, antioxidant responses, and gene expression in *Solanum lycopersicum*. *3 Biotech* 10, 208.
- Raklami, A., Bechtaoui, N., Tahiri, A., Anli, M., Meddich, A., i Oufdou, K. (2019). Use of rhizobacteria and mycorrhizae consortium in the open field as a strategy for improving crop nutrition, productivity and soil fertility. *Front. Microbiol.* 10, 1–11.

- Rana, A., Saharan, B., Nain, L., Prasanna, R., i Shivay, Y. S. (2012). Enhancing micronutrient uptake and yield of wheat through bacterial PGPR consortia. *Soil Sci. Plant Nutr.* 58, 573–582.
- Rebetzke, G. J., Bonnett, D. G., i Reynolds, M. P. (2016). Awns reduce grain number to increase grain size and harvestable yield in irrigated and rainfed spring wheat. *J. Exp. Bot.* 67, 2573–2586.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., i Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161, 1189–1202.
- Refahi, M., Baghaee-Ravari, S., i Mahdikhani-Moghaddam, E. (2017). Exploring possible variation among iranian *Erwinia amylovora* strains using multilocus typing and tandem repeat analysis. *J. Agric. Sci. Technol.* 19, 745–754.
- Reis, L. A. C., de Oliveira, J. A., dos Santos Farnese, F., Rosado, A. M., i Reis, L. A. C. (2021). Chlorophyll fluorescence and water content parameters are good biomarkers for selecting drought tolerant eucalyptus clones. *For. Ecol. Manage.* 481, 118682.
- Rekaby, S. A., Eissa, M. A., Hegab, S. A., i Ragheb, H. M. (2017). Effect of water stress on maize grown under drip irrigation system. *Assiut J. Agric. Sci.* 48, 331–346.
- Reyes, J. A. O., Delfin, E. F., Reyes, M. E. C., i Ocampo, E. T. M. (2022). Physiological and yield responses of selected mungbean genotypes to terminal drought. *Philipp. J. Sci.* 151, 739–750.
- Ribeiro, C. M., i Cardoso, E. J. B. N. (2012). Isolation, selection and characterization of root-associated growth promoting bacteria in Brazil Pine (*Araucaria angustifolia*). *Microbiol. Res.* 167, 69–78.
- Richardson, A. E., Lynch, J. P., Ryan, P. R., Delhaize, E., Smith, F. A., Smith, S. E., i in. (2011). Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant Soil* 349, 121–156.
- Risso, D., Schwartz, K., Sherlock, G., i Dudoit, S. (2011). GC-content normalization for RNA-seq data. *BMC Bioinformatics* 12, 480.
- Robinson, M. D., i Oshlack, A. (2010). A scaling normalization method for differential expression analysis of RNA-seq data. *Genome Biol.* 11, R25.
- Robinson, M. D., i Smyth, G. K. (2007). Moderated statistical tests for assessing differences in tag abundance. *Bioinformatics* 23, 2881–2887.
- Romero-Munar, A., Aroca, R., Zamarreño, A. M., García-Mina, J. M., Perez-Hernández, N., i Ruiz-Lozano, J. M. (2023). Dual inoculation with *Rhizophagus irregularis* and *Bacillus megaterium* improves maize tolerance to combined drought and high temperature stress by enhancing root hydraulics, photosynthesis and hormonal responses. *Int. J. Mol. Sci.* 24, 5193.
- Rooney, A. P., Price, N. P. J., Ehrhardt, C., Swezey, J. L., i Bannan, J. D. (2009). Phylogeny and molecular taxonomy of the *Bacillus subtilis* species complex and description of *Bacillus subtilis* subsp. *inaquosorum* subsp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 59, 2429–2436.
- Ruan, W., Guo, M., Wang, X., Guo, Z., Xu, Z., Xu, L., i in. (2019). Two RING-finger ubiquitin E3 ligases regulate the degradation of SPX4, an internal phosphate sensor, for phosphate homeostasis and signaling in rice. *Mol. Plant* 12, 1060–1074.
- Rudgers, J. A., i Orr, S. (2009). Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes. *J. Ecol.* 97, 247–255.
- Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. new perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza* 13, 309–317.
- Saed-Moucheshi, A., Sohrabi, F., Fasihfar, E., Baniyadi, F., Riasat, M., i Mozafari, A. A. (2021). Superoxide dismutase (SOD) as a selection criterion for triticale grain yield under drought stress: a comprehensive study on genomics and expression profiling, bioinformatics, heritability, and phenotypic variability. *BMC Plant Biol.* 21, 1–19.
- Saharan, B. S., i Nehra, V. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sci Med Res* 21, 30.
- Sairam, R. K., Srivastava, G. C., Agarwal, S., i Meena, R. C. (2005). Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes. *Biol. Plant.* 49, 85–91.
- Sallam, A., Alqudah, A. M., Dawood, M. F. A., Baenziger, P. S., i Börner, A. (2019). Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. *Int. J. Mol. Sci.* 20, 3137.

