Euro-Lightning-susceptible sterile female lines Skh503A, Skh1006A and Skh1002A were used as testers in crossings. All the experiments were carried out by conventional methods. The data were statistically processed, as BA Dosporekhov and P. Litun described.

Results and discussion. Analysis of the GCA effects on 1000-grain weight, oil content in achenes and yield capacity made it possible to identify accessions with high GCA levels among the 12 Euro-Lightning-resistant lines-pollen fertility restorers.

Based on the results of the 2015–2017 analysis of the GCA effects on 1000-grain weight, oil content and yield capacity, Euro-Lightning-resistant lines - pollen fertility restorers Kh276V, H85V, H87V, H86V and H82V were distinguished. They were characterized by high GCA for yield capacity, oil content and 1000-grain weight.

Conclusions. The GCA levels in Euro-Lightning-resistant sunflower lines – pollen fertility restorers were determined. The accessions were ranked by the breeding value.

The breeding-valuable lines Kh276V, H85V, H87V, H86V, H82V with high GCA for a set complex of traits (1000-grain weight, oil content and yield capacity in combination with resistance to herbicide Euro-Lightning) were identified. Lines H85V and Kh276V were involved in new breeding programs to create Euro-Lightning-resistant high-heterosis sunflower hybrids. From line Kh276V, F_1 sunflower hybrids ((Skh808A/1002B)//Kh276V, Skh503A/Kh276V, S2122A/Kh276V) giving high yields in the preliminary and competitive trials were obtained.

Key words: *line - pollen fertility restorer, general combining ability (GCA), breeding-valuable line, imidazolinone herbicide, resistance*

УДК 633.11:633.14:631.527 DOI:10.30835/2413-7510.2018.134368

БАГАТОКВІТКОВІСТЬ ЗЕРНОВИХ КОЛОСОВИХ КУЛЬТУР – ІСТОРІЯ ТА СТАН ВИВЧЕННЯ

Стариченко В.М., Губа І.І., Коберник Н.І.
ННЦ Інститут землеробства НААН, Україна

У зернових колосових культур основним елементом структури урожаю є продуктивність колосу, яка залежить від кількості колосків, зернин та маси зернини. Цей огляд присвячено вивченню стану проблеми в Україні, в світі та пошуку джерел і можливостей інтродукції багатоквітковості в геном м‘якої пшениці та жита. Огляд включає короткий екскурс в історію вивчення багатоквітковості, особливості органогенезу гіллястих форм зернових злаків та основні відомі на даний час знання про генетику формування колосу.

Протягом останніх десяти років у світі значно збільшилася кількість робіт із вивчення багатоквітковості зернових культур із використанням методів молекулярної генетики. Знайдено достатню кількість мутантних форм та ландрас пшениці, які підтверджують можливість існування генетично детермінованої багатоквітковості.

Ключові слова: *багатоквітковість зернових культур, розгалужений колос, селекція, генетика багатоквітковості, багатозерність*

У зернових колосових культур основним елементом структури врожаю є продуктивність колосу, або маса зерна з колосу. На цей показник впливають інші елементи продуктивності, такі як довжина колосу, щільність колосу, число колосків в колосі, число зерен в колосі, маса 1000 зерен. Як правило, максимальна кількість зерен формується у колосках у середній частині колоса, а на верхівці й в основі колосу в колосках по дві зернівки. Вважається, що 25–35 зерен у колосі можуть забезпечити врожайність до 3,0–5,0 т/га. При збіль-

© В.М. Стариченко, І.І. Губа, Н.І. Коберник. 2018.
ISSN 1026-9959. Селекція і насінництво. 2018. Випуск 113.

шенні до 70 зернівок в одному колосі можна подвоїти продуктивність рослин. Деякі дослідники вважають, що використання у схрещуваннях унікальних форм, які мають більше число колосків, квіток та зерен, може бути одним із шляхів підвищення врожайності пшениці.

У наших дослідах отримання врожайності пшениці м‘якої понад 8 т/га було можливим тільки за наявності повноцінних чотирьохзерних колосків у колосі, а понад 10 т/га – за наявності п‘ятої зернини у середній або нижній частині колосу, тоді як при нижчій урожайності того ж сорту стандартними є трьохзерні колоски. У жита озимого звичайний колосок містить дві зернини, проте нові сорти ННЦ Інститут землеробства НААН містять трьохзерні колоски, а деякі нові селекційні номери – в основному чотирьохзерні колоски в колосі. Виникла ідея про створення селекційного матеріалу з генетично закріпленою багатозерністю (для жита – 4–5 зерен у колоску, для м‘якої пшениці – 5–6 зерен) та високою пенетрантністю цієї ознаки. Цей огляд присвячено вивченню стану проблеми в Україні, у світі та пошуку джерел і можливостей інтродукції багатоквітковості в геном м‘якої пшениці та жита.

Особливості органогенезу гіллястих форм зернових злаків. Нормальний життєвий цикл озимих культур, як і всіх вищих рослин, складається із ряду періодів, що характеризуються якісними змінами біохімічних реакцій, фізіологічних функцій і органоутворюючих процесів. У розвитку рослин можна виділити два основних періоди: формування вегетативних органів і органів розмноження – плодів і насіння. Особливості будови суцвіття зернових злаків визначають важливі господарські ознаки цих культур, впливають на продуктивність. Суцвіття пшениці та жита – колос. Вісь колоса складається із члеників, на верхній частині кожного з яких в уступах колосового стрижня розміщено по одному сидячому колоску. Колосок – унікальна структура, характерна тільки для злаків, являє собою редуковану гілку, на якій розміщено квітки [1]. Двостатеві квітки розміщено на вісі колосу і захищено квітковими лусками. Кількість колосків в уступі колоскового стрижня є однією з ключових таксономічних характеристик триби Triticeae [2].

М‘яка пшениця *Triticum aestivum* (2n = 6X = 42, AABBDD) відображає різні морфологічні ознаки, які утворено через кількість і будову хромосом у процесі еволюції та природного добору, забезпечуючи виключно багатий генетичний ресурс для поліпшення пшениці. Проте, незважаючи на кількість хромосом, урожай зерна пшениці типового сорту складається із трьох компонентів: колосів на рослину, зернин на колос і маси зерна; кількість зернин на рослину може бути розділена на два субкомпоненти: колосків на колос та зернин із колоска. Зростання будь-якого з цих компонентів буде прямо впливати на врожай зерна. Один колос утворюється на верхівці головного стебла і кожного фертильного підгону у нормального сорту пшениці, ті підгони, які не продукують колосу, є стерильними [3]. Головне стебло та пагони підгонів знаходяться на одному і тому ж неподовженому базальному міжвузлі нижче рівня ґрунту [4]. Стебла підгонів не розвиваються із пазушних бруньок у пазухах листків над поверхнею ґрунту, і такі пазушні бруньки не розвиваються, а відмирають внаслідок гіпоплазії [5].

У м‘якої пшениці розвивається по одному колоску на уступі і поява додаткових, або багаточисельних, колосків спостерігається дуже рідко [6]. Колос звичайного сорту пшениці містить приблизно 15–25 колосків [7]. М‘яка пшениця має багатоквіткові колоски, що мають по 3–5 квіток. Меристема пшеничного колоска диференціюється до 12 примордіальних квіток, але більшість з них не досягають стадії зрілості для запилення [8], після розвитку перших 2–4 квіток інші, вище розташовані квітки перестають рости. Але описано сорти і лінії м‘якої пшениці, що мають до 5–6 фертильних квіток у колоску.

Колоси пшениці з додатковими колосками на уступах, незалежно від того, де і як вони розміщені, часто називають гіллястими, а колоси стандартного типу з одним колоском в уступі – простими. Репродуктивний колос розвивається як кінцева меристема, а потім диференціюється в квіткову меристему. Однак, якщо квіткова меристема розвивається у вигляді бічних колосків замість суцвіття, утворюється розгалужений колос. Розгалужений колос у пшениці було виявлено майже ще століття тому (Percival, 1921, цитовано у [9]), і цю рису було зареєстровано в тетраплоїдних видів, включаючи *T. turgidum,* та інших гіллястколосих пшеницях *T. dioccum, T. polonicum, T. dicoccum* і *T. vulgare* [10]. Розгалуже-

ні колоси можна розділити на три типи: подвійні колоски, розташовані вертикально або горизонтально в одному вузлі (Sears E.R., 1954, цитовано у [9]), потрійні колоски, що знаходяться на одному вузлі колосового стержня, подібного до шестирядного ячменю [11], і численні колоски, утворені на одному вузлі колосового стержня, що називається «множинні колоски» («multirow spike», MRS) у пшениці, подібна картина у жита класифікується як «монстрозум» [6,12]. Існує певна плутанина щодо типів багатоколоскових колосів, обумовлена наявністю «гетеро-розгалужених» типів. Інші терміни, такі як «короткі розгалужені колоски», «довгі розгалужені колоски» [13] та чотирирядні колоски [14] також використовуються для розрізнення типів багатоколоскових колосів.

