

**KRYSTYNA RYBKA**<sup>1</sup>**ZYGMUNT NITA**<sup>2</sup><sup>1</sup> Zakład Biochemii i Fizjologii Roślin

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin IHAR — PIB, Radzików

<sup>2</sup> Hodowla Roślin Strzelce Sp. z o.o. Grupa IHAR

## Nowoczesne fenotypy zbóż do uprawy na obszarach zagrożonych suszą\*

### Modern phenotypes of cereals for growing in areas endangered with drought

Rosnące zapotrzebowanie na żywność jak również uwarunkowania ekonomiczne stawiają przed hodowlą wymaganie ciągłego podnoszenia produktywności odmian wprowadzanych do uprawy. Zielona rewolucja zaowocowała wprowadzeniem form karłowatych i na półwiecze zdeterminowała mechanizmy podnoszenia plonowania przez zwiększanie indeksu plonowania (HI), które wraz z wysoką kulturą rolną pozwoliły na osiągnięcie plonów pszenicy wyższych niż 10 t/ha. Osiągnięto optymalną wielkość HI (dla pszenicy  $\approx 0,64$ ), tak więc potencjał plonowania związany z tym parametrem został wyczerpany i w związku z tym pojawiło się pytanie jakie fenotypy zbóż zagwarantują dalszy wzrost plonów w nadchodzących dekadach, dla których prognozowane jest zjawisko pogłębiającej się suszy glebowej. W artykule przedstawiono wyniki modelowania ideotypów pszenicy wygenerowanych w ośrodku badawczo-hodowlanym w Rothamsted (UK) przy użyciu mechanistycznego modelu Sirius rozszerzonego o algorytm ewolucyjny (GA-SA) i prognozy klimatyczne (HadCM3). Zarysowano biochemiczne i fizjologiczne uwarunkowania odporności roślin na suszę oraz poruszono zagadnienie efektywnego wykorzystania wody przez rośliny uprawne.

**Słowa kluczowe:** fenomika, hodowla, plon, pszenica, *Triticum aestivum*

The increasing food demand and economic conditions force constant increase of crop yield. Green revolution introduced dwarf forms and for five decades determined mechanisms of yield growth by increasing harvest index (HI) which, combined with advances in agricultural practices, resulted in wheat grain yield greater than 10 t/ha. The optimal HI level was reached ( $\approx 0.64$  for wheat) thus exhausting yield potential related to this parameter. This initiated a search for new crop phenotypes which would guarantee continuing yield increase in the future decades in the prospect of increasing soil drought. In this article, the results of wheat ideotypes simulation generated by mechanistic Sirius model enhanced by evolutionary algorithm (GA-SA) and climate scenarios (HadCM3) are presented. They are discussed in the context of selection priorities in crop breeding in Poland. The biochemical and

---

\*Pracę zrealizowano w ramach grantu NCN #304267540

physiological factors determining plant drought resistance and efficient water use by cereal crops are also presented.

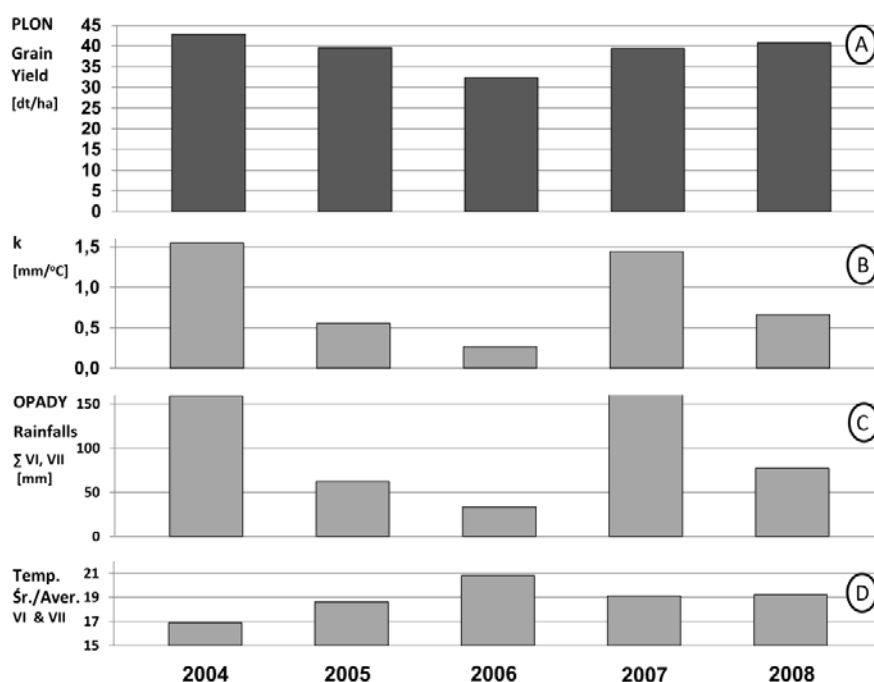
**Key words:** breeding, phenomics, *Triticum aestivum*, wheat, yield

#### WSTĘP

Wzrost plonu zbóż w ciągu ostatnich 50 lat był, w dużej mierze, skutkiem ‘zielonej rewolucji’ Borlauga polegającej na równoległym do postępu technicznego i chemizacji rolnictwa wprowadzaniu do uprawy odmian karłowatych, u których systematycznie podnoszono indeks plonowania (HI, ang. Harvest Index) poprzez skracanie długości źdźbła (Anioł, 2010; Borlaug, 2007). W latach 90. ubiegłego stulecia nastąpiła wyraźna stagnacja wzrostu plonów ziarna w krajach o wysokiej kulturze rolnej i intensywnym sposobie gospodarowania, a w niektórych latach nawet ich zauważalne obniżenie w porównaniu z wartościami prognozowanymi, np. w Wielkiej Brytanii gdzie plony z hektara wynoszą ok. 10 t zarówno w doświadczeniach hodowlanych, jak i w gospodarstwach produkcyjnych (Rybka, Nita, 2014). Plonowanie pszenicy na poziomie ponad 10 t/ha wynika w dużej mierze z optymalizacji HI; obserwowana stagnacja związana jest z osiągnięciem tej wartości ( $\approx 0,64$ ) (Austin, 1999; Foulkes i in., 2011; Spink i in., 2009 za: Jaggard i in., 2010).

W Polsce średni plon ziarna pszenicy ozimej wzrósł od 1,28 t/ha w 1960 r. do 4,43 t/ha w roku 2013 (Oleksiak, 2013), z zauważalnymi spadkami, do których m.in. w roku 2006 przyczyniły się susze glebowe w czasie formowania kłosa i wypełniania ziarna, faz krytycznych dla wielkości plonowania pszenicy (rys. 1) (Craufurd i in., 2013). W Polsce nie obserwujemy jeszcze stagnacji plonów, gdyż w gospodarstwach produkcyjnych są one około dwukrotnie mniejsze niż w doświadczeniach COBORU. Potencjał plonowania polskich odmian jest bardzo wysoki i np. w Kombinacie Rolnym Kietrz w woj. opolskim (50.0833N, 18.0000 E), pszenica ozima (odmiany Bamberka, Muszelka) plonują powyżej 110 dt/ha, na obszarze ponad 2000 ha (Nita, informacja własna). Niższy średni plon w małych gospodarstwach rolnych wynika ze słabszej agrotechniki i mniejszych nakładów na uprawę. W dużych kombinatach rolnych, takich jak np. Kietrz, stosuje się precyzyjne dawkowanie nawozu w oparciu o znajomość zasobności gleb. Informacje wprowadzane są do komputera w postaci mapy zasobności gleby w składniki mineralne oraz sumaryczną ilość składników mineralnych jaka ma równomiernie występować na każdym m<sup>2</sup> pola. W oparciu o te mapy za pomocą GPS wysiewane są precyzyjne dawki nawozu. W dużych gospodarstwach stosuje się też pełną ochronę roślin.

HGCA, agenda brytyjskiej Rady Rozwoju Rolnictwa i Produkcji Warzywnej (ang. AHDB — Agriculture and Horticulture Development Board), finansowana przez producentów rolnych bez udziału rządu i korporacji, jako dodatkowe (prócz HI) przyczyny zahamowania wzrostu plonów wymienia: zmieniające się warunki pogodowe, a szczególnie nasilający się niedobór wody w glebie, wzrost promieniowania UV-B, kompaktację i zakwaszenie gleby, odwadniające systemy melioracyjne, ceny kwalifikowanego materiału siewnego (Knight i in., 2012).