- Salzer, P., Bonanomi, A., Beyer, K., Vögeli-Lange, R., Aeschbacher, R. A., Lange, J., i in. (2000). Differential expression of eight chitinase genes in *Medicago truncatula* roots during mycorrhiza formation, nodulation, and pathogen infection. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13, 763–777.
- Samayoa, B. E., Shen, F.-T., Lai, W.-A., i Chen, W.-C. (2020). Screening and assessment of potential plant growth-promoting bacteria associated with *Allium cepa* Linn. *Microbes Environ.* 35, 1–10.
- Santos, P., Fortunato, A., Ribeiro, A., i Pawlowski, K. (2008). Chitinases in root nodules. *Plant Biotechnol.* 25, 299–307.
- Santoyo, G., Guzmán-Guzmán, P., Parra-Cota, F. I., Santos-Villalobos, S. de los, Orozco-Mosqueda, M. D. C., i Glick, B. R. (2021). Plant growth stimulation by microbial consortia. *Agronomy* 11, 219.
- Sareen, S., Budhlakoti, N., Mishra, K. K., Bharad, S., Potdukhe, N. R., Tyagi, B. S., i in. (2023). Resilience to terminal drought, heat, and their combination stress in wheat genotypes. *Agronomy* 13, 891.
- Sarma, B. K., Yadav, S. K., Singh, S., i Singh, H. B. (2015). Microbial consortium-mediated plant defense against phytopathogens: readdressing for enhancing efficacy. *Soil Biol. Biochem.* 87, 25–33.
- Scagliola, M., Pii, Y., Mimmo, T., Cesco, S., Ricciuti, P., i Crecchio, C. (2016). Characterization of plant growth promoting traits of bacterial isolates from the rhizosphere of barley (*Hordeum vulgare* L.) and tomato (*Solanum lycopersicon* L.) grown under Fe sufficiency and deficiency. *Plant Physiol. Biochem.* 107, 187–196.
- Scavino, A. F., i Pedraza, R. O. (2013). The role of siderophores in plant growth-promoting bacteria, w *Bacteria in agrobiolology: crop productivity*, red. D. K. Maheshwari, A. Aeron, i M. Saraf (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), 265–285.
- Schlaepfer, D. R., Bradford, J. B., Lauenroth, W. K., Munson, S. M., Tietjen, B., Hall, S. A., i in. (2017). Climate change reduces extent of temperate drylands and intensifies drought in deep soils. *Nat. Commun.* 8, 14196.
- Seok, H.-Y., Tran, H. T., Lee, S.-Y., i Moon, Y.-H. (2022). *AtERF71/HRE2*, an *Arabidopsis* AP2/ERF transcription factor gene, contains both positive and negative *cis*-regulatory elements in its promoter region involved in hypoxia and salt stress responses. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 5310.
- Shalmani, A., Huang, Y.-B., Chen, Y.-B., Muhammad, I., Li, B.-B., Ullah, U., i in. (2021). The highly interactive BTB domain targeting other functional domains to diversify the function of BTB proteins in rice growth and development. *Int. J. Biol. Macromol.* 192, 1311–1324.
- Sharma, V., Sharma, A., Malannavar, A. B., i Salwan, R. (2020). Molecular aspects of biocontrol species of *Streptomyces* in agricultural crops, w *Molecular aspects of plant beneficial microbes in agriculture*, (Elsevier), 89–109.
- Sherstneva, O., Khlopkov, A., Gromova, E., Yudina, L., Vetrova, Y., Pecherina, A., i in. (2021). Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) plants. *Funct. Plant Biol.* 49, 155–169.
- Shi, L., Reid, L. H., Jones, W. D., Shippy, R., Warrington, J. A., Baker, S. C., i in. (2006). The microarray quality control (MAQC) project shows inter-and intraplatform reproducibility of gene expression measurements. *Nat. Biotechnol.* 24, 1151–1161.
- Shinozaki, K., i Yamaguchi-Shinozaki, K. (2007). Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J. Exp. Bot.* 58, 221–227.
- Siddique, M., Gernhard, S., Von Koskull-Döring, P., Vierling, E., i Scharf, K. D. (2008). The plant sHSP superfamily: five new members in *Arabidopsis thaliana* with unexpected properties. *Cell Stress Chaperones* 13, 183–197.
- Sidorenko, M. V., i Chebotar, S. (2023). Genetic determination of drought resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Visn. Ukr. Tov. Genet. i Sel.* 3680, 51–57.
- Sidorova, N. A., i Kuchko, A. A. (2023). Participation of *Pseudomonas* spp. and *Bacillus* spp. in the solubilization of silicon, potassium and phosphorus from bottom silt deposits. *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* 1154, 012024.

