

Copyright © 2016 by Academic Publishing House *Researcher*

Published in the Russian Federation
Biogeosystem Technique
Has been issued since 2014.
ISSN: 2409-3386
E-ISSN: 2413-7316
Vol. 8, Is. 2, pp. 99-114, 2016

DOI: 10.13187/bgt.2016.8.99
www.ejournal19.com



Articles and Statements

UDC [575.22:575.21](#)

Sources of Grain Cultures Variability (Analytical Review)

Valery I. Glazko ^{a,*}, Tatiana T. Glazko ^b

^a Russian State Agrarian University – Moscow agricultural Academy (MTAA) named after K.A. Timiryazev, Russian Federation

^b Center of Experimental Embryology and reproductive biotechnologies, Russian Federation

Abstract

"Domestication genes" of grain and modern ideas of its evolution patterns were overviewed. The role of gene duplications, transpositions in the divergence of the genomes were discussed. On the example of the more "compact" genome of rice between genomes of grain crops, the most studied from a genetic point of view, the accumulated data on the close link between the resistance genes to abiotic and biotic environmental stress factors and key genes which control the developmental processes in plants were analyzed. The data about the high level of selective pressure in areas of localization of target genes of artificial selection, as well as participation in the variability of such areas transposon elements were presented. The relationship between exogenous and endogenous retroviruses, the origins of such blocks of regulatory elements, as microRNAs clusters, were discussed. The hypothesis of accelerated evolution of genes involved in the processes of domestication, based on the increased frequency of transposon integration in the actively transcribed genomic regions was supposed. The presence of correlations between integration of proviruses DNA and resistance to retroviral infections, as well as elevated frequencies of recombination in areas of high density of transposon localization was considered. Possible genetic mechanisms of domestication associated with increased frequency of retrovirus infection and provirus integration in host genomes in the actively transcribed genomic regions as sources on new genes and regulation elements were discussed.

Keywords: domestication, co-evolution, transposon elements, retrotransposons, miRNA.

1. Введение

Формирование аграрной цивилизации непосредственно зависело от доместикиции зерновых культур, которая прямо способствовала появлению оседлых аграрных сообществ. Осознание этого факта в конечном итоге привело к широкому поиску в геномах зерновых генов и геномных районов, которые могли бы быть прямой мишенью доместикиции и искусственного отбора. Одомашнивание важнейших видов животных и окультуривание

* Corresponding author

E-mail addresses: vigvalery@gmail.com (V.I. Glazko), tglazko@rambler.ru (T.T. Glazko)

растений произошли на границе мезолита и неолита. Принят термин “неолитическая хозяйственная революция”, отражающая переход человечества от присвоения продуктов природы, охоты и собирательства к их производству, т.е. к выращиванию и разведению идущих в пищу растений и животных. Этот период характеризовался возникновением земледелия и скотоводства. Словами Н.И. Вавилова, можно сказать, что земледелие превратилось в “основную индустрию человечества” (Vavilov, 1931; Vavilov, 1934). Известно, что из 200 тыс. видов высших растений успешно domesticiрованными оказались только 100 видов, причем два из них, рис и пшеница, на протяжении всей аграрной эволюции и до настоящего времени вносили основной вклад в продовольственное обеспечение растущей численности человека (Diamond, 2002).

2. Материалы

Исследованы закономерности эволюции геномов зерновых; показано их происхождение от общего предкового вида путем множественных циклов полиплоидизации, наименее полиплоидизированные виды среди однодольных – рис, среди двудольных – арабидопсис (Blanc, Wolfe, 2004). Показано, что вслед за полиплоидизацией в геномах происходили множественные утраты парных генов, их повторные дубликации, перемещение в новые группы сцепления (Paterson et al., 2005). Тем не менее, отдельные генные кластеры сохраняют свое единство у разных видов зерновых, например, блоки генов, определяющих устойчивость риса и ячменя по отношению к разным расам *Pyricularia grisea* (Chen et al., 2003). Обнаружено, что такие же процессы реорганизации генетического материала, которые выявлены в крупных сегментах хромосом, реализуются и на внутригеномном уровне (Langham et al., 2004).