П. Мартінек і Ж. Беднар (2001, цитовано у [15]) запропонували класифікувати колоси з нестандартним морфотипом, включаючи багатоколоскові, з урахуванням особливостей розміщення колосків. Багаторядний колос *MRS* (*multirow spike*) характеризується розвитком кластеру сидячих колосків на одному уступі, морфотипи *HS* (*horizontal spikelets*) і *VS* (*vertical spikelets*) мають два сидячих колоски, які розміщуються поряд по горизонталі (*HS)* та вертикалі (*VS)*. Крім того, додаткові колоски можуть формуватися на подовженій осі колоска або на гілці (тип *GB*, *genuine branching*). Тип *GB* нагадує гіллястий колос тетраплоїдної пшениці *T. turgidum* convar. *compositum.* На відміну від гексаплоїдної пшениці, гіллясті форми тетраплоїдної пшениці *T. turgidum* (AABB) є широко розповсюдженими. В.Ф. Дорофеєв (1979, цитовано у [15]) описав більше 20 гіллястих різновидів *T. turgidum*, ареал розповсюдження яких співпадає з ареалом *T. turgidum* з простим колосом. Гіллясті форми *T. turgidum* є природними мутантами. Гіллясті форми твердої пшениці *T. durum*, за даними В.Ф. Дорофеєва, зустрічаються рідко.

Рослини пшениці не мають бічної меристеми, яка формує будь-які розгалужені пагони або колоси. Проте повідомлено про мутантні форми з двома новими ознаками пагона та колосу, які було отримано з латеральної меристеми у м‘якої пшениці. Одна з них – це множинні пагони, які розвивалися з піхвових зародків у пазухах листків на подовженому міжвузлі головного стебла. Інша ознака – множинні колоси, які було згенеровано з меристеми колосків у колосі. Крім того, множинні колоски було знайдено на уступі колосового стержня тієї ж рослини, яка мала множинні пагони та колоси. Всі ці множинні пагони, колоси та колоски, знайдені на суперрослині пшениці, мають нормальну плодючість і насіння, що відображає величезний потенціал врожайності хлібопекарської пшениці [9].

У роботі А.К. Федорова [16] показано, що утворення колоскових горбиків відбувається не одночасно з світловою стадією чи в процесі її проходження, а після закінчення її при наявності відповідних зовнішніх умов. Сам процес формування відбувається не протягом проходження світлової стадії, а на базі якісних змін, що відбулися в точці росту в період проходження рослинами світлової стадії. Після закінчення обох стадій (яровизації та світлової) за наявності відповідних умов починається диференціація конуса наростання. Тому процес формування суцвіття у злаків складається із ряду послідовних етапів.

Довгий день прискорює розвиток колосу і квіток та позеленіння рослин, а також експресію генів, які відповідають за фотосинтез, фотопротекцію та метаболізм вуглеводнів. Ці зміни стартують, коли колос знаходиться в середовищі збідненого світла, створеного навколишніми листовими пластинами. Ділення клітин припиняється в тканинах дистального суцвіття, які переривали їх нормальний прогресивний розвиток та ініціювали автофагію, зменшуючи тим самим кількість фертильних квіток під час запилення. Значне зниження експресії генів, що беруть участь у проліферації клітин, зниження рівнів розчинних вуглеводів, а також збільшення експресії генів, що беруть участь у запрограмованій загибелі клітин, супроводжувалось анатомічними ознаками загибелі клітин, і ці ефекти були сильнішими і при довгому дні. Онтогенетично створене цукрове голодування спричиняє автофагію квіток, довгий день активізує ці процеси в зв'язку зі збільшенням споживання вуглеводів, викликаним прискореним розвитком рослин [8].

У жита витягування точки росту може спостерігатися і до закінчення обох стадій розвитку. Але в цьому випадку спостерігають лише зачатки покривних листочків. Після закінчення обох стадій за сприятливих умов по всій довжині конуса наростання утворюють-

ся колоскові горбики (зачатки гілок другого порядку). В разі відсутності умов для проходження стадій розвитку конус наростання сильно видовжується, даючи листкові горбики. Це в подальшому може позначитися на довжині колосу. За весняного посіву жита озимого спостерігалося видовження колосу в два рази (до 80 колосків). У жита, так само як у пшениці, із зачатків гілок другого порядку формується колосок. При подальшій диференціації в колоску утворюється до 11 зачаткових квіток. У подальшому в колоску жита зазвичай отримують розвиток перші дві квітки [16].

Гілляста пшениця *T. turgidum* за звичайних умов має диференціацію конуса наростання на 7–10 день пізніше ярої пшениці Лютесценс 62, при цьому формує колоскові горбики, маючи велику листову поверхню (36,8 см^2 до п‘яти листків) порівняно зі стандартом (16,4 см^2). Таким чином, гілляста пшениця формує колос у більш сприятливих умовах постачання пластичними речовинами. Подальші спостереження за розвитком зачаткового колосу у гіллястої пшениці показали, що у неї із зачатків гілок другого порядку утворюється боковий колос, а колоски утворюються із зачатків гілок третього порядку. В результаті цього замість квіток утворюються колоски з декількома квітками. Колос стає складним за рахунок багаторазового повторення одного і того ж процесу розгалуження [16].

Генотипи ярої гіллястої пшениці (*T. turgidum* L.*)* з розгалуженим колосом періодично пропагуються, як такі, що мають дуже високу врожайність. Ці пшениці, як правило, мають низьку здатність до кущіння і для досягнення максимальної врожайності зерна потребують більшої густоти рослин. За даними P. Hucl та B.J. Fowler [17] у середньому за експериментами сорти *T. turgidum L* мали на 45 % нижчу врожайність, ніж сорти звичайної м‘якої ярої пшениці.

А.К. Федоров вважав, що шляхом затримки подальшої диференціації та збільшення постачання пластичних речовин на другому формуючому етапі утворення суцвіття можна примусити злакові рослини зі звичайним колосом давати гіллясті. В істинність цієї думки він більше повірив, спостерігаючи розвиток волоті у вівса. На перших етапах розвитку конус наростання вівса мало чим відрізняється від рослин з простим колосом. Але у вівса утворюється в 2–3 рази менше зачаткових гілок другого порядку, ніж у ярої пшениці, за площі листової поверхні 16,8 см^2, приблизно рівній ярій пшениці чи навіть більшій. Це забезпечує велику кількість пластичних речовин, які припадають на кожний зачаток гілок другого порядку. Можливо, тому у вівса в звичайних умовах диференціація затримується та спостерігається багаторазове розгалуження (гілкування), причому в нижній частині волоті утворення колосків частіше відбувається із зачатків гілок четвертого порядку. Для перевірки овес піддавали умовам, що пришвидшують диференціацію (безперервне освітлення і підвищена температура) та зменшення припливу пластичних речовин (слабке освітлення менше 1000 люкс). У результаті у вівса відбувалося утворення колосків із зачатків гілок другого порядку, як у звичайного колосу. Цей дослід показав, що умовою багаторазового гілкування на другому формуючому етапі є значний приплив пластичних речовин та затримка диференціації. Це ще раз підтверджувало можливість спрямованого отримання гіллястих колосів у рослин зі звичайним колосом [16].

Щоб затримати подальшу диференціацію конуса наростання на другому формуючому етапі (V етап органогенезу) та викликати утворення колосків із зачатків гілок третього порядку, рослинам створювали умови короткого дня (8 год.), починаючи з появи колоскових горбиків протягом 12–20 діб.

У цьому випадку, спостерігаючи ембріональний розвиток колосу, відмічали, що утворення горбиків квіток не відбувається, а йде ріст зачатків гілок третього порядку, які запоковують колосок. У цих умовах утворювалося гілляste колосся у звичайного (двохквіткового) жита. Були і колоси, які мали до 12 бокових гілок.

Було вже відмічено, що гілляста пшениця починає формувати колос, маючи в два рази більшу листкову поверхню, ніж звичайна пшениця. Це ймовірно забезпечує значний приплив пластичних речовин до формуючого колосу і приводить до багаторазового гілкування на другому етапі. Тому за третього способу отримання гіллястих колосів із звичайного жита була спроба створити у рослин більшу листкову поверхню до моменту диференціації колосу, ніж за звичайних умов. З цією метою протягом двох років висівали недоя-

ровизоване жито в червні, щоб формування колосу почалося в кінці серпня. Деякі зміни типу живлення рослин сприяли утворенню гіллястого колосся. За цього методу отримували досить крупне гіллясте колосся [16].

Проблемі збільшення числа колосків у колосі зернових культур у 50-х роках приділяли значну увага. Багато дослідно-наукових установ працювали над дослідженням ознаки гіллястоколосості жита [12, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25].

За внутрішньовидовою ботанічною класифікацією жита озимого В.Д. Кобилянський [12] розрізняє чотири форми колосу жита озимого – типово-житня, тобто звичайна (var. *vulgare* Koern.), гіллясто-лопастна або гілляста (var. *compositum* Lam.), їжаківка (var. *monstrosum* Koern.) та пшенична (var. *triticiiforme* Kobyl.). Різновиди за представленою класифікацією представляють собою таксономічні одиниці з відповідними успадкованими ознаками, що добре ідентифікуються за різних умов вирощування.

Типова форма колосу є найбільш поширеною і культивованою. Зазвичай це двохквітковий тип колосу. Кожний колосок складається із двох вузьких колоскових лусочок з розташованими між ними квітками. Культурне жито характеризується ланцетними чи ромбічними лусочками. Хоча в зачатковому колосі жита закладається 5–6 квіток, але розвивається зазвичай дві, рідко три і дуже рідко чотири квітки, а інші атрофуються. Дві нижні квітки сидячі, прикріплені до виступу колосового стержня своєю основою, якщо присутня третя квітка, то вона зазвичай знаходиться між двома іншими на довгій ніжці. Це говорить про те, що типова форма колосу може мати також різну кількість квіток у колоску колоса (від двох і більше).

