

Соцветие злаков: особенности строения, развития и генетической регуляции морфогенеза

О.Б. Добровольская^{1, 2} ✉, А.Е. Дресвянникова^{1, 3}

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

² Всероссийский центр карантина растений, Московская область, Раменский район, п. Быково, Россия

³ Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

Злаки (Poaceae Barnh.) – самое крупное семейство покрытосеменных растений, произрастающих на всех континентах земного шара и составляющих значительную часть многих биоценозов. К этому семейству принадлежат такие важные сельскохозяйственные культуры, как рис, кукуруза, пшеница, ячмень, рожь, сахарный тростник. Качественные и количественные характеристики соцветий злаков непосредственно связаны с продуктивностью и определяются особенностями развития. В обзоре рассмотрены современные представления о строении и развитии соцветий злаков, а также результаты исследований генетических механизмов, регулирующих их формирование. Соцветия всех злаковых характеризуются общей чертой: цветки развиваются в составе определенной структуры – колоска, строение и общие черты развития которого сходны у всех злаков. У большинства представителей злаковых соцветие имеет сложное строение. Длина и особенности строения главной оси соцветия, наличие и степень ветвления, расположение и развитие боковых веточек обуславливают большое разнообразие в строении соцветий. Сложные соцветия злаков формируются из меристем нескольких типов. Переход от функционирования одной меристемы к другой – многоступенчатый процесс, в регуляцию которого вовлечено множество генов. Гены, управляющие развитием соцветия злаков, были идентифицированы благодаря использованию мутантов (в основном кукурузы и риса), у которых нарушена морфология соцветия и цветка; большая часть этих генов контролирует инициацию и судьбу меристем. Наличие некоторых генетических механизмов, регулирующих развитие соцветия злаков, подтверждают модели, ранее открытые у двудольных растений. Вместе с тем показано, что существуют процессы развития, специфичные только для соцветий злаков, и появляются новые модули в их генетической регуляции, в частности связанные с формированием разветвленного соцветия. Кроме того, важный аспект генетической регуляции – наличие «слабых» аллелей, не вызывающих тератологических нарушений в строении соцветия, но вносящих вклад в изменчивость количественных признаков под контролем генов развития, например генов сигнального пути CLAVATA злаков. Наличие таких «слабых» аллелей, связанных с продуктивностью, является основанием для их дальнейшего использования в селекционных программах.

Ключевые слова: злаки; соцветие; меристемы; идентичность меристем; детерминированность меристем.

Cereal inflorescence: features of morphology, development and genetic regulation of morphogenesis

O.B. Dobrovolskaya^{1, 2} ✉, A.E. Dresvyannikova^{1, 3}

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

² All-Russian Plant Quarantine Centre, Bykovo, Ramenskoe district, Moscow region, Russia

³ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Cereals (Poaceae Barnh.) are the largest family of monocotyledonous flowering plants growing on all continents and constituting a significant part of Earth's many ecological communities. The Poaceae includes many important crops, such as rice, maize, wheat, barley, and rye. The qualitative and quantitative characteristics of cereal inflorescences are directly related to yield and are determined by the features of inflorescence development. This review considers modern concepts of the morphology, development and genetic mechanisms regulating the cereal inflorescence development. A common feature of cereal inflorescences is a spikelet, a reduced branch that bears florets with a similar structure and common scheme of development in all cereals. The length and the structure of the main axis, the presence and type of lateral branches cause a great variety of cereal inflorescences. Complex cereal inflorescences are formed from meristems of several types. The transition from the activity of one meristem to another is a multi-step process. The genes involved in the control of the cereal inflorescence development have been identified using mutants (mainly maize and rice) with altered inflorescence and floret morphology; most of these genes regulate the initiation and fate of meristems. The presence of some genetic mechanisms in cereals confirms the models previously discovered in dicotyledonous plants; on the other hand, there are cereal-specific developmental processes that are controlled by new modules of genetic regulation, in particular, associated with the formation of a branched inflorescence. An important aspect is the presence of quantitative variability of traits under the control of developmental genes, which is a prerequisite for the use of weak alleles contributing to the variability of plant growth and yield in breeding programs (for example, genes of the CLAVATA signaling pathway).

Key words: cereals; inflorescence; meristems; meristem identity; meristem determinacy.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Добровольская О.Б., Дресвянникова А.Е. Соцветие злаков: особенности строения, развития и генетической регуляции морфогенеза. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(7):766-775. DOI 10.18699/VJ18.420

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Dobrovolskaya O.B., Dresvyannikova A.E. Cereal inflorescence: features of morphology, development and genetic regulation of morphogenesis. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(7):766-775. DOI 10.18699/VJ18.420 (in Russian)

Received 25.05.2018

Accepted for publication 27.06.2018

© AUTHORS, 2018

Злаки Poaceae Barnh. (Gramineae Juss.) – самое крупное семейство покрытосеменных растений, которое включает около 8000 видов, 500 родов, объединенных в 60–80 триб и несколько подсемейств (Цвелев, 1976), произрастающих на всех континентах земного шара и составляющих значительную часть многих биоценозов. К этому семейству принадлежат такие важные сельскохозяйственные культуры, как пшеница, рис, кукуруза, а также ячмень, рожь, овес, сорго, просо, сахарный тростник и др. Важное экономическое значение зерновых злаков, прежде всего риса, пшеницы, кукурузы, ячменя, и непрерывающиеся работы по селекции этих сельскохозяйственных культур требуют детального изучения и глубокого понимания молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе формирования хозяйственно ценных признаков, процессов адаптации и развития в целом. Качественные и количественные характеристики соцветия злаков непосредственно связаны с продуктивностью. Особенности развития соцветия определяют его архитектуру, и идентификация генов, управляющих развитием соцветия, установление их структуры и функций – необходимое условие для определения мишеней направленного воздействия на программы развития соцветия и на связанные с продуктивностью признаки злаков.

Таким образом, изучение особенностей развития соцветий злаков, важных зерновых культур, имеет очевидную практическую значимость. Исследованиям генетических аспектов развития соцветий традиционно уделялось большое внимание, и они по-прежнему актуальны. Основная цель представленного обзора – обобщить результаты исследований, посвященных изучению особенностей развития и генетической регуляции морфогенеза соцветий злаков, полученных к настоящему времени.

Особенности строения соцветий злаков

У представителей семейства злаков (Poaceae) цветки собраны в соцветия. У всех злаковых, за исключением одной, рано дивергировавшей ветви подсемейства Anomochlooideae, соцветия характеризуются общей чертой – цветки развиваются в составе определенной структуры – колоска. Н.Н. Цвелев (1976) определял колосок как элементарное соцветие злаковых, а в современной англоязычной литературе колосок обычно рассматривают как укороченную/редуцированную веточку, при этом термин “spikelet” обозначает миниатюрный колос (Malcomber et al., 2006). У всех злаков колосок имеет сходное строение и общие черты развития. Колосок большинства злаков содержит цветки, состоящие из завязи, пыльников, лодикул, цветковых чешуй, заключенных в колосковые чешуи. Многоцветковый колосок состоит из оси колоска (rachilla), на которой поочередно двумя рядами расположены цветки, заключенные в цветковые чешуи, а у основания колоска располагается пара брактей (чешуевидные прицветные листья), не имеющих цветков, верхняя и нижняя колосковые чешуи (glumae). Размер колосковых чешуй злаков варьирует от очень крупных, охватывающих весь колосок, до мелких или даже полностью редуцированных. В многоцветковых колосках они часто сходны по строению с

нижними цветковыми чешуями (Цвелев, 1976). У представителей подсемейства Anomochlooideae колоска как такового нет, но имеется его эквивалент, лишенный колосковых и цветковых чешуй (Clark, Judziewicz, 1996). Подсемейство Pharoideae – самая ранняя эволюционная ветвь, у которой наблюдается формирование типичного колоска (Malcomber et al., 2006). Число цветков в колоске злаков варьирует от 1 до 10 (иногда до 30). Н.Н. Цвелев (1976) рассматривает одноцветковые и двухцветковые колоски в качестве редукции первичных многоцветковых колосков, полагая, что эволюция колосков шла по пути уменьшения числа цветков, но сами колоски образовывали сложные соцветия. S.T. Malcomber с коллегами (2006) сообщают, что появление многоцветкового колоска у злаков происходит после отделения эволюционной ветви Pharoideae. Таким образом, колосок представляет собой элементарное соцветие в составе сложного соцветия злаков.