- Sinclair, G., Charest, C., Dalpé, Y., i Khanizadeh, S. (2014). Influence of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on three strawberry cultivars under salty conditions. *Agric. food Sci.* 23, 146–158.
- Sinclair, T. R. (2000). Model analysis of plant traits leading to prolonged crop survival during severe drought. *F. Crop Res.* 68, 211–217.
- Singh, S., Gupta, A. K., i Kaur, N. (2012). Differential responses of antioxidative defence system to long-term field drought in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes differing in drought tolerance. *J. Agron. Crop Sci.* 198, 185–195.
- Slafer, G. A., i Rawson, H. M. (1995). Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant. Cell Environ.* 18, 671–679.
- Smith, S. E., i Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic press.
- Solange Mandou, M., Ralph Anthony Biolo MODO, N., Henry Chotangui, A., Adamou, S., Mfonge Raimatou, M., Kevin Kedi A Fisseng, J., i in. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi combined with mineral fertilizer improved the growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivated in the western highlands of Cameroon. *World J. Agric. Res.* 11, 22–29.
- Soni, S. K., Singh, R., Awasthi, A., i Kalra, A. (2014). A Cr (VI)-reducing *Microbacterium* sp. strain SUCR140 enhances growth and yield of *Zea mays* in Cr (VI) amended soil through reduced chromium toxicity and improves colonization of arbuscular mycorrhizal fungi. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 21, 1971–1979.
- Sowik, I., Borkowska, B., i Markiewicz, M. (2016). The activity of mycorrhizal symbiosis in suppressing *Verticillium* wilt in susceptible and tolerant strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) genotypes. *Appl. soil Ecol.* 101, 152–164.
- Spence, C., i Bais, H. (2015). Role of plant growth regulators as chemical signals in plant–microbe interactions: a double edged sword. *Curr. Opin. Plant Biol.* 27, 52–58.
- Stefan, L., Hartmann, M., Engbersen, N., Six, J., i Schöb, C. (2021). Positive effects of crop diversity on productivity driven by changes in soil microbial composition. *Front. Microbiol.* 12, 660749.
- Sterck, L., Rombauts, S., Vandepoele, K., Rouze, P., i Van de Peer, Y. (2007). How many genes are there in plants (... and why are they there)? *Curr. Opin. Plant Biol.* 10, 199–203.
- Stirbet, A., Lazár, D., Guo, Y., i Govindjee, G. (2020). Photosynthesis: basics, history and modelling. *Ann. Bot.* 126, 511–537.
- Su, R., Chen, L., Wang, Z., i Hu, Y. (2020). Differential response of cuticular wax and photosynthetic capacity by glaucous and non-glaucous wheat cultivars under mild and severe droughts. *Plant Physiol. Biochem.* 147, 303–312.
- Sułek, A., Hołubowicz-Kliza, G., Nieróbca, P., i Jaśkiewicz, B. (2021). Economic evaluation of spring wheat production technology with different intensity levels. *Ann. Polish Assoc. Agric. Agribus. Econ.* XXIII, 123–131.
- Sun, J., Sun, Y., Ahmed, R. I., Ren, A., i Xie, M. (2019). Research progress on plant RING-finger proteins. *Genes (Basel)*. 10, 973.
- Sun, X.-L., Yu, Q.-Y., Tang, L.-L., Ji, W., Bai, X., Cai, H., i in. (2013). *GsSRK*, a G-type lectin S-receptor-like serine/threonine protein kinase, is a positive regulator of plant tolerance to salt stress. *J. Plant Physiol.* 170, 505–515.
- Świętochowski, B., Jabłoński, B., Radomska, M., i Krężel, R. (1996). *Ogólna uprawa roli i roślin* Wydanie., IV. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Swiontek Brzezinska, M., Świąteczak, J., Wojciechowska, A., Burkowska-But, A., i Kalwasińska, A. (2022). Consortium of plant growth-promoting rhizobacteria enhances oilseed rape (*Brassica napus* L.) growth under normal and saline conditions. *Arch. Microbiol.* 204, 393.
- Symanczyk, S., Lehmann, M. F., Wiemken, A., Boller, T., i Courty, P. E. (2018). Effects of two contrasted arbuscular mycorrhizal fungal isolates on nutrient uptake by *Sorghum bicolor* under drought. *Mycorrhiza* 28, 779–785.
- Szechyńska-Hebda, M., i Karpiński, S. (2013). Light intensity-dependent retrograde signalling in higher plants. *J. Plant Physiol.* 170, 1501–1516.

