

УДК 575.8:631.527.1:633.1

ДОМЕСТИКАЦИЯ РАСТЕНИЙ

© 2013 г. Н.П. Гончаров

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 30 апреля 2013 г. Принята к публикации 1 ноября 2013 г.

ВВЕДЕНИЕ

История domestикации растений тесно переплетена с историей человечества. Если не считать собаку, то растения были domestичированы значительно раньше животных. Одомашнивание последних стало возможным только благодаря дополнительной кормовой базе, созданной посредством возделывания растений. Освоение человеком базовых навыков земледелия – событие революционное, коренным образом изменившее его существование (рис. 1). При этом доминирующее положение в истории человечества заняли культуры Востока, ориентированные на возделывание злаков. Селекция злаков – одно из самых ранних интеллектуальных достижений человечества. Она началась тогда, когда человек стал domestичировать растения и выращивать их, отбирая формы, наиболее полно обеспечивающие его надежными источниками питания. Археологические данные позволяют сделать заключение, что злаковые растения ячмень (*Hordeum* L.) и пшеницы (*Triticum* L.) были domestичированы первыми. Время начала занятия первобытного человека земледелием датируется очень приблизительно – около 10–12 тыс. лет назад, причем не календарных, а радиологических, которые подчас сложно перевести в первые ввиду отсутствия надежных точек отсчета (Шнирельман, 2012). Злаки начали широко возделывать на пороге эпохи шлифованного камня – неолита (Nesbitt, 2002). К 7500–6500 гг. до н. э. человек научился эффективно возделывать ячмень и пшеницу, причем уже на значительных территориях и при довольно интенсивном ведении растениеводства. Согласно археоло-

гическим данным, переход к земледелию, т. е. к производящим формам добычи пищи, был довольно длительным и охватывал от одного до трех тысячелетий. Исходя из имеющихся в настоящее время данных началом периода мотыжного земледелия считается ранний неолит, и уже Шумер и Аккад были цивилизациями с высокоразвитым земледелием (История..., 1983). Его последствия были столь важны, что он получил название неолитическая, или земледельческая, революция. Хотя и считается, что переход от собирательства к возделыванию произошел в мезолите¹ (рис. 2), в целом проблема происхождения и эволюции культурных растений является одной из интригующих тайн становления человечества. Почему занятие охотой и собирательством у части человеческой популяции отошли на второй план? Какие глобальные процессы этому предшествовали? Ведь 99,5 % времени из почти 2 млн лет пребывания на Земле человек занимался охотой и собирательством и только последние 10–12 тыс. лет он почему-то

¹ Остатки культурных растений, которыми располагают в настоящее время исследователи, очень скудны, хотя и имеют важное значение как ориентир, позволяющий представить основные этапы становления земледелия. Как правило, предположение о начале возделывания растений строится на археологических находках земледельческих орудий (например, вкладышей для серпов) или орудий переработки зерна (например, зернотерок). Обнаружение же следов собственно земледелия (мотыг) и остатков возделываемых растений датируется более поздним временем. Например, одна из хорошо изученных ранних земледельческих культур Çağar 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.



Рис. 1. Доместикация растений и ее последствия.

начал доместицировать растения и приручать животных. К этому времени он покинул Африку и расселился на значительных территориях на всех континентах, кроме Антарктиды (рис. 3) (Cavalli-Sforza, Feldman, 2003), там, где было достаточно растительной и животной пищи. Прожив охотой и собирательством еще какое-то время, человек разумный начал возделывать растения и приручать животных.

Собирательство и охота, земледелие и скотоводство – это вполне устойчивые и самостоятельные способы производства. При этом 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. По оценке Н.И. Вавилова (1966), из 650 наиболее распространенных

Злаки (*Poaceae* Barnhart, или *Gramineae* Juss.) – семейство однодольных растений, к которому относятся все основные хлебные растения: пшеница, ячмень, рожь, кукуруза и рис, а также ряд важных кормовых культур.

Селекция злаков – одно из самых ранних интеллектуальных достижений человечества, так как освоение человеком базовых навыков земледелия – событие революционное, коренным образом изменившее его существование; при этом доминирующее положение в истории человечества заняли культуры Востока, ориентированные на возделывание злаков.

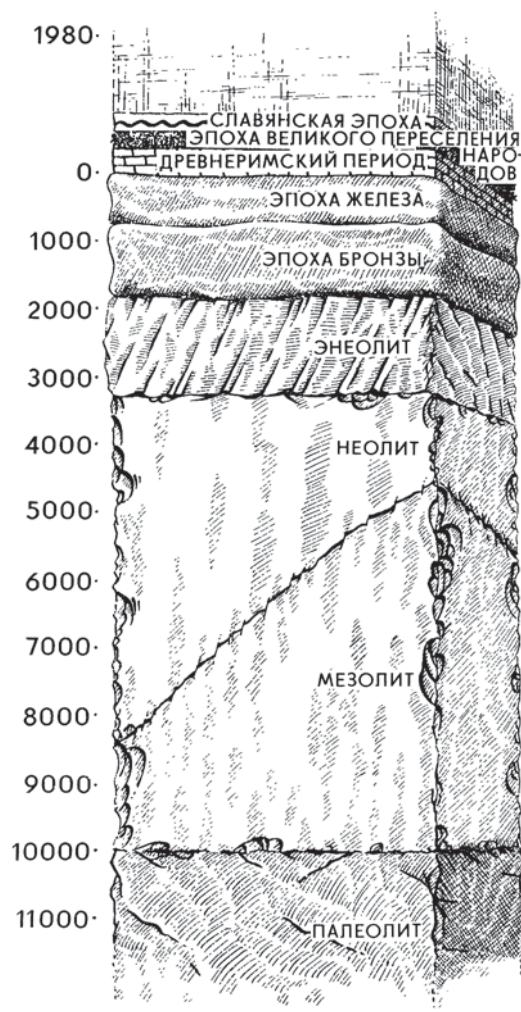


Рис. 2. Хронологический столб (Малинова, Малина, 1988).

возделываемых растений около 500 видов дала Южная Азия. На рис. 4 представлены данные распространения на Ближнем Востоке основных сельскохозяйственных культур. Развитие земледелия обусловило переход от кочевого образа жизни к оседлому, так как земледелец нуждается в стационарном (постоянном) жилье, поэтому, доместицируя растения, человек неизбежно «одомашнивал» самого себя. В VIII в. до н. э. неолитические сельскохозяйственные общины Передней Азии² создали первые небольшие города-поселения, такие как Иерихон (см. рис. 4).

