

ОБЗОРНЫЕ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575.164

МНОГОКОЛОСКОВЫЕ ФОРМЫ ПШЕНИЦЫ – МОДЕЛИ
ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ РАЗВИТИЯ СОЦВЕТИЯ

© 2020 г. О. Б. Добровольская^{1, 2, *}

¹Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, 190000 Россия

*e-mail: oxanad@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 09.05.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 16.06.2020 г.

Практически все виды пшеницы имеют простой колос. Исключением является тетраплоидная пшеница тучная *Triticum turgidum* L., ветвистоколосые формы которой широко распространены и известны около 2000 лет. Что касается других видов пшениц, многоколосковые формы встречаются редко, и многоколосковый/ветвистый колос относят к нестандартным морфотипам. Н.И. Вавилов в качестве одного из примеров, иллюстрирующих закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, представил признак “ветвистость колоса”, свойственный “не только многим видам пшеницы и ржи, но и множеству других родов с колосовым соцветием или колосовой метелкой”. Исследования генетических факторов, лежащих в основе формирования признака “многоколосковость/ветвистоколосость”, изучение особенностей развития соцветий нестандартных ветвистоколосых форм пшеницы позволили показать генетическую природу параллельной наследственной изменчивости этого признака. Вместе с тем обнаружено, что группа многоколосковых/ветвистоколосых линий гетерогенна, и в основе формирования ветвистого колоса могут лежать различные генетические механизмы. В настоящем обзоре представлена ретроспектива научных исследований, посвященных созданию многоколосковых форм пшеницы, изучению генетики признака “многоколосковость/ветвистость колоса”, показаны результаты современных исследований генетической регуляции морфогенеза соцветия злаков с использованием многоколосковых линий в качестве генетических моделей.

Ключевые слова: гомологические ряды наследственной изменчивости, соцветие, колос, ветвистоколосость, многоколосковость, морфогенез.

DOI: 10.31857/S001667582011003X

Изучая огромное разнообразие культурных растений и их диких родичей, Николай Иванович Вавилов впервые обратил внимание на генетически обусловленное подобие и родство признаков в пределах видов, а также более крупных таксонов – родов и семейств растений. Выявление закономерностей в проявлении полиморфизма, установление классов полиморфизма по аналогии с гомологическими рядами в органической химии привели к открытию закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Николай Иванович сформулировал закон и впервые доложил его на Третьем съезде селекционеров в г. Саратове в 1920 г. Закон неоднократно публиковался: сначала в виде небольшого сообщения в трудах Третьего съезда селекционеров, затем в 1922 г. вышла статья в *Journal of Genetics*, и в расширен-

ном виде он был опубликован в “Теоретических основах селекции” в 1935 г. [1].

За столетие, прошедшее с открытия закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, его основные положения были подтверждены множеством примеров. Была показана универсальность закона в отношении всех живых организмов, включая представителей царств растений и животных. Представляя формулу точных фактов, основанных на эволюционном учении (по словам Н.И. Вавилова), закон стал неотъемлемой частью современных филогенетических концепций, принципов сравнительной генетики, изучающей генетические основы параллелизма в наследственной изменчивости и детерминацию признаков и свойств. Идеи Н.И. Вавилова получили развитие в самых различных областях современной селекции.

По мере развития методов молекулярной биологии фокус исследований начал смещаться в область изучения молекулярных основ параллельной наследственной изменчивости, выявления генетических факторов, детерминирующих гомологичные признаки у генетически связанных таксонов. Подход, основанный на использовании природного разнообразия по определенному признаку и/или экспериментального мутагенеза, лежит в основе позиционного клонирования генов. Другой подход включает выделение генов по гомологии и использует методы сравнительной генетики и геномики: на основе первичной структуры генов, достаточно хорошо изученных у модельных видов растений, и по ее гомологии выделяют гены у других, часто менее изученных видов. Таким образом, закон о гомологических рядах наследственной изменчивости имеет непосредственное отношение к инструментам современной сравнительной генетики и геномики.

Н.И. Вавилов в качестве примеров, иллюстрирующих этот закон, приводил сортовую (расовую) изменчивость представителей семейства Злаки, среди которых подробно были представлены наследственно варьирующие морфологические признаки соцветия и плода (зерновки). Один из таких признаков – ветвистость колоса, которая “...как расовый признак свойственна не только многим видам пшеницы и ржи, но и множеству других родов с колосовым соцветием или колосовой метелкой” [1]. Исследования этого признака имеют долгую историю, а в последнее десятилетие ветвистоколосые/многоколосковые линии стали широко используемыми моделями для изучения генетики развития соцветия злаков.

В настоящем обзоре представлена ретроспектива научных исследований, посвященных созданию многоколосковых форм пшеницы, изучению генетики признака “многоколосковость/ветвистость колоса”, особое внимание уделено исследованиям генетической регуляции морфогенеза соцветия злаков с использованием многоколосковых линий в качестве генетических моделей.

МНОГОКОЛОСКОВЫЕ ФОРМЫ ПШЕНИЦЫ

Практически все виды пшеницы имеют простой колос. Исключением является тетраплоидная пшеница тучная *T. turgidum* L. (ВВАА). Ветвистоколосые формы *T. turgidum* известны около 2000 лет, Плиний Старший упоминал их под названием *ramosum* и *centigranum* (23–79 гг. н. э.) [2]. За долгую историю существования ветвистые формы пшеницы тучной получили множество различных названий: *Miracle*, *Mummy*, *Egyptian*, *Seven-headed* и др. [2, 3]. В XVIII в. Карл Линней выделил ветвистоколосую пшеницу в отдельный вид *T. compositum* L. [2]. В дальнейшем систематики

рассматривали ее как особую группу вида *T. turgidum* или его ветвистоколосые разновидности. В настоящее время ветвистоколосые формы выделены в группу *T. turgidum* convar. *compositum* (L.f) A. Filat., которая включает в себя около двадцати разновидностей: *ramosolusitanicum* Flaksb., *nachitschevanicum* Kulesh., *alibekliense* Thurn., *columbinum* (Alef.) Koern., *cubinum* Dorof., *celvinum* (Alef.) Koern. и др. [2]. Все эти ветвистоколосые формы *T. turgidum* имеют общий фенотип колоса: дополнительные колоски развиваются на боковых осях (“веточках”) колоскового стержня и непосредственно на уступах колосового стержня. Колос такого типа получил название тургидного.