- Tabassum, B., Khan, A., Tariq, M., Ramzan, M., Iqbal Khan, M. S., Shahid, N., i in. (2017). Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR. *Appl. Soil Ecol.* 121, 102–117.
- Takamura, N., Yamazaki, A., Sakuma, N., Hirose, S., Sakai, M., Takani, Y., i in. (2021). Catalytic promiscuity of rice 2-oxoglutarate/Fe(II)- dependent dioxygenases supports xenobiotic metabolism. *Plant Physiol.* 187, 816–828.
- Takken, F. L. W., i Goverse, A. (2012). How to build a pathogen detector: Structural basis of NB-LRR function. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15, 375–384.
- Talaat, N. B., i Shawky, B. T. (2014). Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) plants exposed to salinity. *Environ. Exp. Bot.* 98, 20–31.
- Talukder, A., McDonald, G. K., i Gill, G. S. (2014). Effect of short-term heat stress prior to flowering and early grain set on the grain yield of wheat. *F. Crop. Res.* 160, 54–63.
- Tatar, O., Cakalogullari, U., Aykut Tonk, F., Istipliler, D., i Karakoc, R. (2020). Effect of drought stress on yield and quality traits of common wheat during grain filling stage. *Turkish J. F. Crop.* 25, 236–244.
- Tegeder, M., i Rentsch, D. (2010). Uptake and partitioning of amino acids and peptides. *Mol. Plant* 3, 997–1011.
- Teheran-Sierra, L. G., Funniceili, M. I. G., de Carvalho, L. A. L., Ferro, M. I. T., Soares, M. A., i Pinheiro, D. G. (2021). Bacterial communities associated with sugarcane under different agricultural management exhibit a diversity of plant growth-promoting traits and evidence of synergistic effect. *Microbiol. Res.* 247, 126729.
- Terrer, C., Vicca, S., Hungate, B. A., Phillips, R. P., i Prentice, I. C. (2016). Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. *Science.* 353, 72–74.
- Thi Thu Hue, H., Quynh Lien, L., Chi Mai, N., My Linh, T., i Manh Minh, B. (2023). Dehydrin *AmDHI* improves drought tolerance in transgenic maize plants. *Vietnam J. Biotechnol.* 21, 103–111.
- Thodberg, S., Sørensen, M., Bellucci, M., Crocoll, C., Bendtsen, A. K., Nelson, D. R., i in. (2020). A flavin-dependent monooxygenase catalyzes the initial step in cyanogenic glycoside synthesis in ferns. *Commun. Biol.* 3, 507.
- Tokala, R. K., Strap, J. L., Jung, C. M., Crawford, D. L., Salove, M. H., Deobald, L. A., i in. (2002). Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*). *Appl. Environ. Microbiol.* 68, 2161–2171.
- Torppa, K. A., Forkman, J., Maaroufi, N. I., Taylor, A. R., Vahter, T., Vasar, M., i in. (2023). Soil compaction effects on arbuscular mycorrhizal symbiosis in wheat depend on host plant variety. *Plant Soil* 493, 555–571.
- Tricker, P. J., ElHabti, A., Schmidt, J., i Fleury, D. (2018). The physiological and genetic basis of combined drought and heat tolerance in wheat. *J. Exp. Bot.* 69, 3195–3210.
- Trifi, H., Ben Salem, I., Kolsi Benzina, N., Fourati, A., Costa, M. C., Achouak, W., i in. (2020). Effectiveness of plant growth-promoting rhizobacterium *Pantoea* sp. BRM17 in enhancing canola growth on phosphogypsum-amended soil. *Pedosphere* 30, 570–576.
- Trinh, M. D. L., i Masuda, S. (2022). Chloroplast pH homeostasis for the regulation of photosynthesis. *Front. Plant Sci.* 13, 919896.
- Trouvelot, A., Kough, J., i Gianinazzi-Pearson, V. (1986). Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle, w *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*, red. V. Gianinazzi-Pearson i S. Gianinazzi (Paris: INRA Press), 217–221.
- Tugbaeva, A., Ermoshin, A., Wuriyangan, H., Maleva, M., Borisova, G., i Kiseleva, I. (2022). Copper stress enhances the lignification of axial organs in *Zinnia elegans*. *Horticulturae* 8, 3–5.
- Ugalde, J. M., Lamig, L., Herrera-Vásquez, A., Fuchs, P., Homagk, M., Kopriva, S., i in. (2021). A dual role for glutathione transferase U7 in plant growth and protection from methyl viologen-induced oxidative stress. *Plant Physiol.* 187, 2451–2468.
- Ung, K. L., Poussineau, C., Couston, J., Alsarraf, H. M. A. B., i Blaise, M. (2023). Crystal structure of MAB_4123, a putative flavin-dependent monooxygenase from *Mycobacterium abscessus*. *Acta Crystallogr. Sect. F Struct. Biol. Commun.* 79, 128–136.

