УДК 575.164

ВЛИЯНИЕ ПЕРЕСТРОЕК ХРОМОСОМ 2-Й ГОМЕОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ НА МОРФОЛОГИЮ КОЛОСА МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

© 2014 г. **О.Б. Добровольская[1], П. Мартинек[2], И.Г. Адонина[1], Е.Д. Бадаева[3], Ю.Л. Орлов[1, 4], Е.А. Салина[1], Л.И. Лайкова[1]**

[1] Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия;
[2] Agrotest Fyto, Ltd., Kroměříž, Czech Republic;
[3] ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия;
[4] Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия,
e-mail: oxanad@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 15 сентября 2014 г. Принята к публикации 9 октября 2014 г.

С помощью современных методов анализа кариотипов растений (С-окрашивание, FISH) охарактеризованы четыре генетически независимые линии мягкой пшеницы с измененной морфологией колоса, связанной с развитием дополнительных колосков в уступах колосового стержня (многоколосковостью). Обнаружено, что три линии несут перестройки хромосом 2-й гомеологической группы: замещение хромосомы 2D, терминальную и интерстициальную делеции. С помощью микросателлитного анализа было определено положение точек разрыва делеций на хромосомах 2D. Обнаружено, что положение делеций на генетических картах хромосом 2D совпадает с положением гена *MRS1*, мутация которого вызывает развитие множества колосков в уступе. Оценка фенотипов колоса многоколосковых делеционных линий и серии делеционных линий с делециями хромосом 2A, 2B 2D, полученных на основе сорта мягкой пшеницы Чайниз Спринг, показала, что делеции хромосом 2-й гомеологической группы могут приводить к изменению морфологии колоса мягкой пшеницы – образованию дополнительных колосков в уступах, изменению длины и плотности колоса.

Ключевые слова: *T. aestivum* L., делеционные линии, дифференциальное С-окрашивание, FISH, микросателлитные маркеры, морфогенез, многоколосковость.

ВВЕДЕНИЕ

Мягкая или хлебная пшеница (*Triticum aestivum* L., BBAADD *2n* = 42) является одной из основных сельскохозяйственных культур, широко возделывается и потребляется на всех континентах земного шара. Эта зерновая культура обеспечивает до 20 % потребностей человека в калориях, является важным источником белков и витаминов (Shewry, 2009).

Особенности строения соцветия пшеницы определяют важные хозяйственные качества этой культуры, влияют на продуктивность. Соцветие пшеницы представляет собой колос. Ось колоса состоит из члеников, на верхней части каждого из которых, в уступах колосового стержня, расположено по одному сидячему колоску. Колосок – уникальная структура, характерная только для злаков, представляет собой редуцированную ветвь, содержащую цветки (Malcomber *et al.*, 2006). Обоеполые цветки расположены на оси колоска и защищены цветковыми чешуями. Количество колосков в уступе колосового стержня является одной из ключевых таксономических характеристик трибы Triticeae (Sakuma *et al.*, 2011). У мягкой пшеницы развивается по одному колоску в уступе и появление дополнительных/сверх-

численных колосков наблюдается очень редко. Колосья пшеницы с дополнительными колосками в уступах, независимо от того, где и как они расположены, часто называют ветвистыми, а колосья стандартного типа с одним колоском в уступе – простыми. П. Мартинек и Ж. Беднар (Martinek, Bednar, 2001) предложили классифицировать колосья с нестандартным морфотипом, включая многоколосковые, с учетом особенностей расположения колосков. Например, многорядный колос, *MRS* (*multirow spike*), характеризуется развитием кластера сидячих колосков (до 10) в одном уступе, у морфотипов *HS* (*horizontal spikelets*) и *VS* (*vertical spikelets*) развивается по два сидячих колоска, которые располагаются рядом по горизонтали (*HS*) или вертикали (*VS*) в одном уступе (Martinek, Bednar, 2001). Кроме того, дополнительные колоски могут формироваться на удлиненной оси колоска или на ветви (тип *GB*, *genuine branching*). Тип *GB* напоминает ветвистый колос тетраплоидной пшеницы *T. turgidum* convar. *compositum.* В отличие от гексаплоидной мягкой пшеницы, ветвистые формы тетраплоидной пшеницы тучной *T. turgidum* (AABB) широко распространены. В.Ф. Дорофеев описывает более 20 ветвистых разновидностей *T. turgidum*, ареал произрастания которых совпадает с ареалом *T. turgidum* с простым колосом (Дорофеев, Коровина, 1979). Ветвистые формы *T. turgidum* являются естественными мутантами. Ветвистые разновидности встречаются и у тетраплоидной твердой пшеницы *T. durum*, но редко (Дорофеев, Коровина, 1979). Формы с ветвистым колосом нередко появляются при скрещиваниях мягкой пшеницы с другими видами в результате воздействия мутагенами (Мельник, Пастухов, 1984).

