

Изучение ранних этапов развития колоса со спиральным расположением колосков линий мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) нестандартного морфотипа SCR

О.Б. Добровольская^{1, 2}, А.А. Красников³, К.И. Попова^{1, 4}, П. Мартинек⁵, Н. Ватанабе⁶

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

³ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

⁴ Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский государственный аграрный университет», Новосибирск, Россия

⁵ Agrotest Fito, Ltd, Kromeriz, Чешская Республика

⁶ Колледж сельского хозяйства, Университет Ибаракы, Инашики, Япония

Особенности развития соцветия мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., колоса, определяют его архитектуру и оказывают влияние на показатели продуктивности. Линии и формы пшеницы с измененной морфологией соцветия являются важным генетическим ресурсом как для изучения генетических механизмов, лежащих в основе программ развития растений и определяющих их архитектуру, так и для практического использования с целью повышения урожайности. В норме у пшеницы колоски располагаются двумя параллельными рядами вдоль оси колоса, формируя двурядный колос. Линии нестандартного морфотипа SCR (screwed spike rachis) мягкой пшеницы характеризуются спиральным расположением колосков вдоль колосового стержня. Изучение ранних этапов развития соцветия SCR-линий с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии показало, что спиральное расположение колосков не связано с изменениями или нарушениями на ранних этапах развития соцветия при закладке и дифференцировке меристем соцветия и формировании органов соцветия, а является следствием особенностей роста клеток колосового стержня на более поздних этапах роста колоса. Таким образом, обнаружено, что спиральное расположение колосков в соцветии злаков может быть обусловлено особенностями не только закладки и взаимного расположения колосковых меристем соцветия (типом филлотаксиса соцветия), но и роста клеток на более поздних этапах роста соцветия. Показано, что признак SCR наследуется как доминантный моногенный. На проявление признака может влиять генотипическая среда. Линии морфотипа SCR, охарактеризованные с применением световой и сканирующей электронной микроскопии, представляют собой важный генетический ресурс для дальнейшего изучения молекулярно-генетических механизмов, определяющих архитектуру колоса. Кроме того, они могут быть использованы при создании линий и сортов пшеницы с новыми типами колоса, например, сочетание SCR и многоколосовости может обеспечить больше пространства и освещенности для развивающихся колосков в составе кластера из множества колосков.

Ключевые слова: мягкая пшеница; *Triticum aestivum* L.; развитие соцветия; филлотаксис, сканирующая электронная микроскопия.

Study on early inflorescence development in bread wheat (*T. aestivum* L.) lines with non-standard SCR-morphotype

O.B. Dobrovolskaya^{1, 2}, A.A. Krasnikov³, K.I. Popova^{1, 4}, P. Martinek⁵, N. Watanabe⁶

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

³ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

⁴ Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

⁵ Agrotest Fito, Ltd, Kromeriz, Czech Republic

⁶ College of Agriculture, Ibaraki University, Inashiki, Japan

Features of wheat (*Triticum aestivum* L.) inflorescence development define its architecture and have an impact on yield potential. Wheat lines and forms with altered inflorescence morphology are important genetic resources for the study on the genetic mechanisms underlying plant developmental programs and inflorescence architecture; they are also important for practical use to increase productivity. Normally, wheat spikelets are arranged in two parallel rows along the spike axis. The SCR (screwed spike rachis) lines represent a non-standard morphotype, which is characterized by a spiral arrangement of spikelets along the spiked rachis. The study of the early stages of the inflorescence development in SCR-lines using light and scanning electron microscopy revealed that the spiral arrangement of spikelets were not related to changes at the early stage of inflorescence development, and resulted from spiral growth of spike rachis cells at later stages of spike growth. Thus, the spiral arrangement of spikelets in cereal inflorescence may have resulted not only from peculiarities of the mutual arrangement of spikelet meristems (phyllotaxis), but also from cell growth features at later stages of inflorescence growth. It was shown that SCR is inherited as a dominant monogenic trait; its expression can be modified by genotypic background. The SCR-lines characterized using light and scanning electron microscopy represent an important genetic resource

for further study of the molecular-genetic mechanisms determining plant architecture. Furthermore, they can be used to develop wheat lines and cultivars with new inflorescence phenotypes.

