

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Взаимосвязь между генетическим статусом локуса *Vrn-1* и размерами корневой системы у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

О.Г. Смирнова, Т.А. Пшеничникова

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия  
wheatpsh@bionet.nsc.ru

**Аннотация.** Одним из главных способов тонкой настройки адапционного потенциала сортов пшеницы является регулирование сроков цветения с использованием генов локуса *Vrn-1*, определяющего тип и скорость развития. Исследования, связывающие сроки цветения с формированием корневой системы в нормальных и засушливых условиях, единичны. Недавно с использованием интрогрессированных и изогенных линий пшеницы было показано, что локус *Vrn-1* участвует в генетическом контроле длины и массы корней и угла наклона корней в почве как на поливе, так и на засухе. Из трех гомеоаллельных генов – *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* – ген *Vrn-A1* наиболее сильно уменьшал размеры корневой системы у озимого генотипа. Целью нашей работы было определить, влияет ли аллельный состав генов локуса *Vrn-1* на развитие корневой системы у различающихся по срокам цветения семи яровых сортов и двух линий мягкой пшеницы в условиях нормального полива и засухи. Исследования проведены в условиях гидропонной теплицы, засуха создавалась на стадии кущения. Мы показали, что раннецветущие сорта пшеницы с доминантным аллелем *Vrn-A1a* в нормальных условиях полива имеют корни меньшей массы и длины по сравнению с поздноцветущими носителями доминантных гомеоаллелей *Vrn-B1* и *Vrn-D1*. На засухе длина корней уменьшалась незначительно, а вот масса корней достоверно снижалась у всех генотипов, за исключением сорта Диамант 2. Мы предположили, что уровень транскрипционного фактора VRN-1 на момент наступления засухи может оказывать влияние на размер корневой системы. Большой размах изменчивости по массе корней может свидетельствовать об участии, помимо локуса *Vrn-1*, других генных сетей в формировании этого признака. Селекционерам, работающим над созданием скороспелых сортов, следует учитывать возможность уменьшения размеров корневой системы, особенно в засушливых условиях. Значительное увеличение массы корней у линии 821 с интрогрессиями в хромосомы 2A, 2B и 5A от вида *T. timopheevii* указывает на возможность использования сородичей в качестве источника увеличения размера корней у пшеницы. Ключевые слова: мягкая пшеница; корневая система; засуха; *Vrn-1*; сроки цветения.

**Для цитирования:** Смирнова О.Г., Пшеничникова Т.А. Взаимосвязь между генетическим статусом локуса *Vrn-1* и размерами корневой системы у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2021;25(8):805-811. DOI 10.18699/VJ21.093

## The relationship between the genetic status of the *Vrn-1* locus and the size of the root system in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

O.G. Smirnova, T.A. Pshenichnikova

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia  
wheatpsh@bionet.nsc.ru

**Abstract.** One of the main ways to fine-tune the adaptive potential of wheat cultivars is to regulate the timing of flowering using the genes of the *Vrn-1* locus, which determines the type and rate of development. Recently, with the use of introgression and isogenic lines of bread wheat, it was shown that this locus is involved in the genetic control of root length and weight both under irrigation and drought conditions. It turned out that the *VrnA1* gene is associated with a significant decrease in the size of the root system in a winter genotype. The *Vrn-A1* gene had the strongest effect on the reduction of the root system in comparison with the homoeoallelic genes *Vrn-B1* and *Vrn-D1*. The aim of this work was to determine whether the allelic composition of the genes at the *Vrn-1* locus affects the root size in seven spring cultivars and in two lines of bread wheat differing in flowering time under conditions of normal watering and drought. The research was carried out in a hydroponic greenhouse; drought was created at the tillering stage. In this work, we have shown that early flowering wheat cultivars with the dominant *Vrn-A1a* allele have more lightweight and shorter roots under normal watering conditions compared to the late flowering carriers of the dominant homoeoalleles *Vrn-B1* and *Vrn-D1*. In drought conditions, the root length decreased insignificantly, but the weight of the roots significantly decreased in all genotypes, with the exception of Diamant 2. It has been hypothesized that the level of the transcription factor VRN-1 at the onset of drought may affect the size of the root system. The large variability in root weight may indicate the participation, in addition to the *Vrn-1* locus, of other gene networks in the formation of this trait. Breeders

working to develop early maturing varieties should consider the possibility of reducing the root size, especially in arid conditions. A significant increase in the root size of line 821 with introgressions into chromosomes 2A, 2B, and 5A from *T. timopheevii* indicates the possibility of using congeners as a source of increasing the trait in wheat.

Key words: bread wheat; root system; drought; *Vrn-1*; flowering dates.