Дуже рідко зустрічаються рослини, у яких всі три квітки сидячі, як у пшениці, близькі за розвитком і розміром. Ці форми жита отримали назву «*ефес*», що пішло від перших букв *f* та *s* латинських слів *flos* – квітка і *sessilis* – сидячий. Дослідженнями В.Д. Кобилянського встановлено, що відсутність ніжки третьої квітки, тобто сидяче положення, контролюється одним рецесивним геном *fs*. Визначення генетичного контролю цієї ознаки дозволяє передати її будь-якому сорту, що має колосся з трьохквітковими колосками, у яких третя квітка добре розвинена, але прикріплена на довгій ніжці.

Неодноразово було виділено та описано поряд зі звичайним двохквітковим типом колосу, що притаманний культурному житу, видозмінені типи колосу в жита, такі як *compositum* і *monstrosum* [26].

Гіллястий різновид (var. *compositum* Lam.) характеризується тим, що на основі колосового стрижня формуються розгалужені гілочки, при цьому кожна така «гілочка» представляє собою маленький колос, який має декілька уступів, які усаджені колосками, що утворюють гіллястий колос. Рослини з колосом такого типу найчастіше мають і деяку кількість не гіллястих, тобто звичайних колосків. У поколіннях від перезапилення рослин з такими колосками спостерігається розчеплення – рослини з колосами звичайного типу та колоссям *compositum* та *monstrosum.*

Присутні і неуспадковувані модифікації форм колосів жита за рахунок надмірного живлення рослин у період кущіння, тобто ознака такої гіллястості колосків не успадковується.

Колоси різновиду *monstrosum* Koern. (їжаківка) розвиваються на всіх стеблах рослин, які мають цю ознаку. Ці колоски також є гіллястими.

Гілочки мають дуже зближені уступи, на кожному з яких розвивається багато колосків з додатковими колосковими чи квітковими лусочками. Всі суцвіття гілчастого колоса мають набагато більше колосків і квіток у порівнянні з двохквітковим типом. Зазвичай такі колоски частково або повністю можуть бути стерильними і містять лише недорозвинені лусочки. Такі форми колоса успадковуються і контролюються одним рецесивним геном [27].

Гіллястоколосі форми типу *monstrosum* виділили і описали С.І. Жегалов (1930), М.В. Цицин (1954) та Й. Нечас (1961) (цитовано у [26]).

Зустрічаються рослини з пшеничним різновидом форми колоса (var. *triticiiforme* Kobyl.) [12]. Такі рослини дуже нагадують пшеницю та близькі до неї за кольором, розвитком і розміром. У такого колоса усі елементи колоскового стержня, колосків і квіток укорочені. Пшеничний тип колоса успадковується і контролюється одним рецесивним геном. Ця форма колоса тісно зчеплена з ознакою короткостеблості та дрібнозерності.

Також було досліджено явище пенетрантності за розщеплення ознак у залежності від умов середовища. Шляхом селекції можна отримувати лінії із заданим рівнем пенетрантності. Середній рівень сили фенотипового прояву залежить також від умов середовища [28].

Перші прояви гіллястоколосих форм жита було знайдено серед рослин, зібраних у другій половині 19 ст. ботаніком В.В. Монтрезором, було виявлено представники видів *Secale cereale* L. та *Triticum vulgare* L. з розгалуженими, що набувають вигляді волоті, колосами [18, 19].

Перезапилення різних за своїми якостями і ознаками рослин, які мають різко виражену ознаку гіллястості колоса, сприяє отриманню в наступному поколінні більшого відсотка рослин зі спадково закріпленою ознакою гіллястості. При цьому в загущених рядках змінюється величина колосу, але не змінюється гіллястість (розгалуженість), хоча при цьому змінюється характер розгалуження та архітектура колосу [22].

Було відмічено розгалуження колосків у ячменю, причому типи гілкування були різними. В одних колосів гілкування було у початковій формі гілочок від одної до трьох, зерен в гілочці 2–3 шт., розгалуження з другого колоска; в інших гілочки також з другого колоска, але по одній, і значно більше колосків у гілочці – 5 шт.; у третьому випадку гілочка – з четвертого колоску одна, число колосків у колосі – 6. За довжиною колос довший, ніж звичайний або такий же. Число зерен у розгалуженому колосі 30–35, а у звичайному – 23 [29].

Основною відмінністю гіллястих колосів від колосів типу їжаківка є та, що у першого типу бокові гілки порівняно довгі, досягають 3–5 см і складаються із 7–15 члеників; при цьому в нижній і середній частині колосу бокові гілки довгі, у верхній же частині – короткі чи взагалі відсутні. У колосся типу їжаківка бокові гілки колосу значно коротші, довжина їх сягає лише 1–2 см, і вони мають тільки 3–5 члеників [22].

Одним із недоліків гіллястої форми жита є його дрібнозерність. У 50–60-х роках минулого сторіччя дослідники гіллястої форми жита академік М.В. Цицин та М.А. Махалін [30] намагалися зробити цю форму більш продуктивною та рентабельною. Використовуючи метод поліплоїдії, в результаті обробки насіння гіллястого жита колхіцином було отримано новий вид гіллястого поліплоїдного жита озимого (2n=28). Маса 1000 зерен у отриманої форми поліплоїдної форми гіллястоколосого жита в середньому становила 30 г проти 20 г у диплоїдної форми. Ряд рослин поліплоїдного жита мав масу 1000 зерен 32–34 г, отримана поліплоїдна форма гіллястого жита мала абсолютну масу зерна в середньому на 50–60 % вищу, ніж вихідна форма. Однак озерненість отриманого поліплоїдного жита була не досить високою: середня озерненість у поліплоїдного жита була 45–50 зерен з колосу, хоча були і окремі рослини з озерненістю до 70–80 зерен.

Генетика багатозерності. Формування на уступах додаткових колосків генетично детерміновано [6, 10, 2]. Ступінь прояву ознаки залежить від впливу навколишнього середовища [2]. Використовуючи багатоквіткову лінію Skle 123-09, колосок якої має п‘ять, іноді шість фертильних квіток у колосі, встановили, що у цієї лінії кількість зерен колосу і озерненість достовірно вища, ніж у комерційних сортів, прояв багатоквітковості залежить як від умов вегетації, так і від генотипу. Таким чином, автори стверджують, що багатоквітковість, або багатозерність у пшениці м‘якої є генетично обумовленою ознакою, з якою можливо вести селекційну роботу [31, 32].

Оскільки колос пшениці є важливим репродуктивним органом, багато досліджень демонструють, що структура морфології колоса (наприклад, довжина колоса) позитивно корелюють з урожайністю зерна [33] та компонентами врожайності (маса 1000 насінин) [34]. Отже, гени чи локуси кількісних ознак (QTL), що асоціюються з морфологією колоса, представляють інтерес для селекційних цілей [35]. *Q, C*, та *S* – це три добре відомі локуси морфологічних ознак колоса пшениці, які було залучено під час доместикації [36]. Локус *Q* спричиняє плейотропний ефект на значну кількість ознак, включаючи висоту рослин, довжину колоса та ламкість колоса [37]. Локус*C*впливає на морфологію колоса, розмір, форму та кількість насінин, тоді як локус *S*визначає, чи буде мати колос круглі зерна та квіткові луски [38, 39]. Проте різні морфологічні ознаки колоса сучасних сортів навряд чи спричи-

нено цими трьома головними генами. Faris та ін.[40] стверджують, що зразки м‘якої пшениці мають універсальний генотип *QcS.* Коли замінили природну хромосому 2А твердої пшениці *T. durum* на 2Ахромосому*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*, отримали короткий, компактний колос з меншою кількістю колосків на колос порівняно з сортом *T. durum*. Молекулярне картування та QTL-аналіз цих ознак у гомозиготно-рекомбінантних популяціях, отриманих від схрещування сорту твердої пшениці на 2А-хромосомно-заміщену лінію вказували, що кількість колосків на колос та довжина колоса контрольовані пов‘язаними, але різними локусами на довгому плечі хромосоми 2А. QTL, що пояснює більшу частину варіабельності компактності колоса, співпала з QTL для довжини колоса. Порівняльне картування показало, що QTL кількості колосків на колос перекривається раніше картованим QTL сприйнятливості до фузаріозу колосу. Гени, що детермінують довжину колосу, не були ортологічними генам *sog* чи *C*, які відомі як відповідальні за компактний колос у диплоїдної та гексаплоїдної пшениці відповідно. Картування та секвенс показали, що гени, які контролюють довжину колосу та компактність, отримані від дикої полби, можуть бути ортологічні до гену ячменю *Cly1/Zeo*, які мають плейотропний ефект на клейстогамію, час цвітіння та довжину міжвузлів колосового стрижня [40]. Три групи генів, яровизації (*Vrn*), фотоперіоду (*Ppd*), та ранньостиглості *per-se* (*Eps*), які контролюють тривалість життєвого циклу пшениці, є важливими для морозостійкості, часу колосіння та компонентів урожайності [41]. Алелі нечутливості до яровизації *Vrn-1* (*Vrn-A1, Vrn-B1*, та *Vrn-D1*) скорочують як вегетативну, так і генеративну стадії і мають опосередкований вплив на морфологічні ознаки колоса [42]. Алелі нечутливості до фотоперіоду *Ppd-1* (*Ppd-A1a, Ppd-B1a* та *Ppd-D1a*) прискорюють час утворення термінального колоска, а отже зменшують кількість колосків [43]. У порівнянні з генами *Vrn* та *Ppd*, гени *Eps* спричиняють менш помітний ефект на тривалість життєвого циклу, але також впливають на розвиток колоса. Ген *Eps-A^m1* з диплоїдної пшениці *T. monococcum* контролює час колосіння, розвиток колоса та кількість колосків [44].

