

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ДОМЕСТИКАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПШЕНИЦ

Н.П. Гончаров, Е.Я. Кондратенко

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

Основой для первых земледельческих культур послужил выделенный древним земледельцем из окружающей природы комплекс видов растений, который был специфичен для каждой, где произошли процессы доместикиции, конкретной флористической области земного шара. Практически везде это были злаки. Их селекция – одно из самых ранних интеллектуальных достижений человека. Она началась тогда, когда человек стал одомашнивать растения и выращивать их в контролируемых условиях, отбирая при этом формы, наиболее полно обеспечивающие его надежными источниками пищи и сырья. В Передней Азии первыми были доместифицированы ячмень, ди- и тетраплоидные пшеницы. Хотя вопросы их происхождения интересуют человечество уже не одно тысячелетие, отсутствие общепризнанной схемы происхождения пшениц затрудняет точное установление филогении как предков отдельных групп (секций) рода *Triticum* L., так и всего рода в целом. В данной работе обсуждаются результаты изучения пшениц с использованием ботанических, археологических, сравнительно-генетических и молекулярно-биологических методов, позволившие приблизиться к установлению реальных филогенетических взаимоотношений доместифицированных видов рода *Triticum*, их происхождения и путей доместификации.

«История прославляет битвы, в которых мы умираем, и избегает говорить о вспаханных полях, которыми мы живем. Она знает имена незаконных детей королей, но ничего не знает о происхождении пшеницы. Вот – одно из проявлений человеческой глупости».

Ж.-А. Фабр

Более 99,5 % времени из почти 2 млн лет пребывания на Земле человек занимался охотой и собирательством и только последние 10–12 тыс. лет начал доместифицировать растения и приручать животных. К этому времени он покинул Африку и расселился на значительных территориях на всех континентах, кроме Антарктиды (Cavalli-Sforza, Feldman, 2003), там, где было достаточно растительной и животной пищи. Собирательство и охота, земледелие и скотоводство – это вполне устойчивые и самостоятельные способы производства. Собирательство – самый древний из них, так как охота есть в некоторой степени усложненная и технически усовершенствованная деятельность собирателей (Семенов, 1974). Переход от одного способа к другому требовал значительных социальных изменений (Алексеев, 1985). Кроме того, как

оказалось, земледелие – начало прогресса нашей цивилизации, изменившее не только многовековой уклад первобытного человека (рис. 1). Вследствие сезонности работ у древнего земледельца рождается чувство времени, появляется обозначение дней, и календарь становится неотъемлемой частью нашей цивилизации. Цикл земледельческих работ с древних времен до настоящего времени не изменился: и древний, и современный земледельцы должны своевременно обработать почву и подготовить ее к посеву, вовремя посеять семена и ухаживать за возделываемыми растениями в период их роста и развития, собрать урожай, оставив его часть для будущего посева. При этом «культура поля, культура растений шла параллельно с общей человеческой культурой» (Вавилов, 1924, С. 30). Хотя собирательство и требовало регу-



Рис. 1. Доместикация растений и ее последствия.

лярной ежедневной работы (Семенов, 1974), тем не менее, собиратель не нуждался в сложном оснащении. Для того же, чтобы успешно развивать земледелие, человеку потребовались специальные орудия труда: деревянная мотыга для рыхления почвы, деревянный или костяной серп с кремневыми накладками для жатвы злаков¹, цеп для их обмолота, ручной жернов для размла зерна и т. д. Для изготовления деревянной мотыги и серпа были необходимы специальные «плотницкие» инструменты, поэтому с возникновением земледелия начинает развиваться специализация труда членов общины, а в последующем – и развитие ремесел. Для хранения зерна земледельцем создаются «склады», для его эффективного использования – новые способы приготовления пищи. По схеме А. Maurizio (1927), составленной на основе результатов изучения эволюции питания, последнее проходит ряд фаз: 1) фазу похлебки, приготовленной кипячением сырых или поджаренных зерен; 2) фазу каши, т. е. концентрированной похлебки; 3) фазу бездрожжевых лепешек; 4) фазу дрожжевого хлеба², пригото-

¹ Злаки – семейство однодольных растений, к которому относятся основные хлебные растения: пшеница, ячмень, рожь, кукуруза и рис, а также ряд кормовых растений (Цвелев, 1976).

² «Многим ли действительно приходила в голову мысль, что ломать хорошо испеченного пшеничного хлеба... составляет одно из величайших изобретений человеческого ума, одно из тех эмпирических открытий, которые позднейшим научным изысканиям приходится только подтверждать и объяснять... Произвести культуру... дрож-

ленного из «смешанной» муки; 5) фазу ржаного хлеба и 6) фазу белого пшеничного хлеба. При этом заметим, что «хлеб» в европейском смысле этого слова не известен ни одной азиатской, американской или африканской цивилизации. Более того, из бродящего теста тропических растений можно приготовить только арабский хлеб – киссерэ, тягучие кожистые лепешки, выпекаемые на сковородах подобно блинам. Выращивание льна привело к появлению прядения и ткачества. Хотя овца, вероятно, и была одомашнена раньше, чем был доместицирован лен (в нижнем слое Зави Чеми Шанидар с радиоугольной датой 10 850 лет обнаружены следы одомашнивания овцы (Трифонов, Караханян, 2004)), однако ее селекция «на шерсть» была проведена значительно позже (Боголюбский, 1959), чем началось использование льна как прядильной культуры. Согласно археологическим данным, переход к земледелию, т. е. к производящим формам добычи пищи, был довольно длительным и охватывал от одного до трех тысячелетий (История..., 1983). Его последствия были столь важны, что он получил название неолитическая, или земледельческая, революция. На Ближнем Востоке земледелие возникло одновременно со скотоводством в

жевого грибка... Вызвать далее культуру этого грибка в тесте и заставить тяжелую, вязкую массу превратиться в легкую пузырчатую, наконец, охватить ее жаром и заставить застыть в том пористом состоянии, которое благодаря ее громадной поверхности соприкосновения с соками пищевого канала сделало ее легко перевариваемой» (Тимирязев, 1948, С. 286, 287).

IX–VII тыс. до н. э., в Центральной Америке – в середине VIII тыс. до н. э. Вероятно, domestikации растений предшествовали социальные события, а возможно, и, наоборот, новые формы возделываемых растений становились все более продуктивными, что позволяло существовать вокруг этих источников пищи все более и более многочисленным группам людей. Развитие земледелия обусловило переход от кочевого образа жизни к оседлому, так как земледелец нуждается в стационарном (постоянном) жилье, поэтому, domesticiруя растения, человек неизбежно «одомашнивал» самого себя. Следовательно, изменяя окружающую его природу, он преобразовывал и себя, став не только разумным, но и общественным существом. Таким образом, освоение человеком, не умеющим писать, читать и считать, базовых навыков земледелия – событие революционное, коренным образом изменившее его существование и давшее в конечном итоге то, что мы в настоящее время называем «цивилизация».

Хотя и считается, что переход от собирательства к возделыванию произошел в мезолите³ (рис. 2), в целом проблема происхождения и эволюции культурных растений до сих пор является одной из интригующих тайн становления человечества.

Почему занятия охотой и собирательством у части человеческой популяции отошли на второй план? Что знал о растениях первобытный собиратель и что побудило его заняться их выращиванием?

Изучение истории земледелия представляет собой более трудную задачу, чем изучение исто-

рии техники, при исследовании которой «приложимы законы математики, физики, химии – законы точных наук» (Семенов, 1974, С. 4). Чаще всего исследователями обсуждаются три основные гипотезы происхождения земледелия: 1) увеличение народонаселения; 2) глобальное изменение климата в конце плейстоцена (около 11 тыс. лет назад), ставшее крахом мира охотников и собирателей; 3) религиозное (ритуальное) использование domesticiрованных растений. Рассмотрим их.

Первая гипотеза. Согласно археологическим данным более вероятно, что увеличение народонаселения – следствие, а не первопричина возникновения земледелия (История..., 1983).

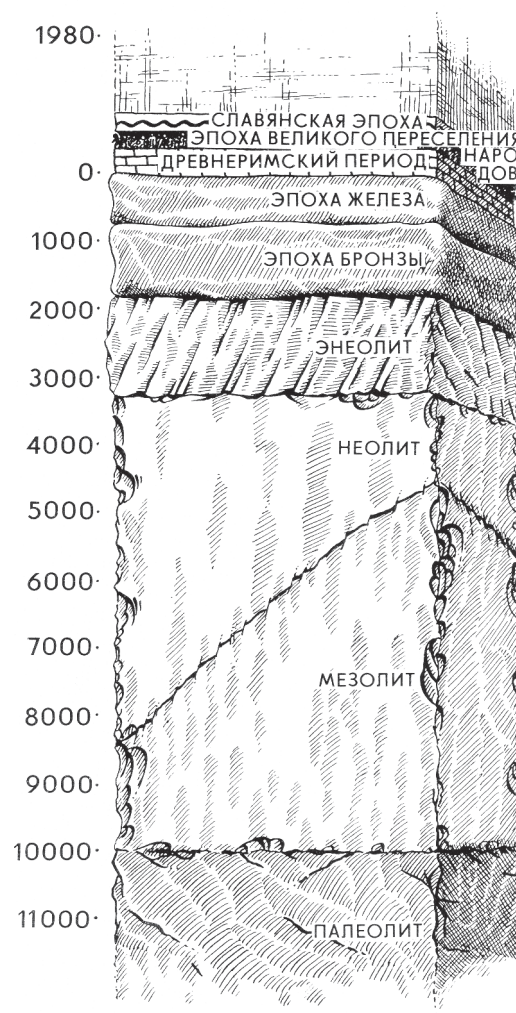


Рис. 2. Хронологический столб (из: Малинова, Малина, 1988).

³ Информация об обнаружении наиболее древних остатков культурных растений, которыми располагают в настоящее время исследователи, очень скудна, хотя она и имеет важное значение как ориентир, позволяющий представить основные этапы становления земледелия (Семенов, 1974). Как правило, предположения о начале возделывания растений строятся на археологических находках земледельческих орудий (например, вкладышей для серпов) или орудий переработки зерна (например, зернотерок). Обнаружение же следов собственно земледелия (мотыг, остатков возделываемых растений) датируется более поздним временем. Например, одна из хорошо изученных ранних земледельческих культур Sağar Höyük (вторая половина VII тыс. до н. э. – первая половина VI тыс. до н. э.) была уже достаточно хорошо развита: выращивалось 14 видов растений (История..., 1983). Таким образом, ко времени зарождения первых древневосточных цивилизаций их земледельцы опирались уже на многовековой опыт возделывания растений.