Key words: bread wheat; *Triticum aestivum* L.; inflorescence development; phyllotaxis; scanning electron microscopy.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Добровольская О.Б., Красников А.А., Попова К.И., Мартинек П., Ватанабе Н. Изучение ранних этапов развития колоса со спиральным расположением колосков линий мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) нестандартного морфотипа SCR. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):222-226. DOI 10.18699/VJ17.240

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Dobrovolskaya O.B., Krasnikov A.A., Popova K.I., Martinek P., Watanabe N. Study on early inflorescence development in bread wheat (*T. aestivum* L.) lines with non-standard SCR-morphotype. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(2):222-226. DOI 10.18699/VJ17.240

Изучение молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе развития цветка и соцветия растений, – актуальная проблема современной генетики развития. Прежде всего, это обусловлено тем, что цветок – важнейший репродуктивный орган покрытосеменных растений, непосредственно участвующий в процессах опыления, оплодотворения и развития зародыша, формирования семян и плодов. Особенности развития соцветия, связанные с идентичностью и детерминированностью его меристем, а также типом филлотаксиса, определяют его архитектуру, от которой зависит число цветков и развитие систем проводящих тканей соцветия. У злаков каждый цветок дает начало только одной зерновке, и общее число фертильных цветков соцветия определяет потенциальное число зерновок (Культурная флора СССР, 1979). Структура проводящей системы соцветия влияет на способность растения обеспечивать развивающиеся цветки продуктами фотосинтеза и определяет не только их число, но и размер. Исследования фенотипических, физиологических, молекулярно-генетических аспектов развития соцветия широко проводятся во всем мире. Наиболее изученными к настоящему времени являются несколько модельных видов растений, включая *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и два важных сельскохозяйственных вида, рис *Oryza sativa* L. и кукуруза *Zea mays* L. У мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. генетические механизмы, лежащие в основе развития соцветия (колоса), изучены в меньшей степени.

Мягкая пшеница – широко распространенная во всем мире важная зерновая культура, повышению урожайности которой уделяется большое внимание. Линии и формы пшеницы с измененным строением соцветия, колоса представляют собой важный генетический ресурс как для изучения генетических механизмов, лежащих в основе программ развития растений и определяющих их архитектуру, так и для практического использования с целью повышения урожайности.

Развитие соцветия у злаков Poaceae начинается с превращения апикальной меристемы побега, дающей начало листовым примордиям (зачаткам) на вегетативной стадии развития, в меристему соцветия. На следующем этапе развития появляются латеральные структуры – это либо меристемы ветвей соцветия (рис, сорго и др.), либо колосковые меристемы (пшеница, рожь, ячмень и др.) (Malcomber et al., 2006). Колосковые меристемы пшеницы дают начало одиночным сидячим колоскам, которые расположены на оси колоса двумя параллельными про-

дольными рядами, формируя двурядный колос пшеницы стандартного морфотипа. Развитие в уступах вторичных осей, дополнительных колосков или изменение порядка взаимного расположения одиночных колосков приводит к формированию колосьев нестандартных морфотипов (Martinek, Bednar, 1998). Среди линий мягкой пшеницы с нестандартными морфотипами наиболее полно изучены многоколосковые формы. Детальный анализ особенностей развития линий и форм с дополнительными колосками с использованием микроскопии, методов классической и молекулярной генетики позволил впервые выделить гены, ключевые регуляторы развития соцветия пшеницы на стадии формирования колоска (Martinek, Bednar, 2001; Dobrovolskaya et al., 2009; Добровольская и др., 2014а, б; Boden et al., 2015; Dobrovolskaya et al., 2015). Что касается линий с измененным порядком расположения одиночных сидячих колосков на колосовом стержне, они в настоящее время остаются мало изученными.

J. Smoček (1991) создал линии мягкой пшеницы со спиральным колосом на основе материала разного происхождения – формы ZGK 242-82 (бывшая Югославия) и сорта Chiarano (Италия). Признак был назван SCR (screwed spike rachis). Было показано, что признак SCR стабильно наследовался, на его проявление оказывали влияние условия окружающей среды. Различия проявления SCR у растений, полученных от разных доноров, были связаны с отсутствием (ZGK 242-82) или наличием (Chiarano) скручивания колосоножки и различной пенетрантностью гена, детерминирующего SCR-фенотип, которая составила 94 и 60 % у линий, полученных на основе многократного самоопыления от доноров ZGK 242-82 и Chiarano. Генетические факторы, определяющие признак SCR, были названы *Scr1* (ZGK 242-82) и *Scr2* (Chiarano).