Таким образом, к настоящему времени исследованы генетические основы сходства и отличий геномов видов зерновых. У многих сортов риса, кукурузы, пшеницы и других культур с помощью мутагенов улучшены такие количественные признаки, как: устойчивость к полеганию, раннеспелость, короткостебельность, зимостойкость, содержание белка в зерне. В целом в разных странах мира передано в производство более 500 сортов мутантного происхождения, а коллекция мутантов, индуцированных на 130 видах растений, насчитывает более 30 тыс. форм.

3. Обсуждение

Начиная с Чарльза Дарвина, зерновые культуры привлекали особое внимание в связи с исследованиями процессов эволюции (Vavilov, 1931; Vavilov, 1934). Зерновые позволяют выявлять не только механизмы эволюции ранних признаков доместикации – “синдром доместикации”, которые подхватывались в процессе формирования аграрной цивилизации (например, утрата механизма рассыпания семян, увеличение урожайности, потеря стадии покоя), но и существенное расхождение культур по признакам, возникающим при расхождении культур разных этносов, в том числе цвет зерен, их плотность, их окраска, вкусовые предпочтения. У кукурузы, зерновых, бобовых и некоторых других хорошо известен другой – признак доместикации – окультуривания. Это то, что семена и плоды намного крупнее, чем у диких родственников. Другой типичный признак культурных растений – “синдром доместикации”, не так очевиден, как предыдущие доместикационные признаки. Семена очень многих диких растений имеют период покоя – физиологический покой. Они не прорастают сразу после уборки. В процессе доместикации – окультуривания растений, напротив, искусственный отбор направлен был только на тех, которые после посева быстро и равномерно прорастали, и не имели периода покоя. Это большое достижение.

Другое отличие культурных растений от своих диких предков – “синдром доместикации”, они не содержат «горьких» веществ, которые являлись естественной защитой от вредителей. Пример этому – картофель. Известно более 160 дикорастущих видов, клубни которых содержат алкалоиды. Более 4000 лет тому назад индейцы на высокогорьях Перу обнаружили спонтанно появившиеся мутанты, которые оказались безалкалоидными, и от которых произошли наши современные сорта картофеля.

Изучение генов, прямо связанных с фенотипическим разнообразием у видов зерновых, позволяет проследивать происхождение и распространение специфических

признаков, маркеров доместикиации, отбираемых в течение всей работы с растениями. Более того, такие исследования позволяют непосредственно оценивать последствия для геномов искусственной селекции, проводимой человеком, включая выявление физических границ геномных областей, изменяемых под влиянием искусственного отбора в процессе доместикиации.

Доместикиация растений является уникальной моделью формообразования под влиянием искусственного отбора. "Эволюция волей человека" называл процесс доместикиации Н.И. Вавилов ([Vavilov, 1931](#); [Vavilov, 1934](#)). Изучение механизмов доместикиации могло бы внести существенный вклад в понимание процессов формообразования и, соответственно, в поиски дальнейших путей управления ими. Именно отбор преобразует индивидуальные уклонения в хозяйственно важные признаки, свойственные ценным сортам. Большинство других селекционных мероприятий направлено либо на увеличение материала для отбора – искусственный мутагенез, аутбридинг и т.д., либо на закрепление результатов отбора – инбридинг, клонирование и т.д. Ряд методов, таких как получение в производственных масштабах триплоидных или гетерозиготных семян, методов, которые с отбором связаны лишь косвенно, направлен на максимальное выражение результатов отбора, на непосредственное получение товарной продукции.

К настоящему времени установлено, что, например, у кукурузы и проса основные гены – мишени доместикиации – уже присутствовали в геномах предковых диких видов. В работах Н.И. Вавилова отмечалось, что одна и та же форма могла быть одновременно исходной для культурного и сорнякового вида. Сорняковые расы имеются у пшеницы, ячменя, ржи, риса, сорго, овса, кукурузы, моркови, свеклы, редиса, перца, картофеля, томата, подсолнечника, конопли, дыни и других культур. Причем поток генного материала может идти в обоих направлениях. Сорняковые расы являются возможными источниками биоразнообразия культурных растений, выполняя функцию "резервуара" генетического разнообразия соответствующего вида. При некоторых условиях они способствуют в результате переопыления, увеличению варибельности – гетерогенности сортов и популяций ([Vavilov, 1931](#); [Vavilov, 1934](#)).