**For citation:** Smirnova O.G., Pshenichnikova T.A. The relationship between the genetic status of the *Vrn-1* locus and the size of the root system in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(8):805-811. DOI 10.18699/VJ21.093

## Введение

Корни – неотъемлемая часть растительного организма, развитие которой начинается на первых этапах онтогенеза. Архитектура корневой системы определяет прочное укоренение растений, эффективное поглощение питательных веществ и воды из почвы и взаимодействие с биомом почвы. Хорошо развитая неглубокая корневая система способна усваивать влагу даже от небольших дождей, а более длинная корневая система получает доступ к влаге, накопленной в глубоких слоях почвы. Эти свойства корневой системы особенно важны в условиях засух, которые в настоящее время представляют собой наиболее серьезную климатическую угрозу во всем мире (Ahmad et al., 2017; IPCC, 2018). Было показано, что морфологические и функциональные особенности корневой системы связаны с сохранением урожая в условиях засухи (Comas et al., 2013). Накопление и практическое применение генетических знаний о формировании корневой системы сельскохозяйственных культур может привести ко второй Зеленой революции (Den Herder et al., 2010).

У риса и кукурузы идентифицированы и клонированы гены, ответственные за формирование корневой системы (Uga et al., 2013; Kitomi et al., 2018). Исследования по генетическому контролю корневой системы у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) значительно отстают от работ, проводимых на рисе и кукурузе. В настоящее время у мягкой пшеницы с использованием двуродительских картирующих популяций и сортовых панелей ассоциативного картирования локализованы QTL на хромосомах практически всех гомеологических групп, что говорит о сложном генетическом контроле данного признака у пшеницы (Ehdaie et al., 2016; Lui et al., 2019). Усилия исследователей направлены также на поиск генетического разнообразия по размерам корневой системы у родственников мягкой пшеницы (Feng et al., 2018). Показано, что присутствие интрогрессий ржи в генотипах пшеницы приводит к значительному увеличению биомассы корней и повышению урожайности растений в нормальных и засушливых условиях (Ehdaie et al., 2003). Аналогичный эффект обнаружен у линии пшеницы сорта Ravon 76 с интрогрессией от *Agropyron elongatum* в хромосому 7DL (Placido et al., 2013).

Недавно было установлено, что в генетическом контроле длины корней, массы корней и угла наклона корней в почве у пшеницы и ячменя участвует locus *Vrn-1* (Voss-Fels et al., 2018). Доминантные аллели генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, расположенные в хромосомах 5A, 5B и 5D, определяют яровой тип развития пшеницы (McIntosh et al., 2013). Нами впервые выявлена связь между сроками цветения и размерами корневой системы пшеницы в условиях засухи (Pshenichnikova et al., 2020). С использованием моносомных линий сорта Саратовская 29 по

хромосомам 5A, 5B и 5D мы показали, что ген *Vrn-A1* наиболее сильно влияет на уменьшение корневой системы по сравнению с другими доминантными генами локуса *Vrn-1*. В настоящей работе была поставлена задача определить, влияет ли аллельный состав генов локуса *Vrn-1* на развитие корневой системы у разных сортов и линий мягкой пшеницы, различающихся по срокам цветения в условиях нормального полива и засухи.

## Материалы и методы

Исследования были проведены на образцах мягкой пшеницы, не связанных происхождением и различающихся по аллельному составу генов *Vrn-1*. Набор включал яровые сорта Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67), Янецкис Пробат (ЯП), Диамант 2 (Дм2), Мильтурум 553 (М553), Дуванка, китайский сорт Чайниз Спринг (ЧС), линию 821 с интрогрессиями от *T. timopheevii* Tausch. в хромосомы 2A, 2B и 5A сорта С29 (Leonova et al., 2001) и озимую синтетическую гексаплоидную линию пшеницы Синтетик 6х (Син6х) (AABBDD), полученную от скрещивания видов *T. dicoccoides* и *Ae. tauschii* и несущую интрогрессию в хромосоме 5D.

Для выравнивания вегетативного периода в наборе генотипов озимый Син6х яровизировали 60 дней, а позднеспелый сорт ЧС – 30 дней при температуре +2 °С и 12-часовом световом режиме. Растения выращивали в гидропонной теплице Института цитологии и генетики СО РАН (ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений») при 12–14-часовом искусственном освещении 45 000–50 000 лк, ночной температуре 18–20 °С и дневной температуре 24–26 °С. В качестве искусственного грунта использовали керамзит с размером частиц от 5 до 15 мм. Питательным раствором служил раствор Кнопа. Растения размещали в двух одинаковых ваннах размером 500 × 100 × 35 см и объемом около 2 м<sup>3</sup>. Расстояние между растениями составляло 12 см.

Каждый генотип выращивали при двух режимах полива на протяжении трех вегетационных сезонов. До стадии кущения все растения поливали одинаково, по два раза в день. После начала кущения создавались два режима полива. В контрольном варианте сохранялся прежний режим полива до конца сезона. В опытном варианте полив прекращался. Уровень влажности измерялся в обеих ваннах раз в неделю с помощью влагомера. Влажность в контрольном эксперименте составляла 28–30 % на протяжении всего сезона. В условиях засухи влажность постепенно снижалась и в течение месяца устанавливалась на уровне 10–12 %. Эти экспериментальные условия моделируют изменения влажности почвы в полевых условиях при яровом посеве в условиях резко континентального климата Сибири. Для каждого растения фиксировали

дату цветения. Стадия восковой спелости зерна считалась окончанием эксперимента, после чего полив в контрольном варианте прекращали. После высыхания грунта растения с корнями извлекали, надземную часть удаляли. После измерения длины корней их оставляли на воздухе до полного высыхания и взвешивали.