Формирование в уступах дополнительных колосков генетически детерминировано (Pennell, Halloran, 1983; Klindworth *et al.*, 1990; Dobrovolskaya *et al.*, 2009). Степень проявления признака находится под влиянием окружающей среды (Sharman, 1944; Pennell, Halloran, 1983). К появлению дополнительных колосков в колосе может приводить анеуплоидия. Э. Сирс (E.R. Sears) описал явление редупликации колосков у нуллисомиков 2A и 2D мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг (Sears, 1954). Показано, что у мягкой пшеницы в генетический контроль признака вовлечены гены, локализованные в хромосомах 2DS (Лайкова и др., 2005; Dobrovolskaya *et al.*, 2009) и 2AS (Li *et al.*, 2011).

Целью настоящей работы является изучение геномного состава четырех генетически независимых линий пшеницы, представляющих разные морфотипы многоколосковости/ветвистости, с использованием современных методов кариотипирования и микросателлитного анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования в данной работе послужили линии мягкой пшеницы *T. aestivum* L. с дополнительными колосками в уступах колосового стержня независимого происхождения. Линия *Skle128* характеризуется развитием трех дополнительных колосков в большей части уступов колосового стержня. Линия получена на основе тибетской трехколосковой мягкой пшеницы (Tibetan triple-spikelet wheat, TTSW) *Triticum aestivum* L. conv. *tripletum* nom. nud., собранной в Тибете, Китай (Yang *et al*., 2005), озимого типа развития. Линия *So164* имеет два колоска, расположенных рядом по горизонтали, что характерно для морфотипа *HS* или ‘*tetrastichon* sessile spikelets’ (syn.) Исходная форма была получена на основе скрещивания ветвистоколосой тетраплоидной пшеницы и мягкой пшеницы с простым колосом Др. Svetka Korić (Agriculture University of Zagreb, Zagreb, Croatia). Линия *Ruc204* – яровая мягкая пшеница с разветвленным колосом по типу GB «*turgidum*», в уступе колосового стержня развиваются не только дополнительные колоски, но и ветви. Ветвистость проявляется только при выращивании в поле, в условиях гидропонной теплицы в уступах развиваются только дополнительные колоски. Страна происхождения исходной линии ‘47hh-C’ – Китай, однако детали ее происхождения не известны. Линия *Ruc130* – озимая мягкая пшеница с разветвленным колосом по типу GB «*turgidum*», в уступе колосового стержня развиваются дополнительные колоски и ветви. Происхождение не известно.

Линии с дополнительными колосками были получены Др. П. Мартинеком (Petr Martinek, Agrotest Fyto, Ltd., Kromeriz, Czech Republic) при самоопылении исходных форм с последующим

отбором. Все линии стабильно наследуют признак как в полевых условиях, так и в условиях гидропонной теплицы, однако в полевых условиях проявление признака более выражено – получает развитие большее количество дополнительных колосков.

В работе использовали сорт мягкой пшеницы Чайниз Спринг (Chinese Spring, CS) и серию делеционных линий, полученных на основе этого сорта и несущих терминальные делеции хромосом 2-й гомеологической группы: 2DS-4, 2DS-5, 2DL-6, 2DL-7, 2DL-8, 2DL-9, 2AL-1, 2AL-2, 2AL-3, 2BS-1, 2BS-2, 2BS-3, 2BS-6, 2BS-7, 2BS-9, 2BS-11, 2BS-14, 2BL-1, 2BL-3, 2BL-5, 2BL-6, 2BL-7 (Endo, Gill, 1996). Использованные нами линии содержат единственную делецию и поддерживаются в гомозиготном состоянии; подробная информация о линиях доступна на сайте http://www.k-state.edu/wgrc/Germplasm/Deletions/group2.html. Растения выращивали в условиях гидропонной теплицы. Фенотип колоса оценивали на стадии колошения.