Дальнейшие исследования проводили на линиях, полученных на основе формы ZGK 242-82; потомки сорта Chiarano со спиральным расположением колосков на колосовом стержне были, по-видимому, утеряны. Изучение ранних этапов развития колоса морфотипа SCR до настоящего времени не проводилось. Спиральное расположение колосков линии SCR может быть следствием изменения филлотаксиса (порядка взаимного расположения органов) колоса. У злаков так же, как и у всех цветковых растений, порядок расположения листьев и латеральных структур соцветий (филлотаксис) является важным систематическим признаком. Порядок расположения латеральных структур соцветия может продолжать



Рис. 1. Колосья морфотипа SCR линий Rus. 34-11 (а), Rus. 30-11 (б) и стандартного типа линии сорта Новосибирская 67 (в).

порядок расположения листьев или отличаться от него. Для всех видов семейства злаков характерно очередное образование листовых зачатков под углом 180° друг к другу, а латеральные структуры соцветия у большинства видов формируются по спирали с меньшим углом (Kellogg et al., 2013). Исключением являются представители Pooideae, включая пшеницу, ячмень, рожь; у видов этого подсемейства смена филлотаксиса не происходит, что приводит к формированию двурядного соцветия (колоса у пшеницы, ячменя, ржи) (Bonnett, 1936). Е.А. Kellogg с коллегами (2013) показали, что такой тип филлотаксиса характерен более чем для 3000 видов Pooideae и исключением является только один вид. Морфология и генетика «переключения» филлотаксиса интенсивно изучались у кукурузы и риса (Ikeda et al., 2005), однако о генетических механизмах, регулирующих филлотаксис соцветия видов подсемейства Pooideae, известно очень мало (Kellogg et al., 2013). Показано, что мутация *cul2* (6Н) подавляет развитие дополнительных побегов и приводит к изменению филлотаксиса соцветия ячменя (Babb, Muehlbauer, 2003), однако других данных о генетическом контроле филлотаксиса видов подсемейства Pooideae в настоящее время в литературе нет. Основная причина, по-видимому, – это отсутствие форм с измененным филлотаксисом.

Цель настоящего исследования – изучение ранних этапов развития соцветия пшеницы морфотипа SCR со спиральным расположением колосков на колосовом стержне с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии. Полученные результаты важны для понимания генетических механизмов, лежащих в основе развития соцветия пшеницы и злаковых в целом.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили линии мягкой озимой пшеницы *T. aestivum* Rus. 30-11 и Rus 34-11, полученные д-ром П. Мартинеком (Институт сельскохозяйственных

исследований, г. Кромержиж, Чешская Республика). Донором SCR-признака изучаемых линий была форма пшеницы ZGK 242-82 (бывшая Югославия). Растения выращивали в условиях гидропонной теплицы ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск) на протяжении двух вегетаций: осенне-зимней (октябрь–январь 2015 г.) и весенней (февраль–май 2016 г.).

Развивающиеся соцветия линий Rus. 30-11 и Rus. 34-11 со спиральным расположением колосков на колосовом стержне и линии сорта Новосибирская 67 со стандартным типом колоса (контроль) вычленили с использованием бинокулярного микроскопа Альтами ПС0745 («Альтами», г. Санкт-Петербург, Россия) из растений, выращенных в условиях гидропонной теплицы. Особенности развития соцветия изучали при помощи стереомикроскопа Carl Zeiss SteREO Discovery V12 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Германия) и сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Co. Ltd, Япония) при постоянном ускоряющем напряжении 15 кВ и степени разрядки в камере для образца 30-50 Па. Растительный материал для сканирующей электронной микроскопии не подвергали предварительной обработке. Для получения и обработки изображений использовали цифровую камеру высокого разрешения AxioCam MRc-5 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Германия) и программное обеспечение AxioVision 4.8, а также оригинальное программное обеспечение для Hitachi TM-1000.

Для изучения типа наследования признака SCR были получены гибриды F_1 и F_2 от скрещивания линии Rus. 30-11 и мягкой пшеницы сорта Новосибирская 67 (Н67). Проводилась визуальная оценка фенотипа колоса растений родительских линий и гибридов (стандартный двурядный колос или колос со спиральным расположением колосков). Соответствие фактического расщепления теоретически ожидаемому оценивали по критерию χ^2 (Рокицкий, 1973).