Молекулярный анализ аллельного состояния генов локуса *Vrn-1* у изученных генотипов выполнен А.Б. Щербанем по ранее описанной методике (Shcherban et al., 2012).

Фенотипические данные, полученные в течение трех вегетационных сезонов, объединяли и анализировали однофакторным дисперсионным анализом отдельно для каждого признака и каждого режима полива. Сравнительный анализ между группами генотипов и режимами полива проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Индекс устойчивости к засухе измеряли в процентах и рассчитывали как отношение среднего значения признака на засухе к среднему значению признака на поливе, умноженному на 100. Для изучения взаимосвязи между тремя признаками (дни до цветения, длина корней и вес корней) был проведен корреляционный анализ по Пирсону. Анализы выполнены с помощью статистического пакета STATISTICA 6.

## Результаты

Молекулярный анализ аллельного состава локуса *Vrn-1* у девяти генотипов пшеницы показал присутствие доминантного аллеля *a* в локусе *Vrn-A1* у сортов С29, ЯП, Н67, Дм2 и линии 821 с интрогрессиями от *T. timopheevii*, созданной на основе сорта С29 (табл. 1). Рецессивный аллель *vrn-A1* был обнаружен у сортов М553, Дуванка, ЧС и Синбх. Образцы различались и по аллельному состоянию локуса *Vrn-B1*. Доминантный аллель *Vrn-B1c* был выявлен у сортов С29, ЯП и линии 821, доминантный аллель

*Vrn-B1a* – у сортов Н67, Дм2, М553 и Дуванка, рецессивный аллель *vrn-B1* – у ЧС и Синбх. Все изученные образцы пшеницы, за исключением ЧС, имели рецессивный аллель *vrn-D1*. У сорта ЧС присутствовал доминантный аллель *Vrn-D1a* (см. табл. 1).

В результате анализа аллельного состояния генов *Vrn-1* изученные образцы были разбиты на две группы. В первую группу вошли четыре сорта (С29, Н67, Дм2 и ЯП) и линия 821 – носители доминантного аллеля гена *Vrn-A1a*. Ко второй группе отнесены четыре сорта (М553, Дуванка, ЧС, Синбх) – носители рецессивного аллеля *vrn-A1*. Анализ сроков цветения показал, что растения первой группы цвели на 6 дней раньше на поливе и на 7 дней раньше на засухе, чем растения второй группы ( $t = 3.50$ ;  $p < 0.001$ ). Среди носителей аллеля *Vrn-A1a* при обоих условиях полива раньше зацветали сорта С29 и Н67 (см. табл. 1). Среди носителей рецессивного аллеля *vrn-A1* на поливе наиболее ранним был сорт ЧС, а на засухе – яровизированный Синбх. Среднее значение числа дней до цветения достоверно увеличивалось в условиях засухи у всех изученных генотипов (см. табл. 1). Индекс устойчивости этого признака не обнаружил большого размаха у изученных генотипов, за исключением линии 821 и сорта ЧС, у которых задержка кущения на засухе была наиболее значительной (табл. 2).

У всех образцов был проведен анализ корневой системы, сформированной в условиях нормального полива и засухи. Размах изменчивости по длине корней составил 15 % на поливе и 50 % на засухе, а по массе корней – 400 % на поливе и 500 % на засухе (см. табл. 1).

Самые длинные корни на поливе имели линия 821 (32 см), Синбх (30.2 см) и сорт Дуванка (29.7 см) (см. табл. 1). На несколько сантиметров короче были корни у сортов ЯП, Н67 и ЧС. Самые короткие корни формирова-

**Таблица 1.** Средние значения числа дней до цветения, длины и массы корней у генотипов мягкой пшеницы, различающихся по аллельному составу локуса *Vrn-1*, в условиях полива и засухи