**Rys. 1. Wpływ suszy na plonowanie pszenicy w Polsce w latach 2004–2008**

Okres wybrano dla pokazania spadku plonów wywołanych suszą w 2006 roku. A) Średnie plony pszenicy w gospodarstwach rolnych (T. Oleksiak, informacja własna); B) współczynnik hydrotermiczny Sielianinowa (**k**) wiążący opady ze średnią temperaturą w określonym przedziale czasu, wyliczony ze wzoru  $k=10 \cdot P/T$ , gdzie P — suma opadów badanego okresu w [mm], T — suma średnich temperatur dobowych badanego okresu [°C] (Stachowski, 2010); C) Suma opadów atmosferycznych w miesiącach czerwiec-lipiec [mm]; D) średnie temperatury dobowe w czerwcu i lipcu [°C]. Dane ze stacji meteorologicznej w Radzikowie podano jako ilustrację warunków pogodowych w omawianym okresie

**Fig. 1. The impact of drought on the wheat yield in Poland in the years 2004–2008**

This period was chosen to show yield reduction related to drought in 2006. A) average yields [dt/ha] of wheat in agricultural holdings; B) hydrothermal Sielianin Index (**k**) calculated for June and July. It is linking sum of rainfalls with an average temperature and calculated as  $k=10 \cdot P/T$ , P- sum of rainfalls [mm], T— sum of average day temperatures [°C] (Stachowski, 2010); C) Sum of precipitation [mm] in June and July; D) the average daily temperatures in June and July. Data from the meteorological station in Radzików are given as an illustration of the weather conditions during the period of interest

Utrzymanie tempa wzrostu produkcji żywności proporcjonalnego do wzrostu liczby ludzi na świecie jest wielkim zadaniem i wyzwaniem dla hodowli. Jest ono możliwe do utrzymania „dzięki lepszemu wykorzystaniu potencjału biologicznego, a więc postępu w hodowli wydajnych odmian roślin uprawnych” (Anioł, 2010). W niniejszym artykule skupimy uwagę na implikacjach, które dla hodowli niosą zmieniające się warunki pogodowe, szczególnie pogłębiający się niedobór wody słodkiej. Przedstawimy je na tle zarysu osiągnięć w dziedzinie biochemii, fizjologii i genetyki roślin by pokazać, że nowe metody hodowli roślin, wykorzystujące osiągnięcia biologii molekularnej, dla skutecznego zastosowania wymagają dobrze zdefiniowanych fenotypów docelowych, które mogą być generowane w ramach modelowania statystycznego ideotypów przyszłości. Kierunki

selekcji wyznaczane przez praktyków-hodowców zostaną przedstawione w podsumowaniu artykułu.

#### ZJAWISKO SUSZY GLEBOWEJ

W naszej strefie klimatycznej susza glebowa wynika głównie ze zmiany charakteru opadów atmosferycznych, z opadów ciągłych na konwekcyjne, w dużej mierze wynikających ze wzrostu temperatury (Easterlink i in., 1997; Sillmann, Roeckner, 2008; Trenberth i in., 2003). Easterlink i in. (2000) zestawili światowe dane pogodowe, w których dla europejskiej części Rosji, na podstawie danych z lat 1936–1994 wyznaczył liniowy trend rosnący liczby dni z ulewnymi deszczami z przyrostem 3,9% na każde dziesięciolecie przy jednocześnie malejącej ilości opadów (1% rocznej sumy opadów/10 lat). Dla Niemiec przewidywany jest wzrost ilości ulewnych deszczy o 6,5% dla każdego stopnia wzrostu temperatury (Tomassini, Jacob, 2009). Maleje rolnicza efektywność opadów (Zawora, Ziernicka-Wojtaszek, 2008), gdyż ulewne deszcze są w mniejszym stopniu zatrzymywane w warstwie ornej gleby (Łabędzki, 2006). W Polsce susze rolnicze są monitorowane przez Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa, IUNG — PIB, w Puławach (Doroszewski i in., 2012). Według kryteriów ONZ uważa się, iż kraj jest zagrożony suszą, gdy roczne wykorzystanie wody słodkiej przekracza 20% zasobów, zaburzając ich naturalną odnawialność. W Polsce wykorzystuje się 26% zasobów, co plasuje nas na 5. miejscu pod względem zagrożenia niedoborami wody, zaraz po Macedonii, Niemczech, Hiszpanii i Bułgarii (FAO, 2003). Te uwarunkowania zmuszają do postawienia pytania ogólnego, jak chronić zasoby wód słodkich oraz szczegółowego: jakie fenotypy zbóż będą zapewniały stabilne i wysokie plonowanie na obszarach zagrożonych suszą. Presja stałego wzrostu plonów wynika z konieczności wyżywienia pokoleń przyszłości: prognozowanych 9-ciu miliardów ludzi w roku 2050 (Anioł, 2010).

Zagadnienie wymagań fenotypowych nowoczesnych odmian zbóż zostanie omówione ze szczególnym uwzględnieniem pszenicy, której uprawy dominują w Europie i zajmują średnio 46% areału uprawnego zbóż EU, a w Polsce 28% (GUS, 2013).

#### BIOCHEMICZNE I FIZJOLOGICZNE WSKAŹNIKI TOLERANCJI SUSZY PRZEZ ROŚLINY

Literatura dotycząca biochemicznych i fizjologicznych badań odporności na suszę jest systematycznie podsumowywana w pracach przeglądowych publikowanych zarówno przez wiodące jak i mniej znane zespoły badawcze (Foyer, Noctor, 2009; Jogaiah i in., 2013; Labudda, Azam, 2014; Langridge i in., 2006; Lipiec i in., 2013; Reynolds, Tuberosa, 2008; Shao i in., 2009).

Deficyt wody w komórkach i tkankach indukuje zaburzenia funkcji życiowych roślin, prowadząc do zahamowania wzrostu i rozwoju, a w przypadku długotrwałego braku wody do zamierania tkanek. Na poziomie biochemicznym rośliny o podwyższonej odporności na suszę charakteryzują się: *i/* sprawniejszym rozpoznawaniem i długodystansowym przekazywaniem sygnałów (w tym ABA) (Cutler i in., 2010; Kim i in., 2010; Miyazano i in., 2009); *ii/* wydajniejszym systemem naprawy lub/i proteolizy uszkodzonych białek

(Grudkowska, Zagdańska, 2004; Miazek, Zagdańska, 2008); *iii/* lepszą ochroną błon komórkowych przez osmoprotektanty (Iturriaga i in., 2009; Zhang i in., 2009); *iv/* występowaniem, oddziałujących głównie z trehalozą, białek LEA (ang. Late Embryogenesis Abundant) (Caramelo, Iusem 2009; Hussain i in., 2012); *v/* stabilniejszą fotosyntezą (Jaleel i in., 2009; Pinheiro, Chaves, 2011); *vi/* stabilniejszym metabolizmem mitochondriów (Atkin, Macherel, 2009; Skirycz, i in., 2010; Zagdańska, 1997) oraz *vii/* stabilniejszym potencjałem oksydacyjno-redukcyjnym tkanek, utrzymywanym dzięki mechanizmom hamującym powstawanie wolnych rodników oraz ich wydajną inaktywację (Miller i in., 2010).

Na poziomie molekularnym w tkankach roślin o podwyższonej odporności na suszę zidentyfikowano: geny kodujące metabolity i białka ochronne LEA, Hsp (ang. Heat shock proteins), prolinę, betainę glicynową; geny osmoprotektantów cukrowych: mannitolu i trehalozy; geny białek warunkujących prawidłową strukturę błon komórkowych: np. desaturaz  $\omega$ -3 i  $\Delta$ -6; geny enzymów modyfikujących białka: proteinazy i proteazy a także fosfatazy; geny enzymów degradujących cząsteczki ROS (ang. Reactive Oxygen Species) i warunkujących prawidłowy potencjał oksydacyjno-redukcyjny w komórce: dysmutazy, katalazy, peroksydazy, reduktazy; czy wreszcie geny transporterów komórkowych: akwaporyn. Wśród genów kodujących przekaźniki sygnałów: geny kinaz oraz czynników transkrypcyjnych kodujących białka z rodzin: DREB (ang. Dehydration Response Elements Binding), ERF (ang. Ethylene Responsive Transcription Factor), WRKY (czynniki transkrypcyjne o konserwatywnej sekwencji aminokwasów: WRKYGQK), MYB (ang. MYeloBlastosis), bHLH (ang. basic Helix Loop Helix), bZIP (ang. basic Leucine Zipper Domain), NAC (czynniki transkrypcyjne o domenie wspólnej dla genów białek Nam, Ataf1 oraz Cuc2), geny kodujące rodzinę białek palca cynkowego (Gosal i in., 2009; Somvanshi, 2009). Jako zaangażowane w regulację odporności na stresy zostały również zidentyfikowane geny szlaków syntezy oraz przekazywania sygnałów zależnych od fitohormonów: ABA i giberelin, kwasu jasmonowego, brasinosteroidów (Fleury i in., 2010; Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Hu, Xiong, 2014; Zhou i in., 2014).

