

УДК 633.113:581.46

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

© 2021 р. О. В. Твердохліб¹, Р. Л. Богуславський²,
Ю. О. Бондаренко¹, Р. В. Рожков³,
Д. С. Марюха¹, Н. П. Турчинова³

¹Харківський національний педагогічний університет ім. Г.С. Сковороди
(Харків, Україна)

²Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва
Національної академії аграрних наук України
(Харків, Україна)

³Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)

Порівнюється будова колоска і колоса в цілому диплоїдних пшениць дикого плівчастого виду *Triticum boeoticum* Boiss., плівчастого культурного виду *T. monococcum* L., та голозерного мутантного виду *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. Суцвіття пшениці представлено складним колосом, який складається з головної осі і колосків. Кожна з цих структур розвивається з певного типу спеціалізованих меристем. У пшениці після переходу від вегетативної до репродуктивної фази апікальна меристема пагона перетворюється на меристему суцвіття. Флоральна меристема ініціює вторинні аксіальні меристеми, які ініціюють колоскові меристеми. У подальшому колоскові меристеми ініціюють квіткові меристеми, які утворюють квітки. Колосок має від однієї до кількох квіток, залежно від виду. Кожна квітка дає початок лише одній зернівці, а загальна кількість фертильних квіток суцвіття визначає потенційне число зернин. Диплоїдні пшениці в середній частині колоса мають різну кількість фертильних квіток. Види *T. monococcum* та *T. boeoticum* з верхньої та нижньої сторони колоса мають по одній зернівці, тоді як у *T. sinskajae* у нижній та верхній частині колоса зернівок немає. Свідомий добір упродовж століть призвів до втрати третьої квітки у колоску *T. monococcum* за рахунок збільшення розміру зернівок. Таким чином, культурні однозернянки мають лише дві зернівки. За результатами наших досліджень, за сприятливих умов диплоїдні пшениці можуть мати від трьох до одного зерна в середній частині колоса залежно від виду. В селекційних програмах доцільно використовувати диплоїдні види пшениць, враховуючи особливості будови їх колоса. *T. boeoticum* доречно використовувати для збільшення зернівок у колосі. Але основний недолік – ламкість колоскового стрижня, можна подолати перенесенням генів міцності колосового стрижня від *T. monococcum*. Голозерність однозернянкам можна надати, використовуючи у селекційних програмах голозерний мутантний вид *T. sinskajae*, у якого наявний ген м'якої луски *sog* (2A^{ms})(soft glume).

Ключові слова: *Triticum boeoticum*, *T. monococcum*, *T. sinskajae*, суцвіття, будова колоска

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2021.03.071>

Однозернянки це перші окультурені диплоїдні пшениці (2n = 14 AbAb) підроду *Boeoticum*. Нині представлені дикими формами

Адреса для кореспонденції: Твердохліб Олена Володимирівна, Харківський національний педагогічний університет ім. Г.С. Сковороди, вул. Валентинівська, 2, м. Харків, Україна;
e-mail: etverd@meta.ua

Triticum boeoticum Boiss., плівчасті з ламким колосом (після дозрівання розсипається на колоски), культурними – *Triticum monococcum* L., плівчасті з міцним колосовим стрижнем (при дозріванні не розсипається), та мутантною формою *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. з легким вимолотом зернівки та міцним колосовим стрижнем.

Залучення до селекційного процесу диплоїдних видів пшениць та диких співродичів пов'язано з високою поживною якістю зерна (Frégeau-Reid, Abdel-Aal, 2005), низькою вимогливістю до умов вирощування (James et al., 2006), високою стійкістю до шкідників і хвороб (Sodkiewicz, Strzembicka, 2004), що відкриває перспективи використання для органічного землеробства.

Одомашнення пшениці однозернянки (Einkorn) пов'язано з сільськогосподарською революцією, яка відбулася 10 000 років тому, коли людина перейшла до осілого способу життя. Вважається, що це відбулося на території Плодючого півмісяця, яка розташована на Близькому Сході і охоплює регіон, що простягається від Йорданії, Ізраїлю, Лівану та Сирії до південно-східної Туреччини та вздовж річок Тигр та Євфрат через Ірак та захід Ірану (Tuberosa et al., 2014).

Вивчення особливостей розвитку суцвіття злаків лежить в основі формування господарсько цінних ознак, процесів адаптації та розвитку в цілому. Особливості розвитку суцвіття визначають його архітектуру, ідентифікація генів, які керують розвитком суцвіття – необхідна умова для визначення цілей спрямованого впливу на програми розвитку суцвіття і на пов'язані з продуктивністю ознаки злаків. Будова колоса пшениці визначається активністю первинної меристеми, яка закладається в ході ембріонального розвитку. Під час вегетативної фази розвитку апікальна меристема пагона послідовно ініціює листові примордії. В пазухах листків формуються вторинні аксіальні меристеми, які потім розвиваються у вторинні пагони. В результаті переходу рослини від вегетативної стадії розвитку до генеративної відбувається перетворення апікальної меристеми пагона на меристему нового типу – меристему суцвіття (Vivian, 2009). У деяких видів рослин, наприклад *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., апікальна меристема пагону безпосередньо ініціює меристему квітки, у пшениці розвиваються проміжні типи меристем. Перехід від функціонування однієї меристеми до іншої – складний багатоступінчастий процес, в регуляцію якого залучено безліч генів.

Колос пшениці складається з головної осі і колосків. Кожна з цих структур розвивається з певного типу спеціалізованих меристем, їх зазвичай називають залежно від органів, яким вони дають початок. Таким чином, складне суцвіття пшениці формується з меристем кількох типів (Malcomber et al., 2006). Колоскові мерис-

теми пшениці дають початок поодиноким сидячим колоскам, які розташовані на осі колоса двома поздовжніми рядами і формують дворядний колос пшениці.