² Передняя Азия в широком понимании включает в себя Закавказье, северо-западный Иран, горный Туркменистан, Малую Азию, Аравию, Сирию, Йемен (некоторые исследователи к этому региону добавляют и Пенджаб).

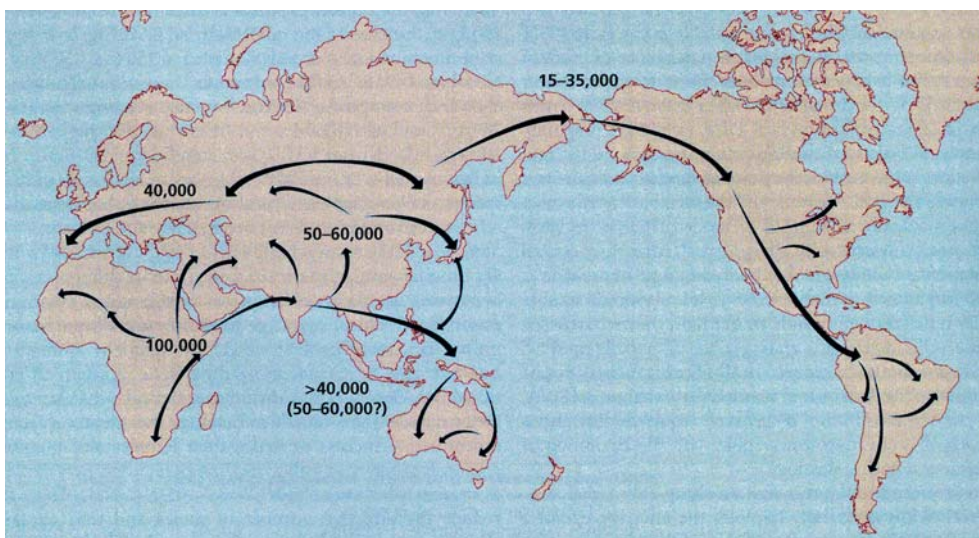


Рис. 3. Расселение *Homo sapiens* (Cavalli-Sforza, Feldman, 2003. P. 266–275).

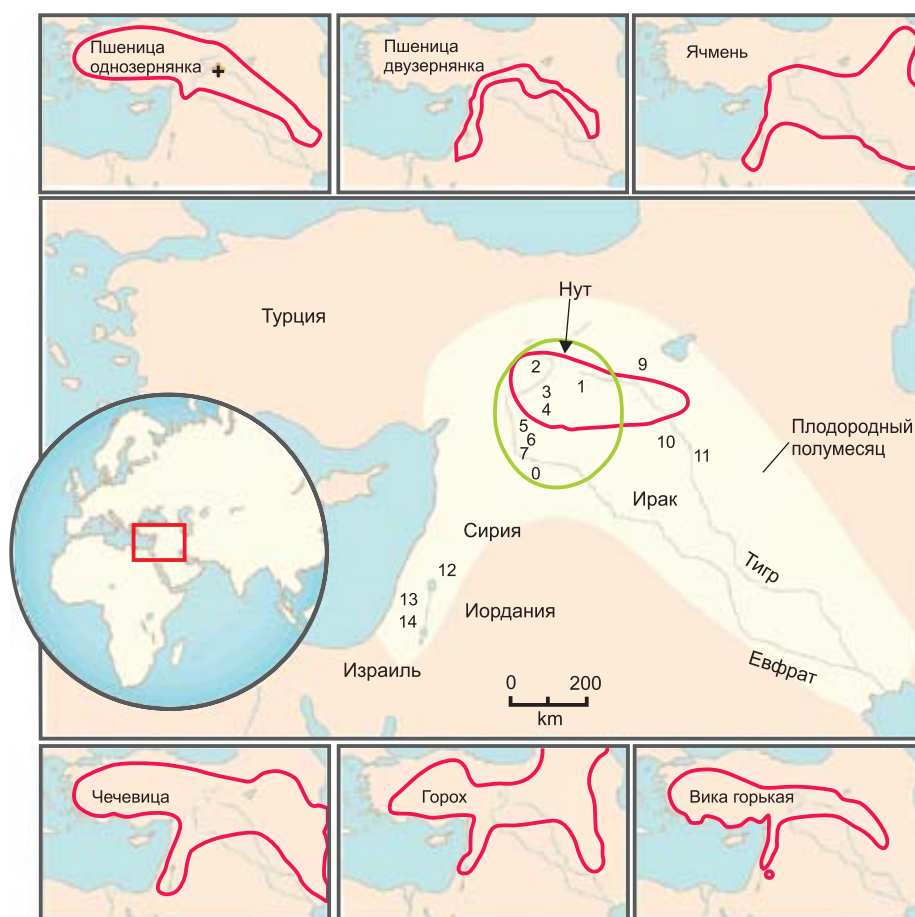


Рис. 4. Схема распространения на Ближнем Востоке 7 основных сельскохозяйственных культур (с модификациями из: (Lev-Yadun *et al.*, 2000. P. 1602–1603)).

В центре овалом оконтурен район их совместного произрастания; красным цветом обозначен район произрастания «турецкого» горошка (нута) в верховьях Тигра и Евфрата. На врезках – районы происхождения окультуренных растений. Числами обозначены древние стоянки: 1 – Чайёню, 2 – Чафер Хойюк, 3 – Навали Чори, 4 – Гёбекли Тепе, 5 – Джада, 6 – Джерф-эль-Ахмара, 7 – Телль-Мурейбет, 8 – Телль-Абу-Хурейра, 9 – Халан Чеми Теписи, 10 – Кермез Дерё, 11 – Милефаат, 12 – Телль-Асвад, 13 – Йифтахэль, 14 – Иерихон. + – предполагаемое место введения в культуру *T. monococcum*. Ареал гороха уточнен по работе: О.Е. Kosterin *et al.* (2010).

ПОЯВЛЕНИЕ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ И НАЧАЛО ДОМЕСТИКАЦИИ РАСТЕНИЙ

Изучение истории земледелия представляет собой более трудную задачу, чем изучение истории 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 доместичированных растений. Рассмотрим их.