J. Percival [4] дает детальное описание колоса тургидного типа в монографии “The Wheat Plant”: верхняя часть колоса нормального типа с единичными колосками на уступах колосового стержня, на нескольких нижних уступах развивается по два колоска, расположенных рядом под прямым углом друг к другу. “Веточки”, или “вторичные колосья” варьируют по длине, наиболее длинные достигают 3–4 см, содержат по 10–14 колосков, зерновки которых обычно видны из-под коротких колосковых чешуй. Базальные вторичные колосья обычно рудиментарны и несут миниатюрные колоски (рис. 1).

Несмотря на широкое распространение, ветвистоколосые пшеницы *T. turgidum* не культивируются в больших масштабах. Ареалы произрастания и экологические характеристики групп *T. turgidum* convar. *compositum* и *T. turgidum* convar. *turgidum* в целом совпадают, однако среди тибетского экотипа ветвистоколосые формы отсутствуют [2].

Среди представителей твердой пшеницы *T. durum* Desf. (ВВАА) ветвистоколосые формы менее распространены [2, 5]. В 1924 г. F.A. Coffman [6] сообщил о появлении спонтанных многоколосковых мутантов в посевах твердой пшеницы *T. durum* сорта *Mindum*. Фенотип колоса обнаруженных мутантов отличался от тургидного тем, что два, реже три, дополнительных сидячих колоска развивались непосредственно на уступах колосового стержня. В 1952 г. М.М. Якубцинером были обнаружены ветвистоколосые формы твердой пшеницы в сортах Акмолинка 5 и Гордеиформе 10 и выделены в новые разновидности *ramosohordeiforme* Jakubz. и *ramosoapulicum* Jakubz. [5]. В.Ф. Дорофеев во время экспедиции по Закавказью в 1961–1964 гг. выявил оригинальные формы твердой пшеницы с ветвистым колосом – var. *ramosohordeiforme* и var. *ramosoapulicum* в естественных условиях произрастания пшеницы, где встречались



Рис. 1. Колосья пшениц различных морфотипов. *a* – колос стандартного типа *T. aestivum*; *б* – ветвистый колос (истинная ветвистость, genuine branching (GB), ramified spike (RS)) *T. turgidum*; *в* – многорядный колос (multirow spike, MRS) *T. aestivum*; *г* – колос с истинной ветвистостью (GB (RS)) *T. aestivum*; *д* – колос с горизонтальными дополнительными колосками (horizontal spikelets, four rowed spike (FRS); синоним tetrastichon) *T. aestivum*; *е* – колос с вертикальными дополнительными колосками (vertical spikelets) *T. aestivum*; *ж* – колос с ложно-истинным ветвлением (false-true ramification, f-tR) *T. turgidum*; *з* – колос с ложным ветвлением (sham ramification, SHR) *T. jakubzineri*. Стрелкой обозначен дополнительный “горизонтальный” колосок, звездочкой отмечен дополнительный “вертикальный” колосок.

многие разновидности твердой, тучной и мягкой пшеницы [5].

Ветвистоколосые формы и формы с двойными колосками были обнаружены у тетраплоидной пшеницы вида *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. (BBAА), отмечалось гибридное происхождение некоторых ветвистоколосых образцов этого вида. Изредка ветвистоколосые формы встречались среди образцов тетраплоидного вида *T. polonicum* L. (BBAА) [4].

Диплоидные виды пшеницы (AA) имеют простой колос, ветвистоколосых форм этих видов пшеницы описано не было [2, 7]. Индуцированные мутанты с ветвистым колосом *T. monococcum* L. (A^mA^m) были получены д-ром Yamashita во второй половине прошлого века [8].

Формирование ветвистого колоса не характерно для мягкой пшеницы *T. aestivum* L. (BBAADD), как и для гексаплоидных пшениц в целом. По со-

общению F.A. Coffman [6] формы мягкой пшеницы с дополнительными колосками на уступах колосового стержня были описаны Meunssier в 1918 г. По фенотипу колоса эти формы напоминали спонтанных мутантов сорта Mindum твердой пшеницы. J. Percival описывает формирование дополнительных (сверхчисленных) колосков у мягкой пшеницы *T. aestivum*, обращая внимание на то, что они могут развиваться 1) под прямым углом к основному колоску на одном уступе или 2) в параллельных плоскостях один над другим [4]. Часто такие дополнительные колоски (второго типа) рудиментарны, состоят из видоизмененных колосковых чешуй, но изредка в них развиваются по одному—два зерна. Наиболее часто дополнительные колоски подобного типа встречаются у китайских сортов мягкой пшеницы на более поздних побегах, в то время как первый колос выглядит нормальным. Признак проявляется не каждый сезон, может возникать повторно [4].

Ветвистоколосые формы мягкой пшеницы могут появляться в результате отдаленной гибридизации [9, 10] и воздействия мутагенами [11–14]. Так, M.S. Swaminathan и соавт. [14] сообщили о получении мутанта N.P. 797 мягкой пшеницы с тургидным типом колоса в результате воздействия изотопом S^{35} на семена мягкой пшеницы. Линии мягкой пшеницы с дополнительными/сверхчисленными колосками на уступах были выделены В.М. Мельником [11] при обработке семян пшеницы сорта Саратовская 29 химическим мутагеном нитрозометилмочевинной.

Спонтанно ветвистоколосые формы мягкой пшеницы появляются редко. S. Koric [15, 16] сообщила о получении ветвистоколосой формы мягкой пшеницы на основе спонтанного мутанта — ветвистоколосого тератологического растения, обнаруженного среди потомков от скрещивания сортов мягкой пшеницы с нормальным колосом. Фенотип колоса этой формы был аналогичен тургидному колосу *T. turgidum* convar. *compositum*. Признак стабильно наследовался и был перенесен в различные сорта мягкой пшеницы, которые было предложено выделить в отдельную группу *T. aestivum ramifera* S.K. Еще одним примером спонтанного образования многоколосковых форм мягкой пшеницы является Тибетская трехколосковая пшеница *T. aestivum* L. convar. *tripletum* [17].

РАЗЛИЧНЫЕ МОРФОТИПЫ МНОГОКОЛОСКОВЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ

Со второй половины прошлого века для описания ветвистых колосьев и колосьев с дополнительными сидячими колосками на уступах было

предложено использовать один общий термин “supernumerary spikelets, SS” — колос со сверхчисленными колосками [18]. Термин получил широкое распространение и используется в настоящее время для описания всех многоколосковых форм пшеницы.

