СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ, 2018, том 53, № 3, с. 587-597

УДК 633.11:575.174.015.3 doi: 10.15389/agrobiology.2018.3.587rus

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ У СИНТЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ В СВЯЗИ С ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬЮ*

В.П. ШАМАНИН[1], И.В. ПОТОЦКАЯ[1], С.С. ШЕПЕЛЕВ[1], В.Е. ПОЖЕРУКОВА[1], А.И. МОРГУНОВ[2]

В условиях Западной Сибири засуха проявляется в начальный период вегетации, и засушливость в июне—начале июля все возрастает, о чем свидетельствуют данные изменения гидротермического коэффициента. Потепление климата и участившиеся засушливые годы определяют приоритетность селекции на повышение засухоустойчивости сортов пшеницы, позволяющее получать стабильные урожаи по годам. В представленной работе проведена оценка фенотипических различий между линиями гексаплоидной синтетической пшеницы по основным параметрам корневой системы и показано их преимущество перед стандартными сортами по эффективности функционирования в более глубоких слоях почвы. В 2016-2017 годах в условиях Западной Сибири мы изучали синтетические линии, созданные в CIMMYT посредством гибридизации сортов твердой пшеницы Aisberg, Leucurum 84693, Ukr-Od 952.92, Ukr-Od 1530.94 (г. Одесса, Украина) и Pandur (Румыния) (*Triticum durum* Desf., геном AB) с различными образцами *Aegilops tauschii* Coss. (синоним *Ae. squarrosa*, геном D) из района Каспийского бассейна, а также 15 синтетических линий университета Киото (Япония). Выявлена высокая вариабельность генотипов по основным параметрам корневой системы в гибридных комбинациях с участием разных форм эгилопсов. Линии комбинаций Aisberg/*Ae.sq.*(369), Ukr-Od 952.92/*Ae.sq.*(1031), Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(458) и Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(629) имели хорошо развитую корневую систему: суммарная длина корней оставила 73,9-141,1 см, площадь корней — 16,6-25,3 см^2, число кончиков корней — 98-235 шт., биомасса корней — 0,75-0,87 г. Сравнение числа зародышевых корней у линий синтетиков, созданных с участием разных эгилопсов, показало, что 5-6-корешковые формы характерны в основном для форм, полученных на основе образцов эгилопса из Ирана — *Ae.sq.*(223), *Ae.sq.*(310), провинция Джилан; *Ae.sq.*(1031), провинция Занжан, а также *Ae.sq.*(409) из Дагестана. В статье приведены коэффициенты корреляции между основными количественными признаками растений и параметрами корневой системы у синтетических линий пшеницы. Установлено, что высота растений может служить маркерным признаком при отборе генотипов с лучшей корневой системой и, следовательно, более засухоустойчивых в условиях Западной Сибири. Линии синтетиков №№ 18, 28, 32, 38 Aisberg/*Ae.sq.*(369), № 37 Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310), № 59 Ukr-Od 30.94/*Ae.sq.*(1027), № 61 Pandur/*Ae.sq.*(409) и № 36 Aisberg/*Ae.sq.*(369)//Demir, выделившиеся по элементам продуктивности колоса и параметрам корневой системы, рекомендуется использовать в качестве исходного материала для селекции на засухоустойчивость в условиях Западной Сибири.

Ключевые слова: ***Triticum durum* Desf., Aisberg, Leucurum 84693, Ukr-Od 952.92, Ukr-Od 1530.94, Pandur, *Aegilops tauschii* Coss., синтетическая пшеница, линии, параметры корневой системы, устойчивость к засухе.**

Согласно данным ФАО, население Земли к середине XXI века может достигнуть 9-10 млрд человек. Это потребует увеличения валового сбора зерна пшеницы с 650-700 млн т в настоящее время до 1 млрд т (http://faostat.fao.org), для чего ежегодный прирост производства зерна пшеницы должен составлять 2 % в сравнении с нынешним 1,3 %.

Целенаправленная селекция на повышение урожайности коммерческих сортов пшеницы приводит к резкому снижению их генетического разнообразия по устойчивости к абиотическим стрессовым факторам. В процессе селекции безвозвратно утеряны ценные адаптивные аллели, тысячелетиями накопленные в местных сортах народной селекции (1).

Ранее было показано достоверное повышение средней минимальной и максимальной температуры воздуха за последние 50 лет в Омской области, при этом каждый второй год характеризовался недобором осадков в течение вегетационного периода (2). В условиях Западной Сибири

* Исследование проведено при финансовой поддержке РНФ (проект № 16-16-10005).

засуха в основном проявляется в начальный период вегетации, и засушливость в июне—начале июля все возрастает, о чем свидетельствуют изменения гидротермического коэффициента. В связи с возрастанием частоты засушливых лет повышение засухоустойчивости сортов пшеницы становится приоритетом селекции и составляет основу для увеличения урожайности возделываемых сортов в Западно-Сибирском регионе (3, 4).

Потенциальными источниками генов засухоустойчивости служат различные виды эгилопса, произрастающие в засушливых регионах. *Aegilops tauschii* благодаря широкой адаптации в разных экогеографических зонах (от Турции на Западе до Афганистана и Центральной Азии на Востоке) рассматривается как один из доноров хозяйственно ценных генов для расширения генофонда мягкой пшеницы, потерявшей широкий полиморфизм в процессе селекции и возделывания (5, 6). Около 400 образцов *Ae. tauschii*, обнаруженных в Кавказском регионе и в засушливых районах Западной Азии, были вовлечены в международную программу по Центральной Азии и Закавказью Международного центра сельскохозяйственных исследований в засушливых регионах ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) (7). К настоящему времени в CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center) создано около 1300 синтетических гексаплоидов ярового и озимого типа, из них 600 образцов на основе *Ae. tauschii*. Многочисленные синтетические линии пшеницы успешно использовались в селекции и доказали свою перспективность, в частности при повышении устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам (8-11). Повышенная устойчивость к засухе у синтетической пшеницы по сравнению с сортами, полученными методами классической селекции, выявлена многими исследователями (12, 13). В частности отмечается, что синтетические линии имеют больший габитус и большую длину корневой системы, что при водном дефиците обусловливает формирование урожайности на 5-40 % выше, чем у сортов мягкой пшеницы (14). Преимущество синтетической пшеницы и линий на их основе заключается в лучшем накоплении сухой массы корней и более продуктивном использовании влаги на увеличение сухой массы растения в условиях водного дефицита за счет лучшей насыщенности почвы корнями в глубоких слоях почвы, тогда как у образцов *Ae. tauschii* эти показатели выше в условиях оптимальной влагообеспеченности растений (15, 16).