Постоянное жилище земледельца стало лучше и комфортабельнее, и в нем женщины могли растить большее число детей. Следовательно, земледелие само вело к перенаселению и как следствие к колонизации все новых и новых земель. Оно распространилось с Ближнего Востока на Балканы, затем на Дунайскую низменность и т. д. Предполагается, что в конце плейстоцена на Земле жило около 5 млн охотников и собирателей, тогда как в V тыс. до н. э. население планеты достигло численности почти 20 млн чел. (Малинова, Малина, 1988).

Считается, что распространение сельскохозяйственных культур могло идти двумя путями: посредством распространения вида без переселения людей и в результате их переселения (Ammerman, Cavalli-Sforza, 1984).

Вторая гипотеза. Пыльцевой анализ не указывает на значительные изменения климата в Передней Азии в интервале между 40–12 тыс. лет назад (van Zeist, 1969). В настоящее время очевидно, что концепция «вызова-и-ответа» А.Дж. Тойнби (2006), согласно которой переход к земледелию был «ответом» древних охотников и собирателей на резкую аридизацию, обусловленную таянием позднеплейстоценовых ледников, не нашла подтверждения (Трифонов, Караханян, 2004). Более того, земледелие в Передней Азии возникло и начало распространяться в фазу относительной гумидизации.

Третья гипотеза. Служители культов, вероятно, имели достаточно власти для того, чтобы «ввести» земледелие посредством культивирования используемых в религиозных и ритуальных целях растений. Индусская цивилизация до сих пор придает растениям и их «индивидуальным свойствам» преимущественно религиозное значение (в «Законах Ману» указания, относящиеся к растениям, всегда имеют религиозный смысл). Очень вероятно, что эта традиция через халдеев перешла к народам Западной Азии, и растения «исчислялись по свойствам, которые им приписывались магией и тайными науками» (Бонье, 1909, С. 30). F. Anderson (1954) исследовал процесс «селекции» окультуренных растений, имеющих магическое значение. Его данные о религиозных и мистических мотивах первых этапов селекции связаны с информацией о возделывании кукурузы, главной зерновой культуры южноамериканских цивилизаций.

Очевидна ее центральность как символа местной религии. Более того, и ряд других возделываемых растений в Новом Свете, например, кабачки и тыквы, до сих пор используются и в качестве церемониальных трещоток. Первобытные собиратели были кровно заинтересованы в том, чтобы ценные для них растения не изводились, а процветали, и чтобы возрастали занимаемые под ними площади. Кроме того, они могли «колдовскими» и «религиозными» средствами пытаться умножать растительные «пищевые ресурсы». Следовательно, уже на ранних этапах становления человечества возможно отношение к таким растениям как к «тотемным существам», поэтому своеобразный культ полезных растений мог возникнуть еще до появления земледелия как такового (Семенов, 1974).

Несмотря на то, что гипотеза о религиозном возникновении земледелия полностью не доказана, она подводит нас ближе к истинным причинам его зарождения и появления сельскохозяйственного производства – этого нерационального способа человеческой деятельности, «культурной силы отчуждения», распространившейся в виде категорий времени, языка, числа и искусства (см. рис. 1), и, в конце концов, заключившей в тиски – физическую и духовную жизнь человека-земледельца. Возможно, domestикация растений – слишком глобальное и всеобъемлющее событие в истории человечества, чтобы быть единственно следствием религии. Существует мнение, что в результате систематического собирания определенного дикорастущего растения происходит его изменение. В первую очередь это может быть обусловлено его перенесением с одного типа почвы на другой (то же может происходить и при перенесении семян растений птицами или грызунами). Таким образом, стоянки первобытного человека, вокруг которых почва удобрялась различными отходами и золой (Netolitzky, 1944)⁴ и куда заносились семена употребляемых в пищу растений, могли играть существенную роль в «непреднамеренной» культивации. Время от времени к таким заброшенным стоянкам снова возвращались кочующие группы людей,

⁴ F.R. Kjellman (1882) описал среди окружающих яранги чукчей такие растения, которые можно считать «одомашненными», так как они реально дополняли их рыбный и мясной рацион.

обнаруживая стимулирование роста «рудеральной» флоры и изменение ее состава (Abbo *et al.*, 2005). Последующая собственно domestикация растений, кроме изменений в структуре человеческого общества, очень сильно, а часто и кардинально изменила облик одомашненных растений. В настоящее время культурные растения отличаются особым разнообразием именно тех органов и их частей (рис. 3), которые у них используются человеком. Эти изменения получили общее название «синдром доместикиции» (Hammer, 1984).

Покрытосеменные растения возникли в мезозое. В меловой период происходили их широкое распространение и уменьшение ареала голосеменных растений. Значительное изменение орографии планеты в третичный период, сопровождаемое похолоданием и аридизацией, привело к еще большему распространению первых. Последующее широкое распространение травянистых покрытосеменных способствовало завоеванию пространств суши травоядными млекопитающими. «Только на основе эволюции двудольных и однодольных растений, – полагал П.М. Жуковский, – могло произойти развитие человечества и его культуры. Можно ли представить себе высокий уровень материальной обеспеченности, если бы мы принуждены были довольствоваться хвойными деревьями, папоротниками, хвощами и мхами?» (Жуковский, 1964, С. 6). При переходе к современному климату на значительных территориях распространились однолетние самоопыляющиеся крупнозерные и крупносемянные растения (Вавилов, 1940). На рис. 4 представлена схема дивергенции основных родов domesticiрованных злаков (следует заметить, что даты эволюционных событий, полученные при помощи молекулярной филогении, сильно зависят от взятых в анализ генов (Колчанов и др., 2003), что влечет за собой необходимость выработки критериев их согласования). Плоды злаков «удобны» для интенсивного собирательства и, что немаловажно, для длительного хранения. И хотя от собирательства полезных растений до их разведения один шаг, этот шаг растянулся на тысячелетия. Прожив охотой и собирательством еще какое-то время, человек разумный начал их возделывать. И если переход к земледелию в Европе можно с некоторыми

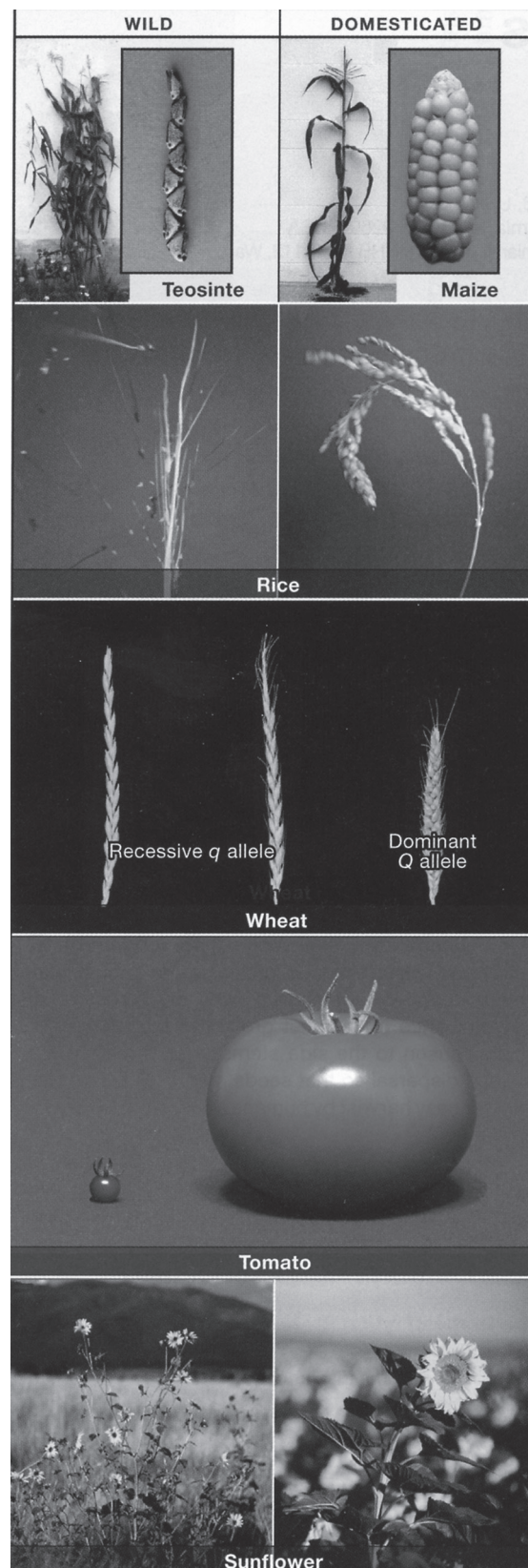


Рис. 3. Фенотипы некоторых из основных domesticiрованных растений и их предковых форм (из: Doebley *et al.*, 2006).

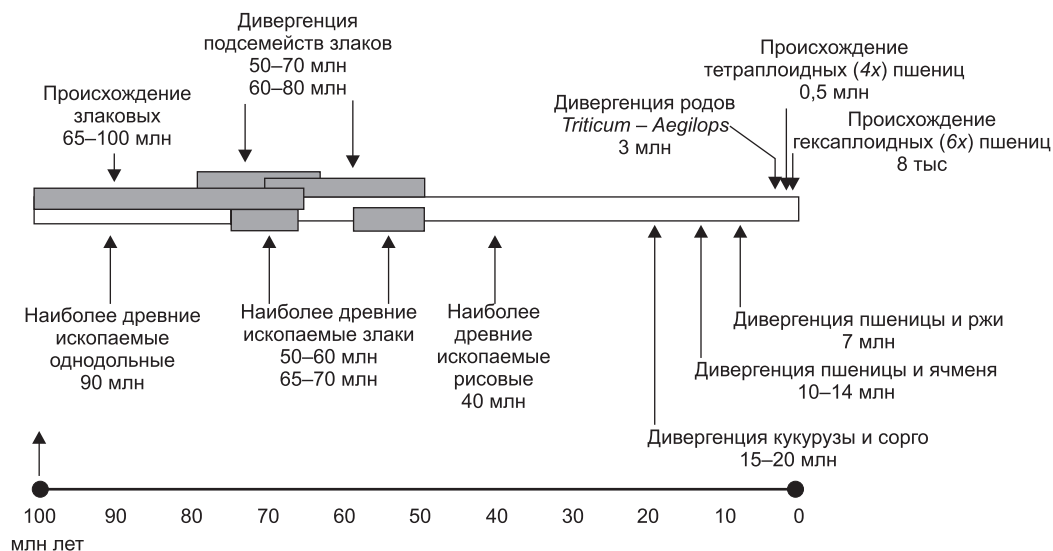


Рис. 4. Схема дивергенции родов domestikцированных злаков (из: Gill *et al.*, 2004).