Szczegółowe dane dotyczące mechanizmów odpowiedzi roślin na stresy środowiskowe zarówno z zakresu metabolomiki jak i genomiki, oparte na wieloletnich badaniach biochemicznych i genetycznych ciągle są niewystarczające do całkowitego zrozumienia procesów determinujących odporność (Rybka, 2009; 2011). Różnorodność fenotypów powstających pod wpływem złożonych oddziaływań pomiędzy rośliną a środowiskiem jest trudna do opisu ze względu na wielość zmiennych w kombinacji oddziaływań 'genotyp-środowisko' (Houle i in., 2010). Nowego znaczenia nabierają więc obserwacje fenotypowe.

Mechanizmy adaptacyjne indukują w tkankach roślinnych: *i/* redukcję potencjału wody i aktywności komórkowej; *ii/* spadek turgoru i zmniejszenie objętości komórek oraz zwiększenie stężenia osmoprotektantów; *iii/* zmiany struktury makromolekuł oraz stosunków przestrzennych między kompartmentami komórkowymi; *iv/* spowolnienie wzrostu (Kacperska, 2002 b; Maseda, Ferniez, 2006; Richards i in., 2010; Shao i in. 2008). Zmianom tym towarzyszy ograniczenie transpiracji i najczęściej redukcja plonu, co z ekonomicznego punktu widzenia jest nieakceptowalne. Dla rolnictwa ważne są formy

dobrze plonujące w warunkach ograniczonego dostępu wody a nie jedynie przeżywające w warunkach suszy. Dlatego też wiele nowoczesnych odmian o czasowo podwyższonej odporności na suszę charakteryzuje się wzmożoną transpiracją, pozwalającą na utrzymanie pełnego turgoru, co przeciwdziała zahamowaniu wzrostu i spadkowi plonu w krótkotrwałych okresach suszy. Transpiracji towarzyszy lepsze pobieranie oraz przewodzenie wody przez rozwinięty system korzeniowy i naczynia przewodzące o szerszym przekroju (Shao i in., 2009; Vadez i in., 2013 b). Usprawnienie pobierania i przewodzenia wody przez rośliny prowadzi co prawda do wydłużenia czasu życia roślin w warunkach suszy, jednakże przyczynia się również do wzrostu całkowitej ilości wody transpirowanej przez roślinę i może wpływać na pogłębienie suszy glebowej (Kholova i in., 2010; Vadez i in., 2014).

Równoległe z mechanizmami adaptacyjnymi, jako skutek selekcji naturalnej bądź hodowlanej, wykształciły się systemy unikania stresu suszy, wśród których istotną rolę odgrywają: *i/* koordynacja czasowa dostępności wody i zapotrzebowania na nią (w Polsce — wczesność, kiełkowanie w warunkach suszy glebowej); *ii/* szybkie kiełkowanie i krzewienie w celu zacienienia gleby; *iii/* krótki okres wegetacji (rośliny kończą wegetację zanim nastąpi susza), bądź przeciwnie — długi okres wegetacji (rośliny te zazwyczaj mają dłuższy system korzeniowy); *iv/* szczelność blaszki liściowej (woski), by transpiracja zachodziła jedynie przez aparaty szparkowe, gdyż parowanie poza aparatami szparkowymi jest bezproduktywne dla fotosyntezy; *v/* zasychanie liści i tym samym zmniejszenie zapotrzebowania na wodę (Zagdańska, Kozdój, 1994; Żurek 2000; 2004).

Inną formę czasowego unikania skutków suszy posiadają fenotypy kumulujące biomasę w tkankach wegetatywnych i alokujące asymilaty głównie do ziarna w fazie jego wypełniania, pomimo braków wody w glebie (Starck, 2009; Vadez i in., 2013 a).

Ocena fenotypów jest obecnie wąskim gardłem w poznawaniu interakcji genotyp-środowisko (Yang i in., 2013); na przykład mapowanie oparte na 20 populacjach składających się z 200 linii z których wybieranych jest po 5 pojedynczych roślin wymaga wykonania 20 tysięcy ocen pojedynczej cechy fenotypowej w jednej lokalizacji (White i in., 2012). Odpowiedzią na tę sytuację jest rozwój fenomiki pozwalającej na gromadzenie wieloparametrowych danych dotyczących całej rośliny, wielu fenotypów jednego genotypu, w wielu środowiskach, na podstawie masowych, zautomatyzowanych pomiarów (Houle i in., 2010). Zdefiniowane cele i uwarunkowania ułatwiają analizę tak gromadzonych danych (Liu i in., 2010).

#### SUSZA A EFEKTYWNE WYKORZYSTANIE WODY PRZEZ ROŚLINY UPRAWNE

Nestor hodowli odpornościowej roślin, profesor Abraham Blum (Blum, 2009), wykazał, że współczesne kryteria selekcyjne w kierunku poprawy odporności na suszę przyczyniają się do mimowolnej promocji fenotypów charakteryzujących się większą transpiracją i jednocześnie mniejszą efektywnością wykorzystania wody, parametru wyrażanego w litrach wody potrzebnych do wytworzenia 1 kg biomasy. Jest to w warunkach niedoborów wody niepożądane i szkodliwe dla środowiska. Argumentację tej tezy Blum wywodzi z wykorzystywanego i dziś przez wielu hodowców (Reynolds,

Tuberosa, 2008) równania Passioura:  $Y = WU \times WUE \times HI$ , w którym  $Y$  (ang. Yield) oznacza plon,  $WU$  (ang. Water Use) – ilość zużytej wody [ $\text{dm}^3$ ],  $WUE$  (ang. Water Use Efficiency) – wydajność wykorzystania wody przez roślinę [ilość kg suchej masy wytworzonej przez roślinę przy transpiracji 1  $\text{dm}^3$  wody],  $HI$  (ang. Harvest Index) – indeks plonowania. Rozwiązując to równanie i przyjmując, że  $WUE = B/WU$  ( $B$  – biomasa) dochodzimy do zależności  $Y = B \times HI$ . Po podstawieniu w miejscu  $B$  algorytmu de Wita:  $B = mT/E_0$ , gdzie „ $m$ ” to stała wartość liczbowa,  $T$  – transpiracja,  $E_0$  – wartość liczbowa (entalpia parowania wody), otrzymujemy wprost proporcjonalną zależność wielkości plonu od transpiracji ( $Y \propto T$ ), co jest zgodne z tezą Bluma i ją udowadnia (Blum, 2009).  $WUE$  odnosi się do produkcji suchej masy i zużycia wody przez roślinę w czasie sezonu wegetacyjnego natomiast chwilowe zmiany zużycia wody na jednostkę zasymilowanego  $\text{CO}_2$  na poziomie liścia opisuje współczynnik  $TE$  (ang. transpiration efficiency), zależny od dynamicznej równowagi pomiędzy aktywnością fotosyntetyczną liści, stężeniem  $\text{CO}_2$  w tkance a indukowanym przez bodźce środowiskowe stopniem rozwarcia aparatów szparkowych (Blum, 2009; Kacperska, 2002 a).

Wyniki eksperymentalne potwierdzają tezę Bluma, że współczesne genotypy charakteryzują się mniejszą efektywnością wykorzystania wody. Diploidalne i tetraploidalne formy dzikie owsa charakteryzują się transpiracją o połowę mniejszą w porównaniu z komercyjnymi odmianami heksaploidalnymi oraz ok. dwukrotnie niższą niż poliploidalne linie hodowlane (dane własne, niepublikowane). Na fakt, iż współczesne odmiany roślin uprawnych mniej efektywnie wykorzystują wodę wpłynęło bez wątpienia stosowanie niższej temperatury ładu jako wskaźnika wyższego plonowania (Amani i in., 1996; Feng i in., 2009), pomimo nielicznych doniesień o zaobserwowanej odwrotnej korelacji (Pinter i in., 1990). Niższa temperatura ładu jako marker selekcyjny w hodowli jednocześnie wskazuje na formy odporniejsze na stresy biotyczne (Eyal, Blum, 1989). Jest powszechnie stosowana do szacowania plonu na podstawie zdjęć lotniczych i satelitarnych (Costa i in., 2013).