Структура суцвіття родини злаків (*Poaceae*) відображає тривалість меристематичної активності, кількість меристем, їх розташування та довжину гілки суцвіття (Vollbrecht, et al., 2005). Перед утворенням колосків вісь суцвіть у злакових зазнає кілька повторів галузження залежно від виду. Морфологічно різні види злаків відрізняються одним від одного розташуванням гілки суцвіття, колоска і суцвіття (Clifford, 1987). У злакових після переходу від вегетативної до репродуктивної фази, вегетативна меристема перетворюється на квіткову меристему, як у *Arabidopsis*. Однак, квіткова меристема у злакових далі ініціює колоскову меристему, яка у свою чергу ініціює квіткову меристему, що утворює суцвіття (Koppolu, Schnurbusch, 2019). Меристема суцвіть генерує пазушні колоскові меристеми, призначені стати сидячими колосками. Суцвіття містять квіткові органи (плодолистик, тичинка та лодикули) і два зовнішні органи – lemma та palea, які оточують квіткові органи. Квіткові органи разом із lemma та palea, що мають два рудиментарні листоподібні приквітки, які називають лусочками, складають колосок злаків (Clifford, 1987). Суцвіття злакових розташовані на осі, відомій як rachilla. Колосок складається з однієї або кількох квіток залежно від виду (Sakuma S, et al., 2011).

Розвиток суцвіття у злаків починається з перетворення апікальної меристеми пагона, що дає початок листовим примордіям на вегетативній стадії розвитку, в меристему суцвіття. На наступному етапі розвитку з'являються латеральні структури – це або меристеми гілок суцвіття (у рису, сорго та ін.), або колоскові меристеми (у пшениці, жита, ячменю та ін.) (Malcomber et al., 2006). Колоскові меристеми пшениці дають початок поодиноким сидячим колоскам, які розташовані на осі колоса двома поздовжніми рядами і формують дворядний колос пшениці.

У пшениці після переходу від вегетативної до репродуктивної фази апікальна меристема пагона перетворюється на меристему суцвіття, як у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Однак апікальна меристема у злаків надалі ініціює вторинні аксіальні меристеми, які ініціюють колоскові меристеми, що у подальшому ініціюють квіткові меристеми. Квіткові меристеми утворюють квітки, які складаються з внутріш-

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

Порівняння елементів колоса диплоїдних пшениць [Comparison of ear elements of diploid wheats]

Види [Species]	Кількість, шт., $\bar{x} \pm S$ [Number, pcs]				Частка фертильних квіток%, [Share of fertile flowers, %]
	колосків [spikelets]	квіток [flowers]			
		загальна [total]	фертильних [fertile]	стерильних, [sterile]	
<i>T. boeoticum</i>	31 ± 1,22	92 ± 7,08	85 ± 8,40	11 ± 5,04	92,40
<i>T. monococcum</i>	29 ± 1,83	57 ± 3,60	42 ± 4,45	10 ± 4,80	80,77
<i>T. sinskajae</i>	29 ± 1,66	27,5 ± 12,32	18,5 ± 4,39	19 ± 10,35	63,60

ніх частин (плодолистиків, тичинка та лодикул) та двох квіткових лусок зовнішньої (lemma) і внутрішньої (palea). Колосок огорнутий двома колосковими лусками (glume) (Clifford, 1987). Від основної осі (rachis) формується бічна вісь (rachilla), з якої утворюється колосок. Колосок має від однієї до кількох квіток, залежно від виду (Sakuma et al., 2011).

У пшениці кожна квітка дає початок лише одній зернівці, а загальна кількість фертильних квіток суцвіття визначає потенційне число зернин. Таким чином, кількість зерен у пшениці залежить від кількості та будови колосків, а також фертильності квіток (Boden et al., 2015; Dobrovolskaya et al., 2015; Dixon et al., 2018; Wolde et al., 2019; Guo et al., 2017; Guo et al., 2018; Prieto et al., 2018; Sakuma et al., 2019). Отже, одночасне збільшення кількості колосків та фертильних квіток важливе для підвищення врожайності зерна пшениці.

Метою нашої роботи є вивчення та порівняння будови суцвіть однозернянок, що необхідно для ефективного їх залучення у селекційних програмах.

МЕТОДИКА

Польові досліди проводили у 2020-2021 рр. згідно з вимогами до польового експерименту на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України (сел. Елітне, Харківська область, Харківський район). Планування і проведення польових дослідів виконано згідно із загальноприйнятими методиками (Lytun et al., 1996) з урахуванням зональних особливостей вирощування.

Матеріалом для досліджень були представники підроду *Boeoticum* з колекції Національного банку генетичних ресурсів рослин України: *Triticum boeoticum* Voiss., *Triticum monococcum* L., *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.

Висів форм, що вивчали, проводили ручними саджалками на ділянки довжиною 1,5 м і шириною 1 м, у паралельні рядки, відстань між

якими 15 см; у рядок висівали 40 зерен (по 2 у кожен отвір саджалки).

Будову колоса вивчали на 20 рослинах, у кожній рослині аналізували головний колос. Фотографування колосків колоса здійснювали з використанням цифрової камери Sony a5 і стереоскопічного мікроскопа (бінокляр) Optika LAB 30 7x–45x Trino Stereo Zoom. При фотографуванні видаляли квіткову луску для кращої візуалізації частин квітки.

Статистичний аналіз даних проводили класичними методами (Атраментова Л.О., Утевська О.М. 2007). Розрахунки проводили із використанням пакета статистичного аналізу додатки Microsoft Excel 2019.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Дикоросла бейотійська однозернянка (*T. boeoticum* Voiss.) зростає у районі Передньої Азії (Закавказзі, Ірані, Туреччині, Сирії, Іраку, Ізраїлі, Йорданії), а також в Криму, на Балканському півострові, переважно піднімаючись до 1700 м над рівнем моря. Екологічно приурочена до сухого передгір'я і низькогір'я. На території Закавказзя зустрічається в Абов'янському, Араратському, Ехегнадзорському районах Вірменії і в Нахічеванському, Зангеланському, Гадрутському, Шемахинському, Дівічинському районах Азербайджану, в Криму – вздовж гірського південного узбережжя (Diederichsen A, et al., 2012). Має вузькі, щільні колосся і колоски з одним або двома остюками. Спосіб життя озимий, зрідка ярий. (Shikhmuradov, 2011).

