

О БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ ДОМЕСТИКАЦИИ ПШЕНИЦЫ

Р.Л. Богуславский

Национальный центр генетических ресурсов растений Украины, Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева, Харьков, Украина, e-mail: leader@kharkov.ukrtel.net; boguslavr@rambler.ru

Излагается гипотеза о неотении – наследственно закрепленной остановке на конечных этапах развития растения в онтогенезе – как биологическом механизме доместикации пшеницы. Приводятся данные сравнительной морфологии, анатомии, физиологии, генетики диких и культурных видов пшеницы. Указывается на возможную общность неотении как механизма доместикации для большинства возделываемых видов различных родов.

Ключевые слова: пшеница дикая, пшеница культурная, эволюция, доместикация, неотения.

Вопрос о биологической сущности доместикации растений представляет интерес как в теоретическом, так и в практическом аспектах. Что конкретно является причиной изменения ключевых радикальных признаков, их перехода из состояния, свойственного дикой форме, в состояние, характерное для культурного растения? Происходит ли изменение отдельных признаков, обуславливающих фенотип возделываемого растения, независимо друг от друга, разнонаправленно или можно обнаружить какие-то механизмы, сходным образом влияющие на весь комплекс признаков, например, «синдром доместикации»? Атавизмы, возврат к фенотипу диких предковых форм либо устойчивое доминирование этих признаков нередко имеют место на различных этапах селекции возделываемых культур, в особенности при межвидовой и межродовой гибридизации. Известно, насколько длительным и трудоемким является «устранение» таких признаков и достижение «культурного» фенотипа. Знание биологических механизмов, обуславливающих изменение радикальных признаков при окультуривании, позволило бы повысить эффективность интрогрессивной отдаленной гибридизации как метода селекции.

К настоящему времени сделано много в познании процесса происхождения культурных растений. Работы Ч. Дарвина, А. Декандоля,

Н.И. Вавилова, П.М. Жуковского, Д. Зоари, М. Фельдмана и многих других раскрыли географический аспект проблемы, указали возможные пути одомашнивания большинства важных в практическом отношении видов; описаны изменения, происходящие при доместикации диких растений. В отношении пшеницы образцом исследования данной проблемы служит работа Н.П. Гончарова и Е.Я. Кондратенко (2008).

Различия по «признакам окультуренности» между культурным пленчатым видом пшеницы *Triticum spelta* L. и голозерными *T. aestivum* L., *T. compactum* Host, *T. sphaerococcum* Perciv. на гексаплоидном уровне объясняют эффектом дозы гена *Q*, возникшего за счет утроения одного из локусов хромосомы 5A (Muramatsu, 1963) и обладающего плейотропным действием (Kajanus, 1923). Причем действие гена *Q* определяется как ингибирующее «примитивные» признаки – ломкость колоса и грубость колосковых чешуй (Генетика..., 1986). Хотя Н.А. Наврузбеков (1979) считает, что ломкость колоса и пленчатость, по-видимому, контролируются разными генетическими системами, хотя и тесно сцепленными.

Ген *Q* считается доминантным (Генетика..., 1986), что предполагает доминирование признаков «окультуренности» у гибридов от конгруэнтных скрещиваний культурных форм

с дикими. В то же время наши и литературные данные (Наврузбеков, 1979) свидетельствуют о том, что при гибридизации диких видов пшеницы с культурными в пределах одной секции доминирует фенотип дикой формы.

В последнее время сделаны существенные шаги к познанию механизмов доместикации. Один из них – увеличение дозы определенных генов, контролирующих прежде всего размеры растения или его органов, используемых человеком, накопление веществ, ради которых это растение возделывается. В некоторых случаях «синдром доместикации» связан с полиплоидией. Однако в собственно доместикации основных хлебных злаков – пшеницы, ячменя, ржи, кукурузы – она не играла, по-видимому, ведущей роли, поскольку число хромосом наиболее примитивных культурных форм не отличается от такового у предполагаемых предковых диких форм. Вместе с тем показано повышение содержания ДНК и увеличение количества повторов в геноме культурных форм в сравнении с дикорастущими предками пшеницы (Гаевская, Махлаева, 1978). Этим можно объяснить увеличение размеров растения либо отдельных его органов, повышенное накопление тех или иных веществ. Однако отличие культурных форм от диких носит скорее количественный, а не качественный характер, и увеличение продуктивности вряд ли является главным изменением, происшедшим при доместикации. А. Патерсон с сотрудниками показали, что у таких сравнительно далеких друг от друга злаковых растений, как рис, сорго и кукуруза, мутации, обуславливающие изменение дикого фенотипа в культурный, происходят в гомеологичных локусах, и эти изменения характеризуются параллелизмом – «конвергентны» (Paterson *et al.*, 1995).