Недавние исследования также доказали существенный полиморфизм синтетической пшеницы с геномом *Ae. tauschii* по морфологии корневой системы и устойчивости к засухе. Изучение линий синтетической пшеницы при недостатке влаги в почве выявило тесную корреляцию водного статуса растений с биомассой и длиной корней (13, 17). В ряде отечественных работ отмечается, что высокая продуктивность и засухоустойчивость растений тесно сопряжены с хорошо развитой первичной корневой системой, за счет которой в условиях засухи происходит поглощение влаги из слоев почвы до 1,5 м (18). Доказана высокая наследуемость числа зародышевых корней, что свидетельствует о возможности положительного эффекта при отборе по этому признаку в селекции на засухоустойчивость (19).

С использованием картирующей популяции двойных гаплоидов у пшеницы выявлены QTL, контролирующие угол первого корешка и число зародышевых корешков. Однако не установлена взаимосвязь генетических компонентов с физиологическими показателями водного режима в засушливых условиях (20, 21). На хромосомах 5B и 6D яровой пшеницы картированы QTL, детерминирующие признаки оводненности корней, суммарной массы корней и содержания сухого вещества в корнях. Отмечается сов-

падение локализации QTL, участвующих в контроле признаков оводненности и содержания сухого вещества в корнях, а также оводненности, содержания сухого вещества в корнях и водоудерживающей способности листьев, что указывает на взаимосвязь физиологических механизмов, определяющих водный статус надземной части растения и корневой системы (22, 23).

Засухоустойчивые сорта, созданные в условиях недостаточного увлажнения, характеризуются большей длиной корней и их суммарной массой, что играет решающую роль в формировании более высокой зерновой продуктивности при дефиците влаги (24-26).

Важно также отметить, что ранее полученные синтетические гексаплоиды не проявляли значительный полиморфизм по геному D, в этой связи немаловажное значение при создании синтетических форм имеет предварительное изучение и подбор образцов *Ae. tauschii* и сортов твердой пшеницы. Максимальное генетическое разнообразие форм *Ae. tauschii*, в том числе редких и эндемичных, обнаружено в центре происхождения этого вида. Так, подвид *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, который рассматривается как вероятный донор генома D *Triticum aestivum* (27, 28), произрастает на географически ограниченной территории — в Закавказье (Армения, Азербайджан), а также в северных провинциях Ирана Голестане и Мазендеране (6, 29). Наибольшее генетическое разнообразие подвида *Ae. tauschii* ssp. *tauschii* сосредоточено на юго-западном побережье Каспийского моря, где продолжается активный формообразовательный процесс, что имеет первостепенное значение как для филогенетических целей, так и для практической селекции. В национальном генетическом банке растений в Иране NPGBI (National Plant Gene Bank of Iran) собрана коллекция более чем из 180 образцов *Ae. tauschii*, произрастающих на территории этой страны, однако только 40 из них были использованы для создания коллекции синтетиков в университете Киото (30, 31). В этой связи новые синтетики из университета Киото и CIMMYT, которые созданы путем вовлечения в гибридизацию уникальных образцов *Ae. tauschii* из района Каспийского бассейна и засухоустойчивых сортов твердой пшеницы, представляют значительный генетический ресурс для расширения генотипического разнообразия пшеницы в селекции на засухоустойчивость в условиях Западной Сибири.

В настоящей работе нами впервые выявлена селекционная значимость линий синтетической пшеницы как источников для улучшения признаков корневой системы в гибридных комбинациях с участием разных форм эгилопсов и установлено, что высота растений может служить маркерным признаком при отборе генотипов с лучшей корневой системой и, следовательно, более засухоустойчивых в условиях Западной Сибири.

Цель работы — анализ морфометрических параметров корневой системы и элементов продуктивности у линий гексаплоидной синтетической пшеницы для отбора исходного материала, перспективного при селекции на засухоустойчивость яровой мягкой пшеницы в условиях Западной Сибири.

Методика. На опытном поле (г. Омск, 2016-2017 годы) изучали синтетические линии, созданные в CIMMYT посредством гибридизации сортов твердой пшеницы Aisberg, Leucurum 84693, Ukr-Od 952.92, Ukr-Od 1530.94 (г. Одесса, Украина) и Pandur, Румыния (*Triticum durum* Desf., геном AB) с различными образцами *Aegilops tauschii* Coss. (синоним *Ae. squarrosa*, *Ae.sq.*, геном D) из района Каспийского бассейна: из Ирана — *Ae.sq.*(310), *Ae.sq.*(369), *Ae.sq.*(629), *Ae.sq.*(1027), *Ae.sq.*(1031), провинции Джилан, Зенжан и Мазендеран; из Азербайджана — *Ae.sq.*(392), Шемаха; из России — *Ae.sq.*(409), Дагестан, неизвестного происхождения — *Ae.sq.*(458), *Ae.sq.*(511).

Также проанализировали 15 линий синтетической пшеницы, полученных в университете Киото (Япония) в результате гибридизации сорта твердой пшеницы Langdon (США) с образцами *Ae. tauschii* (Иран, Туркменистан, Кыргызстан, Индия, Китай) (32, 33). Образцы *Ae. tauschii* (CIMMYT Germaplasm Bank) относились к подвидам ssp. *tauschii*, var. typica (92 линии), ssp. *strangulate* (11 линий). Всего было изучено 126 линий ярового и озимого типа развития.