T. boeoticum середньостиглий. Основна кількість квіток (70-90%) відцвітає протягом 15-20 годин. Цвітіння триває у другій половині дня. Вид занесено до Червоної книги України.

Колос при дозріванні легко розпадається на колоски, зібрати колосся в зрілому стані дуже важко. Членики стрижня з боків сильно опушені, опушення в верхній частині переходить у густі борідки, довжиною в 1,5-3 мм. Колоски з двома остюками, видовжені в поперечному розрізі мають форму трапеції. Колоскові луски вузькі видовжені, коротші від квіткових,

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

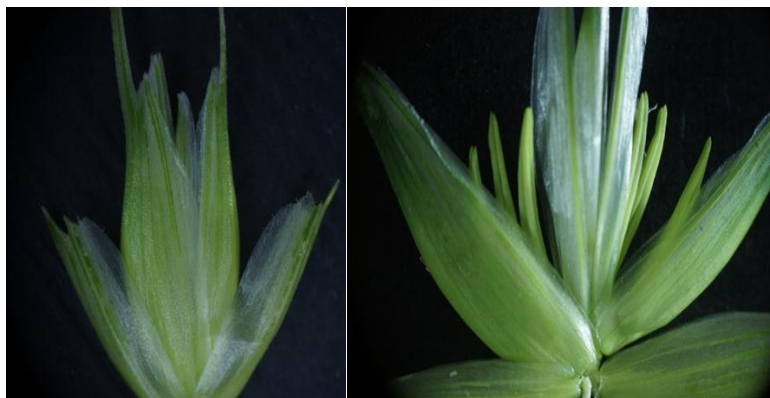


Рис. 3. Термінальний (зліва) та середній (справа) колоски *T. Monococcum*.
[Fig. 3. Terminal (left) and middle (right) spikelets of *T. monococcum*].

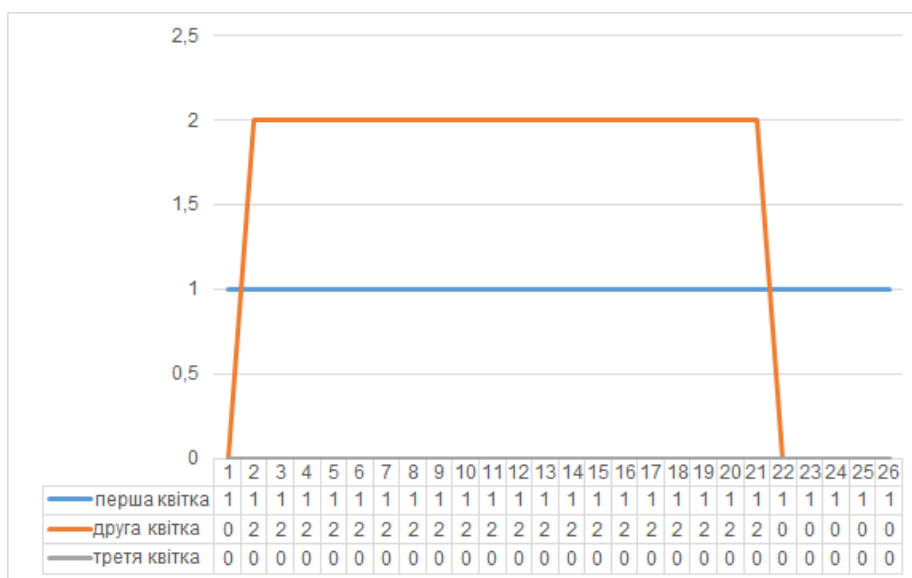


Рис. 4. Розташування фертильних квіток у колосі *T. monococcum*. 1-й ряд - перша квітка, 2-й ряд друга квітка, 3-й ряд третя квітка.

[Fig. 4. Location of fertile flowers in the ear of *T. monococcum*. 1st row – the first flower, 2nd row – the second flower, 3rd row – the third flower].

Диплоїдна пшениця однозернянка *T. monococcum* L. була серед перших культур, одомашнених в Родючому Півмісяці, починаючи з дикого прашура *T. boeoticum* Boiss. Одомашнення відбувалось в географічній зоні вулканічного гірського масиву Каракадага на південному сході Туреччини (Heun et al., 1997). Раніше археологічні знахідки з одомашненої однозернянки описані в Абу Хурейра (Hillman et al., 1989) Кайоню (van Zeist, de Roller, 1991-1992) та Невалі Корі (Pasternak, 1998). Ейнкорн був основною культурою шумерського населення і був знайдений в розкопках шарів Трої (Nesbitt, Samuel, 1996).

Нині *T. monococcum* L – реліктова культура, що має лише незначне економічне значення. Протягом останніх 5000 років однозернянка була в основному покинута і замінена тетраплоїдною та гексаплоїдною пшеницями. Однак до теперішнього часу однозернянка збе-

ріглась як атрибут традиційного землеробства в селянських господарствах у деяких провінціях Туреччини (Karagöz, Zencirci, 2005), Балканських країнах та Марокко (Serpen et al., 2008).

Колосся дрібні (довжиною 4,5-9 см) стрункі, плоскі. Характерно, що з одного боку колоса дворядна поверхня більш випукла, ніж з іншого, протилежного боку, де поверхня більш плоска. Колоски розташовані густо, щільність колоса $D = 40-55$. Членики стрижня неопушені або опушення на них розвинене дуже слабо, в чому виявляється істотна різниця між дикими однозернянками. Розпадання колоса на колоски більш утруднене, ніж у диких однозернянок, тому зібрати ціле колосся легко. Колоски подовжено-овальні, в поперечному розрізі представляють сегмент, а не трапецію, як у диких однозернянок та диких полб, причому хорда обернена вбік стрижня, а стягувана дуга представляє зовнішню поверхню колоска.