Кукуруза принадлежит к основным сельскохозяйственным культурным растениям, входящим в источники питания человека и животных сельскохозяйственных видов. В умеренном климате выращивается в качестве фуражной культуры (на зерно или на силос). В Европейских странах, как и у других зерновых, в селекционной работе, прежде всего, учитываются характеристики урожайности, связанные с климатической толерантностью, устойчивостью к территории возделывания, к времени созревания. Устойчивость к вредителям в Европейских странах (мотылек кукурузный, кукурузный корневой жук) приобретает растущее значение в связи с сужением севооборотов. В связи с этим формируются новые направления в классической селекции на устойчивость. С использованием молекулярных методов получена геноинженерная кукуруза, в США возделываются в основном трансгенные сорта, в других странах пока наблюдаются ограничения на трансгенные сорта. В основном, используются традиционные селекционные методы. Кукуруза – классический объект селекционных исследований у перекрестно опыляемых растений и особенно в области получения гибридов, так как благодаря строению цветка можно получать большие площади стерильных посевов (с удалением метелок вручную, или механизированно, имеются сорта также и на основе ЦМС). В развитых странах возделывают исключительно гибриды, в развивающихся странах под ними занята только половина площадей. У кукурузы имеются полигенные системы, включающие гены *ae1*, *bt2* и *su1*, участвующие в путях биосинтеза крахмала, которые находятся под прямым давлением отбора, связанного со специфическими кулинарными свойствами конечного продукта (приготовление тортилы) в процессе ранней доместикиации кукурузы в Мексике.

В качестве примера высокой скорости совершенствования культурного растения хорошо известна недавняя эволюция сахарной свёклы. Производство сахара во всем мире основано в основном на двух культурах: сахарная свёкла и сахарный тростник. Свёкла является самым молодым окультуренным растением, и поэтому история её происхождения хорошо документирована. Толчком для селекции и возделывания сахарной свёклы (*Beta*

vulgaris) был возникший недостаток сахарного тростника в XVIII веке. Сахарный тростник относится к семейству Gramineae (Злаковые), и тесно связан соответственно с зерновыми культурами. Сахарная свёкла относится к семейству Chenopodiaceae (Маревые, Лебедовые), а вид *Beta vulgaris* объединяет наряду с сахарной свеклой также кормовую свёклу, мангольд или листовую свёклу и столовую свеклу. С исторической точки зрения производство сахара из сахарного тростника старше. Сахарная свекла только в последние столетия интенсивно используется для получения сахара. Этот успех является результатом селекционного отбора человеком. В бывшем СССР были созданы сорта триплоидной сахарной свеклы. Триплоиды стерильны, поэтому в производстве применяют семена, полученные на селекционных станциях при скрещивании диплоидов с тетраплоидами, однако полученные таким путем семенники односемянны, что резко сокращает затраты труда на прорывание посевов свеклы, а корни триплоидных растений крупнее, чем у диплоидных, сахаристость их примерно такая же. Тетраплоиды дают увеличенные корнеплоды, но со сниженным процентом сахара, поэтому экономически они невыгодны, тогда как корнеплоды триплоидов, хотя и меньшие, чем у тетраплоидных растений, не дают снижения процента сахара по сравнению с диплоидами.

Рис (*Oryza sativa*) является одной из старейших культур среди domesticiрованных зерновых. Археологические данные свидетельствуют о том, что его разводили уже в период неолита азиатские фермеры 11,000 лет назад (Mannion, 1999). Геном риса представляет особый интерес, поскольку принадлежит к семейству злаковых с наименьшим среди них размером генома (рис – 440 Мега пар оснований – М.п.о.; кукуруза – 2500 М.п.о.; овес – 4900 М.п.о.). Благодаря этому в современной генетике зерновых геном риса рассматривается как «эталонный» геном, исследования которого позволяют получать важную информацию об основных чертах организации и эволюции геномов зерновых (Paterson et al., 2005).

Традиционно выделяют три группы сортов или подвидов у вида *O. sativa*: сорта *indica*, типичные для Индийского субконтинента; группа сортов *tropical japonica (javanica)*, более общая для юго-восточной Азии и южного Китая; и группа сортов *temperate japonica*, которые преобладают в северо-восточной Азии (Garris et al., 2005; Glazmann, 1987; Khush, 1997). Имеется ряд генетически отличных дополнительных групп сортов, включая сорта *aromatic* Индийского субконтинента (например, basmati) и *aus* сорта Бангладеш и западной Бенгалии (Khush, 1997). Рис был domesticiрован из форм дикого вида *Oryza rufipogon*, и накапливаются доказательства того, что группы сортов *indica* и *japonica* возникли благодаря двум независимым событиям domestикации (Garris et al., 2005; Khush, 1997). В то же время, анализ генетических взаимоотношений между этими формами на основании оценок полиморфизма микросателлитных локусов свидетельствует о тесных генетических взаимосвязях между ними (Gao, Innan, 2008). *Temperate japonica* сорта, как предполагается, возникли уже в последующем из сортов *tropical japonicas*, при распространении риса на север Азии, после domestикации риса в Южной Азии (Garris et al., 2005; Khush, 1997).