Надаючи нечутливість до специфічних видів рослинних гормонів, гени карликовості чи редукції висоти (*Rht*) можуть збільшувати врожайність зерна і завжди впливають на морфологію колоса у пшениці. *Rht-B1, Rht-D1* та *Rht8* – це три найпоширеніших гени у світі. *Rht-B1* та *Rht-D1* – гени нечутливості до гібереліну (GAs), спричиняють глибоку дію на ріст стебла та накопичення сухої речовини у вегетативній масі, проте не впливають прямо на кількість колосків та насінин [45]. У порівнянні з високими рослинами, напівкарлики мають більшу порцію асимілятів для розвитку колосу, як результат покращується фертильність колосків та збільшується кількість зернин на колос [45, 46]. *Rht8* є геном нечутливості до брасіностероїдів (*BRs*), локалізований на хромосомі 2DS [47]. Лінії, що несуть алелі напівкарликовості (*Rht8c*), мали вкорочений колос зі стабільною кількістю колосків, як результат напівкомпактного колоса [48]. Більше того, збіг QTL дозволяє чітко зрозуміти генетичний зв‘язок між висотою рослин та морфологічними ознаками колосу.

Ген рису *MOC1* – один з ортологічних генів регуляції ініціації аксіальної меристеми. *TaMOC1*, типовий протеїн, локалізований в ядрі, з можливостями активації транскрипції, може бути залучено до розвитку колосу пшениці. *TaMOC1-7A HapH*, відомий гаплотип, який з‘явився як результат поліплоїдизації пшениці, може мати позитивний вплив на кількість колосків у колосі [49].

Форми з гіллястим колосом нерідко з‘являються при схрещуваннях м‘якої пшениці з іншими видами в результаті дії мутагенами (Мельник В.М., 1984, цитовано у [15]). На появу додаткових колосків у колосі може впливати анеуплоїдія. Е. Сірс (E.R. Sears, 1954, цитовано у [15]) описав явище редуплікації колосків у нуллісомиків 2А і 2D м‘якої пшениці сорту Чайниз Спрінг. У м‘якої пшениці гени, відповідальні за генетичний контроль ознаки багатоквітковості, локалізовано в хромосомах 2DS [15] та 2AS [50].

З допомогою сучасних методів аналізу каріотипів рослин С-забарвлення, FISH охарактеризовано чотири генетично незалежні лінії м‘якої пшениці зі зміненою морфологією колосу, пов‘язаною з розвитком додаткових колосків на уступах колосового стрижня (багатокослосковістю). Виявлено, що три лінії несуть перебудови хромосом другої гомеологі-

чної групи: заміщення хромосоми 2D, термінальну та інтерстеціальну делеції. За допомогою мікросателітного налізу було визначено місцезнаходження точок розриву делецій на хромосомах 2D. Виявлено, що місцезнаходження делецій на генетичних картах хромосом 2D співпадає з місцезнаходженням гена *Mrs1,* мутація якого викликає розвиток множинних колосків на уступі. Оцінка фенотипів колосу багатоколоскових ліній з делеціями і серії ліній з делеціями хромосом 2A, 2B, 2D, отриманих на основі сорту м'якої пшениці Чайниз Спрінг, показала, що делеції хромосом другої гомеологічної групи можуть спричиняти зміну морфології колосу м'якої пшениці, утворенню додаткових колосків на уступах, зміні довжини і щільності колоса [15].

Локуси, що відповідають за багаторядний колос або MRS у пшениці, і *monstrosum* у жита, було нанесено на карту за допомогою генотипування популяції F_2 мікросателітними маркерами. Обидві ознаки, MRS і *monstrosum*, контролюються рецесивним алелем в одному локусі. *Mrs1* локус знаходиться на хромосомі 2DS, косегрегований з мікросателітним локусом *Xwmc453*. Розміщення фланкуючого мікросателітного локусу в хромосомній делеції2DS-5 (FL 0.47-1.0) визначило фізичне місце розташування *Mrs1* у дистальній половині плеча хромосоми 2DS, у межах багатої генами області 2S0.8. Локус *Mo1* картовано близько 10 сМ від центромери хромосоми плеча 2RS. Аналогічний ефект на фенотип локусів *Mo1* і *Mrs1*, разом з їх присутністю в регіонах збереженої синтенії, дозволяє припустити, що вони також можуть бути членами ортологічних наборів генів Triticeae, що регулюють розгалуження колоса. Практичним значенням MRS є те, що при цьому продукується більше колосків на колосі і тим самим збільшується потенціал урожайності пшениці [6].

Нову форму пшениці з розгалуженим колосом синтезували шляхом схрещування комплексної лінії пшениці 171ACS {[(*T. durum* Desf. × *Ae. tauschii* Coss.) × *S. cereale* L. ssp. *segetale* Zhuk.] × *T. aestivum* L. Chinese Spring} (2*n* = 6x = 42, AABBDD) і сорту твердої пшениці *T. durum* Bereketli-95 (2*n* = 4x = 28, AABB). Ця форма розгалуженого колосу значно відрізняється від інших форм, відомих досі. Надалі на основі цих рослин було створено лінії з розгалуженим колосом. Це дослідження було спрямовано на створення ізольованих популяцій від реципрокних (F_1–F_3) і зворотних (BC_1F_1–BC_1F_3) схрещувань між однією з таких ліній – 166-Schakheli (2n = 4x = 28, AABB) і тетраплоїдних видів пшениці (*T. polonicum* L., *T. turanicum* Jakubz., *T. durum* Desf.) для виявлення характеру успадкування цієї ознаки і вивчення характеру мейозу у потомстві при реципрокних (F_1, F_2) і зворотних схрещуваннях (BC_1F_1). Результати показали, що ця ознака контролюється одним рецесивним геном, не дивлячись на певні неправильності згідно закону Менделя в F_2 і не залежить від дози гена, тобто кількості хромосом [51].

Один QTL продуктивності рослини було ідентифіковано за допомогою маркерів RFLP на короткому плечі хромосом пшениці 4A, він був ідентичний QTL, що контролює кількість колосків у колосі і масу зерна з колоса. У цих QTL агрономічних ознак алелю з Kanto 107 сприяли більш ранньому колосінню, зменшенню висоти і збільшенню врожайності [52].

Локуси, відповідальні за гіллястий колос у гіллястоколосого мутанта *T. Monococcum* L. (2n = 2x = 14, геном *AmAm*) і м'які лусочки в *T. sinskajae* Filat. et Kurkiev (2n = 2x = 14, геном *AmAm*), було нанесено на карту за допомогою генотипування популяції F_2 з використанням мікросателітних маркерів. Фенотиповий аналіз у схрещуваннях *T. sinskajae* PI 418587 / гіллястоколосий мутант KT3-24 підтвердив, що обидві ознаки перебували під контролем рецесивного алеля в одному локусі, вони зчеплені на відстані 26,6 сМ. Локус розгалуженого колосу у *T. monococcum (bhm)* розташовано на хромосомі 2AmS і маркер *Xgwm122* фланкував ген *bhm* дистально. Локус м'якої луски у *T. sinskajae* був алельним до локусу м'якої луски (*sog*) в mm09, мутанта *T. monococcum* з м'якою лускою. Локус *sog* пов'язано з *Xwmc644* дистально. У гібридів F_2 *T. monococcum* № 252 / PI 418587 і *T. monococcum* KT 3-21 / PI 418587, *sog* пов'язано з *Xgwm71*. Ген *fg*, який визначає несправжню луску, також локалізовано на хромосомі 2AmS. Рекомбінація між *sog* і *fg* (1,6 сМ) спостерігалася у гібрида F2 KT 3-21 / PI 418587 [53].

Інші автори досліджували успадкування нового типу розгалужених колосів у гібридних популяціях F_1–F_3. Лінію 171ACS (AABBDD, 2n = 6x = 42) було схрещено з тетра-

(AABB і AAGG, 2n = 4x = 28) та октоплоїдними (AAAABBGG, 2n = 8x = 56) видами пшениці без генома D, а також з гексаплоїдними (AABBDD та AAGGDD, 2n = 6x = 42) пшеницями та тетра- (AADD, 2n = 4x = 28) і гексаплоїдними (AADDSS, 2n = 6x = 42) амфідіплоїдами, що мають геноми D. За результатами морфогенетичного аналізу гібридних популяцій, отриманих із схрещування між 171ACS та видами пшениць без генома D, установлено, що новий тип розгалуження контролюється одним рецесивним геном (хоча фенотип лінії 171ACS дає привід для сумніву про виникнення другого гена), а лінія 171ACS є джерелом генів розгалуження нового типу. Проте в гібридних популяціях, які отримані внаслідок схрещування лінії 171ACS з видом пшениці, а також амфідіплоїдами, що мають геноми D, не було виявлено жодного розгалуженого колоса. Цей результат також експериментально підтвердив інгібіторний ефект хромосом генома D на прояв цієї ознаки. Поява розгалужених форм колоса разом із звичайними рослинами в гібридних популяціях лінії 171ACS та *T. araraticum* Jakubz. (AAGG) або *T. fungicidum* Zhuk. (AAAABBGG) підтвердив, що, на відміну від генома D, ні геном G, ні геном B не показали гальмування експресії ознаки розгалуженого колосу. На закінчення, маючи на увазі, що розгалуження виявляється у гібридних потомствах, отриманих від схрещувань між лінією 171ACS та видами пшениці з геномами AABB та AAGG, можна сказати, що цей ген належить до генома A [1].