С-дифференциальное окрашивание проводили по ранее опубликованной методике (Badaeva *et al.*, 1994). Препараты анализировали при помощи микроскопа Leitz Wetzlar. Для получения изображений использовали цифровую камеру CCD Leica DFC 280. Хромосомы классифицировали в соответствии со стандартной номенклатурой (Gill *et al.*, 1991).

Флюоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH) с зондами на основе клонированных повторенных последовательностей ДНК проводили в соответствии с ранее опубликованной методикой (Salina *et al.*, 2006). Зонды метили биотином или дигоксигенином с помощью ПЦР со специфичными праймерами или с помощью реакции ник-трансляции. Детекция биотинилированных зондов проводилась с помощью флюоресцеин авидина (Fluorescein Avidin D, Vector Laboratories). Сигнал гибридизации усиливался с применением флюоресцеин анти-авидина (Fluorescein Anti-Avidin D, Vector Laboratories). Дигоксигенин-меченые зонды выявляли с помощью антител к дигоксигенину, связанных с родамином (Anti-digoxigenin-rhodamine Fab fragments, Roche Applied Science). Препараты заключали в среду, замедляющую выцветание флюоресценции (Vectashield mounting medium, Vector Laboratories), содержащую 0,5 мкг/мл DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindol, Sigma) для окрашивания хромосом, и анализировали с помощью микроскопа «Axioskop» 2 Plus (Zeiss). Изображение регистрировалось CCD-камерой VC-44 (PCO).

Микросателлитный анализ выполнен по описанной ранее методике (Добровольская и др., 2009) с использованием маркеров хромосомы 2D, приведенных на рис. 1. Вся необходимая информация о маркерах, включая первичную структуру праймеров, доступна на сайте http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml. Наличие/отсутствие микросателлитного локуса оценивалось по наличию/отсутствию продукта амплификации с заранее известным молекулярным весом, в случае недоступности такой информации хромосомная локализация маркеров определялась с помощью нулли-тетрасомной линии N2DT2A сорта CS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кариотипирование хромосом линий So164, Skle128, Ruc204, выполненное с использованием метода С-дифференциального окрашивания и гибридизации *in situ* с пробами pSc119.2 и pAs1, показало, что изучаемые линии имеют 42-хромосомный набор, у всех трех линий были обнаружены хромосомные перестройки, затрагивающие хромосому 2D. У линии So164 обнаружено замещение пары хромосом 2D гомеологичной парой хромосом 2A (рис. 2), таким образом, линия So164 несет замещение N2DT2A. Линии Skle128 и Ruc204 имели 42-хромосомный набор, но короткое плечо хромосомы 2D этих линий было укорочено: у линии Skle128 отсутствовал терминальный бэнд, хромосома укорочена на ~ 50 %, а у линии Ruc204 терминальный бэнд присутствовал, но хромосома была укорочена на ~ 10 %, что указывает на наличие делеций короткого плеча хромосомы 2D. Для уточнения результатов кариотипирования и определения точек разрыва делеций был применен микросателлитный анализ с использованием маркеров, локализованных ранее на генетической карте хромосомы 2D (http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/SSRclub/GeneticPhysical/). В результате проведенного анализа было обнаружено, что у линии Skle128