В 2016 году 60 синтетических линий ярового типа высевали по одному рядку длиной 1 м, через каждые пять номеров поочередно размещали стандарты — № 1 сорт Памяти Азиева (среднеранний) и № 2 сорт Серебристая (среднепоздний). Норма высева — 25-30 зерен на погонный метр. После уборки в лабораторных условиях проводили структурный анализ элементов продуктивности. Для анализа развития корневой системы выкапывали по 10 растений каждой линии и стандартов с глубины 25 см, корневую систему отмывали и сканировали (Epson Expression 11000XL, «Epson America, Inc.», США). В 2017 году изучали 47 линий ярового типа развития. Каждую высевали на площади 1,4 м^2. Норма высева — 25 г зерен на делянку. Через каждые 10 номеров поочередно размещались среднеранний и среднепоздний стандарты № 1 и № 2 (сорта соответственно Памяти Азиева и Серебристая). Ширина междурядий — 15 см. Повторность 4-кратная, размещение делянок в опыте рендомизированное. Для анализа корневой системы выкапывали по 5 растений каждой линии и стандартов с глубины 25 см в 4-кратной повторности, корневую систему отмывали и сканировали, как описано выше.

Для обработки данных о состоянии корневой системы использовали пакет программ WinRhizo-2016 («Regent Instruments, Inc.», Канада). Оценивали следующие показатели: биомасса корней, число зародышевых корней, ширина, длина, суммарная длина, площадь корней, средний диаметр корневой системы, объем корней, число кончиков корней, число разветвлений, число корневых перекрестков, фрактальная разность.

Статистическая обработка экспериментальных данных включала определение средних (*M*), стандартных ошибок средних (±SEM), вариационный и корреляционный анализ. Сравнение синтетических линий и стандартов проводили с помощью дисперсионного анализа, достоверность различий оценивали по наименьшей существенной разности на уровне значимости 5 % ($НСР_{0,05}$). Для определения взаимосвязи между изучаемыми признаками рассчитывали коэффициенты корреляции *r*. Для оценки значимости коэффициента корреляции использовали табличные значения *r* при уровнях значимости $p = 0,05$ и $p = 0,01$.Достоверными считали коэффициенты корреляции при $p < 0,05$. Показатели рассчитывали согласно описанию (34) с использованием пакета прикладных статистических программ Microsoft Excel и программы SPSS (PASW) Statistics 20.0 («IBM», США).

Результаты. Погодные условия вегетационного периода 2016 года характеризовались повышенными температурами и отсутствием осадков до посева пшеницы, что привело к острой ранневесенней засухе. Так, в мае 2016 года выпало всего 5 мм осадков, что на 81 % меньше среднемноголетнего значения (26 мм). В первой половине июня тоже проявился большой недобор осадков. В фазу кущения отмечали общую угнетенность растений и снижение ростовых процессов. В июле преобладала умеренно теплая дождливая погода, благоприятная для развития растений. В августе погода была сухой и теплой. Максимальная температура воздуха в некоторые дни в июне, июле и августе достигала 32-35 °С. В 2017 году наблюдалась типичная для южной лесостепи Западной Сибири раннелетняя засу-

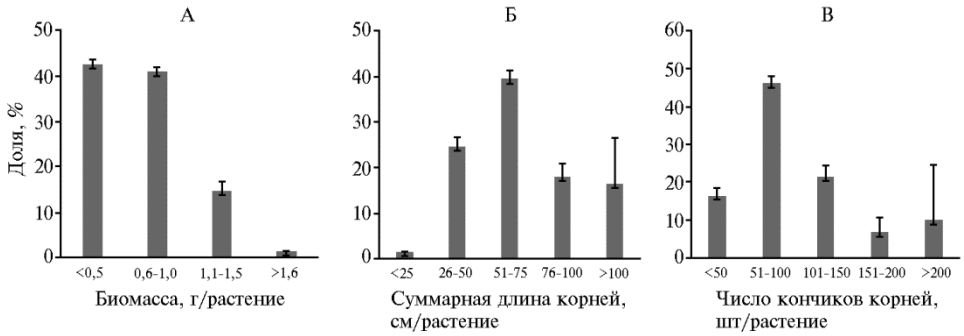
ха. Со II декады июня, на протяжении 3 нед в критические периоды вегетации (выход в трубку и формирование генеративных органов) растения испытывали большой стресс от атмосферной и почвенной засухи. Гидротермический коэффициент в этот период составил 0,53, что характеризует погодные условия как очень засушливые. Во II и III декадах июля условия для роста и развития растений были благоприятными по влагообеспеченности. В августе установилась сухая теплая погода. Среднесуточные температуры воздуха за вегетационный период незначительно превышали среднемноголетние показатели.

Значительный полиморфизм по основным параметрам корневой системы отмечали у линий, полученных с участием разных образцов *Ae. tauschii* (табл. 1, рис.). Как известно, геном D *Ae. tauschii* имеет большую генетическую вариабельность по сравнению с геномом мягкой пшеницей.

1. Параметры корневой системы у изученных синтетических линий пшеницы (в среднем по гибридной комбинации, г. Омск, 2016 год, мелкоделяночный опыт)

№ образца *Ae.sq.*, форма	*n*	В расчете на 1 растение							
		А.	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З
Сорт твердой пшеницы Aisberg									
511	5	4	41,2	10,6	0,23	0,88	52	115	0,35
369	8	4	86,2	19,9	0,39	0,80	128	315	0,82
Сорт твердой пшеницы Leuc 84693									
409	1	4	51,1	11,3	0,21	0,78	39	85	0,38
Сорт твердой пшеницы Ukr-Od 952.92									
1031	3	5	73,9	16,6	0,32	0,83	98	233	0,75
Сорт твердой пшеницы Ukr-Od 1530.94									
310	3	5	66,2	13,6	0,24	0,73	89	160	0,56
392	3	4	52,8	11,5	0,21	0,75	69	142	0,40
458	3	4	78,1	16,9	0,31	0,78	114	221	0,85
629	3	4	141,1	25,3	0,38	0,62	235	356	0,87
1027	11	4	63,0	14,7	0,29	0,85	85	199	0,71
Сорт твердой пшеницы Pandur									
223	1	5	128,4	25,6	0,42	0,63	217	398	1,41
409	1	5	79,4	17,3	0,31	0,72	125	247	0,98
Сорт твердой пшеницы Langdon									
Формы из Японии	15	4	67,7	15,9	0,32	0,82	83	196	0,69
Синтетическая линия Aisberg/*Ae. sq.*(369)//Demir									
	1	6	128,2	28,4	0,52	0,73	151	329	1,06
Сорт Памяти Азиева (среднеранний стандарт)									
	1	4	50,9	13,9	0,33	0,97	73	155	0,63
Сорт Серебристая (среднепоздний стандарт)									
	1	6	54,6	14,5	0,32	0,93	53	133	0,57
Размах варьирования		3-6	15,3-213,2	5,1-35,9	0,15-0,67	0,56-1,36	28,5-366,8	37,5-624,4	0,19-1,85
$НСР_{05}$		0,22	2,56	0,58	0,01	0,03	3,78	10,1	0,10