Первая гипотеза. Согласно археологическим данным, более вероятно, что увеличение народонаселения – следствие, а не первопричина возникновения земледелия (История ..., 1983). 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 (Малинова, Малина, 1988).

Вторая гипотеза. Анализ пыльцы не позволяет сделать заключение о возможности значительного изменения климата в Передней Азии в интервале 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 позднелейстоценовых ледников, не нашла подтверждений. Более того, земледелие в Передней Азии возникло в фазу относительной гумидизации.

Третья гипотеза. Служители культов, вероятно, действительно имели достаточно власти для того, чтобы «ввести» земледелие посредством культивирования используемых в религиозных



Рис. 5. Богиня земледелия и ее дочь богиня плодородия из царства мертвых посылают Триптолема научить людей земледелию.

Справа налево Деметра, Триптолем и Персефона (Кора) (Элевсинский рельеф, сер. V в. до н. э.).

и ритуальных целях растений. Отголоски этих событий содержатся в мифах почти всех древних народов мира (рис. 5). 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 эти традиции через халдеев перешли к народам Западной Азии, и растения классифицировались «по свойствам, которые им приписывались магией и тайными науками» (Бонье, 1909. С. 30). Исследовался процесс «селекции» окультуренных растений, имеющих магическое значение. Данные о религиозных и мистических мотивах первых этапов селекции связаны с информацией о возделывании кукурузы, главной зерновой культуры южно-американских 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

Доместикация (от лат. *domesticus* – домашний) – это процесс изменения диких животных или растений под воздействием искусственного целенаправленного отбора на интересующие человека признаки и под определенные технологии воспроизведения.

процветали и чтобы возрастили занимаемые под ними площади. Кроме того, они могли «колдовскими» и «религиозными» средствами пытаться умножать растительные «пищевые ресурсы». Следовательно, возможно уже на ранних этапах становления человечества отношение к таким растениям как к «тотемным существам», поэтому своеобразный культ полезных растений мог возникнуть еще до появления земледелия как такового.

Возможно, доместикация растений – слишком глобальное и всеобъемлющее событие в истории человечества, чтобы быть единственно следствием религии. Довольно неплохо аргументировано мнение, что в результате систематического собирания определенного (конкретного) 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 переносе семян растений птицами или грызунами). Таким образом, стоянки первобытного человека, вокруг которых почва удобрялась различными отходами и золой (Netolitzky, 1944)³ и куда заносились семена употребляемых в пищу растений, могли играть существенную роль в «непреднамеренном» выращивании. Время от времени к таким заброшенным стоянкам снова возвращались кочующие группы людей, обнаруживая стимулирование роста «рудеральной» флоры за счет остатков жизнедеятельности и изменение ее состава. Последующая собственно доместикация 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 или частей (рис. 6), которые исполь-

³ F.R. Kjellman (1882) описал среди окружающих яранги чукчей такие растения, которые следовало бы считать «одомашненными», так как они реально дополняли их рыбный и мясной рацион.

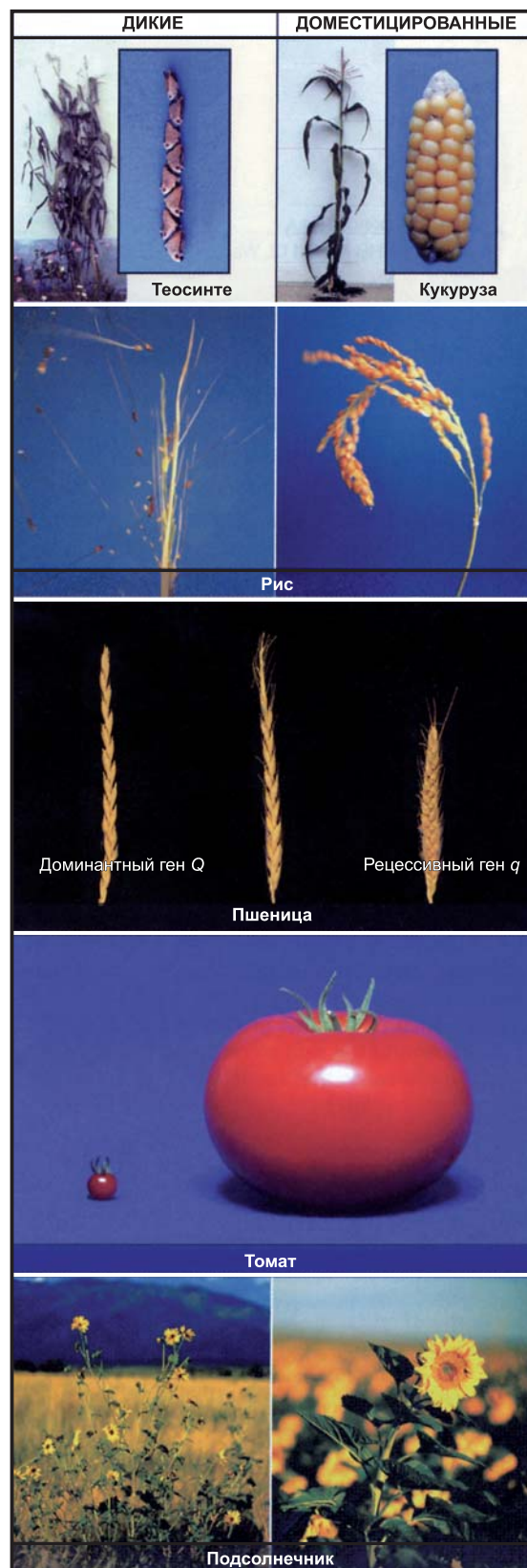


Рис. 6. Фенотипы некоторых из основных domesticiрованных растений и их предковых форм (Doebley *et al.*, 2006. P. 1309–1321).

зуются человеком. Эти изменения получили название «синдром доместикации».

Таким образом, 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 как такового – 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.

ГДЕ ВПЕРВЫЕ БЫЛО НАЧАТО ВОЗДЕЛЫВАНИЕ РАСТЕНИЙ НА ЗЕМЛЕ И ГДЕ «РОДИНА» ПШЕНИЦ И ЯЧМЕНЯ?