ТВЕРДОХЛІБ *та ін.*

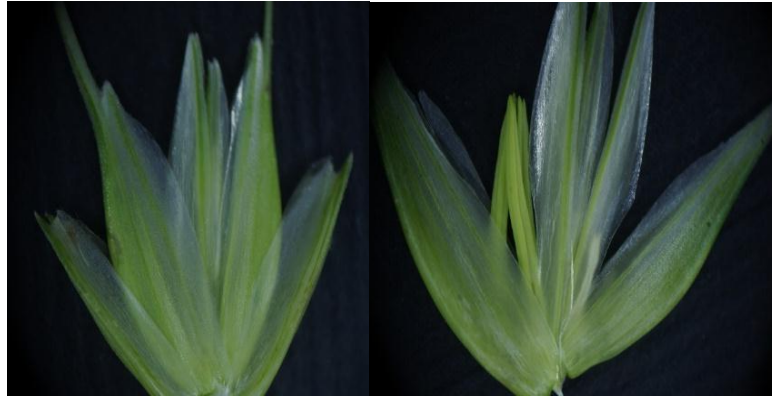


Рис. 5. Термінальний (зліва) та середній (справа) колоски *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk.
 [Fig. 5. Terminal (left) and middle (right) spikelets of *T. sinskajae* A. Filat. and Kurk.]

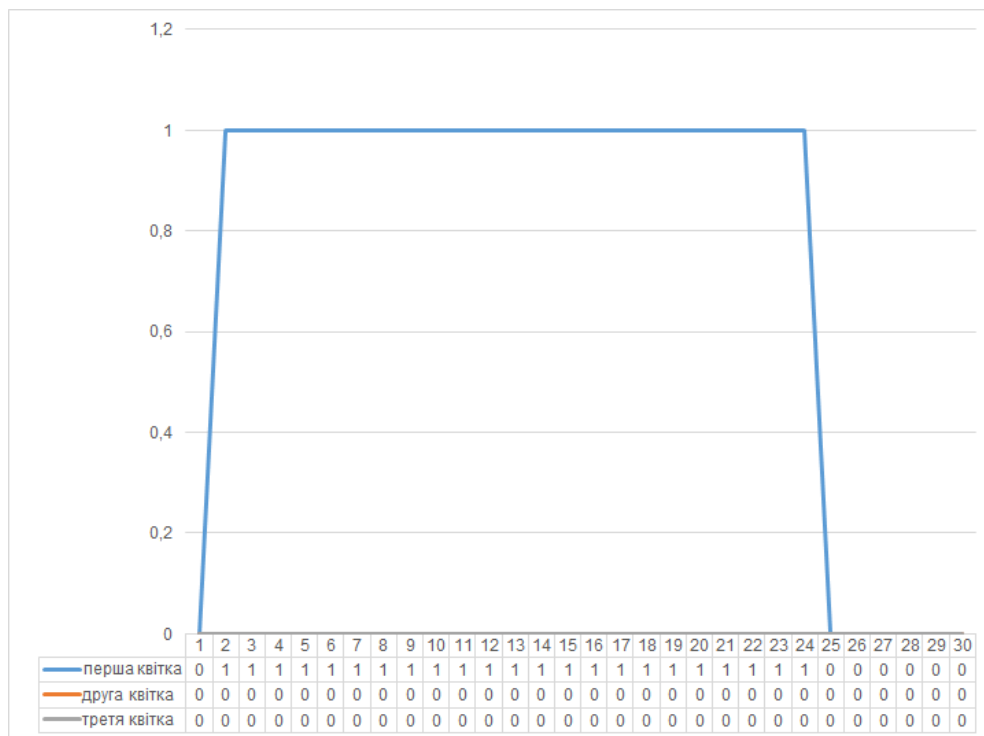


Рис 6. Розташування фертильних квіток у колосі *T. sinskajae*. 1-й ряд перша квітка, 2-й ряд друга квітка, 3-й ряд третя квітка.
 [Fig. 6. Location of fertile flowers in the ear of *T. sinskajae*. 1st row – the first flower, 2nd row – the second flower, 3rd row – the third flower].

Витягнуті назад колоскові луски мають яйцевидну форму. Кіль дуже слабо виражений. Ребро з частиною луски утворюють головний гострий трикутний зубець. Головний бічний нерв сильно виражений і утворює другий гострий зубець, дещо менший ніж головний. Має бугристу або гладеньку поверхню луски. Бугристість виражається у вигляді точок і луска виходить матовою, шорсткою, а самі бугорки безбарвні, тому під бінокулярком можна побачити ніби ямки. На гладеньких лусочках точки відсутні і вони здаються блискучими.

Квіткові луски опуклі, сильно видніються над колосковими лусочками, причому остюк має тільки квіткова луска першої нижньої квітки, квіткова луска другої квітки має тільки остюкове загострення. Таким чином, колосок зазвичай несе один остюк. Внутрішня квіткова луска при дозріванні розщеплюється на дві поздовжні частини. Автори (Добровольская, Дресвянникова, 2018) стверджують, що вид *T. toposocum* L. має одну фертильну квітку, однак, за нашими дослідженнями, колоски в середній частині мають по дві фертильні квітки (рис. 3). Наявність в колоску більше як одної

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

зернівки ми відзначали у зразків з колекції Національного центру генетичних рослин України (Твердохлеб, 2015). Колоски з двома фертильними квітками розміщуються, як і у дикій однозернянці *T. boeoticum* Boiss., в середній частині колоса (рис. 4). За результатами наших спостережень, в середньому, кількість колосків в колосі складає 29 шт., кількість квіток – 57 шт. з них фертильні – 42 шт., таким чином, фертильність колосу *T. monosocum* L. складає 80,8% (таблиця).