Результаты и обсуждение

Колосья растений линий Rus. 30-11 и Rus. 34-11, выращенных в условиях гидропонной теплицы, представляли SCR-морфотип, колоски располагались на колосовом стержне по спирали. Степень выраженности SCR-признака (скрученность колоса) у линий была неодинакова, у Rus. 34-11 – более выражена. Колосья растений контрольной линии сорта Новосибирская 67 имели стандартный для пшеницы морфотип (рис. 1).

Особенности развития соцветия линий мягкой пшеницы SCR были изучены с использованием сканирующей электронной и световой микроскопии. Анализ развивающегося соцветия SCR-линий показал, что на самых ранних этапах развития при закладке латеральных меристем (у пшеницы это колосковые меристемы, КМ), КМ располагались очередно, каждая под углом 180° по отношению к предыдущей, и формировали два параллельных ряда (рис. 2). Такой порядок развития латеральных меристем характерен для *T. aestivum*, видов пшеницы разного уровня плоидности и для представителей Pooidea в целом (Shitsukawa et al., 2009; Kellogg et al., 2013; Dobrovolskaya et al., 2015). В отличие от пшеницы у видов со спиральным филлотаксисом соцветия каждая последу-

ющая латеральная меристема соцветия развивается под углом меньше 180° по отношению к предыдущей, в результате чего латеральные органы располагаются по спирали (Kellogg et al., 2013). У пшеницы на следующем этапе развития соцветия происходит дифференцировка КМ: на периферии КМ появляются зачатки органов колоска, колосковые чешуи (КЧ), далее закладываются цветковые меристемы (ЦМ). На следующем этапе развития начинается дифференцировка ЦМ, первыми становятся различимыми зачатки цветковых чешуй (ЦЧ), после чего закладываются органы цветка. Колосок пшеницы развивается акропетально, первыми появляются цветки, расположенные в базальной части колоска, затем расположенные дистально, а колос развивается от центральной части к периферии, таким образом, колоски, расположенные в центральной части колоса, формируются быстрее. После закладки колосковых меристем развитие соцветия SCR-линий проходило по описанной выше схеме и не отличалось от развития соцветий линии пшеницы сорта Новосибирская 67, а также других линий и сортов пшеницы стандартных морфотипов, описанных ранее (см. рис. 2).

Все этапы развития соцветия SCR-линий пшеницы, связанные с закладкой и последующей дифференцировкой меристемы соцветия, колосковых и цветковых меристем, не несли изменений. Взаимное расположение колосков у SCR-линий на всех этапах морфогенеза соцветия, начиная с закладки колосковых меристем и заканчивая превращением меристемы соцветия в меристему терминального колоска, не изменялось и соответствовало нормальному типу колоса у Новосибирской 67. Ранее было показано, что у растений со спиральным филлотаксисом соцветия, к которым относится большинство видов злаков, включая рис, сорго и другие, спиральное расположение латеральных меристем соцветия становится заметным на самых ранних этапах развития соцветия, начиная с формирования нескольких первых латеральных меристем (Kellogg et al., 2013; Bartlett, Thompson, 2014).