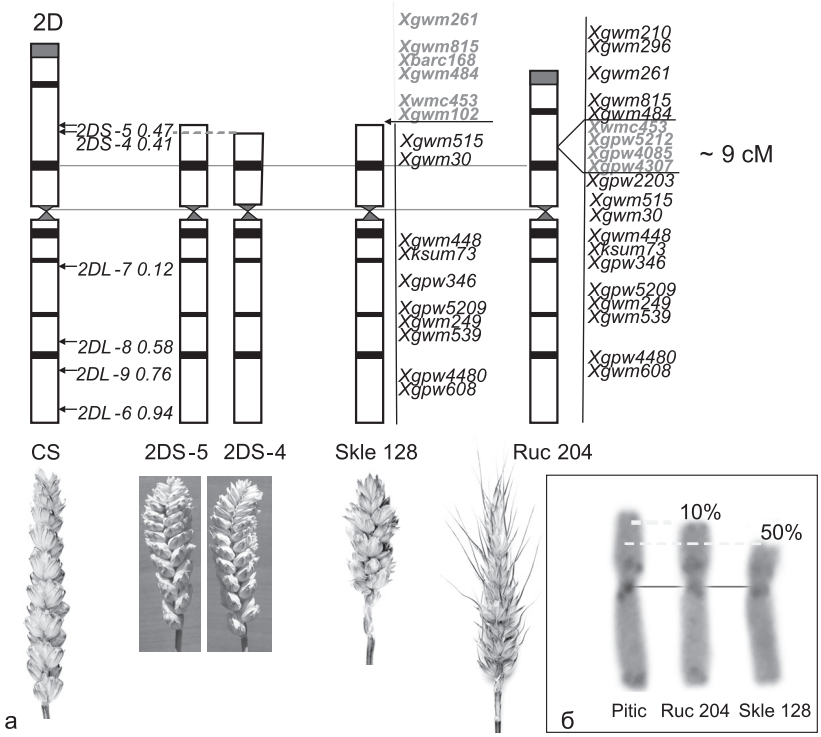

Рис. 1. Влияние делеций хромосомы 2DS на морфологию колоса.

а – схематические изображения хромосом 2D и фотографии колосьев (в нижней части рисунка) сорта мягкой пшеницы Чайниз Спринг (CS), делеционных линий 2DS-5 и 2DS-4, многоколосковых линий Skle128 и Ruc204. Справа от изображений хромосом линий Skle128 и Ruc204 показаны генетические карты хромосом 2D (серым цветом обозначены делеции микросателлитных маркеров). Порядок расположения маркеров соответствует порядку, известному из литературы (http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/SSRclub/GeneticPhysical/); б – дифференциальное С-окрашивание хромосом. Сравнение длин хромосом 2D линий Skle128 и Ruc204 и контрольной линии мягкой пшеницы (сорт Pitic).

все маркеры хромосомы 2DS, расположенные на генетической карте дистальнее *Xgwm515*, отсутствуют, что подтвердило результаты кариотипирования. Линия Skle128 несет терминальную делецию короткого плеча хромосомы 2D с точкой разрыва между микросателлитными локусами *Xgwm515* и *Xgwm102*. У линии Ruc204 наблюдается делеция микросателлитных маркеров, расположенных на генетической карте между *Xgwm484* и *Xgpw2203*, что соответствует генетическому расстоянию ~ 9 cM (http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/SSRclub/GeneticPhysical/). Таким образом, хромосома 2D линии Ruc204 несет интерстициальную делецию с точками разрыва между микросателлитными локусами *Xgwm484–Xwmc453* в дистальной части и *Xgpw4307–Xwmc453* в проксимальной части (рис. 1). Хромосомные перестройки в других хромосомах данных линий обнаружены не были. Кариотип линии Skle130 был установлен с использованием гибридизации *in situ* с пробами pSc119.2 и pAs1. Показано, что изучаемая линия имеет 42-хромосомный набор, аберрации хромосом 2-й гомеологической группы выявлены не были; обнаружена транслокация между хромосомами 7B и 5B, сопровождающаяся переносом фрагмента длинного плеча хромосомы 5B на длинное плечо хромосомы 7B (рис. 2). Вероятнее всего, фенотип этой линии обусловлен точечной мутацией (мутациями). Ранее было показано, что развитие дополнительных колосков в уступах могут вызывать точечные мутации генов, локализованные в хромосоме 2D (Dobrovolskaya *et al.*, 2009; Добровольская и др.,