- Upadhyay, S. K., i Singh, D. P. (2015). Effect of salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria on wheat plants and soil health in a saline environment. *Plant Biol.* 17, 288–293.
- Vaish, S., Gupta, D., Mehrotra, R., Mehrotra, S., i Basantani, M. K. (2020). Glutathione S-transferase: a versatile protein family. *3 Biotech* 10, 1–19.
- Varinderpal-Singh, Sharma, S., Kunal, Gosal, S. K., Choudhary, R., Singh, R., i in. (2020). Synergistic use of plant growth-promoting rhizobacteria, arbuscular mycorrhizal fungi, and spectral properties for improving nutrient use efficiencies in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 51, 14–27.
- Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil* 255, 571–586.
- Vogel, E., Donat, M. G., Alexander, L. V., Meinshausen, M., Ray, D. K., Karoly, D., i in. (2019). The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environ. Res. Lett.* 14, 054010.
- Wada, S., Takagi, D., Miyake, C., Makino, A., i Suzuki, Y. (2019). Responses of the photosynthetic electron transport reactions stimulate the oxidation of the reaction center chlorophyll of photosystem I, P700, under drought and high temperatures in rice. *Int. J. Mol. Sci.* 20, 2068.
- Wang, B., Li, L., Liu, M., Peng, D., Wei, A., Hou, B., i in. (2022a). *TaFDL2-1A* confers drought stress tolerance by promoting ABA biosynthesis, ABA responses, and ROS scavenging in transgenic wheat. *Plant J.* 112, 722–737.
- Wang, D., Tian, L., Zhang, D., Song, J., Song, S., Yin, C., i in. (2020). Functional analyses of small secreted cysteine-rich proteins identified candidate effectors in *Verticillium dahliae*. *Mol. Plant Pathol.* 21, 667–685.
- Wang, H., Liu, S., Fan, F., Yu, Q., i Zhang, P. (2022b). A moss 2-oxoglutarate/Fe(II)-dependent dioxygenases (2-ODD) gene of flavonoids biosynthesis positively regulates plants abiotic stress tolerance. *Front. Plant Sci.* 13, 1–19.
- Wang, P., i Grimm, B. (2021). Connecting chlorophyll metabolism with accumulation of the photosynthetic apparatus. *Trends Plant Sci.* 26, 484–495.
- Wang, T., Lv, J. L., Xu, J., Wang, X. W., Zhu, X. qiong, i Guo, L. Y. (2023). The catalase-peroxidase PiCP1 plays a critical role in abiotic stress resistance, pathogenicity and asexual structure development in *Phytophthora infestans*. *Environ. Microbiol.* 25, 532–547.
- Wang, X., Fu, J., Min, Z., Zou, D., Liu, H., Wang, J., i in. (2022c). Response of rice with overlapping growth stages to water stress by assimilates accumulation and transport and starch synthesis of superior and inferior grains. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 11157.
- Ważny, R., Rozpądek, P., Jędrzejczyk, R. J., Śliwa, M., Stojakowska, A., Anielska, T., i in. (2018). Does co-inoculation of *Lactuca serriola* with endophytic and arbuscular mycorrhizal fungi improve plant growth in a polluted environment? *Mycorrhiza* 28, 235–246.
- Wen, G., Ma, B., Shi, Y., Liu, K., i Chen, W. (2023). Selection of oat (*Avena sativa* L.) drought-tolerant genotypes based on multiple yield-associated traits. *J. Sci. Food Agric.* 103, 4380–4391.
- White, T. J., Bruns, S., Lee, S., i Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal genes for phylogenetics, w *PCR protocols: a guide to methods and applications*, red. M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky, i T. White (New York: Academic Press, Inc.), 315–322.
- Whitelaw, M. A. (1999). Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Adv. Agron.* 69, 99–151.
- Winkelmann, G. (2007). Ecology of siderophores with special reference to the fungi. *BioMetals* 20, 379.
- Wu, R., Wang, L., Wang, Z., Shang, H., Liu, X., Zhu, Y., i in. (2009). Cloning and expression analysis of a dirigent protein gene from the resurrection plant *Boea hygrometrica*. *Prog. Nat. Sci.* 19, 347–352.
- Wyka, T. P., Bagniewska-Zadworna, A., Kuczyńska, A., Mikołajczak, K., Ogrodowicz, P., Żytkowiak, M., i in. (2019). Drought-induced anatomical modifications of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves: An allometric perspective. *Environ. Exp. Bot.* 166, 103798.
- Xiao, X., Liao, X., Yan, Q., Xie, Y., Chen, J., Liang, G., i in. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth, water status, and nutrient uptake of *Cinnamomum migao* and the soil nutrient stoichiometry under drought stress and recovery. *J. Fungi* 9, 321.