Идентичность меристем определяет тип органов, которым они дают

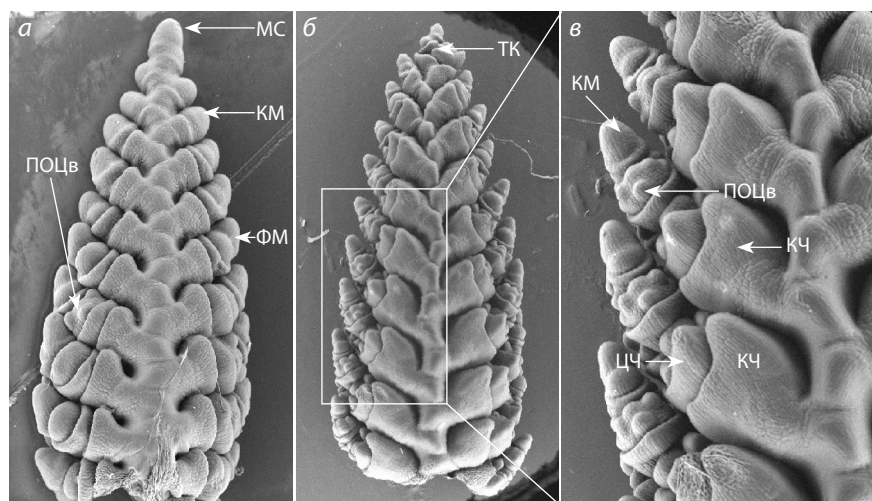


Рис. 2. Строение развивающегося соцветия SCR-морфотипа линии Rus. 30-11 (сканирующая электронная микроскопия) на начальной стадии дифференцировки цветковых меристем (а), стадии дифференцировки терминального колоска (б, в).

МС – меристема соцветия; КМ – колосковая меристема; ФМ – флоральная меристема; ПОЦв – примордии органов цветка; КЧ – колосковая чешуя; ЦЧ – цветковая чешуя; ТК – дифференцирующий терминальный колосок.

начало. Известно, что идентичность меристем и филлотаксис тесно связаны между собой, и часто смена идентичности меристем сопровождается изменением филлотаксиса (Bartlett, Thompson, 2014). Более того, показано, что у мутантов как одно-, так и двудольных растений существенные нарушения развития меристем (и идентичности, и детерминированности) вызывают смену филлотаксиса; примером могут служить мутанты *lfu* арабидопсис, у которых конверсия базальных цветков во вторичные генеративные побеги сопровождается сменой филлотаксиса (Weigel et al., 1992); двойные мутанты кукурузы *bde zag1* и *ifal ids*, у которых происходит превращение детерминированных цветковых или колосковых меристем в меристемы вторичных осей соцветия, что также сопровождается сменой филлотаксиса (Laudencia-Chingcuanco, Hake, 2002; Thompson et al., 2009). В нашем исследовании не обнаружено изменений идентичности и/или детерминированности меристем развивающихся соцветий SCR-линий.

Таким образом, морфологические особенности изучаемых SCR-линий не являются следствием изменений морфогенеза соцветия (нарушений идентичности, детерминированности меристем, изменения филлотаксиса), а связаны с особенностями роста клеток колосового стержня на более поздних этапах роста колоса. Данные изменения детерминированы генетически, как было показано ранее (Smoček, 1991) и подтверждено результатами настоящего исследования. Гибриды поколения F_1 , полученные при скрещивании линий SCR и Н67, имели колос морфотипа SCR, а в поколении F_2 наблюдали расщепление 110 растений со спиральным колосом: 42 растения с колосом стандартного типа, что соответствовало расщеплению 3 : 1 ($\chi^2 = 0.010$ ($df = 1$), $0.9 < p < 0.975$), следовательно, SCR наследуется как доминантный моногенный признак. На степень проявления SCR-фенотипа влияют факторы окружающей среды, как было показано ранее (Smoček, 1991), и генотипическая среда, как обнаружено в настоящем исследовании, так как линии пшеницы Rus. 30-11 и Rus. 34-11, у которых ген *Scr1*, полученный от одного и того же донора признака SCR, функционирует в разной генотипической среде, различаются степенью выраженности SCR-признака.

Линии морфотипа SCR, охарактеризованные с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии, представляют собой уникальный генетический ресурс для дальнейшего изучения молекулярно-генетических механизмов, определяющих архитектуру колоса. Кроме того, SCR-линии

интересны с точки зрения создания форм пшеницы с новыми морфотипами колоса, например, при получении форм с увеличенным числом колосков в уступе колоса в сочетании с SCR, при этом спиральное расположение колосков обеспечивает больше пространства и освещенности для развивающихся колосков в составе кластера, что может способствовать увеличению размера зерновок у многоколосковых форм.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0324-2016-0001 и при поддержке грантов РФФИ № 15-04-05371 А и 16-54-53064 ГФЕН а.

Работа П. Мартинек поддержана Министерством сельского хозяйства Чешской Республики, проект R01116.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Добровольская О.Б., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Попова О.М., Красников А.А., Лайкова Л.И. Изучение морфогенеза соцветия и выявление особенностей наследования признака «многоколосковость» у мутантной линии мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Онтогенез. 2014а;45:434-441.

Добровольская О.Б., Мартинек П., Адонина И.Г., Бадаева Е.Д., Орлов Ю.Л., Салина Е.А., Лайкова Л.И. Влияние перестроек хромосом 2-й гомеологической группы на морфологию колоса мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014б;18(4/1):672-680.