Среди дикой степной растительности много злаков, зерна которых пригодны в пищу. Хотя они часто 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 пшениц и ячменя, и, вероятно, поэтому последние, согласно археологическим данным, были доместицированы одними из первых. Заметим, что 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 (1931), считавшего, что периодическое наступление здесь зимних холодов могло заставить древнего человека делать запасы на зиму. Первобытный земледelec, согласно Н.И. Вавилову (1926), жил в этих районах, как и живет здесь еще до сих пор, изолированными группами, и для введения в культуру 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 полей (плантаций). Однако неясно, почему земледелие зародилось в горах

или в предгорьях, в то время как основные высокоразвитые цивилизации имеют равнинное происхождение. 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 появления 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). 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.

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 разных авторов о месте введения в культуру тетраплоидной ($2n = 4x = 28$) пшеницы *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. не совпадают, хотя Н.Н. Özkan с соавт. (2005) и V.-C. Luo с соавт. (2007) и указывают на область Dيارbakir в Турции как на более вероятное место их доместикации (см. рис. 4). Рядом с этой областью обнаружены древнейшие поселения докерамической эпохи В – Çafar Höyük, Nevalı Çoğı и Çayönü, жители которых первыми на планете перешли от собирательства к земледелию (Nesbitt, 2002). Кроме того, здесь был расположен важный обрядовый центр Göbekli (Neef, 2003). Однако поселения докерамической эпохи В с находками полбы были выявлены и значительно южнее – в Tell Aswad около Дамаска (van Zeist, Bakker-Heeres, 1975) и в Jericho (Hopf, 1983) (см. рис. 4). Одновременность дат обнаружения доместицированной полбы на юго-востоке Турции и в Ливане означает либо очень быстрое распространение этой культуры с севе-

ра на юг вместе с быстрым распространением земледелия по всей территории Плодородного полумесяца, либо ее независимую одновременную domestикацию в нескольких местах. Оба сценария возможны. Хотя оценка величины генетических дистанций между популяциями диких и domestичированных пшениц (Mori *et al.*, 2003; Özkan *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, остатков культурной однозернянки (Hopf, 1983), которая очень вероятно была domestичирована в юго-восточной Турции (Heun *et al.*, 1997), кажется, более согласуется с первой гипотезой.

Таким образом, 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 domestичированных видов, способствовало сохранению естественных ареалов дикорастущих сородичей пшениц. И хотя неизвестно, как последние выглядели 10 000 лет назад, их изучение поможет будущей реконструкции процессов domestикации, 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 И ЯЧМЕНЯ

Покрытосеменные растения возникли в мезозое. Их активное формирование происходило с середины юрского до середины мелового периодов, т. е. 60–100 млн лет назад. В меловой период происходило широкое их распространение и уменьшение ареалов 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. При переходе к современному климату на значительных территориях распространились однолетние самоопыляющиеся крупно-

зерные и крупносемянные растения. На рис. 7 представлена схема дивергенции основных родов domestичированных злаков (следует заметить, что даты эволюционных событий, полученные при помощи молекулярной филогении, в значительной степени зависят от взятых в анализ генов, что влечет за собой необходимость выработки критериев их согласования). Плоды злаков «удобны» для интенсивного собирательства и, что немаловажно, – для последующего длительного хранения. И хотя от собирательства полезных растений до их разведения один шаг, этот шаг растянулся на тысячелетия. И если переход к земледелию в Европе можно с некоторыми 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. Собирательство 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, суховеев, вредителей и стихийных бедствий, обрекающих на голод целые регионы и даже страны. В то время как небольшие группы собирателей имели возможность благодаря разнообразию природных растительных ресурсов переходить с одного вида пищи на другой. Причем от некоторых дикорастущих растений, например дикого риса *Zizania aquatica* L. или *Triticum dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., собиратели получали обильную пищу.

Параллельно с развитием географических связей земледельческих культур исчезает и изоляция культурной флоры. Введенные в культуру отдельными народами растения постепенно

«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).

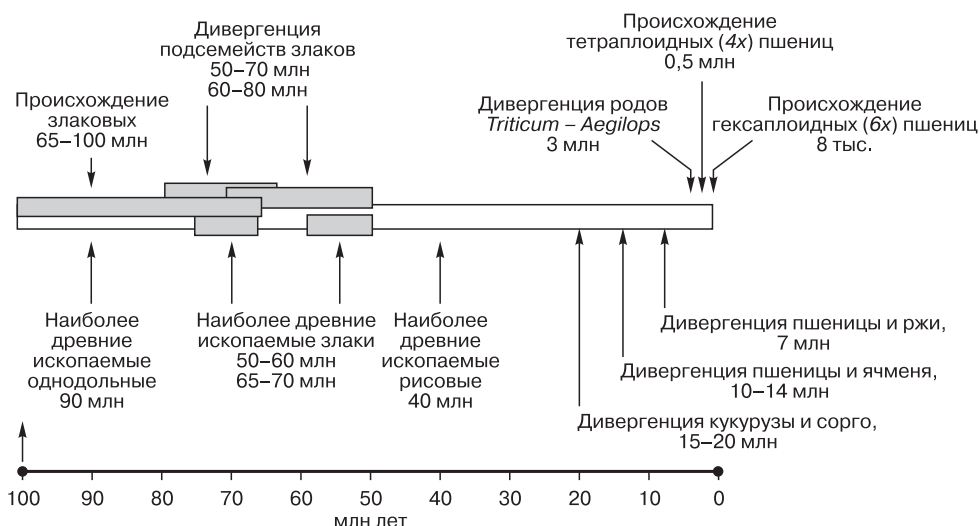


Рис. 7. Схема дивергенции родов доместицированных злаков (Gill *et al.*, 2004. Р. 1087–1096).

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 десятками 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 4000 м 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 на нашей планете где-нибудь убирают ее урожай (табл. 1). С возделыванием зерновых, в том числе и пшеницы, связано появление плужного земледелия, которое отделилось от менее продуктивного палочно-мотыжного земледелия, сохранившего свое значение в овощеводстве и

садоводстве. Палочно-мотыжное земледелие связано с тропическим, плужное – с субтропическим и умеренным поясами. Плужное земледелие значительно преобразило сельское хозяйство и явилось его высшим достижением. Несомненно, что прямым результатом его применения было значительное увеличение поголовья крупного рогатого скота.