Выделяют две формы одомашненного риса, *Oryza sativa*, или азиатский рис и *Oryza glaberrima*, африканский рис; предполагается, что они имеют уникальные истории domestикации (Gao, Innan, 2008). Фенотипические черты, приобретенные рисом в процессе окультуривания, отчетливо видны при сравнении культурных форм с близкородственными дикими видами. Род *Oryza* включает 21 дикий вид и подразделяется на четыре комплекса видов: *O. sativa*, *O. officialis*, *O. ridelyi* и *O. granulata*. Все члены рода *Oryza* в кариотипах имеют одинаковое число хромосом $n = 12$, в пределах каждого комплекса наблюдаются межвидовые скрещивания, но никогда – между видами, принадлежащими к разным комплексам. Комплекс *O. sativa* включает две окультуренные формы *O. sativa* и *O. glaberrima*, и пять или шесть диких видов: *O. rufipogon*, *O. nivara* (последний некоторыми исследователями рассматривается как экотип *O. rufipogon*), *O. barthii*, *O. longistaminata*, *O. meridionalis* и *O. glumaepatula*. *Oryza sativa* типичен для Азии, *O. glaberrima* преимущественно выращивается в Западной Африке. Из диких видов наиболее широкий ареал характерен для *Oryza rufipogon*; *Oryza barthii* и *O. longistaminata* являются африканскими видами; *Oryza meridionalis* распространен в Австралии, и *O. glumaepatula* произрастает в Центральной и Южной Америке. Предполагается, что

предковым видом для африканских культурных сортов риса был *O. Barthii*, а для индийских и японских сортов – *O. Rufipogon* (Gao, Innan, 2008). Для риса характерна линейная селекция, селекция гибридов, он относительно строгий самоопылитель. Гибриды создаются на основе ЦМС и имеют растущее и преобладающее значение в Китае. Генная инженерия используется для улучшения признаков, влияющих на качество приготовляемого продукта (золотой рис).

Характеристики доместикиации риса включают ряд признаков, в частности, уменьшение осыпаемости зерен при их созревании, синхронизация созревания семени, сокращение общего числа побегов, увеличение их вертикального расположения и длины, уменьшение окрашенности и длины ости (Izawa, 2008). Выделено две нуклеотидные последовательности, полиморфизм которых был тесно связан с осыпаемостью зерен риса при их созревании, обозначенные как *sh4* и *qSH1* (Izawa, 2008). Обнаружена функциональная нуклеотидная замена, приводящая к замене аминокислоты лицина на аспарагин, в последовательности *sh4* в первом экзоне гена, получившего название *Mub3* и, предположительно, являющимся фактором регуляции транскрипции.

Анализ нуклеотидной последовательности длиной в ~ 50 тысяч пар оснований (т.п.о.), окружающей *sh4*, у индийских и японских сортов риса показал, что по сравнению с другими участками хромосомы 4 риса, в которой локализован этот район, уровень полиморфизма примерно в десять раз ниже, что свидетельствует о высокой интенсивности отбора, направленного на сохранение этой мутации (Izawa, 2008). Предполагается, что присутствие этого аллеля у всех исследованных сортов риса двух разных культурных форм свидетельствует об их общем происхождении. В то же время, необходимо подчеркнуть, что селекция против осыпаемости зерен должна была бы быть одним из первых направлений искусственного отбора при окультуривании риса. Мутация в последовательности *qSH1* также ассоциирована с уменьшением выраженности осыпаемости зерен у риса, ее частота встречаемости оказалась существенно выше у индийских сортов по сравнению с японскими (Izawa, 2008).