натяжками приурочить к окончанию периода последнего оледенения, а в Западной Сибири – к улучшению условий увлажнения в суббореальный период голоцена (2900–2700 лет назад) (Рябогина, 2006), то побудительные причины этого, несомненно, революционного события в Передней Азии не ясны. Собирачество было более стабильным способом производства, чем земледелие, которое во многом зависело, да и в настоящее время зависит от количества и времени выпадения осадков, солнечной радиации, суховея, вредителей и стихийных бедствий, обрекающих на голод целые регионы и даже страны. Небольшие группы собирателей имели возможность благодаря разнообразию природных растительных ресурсов переходить с одного вида пищи на другой. Еще в начале прошлого века цивилизованный человек, проживающий в умеренных широтах, употреблял в пищу более 400 видов диких растений (Maurizio, 1927). Причем от некоторых дикорастущих растений, например водяного риса *Zizania aquatica* L., собиратели получали обильную пищу. Итак, собиратели, живущие на равнинах, имели возможность, когда к тому принуждали обстоятельства, переходить с одного вида пищи на другой. В горах же человек имел значительно меньший выбор и меньшую возможность для пищевого «маневра». Кроме того, если земледелие действительно зародилось в горных районах, то правдоподобна гипотеза В.Л. Комарова,

считавшего, что периодическое наступление здесь зимы могло заставить древнего человека делать запасы на зиму для переживания этого неблагоприятного периода: «Недаром Н.И. Вавилов определяет область древнейших культур полосой между 20 и 40° с.ш. и горными районами между 500 и 2500 м высоты [над уровнем моря – Н.Г.]. Не есть ли это та именно область земли, где человек учился некогда борьбе с неблагоприятным климатом и борьбе с голодом в зимнее время и в периоды засух?» (Комаров, 1931, С. 41). Первобытный земледелец, согласно Н.И. Вавилову (1926), жил в этих районах, как и живет здесь еще до сих пор изолированными группами. Для возникновения возделывания растений горные тропики и субтропики имеют исключительно оптимальные условия: наличие разнообразных природных условий, богатой растительности и полноводных, бегущих с ледников ручьев, пригодных для устройства примитивного «самотечного» полива плантаций.

Происхождение возделываемых растений, как и domestikциация животных, – традиционная глава эволюционной биологии, основными вопросами которой являются постулирование факторов и поиск места происхождения возделываемых растений и области их domestikциации и введения в культуру. Какие растения были взяты человеком в культуру первыми и возможна ли более или менее правдоподобная

реконструкция их эволюции? Какие внешние и «внутренние» изменения претерпели дикие растения в процессе доместикации? По каким признакам вел отбор древний земледелец и каковы были его темпы и интенсивность? Существуют ли «ключевые» гены, контролирующие выраженность признаков, по которым велся такой целенаправленный отбор? Почему процессы доместикации растений не протекали с одинаковой скоростью на всем заселенном человеком пространстве Земли, а в некоторых районах они вообще не шли? Возникло ли земледелие независимо в разных областях и на разных континентах? Были ли связаны первые земледельческие культуры между собой? Как шло распространение земледелия по странам? Насколько полны археологические данные и точны датировки, касающиеся процесса доместикации и развития первых земледельческих культур? Как возник этот процесс? Какое влияние на развитие земледелия оказала доместикация животных?

Параллельно с развитием географических связей земледельческих культур исчезает и изоляция культурной флоры. Введенные в культуру отдельными народами растения постепенно становятся достоянием всего человечества. Считается, что в настоящее время под возделываемыми растениями занято около одной десятой части всей поверхности суши, причем ее большая часть занята всего несколькими де-

сятками видов, большинство из которых – злаки. Пшеницы в силу ряда своих особенностей со временем стали основной возделываемой культурой и заняли все континенты, кроме Антарктиды. Они возделываются на всем пространстве от Северного полярного круга (в Скандинавии) до Огненной Земли и поднялись в горы до высоты 4 тыс. метров над уровнем моря (в Гималаях). Только тропическая зона разрывает сплошной ареал пшениц на две части, приурочивая его к умеренным климатическим поясам обоих полушарий. Преобладание мягкой пшеницы над остальными видами пшениц обусловлено ее экологической пластичностью – устойчивостью к низким и высоким температурам, избытку и недостатку влаги, разным болезням и вредителям. В настоящее время она разводится всюду, где только этому не препятствуют климат и почва, и является одной из основных продовольственных культур примерно для одной трети населения Земли. Ежедневно где-нибудь на нашей планете убирают ее урожай (табл. 1).

С возделыванием зерновых, в том числе и пшеницы, связано появление плужного земледелия, отделившего его от менее продуктивного палочно-мотыжного земледелия, сохранившего свое значение в овощеводстве и садоводстве. Палочно-мотыжное земледелие связано с тропическим поясом, плужное – с субтропическим и умеренным поясами. Плужное земледелие значительно преобразило сельское хозяйство и

Таблица 1

Календарь сбора урожая пшеницы (по: Купцов, 1975, с изменениями)

Месяц	Страна
Январь	Эфиопия, юг Индии, северная половина Новой Зеландии, юг Аргентины
Февраль	Средняя полоса Индии, южная половина Новой Зеландии
Март	Пакистан, северная Индия, «самый» юг Китая
Апрель	Египет, южная часть Китая
Май	Юг США, Сирия, Израиль, Южный Иран, средняя полоса Китая
Июнь	Средняя полоса США, южная Европа, Турция, Средняя Азия, северный Китай, юг Японии
Июль	Север США, юг Канады, Средняя Европа, северная Япония, северо-восточный Китай
Август	Север Канады, Северная Европа, Южный Казахстан, Россия, Украина
Сентябрь	Тропические страны, Северный Казахстан, Сибирь
Октябрь	Северные области Южной Африки
Ноябрь	Север Аргентины, Южная Африка, основная часть Австралии
Декабрь	Средняя полоса Аргентины, крайний юг Африки, юг Австралии

явилось его высшим достижением. Несомненно, что прямым результатом его применения было значительное увеличение поголовья крупного рогатого скота.

Е.В. Вульф (1932) разделил культурные растения на три группы: 1) не имеющие никаких аналогов в диком состоянии; 2) имеющие такие аналоги, но сильно изменившиеся в культуре; 3) мало изменившиеся в культуре и дичающие в неблагоприятных условиях. Первые две группы автор назвал «подлинно культурные» виды, третью – «культивируемые» виды. Со времен А. Декандоля (1885) для изучения происхождения культурных растений используются четыре основных метода: а) ботанический; б) археолого-палеонтологический; в) исторический и г) лингвистический. Позже добавился этнографический метод (см. Семенов, 1974; Малинова, Малина, 1988 и др.). И только в последнее время интенсивно стали разрабатываться молекулярно-биологические подходы (см. обзоры Doebley *et al.*, 2006; Гончаров и др., 2007а) и исследователи как никогда близки к разгадке тайн происхождения и доместикации основных хозяйственно важных растений.

В отличие от дикорастущих у возделываемых видов эволюция является адаптивной. Однако не ясно, было ли одомашнивание вторых адаптивным? В этом случае особый интерес исследователей вызывают два блока вопросов: а) направление вектора доместикации наиболее рано включенных в культивирование видов пшениц; б) последовательность и порядок происхождения (появления) их гексаплоидных видов.

Где впервые было начато возделывание растений на Земле и где «родина» пшениц?

Местами введения в культуру возделываемых растений исследователи традиционно считают районы произрастания их диких сородичей (Декандоль, 1885), поэтому поиск предковых форм возделываемых растений исследователи ведут в этих районах (Feuillet *et al.*, 2007).

Среди дикой степной растительности много злаков, зерна которых пригодны в пищу (Берлянд, 1964). Хотя многие из них имеют горьковатый вкус, из них можно варить кашу и даже получать муку, пригодную для изготовления лепешек. Эти зерна по своим размерам значительно мельче, чем зерна диких видов пшениц и ячменя и, вероятно, поэтому последние, согласно

археологическим данным, были доместикарованы одними из первых (Nesbitt, Samuel, 1996). Вероятно, собирательство, а затем и земледелие в юго-западной Азии могли возникнуть только в тех районах, где в достаточном количестве росли в диком состоянии злаки с довольно крупным пригодным в пищу зерном. Со времен древнегреческих эпосов родиной диких и культурных видов пшениц традиционно считают Переднюю Азию. Причем древние культуры (цивилизации) Востока, ориентированные на возделывание хлебных злаков, заняли доминирующее положение в истории человечества (История..., 1983; Мелларт, 1982). Н.И. Вавилов (1926) связывал центры происхождения пшениц с наличием/отсутствием их морфологического (позже физиологического и биохимического) внутривидового разнообразия. Однако в некоторых случаях, как с Североафриканским центром происхождения тетраплоидных пшениц, гипотеза оказалась неверна. Возможность введения в культуру пшениц была реализована в крайне ограниченном числе мест, большинство из которых приурочено к территории так называемого «Плодородного полумесяца» (Harlan, 1992; Nesbitt, Samuel, 1996; Nesbitt, 2002; Salamini *et al.*, 2002), расположенного на пространстве от Малой Азии до ирано-иракского пограничья (гор Загроса), и от Палестины до Турецкого Закавказья (рис. 5). В настоящее время имеются три основные гипотезы введения в культуру возделываемых растений – моноцентрическая, полицентрическая и диффузная. К сожалению, нет достаточного числа данных для того, чтобы отдать предпочтение какой-либо одной из них. Более того, вероятно, что в разных местах введение дикорастущих растений в культуру могло происходить по-разному. Выводы N. Mōgi *et al.* (2003), H. Ozkan *et al.* (2005), V.-C. Luo *et al.* (2007) о месте введения в культуру тетраплоидной ($2n = 4x = 28$) пшеницы *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. не совпадают. Хотя авторы двух последних работ и указывают на область Duiarbakir в Турции как на более вероятное место их доместикации (см. рис. 5). Рядом с этой областью обнаружены древнейшие поселения докерамической эпохи В: Cafer Höyük, Nevalı Çori и Çayönü, жители которых первыми на планете перешли от собирательства к земледелию (Nesbitt, 2002). Кроме того, здесь был



Рис. 5. Карта Передней Азии (по: Salamini *et al.*, 2002, с изменениями и добавлениями по: Nesbitt, 2002).