Имея три уровня ploидности (ди-, тетра- и гексаploидный) (рис. 8), 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 или «специализацию». Из гексаploидной мягкой пшеницы ($2n = 42$) пекут хлеб, из тетраploидной твердой ($2n = 28$) делают макароны, тетраploидную полбу ($2n = 28$) и диплоидную однозернянку ($2n = 14$) используют как крупяные культуры.

Наиболее ранняя единичная находка следов сбора древним человеком зерновых злаков датируется в интервале от 23 до 19 тыс. лет назад. Устойчиво же следы зерновых культур в археологических слоях датируются только на 10 тыс. лет позднее этой ранней находки, поэтому первая находка рассматривается как артефакт. Самые ранние доместицированные формы пшеницы-однозернянки с неломкими колосьями были обнаружены в археологических слоях, датированных 9250 лет назад. Оценки

Таблица 1

Календарь сбора урожая пшеницы (по: (А.И. 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



Рис. 8. Колосья ди- (а), тетра- (б) и гексаплоидных (в) возделываемых видов пшениц.

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. Большинство включенных в анализ фрагментов колосьев пшеницы было повреждено либо огнем, либо в процессе обмолачивания,

но 804 хорошо сохранившихся фрагмента были опознаваемы. Колоски domestiцированной пшеницы-однозернянки не были выявлены в самом древнем из изученных слоев, в других их процент увеличивается: в следующих двух слоях их было соответственно 3 и 8 штук (рис. 9). Только в четвертом, наиболее позднем из изученных слоев, число фрагментов колосьев domestiцированной однозернянки резко увеличивалось, причем значительно возрастает также количество концевых колосков колоса. Последнее наблюдение очень важно для интерпретации полученных данных: 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 K. Tanno, G. Willcox (2006), касающиеся продолжительности отбора на неломкоколосость пшеницы-однозернянки, требуют дополнительных доказательств, но вместе с результатами изучения колосьев ячменя (число domestiцированных форм которого в раскопках возрастает от 30 % из Aswad до 60 % в Ramad), полученными W. van Zeist, J.A.H. Bakker-Heeres (1975), они подтверждают гипотезу постепенной доместикиции этих культур. На основании этих результатов авторами был сделан также вывод о том, что дикие ячмень и пшеница культивировались более тысячелетия, прежде чем появились их первые domestiцированные формы.

Таким образом, выполненные исследования продемонстрировали, что для отбора на уменьшение ломкоколосости и «становление» нерассыпающегося колоса ячменя у древних земледельцев могло уйти более 1000 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, до прекращения селекции на большую скороспелость, необходимую при возделывании этих культур на богаре. И хотя некоторые исследователи считают, что отбор на крупнозерность предшествовал такому на неломкость колоса, для этого заключения нет достаточных оснований.

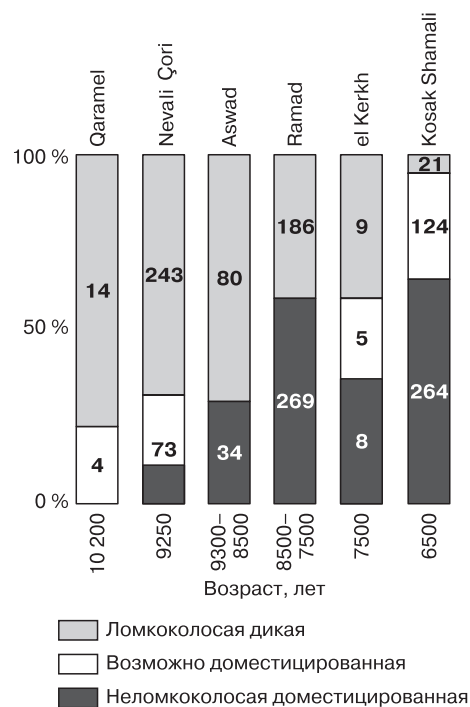


Рис. 9. Изменение частот фрагментов колосьев диплоидной пшеницы-однозернянки и ячменя в разных археологических слоях (Tanno, Willcox, 2006. Р. 1886).

Столбцы 3 Aswad и 4 Ramad – анализ фрагментов колосьев ячменя из работы W. van Zeist, J.A.H. Bakker-Heeres (1975).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛИПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦ

Происхождение полиплоидных пшениц – запутанная история, не все страницы которой прочитаны к настоящему времени. Процесс происхождения пшениц особенно важен при реконструкции (получении «заново») их полиплоидных видов, наиболее широко возделываемых в настоящее время. 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 природа «создала» только четыре вида диких пшениц двух уровней плоидности (ди- и тетраплоидного) – по два вида однозернянок и полб соответственно. Неиз-

вестно, как выглядела первая приглянувшаяся древнему земледельцу пшеница, которую он впервые ввел в культуру, так как уже в самых ранних археологических слоях одновременно встречаются доместицированные пшеницы двух уровней плоидности – 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. Интересно заметить, что однозернянка *T. monocosmum* L. была основной возделываемой культурой в Шумере, тогда как тетраплоидная пшеница *T. dicosmum* – в Древнем Египте.

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 пшениц в целом. В общих чертах происхождение пшениц напоминает процесс сборки конструкции из уже готовых блоков. В нашем случае – это объединение двух и/или даже трех геномов дикорастущих видов растений, а именно диплоидной пшеницы *T. urartu* Thum. ex Gandil. и двух диплоидных видов эгилопсов *Ae. speltooides* Tausch и *Ae. squarrosa* L. в один возделываемый вид, т. е. получение из двух–трех «малопригодных» для пропитания человека диких видов одного–двух суперпродуктивных. Достижения первобытного селекционера, проводшего титаническую работу по доместикации диких растений, являются уникальными. Не только пшеницы, но и почти все другие возделываемые продовольственные культуры представляют собой результат деятельности человека каменного века, и только несколько тысячелетий спустя при конструировании нужных ему генотипов растений человек перешел к целенаправленному использованию отдельных генов и/или их комплексов, причем только для «исправления» каких-либо единичных недостатков ранее введенных в культуру видов. Поскольку и доместикация, и селекция были осуществлены древним земледельцем до появления 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) (Гончаров, Сормачева, 2014).