- Yadav, V. K., Bhagat, N., i Sharma, S. K. (2022). Modulation in plant growth and drought tolerance of wheat crop upon inoculation of drought-tolerant-*Bacillus* species isolated from hot arid soil of India. *J. Pure Appl. Microbiol.* 16, 246–262.
- Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satoh, K., i Katoh, S. (2002). Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiol.* 128, 1087–1097.
- Yamori, W., Noguchi, K. O., i Terashima, I. (2005). Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic. *Plant, Cell Environ.* 28, 536–547.
- Yang, L., Xia, L., Zeng, Y., Han, Q., i Zhang, S. (2022). Grafting enhances plants drought resistance: Current understanding, mechanisms, and future perspectives. *Front. Plant Sci.* 13, 1–17.
- Yang, Z., Qiao, Y., Konakalla, N. C., Ströbech, E., Harris, P., Peschel, G., i in. (2023). *Streptomyces* alleviate abiotic stress in plant by producing pteridic acids. *Nat. Commun.* 14, 7398.
- Yde, C. W., Ermakova, I., Issinger, O. G., i Niefind, K. (2005). Inclining the purine base binding plane in protein kinase CK2 by exchanging the flanking side-chains generates a preference for ATP as a cosubstrate. *J. Mol. Biol.* 347, 399–414.
- Yehuda, Z., Shenker, M., Romheld, V., Marschner, H., Hadar, Y., i Chen, Y. (1996). The role of ligand exchange in the uptake of iron from microbial siderophores by gramineous plants. *Plant Physiol.* 112, 1273–1280.
- Yooyongwech, S., Tisarum, R., Samphumphuang, T., Phisalaphong, M., i Cha-um, S. (2023). Integrated strength of osmotic potential and phosphorus to achieve grain yield of rice under water deficit by arbuscular mycorrhiza fungi. *Sci. Rep.* 13, 5999.
- Yu, C., Jiang, X., Xu, H., i Ding, G. (2023a). *Trichoderma longibrachiatum* inoculation improves drought resistance and growth of *Pinus massoniana* seedlings through regulating physiological responses and soil microbial community. *J. Fungi* 9, 694.
- Yu, Y., Wu, Y., i He, L. (2023b). A wheat WRKY transcription factor *TaWRKY17* enhances tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis* and wheat plant. *Plant Mol. Biol.* 113, 171–191.
- Yu, Y., Yu, M., Zhang, S., Song, T., Zhang, M., Zhou, H., i in. (2022). Transcriptomic identification of wheat *AP2/ERF* transcription factors and functional characterization of *TaERF-6-3A* in response to drought and salinity stresses. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 3272.
- Zada, A., Ali, A., Binjawhar, D., Abdel-Hameed, U., Shah, A., Gill, S., i in. (2022). Molecular and physiological evaluation of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for stay green under drought stress. *genes (Basel)*. 13, 2261.
- Zandalinas, S. I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V., i Gómez-Cadenas, A. (2018). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiol. Plant.* 162, 2–12.
- Zargar, S. M., Gupta, N., Nazir, M., Mahajan, R., Malik, F. A., Sofi, N. R., i in. (2017). Impact of drought on photosynthesis: molecular perspective. *Plant Gene* 11, 154–159.
- Zawadzki, S., Bednarek, R., Białousz, S., Dobrzański, B., Gliński, J., Gonet, S. S., i in. (1999). *Gleboznawstwo: podręcznik dla studentów*: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Zendonadi dos Santos, N., Piepho, H., Condorelli, G. E., Licieri Grolì, E., Newcomb, M., Ward, R., i in. (2021). High-throughput field phenotyping reveals genetic variation in photosynthetic traits in durum wheat under drought. *Plant, Cell Environ.* 44, 2858–2878.
- Zhang, D., Zeng, T., Liu, X., Gao, C., Li, Y., LI, C., i in. (2019). Transcriptomic profiling of sorghum leaves and roots responsive to drought stress at the seedling stage. *J. Integr. Agric.* 18, 1980–1995.
- Zhang, J., Tan, D. K. Y., Shaghaleh, H., Chang, T., i Alhaj Hamoud, Y. (2023a). Response of photosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars to moderate heat stress at meiosis and anthesis stages. *Agronomy* 13, 2251.
- Zhang, J., Zhang, S., Cheng, M., Jiang, H., Zhang, X., Peng, C., i in. (2018). Effect of drought on agronomic traits of rice and wheat: a meta-analysis. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 15, 839.
- Zhang, M. L., Zhang, H., He, Y. X., Wu, Z. H., i Xu, K. (2023b). Improving thermo-tolerance of *Saccharomyces cerevisiae* by precise regulation of the expression of small HSP. *RSC Adv.* 13, 36254–36260.