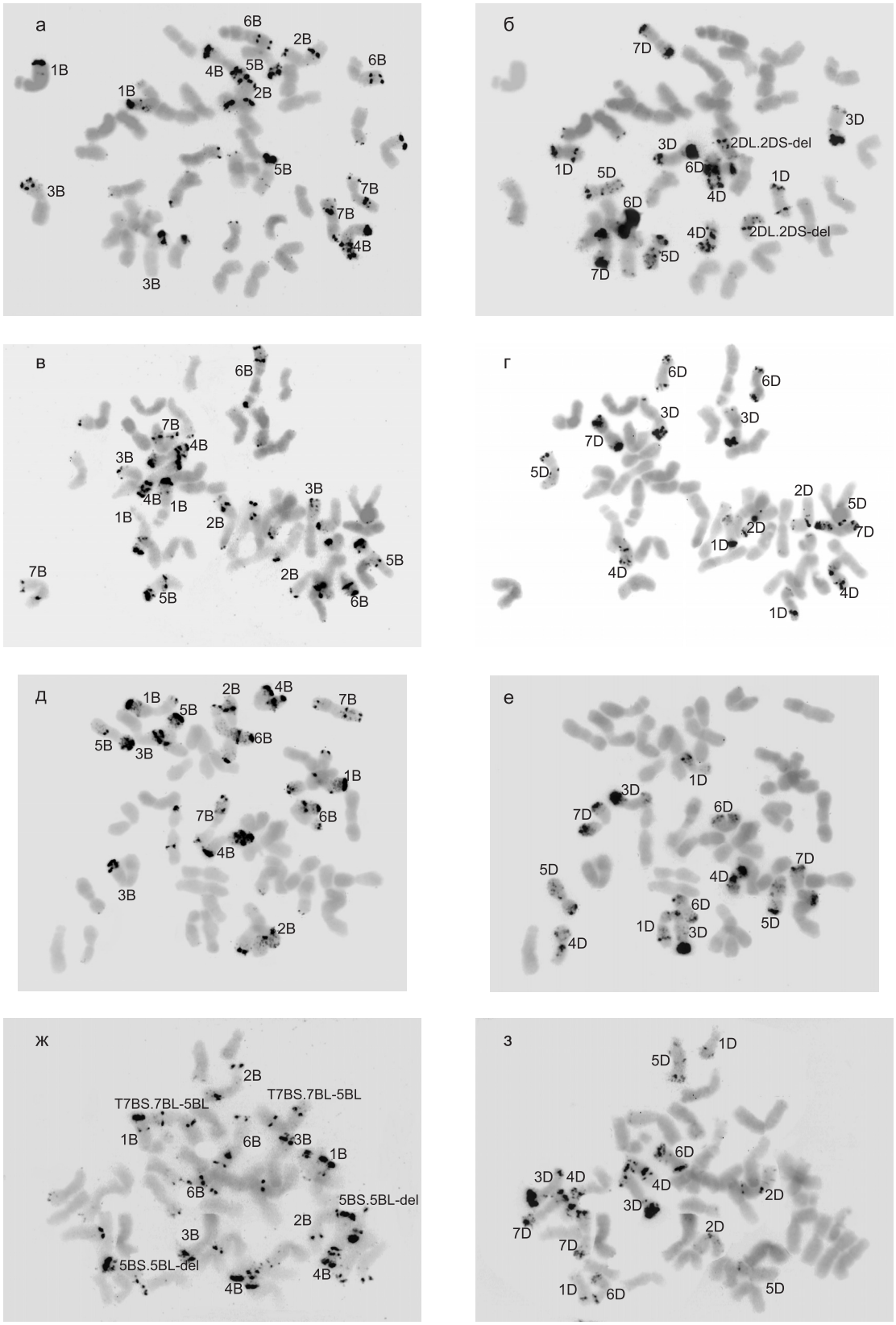

Рис. 2. FISH на метафазных хромосомах линий Skle128 (а, б), Ruc204 (в, г), So164 (д, е), Skle130 (ж, з) с зондами pSc119.2 (слева) и pAs1 (справа).

2014). Полученные нами данные согласуются с результатами ранних исследований (Swaminathan *et al.*, 1966; Košner, Foltýn, 1989), показавших наличие хромосомных перестроек (делеций) у линий пшеницы с дополнительными колосками. Использование нами современных методов кариотипирования в сочетании с микросателлитным анализом позволило установить, что делеции затрагивают короткое плечо хромосомы 2D. Важно отметить, что хромосома 2DS несет ген *MRS1*, мутации которого вызывают формирование множества колосков в уступах колосового стержня (Dobrovolskaya *et al*., 2008, 2009). Ген *mrs1* колокализуется на молекулярно-генетической карте с SSR-маркером *Xwmc453*, который попадает в область терминальной делеции хромосомы 2DS линии Skle128 и интерстициальной делеции 2DS линии Ruc204. Линия Skle128 и *mrs1*-мутанты имеют сходный фенотип колоса, различия связаны, во-первых, с количеством дополнительных колосков: у Skle128 в основном развивается по три колоска в уступе, а у *mrs1*-мутантов – множество колосков; во-вторых, с длиной колоса: Skle128 имеет укороченный колос длиной 5,5 см. Фенотипы линии Ruc204 и *mrs1*-мутантов также сходны. Мутантный фенотип генетически независимого многоколоскового мутанта MC1611 также детерминирован рецессивной мутацией гена, локализованного в хромосоме 2D (Лайкова и др., 2005; Добровольская и др., 2014). Таким образом, мутации гена (генов), локализованного в хромосоме 2DS, делеции области хромосомы 2DS, включая интерстициальную и терминальные делеции, и, наконец, отсутствие хромосомы 2D могут приводить к изменениям морфологии колоса, связанным с формированием дополнительных колосков в уступах.