Выявление к настоящему времени отличий доместичированных форм от диких предковых на уровне ДНК (см. обзоры Гончаров, Кондратенко, 2008; Goncharov *et al.*, 2008) способствует пониманию генетической сущности изменений, обусловленных доместикацией, как мутаций в регуляторных MADS-сайтах (Марков, 2007). Однако при всем этом остается мало изученным вопрос о реализации этих наследственных изменений «путь от гена к признаку». В этом нет ничего удивительного, поскольку проблема лежит в русле исследования механизмов

(речь не идет о феноменологии) морфогенеза растений, для которого современные методы еще недостаточно совершенны. Без сомнения, развитие методической базы в скором будущем приведет к продвижению и в этом направлении. По нашему мнению, определенную пользу может принести подготовка рабочей гипотезы, которая, если окажется удачной, сэкономит труд и время исследователей. Это мы попытались сделать в настоящей статье.

Удобным объектом для исследования изменений, обусловленных доместикацией, является род *Triticum* L. – пшеница. В нем можно проследить ряды форм, представляющих собой переход от диких видов к культурным в пределах одной геномной группы, на одном уровне пloidности, т. е. с соблюдением принципа единственного различия (табл. 1). Причем в целом такой переход был двухступенчатым: от диких форм к пленчатым культурным, и от них – к голозерным культурным. Лишь на гексаплоидном уровне у пшеницы в природе не обнаружен их дикий предок.

Рассмотрим онтогенез дикой пшеницы в сравнении с культурной. Завершающим этапом индивидуального развития дикого растения является создание предпосылок для самовоспроизведения. А именно: при созревании колосьев диких видов в сочленениях колосового стержня образуется отделительный слой из опробковевших клеток; в этих местах членики стержня с прикрепленными к ним колосками (содержащими зерновки) отделяются и падают на почву, вонзаясь в нее своей нижней заостренной частью. При наступлении благоприятных условий (конец лета–начало осени) зерновки в контактирующих с почвой колосках прорастают, давая начало новому циклу вегетации.

В отличие от диких у культурных пленчатых видов процесс образования отделительного слоя, начавшись, затем останавливается. Именно такой вывод можно сделать на основании исследований О.Д. Градчаниновой (1973). Вследствие недоразвития отделительного слоя колос при созревании не разделяется на отдельные членики «самопроизвольно», а остается целым, однако он легко разламывается при надавливании.

Как у диких, так и у культурных пленчатых пшениц, колосковые чешуи благодаря развитию механических тканей очень жесткие и прочно

Таблица 1

Расположение видов пшеницы по степени окультуренности*

Уровень плоид- ности	Геном	Виды пшеницы		
		дикие	культурные	
			пленчатые	голозерные
2n = 14	A ^b	<i>T. boeoticum</i> Boiss.	<i>T. monococcum</i> L.	<i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk.
2n = 28	GA ^b	<i>T. araraticum</i> Jakubz.	<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	<i>T. militinae</i> Zhuk. et Migusch.
2n = 28	BA ^u	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	<i>T. dicoccum</i> (Schrank) Schübl.; <i>T. ispahanicum</i> Heslot; <i>T. karamyshevii</i> Nevski	<i>T. durum</i> Desf., <i>T. turgidum</i> L., <i>T. turanicum</i> Jakubz., <i>T. polonicum</i> L., <i>T. persicum</i> Vav. (syn. <i>T. carthlicum</i> Nevski), <i>T. aethiopicum</i> Jakubz.
2n = 42	BA ^u D	отсутствует	<i>T. spelta</i> L., <i>T. macha</i> Dekapr. et Men.	<i>T. aestivum</i> L., <i>T. compactum</i> Host, <i>T. sphaerococcum</i> Perciv., <i>T. petropavlovskiyi</i> Udacz. et Migusch.