- Zhang, S., Wang, P., Wang, D., Zhang, Y., Ji, R., i Cai, F. (2022). Identification and risk characteristics of agricultural drought disaster events based on the copula function in northeast China. *Atmosphere (Basel)*. 13, 1234.
- Zhang, Y., Wang, J., Li, Y., Zhang, Z., Yang, L., Wang, M., i in. (2023c). Wheat TaSnRK2.10 phosphorylates TaERD15 and TaENO1 and confers drought tolerance when overexpressed in rice. *Plant Physiol.* 191, 1344–1364.
- Zhang, Y., Zhu, J., Khan, M., Wang, Y., Xiao, W., Fang, T., i in. (2023d). Transcription factors ABF4 and ABR1 synergistically regulate amylase-mediated starch catabolism in drought tolerance. *Plant Physiol.* 191, 591–609.
- Zhang, Z., Wei, W., Zhu, H., Challa, G. S., Bi, C., Trick, H. N., i in. (2015). W3 is a new wax locus that is essential for biosynthesis of β -diketone, development of glaucousness, and reduction of cuticle permeability in common wheat. *PLoS One* 10, e0140524.
- Zhao, X., Yuan, X., Xing, Y., Dao, J., Zhao, D., Li, Y., i in. (2023). A meta-analysis on morphological, physiological and biochemical responses of plants with PGPR inoculation under drought stress. *Plant. Cell Environ.* 46, 199–214.
- Zhao, Y., Kong, H., Guo, Y., i Zou, Z. (2020). Light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein-coding genes in jatropha and the comparison with castor, cassava and arabidopsis. *PeerJ* 8, e8465.
- Zivcak, M., Brestic, M., Balatova, Z., Drevenakova, P., Olsovska, K., Kalaji, H. M., i in. (2013). Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. *Photosynth. Res.* 117, 529–546.

9. Streszczenie

Ze względu na zmiany klimatyczne susza stanowi coraz poważniejsze zagrożenie dla produkcji żywności na świecie, szczególnie ogranicza plony zbóż uprawnych, w tym pszenicy. Z tego powodu istotna jest selekcja roślin uprawnych o wyższej tolerancji na stres suszy oraz agrotechniczne przeciwdziałanie skutkom suszy podczas wzrostu i plonowania roślin na polu.

W niniejszej pracy scharakteryzowano dwadzieścia genotypów pszenicy jarej, a następnie wytypowano sześć genotypów pszenicy różniących się stopniem wrażliwości na stres suszy, w tym trzy wrażliwe na stres (Goplana, Telimena, Scirocco) i trzy tolerancyjne (SMJ 2115, Struna, Sharki). Genotypy rosły w warunkach suszy w okresie wczesnej i późnej wiosny (okresy różniły się średnią temperaturą powietrza). Wykazano, że kinetyka fotosyntezy u roślin wrażliwych i tolerancyjnych zmieniała się pod wpływem suszy, w sposób zależny od genotypu i warunków temperaturowych. Rośliny wrażliwe na stres niezależnie od temperatury wzrostu wykazały wyższą absorpcję energii na poziomie jednego centrum aktywnego (ABS/RC i TRo/RC), ale obniżoną gęstość centrów reakcji (RC/CSm) i w konsekwencji niższą absorpcję na poziomie fotosyntetyzującej próbki (ABS/CSm, TRo/CSm). Rozpraszanie nadmiaru energii wzbudzenia w postaci ciepła (D_{Io}/CSm i D_{Io}/RC), było znacznie podwyższone, skutkując niższą efektywnością transportu elektronów (E_{To}/CSm), ogólnym funkcjonowaniem i wydajnością PSII (PI_{ABS}, F_v/F_m). Analiza korelacji wskazała odwrotny trend dla roślin tolerancyjnych.