Wzrost efektywności wykorzystania wody przez rośliny uprawne jest kluczowy dla utrzymania poziomu plonowania oraz do jego dalszego podnoszenia w warunkach prognozowanej suszy. Poprawa pobierania wody pod koniec cyklu wegetacyjnego i minimalizacja transpiracji pozaszparkowej jest sposobem podejścia do tego problemu, wdrażanym już do programów hodowlanych na terenach półpustynnych (Kholova i in., 2013; Vadez i in., 2013 b; Vadez i in., 2014). Istnieje możliwość prowadzenia selekcji w kierunku obniżenia transpiracji przy jednoczesnym utrzymaniu odpowiedniej wysokości plonu, gdyż w materiałach hodowlanych musi występować wysoka zmienność tej cechy związana z faktem, że transpiracja nie była dotychczas wykorzystywana jako kryterium selekcyjne. Rzeczywiście teza ta znajduje potwierdzenie w danych literaturowych. Fish i Earl (2009) zestawiają współczynniki zmienności transpiracji u różnych gatunków: 30% – bawełna, 41% – orzeszki ziemne; 25% – sorgo, 32% oraz 17% – pszenica; 18% – soja; 11% – groch. Przegląd danych literaturowych dokonany przez Kemaniana i in. (2005) wskazuje na prawie dwukrotną rozpiętość  $TE$  u odmian jęczmienia i trzykrotną u odmian pszenicy. Także u kukurydzy, gatunku o typie fotosyntezy  $C_4$ , a więc z natury gatunku „oszczędniejszego” w gospodarowaniu wodą stwierdzono współczynnik

zmienności TE > 50% (Du i in., 2005). Dane literaturowe (Baćławska-Krzemińska, 1973; Condon i in., 2004; Fish, Earl, 2009; Jarecka, 1973; Skośkiewicz, 1973; Strebeyko, 1973) ukazują potencjał wewnątrzgatunkowej zmienności, który można wykorzystać w selekcji odmian oszczędnie gospodarujących wodą. Dopóki nie zostaną wprowadzone nowe metody eksperymentalne, pomiary za pomocą zmodernizowanych metod lizymetry cznych (Vadez i in., 2008), wydają się być skuteczne w badaniach efektywnego wykorzystania wody przez rośliny uprawne i w selekcji roślin lepiej tolerujących suszę (Vadez i in., 2014). Omówiona literatura wskazuje wyraźnie, że „w poszukiwaniu metod poprawy plonowania pojawia się konieczność bardzo ścisłej integracji badań na różnych poziomach organizacji życia roślin”. Dotyczy to ścisłego współdziałania: genetyków, biochemików i fizjologów roślin oraz hodowców i statystyków (Starck, 2009).

#### MODELOWANIE FENOTYPÓW ZBÓŻ JAKO NARZĘDZIE WSPOMAGAJĄCE HODOWLĘ

Złożone uwarunkowania genetyczne/biochemiczne odporności na suszę i określone scenariusze pogodowe warunkują wysokość plonowania. Rosnące zapotrzebowanie na żywność zmusza do poszukiwania nowych rozwiązań metodycznych w hodowli roślin. Jedną z metod wspomagających decyzje, nie tylko w hodowli, jest prognozowanie oparte na modelach statystycznych: empirycznych bądź mechanistycznych (Tardieu, 2010). Dla celów hodowli, algorytmy empiryczne konstruowane są w oparciu o statystyczne dopasowanie wielkości plonu do danych meteorologicznych, natomiast w modelach mechanistycznych wykorzystywane są mierzalne parametry istotne dla opisu faz rozwojowych roślin: rozwoju wegetatywnego i generatywnego, w konkretnych warunkach polowych. Coraz powszechniej uważa się, że modelowanie statystyczne umożliwi sprzężenie danych fenotypowych z danymi generowanymi przy użyciu platform genomicznych i metabolomicznych, w sposób rentowny dla hodowli (Hammer i in., 2004; Hammer i in., 2010).

Ponieważ w praktyce jest wykorzystywanych wiele modeli, o różnym poziomie istotności uzyskiwanych wyników, w październiku 2010 zostało zawiązane konsorcjum w celu porównania i poprawy modeli prognostycznych dla rolnictwa (ang. Agricultural Models Intercomparison and Improvement Project — AgMIP), z uwzględnieniem scenariuszy pogodowych i prognozowanej sytuacji gospodarczej (Anonim, 2014). Prace są prowadzone niezależnie dla: pszenicy, kukurydzy, ryżu, sorga i prosa, soi, ziemniaków, buraka cukrowego i orzeszków ziemnych. W grupie pszenicy porównywanych jest 27 modeli (Rosenzweig i in., 2013; 2014), wśród których znajdują się: CERES wygenerowany w Michigan State University (Ritchie i in., 1998), EPIC — przez USDA, AquaCrop przez FAO (Gassman i in., 2004) oraz APSIM wygenerowany przez CSIRO w Australii (Hammer i in., 2010). W niniejszym artykule poświęcimy uwagę rezultatom modelowania fenotypów pszenicy uzyskanym z mechanistycznego modelu symulacyjnego — Sirius (Brooks i in., 2001; Jamieson i in., 1998). Model ten został skalibrowany dla współczesnych odmian pszenicy, a prawidłowość prognozowania została zweryfikowana eksperymentalnie w szerokim zakresie warunków środowiskowych Europy, Nowej Zelandii, Australii i Stanów Zjednoczonych. W roku 2010 do modelu tego został dołączony samoadaptacyjny algorytm



genetyczny/ ewolucyjny (GA-SA), umożliwiający optymalizację ideotypów pszenicy dla środowisk docelowych (Semenov, Stratonovitch, 2013).

Zastosowanie algorytmów genetycznych w modelach prognostycznych jest skuteczne w sytuacjach, gdy cel modelowania jest dokładnie sprecyzowany i znany jest sposób oceny końcowej lecz metoda prowadzenia symulacji jest bardzo złożona ze względu na dużą ilość zdarzeń, które mogą decydować o rezultacie końcowym. Koncepcję algorytmów genetycznych opracował John H. Holland bazując na teorii ewolucji i powstających losowo (nieukierunkowanie) mutacjach, podlegających ściśle ukierunkowanej presji środowiska na określony/optimalny fenotyp (Koza i in., 2003). Optymalizacje bazujące na podejściu ewolucyjnym wymagają opracowania właściwego algorytmu, a następnie zaprojektowania sposobu kodowania rozwiązań oraz podania funkcji oceny i celu, co jest kluczowe dla skuteczności obliczeń. W najprostszych przypadkach nie trzeba wprowadzać zmian do samego algorytmu w czasie realizacji symulacji. Podejmowanie decyzji i prognozowanie w oparciu o różne modele statystyczne staje się powszechne; na oficjalnej stronie U.S. Federal Science przez hasło „yield prediction model” znaleziono 2174 odnośników (Science.gov, 2014).

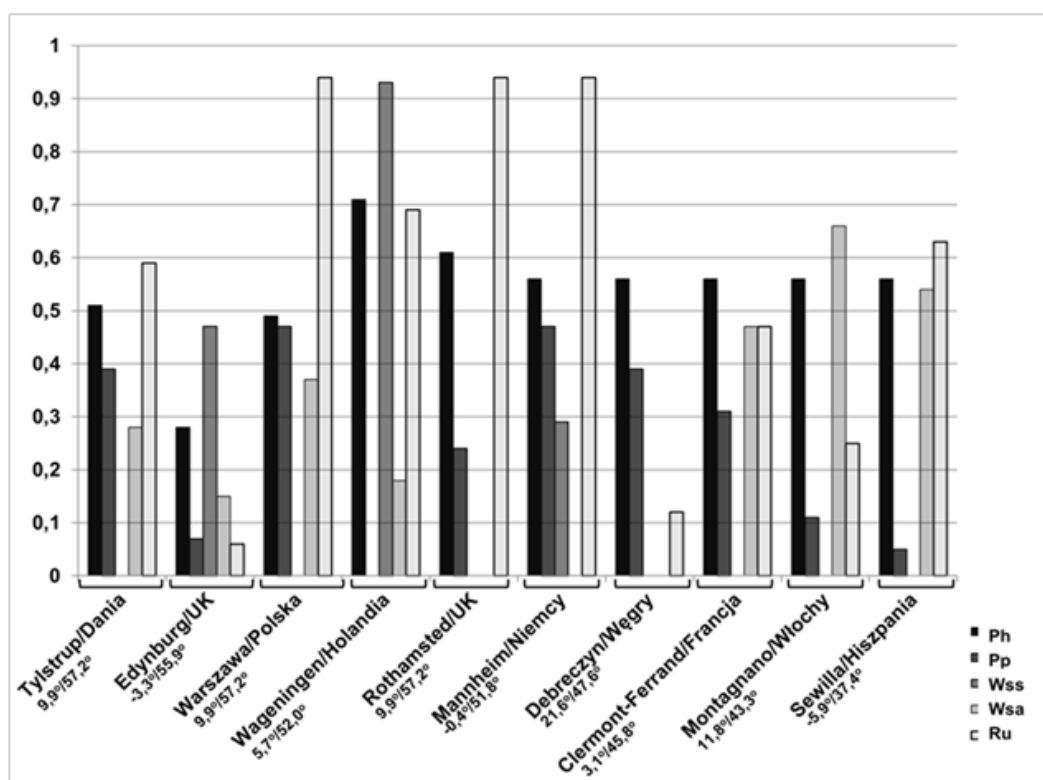
W modelach przeznaczonych dla hodowli wielkość plonu jest końcowym miernikiem a główne, złożone zdarzenia wpływające na jego wysokość to warunki atmosferyczne oraz stresy środowiskowe. W statystycznym prognozowaniu ideotypów pszenicy dla upraw do roku 2050 z wykorzystaniem modelu Sirius modelowano 5 grup parametrów obejmujących 9 cech fizjologicznych. Zakresy wartości każdego z parametrów zostały wyliczone i skalibrowane na podstawie doświadczeń prowadzonych na całym świecie (He i in., 2012; Semenov, 2009; Semenov i in., 2014).