Группа многоколосковых форм (SS-форм) пшеницы гетерогенна. Уже в ранних работах S. Koric [15, 16], A.L. Pennell и G.M. Halloran [18] выделяли два типа. Первый тип получил название “колос с истинной ветвистостью” (Ramified Spike, RS; синоним — Genuine Branching, GB), у которого наблюдается формирование боковых осей/“веточек” и дополнительные колоски развиваются как на уступах, так и на “веточках”. К этому типу относится тургидный тип ветвления *T. turgidum*. У второго типа многоколосковых форм дополнительные колоски сидячие и формируются непосредственно на уступах колосового стержня, чаще всего по два колоска на уступе. Такой тип получил название четырехрядный колос (Four Rowed Spike, FRS; синоним tetrastichon), он встречается как у тетраплоидных видов *T. durum* и *T. turgidum* [6, 19], так и у гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* [20].

P. Martinek и J. Bednar [20, 21] в зависимости от взаимного расположения дополнительных сидячих колосков на уступах колосового стержня пшеницы предложили выделять несколько нестандартных морфотипов колоса (рис. 1):

1) многорядный колос (multirow spike, MRS) — кластеры сверхчисленных колосков (до 10 колосков) расположены на одном уступе колосового стержня [20, 21];

2) горизонтальные колоски (horizontal spikelets, HS), синоним ‘tetrastichon sessile spikelets’ — два или три колоска расположены на уступе колосового стержня в горизонтальной плоскости, к этому морфотипу относится описанный выше FRS [20, 21];

3) вертикальные, или парные, колоски (VSS, vertical sessile spikelets) — пара колосков расположена на уступе один над другим в параллельных плоскостях, этот фенотип также называли “banana spikelets” или “tween spikelets” [20–22];

4) морфотип “истинное ветвление колоса” (Genuine Branching, GB) полностью соответствует описанному ранее фенотипу RS/тургидный тип ветвления колоса [15, 16, 18].

Наряду с истинной ветвистоколосостью мягкой пшеницы колос пшеницы Вавилова *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz. (BBAADD) часто также называют ветвистым. Однако фенотип колоса существенно отличается от колоса с тургидным типом ветвле-

ния, так как дополнительные колоски на уступах колосового стержня этой пшеницы не развиваются, а наблюдается удлинение оси колоска, на которой формируется множество цветков [2]. Такой тип ветвления колоса называют вавилоидным, а морфотип получил название “ложная ветвистость колоса” (sham ramification, SHR) [20]. Тетраплоидная пшеница Якубцинера *T. jakubzineri* Udacz. et Schachm. (BBAA) имеет сходный фенотип, ложноветвистый колос [23]. Было показано, что формы с вавилоидным типом ветвления колоса могут возникать в результате отдаленной гибридизации [10].

Наряду с истинной и ложной ветвистостью колоса выделяют ложно-истинное ветвление (false-true ramification, f-tR, или false-true ramified spike, f-tRS) [24]. У этого морфотипа формируется удлиненная ось колоска, на которой развиваются как сверхчисленные колоски в дистальной части, так и пара нормальных зерновок в базальной части (рис. 1). Данный морфотип описан у образцов тетраплоидной пшеницы *T. turgidum* [24].

Таким образом, многоколосковые/ветвистокосые пшеницы представляют собой гетерогенную группу, признак широко варьирует в своем проявлении, и для того, чтобы отделить гомологичную изменчивость от аналогичной, потребовались детальные исследования колоса с использованием микроскопии и проведение генетического анализа.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ СОЦВЕТИЙ МНОГОКОЛОСКОВЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ

В норме соцветие пшеницы детерминировано. Апикальная меристема соцветия последовательно дает начало латеральным меристемам, которые развиваются в латеральные колоски до тех пор, пока не сформируется терминальный колосок. Каждая первичная аксиальная (колосковая) меристема развивается в единственный латеральный колосок, состоящий из множества цветков [25].

Детальный анализ развивающихся соцветий многоколосковых линий с использованием световой и электронной микроскопии показал, что изменения в развитии соцветий не касаются апикальной меристемы, которая у всех линий развивается по стандартному для пшеницы пути, а также цветковых меристем, инициировавших органы цветка как у соцветий дикого типа [25, 26]. Аномалии в развитии происходят только с колосковыми меристемами и приводят к формированию соцветий с измененной морфологией — различным многоколосковым фенотипам колоса [27–29].

Обнаруженные закономерности в формировании дополнительных колосков позволили разделить многоколосковые формы пшеницы на группы с однотипными изменениями морфогенеза. Первая группа многоколосковых форм включает морфотипы с многорядным колосом (MRS), истинным ветвлением колоса (GB), горизонтальными дополнительными колосками (HS/FRS), тройными колосками видов пшеницы *T. aestivum*, *T. durum*, *T. turgidum*, *T. monococcum*, вторая представлена морфотипом “ложно-истинное ветвление (f-tR) колоса” *T. turgidum*, и третья группа включает формы с вертикально расположенными на уступах колосками (VSS) *T. aestivum* (рис. 1).

Особенности развития соцветия представителей первой группы заключаются в изменениях развития колоска, связанных с нарушением идентичности колосковых меристем при переходе к установлению идентичности флоральных меристем либо базальной части, либо всего колоска, которые сопровождаются сменой филлотаксиса [27, 28]. Несмотря на морфологическую гетерогенность этой группы, включающую различные морфотипы, различия в развитии соцветия между представителями морфотипов носят количественный характер и связаны с разным числом цветковых меристем, замещенных на эктопические колосовые меристемы, и/или с неодинаковой степенью удлинения оси колоска. Это приводит к формированию разного числа дополнительных колосков или развитию ветвеподобных структур на уступах. И кластеры сидячих сверхчисленных колосков, и “веточки” со сверхчисленными колосками на одном уступе колосового стержня этой группы являются видоизмененными колосками. Данные изменения в развитии соцветия [27, 28] сходны с обнаруженными ранее особенностями развития мутантов *vfz* риса *Oryza sativa* L. [30], *bd1* кукурузы *Zea mays* L. [31], *mos1* *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv. [32]. Несмотря на разные типы соцветий у мутантов риса, кукурузы, *B. distachyon* и пшеницы (метелка, початок, колос), прослеживаются общие закономерности в развитии их соцветий, связанные с нарушениями установления идентичности цветковых меристем, на месте которых развиваются эктопические колоски, в результате чего формируются чрезвычайно разветвленные метелки [30, 31] или эктопические “веточки” в колосе или початке [28–32]. Таким образом, параллельная наследственная изменчивость признака “ветвистокосость”, отмеченная Н.И. Вавиловым у различных видов представителей семейства Злаки [1], может являться следствием однотипных нарушений программы развития соцветий этих видов [27, 28, 30–33].