Соцветие немногочисленных представителей злаков (например, рода *Lygeum*) представлено единственным терминальным (верхушечным) колоском, у большинства представителей злаковых оно имеет более сложное строение. Длина и особенности строения главной оси соцветия, степень ветвления, расположение и развитие боковых веточек обуславливают большое разнообразие в строении соцветий злаков.

В классической таксономической литературе колосок принято рассматривать в качестве аналога цветка как терминальной структуры боковой оси соцветия (Malcomber et al., 2006), на основании чего соцветия злаков были разделены на следующие типы:

- 1) колос – соцветие, у которого колоски находятся непосредственно на оси колосового стержня (сидячие колоски), как у пшеницы, ржи и ячменя;
- 2) метелка представляет собой разветвленное соцветие, колоски которого развиваются на боковых осях (веточках) разного порядка. Метелка встречается у большинства представителей злаков, включая рис, овсы, сорго, просо;
- 3) кисть (или кистевидная метелка) – соцветие, колоски которого расположены на главной оси на ножках (стебельках), например соцветие представителей рода *Braichypodium* (коротконожка).

Соцветие злаков может быть как терминальным (или верхушечным), так и аксиальным, формироваться в пазухах листа. У большинства злаков морфология терминального и аксиальных соцветий одинакова, исключение составляют представители трибы Andropogoneae (кукуруза, сорго, сахарный тростник), аксиальные соцветия которых менее разветвлены (Malcomber et al., 2006). Наиболее это выражено у кукурузы *Zea mays* ssp. *mays*, терминальное соцветие которой (метелка) разветвлено, а аксиальное соцветие (початок – колосовидное соцветие с утолщенной осью) не разветвлено.

Соцветие представителей трибы Triticeae, к которому относятся важные зерновые культуры – пшеница, ячмень и рожь, представляет собой колос и в норме не разветвлено; колоски расположены непосредственно на главной оси колоса, на уступах колосового стержня. У гексаплоидной мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (BBAADD) рост главной оси колоса детерминирован и заканчивается фор-

мированием верхушечного (терминального колоска), у диплоидной пшеницы *T. monococcum* L. (AA) терминальный колосок либо рудиментарен, либо отсутствует (Bonnet, 1936). В отличие от пшеницы, рост оси колоса ячменя *Hordeum vulgare* L. не детерминирован и колос не имеет верхушечного/терминального колоска (Bonnet, 1936).

Число латеральных сидячих колосков на уступах колосового стержня может различаться и является важной таксономической характеристикой, оно может быть фиксированным или варьировать (Muramatsu, 2009; Sakuma et al., 2011). Так, у пшеницы и ржи на уступах колосового стержня располагается по одному сидячему колоску, а у ячменя – либо один (двурядный колос), либо три колоска (шестирядный колос). Нефиксированное число колосков на уступе формируется у представителей рода *Elymus* (Muramatsu, 2009).

Особенности развития соцветий злаков

Меристемы – образовательные ткани растений, содержащие пул стволовых клеток (Батыгина, 2014). Особенности архитектуры растений в большой степени определяются активностью первичных меристем, которые закладываются в ходе эмбрионального развития, – апикальной меристемы побега (ПАМ) и корня (КАМ). Меристемы ПАМ и КАМ обеспечивают рост осевых органов – побега и главного корня – и формирование надземной и подземной частей растения. Во время вегетативной фазы развития ПАМ последовательно инициирует листовые примордии (зачатки). В пазухах листа формируются вторичные аксиальные меристемы, которые затем развиваются во вторичные побеги. В результате перехода растения от вегетативной стадии развития к генеративной происходит преобразование апикальной меристемы побега в меристему нового типа – меристему соцветия. У некоторых видов растений, например *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., ПАМ напрямую инициирует меристему цветка, у злаков развиваются промежуточные типы меристем. Переход от функционирования одной меристемы к другой – сложный многоступенчатый процесс, в регуляцию которого вовлечено множество генов. Соцветие метельчатых злаков, таких как рис, кукуруза (мужское соцветие), сорго, состоит из главной оси, длинных веточек и колосков, а колос пшеницы, ржи и ячменя – из главной оси и колосков. Каждая из этих уникальных структур развивается из определенного типа специализированных меристем, их обычно называют в зависимости от органов, которым они дают начало, – меристемы веточек, меристемы колосков и др. Таким образом, сложное соцветие злаков формируется из меристем нескольких типов.

Каждую меристему характеризуют два основных свойства: идентичность и детерминированность. Идентичность меристемы определяется по типу зачатков органов, инициируемых данной меристемой (Bartlett, Thompson, 2014). Детерминированные меристемы представлены группами клеток, которые постепенно расходуются после инициации определенного (как правило, фиксированного) числа органов, а недетерминированные, напротив, образуются из самовозобновляемого пула клеток и продолжают производить структуры (стебель, листья, веточки, цвет-

ки) на протяжении жизненного цикла растений (Bartlett, Thompson, 2014). Для большинства цветковых растений детерминированность меристемы означает переход к установлению идентичности цветковой меристемы, однако злаки являются исключением, их меристемы соцветия могут быть детерминированы способами, которые присутствуют или не связаны с приобретением идентичности флоральных меристем. Для фенологического описания развития соцветия злаков была предложена «гомеотическая» модель переключения идентичности меристем, в рамках которой меристемы проходят через ряд последовательных преобразований от меристемы соцветия к цветковым меристемам (McSteen et al., 2000; Laudencia-Chingcuanco et al., 2002).

Общая схема развития соцветия злаков выглядит следующим образом: переход к генеративной фазе, когда апикальная меристема побега преобразуется в меристему соцветия, сопровождается быстрым увеличением ее размера и нередко сменой филлотаксиса (порядка расположения органов относительно главной оси) (Taguchi-Shiobara et al., 2001; Bartlett, Thompson, 2014). Далее меристема соцветия формирует главную ось соцветия и дает начало латеральным меристемам боковых осей соцветия (другое название – первичные аксиальные меристемы соцветия или меристемы веточек у метельчатых злаков), которые, в свою очередь, могут давать начало латеральным меристемам следующего порядка и далее могут либо прекращать развитие, либо переходить к формированию колоска. Колосковая меристема может быть детерминированной, и ее развитие заканчивается закладкой терминального цветка после формирования определенного числа цветков (рис, кукуруза, ячмень), или недетерминированной и инициировать неопределенное число цветков перед тем, как дегенерировать (брахиподиум, пшеница).

Е.А. Kellog с коллегами (2013) при изучении морфологии соцветия злаков предложила принимать во внимание отдельные компоненты фенотипа как модули, которые могут комбинироваться различными способами, с учетом особенностей их развития. Формирование меристем соцветия злаков может идти по трем различным путям: 1) терминироваться развитием колоска, 2) давать начало меристемам следующего порядка или 3) прекращать развитие. Если меристема дает начало латеральной меристеме следующего порядка, то эта меристема, в свою очередь, также может развиваться по одному из трех описанных выше путей и, что важно, каждый этап развития оси следующего порядка не зависит от предыдущего, таким образом, в процессе эволюции могут реализоваться любые комбинации. Так, если меристема соцветия дает начало единственной колосковой меристеме, соцветие представлено единственным терминальным колоском, что у злаков встречается редко (род *Lygeum*). У большинства злаков меристема соцветия дает начало латеральным меристемам, которые либо сразу терминируются развитием колоска (*Brachyelytrum*), либо дают начало меристемам осей следующего порядка, в результате чего происходит ветвление соцветия (метельчатые злаки). Пути развития меристемы соцветия и латеральных меристем, как правило, различаются (Malcomber et al., 2006). Таким образом,

модификации основной схемы развития соцветия злаков приводят к разнообразию форм соцветий злаков.