Примечание. *n* — число линий в гибридной комбинации ярового типа развития. А — число зародышевых корней, шт., Б — суммарная длина корней, см; В — площадь корней, см^2; Г — объем корней, см^3; Д — средний диаметр корней, мм; Е — число кончиков корней, шт.; Ж — число разветвлений корней, шт.; З — биомасса корней, г.



Распределение 47 изученных синтетических линий пшеницы по величине биомассы корней (А)**, суммарной длине корней** (Б) **и числу кончиков корней** (В) (г. Омск, 2016 год, мелкоделяночный опыт; вертикальные отрезки указывают стандартную ошибку средней).

Масса корней у некоторых синтетиков достоверно ($p < 0,05$) превысила аналогичный показатель у стандартов на 0,4-0,9 г, а по суммарной длине корней превышение составило 55-92 см (табл. 1). Увеличение массы корней не всегда способствует повышению их водопоглотительной способности, поэтому основной вклад в продуктивность растений вносит суммарное число корней (12, 15).

В комбинациях Aisberg/*Ae.sq.*(369), Ukr-Od 952.92/*Ae.sq.*(1031), Ukr-Od 1530.94 92/*Ae.sq.*(458), Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(629), Ukr-Od 1530.94 92/*Ae.sq.*(1027) выявлены репрезентативные различия между синтетическими линиями и стандартами по следующим показателям: суммарная длина корней — 73,9-141,1 см, площадь корней — 16,6-25,3 см^2, число кончиков корней — 98-235 шт., биомасса корней — 0,75-0,87 г. В целом синтетики отличались от стандартов меньшим диаметром корней (0,62-0,88 мм), что позволяло им извлекать влагу из более глубоких слоев почвы. D. Eissenstat (35) отмечает, что меньший диаметр корневой системы способствует уменьшению затрат питательных веществ на образование корней и увеличению их площади. Формирование зародышевых корешков влияет на продуктивность сортов в засушливых условиях и зависит от экологического происхождения сорта. Первичная корневая система оказывает сильное влияние на рост и развитие растений в начальные этапы онтогенеза, помогая легче переносить раннелетнюю засуху (18, 19, 36).

Сравнение числа зародышевых корней у изученных линий синтетиков, созданных с участием различных образцов эгилопсов, показало, что 5-6-корешковые образцы характерны в основном для линий, полученных на основе форм эгилопса из Ирана — *Ae.sq.*(223) и *Ae.sq.*(310) из провинции Джилан и *Ae.sq.*(1031) из провинция Занжан, а также формы из Дагестана *Ae.sq.*(409). Развитие первичной корневой системы оказалось средне изменчивым признаком (Cv = 16,5 %). В пределах каждой гибридной комбинации наблюдалось существенное варьирование признака (от 3 до 6 корешков), что свидетельствует о возможности отбора.

2. Параметры корневой системы у лучших по продуктивности колоса синтетических линий пшеницы (в среднем по гибридной комбинации, г. Омск, среднее за 2016-2017 годы, мелкоделяночный опыт)

№	Сорт, линия	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З
18	Aisberg/*Ae.sq.*(369)	1,35^{a}	4,3	10,0^{ab}	109,3^{ab}	28,8^{ab}	384	768^{ab}	0,38
28	Aisberg/*Ae.sq.*(369)	1,40^{a}	3,3	11,3^{ab}	124,1^{ab}	32,3^{ab}	401	817^{ab}	0,71^{ab}
32	Aisberg/*Ae.sq.*(369)	1,39^{a}	3,2	12,1^{ab}	164,7^{ab}	41,9^{ab}	648^{ab}	1243^{ab}	0,71^{ab}
36	Aisberg/*Ae.sq.*(369)//Demir	1,52^{ab}	5,0^{ab}	11,6^{ab}	144,7^{ab}	35,3^{ab}	420	811^{ab}	0,79^{ab}
37	Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310)	1,48^{ab}	5,5^{ab}	11,7^{ab}	151,2^{ab}	31,3^{ab}	579^{ab}	929^{ab}	0,69^{ab}
38	Aisberg/*Ae.sq.*(369)	1,30^{a}	3,6	11,2^{ab}	152,8^{ab}	40,2^{ab}	547^{ab}	1154^{ab}	0,59
59	Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(1027)	1,43^{ab}	4,1	11,2^{ab}	147,0^{ab}	38,9^{ab}	552^{ab}	1115^{ab}	0,66
61	Pandur/*Ae.sq.*(409)	1,49^{ab}	4,2	9,8	109,5^{a}	29,0^{ab}	701^{ab}	678	0,72^{ab}
Памяти Азиева (среднеранний стандарт)		1,21	4,3	9,2	93,4	19,4	380	601	0,46
Серебристая (среднепоздний стандарт)		1,34	4,6	9,6	105,2	23,2	378	676	0,45
$НСР_{0,05}$		0,09	0,18	0,24	11,5	2,2	43,4	102,9	0,23

Примечание. А — масса зерна главного колоса, г; Б — число зародышевых корней, шт.; В — длина наибольшего корня, см; Г — суммарная длина корней, см; Д — площадь корней, см^2; Е — число кончиков корней, шт.; Ж — число разветвлений корней, шт.; З — биомасса корней, г. Неодинаковыми латинскими буквами отмечены достоверные различия между линиями и стандартами (тест $НСР_{0,05}$, $P < 0,05$).