В развитии колоса второй группы, морфотипа “ложно-истинное ветвление колоса”, наблюдаются изменения, связанные с нарушением установления идентичности цветковых меристем дистальной части колоска, сопровождающиеся сменой филлотаксиса и изменением детерминированности колосковой меристемы. Нарушения в программе развития соцветия этой группы наступают позднее, чем у линий первой группы и мутантов знаков *fzp/bd1/mos1*, и первые два цветка в базальной части колоска развиваются по стандартной схеме. Развитие последующих цветков нарушено и происходит сходным с предыдущей группой образом: эктопические колоски развиваются на месте цветков, их развитие сопровождается сменой филлотаксиса [29]. К особенностям развития этого морфотипа следует отнести формирование эктопического терминального колоска, что не характерно для представителей вышеописанной первой группы. Мутанты других видов знаков с подобными изменениями развития в литературе описаны не были.

В отличие от первых двух групп развитие дополнительных колосков морфотипа VSS происходит вне первичного колоска. Дополнительный колосок развивается позднее первичного, расположен ниже на уступе колосового стержня и его формирование не сопровождается сменой филлотаксиса и, таким образом, не связано с изменением идентичности/детерминированности колосковой меристемы [34].

Таким образом, многоколосковые формы пшеницы, представляющие различные морфотипы, могут быть объединены в группы на основании сходства нарушений морфогенеза. Изучение генетического контроля признака “ветвистокосость/многоколосковость” у представителей этих групп показало, что в основе формирования их фенотипов лежат сходные изменения генетических программ развития соцветия [28, 33, 34].

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРИЗНАКА “ВЕТВИСТОКОЛОСОСТЬ/МНОГОКОЛОСКОВОСТЬ” ПШЕНИЦЫ

Генетику ветвистокосости/многоколосковости пшеницы начали изучать более 100 лет назад. В 1910 г. E. von Tschermak сообщил, что признак ветвистокосости *T. turgidum* генетически детерминирован, находится под моногенным рецессивным контролем. Ген был обозначен *bh* от лат. *brachitus* [7]. Рецессивный характер наследования признака у тетраплоидных и гексаплоидных пшениц был позднее подтвержден результатами многих исследований [18–21, 35].

Было обнаружено, что на стабильность экспрессии признака ветвистокосости оказывают влияние факторы окружающей среды, в том числе температура, фотопериод [13, 18]. Вместе с тем обнаружили стабильную экспрессию признака у отдельных линий, что свидетельствует о влиянии генотипической среды [18].

В.С. Sharman [13] сообщил о моногенном типе наследования ветвистокосости у тетраплоидной пшеницы. По результатам исследований D.L. Klindworth с соавт. [19] фенотип ветвистокосой линии тетраплоидной пшеницы *T. turgidum* детерминирован одним главным геном, на экспрессию которого оказывают влияние гены с минорными эффектами. С использованием серии дисомных замещенных линий главный ген *bh* был локализован в хромосоме 2A [36], затем с помощью 2A-телоцентрической линии была уточнена его локализация в коротком плече 2AS [37].

Изучать формы гексаплоидной мягкой пшеницы с ветвистым колосом или множеством сидячих колосков на уступах пшеницы начали позже. Прежде всего это было связано с тем, что большая часть таких форм возникала в результате мутагенеза [13, 14], являлась следствием отдаленной гибридизации [9] или анеуплоидии [22], в то время как ветвистокосые формы пшеницы *T. turgidum* широко распространены и известны около двух тысяч лет [2, 3].

По результатам исследований [15, 16], выполненных на потомках спонтанного ветвистокосого мутанта (*T. aestivum ramifera*), гексаплоидные пшеницы несут два комплементарно взаимодействующих гена *Rm (ramifera)* и *Ts (tetrastichon)*, а также доминантный ингибитор, *Nr (Normalizator)*.

A.L. Pennell и G.M. Halloran [18] сообщили о наличии у мягкой пшеницы двух рецессивных генов, определяющих многоколосковость и, в дополнение к ним, о наличии супрессора ветвистости. Было показано, что коммерческие сорта пшеницы со стандартным колосом несут гены ветвистости колоса, которые не проявляются из-за присутствия гена-супрессора [18]. D.L. Klindworth и соавт. [36] подтвердили наличие гена-супрессора ветвистости колоса в геноме мягкой пшеницы и локализовали его в хромосоме 2D.

Z.S. Peng и соавт. [35] с использованием моносомного анализа обнаружили, что хромосомы 2D, 4A, 5A и 4B участвуют в генетическом контроле тургидного типа колоса у линии мягкой пшеницы “Yupi Branching”, показывая, таким образом, полигенный характер наследования признака. Влияние генетического фактора(ов) хромосомы 2D на формирование сверхчисленных колосков у ин-

дуцированного мутанта мягкой пшеницы MC1611 было также обнаружено Л.И. Лайковой с соавт. [38] с применением моносомного анализа.

D.F. Sun [39] показал, что SS-фенотип линии 51885, полученной в результате скрещивания октоплодного тритикале и мягкой пшеницы, находится под контролем двух доминантных генов и нескольких генов с минорными эффектами.

В середине 50-х годов прошлого столетия E.R. Sears описал появление колосьев с “редупликацией колосков” у растений-нуллисомиков по хромосомам 2A и 2D мягкой пшеницы [22]. Позднее M. Muramatsu [40] показал, что эффект нуллисомии может полностью компенсироваться увеличением числа гомеологичных хромосом, и колосья нули-тетрасомной линии Tetra-2A Nulli-2D ($2n = 42, 19'' + 1'''$) имеют дикий фенотип, а на уступах колосового стержня развивается по одному колоску. Хромосомные перестройки, включая делеции, и отсутствие целой хромосомы были обнаружены и у других линий мягкой пшеницы с сидячими дополнительными колосками и разветвлением колосового стержня [14, 41]. С помощью методов цитогенетики и генотипирования с использованием ДНК-маркеров было обнаружено, что замещение хромосомы 2D и делеции в коротком плече хромосомы 2D мягкой пшеницы могут оказывать влияние на морфологию колоса, вызывая развитие дополнительных сидячих колосков и эктопических “веточек” на уступах колосового стержня. Результаты молекулярно-генетического картирования показали, что наличие делеций хромосомы 2DS может определять до ~50% изменчивости изучаемого признака — наличие дополнительных колосков на уступах [28, 42].