Транслокація *1RS / 1BL* (житня) збільшує довжину колоса і кількість колосків при незмінній компактності колоса. *QPht.cau-2D.1* вважають ідентичним гену *Rht8*, який зменшує довжину колоса, не змінюючи кількості колосків. Чотири нових QTL, що знаходяться на хромосомах 1AS (*QSc.cau-1A.1*), 2DS (*QSc.cau-2D.1*) і 7BS (*QSl.cau-7B.1* і *QSl.cau-7B.2*), дають подальше уявлення про генетичні фактори, що сформували морфологію колоса у пшениці [34].

Дослідження мутантних форм м‘якої пшениці показують, що рослини здатні продукувати не лише багаточисельні стебла, які розвиваються з пахвового бутона у пазусі листя на подовжених міжвузлях основного стебла, а й багаточисельні колоски, сформовані з колоскової меристеми колоса. Крім того, додаткові колоски спостерігалися на одному і тому ж вузлі колоса на рослині, що мала багаточисельні колоси та стебла. Пшеничну рослину, що має надлишкові стебла/колоси/колоски, назвали пшениця 4S [9]. Ген-транскрипційний фактор *TB1*, як повідомляється, придушує розвиток пахвового бутону рису (Takeda T., 2003, цитовано у [9]). Ген пшениці, ортологічний до гену рису *OsTE1,* було виділено за допомогою ПЛР з праймерами *TaTB-AF1* і *TaTB-AR1* для гомеологічного *TaTB-A1* на хромосомі A. Повідомлено, що *TE1* контролює утворення гілок за рахунок прямої репресії у пахвових бруньках на подовжених міжвузлях рису (Lin Q., 2012, цитовано у [9]). Ортологи пшениці *OsTE1* було виділено за допомогою ПЛР з праймерами *TaTE-DF1* і *TaTE-DR1* (для гомеологічного *TaTB-D1* на хромосомі D).

Рослини пшениці 4S показали здатність розвивати пахвові гілкові меристеми для утворення додаткових пагонів, колосів, а також колосків. Характеристики пшениці 4S несподівано виявилися у рослин потомства беккроссів між двома різновидами пшениці з віддаленим генетичним фоном. Отриману популяцію було протестовано у фотоперіодично- та температурноконтрольованій оранжереї, отже, характеристики пшениці 4S не були спричинені абіотичними навантаженнями. Проте очікувана риса не спостерігалася в популяції BC1F3. Менш імовірно, що риси пшениці 4S було викликано будь-якою взаємодією між генетичними та екологічними факторами. Більш імовірно, що генетичні фактори карликової пшениці, що призводять до ознак 4S, маскуються в рослинах BC1F3 або втрачаються при самозапиленні. Хоча невідомо про механізми, що лежать в основі нових рис, у рослин 4S виявлено, що пшениця має потенціал розгалуження пагонів і багатоколоскових колосів. Це дослідження сприяло розумінню та знанню про гени та генетичні шляхи, що лежать в основі розвитку колосу у пшениці та біології генома в архітектурі рослин [9].

Багатоколосковість у пшениці контролюється одним або двома рецесивними генами [11, 54, 55, 56]. Також повідомлялося, що чотирирядний та розгалужений колос асоціюються з основним рецессивним геном на хромосомі 2A та чисельними незначними генами, зокрема на хромосомі 2B [9], і ознакою потрійний колосок у тибетському ландрасі пшени-

ці, що визначається основним домінантним геном на хромосомі 2A (Lin Q., 2012, цитовано у [9]). Сильні інгібітори розгалуженого колосу можуть розташовуватися на хромосомах 2DS та 2AL [9].

Колос ячменю має три колоски на кожному вузлі колосового стрижня, включаючи один центральний та два бічні колоски. Відповідно до фертильності бічних колосів, ячмінь класифікується на два типи: двохрядний ячмінь, в якого центральний колосок є фертильним, а два бічні залишаються стерильними, та шестирядний, в якого всі три колоски фертильні і розвиваються в зерна. Клоновано три гени, *spike1* (*vrs1*), *vrs4* і *Intermedium-C* (*Int-c*), відповідальні за фенотип колосків. *Vrs1*, який кодує коефіцієнт транскрипції класу I гомеодомену-лейцину, є негативним регулятором фертильності бічних колосків [57]. Ген ячменю *Int-c*, який є ортологом гена *TB1* кукурудзи, модифікує розвиток латерального скелета [58]). *Vrs4*, який є ортологом транскрипційного фактору кукурудзи *Ramosa 2*, регулює фертильність бічних колосів та невизначені трійні колоскові меристеми, тим самим продукуючи додаткові колоски / квітки. Проте характерні гени будови колосу, унікальні для ячменю, не можуть бути пов'язаними з рисами пшениці 4S.

Рослина пшениці 4S мала розгалужений колос, форма якого виглядає як чоловіче суцвіття кукурудзи. Пшенична рослина 4S продукувала декілька пагонів з родючими колосами на одному стеблі, форма якої схожа на мутант рису *te*. Порівняльні риси культур показують, що два віддалені види можуть мати спільні гени, що контролюють морфологію колосу. У рослинах було виявлено декілька ключових регуляторів, що беруть участь в утворенні пахвової меристеми, включаючи *REVOLUTA* [59], *LAS* [60] і *RAX1* [61] в Arabidopsis, та *BA1* у кукурудзі [62]. У рису кущіння контролюється генами *MOC1* [63] та LAX [64], а втрата функціональних мутацій у *MOC1* і *LAX2* призводить до єдиного основного фенотипу культури. Як основний регулятор кущіння, *MOC1* також сприяє культивації шляхом підвищення регуляції експресії гену транскрипційного фактора *TB1*, який пригнічує ріст пахвового бутону [64]. *ТБ1* антагонізує активність *MADS57*, яка пригнічує *D14* (карлик 14), негативний регулятор кущіння [65]. Стріголактон пригнічує ріст пахвових бутонів, тим самим негативно впливаючи на кущіння. Мутації в генах, що беруть участь у біосинтезі стріголактону, зумовлюють збільшення кількості стебел і карликовий фенотип, ці мутанти у рису в основному позначаються як карликові (d) мутанти [66]. Ці гени функціонують таким же чином, контролюючи підгони, що розвиваються з пахвових бруньок у пазухах листків на неподовжених базальних міжвузлях. *TE1*, який є рисовим гомологом *Cdh1*, контролює утворення додаткових стебел за допомогою прямої репресії пахвових бруньок на видовжених міжвузлях або шляхом деградації білка *MOC1*. Незважаючи на те, що механізми, які контролюють гілкування у пшениці, значною мірою є невідомими, послідовності генів зернових культур може бути використано для характеристики генів, що контролюють властивість мутанту 4S у пшениці [9].

Великі зусилля було прикладено для включення розгалужених типів колосу *T. turgidum* в звичайну пшеницю, використовуючи широкі схрещування між *T. aestivum* L. та розгалуженими формами *T. turgidum* L. Хоча спостерігаються різні типи колосів, такі як компактний колос в *T.compactum* або нещільний колос спельти (*T. aestivum* spp. *spelta*), розгалужений колос рідко з‘являється в гексаплоїдної пшениці. Понад 13 розгалужених форм колосу спостерігали у тій же популяції від декількох беккроссів між тетраплоїдною та гексаплоїдною пшеницею [67, 68], але всі вони були стерильними або з низьким рівнем родючості, що обмежує використання різних форм колосу.

Висновки. Протягом останніх десяти років у світі, особливо в країнах Азії, значно збільшилася кількість робіт із вивчення багатоквітковості зернових культур, зокрема пшениці, із використанням методів молекулярної генетики. Знайдено достатню кількість мутантних форм та ландрасів пшениці, які підтверджують можливість існування генетично детермінованої багатоквітковості, як, наприклад, рослина пшениці 4S. Продовжуються дослідження у напрямі інтродукції в геном пшениці ортологічних генів багатоквітковості від інших культур. Незважаючи на недостатню кількість інформації про гени, відповідальні за

розгалуження меристем у мутантів пшениці, цінні риси цих мутантів є величезним потенціалом для збільшення врожайності зернових культур.