Э. Сирс в середине 50-х годов прошлого столетия описал появление колосьев с «редупликацией колосков» у растений-нуллисомиков по хромосомам 2A и 2D мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг (CS) (Sears, 1954). Позднее было показано, что эффект нуллисомии может полностью компенсироваться увеличением числа гомеологичных хромосом, и колосья нулли-тетрасомной линии Tetra-2A Nulli-2D сорта CS имеют нормальный фенотип, как у дисомного растения (Muramatsu, 2009). В основе компенсации нуллисомного эффекта гомеологичными хромосомами лежит дупликация генов, и чем больше эффект компенсации, тем меньше дивергенция дуплицированных (гомеологичных) генов. Мы не обнаружили эффект компенсации у линии Skle128, наличие 4 хромосом 2A не компенсировало отсутствие пары хромосом 2D. Возможно, хромосомы 2A линии Skle128 также несут генетические изменения, и наличие этих хромосом не компенсирует отсутствие пары хромосом 2D, и (или) хромосома 2D несет ген(ы), мутации которого (включая null-мутации в следствие делеций) приводят к проявлению эффекта генов, расположенных в других хромосомах мягкой пшеницы. Известно, что короткое плечо хромосомы 2A тетраплоидных пшениц (AABB) несет ген, детерминирующий появление дополнительных колосков и ветвистости колоса (Haque *et al.*, 2012). Вероятно, этот ген распространен и у гексаплоидных пшениц, но его проявление возможно только в отсутствие 2D/делеции 2DS/мутаций гена *MRS1* (2DS).

По результатам наших исследований делеции короткого плеча 2DS и отсутствие хромосомы 2D могут приводить к изменению фенотипа колоса и развитию дополнительных колосков. У сорта CS отсутствие хромосомы 2D имело сходный, но гораздо менее выраженный, эффект и приводило к развитию дополнительного колоска в одном или нескольких уступах (Sears, 1954). Для того чтобы определить, оказывают ли влияние на морфологию колоса делеции короткого плеча хромосомы 2D и других хромосом 2-й гомеологической группы сорта CS, мы проанализировали фенотип колоса делеционных линий с терминальными делециями 2-й гомеологической группы хромосом. Колосья делеционных линий CS с крупными терминальными делециями 2DS-4 и 2DS-5 были укорочены до 4,8–5,5 см и имели полукомпактоидный сверхедный тип, в уступах развивалось по одному колоску (рис. 1). Интересно отметить, что изучаемая нами линия Skle-128 с крупной терминальной делецией 2DS также имеет укороченный колос. Известно, что компактоидный тип колоса у 28-хромосомных тетра-форм мягкой пшеницы, у которых полностью отсутствует геном D, находится под контролем двух рецессивных взаимодействующих генов, но проявляется этот признак в отсутствие хромосом генома D. Так, колос сорта Thatcher имеет