Масса зерна с главного колоса — важнейший признак в оценке засухоустойчивости сортов (табл. 2). При изучении этого признака мы получили результаты, которые согласуются с данными других исследователей (18, 37). В неблагоприятный по влагообеспеченности в начальный период развития растений 2016 год и в условиях раннелетней засухи 2017 года лучшие синтетические формы имели преимущество по продуктивности главного колоса перед сортами классической селекции за счет формиро-

вания мощной корневой системы, проникающей в более глубокие слои почвы (10,0-12,1 см), большей суммарной длины (109,3-164,7 см), большего числа кончиков (384-701 шт.) и разветвлений (678-1243 шт.), большей площади (28,8-41,9 см^2) и биомассы корней (0,59-0,79). По признаку биомассы корней (0,69-0,79 г) выделились следующие синтетики: №№ 28, 32 — Aisberg/*Ae.sq.*(369); № 36 — Aisberg/*Ae.sq.*(369)//Demir; № 37 — Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310) и № 61 Pandur / *Ae.sq.*(409).

По длине наибольшего корня достоверно превосходили стандарты все линии, за исключением № 61 Pandur/*Ae.sq.*(409). Линии с 5-6 зародышевыми корнями, как правило, характеризовались и большей суммарной длиной корней, повышенной продуктивностью колоса и крупностью зерна. Так, № 36 Aisberg/*Ae.sq.*(369)//Demir и №37 Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310) показали в среднем за 2 года исследований длину корней 145-150 см, продуктивность колоса 1,5 г и массу 1000 зерен 44,1-45,8 г.

Наиболее продуктивные синтетики № 32 Aisberg/*Ae.sq.*(369) и № 61 Pandur/*Ae.sq.*(409), у которых в 2017 году величина урожайности составила 426-436 г/м^2, имели достоверно высокие показатели площади, числа кончиков и биомассы корней. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что достаточно одного-двух беккроссов синтетических гексаплоидов с лучшими коммерческими сортами пшеницы для выделения синтетических беккроссных линий с ценными интрогрессиями по компонентам продуктивности растений от *Ae. tauschii.*

Например, у линии № 36, полученной при скрещивании синтетической линии Aisberg/*Ae.sq.*(369) с сортом турецкой селекции Demir, прослеживается заметное улучшение основных агрономических показателей (продуктивность колоса достигала 1,52 г).

Мы рассчитали коэффициенты корреляции между основными количественными признаками растений и параметрами корневой системы синтетических линий пшеницы (табл. 3).

3. Коэффициенты корреляции (*r*) между показателями развития корневой системы и некоторыми количественными признаками продуктивности у 47 изученных синтетических линий пшеницы (г. Омск, среднее за 2016-2017 годы, мелкоделяночный опыт)

Признак	ЧЗКор	БК	ДНК	СДК	ПК	ОК	ЧКК	ЧРК
ЧЗКор		0,12	0,28	0,34*	0,37*	0,37*	0,42**	0,41**
БК	0,12		0,26	0,26	0,31*	0,34*	0,10	0,17
ДНК	0,28	0,26		0,88**	0,81**	0,71**	0,79**	0,79**
СДК	0,34*	0,26	0,88**		0,97**	0,89**	0,95**	0,97**
ПК	0,37*	0,31*	0,81**	0,97**		0,97**	0,93**	0,97**
ОК	0,37*	0,34*	0,71**	0,89**	0,97**		0,87**	0,92**
ЧКК	0,42**	0,10	0,79**	0,95**	0,93**	0,87**		0,98**
ЧРК	0,41**	0,17	0,79**	0,97**	0,97**	0,92**	0,98**	
ВР	0,37*	0,18	0,56**	0,66**	0,67**	0,64**	0,68**	0,66**
ПрК	0,35*	0,24	–0,28	–0,34*	–0,31*	–0,28	–0,39**	–0,36*
ЧЗКол	0,18	0,33*	0,46**	0,55**	0,55**	0,51**	0,50**	0,52**
МЗКол	0,32*	0,22	0,62**	0,73**	0,71**	0,66**	0,74**	0,72**
МЗР	0,36*	0,28	0,47**	0,56**	0,55**	0,52**	0,57**	0,56**
М1000З	0,38*	0,11	0,58**	0,67**	0,63**	0,57**	0,75**	0,69**

Примечание. ЧЗКор — число зародышевых корней, БК — биомасса корней, ДНК — длина наибольшего корня, СДК — суммарная длина корней, ПК — площадь корней, ОК — объем корней, ЧК — число кончиков корней, ЧР — число разветвлений корней; ВР — высота растений, ПрК — продуктивная кустистость, ЧЗКол — число зерен в колосе, МЗКол —масса зерна с колоса, МЗР — масса зерна с растения, М1000З — масса 1000 зерен.

*, ** Критическое значение *r* равно соответственно 0,30 и 0,39.

M. Reynolds с коллегами показали (15), что увеличение биомассы корней не влияет на улучшение влагообеспеченности растений в условиях водного дефицита. Мы обнаружили слабую положительную связь основных элементов продуктивности колоса с числом зародышевых корешков и

биомассой корней (*r* варьирует от 0,18 до 0,38), исходя из чего можно предположить, что основным механизмом адаптации синтетических линий к засухе в условиях Западной Сибири служит усиленный рост корней в длину, что позволяет растениям извлекать влагу из глубоких слоев почвы.

Для длины наибольшего корня и суммарной длины корней мы выявили среднюю положительную связь с основными элементами продуктивности (*r* = 0,47-0,73). Эти данные соответствуют опубликованным ранее результатам зарубежных исследователей (38-40).

Для синтетических линий пшеницы было характерно формирование большей суммарной длины и большего числа разветвлений корней. В условиях раннелетней засухи 2017 года наиболее продуктивные линии № 32 Aisberg/*Ae.sq.*(369) и № 61 Pandur/*Ae.sq.*(409) проявляли более выраженную адаптацию к засухе за счет максимальной суммарной длины корней (232-239 см), а у линии № 38 Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310) была самая развитая корневая система (диаметр 5,6 см) на глубине 18-20 см.