Список використаних джерел

1. Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R. et al. Developmental gene evolution and the origin of grass in florescence diversity. Developmental Genetics of the Flower. In: D.E. Soltis, P.S. Soltis, J. Leebens-Mack, editors. Adv. Bot. Res. 2006. V. 44.P. 423–479. DOI: 10.1016/S0065-2296(06)44011-8 2006.
2. Pennell A.L., Halloran G.M. Inheritance of supernumerary spikelets in wheat. Euphytica. 1983. V. 32. P. 767–776.
3. Ahrens J.F., Loomis W.E. Floral induction and development in winter wheat. Crop Sci. 1963. № 3. P. 463–466.
4. Williams R.F. The physiology of growth in the wheat plant. III. Growth of the primary shoot and inflorescence. Aust. J. Biol. Sci. 1966. №19. P. 949–966.
5. McMaster G.S. Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. J. Agric. Sci. 2005. № 143. P.137–150. DOI:10.1017/S0021859605005083.
6. Dobrovolskaya O., Martinek P., Voylokov A.V. et al. Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*). Theor Appl Genet. 2009. № 119(5). P. 867–874. DOI: 10.1007/s00122-009-1095-1.
7. Rawson H.M. Spikelet number, its control and relation to yield per ear in wheat. Aust. J. Biol. Sci. 1973. №23. P.1–15.
8. Ghiglione H.O., Gonzalez F.G., Serrago R. et al. Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat. The Plant Journal. 2008.T. 55, № 6. P. 1010–1024. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03570.x.
9. Wang Ying, Fang Miao, Liuling Yan. Branching shoots and spikes from lateral meristems in bread wheat. PLoS One. 2016. №11(3): e0151656. DOI: 10.1371/journal.pone.0151656.
10. Klindworth D.L., Williams N.D., Joppa L.R. Inheritance of supernumerary spikelets in a tetraploid wheat cross. Genome. 1990. № 33. P. 509–514.
11. Yang W.Y., Lu B.R., Hu X.R. et al. Inheritance of the triple-spikelet character in a Tibetan landrace of common wheat. Genet. Resour. Crop. Ev. 2005. № 52. P. 847–851.
12. Кобылянский В.Д. Рожь. Генетические основы селекции. М.: Колос, 1982. 271с.
13. Klindworth D.L., Williams N.D., Joppa L.R. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelets in tetraploid wheat. Genome. 1990. № 33. P. 515–520.
14. Zhang R., Wang X.,Chen P. Inheritance and mapping of gene controlling four-rowed spike in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). Acta agronomica sinica. 2013. № 39. P. 29–33.
15. Добровольская О.Б., Мартинек П., Адонина И.Г. и др. Влияние перестроек хромосом 2-й гомеологической группы на морфологию колоса мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18, № 4/1. С. 672–680.
16. Федоров А.К. О ветвлении колоса у озимой ржи. Труды Института генетики. 1954. № 21. С. 144–149.
17. Hucl P., Fowler B.J. Comparison of a branched spike wheat with the cultivars Neepawa and HY320 for grain yield and yield components. Canadian Journal of Plant Science. 1992. №72(3). P. 671–677. DOI:10.4141/cjps92-083.
18. Вісюліна О.Д. Про знаходження на Україні в 19 ст. гіллястоколосих форм жита і пшениці. Ботанічний журнал АН УРСР. 1953. Т. 10. № 2. С. 61–64.
19. Молотковський Г.Х. На шляху до одержання гіллястоколосого жита. Сільське господарство України. 1948. С. 62.
20. Молотковський Г.Х. Гіллястоколосе озиме жито на Буковині. Селекція і насінництво. 1950. № 5. 25 с.
21. Молотковский Г.Х. Ветвистоколосая озимая рожь на Буковине. Селекция и семеноводство. 1950. № 9. С. 26–30.
22. Цицин Н.В. Ветвистая озимая рожь. Бюллетень главного ботанического сада. 1951. Вып. 10. С. 17–23.

23. Никитенко Г.Ф. Случай массового ветвления колоса озимой ржи. Агробиология. 1951. № 3. С. 135–136.
24. Куперман Ф.М. О ветвистых формах озимых пшениц, ржи и ячменя. Яровизация. 1940. №2 (29). С. 101–105.
25. Молотковский Г.Х., Молотковский Ю.Г. Влияние некоторых условий внешней среды на формирование колоса ветвистоколосой ржи. Доклады Академии Наук СССР. 1950. Т. LXXII. № 2. С. 401–404.
26. Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетика ржи. Л.: ЛГУ, 1984. 264с.
27. Федоров В.С. Ветвистоколосые формы, появившиеся в инцухте ржи сорта Вятка Московская, и характер их наследования. Труды Петергофск. биол. ин-та. 1960. № 18. С. 119–132.
28. Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы феногенетики. Актуальные вопросы современной генетики. М., 1966. С. 114–130.
29. Насонова Е.В. Ветвистые ячмени. Селекция и семеноводство. 1950. № 9. С. 77.
30. Цицин Н.В., Махалин М.А. Полиплоидная ветвистая рож. Доклады Академии Наук СССР. 1960. Т. 131. № 5. С. 1165–1167.
31. Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Мартинек П. и др. Изменчивость признаков продуктивности колоса у гибридов F_2, полученных от скрещивания сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 29, Puza-4 с многоцветковой линией Skle 123-09. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18, № 4/1. С. 704–712.
32. Арбузова В.С., Добровольская О.Б., Мартинек П. и др. Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F_2. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20(3). С. 355–363. DOI: 10.18699/VJ16.125.
33. Kumar N., Kulwal P.L., Balyan H.S., Gupta P.K. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. Mol. Breed. 2007. № 19. P. 163–177.
34. Wu X., Chang X., Jing R. Genetic insight into yield-associated traits of wheat grown in multiple rain-fed environments. PLoS ONE. 2012. URL: 7:e31249. 10.1371/journal.pone.0031249.
35. Huijie Zhai, Zhiyu Feng, Jiang Li et al. QTL Analysis of spike morphological traits and plant height in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using a high-density snp and ssr-based linkage map. Front Plant Sci. 2016. № 7. P. 1617. DOI: 10.3389/fpls.2016.01617.
36. Sakuma S., Salomon B., Komatsuda T.The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. Plant Cell Physiol. 2011.T. 52. C. 738–749. DOI:10.1093/pcp/pcr025.
37. Simons K., Fellers J.P., Trick H.N. et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. Genetics. 2006. № 172. P.547–555.
38. Salina E., Börner A., Leonova I. et al. Microsatellite mapping of the induced sphaerococcoid mutation genes in *Triticum aestivum.* Theor. Appl. Genet. 2000.№100. P.686–689.
39. Johnson E.B., Nalam V.J., Zemetra R.S., Riera-Lizarazu O. Mapping the compactum locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to other spike morphology genes of the Triticeae. Euphytica. 2008. № 163. P.193–201.
40. Faris J.D., Zhang Z., Garvin D.F., Xu S.S. Molecular and comparative mapping of genes governing spike compactness from wild emmer wheat. Mol. Genet. Genomics. 2014. № 289. P. 641–651.
41. Wang Y.S., Du Y.Y., Yang Z.Y.et al. Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes *Rht13* and *Rht8* on plant height and some agronomic traits in common wheat. Field Crops Res. 2015. № 179. P. 35–43. DOI:10.1016/j.fcr.2015.04.010.
42. Kato K., Miura H., Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. Theor. Appl. Genet. 2000. № 101. P. 1114–1121. DOI: 10.1007/s001220051587.

43.Snape J.W., Butterworth K., Whitechurch E., Worland A.J. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. Euphytica. 2001. № 119. P. 185–190. DOI: 10.1023/A:1017594422176.
44. Faricelli M.E., Valárik M., Dubcovsky J. Control of flowering time and spike development in cereals: the earliness *per se Eps-1* region in wheat, rice, and *Brachypodium.* Funct. Integr. Genomics. 2010. № 10. P. 293–306. DOI:10.1007/s10142-009-0146-7.
45. Youssefian S., Kirby E.J.M., Gale M.D. Pleiotropic effects of the GA-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. Field Crops Res. 1992. № 28. P. 191–210. DOI:10.1016/0378-4290(92)90040-G.
46. Flintham J.E., Borner A., Worland A.J. et al. Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. J. Agr. Sci. 1997. № 128. P. 11–25. DOI:10.1017/s0021859696003942.
47. Gasperini D., Greenland A., Hedden P. et al. Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroid. J. Exp. Bot. 2012. № 63. P. 4419–4436. DOI:10.1093/jxb/ers138.
48. Kowalski A.M., Gooding M., Ferrante A. et al. Agronomic assessment of the wheat semi-dwarfing gene *Rht8* in contrasting nitrogen treatments and water regimes. Field Crops Res. 2016. № 191. P. 150–160. DOI:10.1016/j.fcr.2016.02.026.
49. Zhang B., Liu X., Xu W.N. et al. Novel function of a putative *MOC1* ortholog associated with spikelet number per spike in common wheat. Sci. Rep. 2015. № 5. P. 13. DOI:10.1038/srep12211.
50. Li J., Wang Q., Wei H. et al. SSR mapping for locus conferring on the triple-spikelet trait of the Tibetan triplespikelet wheat (*Triticum aestivum* L. concv. *tripletum*). Triticeae Genomics. Genet. 2011. T. 2. № 1. C. 1–6.
51. Aliyeva A.J., Aminov N.K. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli. Genetic Resources and Crop Evolution. 2011. T. 58. Issue 5. P. 621–628.
52. Araki E., Miura H., Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat. Theor. Appl. Genet. 1999. № 98. P. 977. DOI:10.1007/s001220051158.
53. Amagai L.Y., Martinek P., Watanabe N., Kuboyama T. Microsatellite mapping of genes for branched spike and soft glumes in *Triticum monococcum.* Genet. Resour. Crop Evol. 2014. № 61. P. 465–471. DOI: 10.1007/s10722-013-0050-9.
54. Millet E. Genetic control of heading date and spikelet number in common wheat (*Triticum aestivum* L.) Line _Noa'. Theor Appl Genet. 1986. № 72. P. 105–107. DOI:10.1007/BF00261463.
55. Peng Z.S., Yen C., Yang J.L. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelet in bread wheat. Euphytica. 1998. № 103. P. 109–114.
56. Aybeniz J.A., Naib K.A. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli. Genet Resour Crop Ev. 2011. № 58. P. 621–628.
57.Komatsuda T., Pourkheirandish M., He C.et al. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. Proc Nat. Acad. Sci. USA. 2007. № 104. P. 1424–1429.
58. Ramsay L., Comadran J., Druka A. et al. Intermedium-C, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *Teosinte branched* 1. Nat Genet. 2011. № 43. P. 169–172. DOI:10.1038/ng.745.
59. Otsuga D., De Guzman B., Prigge M.J. et al. Revoluta regulates meristem initiation at lateral positions. Plant J. 2001. № 25. P. 223–236.
60. Greb T., Clarenz O., Schafer E.et al. Molecular analysis of the *lateral suppressor* gene in Arabidopsis reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. Genes Dev. 2003. № 17. P. 1175–1187.