Несмотря на некоторую противоречивость данных в отношении числа и характера наследования генов, определяющих SS-фенотипы пшеницы, которую можно отчасти объяснить генетической гетерогенностью изучаемых линий разного происхождения, результаты исследований показали участие генетических факторов хромосом гомеологичной группы 2 пшеницы в контроле SS-фенотипа [22, 35, 36, 38, 42, 43]. Позднее с применением методов молекулярно-генетического картирования эти результаты были подтверждены. Так, генетический локус, определяющий фенотип Тибетской трехколосковой формы мягкой пшеницы, был картирован в хромосоме 2AS [17]; гены *bh* и *bh^m*, детерминирующие ветвистость колоса тетраплоидной и диплоидной пшеницы, были картированы в хромосомах 2AS и 2A^{ms} соответственно [8, 43].

Изучая генетический контроль многоколосковости линий мягкой пшеницы разного происхож-

дения с однотипными изменениями морфогенеза, были идентифицированы ген *Multirow spike 1 (Mrs1)*, локусы количественных признаков *qSS-2D* и *qSS-2A*, ко-локализованные на 2DS или расположенные в районах консервативной синтении гомеологичных хромосом 2DS и 2AS [27, 28, 44]. Таким образом, было показано, что формирование ветвистого колоса (морфотип GB) и колоса с дополнительными сидячими колосками (морфотипы MRS, HS) вызвано однотипными нарушениями развития и находится под единым генетическим контролем. Наряду с основным вкладом генетического локуса хромосомы 2D было показано влияние QTL с меньшими эффектами [45]. Это подтвердило результаты ранних работ о наличии минорных генов, влияющих на признак “ветвистоколосость”, и результаты, показывающие влияние генотипической среды на проявления мутантного гена хромосомы 2D [27]. R.Q. Zhang с соавт. [46] удалось на основе гибридов от скрещивания ветвистоколосового образца *T. turgidum* и линий со стандартным колосом получить почти изогенные линии с ветвистоколосым фенотипом и четырехрядным колосом с сидячими колосками и подтвердить участие общего генетического фактора в генетическом контроле этих разных морфотипов.

Наряду с главными генами и локусами количественных признаков ветвистоколосости/многоколосковости пшеницы было показано наличие генов, определяющих многоколосковые фенотипы ржи посевной *S. cereale* L. (ген *monstrosum 1, mo1*) [44, 47] и ячменя (ген *branched 1, brc1* син. *compositum 2*) [33, 48, 49]; эти гены расположены в районах консервативной синтении хромосом 2-й гомеологичной группы, что предполагало наличие ортологичной серии генов в геномах представителей трибы Triticeae.

Исследуя генетический контроль морфотипа “ложно-истинное ветвление колоса” у линий тетраплоидной пшеницы *T. turgidum*, Y. Amagai с соавт. [23] установили, что признак находится под моногенным рецессивным контролем. Ген, детерминирующий мутантный фенотип, был обозначен *sham ramification 2 (shr2)*, поскольку на этом этапе исследований авторы не обнаружили различий между фенотипами изучаемых линий и линий с истинным (вавилоидным) типом ветвления колоса морфотипа *sham ramification, SHR*. Позднее детальный анализ фенотипа колоса линий позволил выделить отдельный морфотип “ложно-истинное ветвление” (*false-true ramification*) [24], однако сам ген по-прежнему называется *shr2*. Ген *shr2* был локализован в длинном плече хромосомы 2A [23]. Данный морфотип изучен в

меньшей степени и сообщений о наличии серии ортологических генов к настоящему времени не обнаружено.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ МНОГОКОЛОСКОВЫЙ/ ВЕТВИСТОКОЛОСОВЫЙ

Важным этапом в изучении многоколосковых/ветвистоколосковых форм пшеницы и генетически близких видов стало определение нуклеотидных последовательностей генов, мутации которых вызывают формирование нестандартных многоколосковых фенотипов колоса.

С применением позиционного клонирования была определена последовательность гена *Mrs1*, контролирующего формирование сверхчисленных колосков у мягкой пшеницы морфотипа “многорядный колос”, или MRS. Им оказался ортолог гена риса *FRIZZY PANICLE* (wheat *fzp*, *wfzp*), кодирующий транскрипционный фактор с функциональным доменом *APETALA 2/ERF* [28, 44]. По результатам ресеквенирования многоколосковых линий пшеницы, объединенных в одну группу с учетом особенностей развития соцветия, было показано, что их фенотипы обусловлены мутациями в функциональном домене AP2 генов-гомеологов *WFZP-A* и *WFZP-D*. Для всех *wfzp*-мутантов мягкой пшеницы характерны сходные изменения развития соцветия – формирование эктопических колосковых меристем на месте цветковых меристем в базальной части колоска либо во всем колоске. На основании анализа мутантного фенотипа были сделаны выводы о функциональной роли гена *WFZP* в развитии колоса мягкой пшеницы – генетический контроль перехода к установлению идентичности цветковых меристем соцветия. Мутации гена вызывают нарушения в установлении идентичности цветковых меристем и развитие эктопических вторичных аксиальных меристем (эктопических колосковых меристем) вместо цветковых.

Аналогичные результаты были получены в отношении роли гена *WFZP-A* в развитии соцветия тетраплоидных (*T. turgidum* и *T. durum*) и диплоидного *T. monococcum* видов пшеницы [29, 33]. N. Pour-sarebani с соавт. [33] выделили ген *bh1/WFZP-A* в геноме тетраплоидной пшеницы *T. turgidum* и показали, что одна и та же мутация *TtBH-A1* приводит к формированию колоса с ветвистостью тургидного типа у 30 ветвистоколосковых образцов *T. turgidum* разного происхождения, это предполагает монофилетическое происхождение данно-

го аллеля. Ареал и экологические характеристики образцов с нормальным фенотипом колоса *T. turgidum* convar. *turgidum* и ветвистоколосковых образцов *T. turgidum* convar. *compositum* в целом совпадают, единственное исключение – Тибетский экотип, среди образцов которого ветвистоколосые растения обнаружены не были [2]. Следовательно, мутация *TtBH-A1* произошла на ранних этапах эволюционной истории вида *T. turgidum*. Мутация могла передаваться другим видам, например *T. durum*, при спонтанной гибридизации [29].

R.Q. Zhang с соавт. [46] показали, что наряду с геном *wfzp-A/TtBH-A1* существуют другие генетические факторы, участвующие в контроле тургидного типа ветвления колоса. Эти факторы определяют развитие колоска с удлинённой колосковой осью (RS, ramified spike) и формирование ветвистого колоса типичного тургидного типа.