Высота растений имела коэффициенты корреляции выше среднего значения для следующих признаков: длина корней — *r* = 0,56-0,66; площадь и объем корней, число кончиков и разветвлений корней — *r* = 0,64-0,68. Выявленная положительная сопряженность свидетельствует о том, что высота растений может служить маркерным признаком при отборе растений с хорошими показателями формирования корневой системы и, следовательно, более засухоустойчивых в условиях Западной Сибири. Отметим, что противоположные результаты получены в США при изучении вклада корневой системы в засухоустойчивость яровой пшеницы (41).

Длина наибольшего корня и суммарная длина корней слабо коррелировали с биомассой (*r* = 0,26), поскольку между диаметром корней и их длиной обнаружилась обратная связь (*r* = –0,39), что позволяет корням с меньшим диаметром проникать в почву на большую глубину. Непродуктивно большой отток ассимилятов на формирование чрезмерной биомассы корней может повлечь за собой снижение продуктивности растений и урожайности зерна с единицы площади. Согласно работе B. Ehdaie с соавт. (42), формирование большей площади корней за счет распространения боковых корней в горизонтальном направлении увеличивает поглотительную способность корневой системы, что благоприятно сказывается на продуктивности растений.

V. Nazem и A. Arzani (43) при изучении морфологических признаков синтетических гексаплоидов отмечали менее интенсивную окраску листьев — от светлой до серо-зеленой с хорошо развитым восковым налетом, что также способствует оптимальной устьичной регуляции за счет меньшего нагревания листовой поверхности и сокращения расхода влаги на транспирацию. Можно предположить, что архитектоника корневой системы, в частности формирование большего числа кончиков и разветвлений, а также максимальное развитие в длину главных корней меньшего диаметра поддерживают положительный водный статус синтетических линий в условиях водного дефицита. Полученные нами результаты свидетельствуют о взаимосвязи элементов продуктивности с параметрами корневой системы, что может повысить эффективность отбора и указывает на перспективность использования синтетических линий пшеницы в селекции на засухоустойчивость.

Итак, в комбинациях Aisberg/*Ae.sq.*(369), Ukr-Od 952.92/*Ae.sq.*(1031), Ukr-Od 1530.94 92/*Ae.sq.*(458), Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(629), Ukr-Od 1530.94 92/*Ae.sq.*(1027) отмечен значительный полиморфизм по особенностям развития корневой системы, что позволяет вести отбор исходного материала

для селекции на засухоустойчивость. Стандартные сорта яровой мягкой пшеницы по сравнению с лучшими линиями синтетиков имели меньшую биомассу корней и более низкие основные показатели биометрические показатели корневой системы. Выявлена положительная сопряженность между развитием корневой системы и высотой растений, следовательно, высота растения может быть маркерным признаком при отборе генотипов с эффективной корневой системой. Линии №№ 18, 28, 32, 38 Aisberg/*Ae.sq.*(369), № 37 Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310), № 59 Ukr-Od 30.94/*Ae.sq.*(1027), № 61 Pandur/*Ae.sq.*(409) и № 36 Aisberg/*Ae.sq.*(369)//Demir, выделившиеся по элементам продуктивности колоса и параметрам корневой системы, целесообразно использовать в качестве исходного материала для включения в селекционные программы по повышению засухоустойчивости сортов пшеницы в разных регионах России.

[1]ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина,
644008 Россия, г. Омск, Институтская площадь, 1,
e-mail: vp.shamanin@omgau.org ✉; iv.pototskaya@omgau.org, sergeyschepelew@mail.ru, ve.pozherukova@omgau.org;
[2]International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT),
P.K. 39 Emek, 06511, Ankara, Turkey,
e-mail: a.morgounov@CGIAR.ORG

Поступила в редакцию 29 января 2018 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2018, V. 53, № 3, pp. 587-597

ROOT HABITUS AND PLANT PRODUCTIVITY OF SPRING BREAD WHEAT SYNTHETIC LINES IN WESTERN SIBERIA, AS CONNECTED WITH BREEDING FOR DROUGHT TOLERANCE

V.P. Shamanin[1], I.V. Pototskaya[1], S.S. Shepelev[1], V.E. Pozherukova[1], A.I. Morgounov[2]

[1]Stolypin Omsk State Agrarian University, 1, Institutskaya pl., Omsk, 644008 Russia, e-mail: vp.shamanin@omgau.org (✉ corresponding author), iv.pototskaya@omgau.org, sergeyschepelew@mail.ru, ve.pozherukova@omgau.org;
[2]International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), P.K. 39 Emek, 06511, Ankara, Turkey, e-mail a.morgounov@CGIAR.ORG
ORCID:
Shamanin V.P. orcid.org/0000-0003-4767-9957
Pototskaya I.V. orcid.org/0000-0003-3574-2875
Shepelev S.S. orcid.org/0000-0002-4282-8725
Pozherukova V.E. orcid.org/0000-0001-8429-2167
Morgounov A.I. orcid.org/0000-0001-7082-5655
The authors declare no conflict of interests
Acknowledgements:
Supported financially by Russian Science Foundation (project No. 16-16-10005)
Received January 29, 2018
doi: 10.15389/agrobiology.2018.3.587eng

Abstract

In Western Siberia, drought appears during the initial period of plant vegetation, and dryness in June and early July is increasing, as evidenced by the hydrothermal coefficients. Improvement of drought tolerance of wheat varieties is a breeding priority for ensuring crop stability over the years of warming and increasing frequency of dry years. This paper is the first our report of wide surveyed concerning the assessment of phenotypic differences in the main parameters of the root system between hexaploid synthetic wheat lines and their advantage over standard varieties due to the formation of the powerful root system penetrating into deep layers of the soil. The synthetic lines we studied in 2016-2017 in Western Siberia, were created in CIMMYT by crossing of durum wheat (*Triticum durum* Desf., genome AB) varieties Aisberg, Leucurum 84693, Ukr-Od 952.92, Ukr-Od 1530.94 (Odessa, Ukraine) and Pandur (Romania) with different entries of *Aegilops tauschii* Coss. (synonym *Ae. squarrosa,* genome D) from Caspian basin. Also, 15 synthetic wheat lines derived from Kyoto University (Japan) were also involved in studying. In total, we examines 126 lines of spring and winter types. Our screening revealed high variability of genotypes on the main parameters of root habitus in hybrid combinations with involving of different forms of the goat grass. The lines derived from hybrid combinations Aisberg/*Ae.sq.*(369), Ukr-Od 952.92/*Ae.sq.*(1031), Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(458) and Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(629) had high parameters of the root system development, i.e. the total root length was 73.9-141.1 cm, the root area was 16.6-25.3 cm^2, the number of root tips was 98-235, the root weight was 0.75-0.87 g. The lines with 5-6 germinal roots were mainly