61. Keller T., Abbott J., Moritz T. et al. Arabidopsis *regulator of axillary meristems1* controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development. Plant Cell. 2006. № 18. P. 598–611.
62. Gallavotti A., Zhao Q., Kyozuka J.et al. The role of barren stalk1 in the architecture of maize. Nature. 2004. № 432. P. 630–635.
63.Li X., Qian Q., Fu Z. et al. Control of tillering in rice. Nature. 2003. № 422. P. 618–621.
64. Komatsu K., Maekawa M., Ujiie S.et al. LAX and SPA: Major regulators of shoot branching in rice. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003. № 100. P. 11765–11770.
65. Gao Z., Qian Q., Liu X.et al. Dwarf 88, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant. Plant Mol Biol. 2009. № 71. P. 265–276. DOI:10.1007/s11103-009-9522-x.
66. Beveridge C.A., Kyozuka J. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway. Curr Opinion in Plant Biol. 2010. № 13. P. 34–39.
67. Alieva A.Dzh. Source of a new type of spike branching in hard wheats. Russian Agri Sci. 2009. № 35. P. 144–146.
68. Alieva A.J., Aminov N.Kh. Influence of D Genome of wheat on expression of novel type spike. Russian Agri Sci. 2013. № 49. P. 1119–1126.

References

1. Malcomber ST, Preston JC, Reinheimer R, Kossuth J, Kellogg EA. Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity. In DE Soltis, PS Soltis, J Leebens-Mack, editors. Developmental Genetics of the Flower. Adv. Bot. Res. 2006; 44: 423–479. DOI: 10.1016/S0065-2296(06)44011-8 2006.
2. Pennell AL, Halloran GM. Inheritance of supernumerary spikelets in wheat. Euphytica. 1983; 32: 767–776.
3. Ahren JF, Loomis WE. Floral induction and development in winter wheat. Crop Sci. 1963; 3: 463–466.
4. Williams RF. The physiology of growth in the wheat plant. III. Growth of the primary shoot and inflorescence. Aust J Biol Sci. 1966; 19: 949–966.
5. McMaster GS. Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. J Agric Sci. 2005; 143: 137–150. DOI:10.1017/S0021859605005083.
6. Dobrovolskaya O, Martinek P, Voylokov AV, Korzun V, Röder MS, Börner A. Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*). Theor Appl Genet. 2009; 119: 867–74. DOI:10.1007/s00122-009-1095-1.
7. Rawson HM. Spikelet number, its control and relation to yield per ear in wheat. Aust. J Biol Sci. 1973; 23: 1–15.
8. Ghiglione HO, Gonzalez FG, Serrago R, Maldonado SB, Chilcott C, Curá JA, Casal JJ. Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat. The plant journal. 2008; 55(6): 1010–1024. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03570.x.
9. Ying Wang, Fang Miao, Liuling Yan. Branching shoots and spikes from lateral meristems in bread wheat. PLoS One. 2016; 11(3): e0151656. DOI:10.1371/journal.pone.0151656.
10. Klindworth DL, Williams ND, Joppa LR. Inheritance of supernumerary spikelets in a tetraploid wheat cross. Genome. 1990; 33: 509–514.
11. Yang WY, Lu BR, Hu XR, YuY, Zhang Y. Inheritance of the triple-spikelet character in a Tibetan landrace of common wheat. Genet Resour Crop Ev. 2005; 52: 847–851.
12. Kobyljanskij VD. Rye. Genetic basics of breeding. Moskow: Kolos, 1982.
13. Klindworth DL, Williams ND, Joppa LR. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelets in tetraploid wheat. Genome. 1990; 33: 515–520.
14. Zhang R, Wang X, Chen P. Inheritance and mapping of gene controlling four-rowed spike in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). Acta agronomica sinica. 2013; 39: 29–33.
15. Dobrovol'skaya OB, Martinek P, Adonina IG, Badaeva ED, Orlov YuL, Salina EA, LaikovaLI. Effect of rearrangements of homoeologous group 2 chromosomes of bread wheat on spike morphology. Vavilovskii zhurnal genetiki i selekcii. 2014; 18(4/1): 672–680.

16. Fedorov AK. About the branching of spike in winter rye. Trudy Instituta genetiki. 1954; 21: 144–149.
17. Hucl P, Fowler BJ. Comparison of a branched spike wheat with the cultivars Neepawa and HY320 for grain yield and yield components. Canadian Journal of Plant Science.1992; 72(3): 671–677. DOI: 10.4141/cjps92-083.
18. Visiulina OD. About finding in Ukraine in the 19th century branching-spikes forms of rye and wheat. Botanichnyi zhurnal AN URSR. 1953; 10(2): 61–64.
19. Molotkovskyi HKh. On the way to obtain branching-spike rye. Silske hospodarstvo Ukrainy. 1948; 62–63.
20. Molotkovskyi HKh. Branching-spike winter rye in Bukovina. Selektsiia i nasinnytstvo. 1950; 5: 25.
21. Molotkovskyi HKh. Branching-spike winter rye in Bukovina. Selekciia i semenovodstvo. 1950; 9: 26–30.
22. Tsitsin NV. Branched winter rye. Bjulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 1951; 10:17–23.
23. Nikitenko GF.The case of mass branching of the ear of winter rye. Agrobiologija1951; 3: 135–136.
24. Kuperman FM.On the branched forms of winter wheat, rye and barley. Jarovizacija. Zhurnal po biologii razvitija rastenij. 1940; 2(29): 101–105.
25. Molotkovs'kij GH. Influence of some environmental conditions on the formation of the-branched ears on rye. Doklady Akademii Nauk SSSR. 1950; LXXII(2): 401–404.
26. Smirnov VG, Sosnikhina SP. Genetics of rye. Leningrad: LGU, 1984.
27. Fedorov VS. Branching-spike forms that appeared in the variety of rye Viatka Moscowskaja, and the chacter of their inheritance. Trudy Petergofskogo biologicheskogo Institua. 1960; 18: 119–132.
28. Timofeev-Resovskij NV, Ivanov VI. Some questions of phenogenetics. In: Actual issues of modern genetics. Moscow, 1966. P. 114—130.
29. Nasonova EV. Branched barley. Selekcija i semenovodstvo. 1950; 9,: 77.
30. Tsitsin NV, Makhalin MA. Polyploid branched rye. Doklady Akademii Nauk SSSR. 1960; 131(5): 1165–1167.
31. Arbuzova VS, Efremova TT, Martinek P, Chumanova EV, Dobrovolskaya OB. Variability of spike productivity in F_2 hybrids obtained by crossing common wheat varieties Novosibirskaya 67, Saratovskaya 29, and Puza-4 to the Skle 123-09 multifloret line. Vavilovskii zhurnal genetiki i selekcii. 2014; 18(4/1): 704–712.
32. Arbuzova VS, Dobrovolskaya OB, Martinek P, Chumanova EV, Efremova TT. Inheritance of signs of «manyflowered» common wheat and evaluation of productivity of the spike of F_2 hybrids. Vavilovskii zhurnal genetiki i selekcii. 2016; 20(3): 355–363. DOI: 10.18699/vj16.125.
33. Kumar N, Kulwal PL, Balyan HS, Gupta PK. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. Mol. Breed. 2007; 19: 163–177.
34. Wu X, Chang X, Jing R. Genetic insight into yield-associated traits of wheat grown in multiple rain-fed environments. PLoS ONE. 2012; 7. e31249. DOI: 10.1371/journal.pone.0031249.
35. Huijie Zhai, Zhiyu Feng, Jiang Li, Xinye Liu, Shihe Xiao, Zhongfu Ni, Qixin Sun. QTL analysis of spike morphological traits and plant height in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using a high-density snp and ssr-based linkage map. Front Plant Sci. 2016; 7: 1617. DOI: 10.3389/fpls.2016.01617.
36. Sakuma S, Salomon B, Komatsuda T. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. Plant Cell Physiol. 2011; 52: 738–749. DOI:10.1093/pcp/pcr025.
37. Simons KJ, Fellers JP, Trick HN, Zhang ZC, Tai YS, Gill BS. Molecular characterization of the major wheat domestication gene*Q*. Genetics. 2006; 172: 547–555.
38. Salina E, Börner A, Leonova I, Korzun V, Laikova L, Maystrenko O, Röder MS. Microsatellite mapping of the induced sphaerococcoid mutation genes in *Triticum aestivum*. Theor. Appl. Genet. 2000; 100: 686–689.