Пунктиром выделены границы Плодородного полумесяца; ● – места обнаружения только диких пшениц и ячменя; ■ – места обнаружения одновременно диких и доместичированных пшениц и ячменя; ◇ – места обнаружения только возделываемых пшениц и ячменя. 1 – Армения, 2 – Азербайджан, 3 – Грузия, 4 – Россия, 5 – Каспийское море, 6 – Каракадагские горы.

расположен важный обрядовый центр Göbekli (Neef, 2003). Однако поселения докерамической эпохи В с остатками полбы были выявлены и значительно южнее – в Tell Aswad около Дамаска (van Zeist, Bakker-Heeres, 1975) и в Jericho (Hopf, 1983) (см. рис. 5). Одновременность дат обнаружения доместичированной полбы на юго-востоке Турции и в Ливане означает либо очень быстрое распространение этой культуры с севера на юг вместе с быстрым распространением земледелия по всей территории «Плодородного полумесяца», либо ее независимую одновременную доместикацию в нескольких местах. Оба сценария доместикации возможны. Хотя оценка величины генетических дистанций между популяциями диких и доместичированных тетраплоидных пшениц (Mogi *et al.*, 2003; Ozkan *et al.*, 2005; Luo *et al.*, 2007 и др.) и обнаружение в раскопках вместе с полбой в археологическом слое поселения Jericho, датированном эпохой докерамического неолита В (Hopf, 1983), остатков культурной однозернянки, которая очень вероятно была доместичирована в юго-восточной Турции (Heun *et al.*, 1997), кажется, более согласуются с первой из выше изложенных гипотез. Не очень интенсивное

земледелие в течение последних столетий в горах, предгорьях и пустынях Передней Азии, где обнаружен центр биоразнообразия диких пшениц, а, возможно, и происхождения их доместичированных видов, способствовало сохранению естественных ареалов дикорастущих сородичей пшениц (Willcox, 2005). И хотя неизвестно, как последние выглядели 10 тыс. лет назад, их изучение поможет будущей реконструкции процессов доместикации, так как эволюция видов интересующего нас рода *Triticum* шла внутри первичного пула генов. В то же время в других местах Ойкумены не сохранилось значительных зарослей диких ди- и тетраплоидных пшениц.

Темпы доместикации пшениц. Имея три уровня ploидности (ди-, тетра- и гексаploидный (рис. 6)), пшеницы обладают значительным разнообразием и огромным «потенциалом изменчивости». Из каждого уровня ploидности пшениц человек разумный (*Homo sapiens*) ввел в возделывание по одному или несколько видов, найдя для них подходящие экологические ниши и «пищевую специализацию». Из гексаploидной мягкой пшеницы ($2n = 42$) пекут хлеб, из тетраploидной твердой ($2n = 28$) делают



Рис. 6. Колосья ди- (а), тетра- (б) и гексаплоидных (в) возделываемых видов пшениц.

макароны и манную крупу, гексаплоидную ($2n = 42$) и тетраплоидную полбы ($2n = 28$) и диплоидную однозернянку ($2n = 14$) используют как крупяные культуры. Наиболее ранняя единичная находка следов сбора древним человеком зерновых злаков датируется приблизительно в интервале от 23 (Weiss *et al.*, 2004) до 19 тыс. лет назад (Nesbitt, 2002). Устойчиво же появление остатков зерновых культур в археологических слоях датируется на 10 тыс. лет позднее первой находки (см. сводку Nesbitt, Samuel, 1996), поэтому она рассматривается только как артефакт. Самые ранние доместичированные формы пшеницы-однозернянки с неломкими колосьями были обнаружены в археологических слоях, датированных 9250 лет назад. Оценки возможной продолжительности культивирования диких пшениц до этой даты варьируют от менее чем 200 лет до нескольких сотен лет. Для того чтобы оценить скорость доместикации диплоидных пшениц, К. Tanno, G. Willcox (2006) проанализировали 9844 обуглившихся колоска из четырех археологических слоев (раскопов) из северной Сирии и юго-восточной Турции, датированных в интервале от 10200 до 6500 лет назад (рис. 7). Большинство включенных в анализ фрагментов колосьев пшеницы было повреждено либо огнем, либо в процессе обмолачивания, но 804 хорошо сохранившихся фрагмента были опознаваемы. Колоски доместичированных пшениц-однозернянок не были выявлены в самом древнем из изученных слоев,

в двух других их процент увеличивается. Только в четвертом, наиболее позднем из изученных слоев, число фрагментов колосьев доместичированной однозернянки резко возросло, причем значительно увеличивалось количество концевых колосков колоса. Последнее наблюдение очень важно для интерпретации полученных результатов: у диких пшениц концевые колоски опадают первыми, так как колос распадается сверху вниз, поэтому с уменьшением ломкоколосости у пшениц на стоянках должна возрастать частота находок концевых колосков колоса. Данные К. Tanno, G. Willcox (2006), касающиеся продолжительности отбора на неломкоколосость пшеницы-однозернянки, требуют дополнительных доказательств, но вместе с результатами W. van Zeist, J.A.H. Bakker-Heeres (1975) по изучению характера ломкоколосости колосьев ячменя (число доместичированных форм которого в раскопках возрастает от 30 % из Aswad до 60 % в Ramad) (см. рис. 7) они подтверждают гипотезу постепенной доместикации этих культур. На основании результатов рассмат-

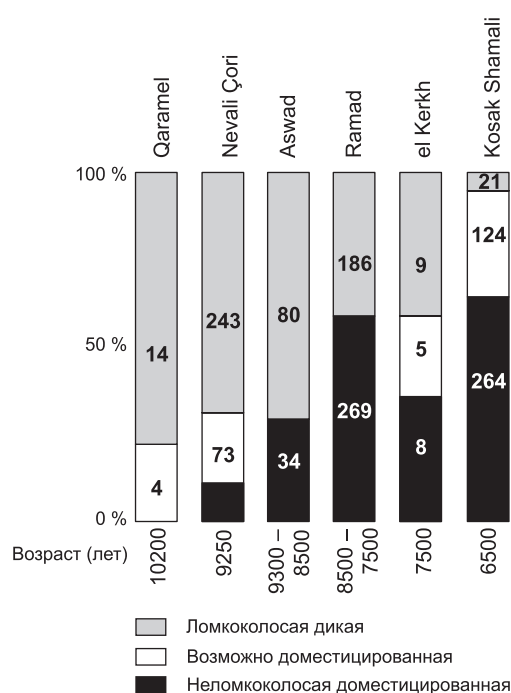


Рис. 7. Изменение частот фрагментов колосьев диплоидной пшеницы-однозернянки и ячменя в разных археологических слоях (по: Tanno, Willcox, 2006).

Столбцы 3 (Aswad) и 4 (Ramad) – частоты фрагментов колосьев ячменя даны по: van Zeist, Bakker-Heeres, 1975.

риваемой работы был сделан также вывод о том, что дикие ячмень и пшеница культивировались более тысячелетия, прежде чем появились их первые domestiцированные разновидности. Кроме того, исследование продемонстрировало, что для отбора на уменьшение ломкоколосости и становление нерассыпающегося колоса ячменя у древних земледельцев могло уйти более 1 тыс. лет. Отбор на крупнозерность происходил еще медленнее: размеры ископаемых зерен пшеницы и ячменя оставались практически неизменными в изученных слоях в течение трех тысячелетий (с 9500 до 6500 лет назад) (Tanno, Willcox, 2006), т. е. до перехода от богарного земледелия к поливному (История..., 1983) и, вероятно, прекращению селекции на большую скороспелость, необходимую при возделывании этих культур на богаре. Возможно, что в данном случае его вообще не вели. В то же время D.Q. Fuller (2007) считает, что отбор на крупнозерность предшествовал таковому на неломкость колоса.

Г.И. Танфильев (1923) показал зависимость многих вариаций строения культурных растений от тех же факторов, которые влияют и на дикорастущие виды, определяя распространение их по поверхности Земли, т. е. от характера почв, влагообеспечения, геоморфологических условий произрастания, природной зональности и климата. Н.И. Вавилов (1926) установил, что в Средиземноморской области имеется тенденция к преимущественному образованию крупносемянных, а Афганистан и Туркестан характеризуются наличием мелкосемянных форм возделываемых пшениц. Точно такая же тенденция для пшениц была отмечена В.Е. Писаревым при экспедиционном обследовании Монголии: южные китайские сорта были крупноплодными, в то время как северные скороспелки были мелкоплодными (Веселовский, Кошелев, 1994).

Происхождение полиплоидных видов пшениц – почти детективная история, не все страницы которой прочитаны к настоящему времени. Вопрос происхождения пшениц особенно важен при реконструкции (получении «заново») их полиплоидных видов. Неоднократно предпринимались попытки получения «улучшенных» полиплоидных видов пшениц с еще более необходимыми для удовлетворения потребностей современного земледельца параметрами, так

как при «создании» мягкой пшеницы «природа использовала генетический потенциал родов *Triticum* L. и *Aegilops* L., не заботясь о подборе качественных исходных форм» (Мигушова, 1975, С. 3). Вообще-то, природа «создала» только четыре вида диких пшениц двух уровней ploидности (ди- и тетраploидного) – по два вида однозернянок и полб соответственно. Неизвестно, как выглядела первая приглянувшаяся древнему земледельцу пшеница, которую он впервые ввел в культуру, так как уже в самых ранних археологических слоях одновременно встречаются domestiцированные пшеницы двух уровней ploидности – одно- и двузернянки, и ни разу не были обнаружены пшеницы с промежуточным («полукультурным») типом. Более того, среди древних ископаемых возделываемых пшениц не выявлено никаких признаков, которые можно было бы признать за признаки дикорастущих форм (Фляксбергер, 1929). Интересно заметить, что однозернянка *T. monocossum* L. была основной возделываемой культурой в Шумере, тогда как тетраploидная пшеница *T. dicossum* – в Древнем Египте (Nesbitt, Samuel, 1996).