derived from the crosses when goat grass entries *Ae.sq.*(223) and *Ae.sq.*(310) of Gilan province, *Ae.sq.*(1031) of Zanjan province (Iran), and also *Ae.sq.*(409) from Dagestan (Russia) were the progenitors. The correlation coefficients between the main quantitative traits of plant productivity and the root system parameters calculated for the synthetic wheat lines showed that the plant height can be a marker for selecting genotypes with better parameters of root system, and therefore more drought-tolerant in Western Siberia. Synthetic lines No.No. 18, 28, 32, 38 of Aisberg/*Ae.sq.*(369), No. 37 of Ukr-Od 1530.94/*Ae.sq.*(310), No. 59 of Ukr-Od 30.94/*Ae.sq.*(1027), No. 61 of Pandur/*Ae.sq.*(409), and No. 36 of Aisberg/*Ae.sq.*(369)//Demir, selected for the elements of the spike productivity and a better root development may be involved in breeding for drought tolerance under conditions of Western Siberia.

Keywords: *Triticum durum* Desf., Aisberg, Leucurum 84693, Ukr-Od 952.92, Ukr-Od 1530.94, Pandur, *Aegilops tauschii* Coss., synthetic wheat, lines, parameters of the root system, drought tolerance.

REFERENCES

1. Likhenko I.E. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi na*uki, 2008, 1: 25-30 (in Russ.).
2. Shamanin V.P., Morgunov A.I., Petukhovskii S.L., Trushchenko A.Yu., Pototskaya I.V., Krasnova Yu.S., Karakoz I.I., Pushkarev D.V. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2014, 1. Accessed http://www.science-education.ru. No date (in Russ.).
3. Koval' S.F., Shamanin V.P., Koval' V.S. *Strategiya i taktika otbora v selektsii rastenii* [Strategy and tactics of selection in plant breeding]. Omsk. 2010 (in Russ.).
4. Shamanin V.P., Trushchenko A.Yu., Pinkal' A.V., Pushkarev V.D., Pototskaya I.V., Morgunov A.I. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2016, 3(40): 57-64 (in Russ.).
5. Trethowan R.M., Mujeeb-Kazi A., Novel germplasm resources for improving environmental stress tolerance of hexaploid wheat. *Crop Sci.*, 2008, 48(4): 1255-1265 (doi: 10.2135/cropsci2007.08.0477).
6. Kalia B., Wilson D.L., Bowden R.L., Singh R.P., Gill B.S. Adult plant resistance to *Puccinia triticina* in a geographically diverse collection of *Aegilops tauschii*. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2017, 64(5): 913-926 (doi: 10.1007/s10722-016-0411-2).
7. Iganaki M., Humeid B., Tawkaz S., Amri A. Some constraints on interspesific crossing of durum wheat with *Aegilops tauschii* screened under water-deficit stress. *Journal of Plant Breeding and Genetics*, 2014, 2(1): 7-14.
8. Manschadi A.M., Christopher J., de Voil P., Hammer G.L. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Funct. Plant Biol.*, 2006, 33: 823-837 (doi: 10.1071/FP06055).
9. Van Ginkel M., Ogbonnaya F. Novel genetic diversity from synthetic wheats in breeding cultivars for changing production conditions. *Field Crops Research*, 2007, 104(1-3): 86-94 (doi: 10.1016/j.fcr.2007.02.005).
10. Morguonov A., Abigalieva A., Akan K., Akin B., Baenziger S., Bhatta M., Dababat A.A., Demir L., Dutbayev Y., Bouhssini M.El., Erginbas-Orakci G., Kishii M., Keser M., Koç E., Kurespek A., Mujeeb-Kazi A., Yorgancilar A., Özdemir F., Özturk I., Payne T., Qadimaliyeva G., Shamanin V., Subasi K., Suleymanova G. High-yielding winter synthetic hexaploid wheats resistant to multiple diseases and pests. *Plant Genetic Resources*, 2018, 16(3): 273-278 (doi: 10.1017/S147926211700017X).
11. Li J., Wan H.S., Yang W.Y. Synthetic hexaploid wheat enhances variation and adaptive evolution of bread wheat in breeding processes. *J. Syst. Evol.*, 2014, 52: 735-742 (doi: 10.1111/jse.12110).
12. Lopes M.S., Reynolds M.P. Patitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Funct. Plant Biol.*, 2010, 37: 147-156 (doi: 10.1071/FP09121).
13. Becker S.R., Byrne P.F., Reid S.D., Bauerle W.L., McKay J.K., Haley S.D. Root traits contributing to drought tolerance of synthetic hexaploid wheat in a greenhouse study. *Euphytica*, 2016, 207(1): 213-224 (doi: 10.1007/s10681-015-1574-1).
14. Rana R.M., Bilal M., Rehman S.U., Iqbal F., Shah M.K.N. Synthetic wheat: a new hope for the hungry world. *Asian J. Agri. Biol.*, 2013, 1(2): 91-94.
15. Reynolds M., Dreccer F., Trethowan R. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *J. Exp. Bot.*, 2007, 58(2): 177-186 (doi: 10.1093/jxb/erl250).
16. Sohail Q., Inoue T., Tanaka H., Eltayeb A.E., Matsuoka Y., Tsujimoto H. Applicability of *Aegilops tauschii* drought tolerance traits to breeding of hexaploid wheat. *Breeding Science*, 2011, 61(4): 347-357 (doi: 10.1270/jsbbs.61.347).
17. Pinto R.S., Reynolds M.P. Common genetic basis for canopy temperature depression under heat and drought stress associated with optimized root distribution in bread wheat. *Teor. Appl. Genet.*, 2015, 128(4): 575-585 (doi: 10.1007/s00122-015-2453-9).
18. Lepekhov S.B. *Nekotorye printsipy selektsii yarovoi myagkoi pshenitsy na zasukhoustoichivost' i urozhainost' v Altaiskom krae* [Some aspects of spring wheat beeding for drought resistance and productivity in Altai Krai]. Barnaul, 2015 (in Russ.).
19. Zhukov V.I., Romanovskaya R.N., Kuz'mina A.N., Sokolova I.V. *Diagnostika zasukhoustoichivosti yarovoi pshenitsy po chislu zarodyshevykh kornei* [Numer of embryonic roots as a criterion of