У риса меристема соцветия сначала инициирует первичные аксиальные меристемы (меристемы веточек), которые дают начало вторичным аксиальным меристемам и на более поздних этапах развития – колосковым меристемам. Таким образом, колосковые меристемы инициируются из первичных и вторичных аксиальных меристем соцветия, и каждая дает начало одному фертильному цветку, двум стерильным цветковым чешуйкам и паре колосковых чешуек. Колосковые чешуйки в большой степени редуцированы и называются рудиментарными (Thompson, Nake, 2009). Для соцветий кукурузы и мужского, и женского типов характерно развитие парных колосковых меристем, которые встречаются только у представителей *Andropogoneae*. Несмотря на существенную разницу в морфологии женского и мужского соцветий кукурузы, развитие их идет сходным образом, и основное различие заключается в том, что у мужского соцветия (метелки) в отличие от женского соцветия (початка) формируются меристемы веточек (Bommert et al., 2005b; Thompson, Nake, 2009). Главная особенность развития колоса представителей трибы *Triticeae* (пшеницы, ячменя, ржи и др.) – отсутствие меристем веточек; колосковые меристемы инициируются непосредственно меристемой соцветия. Различия в развитии соцветий между отдельными представителями трибы связаны не с наличием/отсутствием специфичных меристем, а с особенностями их функционирования. Так, меристема соцветия у мягкой пшеницы терминируется, а у ячменя не детерминирована, колосковая меристема пшеницы, напротив, не детерминирована, а ячменя – детерминирована. При этом у ячменя формируются три колосковые меристемы, центральный колосок всегда развивается полностью, а латеральные могут быть либо полностью развиты, либо стерильны (или в них развиваются только тычинки), в результате чего формируется либо двурядный, либо шестирядный колос (Pourkheirandish, Komatsuda, 2007). Развитие колоса пшеницы идет по следующему пути: меристема соцветия последовательно дает начало латеральным меристемам, которые развиваются в латеральные колоски (колосковые меристемы), пока не сформируется терминальный (верхушечный) колосок. Каждая латеральная (колосковая) меристема развивается в единственный латеральный колосок, состоящий из множества цветков (Bonnet, 1936). Колосковая меристема инициирует органы колоска и флоральной меристемы, которые появляются в следующей последовательности: первыми становятся различимыми примордии двух колосковых чешуй, затем инициируются флоральные меристемы и на их периферии формируются примордии двух цветковых чешуй, далее происходит дифференцировка органов цветка (двух лодикул, пестика и трех тычинок). Колосок пшеницы недетерминированный и состоит из нескольких цветков, которые развиваются акропетально. Недетерминированный характер колосковых меристем присущ всем видам пшеницы, независимо от уровня плоидности (Shitsukawa et al., 2009). Число фертильных цветков в колоске зависит от общего числа цветковых меристем и числа цветков с гипоплазией. У цветков дистальной части колоска обнаружено два типа гипоплазии: органы цветка инициируются,

но не развиваются полностью (диплоидные пшеницы), органы цветка закладываются и развиваются, но цветки стерильны (тетраплоидные и гексаплоидные виды пшеницы), в результате чего у диплоидных видов пшеницы фертильным оказывается только один базальный цветок, у тетраплоидных – чаще всего два и у гексаплоидных – четыре-пять. Таким образом, гетерохрония в развитии цветков колоска у видов пшеницы разного уровня плоидности служит причиной различий в числе зерновок в колоске зрелого колоса (Shitsukawa et al., 2009).

Полагают, что метелка – более примитивная форма соцветия и колос появился позднее в ходе эволюции (Sakuma et al., 2011).

Генетическая регуляция морфогенеза соцветий злаков

Кукуруза (*Z. mays*) и рис (*O. sativa*) – модельные виды злаков, у которых генетическая регуляция развития соцветия наиболее изучена. Прежде всего, это связано с доступностью генетических ресурсов, разработкой молекулярных и биотехнологических подходов анализа геномов и результатов секвенирования геномов. Так, у кукурузы получены многочисленные мутанты с измененной морфологией соцветия, а рис – первый вид злаков, геном которого был секвенирован и к настоящему времени хорошо аннотирован, что дало возможность позиционного клонирования. Кроме того, у риса хорошо разработаны методы трансформации, и, таким образом, возможна функциональная валидация полученных результатов. В последнее время число модельных видов злаков увеличилось и включает *Brachypodium distachyon*, ячмень *H. vulgare*, и недавно, – сетарию итальянскую *Setaria italica* (Bommert, Whipple, 2017). Синтения геномов злаков позволила проводить позиционное клонирование у видов злаков, с менее изученным геномом. Гены, управляющие развитием соцветия, были идентифицированы благодаря использованию мутантов (в основном кукурузы и риса), у которых нарушена морфология соцветия и цветка; большая часть этих генов регулирует инициацию и судьбу меристем (Bommert et al., 2005b; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012).

Переход от вегетативной стадии развития к генеративной или инициация цветения растений происходит под действием внешних и внутренних стимулов. Этот этап развития не проявляется морфологически, но на его протяжении происходят важные физиологические изменения, в основе которых лежат молекулярно-генетические преобразования. Известны холодовой, фотопериодический, гиббереллиновый и автономный сигнальные пути индукции цветения (Лутова и др., 2010).

Роль ортологов гена *LFY/FLO* в развитии соцветий злаков

Гены ортологи двудольных модельных видов *Arabidopsis thaliana* *LEAFY* (*LFY*) и *Antirrhinum majus* *FLORICAULA* (*FLO*) играют ключевую роль в формировании флоральной меристемы, являясь интеграторами информации, поступающей от разных путей инициации цветения (Лутова и др., 2010). Гены *LFY* и *FLO* кодируют транскрипционные факторы (ТФ), специфичные только для растений. У мутантов *flo* и *lfy* нарушен метаморфоз побега в цвет-