О происхождении возделываемых пшениц в течение последних полутора веков были предложены различные теории. А. Декандоль (1885) рассматривал вопрос о происхождении каждого из таких видов пшениц отдельно, не имея информации для решения вопроса о происхождении возделываемых видов рода в целом. В общих чертах происхождение пшениц напоминает игру «Лего», когда сбор конструкции идет из уже готовых блоков. В нашем случае – в объединении двух и даже трех геномов дикорастущих видов растений, а именно диплоидной пшеницы и двух диплоидных видов эгилопсов, в один или несколько возделываемых видов, т. е. в получение из двух–трех «малопригодных» для пропитания человека диких видов нескольких суперпродуктивных видов пшениц. Достижения первобытного селекционера, приведшего титаническую работу по domestiкации диких растений, являются уникальными (Gepts, 2002). Не только пшеницы, но и почти все возделываемые продовольственные культуры представляют собой результат деятельности человека каменного века и только несколько тысячелетий спустя при конструировании нужных ему генотипов растений человек пе-

решел к целенаправленному использованию отдельных генов и/или их комплексов, причем только для «исправления» каких-либо единичных недостатков у ранее введенных в культуру видов. Поскольку и доместикация, и селекция были осуществлены древним земледельцем до оставления человеком письменных памятников, очень сложно реконструировать основные пути и направления селекции и определиться с признаками, по которым он первоначально вел отбор. Однако мы можем попытаться реконструировать этот процесс исходя из фенотипа начального (дикие виды) и фенотипа конечного (современные сорта).

Робкие попытки комплексного рассмотрения происхождения пшениц разбивались об отсутствие репрезентативной коллекции ее видов. С одной стороны, коллекция пшениц ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург), не только скрупулезно собранная, но и основательно и тщательно изученная в течение последних ста лет (Регель, 1915; Фляксбергер, 1935; Пшеница, 1979 и др.), дает в руки исследователей уникальную возможность разобраться в филогении рода *Triticum*. С другой стороны, современные сравнительно-генетические (Гончаров, 2002) и молекулярно-биологические методы исследований (Kosina, 1999) позволяют установить реальные филогенетические взаимоотношения внутри рода *Triticum* (Гончаров и др., 2007б; Golovnina et al., 2007; Kilian et al., 2007а, б; Goncharov et al., 2008), а также корректно оценить время возникновения (начала обособления) его видов (Gill et al., 2004). Отсутствие общепризнанной схемы происхождения пшениц (Пшеница, 1979; Мак Кей, 1989 и др.) затрудняет точное филогенетическое установление не только предков отдельных групп (секций) рода *Triticum*, но и всего рода в целом. В настоящее время очевидно, что гексаплоидные виды рода являются самыми эволюционно молодыми и что первичный гексаплоид получен присоединением генома D диплоидного дикорастущего злака эгиплопса *Ae. squarrosa* L. (точнее – его подвида ssp. *stragulata* Eig) к тетраплоидной пшенице, имеющей геномом BBA^uA^u (Percival, 1921) и, вероятно, уже возделываемой человеком несколько тысячелетий. «Дикие» гексаплоидные виды пшениц в природе не обнаружены, равно

как и дикие голозерные (с легким обмолотом) тетраплоидные виды (Feldman, 2001). Это позволяет сделать заключение о том, что возделываемые тетра- и гексаплоидные виды пшениц если и не являются в чистом виде производением рук человеческих, то по крайней мере являются результатом удачного обнаружения и отбора древним земледельцем случайно появившихся в природе «отклонений».

На рис. 8 представлена вероятная схема происхождения основного культивируемого в роде *Triticum* аллогексаполиплоида (мягкой пшеницы), возникшего путем естественной гибридизации трех диплоидных видов, относящихся к родам *Triticum* и *Aegilops*, с последующей амфилоидизацией межродовых гибридов. Полагают, что дикая полба *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. является древнейшим естественным, т. е. встречающимся в дикой природе, тетраплоидным видом, в процессе доместикации из которого человеком были выделены другие тетраплоидные виды пшениц, отличающиеся друг от друга не только морфологически. Один из таких тетраплоидных видов, культурная двузернянка–полба *T. dicoccum*, за 7 тыс. лет до н. э. выращивалась на полях в Старом Свете уже на значительных площадях.

Вероятно, дикая однозернянка *T. urartu* Thun. ex Gandil. послужила донором генома A как для пшениц секций *Dicoccoides* Flaksb. и *Triticum*, так и для секции *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. (Kilian et al., 2007а). Хотя данная гипотеза и требует дополнительных доказательств. При этом первичный амфилоид⁵ секций *Dicoccoides* и *Triticum* возник значительно раньше, чем первичный амфилоид секции *Timopheevii*. Древний земледелец успешно обнаружил и тот, и другой амфилоиды в природных условиях и/или в своих посевах и смог приспособить для наиболее полного и наилучшего удовлетворения своих потребностей. Возделываемые виды секции *Timopheevii* имеют очень ограниченные, практически неперекрывающиеся с видами секции *Dicoccoides*, ареалы. Причем ареалы возделываемых видов секции *Timopheevii* – *T. timopheevii* Zhuk. (геном $GGAA$) и *T. zhukovskyi* Men. et Eridz. (геном $GGAAAA$) ограничены пределами только Западной Грузии. В

⁵ Амфилоид – межвидовой гибрид, полученный в результате объединения геномов обоих родительских видов.

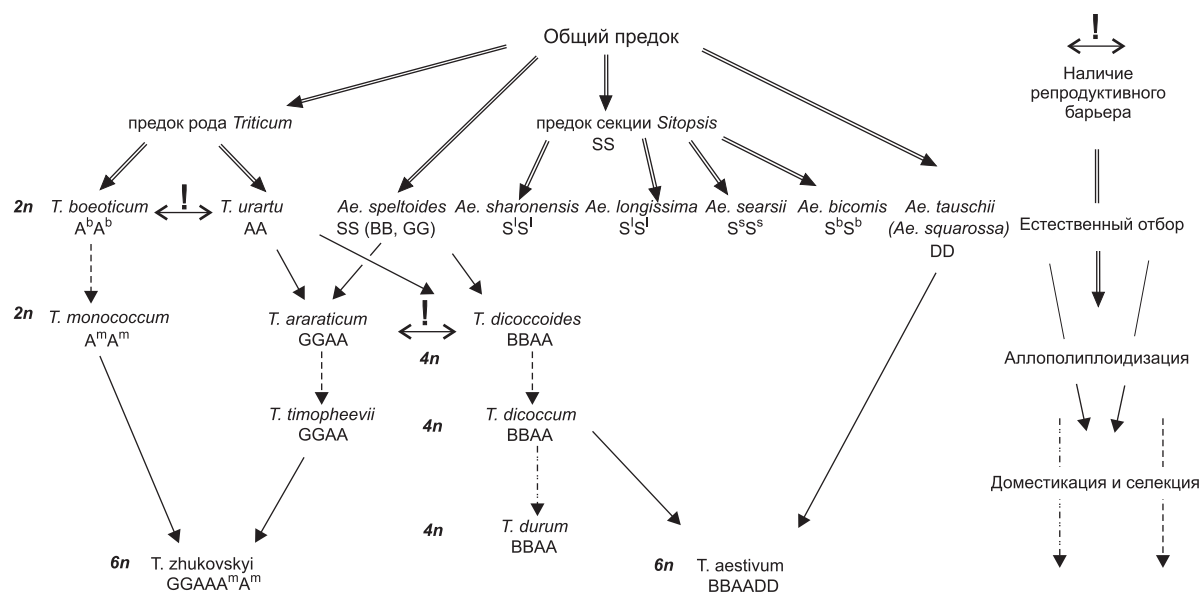


Рис. 8. Вероятная схема происхождения пшениц (по: Goncharov *et al.*, 2008).

то время как гексаплоид из секции *Triticum* – мягкая пшеница (геном *BBAADD*) – в настоящее время является космополитом.

Дикие пшеницы в Европе не встречаются, и происхождение ее возделываемых видов связывают с азиатским регионом. Исключение составляет происхождение европейского подвида *T. spelta* L., вероятно, произошедшего в результате скрещивания пленчатой тетраплоидной пшеницы *T. dicoccum* с гексаплоидным голозерным видом *T. aestivum* L.

Распространение возделываемых видов пшениц. Археологические (Zohary, Hopf, 1988) (рис. 9), а в последнее время и молекулярно-биологические данные (Luo *et al.*, 2007; Kilian *et al.*, 2007a; Ozkan *et al.*, 2005 и др.) (рис. 10) позволяют сделать некоторые заключения о распространении возделываемых видов пшениц.

V.-C. Luo *et al.* (2007) по результатам молекулярно-биологического анализа разделили образцы *T. dicoccum* на две популяции – северную (с субпопуляциями 6 и 7) и южную (с субпопуляциями 4 и 5) (см. рис. 10). В субпопуляцию 6 вошли образцы из Греции, Балкан (Сербии, Боснии, Хорватии) и Ярославля (другие районы РФ не были представлены среди изученных образцов), в субпопуляцию 7 – образцы из северо-востока Турции, Ирана и бывшего советского Закавказья. В субпопуляцию 5 вошли

образцы из Ливана и Средиземноморья и по два образца из юго-восточной Турции и Армении; в субпопуляцию 4 – образцы из Эфиопии, Омана, южной Индии и Ливана и ряд образцов из других регионов. Образцы субпопуляции 4 были близки таковым субпопуляции 5 культурной *T. dicoccum* и субпопуляции 1 дикой полбы *T. dicoccoides* и, вероятно, произошли на юго-востоке Средиземноморья.

Изучение филогенетических взаимоотношений в роде *Triticum* с помощью молекулярно-биологических методов. В настоящее время молекулярно-биологические методы позволяют установить реальные филогенетические взаимоотношения видов, т. е. значительно уменьшить субъективную составляющую оценки процесса эволюции. На рис. 11 приведено филогенетическое древо, построенное с использованием хлоропластного гена *matK*. Было изучено родство пшениц и эгилопсов независимо от их уровня плоидности и установлено родство видов по материнской линии. Полученные результаты подтвердили наличие тесного родства между диплоидными пшеницами рода *Triticum*, указав на их отличие от диплоидных видов рода *Aegilops*, а также позволили подтвердить гипотезу о том, что донором хлоропластного генома для всех изученных полиплоидных видов пшениц, принадлежащих к разным секциям рода,



Рис. 9. Вероятный «путь» распространения культурной тетраплоидной пшеницы *T. dicoccum* из Ливана в Европу по археологическим данным (из: Zohary, Hopf, 1988).

● – наиболее ранние места обнаружения остатков частей растений.