В целом показано, что структурную организацию генетических локусов и функции генов-ортологов *FZP* злаков отличает высокий уровень консервативности. Так, у мутантов *fzp* риса наблюдалось формирование эктопических аксиальных меристем и замещение цветков на эктопические веточки. Это приводило к повторяющимся циклам ветвления соцветия, на основании чего был сделан вывод о том, что функция гена *FZP* заключается в подавлении развития аксиальных меристем и контроле перехода к установлению идентичности цветковых меристем соцветия риса [30]. Результаты исследований N.N. Rao с соавт. [50] подтвердили тот факт, что *FZP* подавляет формирование аксиальных меристем соцветия. Ген *BD1* кукурузы является ортологом гена риса *fzp*, мутанты *bd1* и *fzp* имеют сходный фенотип колоса и функции генов *BD1* и *FZP* консервативны [31].

P. Derbyshire и M.E. Byrne [32] получили индуцированный мутант *more spikelets1 (mos1)* вида *B. distachyon* с нарушениями в развитии и фенотипическими особенностями морфологии соцветия, сходными с мутантами *bd1* и *fzp*. При определении структурной организации гена, гомологичного *FZP*, у мутанта *mos1* была обнаружена инсерция в промоторном районе, связанная с небольшим (20%), но статистически значимым уменьшением экспрессии. Скрининг *TILLING*-популяции вида *B. distachyon* обнаружил два новых аллеля с мутациями в функциональном домене AP2/ERF гена-ортолога *FZP*, ассоциированных с мутантным фенотипом – формированием дополнительных колосков в соцветии [28].

Ортолог гена *FZP*, *COMPOSITUM 2 (COM2)*, был выделен в геноме ячменя [33]. Мутации *com2*

вызывают формирование фенотипа, сходного с ветвистоколосыми формами пшеницы. Функциональная роль гена в развитии соцветия не отличается от ортологов *FZP* других представителей злаков. Интересно, что у ячменя присутствует ген *Com1*, рецессивные мутации которого вызывают сходные дефекты в развитии соцветия. Нуклеотидная последовательность гена не известна [51].

В настоящее время мутанты *wfzp* являются наиболее изученными среди многоколосковых форм пшеницы, в то время как морфотип “ложно-истинное ветвление колоса” под контролем гена *shr2* (*sham ramification 2*) изучен в меньшей степени [23, 24, 29]. Определено положение *shr2* в длинном плече хромосомы 2A [23], структурная организация гена на настоящий момент не известна. Функции гена *Shr2* в развитии колоса, установленные на основании анализа особенностей развития мутантного фенотипа, заключаются в генетическом контроле установления идентичности цветковых меристем и детерминированности колосковой меристемы [29].

Результаты классического генетического анализа показали, что несмотря на некоторые сходства развития мутантных фенотипов *wfzp* и *shr2* детерминирующие их гены наследуются независимо [29]. Таким образом, установление идентичности флоральных меристем базальной и дистальной частей многоцветкового колоска пшеницы происходит под контролем генов *WFZP* и *Shr2*, действующих независимо на разных этапах развития колоска и принадлежащих разным генетическим путям регуляции развития соцветия. Вместе с тем показано, что *SHR2* взаимодействует с *RS* (*ramified spike*)-геном (генами), предположительно определяющим формирование удлиненной оси колоска у ветвистоколосых форм вида *T. turgidum* [29]. Следует отметить, что консервативный ген *WFZP* функционирует в базальной части колоска и у многоцветковых, и у одноцветковых колосков представителей семейства Злаки, а ген *SHR2* действует в дистальной части многоцветкового колоска. В литературе не встречается упоминаний о мутантах со сходными с *shr2* фенотипами у риса или у других злаков. Возможно, этот ген принадлежит специфическому пути регуляции развития многоцветкового колоска пшеницы.

Образование парных вертикальных колосков на уступах колоса пшеницы происходит вследствие некоторых нарушений идентичности колосковых меристем. Молекулярно-генетический анализ обнаружил 18 локусов количественных признаков, отвечающих за формирование этого признака, наиболее значимый вклад вносит ген,

контролирующий реакцию на фотопериод *PHOTOPERIOD-1* (*Ppd-1*) [34]. Обнаружено, что *Ppd-1* оказывает влияние на развитие колоска, изменяя экспрессию гена *FLOWERING LOCUS T1* (*FT1*), интегратора генетических путей, регулирующих цветение. На формирование парных колосков также оказывают влияние некоторые аллели гена *TEOSINTE BRANCHED1* (*TB1*) [52]. Предполагают, что *TB1* координирует формирование аксиальных меристем во время перехода от вегетативной к генеративной стадии развития.

Таким образом, в настоящее время детально изучена структурно-функциональная организация генов *WFZP* и *Ppd-1*, мутации которых вызывают изменения морфогенеза колоса и формирование дополнительных колосков у двух различных групп многоколосковых пшениц. Менее изучен ген *shr2*, определяющий морфотип “ложно-истинное ветвление колоса” пшеницы, известны локализация данного гена в хромосоме 2A и функции на основании анализа мутантного фенотипа. Наименее изученными остаются гены *RS*, обуславливающие удлинение колоскового стержня морфотипа “истинное ветвление колоса” *T. turgidum* и *T. aestivum*; их локализация в геноме и структурная организация к настоящему моменту не выяснены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основе гомологичной наследственной изменчивости многоколосковых/ветвистоколосых форм пшеницы лежат изменения гомологичных генов, имеющих общее происхождение (генов-ортологов). Наиболее наглядным примером является формирование сходного мутантного фенотипа – появление дополнительных сидячих колосков и веточек у мутантов *wfzp* пшеницы, *com2* ячменя, *mo1* ржи, *fzp* риса, *bd1* кукурузы, *mos1 B. distachyon* в результате мутаций генов-ортологов *FZP*. Наличие серий мутантов позволило детально охарактеризовать структурно-функциональную организацию генов ортологов *FZP*, определить роль функциональных доменов. Для *FZP* характерен высокий уровень консервативности у всех изученных представителей злаков.