ки, что приводит к формированию вегетативных побегов вместо цветков и цветков с аномалиями. У кукурузы *Z. mays* были идентифицированы две копии гомологов *ZFL1* (*Z. mays FLO/LFY 1*) и *ZFL2* (*Z. mays FLO/LFY 2*). Анализ двойных мутантов *zf11zf12* обнаружил нарушения в идентичности и детерминированности флоральных меристем и мужского, и женского соцветий. Гены *ZFL1* и *ZFL2* экспрессируются в меристемах соцветия, высокий уровень экспрессии наблюдается в парных колосковых меристемах и сохраняется во флоральных меристемах на стадии инициации органов цветка (Bommert et al., 2005b). Паттерн экспрессии генов *FLO/LFY* двудольных и генов *ZFL1* и *ZFL2* кукурузы совпадает, что наряду со сходством мутантных фенотипов предполагает консервативность функций генов ортологов у двудольных и *Z. mays*. Паттерн экспрессии гена риса *RFL* (rice *FLORICAULA/LEAFY*), гомолога *FLO/LFY*, отличается: ген экспрессируется в апикальных участках развивающегося соцветия на ранних этапах развития, но не экспрессируется ни в первичных и/или вторичных аксиальных меристемах веточек, ни во флоральных меристемах. Транскрипты *FLO/LFY* обнаружены в эпидермальных клетках листа. N.N. Rao с коллегами (2008) показали, что снижение уровня экспрессии гена *RFL* вызывает существенную задержку перехода растения к цветению, вплоть до отсутствия цветения, а повышенный уровень экспрессии приводит к ускоренному переходу к цветению. Кроме того, снижение уровня экспрессии *RFL* влияет на архитектуру соцветия, уменьшая число первичных веточек, содержащих несколько колосков с фертильными цветками, и приводя к полной редукции вторичных веточек. Полный нокадаун экспрессии *RFL* приводит к редукции вторичных побегов растения (Rao et al., 2008). В 2012 г. был охарактеризован мутант риса *aberrant panicle organization 2* (*apo2*), у которого наблюдалось уменьшение размера метелки и числа веточек в результате более раннего развития колосковых меристем и нарушения развития цветка, укорочение пластохрона (Ikeda et al., 2012). В результате позиционного клонирования был выделен ген, отвечающий за мутантный фенотип, им оказался ген *APO2*, идентичный ранее изученному гену *RFL* (Ikeda et al., 2012). Таким образом, *RFL* (*APO2*) риса является мастер-регулятором различных генетических путей, управляющих процессами развития. У мутантов *lfy* арабидопсиса, экспрессирующих ген риса *RFL*, наблюдается неполное восстановление функций, таким образом, функции генов *LFY/FLO* и *RFL* совпадают только частично. Ортолог *FLO/LFY* был выделен в геноме мягкой пшеницы (Shitsukawa et al., 2006). Было установлено, что паттерн экспрессии *WFL* (wheat *FLORICAULA/LEAFY*) в соцветии сходен с *RFL* риса: ген не экспрессируется в цветковых меристемах, транскрипты *WFL* обнаружены в тканях развивающегося соцветия и цветковых чешуях, на основании чего предположено, что и функции *RFL* и *WFL* в развитии соцветия сходны (Shitsukawa et al., 2006). Таким образом, наблюдается частичная дивергенция функций генов *LFY* (*FLO*) двудольных растений, играющих ключевую роль в формировании флоральной меристемы, и их гомологов у злаков, у которых гомологичные гены также участвуют в развитии соцветия и вегетативных органов (ген *RFL*).

Консервативность сигнального пути CLAVATA-WUSCHEL, координирующего пролиферацию и дифференцировку клеток меристем высших растений

Число аксиальных меристем, инициируемых меристемами соцветия кукурузы и риса, зависит от их размера и находится под контролем генов, гомологичных генам *A. thaliana* *CLAVATA* (*CLV1*, 2, 3). Сигнальный путь *CLAVATA-WUSCHEL* координирует пролиферацию и дифференцировку клеток меристем, являясь основным в регуляции гомеостаза меристем высших растений, он впервые был обнаружен и изучен у арабидопсиса (Somssich et al., 2016). Ген *WUSCHEL* (*WUS*) кодирует гомеодомен-содержащий транскрипционный фактор, который экспрессируется в организующем центре (ОЦ) центральной зоны апикальной меристемы. Функция гена – поддержание пула стволовых клеток (Mayer et al., 1998). У мутантов *clavata* (*clv1*, 2, 3) арабидопсиса увеличено число клеток центральной зоны ПАМ, что приводит к увеличению числа органов цветка, плодolistиков, фасциации стебля, формированию плода «матрешка». На основании этого было предположено, что гены *CLV* негативно регулируют экспрессию *WUS*, ограничивая область его экспрессии в ПАМ (Лутова и др., 2010). Ген *CLV1* кодирует трансмембранную рецепторную киназу, а *CLV2* – рецептор-подобный белок, имеющий значительное сходство с *CLV1*, но без цитоплазматического киназного домена. Ген *CLV3* кодирует небольшой секреторный пептид из 96 аминокислот, содержащий CLE-домен (*CLAVATA3* (*CLV3*)/*ENDOSPERM SURROUNDING REGION* (*ESR*)). Белок *CLV3* представляет собой лиганд, который связывается с рецепторами *CLV1*, *CLV2* (Лутова и др., 2010; Somssich et al., 2016). Ген кукурузы *THIK TASSEL DWARF 1* (*TD1*) кодирует LRR-рецепторную киназу и гомологичен гену *CLV1*. Мутанты *td1* имеют выраженную фасциацию оси женского соцветия и существенное увеличение числа рядов в початке (Bommert et al., 2005a). У мутанта риса *floral organ number1* (*fon1*) наблюдается увеличение размера флоральной меристемы и числа органов цветка; *FON1* кодирует белок с высокой степенью гомологии с *TD1* и *CLV1* (Suzaki et al., 2004). Ген *OsLRK1* риса также является *CLV1*-подобным геном, его сайленсинг в результате РНК-интерференции приводит к увеличению числа органов цветка (Kim et al., 2000). Наряду с *fon1* у риса выявлены другие мутанты, *fon2-1*, *fon2-2* и *fon3*, со сходным фенотипом соцветия, связанным с увеличением размера меристемы соцветия и числа органов цветка (Nagasawa et al., 1996; Jiang et al., 2005).

Ген кукурузы *FASCIATED EAR 2* (*FEA2*) кодирует белок, гомологичный *CLV2* (Taguchi-Shiobara et al., 2001). У *fea2*-мутантов существенно увеличен размер меристемы соцветия, часто увеличен размер аксиальных меристем соцветия и флоральных меристем, что приводит к формированию початка с увеличенным числом рядов и дополнительных органов цветка (Taguchi-Shiobara et al., 2001). Двойные мутанты *td1fea2* имеют более выраженный мутантный фенотип по сравнению с фенотипами каждого отдельного мутанта *td1* и *fea2*, что предполагает принадлежность генов к различным генетическим путям регуляции (Bommert et al., 2005c). Было показано, что *CLV2* арабидопсиса также принадлежит независимому

сигнальному пути и формирует рецепторный комплекс с белком CRN (Müller et al., 2008). Недавно обнаружен еще один ген кукурузы *FASCATED EAR3 (FEA3)*, кодирующий LRR-рецепторную киназу CLV-типа; мутации гена вызывают сходные с *fea2* и *td1* фенотипические проявления – увеличение размера меристемы соцветия. Двойные мутанты *fea3fea2* имеют более выраженный мутантный фенотип, что предполагает синергистическое взаимодействие генов и наличие общей мишени (Je et al., 2016). Ген экспрессируется в области меристемы, окружающей ОЦ, и отвечает на CLE (пептидные) сигналы от зачатков органов (Je et al., 2016). Обнаружено, что ген *FEA2* локализуется на генетической карте с QTL, определяющим число рядов зерен в початке и, таким образом, может иметь большое значение для повышения урожайности (Taguchi-Shiobara et al., 2001). Найдены «слабые» аллели генов *fea2* и *fea3*, которые увеличивают число рядов зерен в початке, не вызывая при этом изменений в морфологии соцветия – укорочение или фасциацию (Bommert et al., 2013; Je et al., 2016).

Ген риса *FLORAL ORGAN NUMBER 2 (FON2)* кодирует небольшой секреторный белок и является предполагаемым ортологом гена *CLV3* (Suzaki et al., 2004; Chu et al., 2006). У мутантов *fon2* наблюдается увеличение размеров ПАМ, меристемы соцветия и флоральных меристем, что приводит к формированию сверхчисленных первичных веточек и органов цветков (Suzaki et al., 2004; Chu et al., 2006). Кроме того, у риса обнаружен еще один гомолог *CLV3 (FON2-related) – FON2 SPARE1 (FOS1)*; функции *FON2* и *FOS1* вырождены у некоторых генотипов (Suzaki et al., 2009).