стандартный тип, а колос его тетра-формы, tetraThatcher, – компактоидный тип (Гончаров, 2012). Автор предположил, что у гексаплоидной мягкой пшеницы имеется рецессивный ген(ы), детерминирующий(е) компактоидный тип колоса, но его(их) проявление супрессируется геном или генами генома D. Вероятно, у линии Skle128 и сорта CS также имеются рецессивные гены, обусловливающие компактоидный тип колоса, которые проявляются в отсутствие ~ 50 % терминальной области хромосомы 2DS. Влияние других делеций хромосом 2-й гомеологической группы на компактность колоса нами обнаружено не было. Колосья с «редупликацией колосков» у линий с терминальными делециями хромосомы 2D обнаружены не были. Фенотип линий с делециями короткого плеча хромосомы 2A, которые поддерживаются только в гетерозиготном состоянии (http://www.k-state.edu/wgrc/Germplasm/Deletions/group2.html), не оценивался. «Редупликация колосков» была обнаружена только у одной делеционной линии, 2BS-7, при этом двойные колоски развивались не во всех колосьях. Дополнительные колоски в уступах располагались над нормальным колоском, что соответствует описанию Э. Сирса (Sears, 1954). При изучении особенностей развития многоколосковой линии пшеницы MC1611 было обнаружено, что латеральные меристемы, дающие начало дополнительным колоскам, развиваются в плоскостях, перпендикулярных плоскости колоска дикого типа на месте цветковых меристем, и дополнительные колоски этой линии расположены в плоскости, характерной для цветков, т. е. перпендикулярно плоскости колоска дикого типа (Добровольская и др., 2014). Так же располагаются дополнительные колоски линий Skle128, Ruc204, So164 и Ruc130. Возможно, к развитию дополнительных колосков двух типов, характерных для 1) нуллисомных линий сорта CS (Sears, 1954), линии CS с делецией 2BS-7 и 2) линий MC1611, Skle128, Ruc204, So164, приводят разные изменения морфогенеза соцветия и эти изменения могут быть неодинаково генетически детерминированы. В целом следует отметить, что хромосомы 2-й гомеологической группы мягкой пшеницы несут множество генетических локусов, определяющих характеристики колоса, среди них: количество колосков в уступах колосового стержня (Dobrovolskaya *et al.*, 2009), плотность и длина колоса (Sourdille *et al.*, 2000).

Дж. Мак Кей (Mac Key) показал, что большинство видимых мутаций у мягкой пшеницы вызвано хромосомными перестройками и/или анеуплоидией (Mac Key, 1968). Результаты экспериментов В.М. Мельника и Г.П. Пастухова по изучению цитогенетики морфологических мутаций у мягкой яровой пшеницы подтвердили выводы Мак Кея (Мельник, Пастухов, 1984). Наши исследования, выполненные на многоколосковых генетически независимых линиях мягкой пшеницы, показали, что замещение хромосомы 2D и делеции короткого плеча этой хромосомы могут влиять на морфологию колоса пшеницы, вызывая развитие дополнительных колосков в уступах колосового стержня и приводя к изменению длины и плотности колоса. Появление многоколосковых/ветвистых форм в потомстве от скрещивания мягкой пшеницы с другими видами злаков при отдаленной гибридизации в рамках селекционных программ может служить маркером перестроек хромосом 2-й гомеологической группы.

Работа выполнена в рамках проекта по фундаментальным научным исследованиям (тема № VI.53.1.5.) при поддержке гранта РФФИ (№ 12-04-00897-а). П. Мартинек благодарит за поддержку Министерство сельского хозяйства Чешской Республики (проект QJ1310055).

ЛИТЕРАТУРА

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. 2014. Т. 45. № 6. С. 434–441.

Добровольская О.Б., Сурдий П., Бернард М., Салина Е.А. Синтения хромосом генома А двух эволюционных линий пшеницы // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1548–1555.

Дорофеев В.Ф., Коровина О.Н. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеницы. Л.: Колос, 1979.

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е испр. и доп. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. 523 с.

Мельник В.М., Пастухов Г.П. Генетические исследования индуцированных мутантов яровой пшеницы. Химический мутагенез в повышении продуктивности сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1984. 270 с.

Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М. и др. Изучение ветвистости колоса у мутантных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 // Актуальные задачи селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений на современном этапе. Докл. и сообщения IX генетико-селекционной школы. 5–9 апреля 2004 г. Новосибирск, 2005. С. 388–393.

Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S. *et al*. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae) // Plant Syst. Evol. 1994. V. 192. P. 117–145.

Dobrovolskaya O., Martinek P., Röder M.S., Börner A. Microsatellite mapping of a mutant gene (*mrs*) for multirow spike in wheat (*T. aestivum*) // Proc. of Intern. Conf. «Conventional and molecular breeding of field and vegetable crops» 22–27 November 2008, Novi Sad, Serbia. P. 133–136.

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. V. 119. P. 867–874.

Endo T.R., Gill B.S. The deletion stocks of common wheat // J. Hered. 1996. V. 87. P. 295–307.