Генотип	Аллельный состав локуса <i>Vrn-1</i>	Число дней до цветения		Длина, см		Масса, г	
		Полив	Засуха	Полив	Засуха	Полив	Засуха
Носители доминантного аллеля <i>Vrn-A1a</i>							
С29	<i>Vrn-A1a, Vrn-B1c, vrn-D1</i>	39.7 <sup>a#</sup>	44.0 <sup>a</sup>	22.1 <sup>a</sup>	20.2 <sup>a</sup>	0.32 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>
ЯП	<i>Vrn-A1a, Vrn-B1c, vrn-D1</i>	43.7 <sup>b</sup>	45.5 <sup>a</sup>	25.8 <sup>b</sup>	24.7 <sup>b</sup>	0.40 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>
Н67	<i>Vrn-A1a, Vrn-B1a, vrn-D1</i>	41.3 <sup>a</sup>	43.6 <sup>a</sup>	25.8 <sup>b</sup>	23.2 <sup>a</sup>	0.30 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>
Дм2	<i>Vrn-A1a, Vrn-B1a, vrn-D1</i>	42.6 <sup>b</sup>	46.6 <sup>b</sup>	21.8 <sup>a</sup>	24.3 <sup>b</sup>	0.23 <sup>a</sup>	0.31 <sup>b</sup>
Линия 821	<i>Vrn-A1a, Vrn-B1c, vrn-D1</i>	42.5 <sup>b</sup>	51.7 <sup>b</sup>	32.0 <sup>b</sup>	30.6 <sup>b</sup>	0.76 <sup>b</sup>	0.24 <sup>a</sup>
Среднее		41.9	46.3 <sup>***</sup>	25.5	24.6	0.40	0.27 <sup>***</sup>
Носители рецессивного аллеля <i>vrn-A1</i>							
М553	<i>vrn-A1, Vrn-B1a, vrn-D1</i>	47.0 <sup>b</sup>	50.6 <sup>b</sup>	28.6 <sup>b</sup>	30.8 <sup>b</sup>	1.18 <sup>b</sup>	0.23 <sup>a</sup>
Дуванка	<i>vrn-A1, Vrn-B1a, vrn-D1</i>	50.8 <sup>c</sup>	51.4 <sup>b</sup>	29.7 <sup>b</sup>	29.5 <sup>b</sup>	0.80 <sup>b</sup>	0.30 <sup>b</sup>
ЧС	<i>vrn-A1, vrn-B1, Vrn-D1a</i>	45.5 <sup>b</sup>	55.8 <sup>c</sup>	27.2 <sup>b</sup>	24.9 <sup>b</sup>	1.09 <sup>b</sup>	0.68 <sup>b</sup>
Синбх	<i>vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1</i>	47.4 <sup>b</sup>	48.9 <sup>b</sup>	30.2 <sup>b</sup>	24.4 <sup>b</sup>	0.83 <sup>b</sup>	0.72 <sup>b</sup>
Среднее		47.7 <sup>***</sup>	51.7 <sup>***</sup>	28.9 <sup>**</sup>	27.4 <sup>**</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.48 <sup>***</sup>

# Средние значения, за которыми следуют разные буквы в столбце, достоверно различаются в соответствии с НСР при  $p = 0.05$  в пределах всего набора генотипов.

Различия между средними значениями признаков в группах носителей разных аллелей гена *Vrn-A1* достоверны при \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

**Таблица 2.** Индексы устойчивости к засухе у генотипов пшеницы с различным аллельным состоянием генов локуса *Vrn1*

Генотип	Индекс устойчивости к засухе, %		
	Число дней до цветения	Длина корней	Масса корней
<i>Vrn-A1a</i>			
C29	111	91	53
ЯП	104	95	63
Н67	106	90	79
Дм2	109	111	135
Линия 821	122	96	32
<i>vrn-A1</i>			
M553	108	108	19
Дуванка	101	99	37
ЧС	123	92	62
Синбх	103	81	87

лись у C29 и Дм2 (около 22 см). Достоверное уменьшение длины корней во время засухи отмечено для Н67 и Синбх, возрастание – у сорта Дм2. У остальных образцов засуха не оказывала существенного влияния на этот признак. Следует отметить, что сорта второй группы (носители рецессивного аллеля *vrn-A1*) имели достоверно более длинные корни как на поливе, так и на засухе по сравнению с сортами-носителями аллеля *Vrn-A1a*. В среднем по всем генотипам длина корней во время засухи незначительно уменьшалась. Индекс устойчивости этого признака не обнаружил большого размаха (см. табл. 2).

Гораздо большая изменчивость наблюдалась для массы корней как в абсолютных значениях, так и по индексу устойчивости к засухе. Средняя масса корней при нормальном поливе у генотипов – носителей доминантного аллеля *Vrn-A1a* была на 0.6 г меньше, чем у носителей рецессивного аллеля. В этих условиях четыре сорта пше-

ницы (C29, ЯП, Н67 и Дм2) из первой группы не отличались достоверно друг от друга по массе корней. Значения составили от 0.23 до 0.40 г (см. табл. 1). В то же время масса корней у относящейся к этой же группе линии 821 оказалась почти в два раза выше, чем у перечисленных сортов. В группе генотипов – носителей рецессивного аллеля *vrn-A1*, самую большую массу корней на поливе (более 1 г) имели сорта M553 (*Vrn-B1a*) и ЧС (*Vrn-D1a*). У сорта Дуванка и Синбх этот показатель был значительно ниже, около 0.8 г, примерно такой же, как и у линии 821 из первой группы.

Сорт Дм2 отличался от других генотипов тем, что у него происходило увеличение массы корней во время засухи. Этот сорт продемонстрировал самый высокий индекс устойчивости признака – 135 % (см. табл. 2). У остальных генотипов во время засухи масса корней уменьшалась. Максимальное снижение, почти в пять раз, наблюдалось у сорта M553 (индекс устойчивости 19 %). Сорт Дуванка, имеющий одинаковый с M553 аллельный состав локуса *Vrn-1*, тоже показал значительное снижение этого признака на засухе (индекс устойчивости 37 %). Такое же существенное уменьшение массы корней отмечено и для линии 821 из первой группы образцов. При сравнении индексов устойчивости среди трех изученных признаков обнаружено, что масса корней наиболее чувствительна к засухе по сравнению с длиной корней и сроками цветения.