* В таблицу включены виды, считающиеся естественными, и не включены искусственно созданные амфидиплоиды (*T. kiharae* Dorof. et Migusch. и др.), которые ряд исследователей возводят в ранг видов.

охватывают колоски, так что вымолот зерновок затруднен. Строго говоря, пленчатость не является главным признаком, по которому дикие виды пшеницы отличаются от культурных. (Следует уточнить, что у пленчатых пшениц в отличие от большинства других видов родов семейства Злаковых – пленчатые ячмень и овес, рис, ряд эгилопсов и др. – перикарпий зерновки не срастается с цветковыми чешуями).

У культурных голозерных видов пшеницы отделительный слой в сочленениях колосового стержня совсем не образуется (процесс его образования прекращается в самом начале), и колос при созревании оказывается настолько прочным, что требуется значительное усилие для того, чтобы его расчленил, точнее, разорвать на части. Слабая суберинизация клеточных оболочек дерматогена колосковых чешуй определяет их мягкость, что в свою очередь обуславливает легкий вымолот зерновок.

Таким образом, культурные формы пшеницы в сравнении с дикими характеризуются наследственно закрепленной незавершенностью онтогенеза, его остановкой на одной из поздних фаз развития. В биологии это носит название терминальной аббревиации, или неотении (Кольцов, 1936; Тахтаджян, 1964).

Неотения сыграла большую роль в естественной эволюции растительного и животного

мира. В частности, именно неотенией объясняют сущность ароморфозов: происхождение травянистых форм от древесных, покрытосеменных растений от голосеменных, однодольных от двудольных (Тахтаджян, 1964). Мы предлагаем рассматривать неотению как вероятный биологический механизм доместикации, по крайней мере такого важнейшего для человечества растения, как пшеница. Однако все сказанное выше применимо и к другим хлебным злакам: ячменю (переход от дикого *Hordeum spontaneum* С. Koch к культурному пленчатому, а затем голозерному ячменю), ржи (от дикой *Secale montanum* Guss. через сорнополевую *S. segetale* (Zhuk.) Rozhev. к культурной *S. cereale* L.), рису, сорго, кукурузе и другим.

Наследственно закрепленное «недоразвитие» культурных форм пшеницы в сравнении с дикими той же секции выражается в выпадении конечного этапа онтогенеза. У культурных видов механические ткани развиты гораздо слабее, чем у диких, что обуславливает «грацильность», утонченность их облика. Одно из важнейших следствий этого – появление голозерных форм, характеризующихся легким вымолотом зерновок. У диких видов колосковые чешуи, снабженные мощными механическими тканями, особенно в их основании, очень прочно охватывают колоски, и вымолотить

зерновки можно только приложив значительное усилие. Между этими двумя крайними вариантами находится промежуточная ступень – культурные пленчатые виды, у которых, как сказано выше, колос при созревании не распадается на отдельные колоски, однако, благодаря жесткости колосковых чешуй, вымолот зерна затруднен.

Пленчатые культурные формы образуют по данному признаку переходный ряд от видов более близких к диким (*T. timopheevii*) до форм с менее трудным вымолотом (азиатский подвид *T. spelta*). Крайний вариант грацилизации у диплоидных пшениц – *T. sinskajae*. Как считают авторы, описавшие этот вид, у него наблюдается полная редукция колосковых чешуй и внутренних элементов двух нижних (крайних) цветков колоска, в результате чего наружные колосковые чешуи этих цветков как бы замещают колосковые чешуи, выполняя их функции (Куркиев, 1982). Все признаки этого вида: голозерность, очень плотный нежный колос, тонкая соломина, пониженный рост, а также рецессивность комплекса морфологических признаков по отношению к исходному виду, *T. monosocum*, позволяют считать *T. sinskajae* неотеничной формой. При этом здесь мы встречаемся с фактом появления в природе неотеничной формы, еще не подвергнутой воздействию искусственного отбора, что может служить моделью возникновения голозерной пшеницы из пленчатой в условиях культуры.