Исследования особенностей развития многоколосковых линий пшеницы, выявление общих черт и закономерностей развития позволили разделить их на три основные группы, каждая из которых объединяет мутантов по определенному главному гену (*wfzp*, *shr2*, *Ppd-1*). Таким образом, коллекции многоколосковых линий в настоящее время служат генетическими моделями для изучения процессов развития соцветия. В целом формы пшеницы с нарушениями морфогенеза,

приводящими к изменениям морфологии (архитектуры) колоса, обладают большим потенциалом в изучении генетических основ развития соцветия, формирования хозяйственно ценных признаков.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00483-а) и бюджетного проекта АААА-А16-116061750188-4.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. 259 с.
2. *Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушева Э.Ф. и др.* Культурная флора СССР. Пшеница. Л.: Колос, 1979. Т. 1. 348 с.
3. *Dahlgren B.E.* Wheat. Chicago: Field Museum of Natural History, 1922.
4. *Percival J.* The Wheat Plant. London: Duckworth and Co, 1921. 463 p.
5. *Дорофеев В.Ф.* Спонтанные мутации как фактор формообразования пшеницы // Вестник с.-х. науки. 1968. Т. 7. С. 16–26.
6. *Coffman F.A.* Supernumerary spikelets in *Mundum wheat* // J. Hered. 1924. V. 5. P. 187–192.
7. *Гончаров Н.П.* Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: ООО “Гео”, 2012. 523 с.
8. *Amagai Y., Martinek P., Watanabe N. et al.* Microsatellite mapping of genes for branched spike and soft glumes in *Triticum monococcum* L. // Genet. Resour. Crop Evol. 2014. V. 61. P. 465–471. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0050-9>
9. *Цицин Н.В.* Ветвистая озимая рожь // Отдаленная гибридизация. М.: Сельхозгиз, 1954. С. 313–322.
10. *Алиева А.Дж., Аминов Н.Х.* Влияние генома D пшеницы на проявление признака нового типа ветвистоколосости в гибридных популяциях линии 171ACS // Генетика. 2013. Т. 49. № 11. С. 1284–1291. <https://doi.org/10.7868/S0016675813110027>
11. *Мельник В.М., Козловская В.Ф., Пастухов Г.П. и др.* Изучение аллельных взаимоотношений у индуцированных мутантов яровой пшеницы // Актуальные вопросы генетики и селекции растений: Тез. докл. сиб. регион. конф. / Под ред. Шумного В.К., Калининой И.П. Новосибирск, 1980. 313 с.
12. *Мельник В.М., Пастухов Г.П.* Генетические исследования индуцированных мутантов яровой пшеницы // Химический мутагенез в повышении продуктивности сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1984. 270 с.
13. *Sharman B.C.* Branched head in wheat and wheat hybrids // Nature. 1944. V. 153. P. 497–498.
14. *Swaminathan M.S., Chopra V.L., Sastry G.R.K.* Expression and stability of an induced mutation for ear branching in bread wheat // Curr. Sci. 1966. V. 35. P. 91–92.
15. *Koric S.* Branching genes in *Triticum aestivum* // Proc. 4th Intern. Wheat Genetics Symp. / Eds Sears E.R., Sears L.M.S. Columbia, MO, USA, 1973. P. 283–288.
16. *Koric S.* Study of branched gene complex of *T. aestivum* ssp. *vulgare* and its significance for wheat breeding // J. Sci. Agric. Res. 1980. V. 142. P. 271–282.
17. *Li J., Wang Q., Wei H. et al.* SSR Mapping for locus conferring on the triple spikelet trait of the Tibetan triple-spikelet wheat (*Triticum aestivum* L. conv. *triple-tum*) // Triticeae Genomics Genet. 2011. V. 2. P. 1–6. <https://doi.org/10.5376/tgg.2011.02.0001>
18. *Pennell A.L., Halloran G.M.* Inheritance of supernumerary spikelets in wheat // Euphytica. 1983. V. 32. P. 767–776.
19. *Klindworth D.L., Williams N.D., Joppa L.R.* Inheritance of supernumerary spikelets in a tetraploid wheat cross // Genome. 1990. V. 33. P. 509–514.
20. *Martinek P.* Gene resources with non-standard spike morphology in wheat // Proc. 9th Intern. Wheat Genetics Symp. Saskatoon, Saskatchewan, Canada, 1998. V. 2. P. 286–288.
21. *Martinek P., Bednar J.* Changes of spike morphology (multirow spike – MRS, longglumes – LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding // Genetic Collections, isogenic and alloplasmic lines: Proc. Intern. Conf. Novosibirsk, Russia, 2001. P. 192–194.
22. *Sears E.R.* The aneuploids of common wheat. Columbia, MO, USA: Univ. Missouri, 1954. P. 3–58.
23. *Amagai Y., Aliyeva A.J., Aminov N.Kh. et al.* Microsatellite mapping of the genes for sham ramification and extra glume in spikelets of tetraploid wheat // Genet. Resour. Crop Evol. 2014. V. 61. P. 491–498. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0052-7>
24. *Amagai Y., Gawayed S., Martinek P. et al.* The third glume phenotype is associated with rachilla branching in the spikes of tetraploid wheat (*Triticum* L.) // Genet. Resour. Crop Evol. 2017. V. 64. P. 835–842. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0503-7>
25. *Bonnet O.T.* The development of the wheat spike // J. Agr. Res. 1936. V. 53. P. 445–451.
26. *Shitsukawa N., Kinjo H., Takumi S. et al.* Heterochronic development of the floret meristem determines grain number per spikelet in diploid, tetraploid and hexaploid wheats // Annals of Botany. 2009. V. 104. P. 243–251. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp129>
27. *Добровольская О.Б., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г. и др.* Изучение морфогенеза соцветия и выявление особенностей наследования признака “многоколосковость” у мутантной линии мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Онтогенез. 2014. Т. 45. С. 434–414. <https://doi.org/10.7868/S0475145014060032>
28. *Dobrovolskaya O., Pont C., Sibout R. et al.* FRIZZY PANICLE drives supernumerary spikelets in bread wheat (*T. aestivum* L.) // Plant Physiol. 2015. V. 167.