Был проведен корреляционный анализ по трем признакам для всего набора генотипов и отдельно для каждой из групп, различающихся по доминантному составу гена *Vrn-A1* (табл. 3). Для всей популяции была обнаружена корреляция между числом дней до цветения и массой корней как во время полива, так и на засухе. Длина корней коррелировала с числом дней до цветения только в условиях засухи во всей изученной популяции и среди носителей доминантного аллеля *Vrn-A1a*. В условиях полива наблюдалась корреляция между массой и длиной корней для всей популяции и для каждой группы генотипов в отдельности. На засухе эта корреляция сохраняется только для генотипов второй группы, имеющих рецессивный аллель *vrn-A1*.

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции между числом дней до цветения, длиной корней и массой корней при нормальном поливе и засухе у девяти генотипов пшеницы, различающихся аллельным состоянием генов локуса *Vrn-1*

Признак	Полив		Засуха	
	Число дней до цветения	Длина корней	Число дней до цветения	Длина корней
Во всей изученной популяции				
Длина корней	0.12	–	0.31**	–
Масса корней	0.36***	0.43***	0.24*	–0.02
Среди носителей доминантного аллеля <i>Vrn-A1a</i>				
Длина корней	–0.12	–	0.49***	–
Масса корней	0.23	0.42**	0.06	0.23
Среди носителей рецессивного аллеля <i>vrn-A1</i>				
Длина корней	–0.06	–	0.00	–
Масса корней	–0.05	0.28*	0.06	0.35*

Примечание. Различия достоверны при \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$  и \*\*\*  $p < 0.001$ .

## Обсуждение

Ранее было установлено участие локуса *Vrn-1* в формировании размеров корневой системы (Voss-Fels et al., 2018). Однако авторы в своем исследовании не использовали генетический материал с доминантным аллелем *Vrn-A1*. Нами было показано, что ген *Vrn-A1*, расположенный в хромосоме 5A, оказывает наиболее сильное влияние на развитие корневой системы по сравнению с генами *Vrn-B1* и *Vrn-D1* (Pshenichnikova et al., 2020). Данный эффект удалось обнаружить благодаря применению набора моносомных линий сорта С29. Следует отметить, что оба этих исследования были выполнены на экспериментальном генетическом материале – замещенных, изогенных или рекомбинантных линиях пшеницы.

В настоящей работе мы оценили зависимость развития корневой системы от аллельного состояния локуса *Vrn-1* у семи яровых сортов мягкой пшеницы, различающихся временем перехода к цветению, и линий с интрогрессиями от тетраплоидного вида *T. timopheevii* и *Ae. tauschii*. Мы также постарались установить, как длина и масса корней у различных сортов связаны с числом дней до цветения в нормальных условиях и в условиях засухи. Образцы были разделены на две группы. В первую группу вошли носители доминантного аллеля *Vrn-A1a*, во вторую – рецессивного аллеля *vrn-A1*. При этом восемь из девяти изученных генотипов несли доминантные аллели других генов локуса *Vrn-1*.

Мы показали, что раннецветущие сорта с доминантным аллелем *Vrn-A1a* имели в среднем достоверно более короткие корни по сравнению с позднецветущими носителями рецессивного аллеля. На поливе разница составила 3.4 см, на засухе – 2.8 см. По массе корней сорта с рецессивным аллелем *vrn-A1* тоже существенно превышали сорта первой группы: на поливе разница составила 0.6 г, а на засухе – 0.24 г (см. табл. 1). Аллелизм по гену *Vrn-B1* не влиял на размеры корневой системы у носителей доминантного аллеля *Vrn-A1a*.

В условиях как полива, так и засухи была обнаружена большая вариабельность по массе корней между группами и внутри групп. Масса увеличивалась за счет интенсивного образования вторичных корней. Скорее всего, этот процесс контролируется генными сетями, не связанными с локусом *Vrn-1*. Такое предположение было высказано ранее при изучении размеров корневой системы у линий с интрогрессиями от *Ae. tauschii* (Pshenichnikova et al., 2020). Оно нашло подтверждение в настоящем исследовании при изучении линии 821 – носителя доминантного аллеля *Vrn-A1a* и интрогрессий в хромосомы 2A и 2B. Длина корней у линии 821 была сопоставима с длиной корней у сортов первой группы (носители *Vrn-A1a*). Однако по массе корней линия 821 сравнима с образцами из второй группы. Ранее в хромосомах 2A и 2B мягкой пшеницы уже были выявлены локусы, ассоциированные с морфологией и размером корней (Ehdaie et al., 2016; Liu et al., 2019).