Робкие попытки комплексного рассмотрения происхождения пшениц не были успешными из-за отсутствия репрезентативной коллекции ее видов. Именно 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, дает в руки исследователей уникальную возможность разобраться в филогении рода *Triticum*. С другой стороны, современные сравнительно-генетические и молекулярно-биологические методы исследований позволяют установить реальные филогенетические взаимоотношения внутри рода *Triticum*, а также корректно оценить время возникновения (начала обособления) его видов (см. рис. 7). Отсутствие общепризнанной схемы происхождения пшениц затрудняет точное определение 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 эгилопса *Ae. squarrosa* L. (точнее, его подвида *ssp. strangulata* Eig) к тетраплоидной пшенице, имеющей геномом *BBA^uA^u* и, вероятно, возделываемой до этого события человеком уже в течение несколько тысячелетий. «Дикие» гексаплоидные виды пшениц в природе не обнаружены, равно как и дикие голозерные (с легким обмолом) тетраплоидные виды (Goncharov, 2011). 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. 10 представлена вероятная схема происхождения основного культивируемого в роде *Triticum* аллогексаполиплоида – мягкой пшеницы, возникшего путем естественной

гибридизации с последующей ступенчатой амфилоидизацией трех диплоидных видов, относящихся к родам *Triticum* и *Aegilops*. Полагают, что *T. dicoccoides* является древнейшим естественным, т. е. встречающимся в дикой природе, тетраплоидным видом, из которого в процессе доместикации человеком были выделены другие тетраплоидные виды пшениц, отличающиеся друг от друга не только морфологически. Один из таких тетраплоидных видов – культурная двузернянка–полба, *T. dicoccum*, которая за 7000 лет до н. э. выращивалась на полях в Старом Свете уже на значительных площадях.

Вероятно, дикая однозернянка *T. urartu* Thum. ex Gandil. послужила донором генома *A* как для пшениц секций *Dicoccoidea* Flaksb. и *Triticum*, так и для секции *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. При этом первичный амфилоид секций *Dicoccoidea* и *Triticum* возник значительно раньше, чем первичный амфилоид секции *Timopheevii*. Древний земледelec и тот, и другой амфилоиды успешно обнаружил в природных условиях и/или 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 *Dicoccoidea* ареалы. Причем ареалы возделываемых видов секции

В настоящее время коллекция семян возделываемых растений ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (СПб) – одна из крупнейших в мире. Ее стоимость оценивается экспертами Всемирного генбанка (World Bank) в 8 трлн американских долларов (около 240 трлн рублей), и весь цивилизованный мир для удовлетворения все расширяющегося спектра потребностей своих граждан нуждается в ней все больше и больше.

Timopheevii – *T. timopheevii* Zhuk. (геном *GGAA*) и *T. zhukovskyi* Men. et Eridz. (геном *GGAAAA*) – ограничены пределами только Западной Грузии, в то время как гексаплоид из секции *Triticum* – мягкая пшеница (геном *BBAADD*) – в настоящее время является космополитом.

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

Е.В. Вульф (1932) разделил культурные растения на три группы: 1) не имеющие никаких аналогов в диком состоянии; 2) имеющие такие

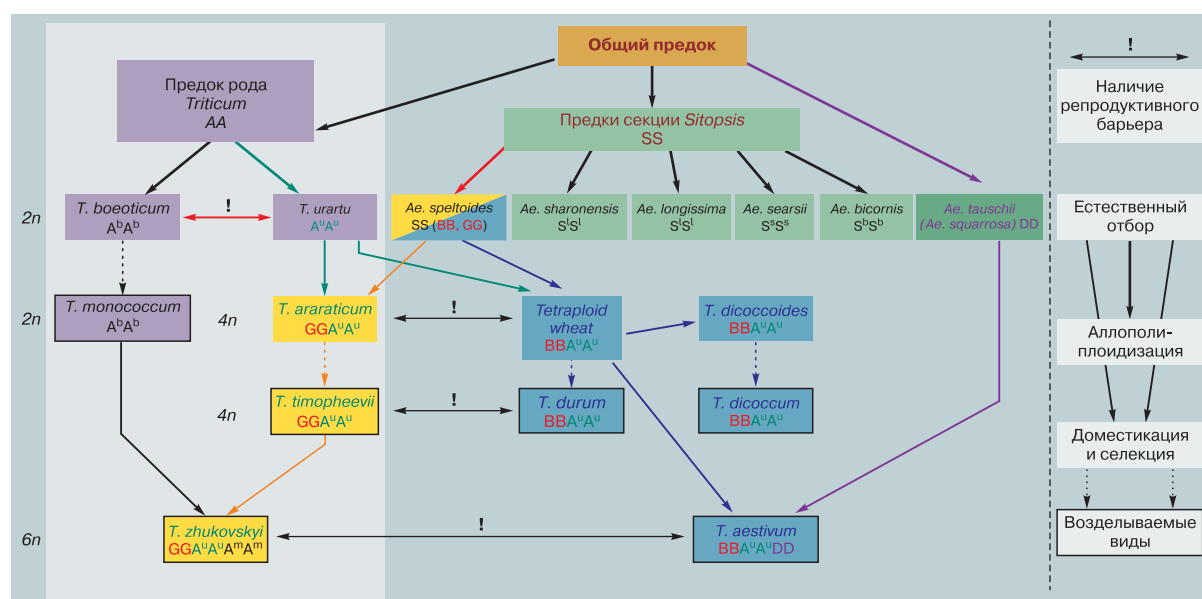


Рис. 10. Вероятная схема происхождения пшениц (Гончаров, 20126).

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

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 и в последнее время интенсивно стали разрабатываться сравнительно-генетические и молекулярно-биологические подходы (см. обзоры: Doebley *et al.*, 2006; Гончаров и др., 2007), и исследователи как никогда близки к разгадке тайн происхождения и доместикации основных хозяйственно важных растений.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦ

Археологические, а в последнее время молекулярно-биологические данные (рис. 11) позволяют сделать некоторые заключения о распространении возделываемых тетраплоидных видов пшениц.

Предполагаемые пути распространения *T. dicoccum* даны стрелками. Считается, что ее распространение могло идти двумя путями – посредством распространения вида без переселения людей и в результате переселения людей. Два равновероятных направления попадания полбы в Индию даны прерывистыми стрелками.

V.-C. Luo с соавт. (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. 11). В субпопуляцию 6 вошли образцы из Греции, Балкан (Сербии, Боснии, Хорватии) и Ярославля (другие районы России не были представлены среди изученных образцов), в субпопуляцию 7 – образцы с северо-востока Турции, из 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 и субпопуляции 1 дикой полбы *T. dicoccoides* и, вероятно, произошли на юго-востоке Средиземноморья.