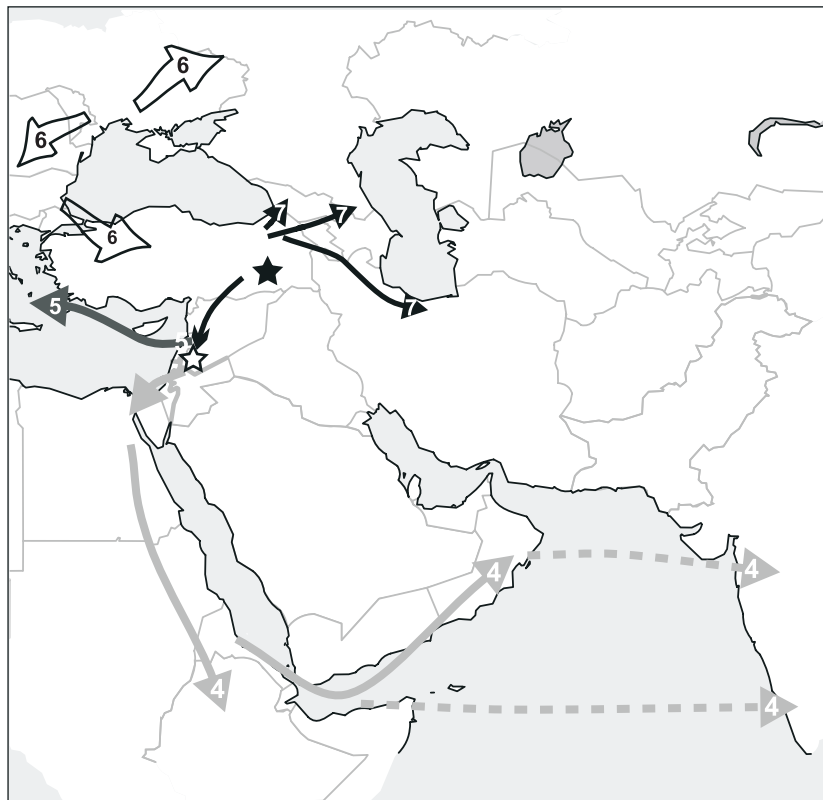


Рис. 10. Происхождение и распространение культурной полбы *T. dicoccum* по молекулярно-биологическим данным (из: Luo *et al.*, 2007).

Предполагаемые пути распространения *T. dicoccum* указаны стрелками. Два равновероятных направления попадания полбы в Индию показаны прерывистыми стрелками. Нумерация субпопуляций приведена выше в тексте. Залитая звезда – первичное место происхождения (введения в культуру); полая звезда – вторичное или независимое от первого места происхождения из *T. dicoccoides*.

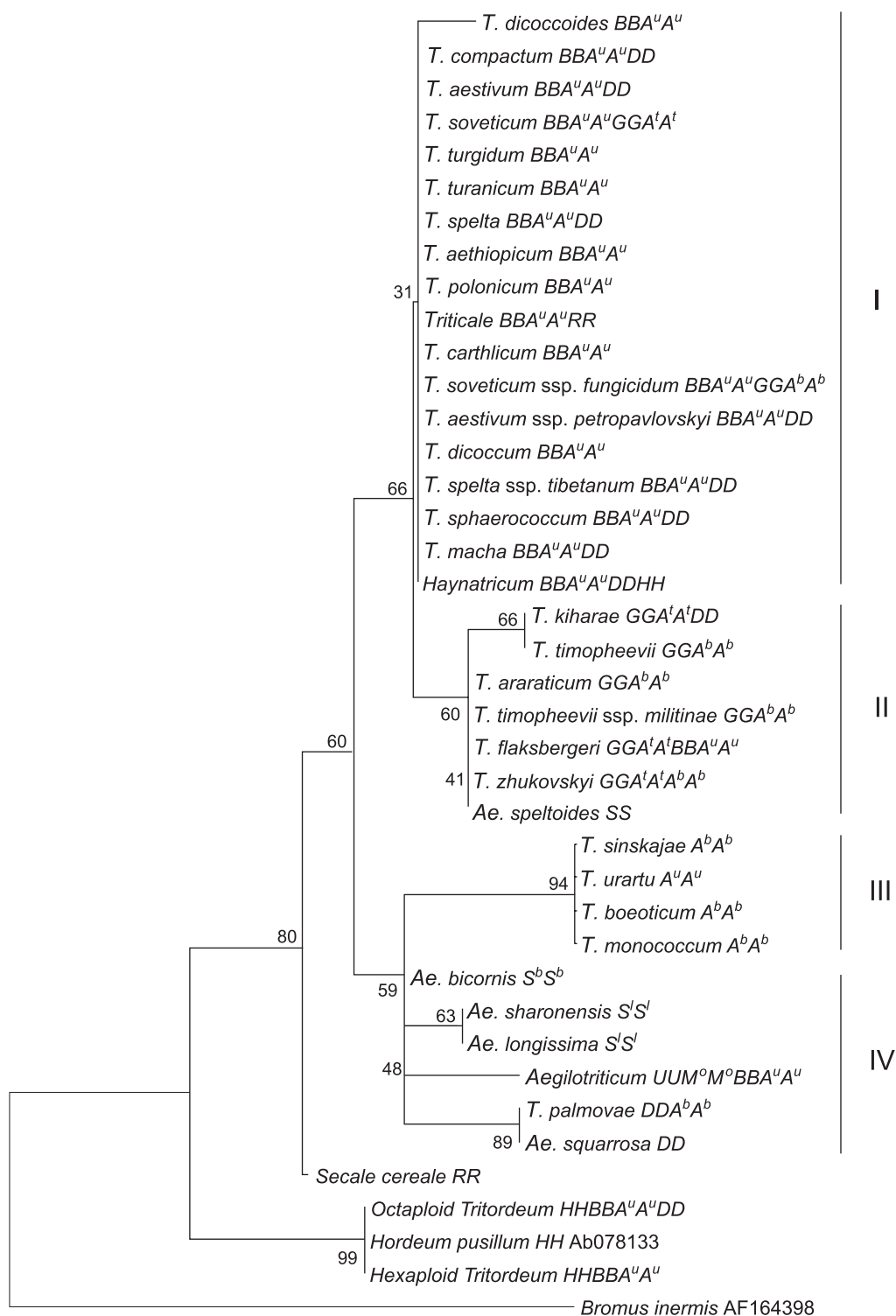


Рис. 11. Филогенетическое древо пшениц, видов из секций *Sitopsis* и *Vertebrata* рода *Aegilops* и ряда искусственных амфиплоидов, построенное методом соединения ближайших соседей на основе сравнения последовательностей хлоропластного гена *matK* (из: Golovnina *et al.*, 2007).

Справа от названий видов приведены формулы их геномов, согласно Н.П. Гончарову (2002), в правой части приведены номера кластеров (I–IV). В узлах дерева указаны бутстреп-коэффициенты.

является *Aegilops speltoides* Tausch (Golovnina *et al.*, 2007), в то время как все остальные виды секции *Sitopsis* рода *Aegilops* однозначно не участвовали в происхождении полиплоидных видов пшениц. Цитоплазма *Ae. speltoides*, имеющая, вероятно, две «модификации», отличается от таковой как диплоидных пшениц, так и всех других видов секции *Sitopsis*. Кроме того, было показано, что ядерный геном вида *Ae. speltoides* наиболее близок не только к G, но и к B геному тетра- и гексаплоидных пшениц (Golovnina *et al.*, 2007).

Заметим, что в отличие от классификаций естественных видов классификации возделываемых видов растений, как правило, достаточно «искусственны» и носят сильно выраженный утилитарный характер, так как призваны учитывать, прежде всего, запросы практики. И хотя еще в 1930-е гг. К.А. Фляксбергер писал, что «следовало бы отбросить совершенно классификацию Кёрнера...», однако систематически пшеницы еще не настолько разработаны, чтобы можно было полностью перейти на естественную систему» (Фляксбергер, 1935, С. 20), до сих пор ситуация кардинально не изменилась. Кроме того, филогения рода *Triticum* неоднозначна. В его составе имеется большое число полиплоидов, чье выделение в отдельные независимые виды часто является спорным. Полученная с использованием молекулярно-генетических методов оценка филогенетического родства пшениц позволила сделать ряд заключений (Golovnina *et al.*, 2007; Goncharov *et al.*, 2008). Во-первых, нами не было выявлено наличия резкой границы между выделяемыми В.Ф. Дорофеевым с соавторами (Пшеница, 1979) под родами *Triticum* и *Boeoticum* Migusch. et Dorof. Во-вторых, показано, что хлоропластный геном диплоидных пшениц более близок к таковым видов рода *Aegilops*, чем к геномам полиплоидных пшениц. Полученные результаты являются дополнительным подтверждением правильности отказа от деления рода *Triticum* на два подрода и обоснованности выделения диплоидных видов в отдельную секцию (табл. 2). Интересно, что и в этом случае филогения рода была построена на основе оценки и соподчинения только ряда таксономически значимых (Goncharov *et al.*, 2008), а не всей совокупности доступных для филогенетического анализа признаков.

Кроме того, совместно с выделением «видообразующих» (таксономически значимых) генов, позволяющих оценить корректность выделения видов, выполненное исследование дает возможность существенно уточнить филогенетические взаимоотношения в роде *Triticum*. Такие гены не позволяют получать в потомстве «помеси», т. е. каждое отдельно взятое растение характеризуется одновременно по ряду коррелирующих между собой признаков, и можно с легкостью по таким таксономически значимым признакам определить его видовую принадлежность, будь оно из экспериментального посева или из археологических раскопок.