T. sinskajae A. Filat. et Kurk. був виявлений на початку 70-х рр. минулого століття при черговій репродукції на Середньоазійській і Дагестанській станціях ВІР зразків *T. monosocum*, привезених П.М. Жуковським ще в 1926 році в пакетах із зерном з Туреччини. Оскільки ця пшениця за комплексом морфологічних рис відрізнялася від *T. monosocum*, то автори додали їй статус виду і назвали на честь відомого російського фахівця з кормових трав і хрестоцвітих О.М. Сінської (Filatenko, Kurkiew, 1975). Даний вид характеризується безостою і компактною формою колоса (рис. 5), колоскові луски гладенькі, блискучі, остеподібні придатки білі, також характерна низька озерненість колоса. *T. sinskajae* єдиний голозерний вид серед диплоїдних пшениць (Kuluev et al., 2018).

Ламкість колосового стрижня виражена слабо. Колоски однозерні, подовжено-овальні. Колосові луски довгі (10-13 мм), майже рівні за довжиною з квітковими лусками. Кіль колоскової луски вузький, різко виражений і покритий короткими щетинками.

Колоски мають лише по одній фертильній квітці (рис 5). В середині колоса, у другій квітці зустрічаються пиляки або недорозвинені маточки. Перші з низу та останні колоски, як видно із графіка (рис. 6), стерильні. За нашим даними, кількість колосків у колосі складала 29 шт., кількість квіток 27 шт., з них фертильними були 18,5 шт., фертильність колоска складала 63,6% (таблиця).

Порівнюючи диплоїдні пшениці, ми дійшли висновку, що, незважаючи на однакову кількість колосків, на цю ознаку не вплинув селекційний відбір, кількість квіток у колоску значно змінилась. Вочевидь в природних умовах більша кількість квіток у *T. boeoticum* дає більшу кількість зерен, незважаючи на їх розмір. Водночас культурна однозернянка *T. monosocum* має меншу кількість квіток, що дає переваги розвитку зернівок більшого розміру, оскільки розмір зернівки обмежений жорсткими лусками колоска. Отже, поряд з відбором

на міцний колосковий стрижень, паралельно відбувався відбір на наявність більших зернівок у колоску. *T. sinskajae* – мутантний вид, який втратив значну кількість квіток у колоску, однак, має очевидну перевагою над іншими диплоїдними пшеницями – голозерність.

Таким чином, всупереч назві однозернянки, диплоїдні пшениці, в середній частині колоса мають різну кількість фертильних квіток. Іншими словами, за сприятливих умов диплоїдні пшениці можуть мати від трьох до одного зерна в середній частині колоса залежно від виду. В селекційних програмах доцільно використовувати диплоїдні види пшениць, враховуючи особливості будови їх колоса. *T. boeoticum* доречно використовувати для збільшення зернівок у колосі. А основний недолік – ламкість колоскового стрижня (brittle rachis), можна подолати перенесенням генів міцності колосового стрижня від *T. monosocum*. Голозерність однозернянкам можна надати, використовуючи у селекційних програмах голозерний мутантний вид *T. sinskajae*, у якого наявний ген м'якої луски *sog* (2A^{MS})(soft glume) (Ansari et al., 2014).

ЛІТЕРАТУРА

- Атраментова Л.О., Утєвська О.М. 2007. Статистичні методи в біології. Харків : 288 с.
- Добровольская О. Б., Дресвянникова А. Е. 2018. Соцветие злаков: особенности строения, развития и генетической регуляции морфогенеза. Вавиловский журнал генетики и селекции 22 (7) : 66-775.
- Филатенко А.А., Куркиев Ю.К. 1975. Пшеница Синской (Новый вид - *Triticum sinskajae* A. Filat. Et Kurk.). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 54 (1) : 239-241.
- Литун П.П., Проскурнин Н.В., Гопций Т.И. 1996. Методика полевого селекционного опыта. Харьков : 271 с.
- Червона книга України (<https://redbook-ua.org/item/triticum-boeoticum-boiss/>)
- Твердохлеб Е.В. 2015. Изменчивость признаков культурной однозернянки *T. monosocum* L. и *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 36 (3) : 83-90.
- Ansari M.J., Kuma, R., Singh K., Dhaliwal H.S. 2014. Characterization and molecular mapping of a soft glume mutant in diploid wheat (*Triticum monosocum* L.). *Cereal Res. Commun.* 42 : 209-217.
- Boden S.A., Cavanagh C., Cullis B.R., Ramm K., Greenwood J., Finnegan E.J., Trevaskis B., Swain S.M. 2015. Ppd-1 is a key regulator of inflorescence architecture and paired spikelet development in wheat. *Nature Plants.* 1 : 14016. doi:10.1038/nplants.2014.16