Культурная флора СССР. Под общ. рук. Д.Д. Брежнева. Т.1. Пшеница. Ред. В.Ф. Дорощев, О.Н. Коровина. Л.: Колос. Ленингр. отд-ние, 1979.

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшейш. шк., 1973.

Babb S., Muehlbauer G.J. Genetic and morphological characterization of the barley *uniculm2* (*cul2*) mutant. Theor. Appl. Genet. 2003;106: 846-857. DOI 10.1007/s00122-002-1104-0.

Bartlett M.E., Thompson B. Meristem identity and phyllotaxis in inflorescence development. Front. Plant Sci. 2014;5:508. DOI 10.3389/fpls.2014.00508.

Boden S.A., Cavanagh C., Cullis B.R., Ramm K., Greenwood J., Finnegan J.E., Trevaskis B., Swain S.M. Ppd-1 is a key regulator of inflorescence architecture and paired spikelet development in wheat. Nat. Plants. 2015;26(1):14016. DOI 10.1038/nplants.2014.16.

Bonnett O.T. The development of the wheat spike. J. Agric. Res. 1936; 53:445-451.

Dobrovolskaya O., Martinek P., Voylokov A.V., Korzun V., Röder M.S., Börner A. Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*). Theor. Appl. Genet. 2009;119:867-874. DOI 10.1007/s00122-009-1095-1.

Dobrovolskaya O., Pont C., Sibout R., Martinek P., Badaeva E., Murat F., Chosson A., Watanabe N., Prat E., Gautier N., Gautier V., Poncet Ch., Orlov Yu., Krasnikov A.A., Bergès H., Salina E., Lalkova L., Salse J. FRIZZY PANICLE drives supernumerary spikelets in bread wheat (*T. aestivum* L.). Plant Physiol. 2015;167:189-199. DOI 10.1104/pp.114.250043.

Ikeda K., Nagasawa N., Nagato Y. Aberrant panicle organization 1 temporally regulates meristem identity in rice. Dev. Biol. 2005;282:349-360. DOI 10.1016/j.ydbio.2005.03.016.

Kellogg E.A., Camara P.E., Rudall P.J., Ladd P., Malcomber S.T., Whipple C.J., Doust N.A. Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). Front. Plant Sci. 2013;4:250. DOI 10.3389/fpls.2013.00250.

Laudencia-Chinguanco D., Hake S. The *indeterminate floralapex1* gene regulates meristem determinacy and identity in the maize inflorescence. Development. 2002;129:2629-2638.

Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R., Kossuth J., Kellogg E.A. Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity. Eds. P.S. Soltis, J. Leebens-Mack. Developmental Genetics of the Flower, 2006. Advances in Botanical Research. 2006;44:423-479. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2296\(06\)44011-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2296(06)44011-8).

Martinek P., Bednar J. Changes of spike morphology (multirow spike – MRS, long glumes –LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding. Proc. Int. Conf. “Genetic Collections, Isogenic and Alloplasmic Lines”. Novosibirsk, 2001;192-194.

Martinek P., Bednar J. Gene resources with non-standard spike morphology in wheat. Proc. Int. 9th Wheat Genet. Symp., Saskatoon, Canada. 2–7 Aug. 1998. Ed. A. Slinkard. Univ. Saskatchewan. Saskatoon, 1998;286-288.

Shitsukawa N., Kinjo H., Takumi S., Murai K. Heterochronic development of the floret meristem determines grain number per spikelet in diploid, tetraploid and hexaploid wheats. Ann. Bot. 2009;104:243-251. DOI 10.1093/aob/mcp129.

Smoček J. Screwedness of the spike rachis – A new phenomenon in wheat spike morphology. Rostlinná Výroba. 1991;37:507-514.

Thompson B.E., Bartling L., Whipple C., Hall D.H., Sakai H., Schmidt R., Hake S. The bearded-ear encodes a MADS box transcription factor critical for maize floral development. Plant Cell. 2009;21:2578-2590. DOI 10.1105/tpc.109.067751.

Weigel D., Alvarez J., Smyth D.R., Yanofsky M.F., Meyerowitz E.M. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. Cell. 1992; 69:843-859. DOI 10.1016/0092-8674(92)90295-N.