1. Parametr charakteryzujący fotosyntezę: wydajność konwersji światła (L), jednostka bezwymiarowa w zakresie 1–1,1. Modelowanie wskazało na możliwość wzrostu wydajności asymilacji węgla o 10% przy zachowaniu aktywności Rubisco na obecnym poziomie przy wzroście stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze w przyszłości.
2. Parametry charakteryzujące fenologię rośliny, czyli odpowiedź cyklu rozwojowego na zmiany klimatyczne: ‘phyllochron’ (Ph), cecha opisującą dynamikę wzrostu przez definicję czasu pojawienia się 1. i następnych liści, w zakresie 70–140 [°C × dni] (McMaster, 2005); reakcja na fotoperiod (Pp) w zakresie 0,05–0,7 [ilość liści × długość dnia w h<sup>-1</sup>] oraz czas wypełniania ziarna (Gf) w zakresie 500–900 [°C × dni]. Modyfikacje długości trwania oraz terminów zachodzenia poszczególnych faz rozwojowych w zależności od sezonowych zmian jakości i natężenia promieniowania słonecznego a także w zależności od sezonowej dostępności wody mają kluczowe znaczenie dla wielkości plonu (Akkaya i in., 2006; Richards, 2006). W modelu Sirius są optymalizowane zgodnie ze scenariuszami pogodowymi. Wcześniejsze kwitnienie i dłuższy czas wypełniania ziarna mogą wpłynąć na wzrost plonu.
3. Parametry charakteryzujące łan: stosunek powierzchni liści do powierzchni gleby (A) w zakresie 0,003–0,010 [m<sup>2</sup> powierzchni liści/m<sup>2</sup> powierzchni gleby] oraz cechę ‘stay green’ (S) o wartościach 1–2 [bezwymiarową]. Przez modelowanie powierzchni liści jest zmieniana wartość wskaźnika pokrycia gleby przez listowie (LAI, ang. Leaf Area Index) co wpływa na efektywność wykorzystania światła oraz na transpirację a przez

to na dynamikę wzrostu. Opóźnienie starzenia liści wydłuża okres asymilacji i przez to podnosi plon.

4. Parametry charakteryzujące tolerancję na suszę: odpowiedź fotosyntezy na stres wodny ( $W_{sa}$ ) w zakresie 0,10–0,21 [bezwymiarowe] oraz przyspieszenie maksymalnego tempa starzenia się liści ( $W_{ss}$ ) o wartościach 1,2–1,9 [bezwymiarowe]. Zarówno wytwarzanie biomasy związane z wydajnością fotosyntezy jak i tempo starzenia liści są proporcjonalne do tolerancyjności na suszę, tak więc wpływają dodatnio na wysokość plonu.
5. Parametr charakteryzujący pobór wody przez korzenie: tempo poboru wody ( $R_u$ ) w zakresie 1–7 [%]. Jest to parametr trudny do pomiaru, jednakże stwierdzono, że w warunkach suszy wolniejsze pobieranie wody przez korzenie może finalnie przełożyć się na dłuższy okres dostępności wody w glebie i *de facto* na wyższe plony w warunkach niedoborów wody (Manschadi i in., 2006).

Celem modelowania ideotypów pszenicy było wyznaczenie takich wartości względnych dla rozpatrywanych parametrów fizjologicznych, które zapewniłyby maksymalizację plonu w perspektywie do roku 2050 w każdej z 10 wybranych lokalizacji w Europie różniących się warunkami klimatycznymi. Prognozy klimatyczne generowano w modelu HadCM3 (Meehl i in., 2007 za: Semenov i in., 2014). Dla wszystkich lokalizacji przyjęto jeden rodzaj gleby o wodnej pojemności połowej 177 mm. Już podczas pierwszych iteracji, przy użyciu algorytmu GA-SA, wyszukującego lokalne maksima w wieloparametrowych bazach, parametry czasu wypełniania ziarna ( $G_f$ ), maksymalnej powierzchni liści ( $A$ ) oraz 'stay green' ( $S$ ) uzyskały maksymalną, dopuszczoną wartość, czyli ich względna wartość wyniosła 1 (rys. 2). Po przyjęciu tych maksymalnych wartości dla ideotypów pszenicy przyszłości w dalszych cyklach iteracyjnych zauważono konwergencję parametrów charakteryzujących fenologię roślin: phyllochronu ( $Ph$ ) dla szerokiego obszaru od 37,4 °N do 49,5 °N i -5,9 °W do 21,6 °E oraz odpowiedzi na fotoperiod ( $P_p$ ) w lokalizacjach Tylstrup i Debreczyn oraz dla Warszawy i Mannheim. Parametry opisujące odpowiedź roślin na stres suszy: przyspieszenie tempa starzenia się liści ( $W_{SS}$ ) i reakcja fotosyntezy na suszę ( $W_{SA}$ ), wykazały zbieżność tylko w tych lokalizacjach, gdzie ograniczenia ilości wody mogłyby mieć istotny wpływ na plon ziarna.  $W_{SS}$  wykazało konwergencję dla: Warszawy, Rothamsted i od Debreczyna po Sewillę; przyjmując wartość zero, co oznacza że przyspieszenie starzenia liści ( $W_{SS}$ ) jest niewskazane w tych lokalizacjach.  $W_{SA}$  przyjęło wartość 0 dla Rothamsted, Mannheim i Debreczyna. Dla Warszawy, Rothamsted i Mannheim przewidziano konieczność utrzymania parametru poboru wody przez korzenie na poziomie 94% założonej we wstępnym modelowaniu wartości maksymalnej, co wskazuje na znaczenie tego parametru w ideotypie pszenicy wygenerowanym przez Sirius dla warunków polskich (Semenov i in., 2014).



**Rys. 2. Znormalizowane parametry (w zakresie 0–1) opisujące fenotypy pszenicy dla przyszłych scenariuszy pogodowych w perspektywie do 2050 r. obliczone w modelu Sirius (za: Semenov i in., 2014, zmodyfikowano)**

Ph — phyllochron (ang. phyllochron); Pp — reakcja na fotoperiod (ang. day length response); Wss — przyspieszenie tempa starzenia się liści (ang. acceleration of leaf senescence); Wsa — odpowiedź fotosyntezy na stres wodny (ang. water stress answer); Ru — tempo poboru wody przez korzenie (ang. rate of water uptake). Na wykresie nie zamieszczono współczynników, których wartości znormalizowane osiągnęły wartość 1: Gf — czas wypełniania ziarna (ang. Grain filling); A — stosunek powierzchni liści do powierzchni gleby (ang. area index; S — 'stay green' (ang. stay green)

**Fig. 2. Normalized parameters (range 0–1) describing the phenotypes of wheat for future weather scenarios towards 2050 horizon calculated in Sirius model (after: Semenov et al., 2014, modified)**

Ph — phyllochron, Pp — day length response, Wss — acceleration of leaf senescence, Wsa — water stress answer; Ru — rate of water uptake. The graph contains no coefficients that, when normalized, were equal to 1: Gf — grain filling; A — ratio of leaf to soil areas, S — stay green

Ocena fenotypowa procesów pobierania wody przez korzenie jest trudna do realizacji na skalę masową i przez to rzadko wykorzystywana jako technika markerowa (Harb i in., 2010). Również współczynnik transpiracji jest cechą trudną do pomiaru w polowych testach przesiewowych (Gao i in., 2014). Jednakże konieczność podnoszenia odporności na suszę u roślin uprawnych równoległe z koniecznością ochrony zasobów wodnych nie budzą wątpliwości (Hiscock i in., 2002). Istnieje potrzeba opracowania nowych metod testowych wykorzystania wody przez rośliny uprawne do monitorowania zjawiska na skalę masową. Równoległe do dużych przedsięwzięć zautomatyzowanych szklarni z całkowicie

zautomatyzowanym systemem monitoringu testowanych roślin (HTPPs, ang. High-Throughput Phenotyping Platform), podejmowane są prace nad wprowadzeniem nowych masowych metod oceny fenotypów w warunkach polowych (Araus, Carins, 2014; Vadez i in., 2008). Duże nadzieje budzi interpretacja zdjęć termalnych pod kątem odporności roślin na stresy (Costa i in., 2013).