Еще один признак, который длительно подвергался у риса искусственному отбору – это белозерность. Как правило, примитивные сорта большинства культурных зерновых характеризуются краснозерностью. Выявлено два локуса, определяющих окраску перикарпа и зерен у риса: *Rc* (коричневый перикарп и зерно) и *Rd* (красный перикарп и зерно). Их одновременное присутствие дает красную окраску. *Rc* картирован на хромосоме 7, *Rd* – на хромосоме 1. Обнаруживается тесное генетическое сцепление с ними последовательностей транспозирующихся элементов (транспозонов) (Sweeney et al., 2006). В локусе *Rc* делеция длиной в 14 пар нуклеотидов в шестом экзоне нарушает его функцию регуляции биосинтеза антоцианов, что приводит к белой окраске перикарпа риса (Sweeney et al., 2006).

Поиск «генов доместикиации», таких, как *sh4*, одинаковые аллели которых, связанные с направлением искусственного отбора, обнаруживаются у всех культурных форм риса, может помочь реконструировать последовательные этапы и механизмы доместикиации. Быстрое развитие методов картирования генов и анализа генов функциональные и популяционные генетические исследования генов доместикиации будут играть все более и более важную роль в понимании истории и генетических механизмов окультуривания и распространения сортов растений. Это, в свою очередь, позволит более эффективно использовать природные ресурсы для усовершенствования сортов растений и разрабатывать новые методы доместикиации.

Для генома риса построена карта локализации главных генов количественных признаков (Quantity Trait locus – QTL) для 7-ми биометрических характеристик урожайности: высота растения (см); период фазы колошения (дней); количество метелок на растение (шт); количество колосков в метелке; количество зерен в колосе; масса одного (или тысячи) зерна (г) урожай зерен на одно растение (г) (You e al., 2006). Найдены сегменты хромосом, в которых локализованы QTL устойчивости проростков риса к засолению, локализация генов – длинные плечи хромосом 1 и 3 риса (Lee et al., 2006). Создана карта локализации главных QTL устойчивости к дефициту воды (толерантности и уменьшению потерь) у риса: отдельно картированы гены, ассоциированные со способностью надпочвенной части растений сохранять влагу, и корневой системы – ее

накапливать (Lee et al., 2006). Описана область локализации QTL устойчивости риса к затоплению. Выявлен основной ген, обуславливающий такую устойчивость. Показано увеличение транскрипции этого гена (Sub1A) при затоплении у толерантного сорта, а также увеличение транскрипции такого фермента, как алкогольдегидрогеназы (Adh1) (Harushima et al., 1998; Kenong et al., 2006).

В геноме риса картировано около 25-ти генов резистентности (R) к пирикулярриозу, большинство из которых аллельны или тесно сцеплены. Например, 5 R генов идентифицированы как Pi-k локус на хромосоме 11. Pi-ta и Pi-ta2 аллельны или тесно сцеплены в периферической области хромосомы 12. Pi5(t) и Pi3(t) локализованы в этой же области на хромосоме 5.

Выявлен Pi9 ген, обеспечивающий широкую устойчивость к пирикулярриозу (устойчив к 43-м изолятам *M. grisea* из 13-ти стран) у линии риса indica 75-1-127; он был интродуцирован от дикого вида *Oryza minuta*, локализован в хромосоме 6 риса. Секвенирование области в 76 т.п.о. позволило выявить 6 tandemно расположенных R генов. Анализ мутантов с делециями по Pi9 локусу показал, что в формировании широкой устойчивости принимают участие гены Nbs2-Pi9 и Nbs3-Pi9 (Qu et al., 2006; Wisser et al., 2005).

Совмещение карт QTL по устойчивости риса к различным заболеваниям (количественная устойчивость к заболеваниям – quantitative disease resistance, QDR) и локализации генов, прямо участвующих в ответе растений на контакты с патогенами (качественные гены резистентности, R, или аналоги генов резистентности, resistance gene analogs – RGA), позволило выявить сегменты хромосом с повышенной плотностью локализации таких генов (Wisser et al., 2005).