Gill B.S., Friebe B., Endo T.R. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum*) // Genome. 1991. V. 34. P. 830–839**.**

Haque M. A., Martinek P., Kobayashi S. *et al*. Microsatellite mapping of genes for semi-dwarfism and branched spike in *Triticum durum* Desf. var. ramosoobscurum Jakubz. «Vetvistokoloskaya» // Genet. Resour. Crop Evol. 2012. V. 59. P. 831–837.

Klindworth D.L., Williams N.D., Joppa L.R. Inheritance of supernumerary spikelets in a tetraploid wheat cross // Genome. 1990. V. 33. P. 509–514.

Košner J., Foltýn J. Chromozomalní poměry pšenice obecné (*Triticum aestivum* L.) s větevnatým klasem // Sbor. ÚVTIZ, Genet. Šlecht. 1989. 25. No. 1. P. 11–17.

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. V. 2. No. 1 P. 1–6.

Mac Key J. Mutagenesis in vulgare wheat // Hereditas. 1968. V. 53. P. 505–517.

Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R. *et al*. Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity // Developmental Genetics of the Flower / Eds D.E. Soltis, P.S. Soltis, J. Leebens-Mack // Adv. Bot. Res. 2006. V. 44. P. 423–479.

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. of Intern. Conf. «Genetic Collections, isogenic and alloplasmic lines». Novosibirsk, Russia, 2001. P. 192–194.

Muramatsu M. A presumed genetic system determining the number of spikelets per rachis node in the tribe Triticeae // Breed. Sci. 2009. V. 59. P. 617–620.

Pennell A.L., Halloran G.M. Inheritance of supernumerary spikelets in wheat // Euphytica. 1983. V. 32. P. 767–776.

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. V. 52. P. 738–749.

Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D. *et al*. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section Sitopsis and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids // Genome. 2006. V. 49. P. 1023–1035.

Sears E.R. The aneuploids of common wheat. Columbia, Mo., Univ. of Missouri Press, 1954. P. 3–58.

Sharman B.C. Branched head in wheat and wheat hybrids // Nature. 1944. V. 153. P. 497–498.

Shewry P.R. Wheat // J. Exp. Bot. 2009. V. 60. No. 6. P. 1537–1553.

Sourdille P., Tixier M.H., Charmet G. *et al*. Location of genes involved in ear compactness in wheat (*Triticum aestivum*) by means of molecular markers // Mol. Breed. 2000. No. 6. P. 247–255.

Swaminathan M.S., Chopra V.L., Sastry G.R.K. Expression and stability of an induced mutation for ear branching in bread wheat // Curr. Sci. 1966. V. 35. P. 91–92.

Yang W.-Y., Lu B.-R., Hu X.-R., Yu Y., Zhang Y. Inheritance of the triple-spikelet character in a Tibetan landrace of common wheat // Genet. Resour. Crop Evol. 2005. V**.** 52. P. 847–851.

EFFECT OF REARRANGEMENTS OF HOMOEOLOGOUS GROUP 2 CHROMOSOMES OF BREAD WHEAT ON SPIKE MORPHOLOGY

O.B. Dobrovol'skaya[1], P. Martinek[2], I.G. Adonina[1], E.D. Badaeva[3], Yu.L. Orlov[1], 4, E.A. Salina[1], L.I. Laikova[1]

[1] Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: oxanad@bionet.nsc.ru;
[2] Agrotest Fyto, Ltd, Kroměříž, Czech Republic;
[3] Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia;
[4] Novosibirsk National Research State University, Novosibirsk, Russia

Summary

Four genetically independent bread wheat lines with altered spike morphology caused by development of supernumerary spikelets at rachis nodes were characterized by modern methods of karyotype analysis, C-banding and FISH. Three lines carried rearrangements of group 2 chromosomes: substitution of chromosome 2D and deletions of 2D, terminal and interstitial. The deletion breakpoints were defined by microsatellite analysis. The deletions were co-localized on the genetic map with the MRS1 gene, whose mutation caused the development of clusters of supernumerary spikelets at rachis nodes. Evaluations of spike phenotypes of the line with the supernumerary spikelet trait and Chinese Spring deletion lines carrying deletions of chromosomes 2A, 2B, and 2D demonstrated that deletion of a group 2 chromosome might alter spike morphology, resulting in development of supernumerary spikelets at rachis nodes and changes in spike length and density.

Key words: *T. aestivum* L., deletion lines, C-banding, FISH, microsatellite markers, morphogenesis, supernumerary spikelets.