#### PRAKTYCZNE ASPEKTY NOWOCZESNEJ SELEKCJI

Obecnie rolnictwo znajduje się w punkcie zwrotnym (Anioł 2010). By nowoczesne techniki markerowania były skuteczne, o modyfikacjach genetycznych nie wspominając, muszą być dobrze określone ideotypy roślin.

Modelowanie ideotypów zbóż dla przyszłych dziesięcioleci z uwzględnieniem zmian klimatycznych jest pewną formą wyznaczania priorytetów, jednakże dopiero konsensus uzyskiwanych wyników teoretycznych z praktycznymi obserwacjami wyznacza perspektywę dla hodowli roślin. Potrzebne jest krytyczne odniesienie się praktycznej hodowli do teoretycznych wyników modelowania. Dane literaturowe wskazują, że ośrodek w Rothamsted zbiera dane na temat zmienności cech zgodnie z priorytetami wynikającymi z modelu Sirius (Driever i in., 2014; Khattak i in., 2014). W Polsce ideotypy zbóż definiowane są w oparciu o cechy morfologiczne (wysokość roślin, długość kłosa, położenie i powierzchnia liści flagowych), cechy fenologiczne (termin rozpoczęcia wegetacji po okresie spoczynku zimowego, terminy kłoszenia i dojrzewania). Ważnym elementem oceny jest odporność na choroby. Z obserwacji podczas prac hodowlanych wynika, że nowoczesna odmiana powinna charakteryzować się: późniejszym kłoszeniem, gdyż rośliny mają więcej czasu na wytworzenie większej ilości zawiązków kłosa; szybkim wypełnianiem ziarna, co jest szczególnie ważne w okresie suszy; szybkim przemieszczaniem asymilatów z liści do ziarna; krótszym i sztywnym źdźbłem (można wtedy zwiększyć obsadę roślin na  $m^2$  bez obawy wylegania); większą masą 1000 ziaren a także wysoką ich gęstością w stanie zsylnym; odpornością na porastanie i tolerancją na choroby. Potrzebna jest interdyscyplinarna, krytyczna dyskusja o wynikach modelowania z perspektywy praktycznej hodowli.

Przedstawione powyżej priorytety bezpośrednio nie uwzględniają aspektów związanych z efektywnością wykorzystania wody przez rośliny uprawne. Jednakże sądząc po szybko rosnącej liczbie publikacji (Gago i in., 2014; Tallec i in., 2013) problem jest coraz szerzej dyskutowany w środowisku naukowców współpracujących z hodowlą. W warunkach polskiego rolnictwa i sposobu finansowania nauki należy wiązać nadzieję na rozwój i wdrożenie masowych polowych metod selekcyjnych opartych na analizie obrazu (Cabrera i in., 2012). Pozwoli to na opracowanie i wprowadzenie markerów związanych z efektywnością wykorzystania wody przez rośliny uprawne. Zapewnienie wzrostu plonów w nadchodzących latach wymaga nie tylko stałego postępu w hodowli lecz również dalszego rozwoju agrotechniki. Wykorzystanie osiągnięć badań podstawowych pozwoli na zdefiniowanie newralgicznych problemów oraz na opracowanie metod ich rozwiązania.

## LITERATURA

- Anioł A. 2010. Wpływ biotechnologii i procesów globalizacji w gospodarce na hodowlę roślin i wspierające ten sektor badania naukowe. Biul. IHAR 256: 3 — 13.
- Anonim. 2014. Crop Modeling Team Highlights web-page [www.agmip.org/wp-content/uploads/2012/11/Crop\\_Modeling\\_2011-2012\\_Highlights-web.pdf](http://www.agmip.org/wp-content/uploads/2012/11/Crop_Modeling_2011-2012_Highlights-web.pdf) data ostatniej modyfikacji: 16 05 2014 05:53:53, data dostępu: 29 09 2014.
- Amani I., Fischer R. A., Reynolds M. P. 1996. Canopy Temperature Depression Association with Yield of Irrigated Spring Wheat Cultivars in a Hot Climate. J. Agron. Crop. Sci. 176: 119 — 129.
- Akkaya A., Dokuyucu T., Kara R., Akcura. M. 2006. Harmonization ratio of post- to pre-anthesis durations by thermal times for durum wheat cultivars in a Mediterranean environment. Eur. J. Agron. 24: 404 — 408.
- Araus J. L., Cairns J. E. 2014. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. Trends Plant Sci. 19: 52 — 61.
- Atkin O. K., Macherel D. 2009. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. Ann. Bot. 103: 58 — 597.
- Austin R. B. 1999. Yield of wheat in the United Kingdom: recent advances and prospects. Crop Sci. 39: 1604 — 1610.
- Bacławska-Krzemińska Z. 1973. Influence of light, water deficit and age of plant on photosynthesis and air passage capacity in leaves of *Brassica oleracea* L. var. capitata alba v. Ditmarska. Plant Breed. Seed Sci. 17: 303 — 328.
- Blum A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. Field Crop Res. 112: 119 — 123.
- Borlaug N. 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. Euphytica 157: 287 — 297.
- Brooks R. J., Semenov M. A., Jamieson P. D. 2001. Simplifying Sirius: Sensitivity analysis and development of a meta-model for wheat yield prediction. Eur. J. Agron. 14: 43 — 60.
- Cabrera-Bosquet L., Crossa J., von Zitzewitz J., Serret M. D., Araus L. J. 2012. High-throughput Phenotyping and Genomic Selection: The Frontiers of Crop Breeding Converge. J. Integr. Plant Biol. 54: 312 — 320.
- Caramelo J. J., Iusem N. D. 2009. When cells lose water: Lessons from biophysics and molecular biology. Prog. Biophys. Mol. Bio. 99: 1 — 6.
- Condon A. G., Richards R. A., Rebetzke G. J., Farquhar G. D. 2004. Breeding for high water-use efficiency. J. Exp. Bot. 55: 2447 — 2460.
- Costa J. M., Grant O. M., Chaves M. M. 2013. Thermography to explore plant environment interactions. J. Exp. Bot. 64: 3937 — 3949.
- Craufurd P. Q., Vadz V., Jagadish S. V. K., Prasad P. V. V., Zaman-Allah M. 2013. Crop science experiments designed to inform crop modelling. Agric. For. Meteorol. 170: 8 — 18.
- Cutler S. R., Rodriguez P. L., Finkelstein R. R., Abrams S. R. 2010. Abscisic acid: Emergence of a core signaling network. Annu. Rev. Plant Biol. 61: 651 — 679.
- Doroszewski, A., Jadczyk, J., Kozyra, J., Pudęko, R., Stuczyński, T., Mizak, K., Łopatka, A., Koza, P., Górski, T., Wróblewska, E. 2012. Podstawy systemu monitoringu suszy rolniczej. Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie 12: 77 — 91.
- Driever S. M., Lawson T., Andralojc P. J., Raines C. A., Parry M. A. J. 2014. Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 field-grown wheat genotypes. J. Exp. Bot. 65: 4959 — 4973.
- Du T., Kang S., Sun J., Zhang X., Zhang J. 2009. An improved water use efficiency of cereals under temporal and spatial deficit irrigation in north China. Agr. Water Manage. 97: 66 — 74.
- Easterling D. R., Evans J. L., Groisman P. Y., Karl T. R., Kunkel K. E., Ambenje P. 2000. Observed variability and trends in extreme climate events: a brief review. Bull. Am. Meteorol. Soc. 81: 417 — 425.
- Easterling D. R., Horton B., Jones P. D., Peterson T. C., Karl T. R., Parker D. E., Salinger M. J., Razuvayev V., Plummer N., Jamason P., Folland C. K. 1997. Maximum and Minimum Temperature Trends for the Globe. Science 277: 364 — 367.
- Eyal Z., Blum A. 1989. Canopy temperature as a correlative measure for assessing host response to *Septoria tritici* Bloch of Wheat. Plant Dis. 73: 468 — 471.