- Clifford H. 1987. Spikelet and floral morphology. In: Hilu K, Campbell C, Barkworth M, eds. Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 21-30.
- Diederichsen A., Rozhkov R.V., Korzhenevsky V.V., Boguslavsky R.L. 2012. Collecting genetic resources of crop wild relatives in Crimea, Ukraine, in 2009. *Crop Wild Relative*. 8 : 34-38.
- 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., Berges H., Salina E., Laikova L., Salse J. 2015. Frizzy panicle drives supernumerary spikelets in bread wheat. *Plant Physiol*. 167 : 189-199.
- Frégeau-Reid J., Abdel-Aal E.S.M. 2005. Einkorn: A potential functional wheat and genetic resource. *Speciality Grains for Food and Feed*. Eds. Abdel-Aal E.S.M, Wood P. Minnesota: American Association of Cereal Chemists Inc., pp. 37-62.
- Hidalgo A., Brandolini A. 2014. Nutritional properties of einkorn wheat (*Triticum monococcum* L.) *J. Sci. Food Agric.* 94 : 601-612.
- Guo Z., Chen D., Alqudah A.M., Röder M.S., Ganal M.W., Schnurbusch T. 2017. Genome-wide association analyses of 54 traits identified multiple loci for the determination of floret fertility in wheat. *New Phytol*. 214, 257-270.
- Guo Z., Chen D., Schnurbusch T. 2018. Plant and floret growth at distinct developmental stages during the stem elongation phase in wheat. *Front. Plant Sci*. 9 : 330. doi:10.3389/fpls.2018.00330.
- Heun M., Schäfer-Pregl R., Klawan D., Castagna R., Accerbi M., Borghi B., Salamini F. 1997. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science*. 278 : 1312-1314.
- Hillman, G.C., Colledge, S.M. and Harris, D.R. 1989. Plant-food economy during the Epipalaeolithic period at Tell Abu Hureyra, Syria: Dietary diversity, seasonality, and modes of exploitation. In: Foraging and farming: the evolution of plant exploitation. Eds. Harris D.R., Hillman G.C., Unwin, London, pp. 240-268.
- James R.A., Davenport R.J., Munns R. 2006. Physiological characterisation of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat: Nax1 and Nax2 *Plant Physiol*. 142 : 1537- 1547.
- Karagöz A, Zencirci N 2005. Variation in wheat (*Triticum* spp.) landraces from different altitudes of three regions of Turkey. *Genet. Resour. Crop Evol*. 52 : 775- 785.
- Koppolu R., Schnurbusch T., 2019. Developmental pathways forshaping spike inflorescence architecture in barley and wheat. *J. Integr. Plant Biol*. 61 : 278-295.
- Kuluev A.R., Matnijazov R.T., Kuluev B.R., Chemeris A.V. 2018. A molecular genetic research of the *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. by RAPD analysis and by comparing the nucleotide sequences of the variable intergenic region of the petN-trnC-GCA chloroplast genome and intron of the histone H3.2 gene *Ecological Genetics*. 16 (1). 53- 59.
- Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R., Kosuth J., Kellogg E.A. 2006. 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*.; 44: 423-479.
- Nesbitt M, Samuel D 1996. From stable crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats. In: Hulled wheats. International. Padulosi S, Hammer K., Heller J. (eds.) *Plant Genetic Resources Institute*, pp. 41-100.
- Pasternak R. 1998. Investigations of botanical remains from Nevali Cori PPNB, Turkey: a short interim report. In: The origins of agriculture and crop domestication. Damania A.B., Valkoun J., Willcox G., Qualset C.O. (eds). *Proceedings of the Harlan Symposium*, pp. 170-176.
- Prieto P., Ochagavia H., Savin R., Griffiths S., Slifer G.A. 2018. Dynamics of floret initiation/death determining spike fertility in wheat as affected by Ppd genes under field conditions. *J. Exp. Bot*. 69 : 2633-2645.
- Ramm K., Cavanagh C., Swain S.M., Boden S.A. 2018. Teosinte branched1 regulates inflorescence architecture and development in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Plant Cell*. 30 : 563-581.
- Sakuma S., Golan G., Guo Z., Ogawa T., Tagiri A., Sugimoto K., Bernhardt N., Brassac J., Mascher M., Hensel G., Ohnishi S., Jinno H., Yamashita Y., Ayalon I, Peleg Z., Schnurbusch T., Komatsuda T. 2019. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. *Proc. Natl Acad. Sci. United States of America*. 116 : 5182-5187.
- Sakuma S., Salomon B., Komatsuda T. 2011. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. *Plant Cell Physiol* 52 : 738-749.
- Serpen A., Gökmen V., Karagöz A., Köksel H. 2008. Phytochemical quantification and total antioxidant capacities of emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) and einkorn (*Triticum monococcum* L.) wheat landraces. *J. Agric. Food Chem*. 56 : 7285- 7292.
- Sodkiewicz W., Strzembicka A. 2004. Application of *Triticum monococcum* for the improvement of triticale resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*) *Plant Breeding*. 123 : 39-42.
- Tuberosa R. 2014. Wheat domestication: key to agricultural revolutions past and future. In: *Genomics of plant genetic resources*. Springer Science+Business Media, pp. 439-464.
- van Zeist W., de Roller G.J. 1991-1992. The plant husbandry of aceramic Cayonu, S.E. Turkey. *Palaeohistorica*. 33/34 : 65-96.