Различия в степени развития механической ткани затрагивают также вегетативные органы пшеничного растения. Так, культурная однозернянка *T. monosocum* отличается очень тонкой соломиной, узким кольцом склеренхимы в ее коре и соответственно небольшим сопротивлением на излом по сравнению с предковыми дикими однозернянками *T. boeoticum* и *T. urartu* (Градчанинова, 1981). У тетраплоидных диких видов *T. dicoccoides* и *T. araraticum* склеренхимное кольцо образуется раньше, чем у культурных тетраплоидных видов.

По нашим данным, у диких видов рост нижних междоузлий прекращается сравнительно рано, колосоножка же продолжает расти до начала цветения, так что ее длина становится почти равной остальной (нижней) части стебля. Листья, таким образом, сосредоточены в

нижнем ярусе растения. У культурных видов рост нижних междоузлий продолжается дольше; колошение наступает как правило позже, чем у диких видов; колосоножка сравнительно быстро прекращает рост, и растения переходят к цветению. В результате листья распределены по длине стебля более равномерно, чем у диких видов.

Интенсивность фотосинтеза у культурных видов значительно меньше, чем у генетически близких им диких видов пшеницы (Evans, Dunstone, 1970; Быков и др., 1980). У *T. monosocum* интенсивность оттока ассимилятов из флагового листа в колос тоже несколько ниже, чем у *T. boeoticum* (Лимарь, Матвиенко, 1980).

А.Л. Тахтаджян (1964) вслед за Дж. Холдейном (Haldane, 1932) и Н.К. Кольцовым (1936) рассматривал генетический механизм неотении как «умолкание», блокировку генов, кодирующих терминальные этапы онтогенеза. Это ведет к филогенетическому «омоложению», деспециализации группы организмов, однако только фенотипической, в то время как генотип сохраняет свою целостность. Мутации, возникающие в «молчащей» части генома, обуславливают высокую потенциальную генетическую изменчивость неотеничной формы, которая при наступлении благоприятных условий может реализоваться в фенотипе и становится материалом для дальнейшей эволюции.

Таким образом, неотения как наследственно обусловленная остановка в онтогенезе вовсе не означает наступления «филогенетического тупика», а, наоборот, является предпосылкой для нового этапа эволюции.

Какая же именно часть генотипа умолкает в момент возникновения domesticiрованной формы? Пытаясь ответить на этот вопрос, повторим, что завершающим этапом онтогенеза дикой пшеницы (ячменя, ржи) является образование отделительного слоя в сочленениях колосового стержня, что ведет к спонтанному рассыпанию колоса при созревании. Аналогичным образом неосыпаемость культурного риса (*Oriza sativa* L.) детерминирована нарушениями формирования отделяющего слоя в месте прикрепления колоска к оси метелки, обусловленными мутацией в регуляторном районе гена *qSH1*. Ортологом гена *qSH1* у арабидопсиса является ген *REPLUMLESS* (*RPL*),

содержащий гомеобокс типа BEL1 и участвующий в формировании отделяющегося слоя растрескивающейся зоны створки стручка (Konishi *et al.*, 2006).

Физиология этого явления пока не изучена. Однако довольно хорошо изучен сходный процесс – образование отделительного слоя с последующим отчленением, имеющий место в черешках листьев древесных пород перед листопадом и в плодоножках плодовых деревьев в период созревания плодов (Синнот, 1963; Манойленко и др., 1985).

Возможно, что у доместичированных растений, как это было ранее показано для одомашненных животных (Беляев, 1972; Беляев, Трут, 1989), изменяется гормональный статус. В частности, на завершающем этапе онтогенеза в осях соцветий происходит снижение уровня ауксинов и накопление ингибиторов типа абсцизина, что приводит к усиленному делению (при отсутствии растяжения) клеток, вызывающих образование отделительного слоя. Таким образом, можно предположить, что при неотении «умолкает» та часть генотипа, которая ответственна за регулирование выработки либо активности фитогормонов.