Таким образом, ко II тысячелетию до н. э. земледельческие народы завершили доместикацию всех основных злаковых культур – пшеницы, ячменя, риса и кукурузы, и они заняли значительные территории.

«КЛЮЧЕВЫЕ» ГЕНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ ВОВЛЕЧЕННЫЕ В ДОМЕСТИКАЦИЮ ПШЕНИЦ ПРИЗНАКИ

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 ранних стадиях доместикации сам

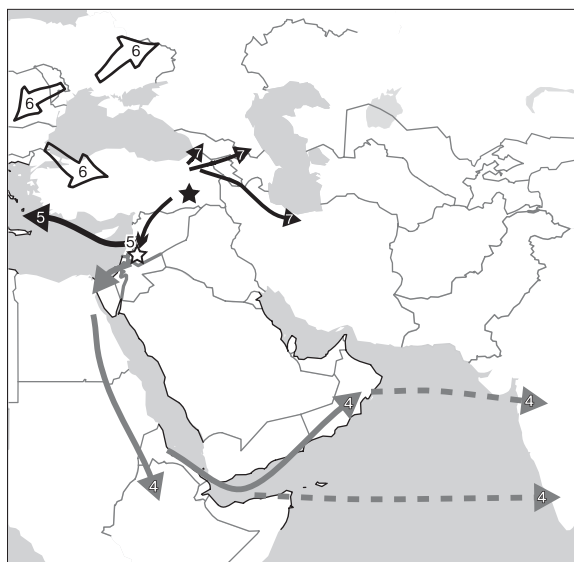


Рис. 11. Происхождение и распространение культурной полбы *T. dicoccum* (Luo *et al.*, 2007. Р. 947–959).

Нумерация субпопуляций 4–7 дана выше в тексте. Залитая звезда – первичное место происхождения (введения в культуру) *Triticum dicoccum*; незалитая звезда – вторичное или независимое от первого из *T. dicoccoides*.

еще не был способен целенаправленно создавать исходный материал для последующей селекции культивируемых им растений. Ответ на вопрос, «какие характерные признаки имели доместифицированные виды пшениц?» очевиден (табл. 2). Данные признаки были одними из решающих при доместикации большинства злаков, в том числе и пшениц. Однако у некоторых доместифицируемых видов они могут иметь не одинаковое значение (Komatsuda, Mano, 2002; Kosuge *et al.*, 2008). Кроме того, у части образцов возделываемых видов возможен возврат к «диким» признакам, например, к таким как ломкоколосость (Watanabe *et al.*, 2006). Очевидно, что многие характерные для культурных видов различия появились в результате интенсивной селекции (Matsuoka, 2011), следовательно, ключевые генетические изменения, связанные с характером контроля этих признаков, могут быть легко обнаружены. Представляет интерес изучение характера их генетического контроля. Принимая во внимание накопленные современной биологией 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. Появление форм растений с мутациями в нескольких генах одновременно – событие крайне маловероятное, поэтому для древнего земледельца, имевшего дело с незначительными объемами культивируемого материала, шансы получить такую форму были ничтожны.

В то же время известно, что основные признаки, по которым шла доместикация растений, контролируются олигогенно. Недавние молекулярно-генетические исследования показали, что регуляторы транскрипции действуют как переключатели между дискретными программами развития (Simons *et al.*, 2006) и являются главной причиной морфологических изменений у растений в ходе их эволюции. Это подтверждает точку зрения, согласно которой морфологические изменения у доместифицированных видов растений возникают в результате изменений регуляторных генов или в их кодирующих районах (Kellogg, 2004). Реже происходят значительные геномные реорганизации (Chantret *et al.*, 2005).

Некоторые авторы считают, что при доместикации в процесс отбора был одновременно включен целый комплекс хозяйственно важных признаков (Evans, 1993; Dubcovsky, Dvorak, 2007). У злаков к ним относятся неломкость колоса, крупнозерность, высокое отношение крахмала к отрубям и физиологические изменения, ведущие к увеличению урожайности с единицы площади и возрастанию продуктивности одного растения. Чуть позже к вышеперечисленным признакам добавились хлебопекарные качества и чувствительность к длине дня (фотопериоду). Однако такая селекция – это уже использование разных стратегий отбора и предмет другого исследования.

Таким образом, для разрешения старой проблемы «внезапного» появления специфических признаков при доместикации растений исследователи получают возможность исполь-

Таблица 2

Важнейшие признаки «доместикации» у пшениц, контролируемые олигогенно

Признак, гены	Вид	Источник литературы
Компактность колоса, <i>C</i>	Пшеница карликовая	Nilsson-Ehle, 1911
Округлозерность, <i>s</i>	Пшеница округлозерная	Sears, 1947
Голозерность, <i>q*</i>	Пшеницы	Faris, Gill, 2002
Ломкоколосость, <i>Q*</i>	То же	Kajanus, 1923
Твердозерность	Пшеница мягкая	Symes, 1965
Чувствительность к фотопериоду, <i>Ppd1-Ppd3</i>	Пшеница мягкая	Гончаров, 1987
Яровость–озимость, <i>Vrn-A1-Vrn-D1</i>	То же	Pugsley, 1971, 1972

* Дано современное обозначение символов генов. При этом доминантность–рецессивность признака приведена в соответствии с нашими новейшими данными (Гончаров, 20126).

зовать новые экспериментальные подходы. В последнее время они заняты поиском генов, «включенных» в неолитическую революцию (Doebley *et al.*, 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Происхождение возделываемых растений, как и domestикация животных, – традиционная глава эволюционной биологии, основными вопросами которой являются постулирование факторов и поиск места происхождения возделываемых растений и области (областей) их domestикации и введения в культуру. Местами введения в культуру возделываемых растений исследователи традиционно считают районы произрастания их диких сородичей, поэтому поиск предковых форм возделываемых растений исследователи ведут в этих районах.