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

- Vivian F. 2009. The flowering of Arabidopsis flower development. *Plant J.* 61: 1014-1028.
- Vollbrecht E., Springer P.S., Goh L., Buckler E.S., Martienssen R. 2005. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature.* 436 : 1119.
- Wolde G.M., Mascher M., Schnurbusch T. 2019. Genetic modification of spikelet arrangement in wheat increases grain number without significantly affecting grain weight. *Mol. Genet. Genom.* 294 : 457-468.
- ### REFERENCES
- Atramentova L.A., Utevska O.M. 2007. Statystychni metody v biolohiyi (Statistical Methods in Biology). Kharkiv : 288 p. (In Ukrainian).
- Dobrovolskaya O. B., Dresvyannikova A. E. 2018. Cereal inflorescence: features of morphology, development and genetic regulation of morphogenesis Vavilov J. *Genet. Breeding.* 22 (7) : 766-775.
- Filatenko A.A., Kurkiv U.K. 1975. Pshenica Sinskaj (Novyj vid – Triticum sinkajae A. Filat. et Kurk.). Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii. 54 (1) : 239-241. (In Russian).
- Lytun P.P., Proskurnyn N.V., Hoptsi T.Y. 1996. Metodyka polevoho selektsyonnoho opita (Field Breeding Experiment Technique). Dokuchaeva. Kharkiv : 271 p. (In Russian).
- Red Book of Ukraine (<https://redbook-ua.org/item/triticum-boeoticum-boiss/>)
- Tverdohleb E.V. 2015. Variability of characteristics of cultural einkorn Triticum monococcum and T. sinkajae A. Filat. et Kurk. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 36 (3) : 83-90. (In Russian).
- Ansari M.J., Kuma R., Singh K., Dhaliwal H.S. 2014. Characterization and molecular mapping of a soft glume mutant in diploid wheat (Triticum monococcum L.). *Cereal Res. Commun.* 42 : 209-217.
- Boden S.A., Cavanagh C., Cullis B.R., Ramm K., Greenwood J., Finnegan E.J., Trevaskis B., Swain S.M. 2015. Ppd-1 is a key regulator of inflorescence architecture and paired spikelet development in wheat. *Nature Plants.* 1 : 14016. doi:10.1038/nplants.2014.16
- Clifford H. 1987. Spikelet and floral morphology. In: Hilu K, Campbell C, Barkworth M, eds. *Grass Systematics and Evolution.* Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 21-30.
- Diederichsen A., Rozhkov R.V., Korzhenevsky V.V., Boguslavsky R.L. 2012. Collecting genetic resources of crop wild relatives in Crimea, Ukraine, in 2009. *Crop Wild Relative.* 8 : 34-38.
- 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., Berges H., Salina E., Laikova L., Salse J. 2015. Frizzy panicle drives supernumerary spikelets in bread wheat. *Plant Physiol.* 167 : 189-199.
- Frégeau-Reid J., Abdel-Aal E.S.M. 2005. Einkorn: A potential functional wheat and genetic resource. *Speciality Grains for Food and Feed.* Eds. Abdel-Aal E.S.M, Wood P. Minnesota: American Association of Cereal Chemists Inc., pp. 37-62.
- Hidalgo A., Brandolini A. 2014. Nutritional properties of einkorn wheat (Triticum monococcum L.). *J. Sci. Food Agric.* 94 : 601-612.
- Guo Z., Chen D., Alqudah A.M., Röder M.S., Ganal M.W., Schnurbusch T. 2017. Genome-wide association analyses of 54 traits identified multiple loci for the determination of floral fertility in wheat. *New Phytol.* 214, 257-270.
- Guo Z., Chen D., Schnurbusch T. 2018. Plant and floret growth at distinct developmental stages during the stem elongation phase in wheat. *Front. Plant Sci.* 9 : 330. doi:10.3389/fpls.2018.00330.
- Heun M., Schäfer-Pregl R., Klawan D., Castagna R., Accerbi M., Borghi B., Salamini F. 1997. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science.* 278 : 1312-1314.
- Hillman, G.C., Colledge, S.M. and Harris, D.R. 1989. Plant-food economy during the Epipalaeolithic period at Tell Abu Hureyra, Syria: Dietary diversity, seasonality, and modes of exploitation. In: *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation.* Eds. Harris D.R., Hillman G.C., Unwin, London, pp. 240-268.
- James R.A., Davenport R.J., Munns R. 2006. Physiological characterisation of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat: Nax1 and Nax2. *Plant Physiol.* 142 : 1537- 1547.
- Karagöz A., Zencirci N. 2005. Variation in wheat (Triticum spp.) landraces from different altitudes of three regions of Turkey. *Genet. Resour. Crop Evol.* 52 : 775- 785.
- Koppolu R., Schnurbusch T., 2019. Developmental pathways for shaping spike inflorescence architecture in barley and wheat. *J. Integr. Plant Biol.* 61 : 278-295.
- Kuluev A.R., Matnijazov R.T., Kuluev B.R., Chemeris A.V. 2018. A molecular genetic research of the Triticum sinkajae A. Filat. et Kurk. by RAPD analysis and by comparing the nucleotide sequences of the variable intergenic region of the petN-trnC-GCA chloroplast genome and intron of the histone H3.2 gene. *Ecological Genetics.* 16 (1). 53- 59.
- Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R., Kosuth J., Kellogg E.A. 2006. 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.*; 44: 423-479.
- Nesbitt M, Samuel D. 1996. From stable crop to extinction? The archaeology and history of the hulled

- wheats. In: Hulled wheats. International. Padulosi S, Hammer K., Heller J. (eds.) Plant Genetic Resources Institute, pp. 41-100.
- Pasternak R. 1998. Investigations of botanical remains from Nevali Cori PPNB, Turkey: a short interim report. In: The origins of agriculture and crop domestication. Damania A.B., Valkoun J., Willcox G., Qualset C.O. (eds). Proceedings of the Harlan Symposium, pp. 170-176.
- Prieto P., Ochagavia H., Savin R., Griffiths S., Slaughter G.A. 2018. Dynamics of floret initiation/death determining spike fertility in wheat as affected by Ppd genes under field conditions. J. Exp. Bot. 69 : 2633-2645.
- Ramm K., Cavanagh C., Swain S.M., Boden S.A. 2018. Teosinte branched1 regulates inflorescence architecture and development in bread wheat (*Triticum aestivum*). Plant Cell. 30 : 563-581.
- Sakuma S., Golan G., Guo Z., Ogawa T., Tagiri A., Sugimoto K., Bernhardt N., Brassac J., Mascher M., Hensel G., Ohnishi S., Jinno H., Yamashita Y., Ayalon I., Peleg Z., Schnurbusch T., Komatsuda T. 2019. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. Proc. Natl Acad. Sci. United States of America. 116 : 5182-5187.
- Sakuma S., Salomon B., Komatsuda T. 2011. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. Plant Cell Physiol 52 : 738-749.
- Serpen A., Gökmen V., Karagöz A., Köksel H. 2008. Phytochemical quantification and total antioxidant capacities of emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) and einkorn (*Triticum monococcum* L.) wheat landraces. J. Agric. Food Chem. 56 : 7285- 7292.
- Sodkiewicz W., Strzembicka A. 2004. Application of *Triticum monococcum* for the improvement of triticale resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*) Plant Breeding. 123 : 39-42.
- Tuberosa R. 2014. Wheat domestication: key to agricultural revolutions past and future. In: Genomics of plant genetic resources. Springer Science+Business Media, pp. 439-464.
- van Zeist W., de Roller G.J. 1991-1992. The plant husbandry of aceramic Cayonu, S.E. Turkey. Palaeohistorica. 33/34 : 65-96.
- Vivian F. 2009. The flowering of *Arabidopsis* flower development. Plant J. 61: 1014-1028.
- Vollbrecht E., Springer P.S., Goh L., Buckler E.S., Martienssen R. 2005. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. Nature. 436 : 1119.
- Wolde G.M., Mascher M., Schnurbusch T. 2019. Genetic modification of spikelet arrangement in wheat increases grain number without significantly affecting grain weight. Mol. Genet. Genom. 294 : 457-468.