«Ключевые» гены, контролирующие вовлеченные в доместикацию пшениц признаки. Ко 2 тыс. до н. э. земледельческие народы завершили доместикацию всех основных злаковых культур – пшеницы, ячменя, риса и кукурузы. Сценарий доместикации пшениц представляется довольно простым: на ее первых этапах человек не создавал новых форм, а отбирал предоставленные природой полезные ему варианты, так как на ее ранних стадиях сам еще не был способен целенаправленно создавать исходный материал для последующей селекции культивируемых им растений (Гончаров и др., 2007а). Ответ на вопрос, «какие характерные признаки имели доместичированные виды пшениц?» – очевиден (табл. 3). Эти признаки были одними из решающих при доместикации большинства злаков, в том числе и пшениц. Очевидно, что многие различия, характерные для культурных видов, появились в результате интенсивной селекции, следовательно, ключевые генетические изменения, связанные с характером контроля этих признаков, могут быть легко обнаружены. Представляет несомненный интерес изучение характера их генетического контроля. Принимая во внимание накопленные современной наукой факты, трудно представить, что хотя бы один из хозяйственно важных признаков возделываемых видов пшениц мог контролироваться одним геном. Несомненно, что на реализацию таких признаков и/или их выраженности работает значительная часть генома всего растения. Кроме того, появление форм растений с мутациями в нескольких генах одновременно – событие крайне маловероятное, поэтому для древнего земледельца, имевшего дело с незначительными

Таблица 2

Система рода *Triticum* (по: Goncharov, 2005)

Секция	Группа видов	Вид*	2n	Геном (гаплоидный)
<i>Monococcon</i> Dum.	Однозернянки	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil	14	A^u
		<i>T. boeoticum</i> Boiss.	14	A^b
		<i>T. monococcum</i> L.	14	A^b
		<i>T. sinskajae</i> A.Filat. et Kurk.	14	A^b
<i>Dicoccoides</i> Flaksb.	Полбы	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	28	BA^u
		<i>T. dicoccum</i> (Schrank) Schuebl.	28	BA^u
		<i>T. karamyshevii</i> Nevski	28	BA^u
		<i>T. ispahanicum</i> Heslot	28	BA^u
	Голозерные тетраплоиды	<i>T. turgidum</i> L.	28	BA^u
		<i>T. durum</i> Desf.	28	BA^u
		<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	BA^u
		<i>T. polonicum</i> L.	28	BA^u
		<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	28	BA^u
		<i>T. carthlicum</i> Nevski	28	BA^u
<i>Triticum</i>	Спельты	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	42	$BA^u D$
		<i>T. spelta</i> L. ssp. <i>tibetianum</i> (Shao) N. Gontsch. ssp. <i>yunnanense</i> (King ex Yen et J.L. Yang) N. Gontsch.	42	$BA^u D$
		<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	42	$BA^u D$
		<i>T. compactum</i> Host	42	$BA^u D$
	Голозерные гексаплоиды	<i>T. aestivum</i> L. ssp. <i>indo-europeum</i> Vav. ssp. <i>irano-asiaticum</i> Flaksb. ssp. <i>petropavlovskiyi</i> (Udacz. et Migusch.) N.Gontsch.	42	$BA^u D$
		<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.	42	$BA^u D$
		<i>T. dimococcum</i> Schieman et Staudt	42	$BA^u Ab$
		<i>T. araraticum</i> Jakubz.	28	GA^b
<i>Timopheevii</i> A.Filat. et Dorof.	Полбы	<i>T. timopheevii</i> Zhuk. ssp. <i>militinae</i> (Zhuk. et Migusch.) N. Gontsch.	28	GA^b
			28	GA^t
	Спельты	<i>T. zhukovskyi</i> ** Menabde et Erizjan	42	$GA^t A^b$
<i>Compositum</i> N.Gontsch.	Аегилотрициум	<i>T. erebuni</i> Gandil. (syn. <i>T. palmovae</i> G. Ivanov)***	28	$DA^u (DA^b)$
	Спельты	<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	$GA^b D$
		<i>T. soveticum</i> Zhebrak	56	$BA^b GA^t$
		ssp. <i>japonicum</i> N.Gontsch.	56	$GA^t BA^b$
		ssp. <i>fungicidum</i> (Zhuk.) N.Gontsch.	56	$BA^b GA^t$
	<i>T. borisii</i> Zhebrak	70	$BA^b DGA^t$	
Голозерный октоплоид	<i>T. flaksbergeri</i> Navr.	56	$GA^t BA^b$	

* Подвиды указаны только для случаев, рассмотренных с применением сравнительно-генетического анализа автором данной работы. Наличие других подвидов см. в работе В.Ф. Дорофеева с сотр. (Пшеница, 1979). ** До обнаружения в природе и описания естественного вида *T. zhukovskyi* (Менабде, Ерицян, 1960) были экспериментально получены два вида-синтетика *T. timococcum* Kostov (Костов, 1936) и *T. edvardii* Zhebrak (Жебрэк, 1939) с такой же геномной формулой. *** Диагнозы видов были опубликованы в одном выпуске «Бюллетеня ВИР» (Гандилян, 1984; Иванов, 1984), поэтому для установления приоритета требуются дополнительные архивные изыскания.

Таблица 3

Важнейшие признаки «доместикации», контролируемые олигогенно у пшениц

Признак, гены	Культура	Источник
Компактность колоса, <i>C</i>	Пшеница карликовая	Nilsson-Ehle, 1911
Округлозерность, <i>s</i>	Пшеница округлозерная	Sears, 1947
Голозерность, <i>Q*</i>	Пшеницы голозерные	Faris, Gill, 2002
Ломкоколосость, <i>q*</i>	Пшеницы пленчатые	Kajanus, 1923
Твердозерность, <i>Ha</i>	Пшеница мягкая	Symes, 1965
Нечувствительность к фотопериоду, <i>Ppd1-Ppd3</i>	Полиплоидные пшеницы	Гончаров, 1987
Яровость – озимость, <i>Vrn1-Vrn4</i>	Пшеницы	Pugsley, 1971, 1972

* Дано современное обозначение символов генов.

объемами культивируемого материала, шансы получить такую форму были ничтожны. В то же время известно, что основные признаки, по которым шла доместикация растений, контролируются олигогенно (Ladizinsky, 1985; Fray, Doğanlar, 2003). Молекулярно-генетические исследования показали, что регуляторы транскрипции действуют как переключатели между дискретными программами индивидуального развития организмов (Wang *et al.*, 1999; Yan *et al.*, 2003; Simons *et al.*, 2006) и являются главной причиной морфологических изменений у растений в ходе их эволюции (Theissen *et al.*, 2000; Kellogg, 2004). Это подтверждает точку зрения, согласно которой морфологические изменения у доместичированных видов растений возникают в результате изменений регуляторных генов или в их кодирующих районах. Реже происходят значительные геномные реорганизации (Chantret *et al.*, 2005). Таким образом, для разрешения старой проблемы «внезапного» появления специфических признаков при доместикации растений исследователи имеют реальную возможность использовать новые экспериментальные подходы. В последнее время они заняты поиском генов, контролирующих признаки, «включенные» в неолитическую революцию (Doebley *et al.*, 2006).

Некоторые авторы считают, что при доместикации в процесс отбора был одновременно включен целый комплекс хозяйственно важных признаков (Evans, 1993). Среди них: неломкость колоса, крупнозерность, высокое отношение крахмала к отрубям и ряд других физиологических изменений, ведущих к увеличению уро-

жайности с единицы площади и продуктивности растений. Чуть позже к вышеперечисленным признакам добавились хлебопекарные качества и снижение чувствительности к длине дня (фотопериоду). Однако такая селекция – это уже использование разных стратегий отбора и предмет другого исследования.

Благодарности

Работа частично финансировалась по программам президиума РАН № 25 подпрограммы II «Проблемы эволюции биосферы» и № 11.9 «Биоразнообразие и динамика генофондов». Автор считает приятным долгом поблагодарить к.б.н. А.Г. Блинова, Е.Я. Кондратенко, С.А. Глушкова и К.А. Головнину за сотрудничество и чл.-корр. РАН А.Н. Колчанова за поддержку данной работы.

Литература

- Алексеев В.П. Человек. Эволюция и таксономия. Некоторые теоретические вопросы. М.: Наука, 1985. 286 с.
- Берлянд С.С. Очерки о земледелии и земледельцах. М.: Просвещение, 1964. 448 с.
- Боголюбовский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Сов. наука, 1959. 594 с.
- Бонье Г. Растительный мир. М.: Типо-литография т-ва И.Н. Кушнерев, 1909. 321 с.
- Вавилов Н.И. Закономерности в изменчивости растений // Селекция и семеноводство в СССР. Обзор результатов деятельности селекционных и семеноводственных организаций к 1923 году. М.: Новая деревня, 1924. С. 13–30.

- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926. Т. 16. № 2. 248 с.
- Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина: (доклад на Дарв. сессии АН СССР. 28 нояб. 1939 г.) // Сов. наука. 1940. № 2. С. 55–75.
- Веселовский И.А., Кошелев П.П. Писарев Виктор Евграфович // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 452–462.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. Л.: ВИР, 1932. 356 с. (Приложение 52-е к Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции).
- Гандилян П.А. Новый вид тетраплоидной пшеницы – *Triticum erebuni* Gandil. // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1984. Вып. 142. С. 77–78.
- Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической чувствительности у мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства, 1987. Вып. 174. С. 7–11.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. 251 с.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007а. Т. 68. № 2. С. 125–147.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Банникова С.В. и др. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной формы *T. monococcum* // Генетика. 2007б. Т. 43. № 11. С. 1491–1500.
- Декандоль А. Место происхождения возделываемых растений. СПб: Изд-во К. Риккера, 1885. 490 с.
- Жебрак А.Р. Получение амфидиплоидов твердой пшеницы и однозернянки // Докл. АН СССР. 1939. Т. 25. № 1. С. 54–56.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. (Систематика, география, экология, происхождение, использование). 2-е изд. М.: Колос, 1964. 791 с.
- Иванов Г.И. Новый амфиплоид пшеницы с геномами DDA^bA^b // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1984. Вып. 142. С. 78–79.
- История древнего Востока. Зарождение древнейших классовых обществ и первые очаги рабовладельческой цивилизации. Ч. 1. Месопотамия. М.: Наука, 1983. 534 с.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., Шумный В.К. Молекулярная эволюция генетических систем // Палеонтологический журнал. Т. 2003. № 6. С. 58–71.
- Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 240 с.
- Костов Д. Изучение полиплоидных растений. XI. Амфиплоид *T. timopheevii* Zhuk. × *T. monococcum* L. // Докл. АН СССР. 1936. Т. 1(10). № 1. С. 32–36.
- Купцов А.И. Введение в географию культурных растений. М.: Наука, 1975. 296 с.
- Мак Кей Дж. Род *Triticum* и его систематика // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 170–185.
- Малинова Р., Малина Я. Прыжок в прошлое: Эксперимент открывает тайны прошлого. М.: Мысль, 1988. 271 с.
- Мелларт Дж. Древнейшие цивилизации Ближнего Востока. М.: Наука, 1982. 152 с.
- Менабде В., Ерицян А. К изучению грузинской пшеницы Зандури // Сообщ. АН Груз. ССР. 1960. Т. 25. № 6. С. 6.
- Мигушова Э.Ф. К вопросу о происхождении геномов пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1975. Т. 55. Вып. 3. С. 3–26.
- Пшеница // Культурная флора СССР / Ред. В.Ф. Дорофеев, О.Н. Коровина. Л.: Колос, 1979. Т. 1. 348 с.
- Регель Р.Э. Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие его существования (27 окт. 1894 – 27 окт. 1915) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8. № 4/5. С. 327–723. № 12. С. 1465–1637.
- Рябогина Н.Е. Очаги культивирования злаков в древности на территории Западной Сибири по палеонтологическим данным // Информ. вестник ВОГиС. 2006. Т. 10. № 3. С. 572–579.
- Семенов С.А. Происхождение земледелия. Л.: Наука, 1974. 318 с.
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры (На заре земледелия). Л.: Колос, 1969. 480 с.
- Танфильев Г.И. Очерк географии и истории главнейших культурных растений. Одесса: ГИЗ Украины. Одесское отд-ние, 1923. 192 с.
- Тимирязев К.А. Точно ли человечеству грозит близкая гибель? // К.А. Тимирязев. Избр. соч. В 4 т. Т. 2. Земледелие и физиология растений (Сб. общедоступных лекций). Глава 8. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. С. 281–317.
- Тойнби А.Дж. Исследование истории. Т. 1. СПб.: Изд-во СПб ун-та – изд-во Олега Абышко, 2006. 408 с.
- Трифонов В.Г., Караханян А.С. Геодинамика и история цивилизаций. М.: Наука, 2004. 668 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 553).
- Фляксбергер К.А. О вхождении пшеницы в культуру // Природа. 1929. № 11. С. 965–971.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы – род *Triticum* L. рг. р. // Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки – пшеница / Ред. Е.В. Вульф. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. С. 19–434.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