- FAO, Food and Agriculture Organization, 2003. Review of World Water Resources by Country. Water Reports, FAO, Rome, 23: 127 ss.
- Feng B., Yu H., Hu Y., Gao X., Gao J., Gao D., Zhang S. 2009. The physiological characteristics of the low canopy temperature wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under simulated drought condition. *Acta Physiol. Plant.* 31: 1229 — 1235.
- Fish D. A., Earl H. J. 2009. Water-Use Efficiency is negatively correlated with leaf epidermal conductance in cotton (*Gossypium* spp.). *Crop Sci.* 49: 1409 — 1415.
- Fleury D., Jefferies S., Kuchel H., Langridge P. 2010. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *J. Exp. Bot.* 61: 3211 — 3222.
- Foulkes M. J., Slafer G. A., Davies W. J., Berry P. M., Sylvester-Bradley R., Martre P., Calderini D. F., Griffiths S., Reynolds M. P. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62: 469 — 486.
- Foyer C., Noctor G. 2009. Redox Regulation in Photosynthetic Organisms: Signaling, Acclimation, and Practical Implications. *Antioxidants & Redox Signaling* 11: 861 — 905.
- Gago J., Douthe C., Florez-Sarasa I., Escalona J. M., Galmes J., Fernie A. R., Flexas J., Medrano H. 2014. Opportunities for improving leaf water use efficiency under climate change conditions. *Plant Sci.* (w druku) doi: 10.1016/j.plantsci.2014.1004.1007.
- Gassman P. W., Williams J. R., Benson V. W., Izaurralde R. C., Hauck L. M., Jones C. A., Atwood J. D., Kiniry J. R., Flowers J. D. 2004. Historical Development and Applications of the EPIC and APEX Models ASAE/CSAE Annual International Meeting, Meeting Paper No. 042097 Ottawa, Canada. Iowa State University Working Paper 05-WP 397, June 2005.
- Gosal S. S., Wani S. H., Kang M. S. 2009. Biotechnology and drought tolerance. *J. Crop Improv.* 23: 19 — 54.
- Grudkowska M., Zagdańska B. 2004. Multifunctional role of plant cysteine proteinases. *Acta Biochim. Pol.* 51: 609 — 624.
- GUS 2013. Produkcja Upraw Rolniczych i Ogrodniczych w 2012 r. Materiały źródłowe. ISSN 1509 - 7099 pp. 124
- Hammer G., Chapman S., Oosterom E., Podlich D. 2004. Trait physiology and crop modelling to link phenotypic complexity to underlying genetic systems. *Aust. J. Agric. Res.* 56: 947 — 960.
- Hammer G. L., van Oosterom E., McLean G., Chapman S. C., Broad I., Harland P., Muchow R. C. 2010. Adapting APSIM to model the physiology and genetics of complex adaptive traits in field crops. *J. Exp. Bot.* 61: 2185 — 2202.
- Harb A., Krishnan A., Ambavaram M. M. R., Pereira A. 2010. Molecular and Physiological Analysis of Drought Stress in Arabidopsis Reveals Early Responses Leading to Acclimation in Plant Growth. *Plant Physiol.* 154: 1254 — 1271.
- He J., Le Gouis J., Stratonovitch P., Allard V., Gaju O., Heumez E., Orford S., Griffiths S., Snape J. W., Foulkes M. J., Semenov M. A., Martre P. 2012. Simulation of environmental and genotypic variations of final leaf number and anthesis date for wheat. *Eur. J. Agron.* 42: 22 — 33.
- Hiscock K. M., Rivett M. O., Davison R. M. 2002. Sustainable groundwater development. Geological Society, London, Special Publications 193: 1 — 14.
- Houle D., Govindaraju D. R., Omholt S. 2010. Phenomics: the next challenge. *Nat. Rev. Genet.* 11: 855 — 865.
- Hu H., Xiong L. 2014. Genetic Engineering and Breeding of Drought-Resistant Crops. *Ann. Rev. Plant Biol.* 65: 715 — 741.
- Hussain S. S., Iqbal M. T., Arif M. A., Amjad M. 2012. Beyond osmolytes and transcription factors: drought tolerance in plants via protective proteins and aquaporins. *Biol. Plant.* 55: 40 — 413.
- Iturriaga G., Suárez R., Nova-Franco B. 2009. Trehalose metabolism: from osmoprotection to signaling. *Int. J. Mol. Sci.* 10: 3793 — 3810.
- Jaggard K. W., Qi A., Ober E. S. 2010. Possible changes to arable crop yields by 2050. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 365: 2835 — 2851.
- Jaleel C. A., P. Manivannan A. W., M. Farooq, R. Somasundaram, Panneerselvam R. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol.* 11: 100 — 105.

- Jamieson P. D., Semenov M., Brooking I., Fracois G. 1998. Sirius: a mechanistic model of wheat response to environmental variation. *Eur. J. Agron.* 8: 161 — 179.
- Jarecka M. 1973. Influence of light, water deficit and age of plant on photosynthesis and air passage capacity in leaves of sugar beet (*Beta vulgaris* var. *Saccharifera*). *Plant Breed. Seed Sci.* 17: 329 — 357.
- Jogaiah S., Govind S. R., Tran L. S. P. 2013. Systems biology-based approaches toward understanding drought tolerance in food crops. *C. R. Biotechn.* 33: 23 — 39.
- Kacperska A. 2002 a. *Gospodarka wodna*. W: Kopcewicz J., Lewak S. (red.) *Fizjologia roślin*. Warszawa: PWN: 193 — 245.
- Kacperska A. 2002 b. Reakcje roślin na abiotyczne czynniki stresowe. W: Kopcewicz J., Lewak S. (red.) *Fizjologia roślin*. Warszawa: PWN: 612 — 678.
- Kemarian A. R., Stöckle C. O., Huggins D. R. 2005. Transpiration-use efficiency of barley. *Agr. Forest Meteorol.* 130: 1 — 11.
- Khattak G. S. S., Parry M. A. J., Andralojc J., Saeed I., Shams Ur R. 2014. Evaluation of diverse wheat genotypes for potential biomass production through physiological parameters at seedling stage under controlled environment. *Pakistan J. Bot.* 46: 181 — 184.
- Kholova J., Hash C. T., Kakkera A., Kocova M., Vadez V. 2010. Constitutive water-conserving mechanisms are correlated with the terminal drought tolerance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). *J. Exp. Bot.* 61: 369 — 377.
- Kholova J., McLean G., Vadez V., Craufurd P., Hammer G. L. 2013. Drought stress characterization of post-rainy season (rabi) sorghum in India. *Field Crops Res.* 141: 38 — 46.
- Kim T.-H., Bohmer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J. I. 2010. Guard cell signal transduction network: Advances in understanding Abscisic Acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61: 561 — 591.
- Knight S., Kightley S., Bingham I., Hoad S., Lang B., Philpott H., Stobart R., Thomas J., Barnes A., Ball B. 2012. Desk study to evaluate contributory causes of the current 'yield plateau' in wheat and oilseed rape. *HGCA Report No 502*: pp. 225.
- Koza J. R., Keane M. A., Streeter M. J. 2003. Zastosowanie mechanizmów ewolucji w programowaniu komputerowym daje nowatorskie rezultaty. *Świat Nauki* 4(140): 40 — 47.
- Labudda M., Azam F. M. S. 2014. Glutathione-dependent responses of plants to drought: a review. *Acta Soc. Bot. Pol.* 83: 3 — 12.
- Langridge P., Paltridge N., Fincher G. 2006. Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Brief Funct. Genomic Proteomic* 4: 343 — 354.
- Lipiec J., Doussan C., Nosalewicz A., Kondracka K. 2013. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *Intern. Agroph.* 27: 463 — 477.
- Liu Z.-Y., Wu H.-F., Huang J.-F. 2010. Application of neural networks to discriminate fungal infection levels in rice panicles using hyperspectral reflectance and principal components analysis. *Comput. Electron. Agr.* 72: 99 — 106.
- Łabędzki L. 2006. Susze rolnicze. Zarys problematyki oraz metody monitorowania i klasyfikacji. *Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie Rozprawy naukowe i monografie nr 17*.
- Manschadi A. M., Christopher J., Devoil P., Hammer G. L. 2006. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Funct. Plant Biol.* 33: 823 — 837.
- Maseda P. H., Ferniez R. J. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.* 57: 3963 — 3977.
- McMaster G. S. 2005. Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. *J. Agr. Sci.* 143: 137 — 150.
- Meehl G. A., Covey C., Delworth T., Latif M., McAvaney B., Mitchell J. F. B. i in. 2007. The WCRP CMIP3 multimodel dataset — a new era in climate change research. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 88: 1383 — 1394.
- Miazek A., Zagdańska B. 2008. Involvement of exopeptidases in dehydration tolerance of spring wheat seedlings. *Biol. Plantarum* 52: 687 — 694.
- Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ.* 33: 453 — 467.