Таким образом, сигнальный путь CLV частично консервативен у однодольных и двудольных растений; у злаков влияние мутаций генов, принадлежащих этому пути, не ограничивается меристемой соцветия, а распространяется и на меристемы, закладывающиеся позднее в процессе развития (например, первичные и вторичные аксиальные меристемы соцветия), вызывая сходные эффекты, связанные с увеличением размера меристем. Обнаруженные у злаков особенности связаны с паттерном экспрессии гомологичных генов и вырожденностью некоторых функций. Так, например, ген риса *FON2* в отличие от *CLV3* не участвует в регуляции вегетативного развития, у риса эту функцию выполняют *FON2-LIKE CLEPROTEIN1 (FCP1)* и *FCP2*, поддерживающие функционирование ПАМ на вегетативной стадии развития (Suzaki et al., 2008). Кроме того, важный аспект – наличие количественной изменчивости в проявлении признаков под контролем генов сигнального пути CLV у злаков, что служит предпосылкой для использования «слабых» аллелей, вносящих вклад в изменчивость роста и продуктивности растений в селекционных программах.

Роль ортологов гена *WUS* у злаков не вполне ясна. Паттерн экспрессии дублированных гомологов кукурузы *ZmWUS1* и *ZmWUS2* предполагает несколько отличия от *WUS* функции: область экспрессии *ZmWUS1* перекрывается с ОЦ меристемы соцветия, а *ZmWUS2* экспрессируется на периферии меристемы соцветия. Однако функциональной оценки эти гены не имеют, так как мутанты по ним получены не были (Nardmann et al., 2006; Je et al., 2016).

Известен ортолог гена *WUS* риса – *TILLERS ABSENT1 (TAB1* или *OsWUS)*. Полагают, что *TAB1* играет важную роль в инициации аксиальных меристем, так как их закладки у мутантов *tab1* не происходит (Tanaka et al., 2015).

В целом следует отметить, что модули сигнального пути CLAVATA-WUSCHEL высших растений регулируют активность меристем во время всех этапов развития и роста растения, включая и вегетативную, и репродуктивную стадии, и представляют собой факторы, регулирующие число органов, инициируемых меристемами.

Регуляция формирования аксиальных меристем соцветий злаков

У злаков пути развития апикальной меристемы соцветия и аксиальных меристем отличаются. У многих злаков филлотаксис меристемы соцветия спиральный, а меристем веточек – двурядный (Bartlett, Thompson, 2014). Мутации генов, влияющие на меристему соцветия, могут не затрагивать остальные меристемы и *vice versa*. Например, гены ортологи *barrenstalk1 (ba1)* кукурузы и *LAX PANICLE1 (LAX1)* риса необходимы для инициации аксиальных меристем и формирования веточек, но не влияют на апикальную меристему соцветия (Komatsu et al., 2003b; Galavotti et al., 2004). Мутации этих генов вызывают существенное уменьшение числа веточек и колосков у риса (Komatsu et al., 2001, 2003b) или отсутствие ветвления метелки кукурузы (Ritter et al., 2002; Gallavotti et al., 2004). Ген кукурузы *ba1* участвует в контроле инициации аксиальных меристем всех надземных частей растения, а *LAX1* риса – только соцветия. Гены *ba1/LAX1* кодируют транскрипционные факторы с главным доменом «спираль-петля-спираль» (basic-helix-loop-helix, bHLH) (Komatsu et al., 2003b; Galavotti et al., 2004).

Ген риса *MONOCULM1 (MOC1)* необходим для инициации аксиальных меристем во время вегетативного и генеративного развития. Мутант *moc1* лишен вторичных побегов, метелка содержит несколько веточек и колосков (Li et al., 2003; Oikawa, Kyozuka, 2009). В. Zhang с коллегами (2015) показали, что гомолог *MOC1* мягкой пшеницы *TaMOC1* (обнаружено 82.6 % гомологии аминокислотных последовательностей *MOC1* и *TaMOC1*) участвует в контроле развития колоска пшеницы. Гены *MOC1/TaMOC1* кодируют транскрипционные факторы (Li et al., 2003; Oikawa, Kyozuka, 2009; Zhang et al., 2015).

В метелке мутанта *barren inflorescence 2 (bif2)* кукурузы не развиваются веточки или колоски, ген необходим для поддержания активности аксиальных меристем (McSteen et al., 2000; McSteen, Hake, 2001). Ген *BIF2* кодирует Ser/Thr протеинкиназу.

Генетическая регуляция установления идентичности и детерминированности колосковых меристем

Мутации генов ортологов *branched silkless1 (bd1)* кукурузы и *FRIZZY PANICLE (FZP)* риса приводят к формированию очень разветвленного соцветия (Chuck et al., 2002; Komatsu et al., 2003a; Zhu et al., 2003; Yi et al., 2005). Гены кодируют транскрипционные факторы семейства APETALA2 (AP2). У мутантов *bd1* и *fzp* нарушены идентичность колосковых меристем и переход к установлению

идентичности флоральных меристем, в результате чего на месте цветков формируются веточки. Степень выраженности мутантного фенотипа у мужского и женского соцветий кукурузы не одинакова, при этом у женского соцветия изменения более выражены: формируются эктопические «веточки» и флоральные меристемы не закладываются. Ортологи генов *BD1/FZP* выделены в геномах *Brachypodium – mos1* (Derbyshire et al., 2013), пшеницы – *WFZP* (Dobrovolskaya et al., 2015, 2017; Poursarebani et al., 2015) и ячменя – *COM1* (Poursarebani et al., 2015). Все мутанты имеют сходные фенотипы соцветия с образованием дополнительных колосков и/или «веточек» на уступах соцветия и паттерны экспрессии, транскрипты обнаружены в развивающихся соцветиях (Chuck et al., 2002; Komatsu et al., 2003a; Dobrovolskaya et al., 2015). Следует отметить, что гены ортологи *FZP* экспрессируются не в меристемах, а примordiaх колосковых чешуй.

Ген риса *PANICLE PHYTOMER2/OSMADS34 (PAP2)* контролирует установление идентичности меристем колоска (Gao et al., 2010; Kobayashi et al., 2012). Ген *PAP2* кодирует *SEPALLATA*-подобный ТФ, содержащий MADS-бокс. У двудольных, в частности у арабидопсиса, гены *SEPALLATA (SEP1, 2, 3, 4)* принадлежат к E-классу генов, необходимых для образования функциональных белковых комплексов с продуктами ABC-генов, их функции частично перекрываются; у тройных мутантов *sep1sep2sep3* меристема цветка становится недетерминированной и органы цветка представлены только чашелистиками, а у четверного мутанта *sep1sep2sep3sep4* вместо чашелистиков развиваются листовидные структуры (Лутова и др., 2010). У мутанта риса *pap2* наблюдаются нарушения: в строении соцветия – формирование увеличенного числа веточек, в строении колоска – развитие сверхчисленных листовидных колосковых и цветковых чешуй с эктопическими веточками и нарушение в строении цветков. Усиленное ветвление соцветия и развитие листовидных структур у мутанта говорит о частичной потере идентичности колосковых меристем. Ген экспрессируется в меристемах колоска, наблюдается повышение уровня экспрессии при установлении идентичности колосковых меристем. Таким образом, *SEP* у злаков приобретает новую функциональную роль, которая заключается в установлении идентичности колосковых меристем. Частичный характер потери функции гена *POP2* риса предполагает наличие другого гена (генов) и вырожденность функций этих генетических факторов в установлении идентичности колосковых меристем.