Развитие нерадикальных признаков, характерных для культурного растения, – увеличение размеров растения или отдельных его органов, определяющих и продуктивность; изменение химического состава – носит вторичный характер и произошло, очевидно, уже после введения в культуру. У культурной пшеницы, благодаря отсутствию отделительного слоя, непрерывность проводящих пучков, а следовательно, поступление питательных веществ к зерновкам сохраняется до момента созревания. Возможно, этим объясняется по крайней мере крупность зерна и повышенное содержание в нем крахмала у культурной пшеницы в сравнении с дикой.

Учитывая скудость фактических данных об отличиях культурных форм пшеницы от диких по признакам, характеризующим морфогенез, физиологию и т. д., следует все выше изложенное считать лишь рабочей гипотезой. Однако она, с точки зрения автора, может быть плодотворной при определении направлений научного поиска.

Литература

- Беляев Д.К. Проблема доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 155–169.
- Быков О.Д., Кошкин В.А., Прядехина А.К. Газообмен флагового листа и элементы продуктивности видов пшеницы и эгилопса // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1980. Т. 67. Вып. 2. С. 12–21.
- Гаевская Е.И., Махлаева Р.Ф. О гомологии фракций медленно реассоциирующих фрагментов ДНК видов родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1978. Т. 63. Вып. 3. С. 86–96.
- Генетика культурных растений. Зерновые культуры. Л.: Агропромиздат, 1986. С. 92–93.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 159–179.
- Градчанинова О.Д. Анатомическое строение колосового стержня дикорастущих и культурных видов пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1973. Т. 50. Вып. 1. С. 187–194.
- Градчанинова О.Д. Анатомическое строение корня и стебля некоторых видов пшеницы и полежание // Бюл. ВИР. 1981. Вып. 106. С. 76–80.
- Кольцов Н.К. Организация клетки. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1936. 652 с.
- Куркиев У.К. О природе голозерности *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1982. Т. 73. Вып. 3. С. 138.
- Лимарь Р.С., Матвиенко И.И. Особенности транспорта ассимилятов у разных видов пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1980. Т. 67. Вып. 2. С. 93–99.
- Манойленко К.В., Агаев М.Г., Полевой В.В. Эволюция функций в растительном мире. Л., 1985. 244 с.
- Марков А. Происхождение культурных растений: новый взгляд на старые проблемы. 2007. <http://elementy.ru/genbio/synopsis?artid=98>.
- Наврузбеков Н.А. Наследование прочности колосового стержня и вымолачиваемости при межвидовой гибридизации пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИР, 1979. 24 с.
- Синнот Э. Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 603 с.
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры. Л.: Колос, 1969. 480 с.
- Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.

- Evans L.T., Dunstone R.L. Some physiological aspects of evolution in wheat // *Austral. J. Biol. Sci.* 1970. V. 23. P. 725–741.
- Goncharov N.P., Golovnina K.A., Kilian B. *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.
- Haldane J.B.S. The time of action of genes and its bearing on some evolutionary problems // *Amer. Nat.* 1932. V. 66. P. 5–24.
- Kajanus B. Genetische untersuchungen an weizen // *Bibliothica Genetica*. 1923. Bd. 5. 187 s.
- Konishi S., Izawa T., Lin S.Y. *et al.* An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication // *Science*. 2006. V. 312. P. 1392–1396.
- Muramatsu M. Dosage effect of the spelta gene *q* of hexaploid wheat // *Genetics*. 1963. V. 48. P. 469–482.
- Paterson A.H., Lin Y.-R., Li Z. *et al.* Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci // *Science*. 1995. V. 269. P. 1714–1718.

ABOUT MECHANISMS OF WHEAT DOMESTICATION

R.L. Boguslavskiy

National Centre for Plant Genetic Resources of Ukraine, V.Y. Yuriev Institute of Plant Production, Kharkiv, Ukraine, e-mail: leader@kharkov.ukrtel.net; boguslavr@rambler.ru

Summary

Neotheny is an inherited stoppage on terminal stages of plant development in ontogenesis. It is proposed as possible mechanism of plant domestication in ancient time. Data of comparative morphology, anatomy, physiology, genetics of wild and cultivated wheat forms are given. This domestication mechanism may be common for different species, genera and larger systematical units.