- Miyazono K., Miyakawa T., Sawano Y., Kubota K., Kang H., Asano A., Miyauchi Y., Takahashi M., Zhi Y., Fujita Y., Yoshida T., Kodaira K., Yamaguchi-Shinozaki K., Tanokura M. 2009. Structural basis of abscisic acid signalling. *Nature* 462: 609 — 614.
- Oleksiak T. 2013. Stosowanie kwalifikowanego materiału siewnego a plonowanie zbóż ozimych. *Biul. IHAR* 268: 87 — 99.
- Pinheiro C., Chaves M. M. 2011. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *J. Exp. Bot.* 62: 869 — 882.
- Pinter Jr P. J., Zipoli G., Reginato R. J., Jackson R. D., Idso S. B., Hohman J. P. 1990. Canopy temperature as an indicator of differential water use and yield performance among wheat cultivars. *Agric. Water Manage.* 18: 35 — 48.
- Reynolds M., Tuberosa R. 2008. Translational research impacting on crop productivity in drought-prone environments. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11: 171 — 179.
- Richards R. A. 2006. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agric. Water Manag.* 80:197 — 211.
- Richards R. A., Rebetzke G. J., Watt M., Condon A. G., Spielmeier W., Dolferus R. 2010. Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping, quantitative trait loci, markers and the selection environment. *Funct. Plant Biol.* 37: 85 — 97.
- Ritchie J. T., Singh U., Godwin D. C., Bowen W. T. 1998. *Soil Water Balance and Plant Water Stress*. W: Tsuji Y., Tsuji GY, Hoogenboom G, Thornton PK (ed.) *Understanding Options for Agricultural Production*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 83 — 102.
- Rosenzweig C., Elliott J., Deryng D., Ruane A. C., Müller C., Boote K. J., Folberth C., Glotter M., Khabarov N., Neumann K., Piontek F., Pugh T., Schmid E., Stehfest E., Yang H., Jones J. W. 2014. Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 111: 3268 — 3273.
- Rosenzweig C., Jones J. W., Hatfield J. L., Ruane A. C., Boote K. J., Thorburn P., Antle J. M., Nelson G. C., Porter C., Janssen S., Asseng S., Basso B., Ewert F., Wallach D., Baigorria G., Winter J. M. 2013. The Agricultural Model Intercomparison and Improvement Project (AgMIP): Protocols and pilot studies. *Agric. For. Meteorol.* 170: 166 — 182.
- Rybka K. 2009. TILLING i FOX-hunting: nowe metody analizy funkcjonalnej genów *Post. Biol. Kom.* 36: 539 — 554.
- Rybka K. 2011. Tilling and fox-hunting: new methods for functional analysis of genes. *Adv. Cell Biol.* 3(1): 165 — 180.
- Rybka K., Nita Z. 2014. Physiological requirements for wheat ideotypes in response to drought threat. *Acta Physiol. Plant.* (ACPP-D-14-00754).
- Science.gov [on line] U.S. Federal Science [dostęp 09.05.2014]. Dostępne w internecie „yield prediction model“ <http://www.science.gov/scigov/result-list/fullRecord:yield+prediction+model/>
- Semenov M. A. 2009. Impacts of climate change on wheat in England and Wales. *J. R. Soc. Interface* 6: 343 — 350.
- Semenov M. A., Stratonovitch P. 2013. Designing high-yielding wheat ideotypes for a changing climate. *Food and Energy Security* 2: 185 — 196.
- Semenov M. A., Stratonovitch P., Alghabari F., Gooding M. J. 2014. Adapting wheat in Europe for climate change. *J. Cereal Sci.* 59: 245 — 256.
- Shao H.-B., Chu L.-Y., Jaleel C. A., Manivannan P., Panneerselvam R., Shao M.-A. 2009. Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants – biotechnologically and sustainably improving agriculture and the environment in arid regions of the globe. *C. R. Biotechnol.* 29: 131 — 151.
- Shao H.-B., Chu L.-Y., Jaleel C.A., Zhao C.-X. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biol.* 331: 215 — 225.
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J. Exp. Bot.* 58: 221 — 227.
- Sillmann J., Roeckner E. 2008. Indices for extreme events in projections of anthropogenic climate change. *Clim. Change* 86: 83 — 104.



- Skiryycz A., De Bodt S., Obata T., De Clercq I., Claeys H., De Rycke R., Iriankaja M., Van Aken O., Van Breusegem F., Fernie A. R., Inze D. 2010. Developmental stage specificity and the role of mitochondrial metabolism in the response of arabidopsis leaves to prolonged mild osmotic stress. *Plant Physiol.* 152: 226 — 244.
- Skośkiewicz K. 1973. Stomatal movements in summer rape Bronowski IHAR (*Brassica napus* L.) in dependence on the age of the leaf, water deficit, light intensity and CO<sub>2</sub> concentration. *Plant Breed. Seed Sci.* 17: 359 — 385.
- Somvanshi V. S. 2009. Patenting drought tolerance in organisms. *Recent Patents on DNA&Gene Sequences* 3: 16 — 25.
- Spink J., Street P., Sylvester-Bradley R., Berry P. 2009. The potential to increase productivity of wheat and oilseed rape in the UK. Report to the Government Chief Scientific Adviser, Professor John Beddington, January 2009 see: <http://dius.gov.uk>: data dostępu 10 05 2014.
- Stachowski P. 2010. Ocena suszy meteorologicznej na terenach pogórnicych w rejonie Konina. *Rocznik Ochrona Środowiska* 12: 587-606. ISSN 1506-218X. Dostępne: [http://old.ros.edu.pl/text/pp\\_2010\\_034.pdf](http://old.ros.edu.pl/text/pp_2010_034.pdf). Data dostępu: 19. 08. 2014.
- Starck Z. 2009. Dystrybucja asymilatów kluczowym procesem determinującym plon. *Post. Nauk Roln.* 2/2009: 51 — 69.
- Strebeiko P. 1973. Theoretical principles of gas exchange in plants. *Plant Breed. Seed Sci.* 17: 287 — 295.
- Talleg T., Béziat P., Jarosz N., Rivalland V., Ceschia E. 2013. Crops' water use efficiencies in temperate climate: Comparison of stand, ecosystem and agronomical approaches. *Agric. Forest Meteorol.* 168: 69 — 81.
- Tardieu F. 2010. Why work and discuss the basic principles of plant modelling 50 years after the first plant models? *J. Exp. Bot.* 61: 2039 — 2041.
- Tomassini L., Jacob D. 2009. Spatial analysis of trends in extreme precipitation events in high-resolution climate model results and observations for Germany. *J. Geophys. Res.- Atmos.* 114: D12113.
- Trenberth K. E., Dai A., Rasmussen R. M., Parsons D. B. 2003. The Changing Character of Precipitation. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 84: 1205 — 1217.
- Vadez V., Kholova J., Medina S., Kakkera A., Anderberg H. 2014. Transpiration efficiency: new insights into an old story. *J. Exp. Bot.*: first published online March 5, 2014.
- Vadez V., Kholová J., Yadav R., Hash C. 2013 a. Small temporal differences in water uptake among varieties of pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) are critical for grain yield under terminal drought. *Plant Soil* 371: 447 — 462.
- Vadez V., Kholova J., Zaman-Allah M., Belko N. 2013 b. Water: the most important 'molecular' component of water stress tolerance research. *Funct. Plant Biol.* 40: 1310 — 1322.
- Vadez V., Rao S., Kholová J., Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Ratnakumar P., Sharma K., Bhatnagar-Mathur P., Basu P. 2008. Root research for drought tolerance in legumes: Quo vadis? *J. Food Legumes* 21: 77 — 85.
- White J. W., Andrade-Sanchez P., Gore M. A., Bronson K. F., Coffelt T. A., Conley M. M., Feldmann K. A., French A. N., Heun J. T., Hunsaker D. J., Jenks M. A., Kimball B. A., Roth R. L., Strand R. J., Thorp K. R., Wall G. W., Wang G. 2012. Field-based phenomics for plant genetics research. *Field Crop. Res.* 133: 101 — 112.
- Yang W., Duan L., Chen G., Xiong L., Liu Q. 2013. Plant phenomics and high-throughput phenotyping: accelerating rice functional genomics using multidisciplinary technologies. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16: 180 — 187.
- Zagdańska B. 1997. Mechanizmy odporności zbóż na suszę glebową: metabolizm energetyczny pszenicy jarej w nabywaniu odporności. (in Polish with English Summary and Legends) *Biul. IHAR* 203: 41 — 55.
- Zagdańska B., Kozdój J. 1994. Water stress-induced changes in morphology and anatomy of flag leaf of spring wheat. *Acta Soc. Bot. Pol.* 63: 61 — 66.
- Zawora T., Ziernicka-Wojtaszek A. 2008. Ekstremalne wartości niedoborów i nadmiarów opadów atmosferycznych w aspekcie współczesnych zmian klimatu na przykładzie województwa podkarpackiego. *Infrastruktura i Ekologia Terenów Wiejskich* 5: 23 — 29.

- Zhang J., Dell B., Conocono E., Waters I., Setter T., Appels R. 2009. Water deficits in wheat: fructan exohydrolase (1-FEH)mRNA expression and relationship to soluble carbohydrate concentrations in two varieties. *New Phytol.* 181: 843 — 850.
- Zhou J., Wang J., Li X., Xia X.-J., Zhou Y.-H., Shi K., Chen Z., Yu J.-Q. 2014. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *J. Exp. Bot.* (w druku, doi: 10.1093/jxb/eru217).
- Żurek G. 2000. Effect of summer 1999 drought on several turf grass species. *Plant Breed. Seed Sci.* 44 (1): 73 — 83.
- Żurek G. 2004. Reakcja wybranych odmian traw gazonowych na naturalną i symulowaną suszę. *Biul. IHAR* 233: 195 — 209.