Мутации гена риса *aberrant panicle organization1 (apo1)* вызывают преждевременное установление идентичности колосковых меристем, и, как результат, уменьшение ветвления соцветия (Ikeda et al., 2005). Ген *APO1* риса кодирует белок, содержащий F-бокс, и ортологичен *UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)* арабидопсиса, функция *APO1* заключается в подавлении установления идентичности колосковых меристем (Ikeda et al., 2007). Подобную функцию выполняет ген *RFL (APO2)* риса. Было показано, что гены *APO1* и *APO2* действуют совместно в контроле развития соцветия и цветка (Ikeda et al., 2012). В целом совместное действие генов *APO1/APO2* соответствует корегуляции генов *LFY/UFO* арабидопсиса (Лутова и др.,

2010), однако следует отметить, что на развитие цветка гены *APO2/RFL* и *LFY* действуют противоположным образом (Ikeda et al., 2012), что отражает эволюционную дивергенцию генетических механизмов, управляющих развитием архитектуры соцветия риса (однодольные) и арабидопсиса (двудольные).

Еще один ген риса, действие которого супрессирует установление идентичности колосковых меристем, – *TAWAWAI (TAW1)* ALOG-транскрипционного фактора (Yoshida et al., 2013). У мутанта *tawawai-D* активность меристемы соцветия пролонгируется, а спецификация меристем колоска, напротив, задерживается, в результате чего формируются удлиненные веточки с увеличенным числом колосков. Таким образом, в результате скоординированного действия генетических факторов, способствующих установлению идентичности колосковых меристем (*FZP* и *POP2*) и их супрессии (*APO1, 2* и *TAW1*), происходит спецификация колосковых меристем и дальнейшее развитие колоска.

После установления идентичности колосковых меристем следующее важное событие в процессе развития колоска – выбор детерминированности. У злаков детерминированность колосковой меристемы определяется консервативным механизмом, включающим действие микроРНК172 и мишени *APETALA2*-подобного транскрипционного фактора (Bommert, Whipple, 2017). Полагают, что многоцветковый недетерминированный колосок (пшеница, *B. distachyon*) возник в процессе эволюции раньше, чем детерминированный (рис, кукуруза, ячмень) (Цвелев, 1976; Bommert, Whipple, 2017). Мутация гена кукурузы *indeterminate spikelet 1 (ids1)* приводит к формированию сверхчисленных цветков (Chuck et al., 1998). Активность гена *IDS1* регулируется *Tassel seed 4 (Ts4)* – локусом, кодирующим микроРНК, miR172 (Chuck et al., 2007). Кроме того, был обнаружен паралог гена *IDS1* – *SISTER OF IDS1 (SID1)*; показано что функции генов *IDS1* и *SID1* в регуляции детерминированности колоска кукурузы вырождены (Chuck et al., 2008). Ортологи генов *IDS1* и *SID1* с вырожденными функциями в контроле детерминированности колоска были обнаружены у риса и ячменя, показан консервативный механизм регуляции детерминированности колоска микроРНК – miR172 (Lee et al., 2007; Brown, Bregitzer, 2011; Lee, An, 2012). Недавно было установлено, что главный ген доместикации пшеницы – *Q* – мастер-ген, регулирующий ряд важных для доместикации характеристик колоса, является ортологом *IDS1* кукурузы, и мутации в сайте связывания с miR172 приводят к изменениям детерминированности колоска, вызывая его удлинение и формирование многочисленных цветков на колосковой оси (Simons et al., 2006; Debernardi et al., 2017).

Генетический контроль формирования меристем, специфичных для отдельных таксонов злаков

Мутации генов *Ramosa (Ral, 2, 3)* приводят к нарушению идентичности парных колосковых меристем соцветия, специфичных только для представителей трибы Andropogoneae. У мутантов кукурузы *ramosal (ra1)*, *ra2* и *ra3* формируются многочисленные удлиненные веточки

в метелке и появляются удлиненные «веточки» в початке (Vollbrecht et al., 2005; Bortiri et al., 2006; Satoh-Nagasawa et al., 2006). Гены *Ra1* и *Ra2* кодируют ТФ семейства С2Н2-цинковые пальцы и ТФ, содержащий LOB-домен (lateral organ boundary domain) (Vollbrecht et al., 2005; Bortiri et al., 2006), а *Ra3* кодирует трегалозо-6-фосфатную фосфатазу (Satoh-Nagasawa et al., 2006). Все три гена принадлежат одному генетическому пути регуляции (Tanaka et al., 2015). Ортологи генов *RA1* и *RA3* уникальны для трибы Andropogoneae, однако близкий паралог *Ra3* с неопределенной на настоящее время функцией обнаружен и у других злаков, например у гена *HvSRA* ячменя (Satoh-Nagasawa et al., 2006). В отличие от *RA1* и *RA3*, специфичных для Andropogoneae, ортологи гена *Ra2* играют важную роль в развитии соцветия представителей злаков. Ортолог *Ra2* был выделен в геноме ячменя, *Vrs4* (*Six-rowed spike4*)/*HvRA2*, мутации гена связаны с определением фертильности латеральных колосков и вызывают потерю детерминированности меристемы колоска (Korpolu et al., 2013). Полагают, что, несмотря на консервативность *Ra2* у различных злаков, гены-мишени у ортологов могут быть различными. Ген *HvRA2* регулирует рядность колоса опосредованно, через регуляцию гена-мишени *Vrs1* (*HvHox1*) (Korpolu et al., 2013).

Таким образом, наличие некоторых генетических механизмов, регулирующих развитие соцветия злаков, подтверждают модели, ранее открытые у двудольных растений. Вместе с тем очевидно существование процессов развития, специфичных только для злаков, и появление новых модулей их генетической регуляции, в частности связанных с формированием разветвленного соцветия.

Acknowledgement

This work was supported by the Institute of Cytology and Genetics, Novosibirsk, State Budgeted Project 0324-2018-0018; and the Russian Foundation for Basic Research, project 18-04-00483a.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Список литературы / References

Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб., 2014. [Batygina T.B. Developmental Biology of Plants. Symphony of Life. St. Petersburg, 2014. (in Russian)]
 Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений. СПб.: Изд-во Н-Л, 2010. [Lutova L.A., Ezhova T.A., Dodueva I.E., Osipova M.A. Genetics of Plant Development. Saint-Petersburg: N-L Publ., 2010. (in Russian)]
 Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. [Tzvelev N.N. Grasses of USSR. Leningrad: Nauka Publ., 1976. (in Russian)]
 Bartlett M.E., Thompson B. Meristem identity and phyllotaxis in inflorescence development. *Front. Plant Sci.* 2014;5:508. DOI 10.3389/fpls.2014.00508.
 Bommert P., Lunde C., Nardmann J., Vollbrecht E., Running M., Jackson D., Hake S., Werr W. *thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the Arabidopsis *CLAVATA1* leucine-rich repeat receptor-like kinase. *Development.* 2005a;132:1235-1245. DOI 10.1242/dev.01671.
 Bommert P., Nagasawa N.S., Jackson D. Quantitative variation in maize kernel row number is controlled by the *fasciated ear2* locus. *Nat. Genet.* 2005b;45:334-337. DOI 10.1038/ng.2534.