- P. 189–199.
<https://doi.org/10.1104/pp.114.250043>
29. Dobrovolskaya O.B., Amagai Y., Popova K.I. et al. Genes *WHEAT FRIZZY PANICLE* and *SHAMRAMIFICATION 2* independently regulate differentiation of floral meristems in wheat // *BMC Plant Biology*. 2017. V. 17. Suppl. 2. Article 252.
<https://doi.org/10.1186/s12870-017-1191-3>
 30. Komatsu M., Chujo A., Nagato Y. et al. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets // *Development*. 2003. V. 130. P. 3841–3850.
<https://doi.org/10.1242/dev.00564>
 31. Chuck G., Muszynski M., Kellogg E. et al. The control of spikelet meristem identity by the *branched silkless 1* gene in maize // *Science*. 2002. V. 298. P. 1238–1241.
<https://doi.org/10.1126/science.1076920>
 32. Derbyshire P., Byrne M.E. *MORE SPIKELETS1* is required for spikelet fate in the inflorescence of *Brachypodium distachyon* // *Plant Physiol*. 2013. V. 161. P. 1291–1302.
<https://doi.org/10.1104/PP.112.212340>
 33. Poursarebani N., Seidensticker T., Koppolu R. et al. The genetic basis of composite spike form in barley and “Miracle-Wheat” // *Genetics*. 2015. V. 201. P. 155–165.
<https://doi.org/10.1534/genetics.115.176628>
 34. Boden S.A., Cavanagh C., Cullis B.R. et al. *Ppd-1* is a key regulator of inflorescence architecture and paired spikelet development in wheat // *Nature Plants*. 2015. V. 1. Article 14016.
<https://doi.org/10.1038/nplants.2014.16>
 35. Peng Z.S., Yen C., Yang J.L. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelet in bread wheat // *Euphytica*. 1998. V. 103. P. 109–114.
<https://doi.org/10.1023/A:1018323310621>
 36. Klindworth D.L., Williams N.D., Joppa L.R. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelets in tetraploid wheat // *Genome*. 1990. V. 33. P. 515–520.
<https://doi.org/10.1139/g90-076>
 37. Klindworth D.L., Klindworth M.M., Williams N.D. Telosomic mapping of four genetic markers in durum wheat // *J. Hered.* 1997. V. 88. P. 229–232.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals>
 38. Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М. и др. Изучение ветвистости колоса у мутантных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 // Актуальные задачи селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений на современном этапе: Докл. и сообщ. IX генетико-селекционной школы. Новосибирск, 2005. С. 388–393.
 39. Sun D.F. Inheritance of genes controlling supernumerary spikelet in wheat line 51885 // *Euphytica*. 2009. V. 167. P. 173–179.
<https://doi.org/10.1007/s10681-008-9854-7>
 40. Muramatsu M. A presumed genetic system determining the number of spikelets per rachis node in the tribe Triticeae // *Breed. Sci.* 2009. V. 59. P. 617–620.
<https://doi.org/10.1270/jsbbs.59.617>
 41. Košner J., Foltýn J. Chromozomální poměry pšenice obecné (*Triticum aestivum* L.) s větvenatým klasem // *Sbor. ÚVTIZ, Genet. Šlecht.* 1989. V. 25. № 1. P. 11–17.
 42. Добровольская О.Б., Мартинек П., Адонина И.Г. и др. Влияние перестроек хромосом 2-й гомеологической группы на морфологию колоса мягкой пшеницы // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2014. Т. 18. № 4/1. С. 672–680.
<https://doi.org/10.7868/S0475145014060032>
 43. Haque M.A., Martinek P., Kobayashi S. et al. Microsatellite mapping of genes for semi-dwarfism and branched spike in *Triticum durum* Desf. var. *ramosobscurum* Jakubz. “Vetvistokoloskaya” // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012. V. 59. P. 831–837.
<https://doi.org/10.1007/s10722-011-9722-5>
 44. Dobrovolskaya O., Martinek P., Voylov A.V. et al. Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*) // *Theor. Appl. Genet.* 2009. V. 119. P. 867–874.
<https://doi.org/10.1007/s00122-009-1095-1>
 45. Echeverry-Solarte M., Kumar A., Kianian S. et al. Genome-wide genetic dissection of supernumerary spikelet and related traits in common wheat // *Plant Genet.* 2014. V. 7. P. 1–16.
<https://doi.org/10.3835/plantgenome2014.03.0013>
 46. Zhang R.Q., Hou F., Chen J. et al. Agronomic characterization and genetic analysis of the supernumerary spikelet in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) // *J. Integrative Agr.* 2017. V. 16. P. 1304–1311.
[https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61469-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61469-7)
 47. Benito C., Zaragoza C., Gallego F.J. et al. A map of rye chromosome 2R using isozyme and morphological markers // *Theor. Appl. Genet.* 1991. V. 82. P. 112–116.
 48. Castiglioni P., Pozzi C., Heun M. et al. An AFLP-based procedure for the efficient mapping of mutations and DNA probes in barley // *Genetics*. 1998. V. 149. P. 2039–2056.
 49. Rossini L., Vecchiotti A., Nicoloso L. et al. Candidate genes for barley mutants involved in plant architecture: an *in silico* approach // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 112. P. 1073–1085.
<https://doi.org/10.1007/s00122-006-0209-2>
 50. Rao N.N., Prasad K., Kumar P.R. Distinct regulatory role for *RFL*, the rice *LFY* homolog, in determining flowering time and plant architecture // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2008. V. 105. P. 3646–3651.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0709059105>
 51. Schnurbush T. Wheat and barley biology: Towards new frontiers // *J. Integr. Plant Biol.* 2019. V. 62. P. 198–203.
<https://doi.org/10.1111/jipb.12782>
 52. Dixon L.E., Cockram J.R., Mellers G. et al. *TEOSINTE BRANCHED 1* regulates inflorescence architecture and development in bread wheat (*Triticum aestivum*) // *Plant Cell*. 2018. V. 30. № 3. P. 563–581.
<https://doi.org/10.1105/tpc.17.00961>

Supernumerary Spikelet Wheats as Models for Studying Genetic Regulation of Inflorescence Development

O. B. Dobrovolskaya^{a, b, *}

^a*Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

^b*Federal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Genetic Resources,
Saint-Petersburg, 190000 Russia*

**e-mail: oxanad@bionet.nsc.ru*

Almost all wheat species have an unbranched spike. An exception is the tetraploid Revet-wheat *Triticum turgidum* L., whose branched-headed forms are widespread and have been known for about 2000 years. As for the other wheat species, supernumerary spikelet form are rare, and supernumerary spikelet/branched spikes are considered as non-standard morphotypes. N.I. Vavilov, as an example illustrating “The law of homologous series in variation”, mentioned the branched inflorescence trait, characteristic not only for different wheat and rye varieties, but also for many other genera with spike or panicle inflorescence. Studies of the genetic factors that underlie the formation of the supernumerary spikelet/branching trait and investigation of the features of the inflorescence development of non-standard branched wheat forms allowed to show the genetic nature of the parallel hereditary variation of this trait. At the same time, it was found that the group of supernumerary spikelet/branched-spike lines is heterogeneous, and various genetic mechanisms may underlie the formation of spike branching. This review presents a retrospective of scientific studies of the development of supernumerary spikelet wheats, genetic investigations of supernumerary spikelet/branched-spike traits, and demonstrates the results of research of the genetic regulation of cereal inflorescence morphogenesis using supernumerary spikelet lines as models.

Keywords: homologous series in variation, inflorescence, spike, spike branching, supernumerary spikelets, morphogenesis.