39. Johnson EB, Nalam VJ, Zemetra RS, Riera-Lizarazu O. Mapping the compactum locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to other spike morphology genes of the Triticeae. Euphytica. 2008; 163: 193–201.
40. Faris JD, Zhang Z, Garvin DF, Xu SS. Molecular and comparative mapping of genes governing spike compactness from wild emmer wheat. Mol. Genet. Genomics. 2014; 289: 641–651.
41. Wang YS, Du YY, Yang ZY, Chen L, Condon AG, Hu YG. Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes *Rht13* and *Rht8* on plant height and some agronomic traits in common wheat. Field Crops Res. 2015; 179: 35–43. DOI:10.1016/j.fcr.2015.04.010
42. Kato K, Miura H, Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. Theor. Appl. Genet. 2000; 101: 1114–1121. DOI:10.1007/s001220051587.
43. Snape JW, Butterworth K, Whitechurch E, Worland AJ. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. Euphytica. 2001; 119:, 185–190. DOI:10.1023/A:1017594422176.
44. Faricelli ME, Valárik M, Dubcovsky J. Control of flowering time and spike development in cereals: the earliness *per se Eps-1*region in wheat, rice, and *Brachypodium.* Funct. Integr. Genomics. 2010; 10: 293–306. DOI:10.1007/s10142-009-0146-7.
45. Youssefian S, Kirby EJM, Gale MD. Pleiotropic effects of the GA-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. Field Crops Res. 1992; 28: 191–210. DOI:10.1016/0378-4290(92)90040-G.
46. Flintham JE, Borner A, Worland AJ, Gale MD. Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. J. Agr. Sci. 1997; 128: 11–25. DOI:10.1017/s0021859696003942.
47. Gasperini D, Greenland A, Hedden P, Dreos R, Harwood W,Griffiths S. Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids. J. Exp. Bot. 2012; 63: 4419–4436. DOI:10.1093/jxb/ers138.
48. Kowalski AM, Gooding M, Ferrante A, Slafer GA, Orford S, Gasperini D, Griffiths S. Agronomic assessment of the wheat semi-dwarfing gene *Rht8* in contrasting nitrogen treatments and water regimes. Field Crops Res. 2016; 191: 150–160. DOI:10.1016/j.fcr.2016.02.026.
49. Zhang B, Liu X, Xu WN, Chang JZ, Li A, Mao XG, Jing R. Novel function of a putative *MOC1* ortholog associated with spikelet number per spike in common wheat. Sci. Rep. 2015; 5: 13. DOI:10.1038/srep12211.
50. Li J, Wang Q, Wei H, Hu X, Yang W. SSR Mapping for locus conferring on the triple-spikelet trait of the Tibetan triple spikelet wheat (*Triticum aestivum* L. concv. *tripletum*). Triticeae Genomics. Genet. 2011; 2(1): 1–6.
51. Aliyeva AJ, Aminov NKh. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli. Genetic Resources and Crop Evolution. 2011; 58(5): 621–628.
52. Araki E, Miura H, Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat. Theor. Appl. Genet. 1999; 98: 977. DOI:10.1007/s001220051158.
53. Amagai LY, Martinek P, Watanabe N, Kuboyama T. Microsatellite mapping of genes for branched spike and soft glumes in *Triticum monococcum*. Genet. Resour. Crop. Evol.2014; 61: 465. DOI.org/10.1007/s10722-013-0050-9.
54. Millet E.Genetic control of heading date and spikelet number in common wheat (*Triticum aestivum*L.) line _Noa'. Theor Appl Genet. 1986; 72: 105–107. DOI:10.1007/BF00261463.
55. Peng ZS, Yen C, Yang JL. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelet in bread wheat. Euphytica. 1998; 103: 109–114.
56. Aybeniz JA, Naib KA. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli. Genet Resour Crop Ev. 2011; 58: 621–628.
57. Komatsuda T, Pourkheirandish M, He C, Azhaguvel P, Kanamori H, Perovic D. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. Proc Natl Acad Sci USA. 2007; 104: 1424–1429.

58. Ramsay L, Comadran J, Druka A, Marshall DF, Thomas WT, Macaulay M. Intermedium-C, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *Teosinte branched* 1. Nat Genet. 2011; 43: 169–172. DOI:10.1038/ng.745.
59. Otsuga D, De Guzman B, Prigge MJ, Drews GN, Clark SE. Revoluta regulates meristem initiation at lateral positions. Plant J. 2001; 25: 223–236.
60. Greb T, Clarenz O, Schafer E, Muller D, Herrero R, Schmitz G, Theres K. Molecular analysis of the *lateral suppressor* gene in Arabidopsis reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. Genes Dev. 2003; 17: 1175–1187.
61. Keller T, Abbott J, Moritz T, Doerner P. Arabidopsis *regulator of axillary meristems1* controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development. Plant Cell. 2006; 18: 598–611.
62. Gallavotti A, Zhao Q, Kyozuka J, Meeley RB, Ritter MK, Doebley JF. The role of barren stalk1 in the architecture of maize. Nature. 2004; 432: 630–635.
63. Li X, Qian Q, Fu Z, Wang Y, Xiong G, Zeng D. Control of tillering in rice. Nature. 2003; 422: 618–621.
64. Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, Satake Y, Furutani I, Okamoto H. LAX and SPA: Major regulators of shoot branching in rice. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003; 100: 11765–11770.
65. Gao Z, Qian Q, Liu X, Yan M, Feng Q, Dong G. Dwarf 88, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant. Plant Mol Biol. 2009; 71: 265–76. DOI:10.1007/s11103-009-9522-x.
66. Beveridge CA, Kyozuka J. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway. Curr Opinion in Plant Biol. 2010; 13: 34–39.
67. Alieva ADzh. Source of a new type of spike branching in hard wheats. Russian Agri Sci. 2009; 35: 144–146.
68. Alieva AJ, Aminov NKh. Influence of D Genome of wheat on expression of novel type spike. Russian Agri Sci. 2013; 49:1119–1126.

МНОГОЦВЕТКОВОСТЬ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР – ИСТОРИЯ И СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕНИЯ

Стариченко В.Н., Губа И.И., Коберник Н.И.
ННЦ Институт земледелия НААН, Украина

Обзорная статья посвящена изучению состояния проблемы в Украине и в мире, а также поиску источников и возможностей интродукции многоцветковости в геном мягкой пшеницы и ржи. Обзор включает краткий экскурс в историю изучения многоцветковости, особенности органогенеза ветвистых форм зерновых злаков и основные известные в данное время знания о генетике формирования колоса.

У зерновых колосовых культур главным элементом структуры урожая является продуктивность колоса, или масса зерна из колоса. Считается, что 25–35 зерен в колосе пшеницы могут обеспечить урожайность до 3,0–5,0 т/га. При увеличении количества зерен в одном колосе до 70 есть возможность удвоения продуктивности растений. Некоторые исследователи считают, что использование в скрещиваниях уникальных форм, имеющих большее количество колосков, цветков и зерен, может быть одним из путей повышения урожайности зерновых культур.

В наших исследованиях урожайность мягкой пшеницы более 8 т/га была возможна только при наличии полноценных четырехзерных колосков в колосе, а выше 10 т/га – при наличии пятой зерновки в средней или нижней части колоса, тогда как меньшая урожайность того же сорта обеспечивается трехзерными колосками. Возникла идея о создании селекционного материала с генетически закрепленной многозерностью (для ржи – 4–5 зерен в колоске, для мягкой пшеницы – 5–6 зерен) и высокой пенетрантностью этого признака.

На протяжении последних десяти лет в мире, особенно в Азии, значительно увеличилось количество работ по изучению многоцветковости зерновых культур, в частности пшеницы, с использованием методов молекулярной генетики. Найдено достаточное количесво мутантных форм и ландрас пшеницы, которые подтверждают возможность существоваиня генетически детерминированной многоцветковости. Идут исследования в направлении интродукции в геном пшеницы ортологических генов многоцветковости других культур. Ценные черты этих мутантов демонстрируют огромный потенциал для повышения урожайности зерновых культур.

Ключевые слова: *многоцветковость зерновых культур, ветвистый колос, селекция, генетика многоцветковости, многозерность*

MULTIFLOROUS CEREALS – HISTORY AND STATE OF STUDIES

Starychenko V.N., Guba I.I., Kobernyk N.I.
NSC «Institute Agriculture of NAAS»

The spike performance or grain weight per spike is the main element of the yield structure in spiked cereals. It is believed that 25–35 grains per wheat spike can ensure yields of up to 30–50 cwt/ha. If there are up to 70 grains per spike, it is possible to double the plant performance. Some researchers think that the use of unique forms with greater numbers of spikelets, flowers and grains in crosses may be a way to increase the yields of cereals.

We could only achieve yields of bread wheat of > 8 t/ha due to fully functional 4-seed spikelets in the spike and of >10 t/ha –due to a fifth caryopsis in the middle or lower part of the spike, whereas 3-seed spikelets are normal for the same variety giving a lower yield. An idea of creating breeding material with genetically fixed multi-seeded spikelets (4–5 seeds per spike for rye, 5-6 seeds for bread wheat) and high penetrance of this trait started up.

This review investigates the state of this problem in Ukraine and in the world and analyzed the search for sources and possibilities to insert genes determining multiflorous condition into the bread wheat and rye genomes. The review includes a brief insight into the history of studies of multiflorous condition, peculiarities of the organogenesis of branched cereals and the body of knowledge on the genetics of spike formation.

Over the last ten years, the number of studies of multiflorous cereals, in particular wheat, using methods of molecular genetics has considerably increased in the world, especially in Asia. Sufficient numbers of wheat mutants and landraces which confirm a possibility of the existence of genetically determined multiflorous condition have been found. Studies aimed at insertion of orthologic genes determining multiflorous spikelets in other crops into the wheat genome are underway. Valuable features of these mutants demonstrate a huge potential for increasing the yields of cereals.

Key words: *multiflorous cerealos, branched spike, breeding, genetics of multiflorous condition, multi-seeded spikelets.*