Bommert P., Nagasawa N.S., Jackson D. Quantitative variation in maize kernel row number is controlled by the *FASCIATED EAR2* locus. *Nat. Genet.* 2013;45:334-337.
 Bommert P., Satoh-Nagasawa N., Jackson D., Hirano H.Y. Genetics and evolution of inflorescence and flower development in grasses. *Plant Cell Physiol.* 2005c;46:69-78. DOI 10.1093/pcp/pci504.
 Bommert P., Whipple C. Grass inflorescence architecture and meristem determinacy. *Semin. Cell Dev. Biol.* 2017. DOI 10.1016/j.semdb.2017.10.004.
 Bonnet O.T. The development of the wheat spike. *J. Agr. Res.* 1936; 53:445-451.
 Bortiri E., Chuck G., Vollbrecht E., Rocheford T., Martienssen R., Hake S. *ramosa2* encodes a *LATERAL ORGAN BOUNDARY* domain protein that determines the fate of stem cells in branch meristems of maize. *Plant Cell.* 2006;18:574-585. DOI 10.1105/tpc.105.039032.
 Brown R.H., Bregitzer P. A *Ds* insertional mutant of a barley miR172 gene results in indeterminate spikelet development. *Crop Sci.* 2011; 51:1664-1672.
 Chu H., Qian Q., Liang W., Yin C., Tan H., Yao X., Yuan Z., Yang J., Huang H., Luo D., Ma H., Zhang D. The *FLORAL ORGAN NUMBER4* gene encoding a putative ortholog of Arabidopsis *CLAVATA3* regulates apical meristem size in rice. *Plant Physiol.* 2006;142: 1039-1052. DOI 10.1104/pp.106.08673.
 Chuck G., Meeley R.B., Hake S. The control of maize spikelet meristem fate by the *APETALA2*-like gene indeterminate spikelet1. *Genes Dev.* 1998;12:1145-1154.
 Chuck G., Meeley R., Hake S. Floral meristem initiation and meristem cell fate are regulated by the maize AP2 genes *ids1* and *sid1*. *Development.* 2008;135:3013-3019. DOI 10.1242/dev.024273.
 Chuck G., Meeley R., Irish E., Sakai H., Hake S. The maize *tassel-seed4* microRNA controls sex determination and meristem cell fate by targeting *Tasselseed6/indeterminate spikelet1*. *Nat. Genet.* 2007; 39:1517-1521.
 Chuck G., Muszynski M., Kellogg E., Hake S., Schmidt R.J. The control of spikelet meristem identity by the *branched silkless1* gene in maize. *Science.* 2002;298:1238-1241. DOI 10.1126/science.1076920.
 Clark L.G., Judziewicz E.J. The grass subfamilies Anomochlooideae and Pharoideae (Poaceae). *Taxon.* 1996;45:641-645. DOI 10.2307/1224248.
 Debernardi H., Lin G., Chuck J., Faris D., Dubcovsky J. MicroRNA172 plays a crucial role in wheat spike morphogenesis and grain threshability. *Development.* 2017;144:1966-1975. DOI 10.1242/dev.146399.
 Derbyshire P., Byrne M.E. *MORE SPIKELETS 1* is required for spikelet fate in the inflorescence of *Brachypodium* Derbyshire. *Plant Physiol.* 2013;161:1291-1302. DOI 10.1104/pp.112.212340.
 Dobrovolskaya O.B., Amagai Y., Popova K.I., Dresvyannikova A.E., Martinek P., Krasnikov A.A., Watanabe N. Genes *WHEAT FRIZZY PANICLE* and *SHAM RAMIFICATION 2* independently regulate differentiation of floral meristems in wheat. *BMC Plant Biol.* 2017; 17(Suppl. 2):252. DOI 10.1186/s12870-017-1191-3.
 Dobrovolskaya O., Pont C., Sibout R., Martinek P., Badaeva E., Murat F., Chosson A., Watanabe N., Prat E., Gautier N., Gautier V., Poncet C., Orlov Y.L., Krasnikov A.A., Bergès H., Salina E., Laikova L., Salse J. *FRIZZY PANICLE* drives supernumerary spikelets in bread wheat. *Plant Physiol.* 2015;167:189-199. DOI 10.1104/pp.114.250043.
 Gallavotti A., Zhao Q., Kyojuka J., Meeley R.B., Ritter M.K., Doebley J.F., Pè M.E., Schmidt R.J. The role of *barren stalk1* in the architecture of maize. *Nature.* 2004;432:630-635. DOI 10.1038/nature 03148.
 Gao X., Liang W., Yin C., Ji S., Wang H., Su X., Guo C., Kong H., Xue H., Zhang D. The *SEPALLATA*-like gene *OsMADS34* is required for rice inflorescence and spikelet development. *Plant Physiol.* 2010;153:728-740. DOI 10.1104/pp.110.156711.
 Ikeda K., Ito M., Nagasawa N., Kyojuka J., Nagato Y. Rice *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1*, encoding an F-box protein, regulates