- Abbo Sh., Gopher A., Rubin B., Lev-Yadun S. On the origin of Near Eastern founder crops and the 'dump-heap hypothesis' // *Genet. Res. Crop Evol.* 2005. V. 52. P. 491–495.
- Ammerman A.J., Cavalli-Sforza L.L. *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe.* Princeton: Princeton Univ. Press, 1984.
- Anderson F. *Plants, Man, and Life.* L.: Melrose, 1954.
- Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution // *Nature Genet.* 2003. V. 33. P. 266–275.
- Chantret N., Salse J., Sabot T. *et al.* Molecular basis of evolutionary event that shared the Hardness locus in diploid and polyploidy wheat species (*Triticum* and *Aegilops*) // *Plant Cell.* 2005. V. 17. P. 1033–1045.
- Doebley J.F., Gaut B.S., Smith B.D. The molecular genetics of crop domestication // *Cell.* 2006. V. 127. P. 1309–1321.
- Evans L.T. *Crop Evolution, Adaptation, and Yield.* Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1993. 512 p.
- Faris J.D., Gill B.S. Genomic targeting and high-resolution mapping of the domestication gene *Q* in wheat // *Genome.* 2002. V. 45. P. 706–718.
- Feldman M. Origin of cultivated wheat // *The World Wheat Book: A History of Wheat Breeding* / Eds A.P. Bonjean, W.J. Angus. L.; P.; N.Y., 2001. P. 3–56.
- Feuillet C., Langridge P., Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side // *Trends in Genetics.* 2007. V. 24. № 1. P. 24–32.
- Frary A., Doğanlar S. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution // *Turk. J. Agric. For.* 2003. V. 27. P. 59–69.
- Fuller D.Q. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World // *Annals Bot.* 2007. V. 113. P. 903–924.
- Gepts P. A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering // *Crop Sci.* 2002. V. 42. P. 1780–1790.
- Gill B.S., Appels R., Botha-Oberholster A. *et al.* A workshop report on wheat genome sequencing: international genome research on wheat consortium // *Genetics.* 2004. V. 168. P. 1087–1096.
- Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G. *et al.* Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. // *Plant Syst. Evol.* 2007. V. 264. № 3/4. P. 195–216.
- Goncharov N.P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision // *Czech J. Genet and Plant Breed.* 2005. V. 41. Special issue. P. 52–54.
- Goncharov N.P., Golovnina K.A., Glushkov S.A. *et al.* Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind // *Biosphere origin and evolution* / Eds N. Dobretsov *et al.* Springer, 2008. P. 407–419.
- Hammer K. Das Domestikationssyndrom // *Genet. Res. Crop Evol.* 1984. Bd. 32. № 3. S. 11–34.
- Harlan J.R. *Crops and Man.* 2nd ed. Madison, Wisconsin: Amer. Soc. Agronomy, CSSA, 1992. 284 p.
- Heun M., Schäfer-Pregl R., Klawan D. *et al.* Site of Einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting // *Science.* 1997. V. 278. № 5341. P. 1312–1314.
- Hopf M. The plants found at Jericho // *Excavations at Jericho* V. L.: British School of Archaeology in Jerusalem, 1983. P. 580–621.
- Kajanus B. *Genetische Untersuchungen an Weizen* // *Bibliothica Genet.* 1923. Bd. 5. 187 s.
- Kellogg E.A. Evolution of developmental traits // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2004. V. 7. P. 92–98.
- Kilian B., Ozkan H., Kohl J. *et al.* Haplotype structure at seven barley genes: relevance to gene pool bottlenecks, phylogeny of ear type and site of barley domestication // *Mol. Genet. Genomics.* 2007a. V. 276. № 3. P. 230–241.
- Kilian B., Özkan H., Walther A. *et al.* Molecular diversity at 18 loci in 321 wild and 92 domesticated lines reveal no reduction of nucleotide diversity during *Triticum monococcum* (Einkorn) domestication: Implications for the origin of agriculture // *Mol. Genet. Genomics.* 2007b. V. 24(12). P. 2657–2668.
- Kjellman F.R. *Om Tschuktschernas Hushallväxter* // A.F. Nordenskiöld. *Vega Expeditiones vetenskapliga iakttagelser.* Stockholm, 1882. S. 355–372.
- Kosina R. Selected items of wheat variation – from paleobotany to molecular biology // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.* 1999. V.68. № 2. P. 129–141.
- Ladizinsky G. Founder effect in crop-plant evolution // *Econ. Bot.* 1985. V. 46. P. 191–198.
- Luo V.-C., Yang Z.-L., You F.M. *et al.* The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. № 6. P. 947–959.
- Maurizio A. *Die Geschichte unseres Pflanzennahrung von der Urzeiten bis zur Gegenwart.* Berlin, 1927. 480 s.
- Mori N., Ishii T., Ishido T. *et al.* Origin of domesticated emmer and common wheat inferred from chloroplast DNA fingerprinting // *Proc. 10th Intern. Wheat Genet. Symp.* (1–6 September 2003, Paestum, Italy). Rome: Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura, 2003. P. 25–28.
- Neef R. Overlooking the steppe forest: preliminary report on the botanical remains from early Neolithic Göbekli Tepe (southern Turkey) // *Neolithics.* 2003. V. 2. P. 13–15.
- Nesbitt M. When and where did domesticated cereals first occur in southwest Asia? // *The Dawn of Farming in the Near East.* Berlin: Ex Oriente, 2002. P. 113–132.

- Nesbitt M., Samuel D. From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats // Hulled Wheats. Proc. 1st Intern. Workshop on Hulled Wheats (21–22 July 1995, Castelvecchio Pascoli, Tuscany, Italy) / Eds S. Padulosi, K. Hammer, J. Heller. Rome: IPGRI, 1996. P. 41–100.
- Netolitzky F. Fragestellung zur nacheiszeitlichen Geschichte heimischer Gewächse // Berichte die Deutsche Botanisch Gesellschaft. 1944. Bd. 61. S. 219.
- Nilsson-Ehle H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II // Lunds Univ. Arsk. N. F. Afd. 2. 1911. Bd. 7. № 6. 84 s.
- Ozkan H., Brandolini A., Pozzi C. *et al.* A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 110. № 6. P. 1052–1060.
- Percival J. The Wheat Plant: A Monograph. L.: Duckworth and Co., 1921. 463 p.
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring – winter habit of growth in wheat // Aust. J. Agr. Res. 1971. V. 22. P. 21–31.
- Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat // Euphytica. 1972. V. 21. P. 547–552.
- Salamini F., Özkan H., Brandolini A. *et al.* Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East // Nature Reviews Genet. 2002. V. 3. P. 429–441.
- Sears E.R. The sphaerococcum gene in wheat // Genetics. 1947. V. 32. P. 232–246.
- Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N. *et al.* Molecular characterization of the major wheat domestication gene *q* // Genetics. 2006. V. 172. № 1. P. 547–555.
- Symes K.J. The inheritance of grain hardness in wheat as measured by the particle size index // Austral. J. Agric. Res. 1965. V. 16. P. 113–123.
- Tanno K., Willcox G. How fast was wild wheat domesticated? // Science. 2006. V. 311. P. 1886.
- Theissen G., Becker A., Di Rosa A. *et al.* A short history of MADS-box genes in plants // Plant. Mol. Biol. 2000. V. 42. P. 115–149.
- van Zeist W. Reflections on prehistoric environments in the Near East // The domestication and exploitation of plants and animals. London, 1969. P. 35–46.
- van Zeist W., Bakker-Heeres J.A.H. Archaeobotanical studies in the Levant. 1. Neolithic sites in the Damascus basin: Aswad, Ghoraife, Ramad // Palaeohistoria. 1975. V. 24. P. 165–256.
- Wang R. L., Stec A., Hey J. *et al.* The limits of selection during maize domestication // Nature. 1999. V. 398. P. 236–239.
- Weiss H., Wetterstrom W., Nadel D., Bar-Yosef O. The board spectrum revisited: Evidence from plant remains // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. P. 9551–9555.
- Willcox G. The domestication, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: multiple events, multiple centres // Veget. Hist. Archaeobot. 2005. V. 15. P. 534–541.
- Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G. *et al.* Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 6263–6268.
- Zohary D., Hopf M. Domestication of Plants in the Old World. Oxford: Clarendon Press, 1988. 249 p.

WHEAT ORIGIN, DOMESTICATION AND EVOLUTION

N.P. Goncharov, E.Ja. Kondratenko

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

Summary

The basis for the first agricultural crops was the complex of plants' species picked out from the environment by the ancient farmer. This complex was specific for each floristic area of the Earth where the process of domestication took place. Nearly everywhere they were crops. Crop breeding was one of man's first intellectual achievements. It began when the man started to domesticate plants and grow them under control conditions at the same time choosing the forms which provided him with the most reliable sources of food and raw materials. In southwestern Asia barley and di- and tetraploid wheats were the first domesticated species. Though the question of their domestication has been interesting for the mankind for several thousands years the absence of the universally recognized scheme of wheat origin makes difficult the exact phylogenetic reconstruction of the ancestors of the genus *Triticum* sections as well as of the genus as a whole. In this article the results of wheat study using botanical, archeological, comparative genetic and molecular biological methods, which allowed to get closer to real phylogenetic relations among domesticated species of genus *Triticum*, their origin and ways of domestication are discussed.