spring wheat resistance to drought]. Novosibirsk, 1987 (in Russ.).
20. Christopher J., Christopher M., Jennings R., Jones S., Fletcher S., Borrell A., Manschadi A.M.. Jordan D., Mace E., Hammer G. QTL for root angle and number in a population developed from bread wheat (*Triticum aestivum*) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theor. Appl. Genet.*, 2013, 126(6): 1563-1574 (doi: 10.1007/s00122-013-2074-0).
21. Shirazi M.U., Gyamfi J.A., Ram T., Bachiri H. Selection of some suitable drought tolerant wheat genotypes using carbon isotopes discrimination (CID) technique. *Pak. J. Bot.*, 2010, 42(5): 3639-3644.
22. Goncharova E.A., Chesnokov Yu.V., Sitnikov M.N. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2013, 3: 10-17 (in Russ.).
23. Chesnokov Yu.V., Goncharova E.A., Sitnikov M.N., Kocherina N.V., Lovasser U., Berner A. *Fiziologiya rastenii*, 2014, 61(6): 855-863 (in Russ.).
24. Krupnov V.A. Drought and wheat breeding: system approach. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [*Agricultural Biology*], 2011, 1: 12-24.
25. Tsygankov V.I. Otsenka zharostoikosti i zasukhoustoichivosti yarovoi pshenitsy na fone selektsionnogo protsessa v znoino-zasushlivykh usloviyakh Zapadnogo Kazakhstana. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2011, 31(1): 18-22.
26. Shaposhnikov A.I., Morgunov A.I., Akin B., Makarova N.M., Belimov A.A., Tikhono-vich I.A. Comparative characteristics of root systems and root exudation of synthetic, landrace and modern wheat varieties. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [*Agricultural Biology*], 2016, 51(1): 68-78 (doi: 10.15389/agrobiology.2016.1.68rus).
27. Dvorak J., Luo M.-C., Yng Z.-L., Zhang H.-B. The structure of the *Aegilops tauschii* gene-pool and the evolution of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 1998, 97(4): 657-670 (doi: 10.1007/s001220050942).
28. Dudnikov A.J. Multivariate analysis of genetic variation in *Aegilops tauschii* from the world germaplasm collection. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2000, 47(2): 185-190 (doi: 10.1023/A:1008722919064).
29. Eldarov M., Aminov N., van Slageren M. Distribution and ecological diversity of *Aegilops* L. in the Greater and Lesser Caucasus Regions of Azerbaijan. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2015, 62(2): 265-273 (doi: 10.1007/s10722-014-0151-0).
30. Saedi H., Tabatabaei B.E.S., Rahimmalek M., Talebi-Badaf M.R., Rahiminejad M. Genetic diversity and gene-pool subdivisions of diploid D-genome *Aegilops tauschii* Coss. (*Poaceae*) in Iran as revealed by AFLP. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2008, 55(8): 1231-1238 (doi: 10.1007/s10722-008-9323-0).
31. Aghaei M.J., Mazafari J., Taleei A.R., Naghavi M.R., Omidi M. Distribution and diversity of *Aegilops tauschii* in Iran. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2008, 55: 341-349 (doi: 10.1007/s10722-007-9239-0).
32. Nasuda S. Durum wheat as a candidate for the unknown female progenitor of bread wheat: an emporocal study with a highly fertile F_1 hybrid with *Aegilops tauschii* Coss. *Theor. Appl. Genet.*, 2004, 109(8): 1710-1717 (doi: 10.1007/s00122-004-1806-6).
33. Matsuoka Y., Takumi S., Kawahara T. Natural variation for fertile triploid F_1 hybrid formation in allohexaploid wheat speciation. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 115(4): 509-518 (doi: 10.1007/s00122-007-0584-3).
34. Dospekhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovanii)* [Methods of field trials]. Moscow, 1985 (in Russ.).
35. Eissenstat D.M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *J. Plant Nutr.*, 1992, 15(6-7): 763-782 (doi: 10.1080/01904169209364361).
36. Sereda S.G., Sedlovskii A.I., Morgunov A.I., Sereda G.A. *Biotekhnologiya. Teoriya i praktika*, 2007, 2: 67-71 (in Russ.).
37. Grabovets A.I., Fomenko M.A. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2014, 5(49): 16-19 (in Russ.).
38. Sayar R., Khemira H., Kharrat M. Inheritance of deeper root length and grain yield in half-diallel durum wheat (*Triticum durum*) crosses. *Ann. Appl. Biol.*, 2007, 151(2): 213-220 (doi: 10.1111/j.1744-7348.2007.00168.x).
39. Trethowan R.M., Mujeeb-Kazi A. Novel germplasm resources for improving environmental stress tolerance of hexaploid wheat. *Crop Sci.*, 2008, 48(4): 1255-1265 (doi: 10.2135/cropsci2007.08.0477).
40. Lopes M.S., Reynolds M.P. Drought adaptive traits and wide adaptation in elite lines derived from resynthesized hexapliod wheat. *Crop Sci.*, 2011, 51(4): 1617-1626 (doi: 10.2135/cropsci2010.07.0445).
41. Narayanan S., Mohan A., Gill K.S., Prasad P.V.V. Variability of root traits in spring wheat germplasm. *PLoS ONE*, 2014, 9(6): e100317 (doi: 10.1371/journal.pone.0100317).
42. Ehdae B., Layne A.P., Waines J.G. Root system plasticity to drought influence grain in bread wheat. *Euphytica*. 2012, 186(1): 219-232 (doi: 10.1007/s10681-011-0585-9).
43. Nazem V., Arzani A. Evaluation of morphological traits diversity in synthetic hexaploid wheat. *J. Appl. Environ. Biol. Sci.*, 2013, 3(7): 20-28.