В нашем опыте засуха, наступавшая на ранней стадии развития растений, приводила к увеличению числа дней до цветения у всех генотипов (см. табл. 1). Этот эффект можно рассматривать как временные затраты растения, необходимые для адаптационной перестройки метаболиз-

ма. В условиях засухи среди всех изученных генотипов наблюдалась корреляция между числом дней до цветения и длиной и массой корней. Косвенно это может свидетельствовать об участии локуса *Vrn-1* в формировании корневой системы в ответ на засуху. Корреляции между массой и длиной корней в условиях засухи не наблюдались. Поскольку в условиях полива связь между этими признаками была существенна ( $p < 0.001$ , см. табл. 3), отсутствие корреляции в условиях засухи может говорить о рассогласовании генетических путей формирования корневой системы в неблагоприятных условиях. При корреляционном анализе, проведенном для отдельных групп, показано, что число дней до цветения коррелировало с длиной корней только у носителей доминантного аллеля *Vrn-A1a*. У носителей рецессивного аллеля *vrn-A1* никаких корреляций не выявлено. Возможно, это связано с тем, что к моменту наступления и развития засухи (начало кущения) у носителей доминантного аллеля *Vrn-A1* транскрипционный фактор VRN1 накапливается в листьях в большем количестве, чем у носителей рецессивного аллеля *vrn-A1* и доминантных генов *Vrn-B1* и *Vrn-D1* (Loukoianov et al., 2005). Это приводит к взаимодействию VRN1 с сетями гормональных и сигнальных ответов на более ранних этапах и к остановке роста корней. У сортов – носителей только доминантных генов *Vrn-B1* и *Vrn-D1* этот ответ отсрочен, и корни продолжают расти в длину.

Как уже отмечалось, воздействие засухи на два признака, длину и массу корней, было различным. Для каждого генотипа изменчивость по длине корней при двух режимах полива не была достоверной (см. табл. 1). Об этом свидетельствуют и индексы устойчивости к засухе, которые в основном были близки к 100 % (см. табл. 2). Максимальное снижение длины корней при засухе наблюдалось у яровизированного Синбх. Ранее мы обнаружили, что совместное действие яровизации и засухи существенно угнетает рост корневой системы, и выявили слабую зависимость длины корней от условий полива (Pshenichnikova et al., 2020). В настоящей работе мы показали, что у изученных генотипов длина корней в большей степени зависит от аллельного состояния локуса *Vrn-1*, чем от режима полива.

Масса корней, в отличие от длины, продемонстрировала большое разнообразие изменчивости на засухе. Это нашло отражение и в индексах устойчивости (см. табл. 2). Наибольшее снижение массы корней среди сортов – носителей доминантного аллеля гена *Vrn-A1* было обнаружено у засухоустойчивого С29. Он же имел и низкий индекс устойчивости (53 %). Линия 821, полученная на основе сорта С29, показала наибольшее снижение (в 3.2 раза) массы корней на засухе и самый низкий в первой группе индекс устойчивости – 32 %. Эти значения сопоставимы с уменьшением массы корней у сортов из второй группы, формирующих большую корневую систему в благоприятных условиях полива. У Дуванки масса корней снизилась в 2.7 раза при индексе устойчивости 37 %, а у М553 – в 5 раз при самом низком индексе устойчивости – 19 %. Сорт Дм2 был единственным из всей популяции, у которого на засухе отмечено увеличение массы корней в 1.2 раза; одновременно возрастала их длина. Сорт характеризовался высоким индексом устойчивости массы

корней. В целом похожую динамику снижения массы корней на засухе имели сорта – носители доминантного аллеля *Vrn-A1* и яровизированные в разные сроки сорт ЧС (носитель доминантного аллеля гена *Vrn-D1*) и озимый Синбх. Яровизация индуцирует интенсивную выработку транскрипционного фактора VRN-1 (Trevaskis et al., 2007) и, таким образом, выравнивает вегетационный статус яровизированных образцов и сортов – носителей доминантного аллеля гена *Vrn-A1*. Уровень транскрипционного фактора VRN-1 на момент наступления засухи у не подвергавшихся яровизации сортов М553 и Дуванка – носителей рецессивного аллеля гена *Vrn-A1* и доминантного аллеля гена *Vrn-B1*, может быть недостаточным для эффективного функционирования генных сетей защиты от засухи. Таким образом, снижение массы корней на засухе может косвенно указывать на существование связи между локусом *Vrn-1* и генными сетями ответа на засуху.

Отсутствие корреляции между массой и длиной корней во всей популяции на засухе говорит о разобщении процессов роста корня и накопления его биомассы, что может быть связано с ограничением формирования вторичных корней. В условиях засухи каждый сорт может включать разные индивидуальные адаптивные механизмы. В частности, сорт Tinsurin с небольшой корневой системой экономнее использует почвенную воду, что достигалось за счет снижения фотосинтетических процессов и ускорения налива зерна до наступления серьезных последствий водного стресса (Figueroa-Bustos et al., 2020). Участвовавший в нашем эксперименте сорт С29 также имеет маленькую корневую систему, но обладает высокой засухоустойчивостью (Ильина, 1989). Ранее было показано, что засухоустойчивость С29 обеспечивается другими физиологическими механизмами, не связанными с размерами корневой системы (Osipova et al., 2020).