Сегменты, в которых локализуются гены, идентифицируемые как главные в отношении резистентности к болезням (QTL, $n = 94$) найдены в каждой из 12-ти хромосом риса; они покрывают 54 % всего генома риса со средней длиной 14 сМ. Показано (Wisser et al., 2005), что в сегментах хромосом, в которых локализуются QTL резистентности у риса, статистически достоверно «перепредставлены» (встречаются чаще, чем в других областях генома) гены 4-х семейств: митохондриальный фактор терминации транскрипции (95 % QTL); (2) глутатион S-трансфераза С домен (87.2 % QTL) и глутатион S-трансфераза, N домен (85.4 % QTL); (3) UDP-глюкозил трансфераза (80.4 % QTL); (4) пептидазы S8 и S53 (90.5 % QTL). Необходимо подчеркнуть, что для генов семейств глутатион S-трансферазы и глюкозил трансферазы давно и хорошо известна их важная роль в биохимических путях антиоксидантных систем для всех эукариот, как растений, так и животных. То есть, для сегментов хромосом, ассоциированных с устойчивостью к заболеваниям у риса, типична повышенная частота локализации генов, продукты которых являются ключевыми ферментами универсальных антиоксидантных систем. **Оказалось также, что ключевые гены устойчивости к биотическим и абиотическим факторам стресса совпадают или тесно связаны с ключевыми генами развития у растения риса (Cooper et al., 2003).**

В наших исследованиях рассмотрена дифференциация между сортами риса по ряду локусов, кодирующих ферменты с известной биохимической функцией и хромосомной локализацией (Гончарова и др., 2007): 1) ферменты метаболизма экзогенных субстратов – эстеразы (EST), щелочные фосфатазы (ACP); 2) внутриклеточной энергетики – малик энзим (ME, шунт между гликолизом и циклом Кребса); 3) синтеза нуклеозид трифосфатов – пурииннуклеозидфосфорилаза (PN).

Обнаружена сорт-специфичность генной экспрессии ряда систем в разных органах проростков, а также ассоциации генотипов с некоторыми хозяйственно ценными признаками, в частности, с устойчивостью к засоленности и к загущению, у 27 исследованных сортов риса. Было обнаружено также, что на генетических картах локализация эстераз, с которыми ассоциирована устойчивость к засолению по нашим данным, совпадает с флангами QTL такой устойчивости, локализованными в 1 и 3 хромосомах риса (Гончарова и др., 2007).

Большинство количественных признаков имеют генотипические варианты, превращающие их в моногенные признаки – например, «ген зеленой революции» – ген

полукарликовости, мутация у риса *sd-1* – мутация в ключевом гене синтеза гиббереллиновой кислоты – гибберелин 20-оксидазе (Nagano et al., 2005).

К примерам генов, ассоциированных с качеством конечной продукции риса, относятся следующие.

1) Краснозерность риса. Выявлено два локуса, определяющих окраску перикарпа и зерен у риса: Rc (коричневый перикарп и зерно) и Rd (красный перикарп и зерно). Их одновременное присутствие дает красную окраску. Rc картирован на хромосоме 7, Rd – на хромосоме 1. Обнаруживается тесное генетическое сцепление с ними последовательностей транспозирующихся элементов (транспозонов) (Sweeney et al., 2006).

2) Относительное количество амилозы. Этот показатель в зернах риса является признаком, который непосредственно контролировался искусственным отбором на улучшенные диетические свойства риса, связанные с уменьшением ее содержания (мутация *Waxy* гена GBSS, кодирующего синтазу амилозы). Мутация ошибки сплайсинга в 1-интроне гена *Waxy* (синтаза амилозы GBSS) приводит к отсутствию амилозы в глютинозных («липких») сортах риса. Эта мутация преобладает в сортах риса *temperate japonica*, но редко или полностью отсутствует в сортах риса *tropical japonica*, *indica*, *aus*, и *aromatic* (Dian et al., 2004; Olsen et al., 2006).

Уровень и состав крахмала в зернах были непосредственной мишенью искусственного отбора для многих зерновых, как в процессе domestikации, так и межсортовой дифференциации в связи с особенностями агроэкологических и культурных ниш обитания популяций человека. Отбор на характеристики крахмала в зернах был успешен.

Крахмал – главный компонент семян зерновых культур, и его качество являлось мишенью отбора как в процессе domestikации риса, так и других в последующем искусственном сортообразовании. Сорта риса широко варьируют по относительной пропорции содержания двух типов крахмала эндосперма: неразветвленная амилоза (0–30 %), и разветвленный крахмал амилопектин (70–100 %). Сорта риса с высоким уровнем амилозы (~20–30 %) при приготовлении образуют дискретные, неслипающиеся зерна, тогда как сорта с низким содержанием амилозы при приготовлении дают легко слипающиеся зерна. Высокие уровни амилозы типичны для большинства южных и юго-восточных сортов, принадлежащих к группам сортов *indica* и *tropical japonica*; высокий уровень амилозы характерен также для дикого предкового вида, *O. Rufipogon*.