- meristem fate. *Plant J.* 2007;51:1030-1040. DOI 10.1111/j.1365-313X.2007.03200.x.
- Ikedda 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.
- Ikedda-Kawakatsu K., Maekawa M., Izawa T., Itoh J., Nagato Y. *Aber-rant PANICLE ORGANIZATION 2/RFL*, the rice ortholog of *Arabidopsis LEAFY*, suppresses the transition from inflorescence meristem to floral meristem through interaction with *APO1*. *Plant J.* 2012;69:168-180. DOI 10.1111/j.1365-313X.2011.04781.
- Je B.I., Gruel J., Lee Y.K., Bommert P., Arevalo E.D., Eveland A.L., Wu Q., Goldshmidt A., Meeley R., Bartlett M., Komatsu M., Sakai H., Jonsson H., Jackson D. Signaling from maize organ primordia via *FASCIATED EAR3* regulates stem cell proliferation and yield traits. *Nat. Genet.* 2016;48:785-791. DOI 10.1038/ng.3567.
- Jiang L., Qian Q., Mao L., Zhou Q.Y., Zhai W.X. Characterization of the rice floral organ number mutant *fon3*. *J. Integ. Plant Biol.* 2005;47:100-106.
- 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.
- Kim C., Jeong D.H., An G. Molecular cloning and characterization of *OsLRK1* encoding a putative receptor-like protein kinase from *Oryza sativa*. *Plant Sci.* 2000;152:17-26.
- Kobayashi K., Yasuno N., Sato Y., Yoda M., Yamazaki R., Kimizu M., Yoshida H., Nagamura Y., Kyojuka J. Inflorescence meristem identity in rice is specified by overlapping functions of three *API/FUL*-like MADS box genes and *PAP2*, a *SEPALLATA* MADS box gene. *Plant Cell.* 2012;24:1848-1859. DOI 10.1105/tpc.112.097105.
- Komatsu M., Chujo A., Nagato Y., Shimamoto K., Kyojuka J. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets. *Development.* 2003a;130:3841-3850. DOI 10.1242/dev.00564.
- Komatsu M., Maekawa M., Shimamoto K., Kyojuka J. The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development. *Dev. Biol.* 2001;231:364-373. DOI 10.1006/dbio.2000.9988.
- Komatsu K., Maekawa M., Ujiie S., Satake Y., Furutani I., Okamoto H., Shimamoto K., Kyojuka J. *LAX* and *SPA*: major regulators of shoot branching in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003b;100:11765-11770. DOI 10.1073/pnas.1932414100.
- Koppolu R., Anwar N., Sakuma S., Tagiri A., Lundqvist U., Pourkheirandish M., Rutten T., Seiler C., Himmelbach A., Ariyadasa R., Youssef H.M., Stein N., Sreenivasulu N., Komatsuda T., Schnurbusch T. *Six-rowed spike4 (Vrs4)* controls spikelet determinacy and row-type in barley. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2013;110:13198-13203. DOI 10.1073/pnas.1221950110.
- Laudencia-Chinguanco D., Hake S. The indeterminate *floral apex1* gene regulates meristem determinacy and identity in the maize inflorescence. *Development.* 2002;129:2629-2638.
- Lee D.Y., An G. Two AP2 family genes, *SUPERNUMERARY BRACT (SNB)* and *OSINDETERMINATE SPIKELET 1 (OsIDS1)*, synergistically control inflorescence architecture and floral meristem establishment in rice. *Plant J.* 2012;69:445-461.
- Lee D.Y., Lee J., Moon S., Park S.Y., An G. The rice heterochronic gene *SUPERNUMERARY BRACT* regulates the transition from spikelet meristem to floral meristem. *Plant J.* 2007;49:64-78. DOI 10.1111/j.1365-313X.2006.02941.x.
- Li X., Qian Q., Fu Z., Wang Y., Xiong G., Zeng D., Wang X., Liu X., Teng S., Hiroshi F., Yuan M., Luo D., Han B., Li J.Y. Control of tillering in rice. *Nature.* 2003;422:618-621. DOI 10.1038/nature01518.
- Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R., Kossuth J., Kellogg E.A. Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity. *Adv. Bot. Res.* 2006;44:423-479. DOI 10.1016/S0065-2296(06)44011-8.
- Mayer K.F.X., Schoof H., Haecker A., Lenhard M., Jurgens G., Lux T. Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem. *Cell.* 1998;95:805-815. DOI 10.1016/S0092-8674(00)81703-1.
- McSteen P., Hake S. *barren inflorescence2* regulates axillary meristem development in the maize inflorescence. *Development.* 2001;128:2881-2891.
- McSteen P., Laudencia-Chinguanco D., Colasanti J. A floret by any other name: control of meristem identity in maize. *Trends Plant Sci.* 2000;5:61-66. DOI 10.1016/S1360-1385(99)01541-1.
- Müller R., Bleckmann A., Simon R. The receptor kinase *CORYNE* of *Arabidopsis* transmits the stem cell-limiting signal *CLAVATA3* independently of *CLAVATA1*. *Plant Cell.* 2008;20:934-946. DOI 10.1105/tpc.107.057547.
- Muramatsu M.A. Presumed genetic system determining the number of spikelets per rachis node in the tribe Triticeae. *Breed. Sci.* 2009;59:617-620. DOI 10.1270/jsbbs.5.
- Nagasawa N., Miyoshi M., Kitano H., Satoh H., Nagato Y. Mutations associated with floral organ number in rice. *Planta.* 1996;198:627-633.
- Nardmann J., Werr W. The shoot stem cell niche in angiosperms: expression patterns of *WUS* orthologues in rice and maize imply major modifications in the course of mono- and dicot evolution. *Mol. Biol. Evol.* 2006;23:2492-2504. DOI 10.1093/molbev/msl125.
- Oikawa T., Kyojuka J. Two-step regulation of *LAX PANICLE1* protein accumulation in axillary meristem formation in rice. *Plant Cell.* 2009;21:1095-1108. DOI 10.1105/tpc.108.065425.
- Pourkheirandish M., Komatsuda T. The importance of barley genetics and domestication in a global perspective. *Ann. Bot.* 2007;100(5):999-1008. DOI 10.1093/aob/mcm139.
- Poursarebani N., Seidensticker T., Koppolu R., Trautewig C., Gawronski P., Bini F., Govind G., Rutten T., Sakuma S., Tagiri A., Wolde G.M., Youssef H.M., Battal A., Ciannama S., Fusca T., Nussbaumer T., Pozzi C., Börner A., Lundqvist U., Komatsuda T., Salvi S., Tuberosa R., Uauy C., Sreenivasulu N., Rossini L., Schnurbusch T. The genetic basis of composite spike form in barley and 'Miracle-Wheat'. *Genetics.* 2015;201:155-165. DOI 10.1534/genetics.115.176628.
- Rao N.N., Prasad K., Kumar P.R., Vijayraghavan U. Distinct regulatory role for *RFL*, the rice *LFY* homolog, in determining flowering time and plant architecture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008;105:3646-3651. DOI 10.1073/pnas.0709059105.
- Ritter M.K., Padilla C.M., Schmidt R.J. The maize mutant *barren stalk1* is defective in axillary meristem development. *Am. J. Bot.* 2002;89:203-210. DOI 10.3732/ajb.89.2.203.
- 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.
- Satoh-Nagasawa N., Nagasawa N., Malcomber S., Sakai H., Jackson D. A trehalose metabolic enzyme controls inflorescence architecture in maize. *Nature.* 2006;441:227-230. DOI 10.1038/nature04725.
- 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.
- Shitsukawa N., Takagishi A., Ikari C., Takumi S., Murai K. *WFL*, a wheat *FLORICAULA/LEAFY* ortholog, is associated with spikelet formation as lateral branch of the inflorescence meristem. *Genes Genet. Syst.* 2006;81:13-20. DOI 10.1266/ggs.81.13.
- Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N., Zhang Z., Tai Y.S., Gill B.S., Faris J.D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics.* 2006;172:547-555. DOI 10.1534/genetics.105.044727.
- Somssich M., Je B., Simon R., Jackson D. *CLAVATA-WUSCHEL* signaling in the shoot meristem. *Development.* 2016;143:3238-3248. DOI 10.1242/dev.133645.
- Sreenivasulu N., Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. *Trends Plant Sci.* 2012;17:91-101. DOI 10.1016/j.tplants.2011.11.003.

- Suzaki T., Ohneda M., Toriba T., Yoshida A., Hirano H.-Y. *FON2 SPARE1* redundantly regulates floral meristem maintenance with *FLORAL ORGAN NUMBER2* in rice. *PLoS Genet.* 2009;5:e1000693. DOI 10.1371/journal.pgen.1000693.
- Suzaki T., Sato M., Ashikari M., Miyoshi M., Nagato Y., Hirano H.Y. The gene *FLORAL ORGAN NUMBER1* regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis* CLAVATA1. *Development.* 2004;131:5649-5657. DOI 10.1242/dev.01441.
- Suzaki T., Yoshida A., Hirano H.Y. Functional diversification of CLAVATA3-related CLE proteins in meristem maintenance in rice. *Plant Cell.* 2008;20:2049-2058. DOI 10.1105/tpc.107.057257.
- Taguchi-Shiobara F., Yuan Z., Hake S., Jackson D. The *fasciated ear2* gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize. *Genes Dev.* 2001;15:2755-2766. DOI 10.1101/gad.208501.
- Tanaka W., Ohmori Y., Ushijima T., Matsusaka H., Matsushita T., Kumamaru T., Kawano S., Hirano H.Y. Axillary meristem formation in rice requires the *WUSCHEL* ortholog *TILLERS ABSENT1*. *Plant Cell.* 2015;27:1173-1184. DOI 10.1105/tpc.15.00074.
- Thompson B.E., Hake S. Translational biology: from *Arabidopsis* flowers to grass inflorescence architecture. *Plant Physiol.* 2009;149:38-45. DOI 10.1104/pp.108.129619.
- Vollbrecht E., Springer P.S., Goh L., Buckler E.S. IV, Martienssen R. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature.* 2005;436:1119-1126. DOI 10.1038/NATURE03892.
- Yi G., Choi J.H., Jeong E.G., Chon N.S., Jena K.K., Ku Y.C., Kim D.H., Eun M.Y., Jeon J.S., Nam M.H. Morphological and molecular characterization of a new frizzy panicle mutant, "fzp-9(t)", in rice (*Oryza sativa* L.). *Hereditas.* 2005;142:92-97. DOI 10.1111/j.1601-5223.2005.01915.x.
- Yoshida A., Sasao M., Yasuno N., Takagi K., Daimon Y., Chen R., Yamazaki R., Tokunaga H., Kitaguchi Y., Sato Y., Nagamura Y., Ushijima T., Kumamaru T., Iida S., Maekawa M., Kyozuka J. *TAWA-WAI*, a regulator of rice inflorescence architecture, functions through the suppression of meristem phase transition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2013;110:767-772. DOI 10.1073/pnas.1216151110.
- Zhang B., Liu X., Xu W., Chang J., Li A., Mao X., Zhang X., Jing R. Novel function of a putative MOC1 ortholog associated with spikelet number per spike in common wheat. *Sci. Rep.* 2015;12211. <http://www.nature.com/articles/srep12211.pdf>.
- Zhu Q.H., Hoque M.S., Dennis E.S., Upadhyaya N.M. *Ds* tagging of *BRANCHED FLORETLESS 1 (BFL1)* that mediates the transition from spikelet to floret meristem in rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Plant Biol.* 2003;3:6. DOI 10.1186/1471-2229-3-6.