Наиболее полно механизмы формирования корневой системы изучены у модельного диплоидного растения *Arabidopsis thaliana*. Обнаружено, что у арабидопсиса абсцизовая кислота может ингибировать количество и удлинение боковых корней на поливе (De Smet et al., 2006). Цитокинин оказывает ингибирующее действие на ветвление боковых корней, при этом мутанты по биосинтезу цитокининов демонстрируют увеличенное количество боковых корней (Smith, de Smet, 2012). Эти и другие исследования выявили отдельные компоненты развития корневой системы. В то же время было установлено, что развитие корней интегрировано в системную сигнализацию, которая через метаболизм сахаров координирует рост на уровне целого растения во время индукции цветения (Bouché et al., 2016). Эксперименты на трансгенном ячмене показали, что транскрипционный фактор VRN1 имеет, помимо основных сайтов связывания в промоторах генов инициации цветения, вторичные сайты связывания. Эти сайты были обнаружены в генах, которые играют центральную роль как в гормональных ответах, так и в метаболизме гормонов, к которым относятся абсцизовая кислота и цитокинины (Deng et al., 2015). Таким образом, принимая участие в регуляции гормональных путей, VRN1 может влиять на формирование корневой системы в условиях засухи.

## Заключение

Аллельный состав локуса *Vrn-1* определяет время, необходимое растениям пшеницы для перехода в генеративную фазу развития. Исследования, связывающие сроки цветения с формированием корневой системы в нормальных и засушливых условиях, единичны. В настоящей работе мы показали, что сорта с доминантным аллелем гена *Vrn-A1* в нормальных условиях полива имеют корни меньшей массы и длины по сравнению с носителями доминантных гомеоаллелей *Vrn-B1* и *Vrn-D1*. Засуха, наступающая на стадии кущения, приводила к более позднему цветению изученных генотипов. Длина корней при этом уменьшалась незначительно, а вот масса корней достоверно снижалась у всех генотипов, за исключением Дм2. Большой размах изменчивости по массе корней в условиях засухи может указывать на участие большего количества генных сетей в формировании этого признака. Интрогрессии от *T. timopheevii* и *Ae. tauschii* приводили к увеличению размеров корневой системы. Это говорит о возможности использования сородичей в качестве источника увеличения размера корней у пшеницы.

Регулирование сроков цветения сортов с помощью локуса *Vrn-1* в зависимости от условий выращивания считается одним из главных способов тонкой настройки адапционного потенциала. Как показала наша работа, при этом следует учитывать и возможную связь данного локуса с размерами корневой системы. Селекционеры, работающие над созданием скороспелых сортов, могут столкнуться с уменьшением ее размеров, особенно в засушливых условиях. Размеры корневой системы у пшеницы могут поддерживаться за счет интрогрессий от видов-сородичей.

## Список литературы / References

- Ильина Л.Г. Селекция яровой мягкой пшеницы на Юго-Востоке. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989.  
[Ilyina L.G. Breeding of Spring Bread Wheat in Southeastern Regions. Saratov: Saratov Univ. Publ., 1989. (in Russian)]  
Ahmad I., Ali N., Ahmad H., Inamullah. Association mapping of root traits for drought tolerance in bread wheat. In: Wanyera R., Owuochi J. (Eds.) Wheat Improvement, Management and Utilization. London: InTech, 2017;39-57. DOI 10.5772/67242.  
Bouché F., D'Aloia M., Tocquin P., Lobet G., Detry N., Périlleux C. Integrating roots into a whole plant network of flowering time genes in *Arabidopsis thaliana*. *Sci. Rep.* 2016;6:29042. DOI 10.1038/srep29042.  
Comas L.H., Becker S.R., Cruz V.M.V., Byrne P.F., Dierig D.A. Root traits contributing to plant productivity under drought. *Front. Plant Sci.* 2013;4:442. DOI 10.3389/fpls.2013.00442.  
De Smet I., Zhang H., Inze D., Beeckman T. A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends Plant Sci.* 2006;11(9):434-439. DOI 10.1016/j.tplants.2006.07.003.  
Den Herder G., Van Isterdael G., Beeckman T., De Smet I. The roots of a new green revolution. *Trends Plant Sci.* 2010;15(11):600-607. DOI 10.1016/j.tplants.2010.08.009.  
Deng W., Casao M., Wang P., Sato K., Hayes P.M., Finnegan E.J., Trevaskis B. Direct links between the vernalization response and other key traits of cereal crops. *Nat. Commun.* 2015;6:5882. DOI 10.1038/ncomms6882.  
Ehdaie B., Mohammadi S.A., Nouraein M. QTLs for root traits at mid-tillering and for root and shoot traits at maturity in a RIL population of spring bread wheat grown under well-watered conditions. *Euphytica.* 2016;211(1):17-38. DOI 10.1007/s10681-016-1670-x.

- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. *Crop Sci.* 2003;43(2):710-717. DOI 10.2135/cropsci2003.7100.
- Feng K., Cui L., Lv S., Bian J., Wang M., Song W., Nie X. Comprehensive evaluating of wild and cultivated emmer wheat (*Triticum turgidum* L.) genotypes response to salt stress. *Plant Growth Regul.* 2018;84(2):261-273. DOI 10.1007/s10725-017-0337-5.
- Figueroa-Bustos V., Palta J.A., Chen Y., Stefanova K., Siddique K.H.M. Wheat cultivars with contrasting root system size responded differently to terminal drought. *Front. Plant Sci.* 2020;11:1285. DOI 10.3389/fpls.2020.01285.
- IPCC. Special report: Global Warming of 1.5 °C. Summary for Policymakers. 2018. Available at: <https://www.ipcc.ch/sr15/> (Date of application Aug. 30, 2021).
- Kitomi Y., Nakao E., Kawai S., Kanno N., Ando T., Fukuoka S., Irie K., Uga Y. Fine mapping of *QUICK ROOTING 1* and 2, quantitative trait loci increasing root length in rice. *G3: Genes Genomes Genetics (Bethesda)*. 2018;8(2):727-735. DOI 10.1534/g3.117.300147.
- Leonova I.N., Kalinina N.P., Budashkina E.B., Röder M.S., Salina E.A. Comparative molecular and genetic analysis of *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* hybrid lines resistant to leaf rust. In: Proc. 11th EWAC Conf., Novosibirsk, 2001.
- Liu P., Jin Y., Liu J., Liu C., Yao H., Luo F., Guo Z., Xia X., He Z. Genome-wide association mapping of root system architecture traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 2019;215(7):121. DOI 10.1007/s10681-019-2452-z.
- Loukoianov A., Yan L., Blechl A., Sanchez A., Dubcovsky J. Regulation of *VRN-1* vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat. *Plant Physiol.* 2005;138(4):2364-2373. DOI 10.1104/pp.105.064287.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Roger J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 12th Int. Wheat Genetics Symp., 8–13 Sept. 2013, Yokohama, Japan, 2013.
- Osipova S., Permyakov A., Permykova M., Rudikovskaya E., Pomortsev A., Verkhoturov V., Pshenichnikova T. Drought tolerance evaluation of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with the substitution of the second homeoecological group chromosomes. *Cereal Res. Comm.* 2020;48:267-273. DOI 10.1007/s42976-020-00043-y.
- Placido D.F., Campbell M.T., Folsom J.J., Cui X., Kruger G.R., Baenziger P.S., Walia H. Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat. *Plant Physiol.* 2013;161:1806-1819. DOI 10.1104/pp.113.214262.
- Pshenichnikova T.A., Smirnova O.G., Simonov A.V., Shchukina L.V., Morozova E.V., Lohwasser U., Börner A. The relationship between root system development and vernalization under contrasting irrigation in bread wheat lines with the introgressions from a synthetic hexaploid. *Plant Growth Regul.* 2020;92(3):583-595. DOI 10.1007/s10725-020-00666-5.
- Shcherban A.B., Emtseva M.V., Efremova T.T. Molecular genetical characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from Russia and adjacent regions. *Cereal Res. Comm.* 2012;40(3):351-361. DOI 10.1556/CRC.40.2012.3.4.
- Smith S., De Smet I. Root system architecture: insights from *Arabidopsis* and cereal crops. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2012;367(1595):1441-1452. DOI 10.1098/rstb.2011.0234.
- Trevaskis B., Hemming M.N., Dennis E.S., Peacock W.J. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends Plant Sci.* 2007;12(8):352-357. DOI 10.1016/j.tplants.2007.06.010.
- Uga Y., Sugimoto K., Ogawa S., Rane J., Ishitani M., Hara N., Kitomi Y., Inukai Y., Ono K., Kanno N., Inoue H., Takehisa H., Motoyama R., Nagamura Y., Wu J., Matsumoto T., Takai T., Okuno K., Yano M. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. *Nat. Genet.* 2013;45:1097-1102. DOI 10.1038/ng.2725.
- Voss-Fels K.P., Robinson H., Mudge S.R., Richard C., Newman S., Wittkop B., Stahl A., Friedt W., Frisch M., Gabur I., Miller-Cooper A., Campbell B.C., Kelly A., Fox G., Christopher J., Christopher M., Chenu K., Franckowiak J., Mace E.S., Borrell A.K., Eagles H., Jordan D.R., Botella J.R., Hammer G., Godwin I.D., Trevaskis B., Snowdon R.J., Hickey L.T. *VERNALIZATION1* modulates root system architecture in wheat and barley. *Mol. Plant.* 2018;11(1):226-229. DOI 10.1016/j.molp.2017.10.005.

#### ORCID ID

O.G. Smirnova [orcid.org/0000-0002-3023-767X](https://orcid.org/0000-0002-3023-767X)  
T.A. Pshenichnikova [orcid.org/0000-0001-5639-916X](https://orcid.org/0000-0001-5639-916X)

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-416-540001 и договора № р-79 (21.06.2019) с администрацией Новосибирской области. Растения пшеницы выращивались в Центре коллективного пользования «Лаборатория искусственного выращивания растений» Института цитологии и генетики СО РАН при поддержке бюджетного проекта № 0259-2021-0012. Выражаем благодарность Щербаню Андрею Борисовичу за определение аллельного состояния локуса *Vrn-1*.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 31.08.2021. После доработки 11.10.2021. Принята к публикации 12.10.2021.