Надійшла до редакції
30.06.2021 р.

FEATURES OF THE SPIKE STRUCTURE OF THE EINKORN WHEATS

O. V. Tverdokhlib¹, R. L. Boguslavskiy², Y. O. Bondarenko¹,
R. V. Rozhkov³, D. S. Mariukha¹, N. P. Turchynova³

¹Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University
(Kharkiv, Ukraine)

E-mail: etverd@meta.ua

²Yuryev Plant Production Institute of the National Academy
of Agrarian Sciences of Ukraine
(Kharkiv, Ukraine)

³Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)

The article compares the structure of the spikelet and the spike of the diploid wheats as a whole, specifically wild hulled species *Triticum boeoticum* Boiss., hulled cultivated species *T. monococcum* L. and naked mutant species *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. Wheat inflorescence is represented by a complex spike consisting of the main axis and some spikelets. Each of these structures develops from a certain type of specialized meristems. In wheat, after the transition from the vegetative to the reproductive phase, the apical meristem of the shoot turns into the inflorescence meristem. The floral meristem initiates secondary axial meristems that initiate spike meristems. Subsequently, spike meristems initiate flower meristems that form flowers. A spikelet has from one to several flowers, depending on the species. Each flower gives rise to only one seed, and the total number of the fertile flowers of the inflorescence determines the potential grain number. In the middle part of the spike, the diploid wheat has different number of the fertile flowers. The species *T. monococcum* L. and *T. boeoticum* Boiss have one grain each on the upper and lower side of the spike, while in *T. sinskajae*

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

A. Filat et Kurk, there are no grains in the lower and upper part of the spike. The conscious selection over the centuries has led to the loss of the third flower in the spikelet of *T. monococcum* by increasing the size of the grains. Thus, the cultivated monograins have only two grains. According to our research, under favorable conditions, the diploid wheat can have from three to one grain in the middle part of the spike depending on the species. In breeding programs it is advisable to use diploid wheat species taking into account the peculiarities of the structure of their spike. *T. boeoticum* should be used to increase grain number in the spike. But the main disadvantage is the fragility of the spikelet axis (brittle rachis); it can be overcome by transferring the genes of spikelet axis strength from *T. monococcum*. The nakedness of the monograins can be provided by using a naked mutant species of *T. sinskajae* in breeding programs, which has the soft scale gene *sog* ($2A^mS$) (soft glume).

Key words: *Triticum boeoticum*, *T. monococcum*, *T. sinskajae*, inflorescence, spikelet structure

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОЛОСА ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК

Е. В. Твердохлеб¹, Р. Л. Богуславський², Ю. А. Бондаренко¹,
Р. В. Рожков³, Д. С. Марюха¹, Н. П. Турчинова³

¹Харьковский национальный педагогический университет им. Г.С. Сковороды
(Харьков, Украина)

E-mail: etverd@meta.ua

²Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева
Национальной академии аграрных наук Украины
(Харьков, Украина)

³Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)

Сравнивается строение колоска и колоса в целом диплоидной пшеницы дикого пленочного вида *Triticum boeoticum* Voiss., пленочного культурного вида *T. monococcum* L., и голозерного мутантного вида *T. sinskajae* A. Filat et Kurk. Соцветие пшеницы представлено сложным колосом, который состоит из главной оси и колосков. Каждая из этих структур развивается из определенного типа специализированных меристем. У пшеницы после перехода от вегетативной к репродуктивной фазы апикальная меристема побега превращается в меристему соцветия. Флоральная меристема инициирует вторичные аксиальные меристемы, которые инициируют колосковую меристему. В дальнейшем, колосковые меристемы инициируют цветочные меристемы, которые образуют цветки. Колосок имеет от одного до нескольких цветков, в зависимости от вида. Каждый цветок дает начало только одной зерновке, а общее количество фертильных цветков соцветия определяет потенциальное число зерен. Диплоидные пшеницы в средней части колоса имеют разное количество фертильных цветков. Виды *T. monococcum* и *T. boeoticum* с верхней и нижней стороны колоса имеют по одной зерновке, тогда как у *T. sinskajae* в нижней и верхней части колоса зерновок нет. Сознательный отбор на протяжении столетий привел к потере третьего цветка в колоске *T. monococcum* за счет увеличения размера зерновок. Таким образом, культурные однозернянки имеют только две зерновки. По результатам наших исследований, при благоприятных условиях диплоидные пшеницы могут иметь от трех до одной зерновки в средней части колоса в зависимости от вида. В селекционных программах целесообразно использовать диплоидные виды пшеницы, учитывая особенности строения их колоса. *T. boeoticum* уместно использовать для увеличения количества зерновок в колосе. Но основной недостаток – ломкость колосков стержня, можно преодолеть переносом генов прочности колосовых стержней от *T. monococcum*. Голозерность однозернянкам можно обеспечить, используя в селекционных программах голозерный мутантный вид *T. sinskajae*, у которого имеется ген мягкой чешуи *sog* ($2A^mS$) (soft glume).

Ключевые слова: *Triticum boeoticum*, *T. monococcum*, *T. sinskajae*, соцветия, строение колоска