Возможность введения в культуру пшениц была реализована в крайне ограниченном числе мест, большинство из которых приурочено к территории так называемого «Плодородного полумесяца», расположенного на пространстве от Малой Азии до ирано-иракского пограничья (гор Загроса) и от Палестины до Турецкого Закавказья (см. рис. 4). В то время как ячмень мог быть domestичирован на значительных пространствах азиатского континента.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично финансировалась по Программам Президиума РАН № 30.30 подпрограммы II «Живая природа» и проекту РФФИ 12-04-01099. Автор считает приятным долгом поблагодарить к.б.н. А.Г. Блинова, Е.Я. Кондратенко и К.А. Головнину (ИЦИГ СО РАН, г. Новосибирск) за сотрудничество и проф. П.М. Бородину за бесценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бонье Г. Растительный мир. М.: Типо-литография т-ва И.Н. Кушнерев, 1909. 321 с.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926. Т. 16. № 2. 248 с.
- Вавилов Н.И. Азия – источник видов // Раст. ресурсы. 1966. Т. II. Вып. 4. С. 577–580.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. Л.: ВИР, 1932. 356 с. (Приложение 52-е к Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции).
- Головнина К.А., Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Блинов А.Г. Филогения А геномов диких и возделываемых видов пшениц // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1540–1547.
- Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической чувствительности у мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюлл. ВНИИ растениеводства, 1987. Вып. 174. С. 7–11.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е., испр. и доп. Новосибирск: Изд-во Гео, 2012а. 523 с.
- Гончаров Н.П. Экспедиции Н.И. Вавилова // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2012б. Т. 16. № 3. С. 560–578.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, domestикация и эволюция пшениц // Информ. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 159–179.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 125–147.
- Гончаров Н.П., Сормачева И.Д. Доместикация пшениц // Природа. 2014. № 2. С. 45–53.
- Декандоль А. Место происхождения возделываемых растений. СПб.: Изд-во К. Риккера, 1885. 490 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. (Систематика, география, экология, происхождение, использование). 2-е изд. М.: Колос, 1964. 791 с.
- История древнего Востока. Зарождение древнейших классовых обществ и первые очаги рабовладельческой цивилизации. Ч. 1. Месопотамия. М.: Наука, 1983. 534 с.
- Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М.; Л.: ОГИЗ-ГИЗ с.-х. и колх. кооп. лит-ры, 1931. 240 с.
- Купцов А.И. Введение в географию культурных растений. М.: Наука, 1975. 296 с.
- Малинова Р., Малина Я. Прыжок в прошлое: эксперимент открывает тайны прошлого. М.: Мысль, 1988. 271 с.
- Мигушова Э.Ф. К вопросу о происхождении геномов пшеницы // Тр. по прикл. ботан. генет. и селекции. 1975. Т. 55. Вып. 3. С. 3–26.
- Рябогина Н.Е. Очаги культивирования злаков в древности на территории Западной Сибири по палеонтологическим данным // Информ. вестн. ВОГиС. 2006. Т. 10. № 3. С. 572–579.
- Семенов С.А. Происхождение земледелия. Л.: Наука, 1974. 318 с.
- Тойнби А.Дж. Исследование истории. Т. 1. СПб.: Изд-во СПб. ун-та; изд-во Олега Абышко, 2006. 408 с.
- Трапезов О.В. Доместикация как самое раннее интеллектуальное достижение человечества // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2013. Т. 17. № 4/2. С.
- Фляксбергер К.А. О вхождении пшеницы в культуру // Природа. 1929. № 11. С. 965–971.
- Шнирельман В.А. Возникновение производящего хозяйства: Очаги древнейшего земледелия. Изд. 2-е, доп. М.: Книжный дом ЛИБРОКОМ, 2012. 448 с. (Серия: Академия фундаментальных исследований: история).
- Ammerman A.J., Cavalli-Sforza L.L. The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe. Princeton:

- Princeton Univ. Press, 1984.
- 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.
- Dubcovsky J., Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication // *Science.* 2007. V. 316. P. 1862–1866.
- Evans L.T. *Crop Evolution, Adaptation, and Yield.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. 512 p.
- Faris J.D., Gill B.S. Genomic targeting and highresolution mapping of the domestication gene *Q* in wheat // *Genome.* 2002. V. 45. P. 706–718.
- 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.
- Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future // *Plant Syst. Evol.* 2011. V. 295. P. 1–11.
- 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. No. 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.
- Kamm A. Non-brittle types in a wild population of *Triticum dicoccoides* Körn in Israel // *Israel. J. Bot.* 1974. V. 23. P. 43–58.
- Kellogg E.A. Evolution of developmental traits // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2004. V. 7. P. 92–98.
- Kjellman F.R. Om Tschuktschernas Hushallväxter // A.F. Nordenskiöld. *Vega Expeditiones vetenskapliga iakttagelser.* Stockholm, 1882. S. 355–372.
- Komatsuda T., Mano Y. Molecular mapping of the intermediate spike-c (*int-c*) and non-brittle rachis 1 (*br1*) loci in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 105. P. 85–90.
- Kosterin O.E., Zaytseva O.O., Bogdanova V.S., Ambrose M. New data on three molecular markers from different cellular genomes in Mediterranean accessions reveal new insights into phylogeography of *Pisum sativum* L. subsp. *elatuis* (Beib.) Schmalh. // *Genet. Res. Crop Evol.* 2010. V. 57. P. 733–739.
- Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T. *et al.* Cytological and microsatellite mapping of the genes for spherical grain, compact spike and awn inhibition in durum wheat // *Euphytica.* 2008. V. 159. No. 3. P. 289–296.
- Lev-Yadun S., Gopher A., Abbo S. The cradle of agriculture // *Science.* 2000. V. 288. No. 5471. P. 1602–1603.
- 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. No. 6. P. 947–959.
- Matsuoka Y. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification // *Plant Cell Physiol.* 2011. V. 52. P. 750–764.
- 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: Instituto Spermantale 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) // *Neo-lithics.* 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.
- 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. No. 6. 84 s.
- Özkan H., Brandolini A., Pozzi C. *et al.* A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. No. 6. P. 1052–1060.
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring–winter habit of growth in wheat // *Austral. J. Agric. Res.* 1971. V. 22. P. 21–31.
- Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat // *Euphytica.* 1972. V. 21. P. 547–552.
- 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. No. 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.
- 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.
- Watanabe N., Fujii Y., Kato N. Microsatellite mapping of the genes for brittle rachis on homologous group 3 chromosomes in tetraploid and hexaploid wheats // *J. Appl. Genet.* 2006. V. 47. P. 93–98.