Analiza składu mikrobiologicznego ryzosfery czterech genotypów pszenicy wykazała istotne różnice w ilościowym i jakościowym składzie bakterii i grzybów. Mikroorganizmy wykazały od 2 do 7 cech metabolicznych potencjalnie pożytecznych dla rozwoju roślin. Na bazie izolatów ryzosferowych skomponowano 4 konsorcja bakteryjne pożyteczne dla wzrostu roślin (K1, K2, K3 i K4).

Suplementacja roślin konsorcjami wpłynęła pozytywnie na fotosyntezę oraz parametry wzrostu i plonu, takie jak wysokość roślin, liczba liści, sucha masa, liczba ziarniaków, masa ziarniaków. Zastosowanie konsorcjów wpłynęło również pozytywnie na cechy korzeni, w tym zwiększenie pola powierzchni, objętości, średnicy oraz liczby wierzchołków korzeni roślin, a także zwiększenie kolonizacji korzeni roślin przez arbuskularne grzyby mikoryzowe.

Mikroorganizmy glebowe wpływały również na ekspresję genów i czynników transkrypcyjnych w korzeniach roślin wrażliwych i tolerancyjnych względem suszy np. modyfikowały grupy genów odpowiedzialnych za transport przez błonę składników mineralnych, metabolitów i cukrów; odpowiedzi sygnałowe, aklimatyzacyjne i obronne przed stresem oksydacyjnym, abiotycznym i biotycznym; ale również detoksykację i reakcje z pośrednictwem fitohormonów.

Można zatem stwierdzić, że istnieją specyficzne genotypowo interakcje roślin-mikroorganizmy, które są w stanie wspomagać przetrwanie roślin w niesprzyjających warunkach, w tym suszy. Natomiast konsorcja mikroorganizmów, mogą być wykorzystane w praktyce rolniczej, co najmniej do ochrony upraw pszenicy w czasie suszy glebowej.

10. Summary

Due to climate change, drought is becoming an increasingly serious threat to food production worldwide, particularly limiting the yields of cultivated cereals, including wheat. Therefore, it is crucial to select crop plants with higher drought tolerance and to implement agronomic treatments to mitigate the effects of drought during the growth and yield stages of plants in the field.

In this study, twenty spring wheat genotypes were characterized, and six genotypes were selected based on their varying sensitivity to drought stress, including three sensitive genotypes (Goplana, Telimena, Scirocco) and three tolerant (SMJ 2115, Struna, Sharki). The genotypes were grown under drought conditions during early and late spring (periods differing in average temperature). It was shown that the kinetics of photosynthesis in sensitive and tolerant plants change under drought stress in a genotype- and temperature-dependent manner. Sensitive plants, regardless of growth temperature, showed higher energy absorption at the level of a single active center (ABS/RC and TRo/RC) but reduced reaction center density (RC/CSm) and consequently lower absorption at the level of the photosynthesizing sample (ABS/CSm, TRo/CSm). Dissipation of excess excitation energy as heat (DIo/CSm and DIo/RC) was significantly increased, resulting in lower electron transport efficiency (ETo/CSm), overall PSII functioning, and performance (PI_{ABS} , Fv/Fm). Correlation analysis indicated an opposite trend for tolerant plants.

Microbiological analysis of the rhizosphere composition of four wheat genotypes showed differences in the quantitative and qualitative composition of rhizosphere bacteria and fungi. Microorganisms exhibited 2 to 7 metabolic traits potentially beneficial for plant development. Based on rhizosphere isolates, four bacterial consortia beneficial for plant growth were composed (K1, K2, K3, and K4).

Supplementation of plants with the consortia positively affected photosynthesis and growth and yield parameters such as plant height, number of leaves, dry mass, number of grains, and grain mass. The use of consortia also influenced root traits, including increased surface area, volume, diameter, and number of root tips, as well as increased colonization of plant roots by arbuscular mycorrhizal fungi.

Soil microorganisms also affected gene expression and transcription factors in the roots of sensitive and tolerant plants regarding drought, e.g., groups of genes responsible for membrane transport of minerals, metabolites, and sugars; signaling, acclimation, and defense responses to oxidative, abiotic, and biotic stress; as well as detoxification and phytohormone-mediated responses.

Thus, it can be concluded that there are specific genotype-plant-microorganism interactions that can support plant survival under adverse conditions, including drought. Microbial consortia can be practically applied at least for protecting wheat crops during soil drought.