Низкий уровень амилозы (~10–20 %) более типичен для сортов северо-восточной Азии, где предпочитают более слипающиеся зерна при приготовлении риса, что характерно для группы сортов *temperate japonica*, преобладающей в этом регионе. Сорта, у которых в эндоспермах наблюдаются только следовые количества амилозы (<1 %) известны как глютинозные (sticky – липкий) рис; такие сорта предпочитают в Лаосе и Северном Тайланде и они широко используются при приготовлении праздничных кушаний и десертов по всей Азии.

Очевидно, что количество и качество крахмала в зерне риса зависит не только от путей его биосинтеза, но и от ферментов его деградации. К ключевым ферментам деградации крахмала у высших растений относятся амилазы. Обнаружены выраженные отличия в предпочтительной экспрессии разных локусов амилаз у глютинозных и неглютинозных сортов риса – у глютинозных, в основном, экспрессируется бета-амилаза, у неглютинозных – альфа-амилаза. Описаны ингибиторы амилаз, общие для всех зерновых, экспрессия которых наблюдается только в зернах. Не вызывает сомнений, что перечисленные выше ферменты синтеза крахмала, его деградации и ингибирования деградации в зернах могут быть прямыми мишенями искусственного отбора.

У высших растений идентифицировано 5 подсемейств синтаз крахмала, включая синтазу, связанную с гранулами крахмала (granule-bound starch synthase, GBSS), синтазу крахмала I (SSI), синтазу крахмала II (SSII), синтазу крахмала III (SSIII), и синтазу крахмала IV (SSIV). GBSS существенна для синтеза амилозы и находится в связанном с гранулами крахмала состоянии. SSI, SSII, SSIII и SSIV (обозначенная у двудольных как SSV) ответственны за удлинение цепей амилопектина и распределены между гранулярной и растворимой фракциями. Каждый класс SS генов играет специфическую роль в синтезе амилопектинов. Анализ мутантного риса с инсерцией ретротранспозона в ген, кодирующий SSI, показал, что этот фермент ответственен за синтез коротких цепей. SSII определяет

синтез промежуточных по длине цепей. Мутация, блокирующая активность SSIII известна у кукурузы как *du1* и антисмысловое подавление SSIII описано у картофеля. При этом подавлялся синтез длинных цепей амилопектина. Эти 5 подсемейств синтазы крахмала имеют очень древнее происхождение, начиная от сохранения их ортологов у *Chlamydomonas* до одно- и двудольных. Два гена GBSS, и два класса SSII функционально дивергировали; один вариант экспрессируется в зернах, а второй – в других тканях. В общей сложности у риса описано 10 генов, кодирующих синтазы крахмала: один – SSI, три – SSII и по два для каждой из SSIII, IV и GBSS.

У риса происхождение глютинозного фенотипа (<1% амилозы), обусловлено было предпочтением «липкого» риса людьми юго-восточной Азии, которые таким образом отбирали сорта с мутацией по гену *Wx* с нарушенным синтезом фермента синтазы. Большинство сортов северо-восточной Азии принадлежит к группе *temperate japonica*, их наибольшая часть характеризуется сниженным уровнем амилозы по сравнению с группами сортов *indica* и *tropical japonica*. Показано, что сорта с низким, или умеренным содержанием амилозы могут возникать под влиянием подавления мутации дефекта сплайсинга гена *Wx*, которая контролируется рядом генов-модификаторов, включая ген *Dull*. Мутация сплайсинга в гене *Wx* играла ключевую роль в эволюции неглютинозных сортов группы *temperate japonica* так же как и глютинозных сортов риса. Отбор по мутации сплайсинга локуса *Wx* оказал существенное влияние на весь район его локализации, что привело: (1) к уменьшению нуклеотидной изменчивости в районе около ~250 kb, (2) выраженному неравновесию по сцеплению нуклеотидных замен в этом районе с желательной мутацией, и (3) снижению полиморфизма в области генома, окружающей локус *Wx*. Высокие значения коэффициента селекции в этой области могут быть прямо связаны с высокой оценкой кулинарных свойств и культурными привычками использования «липкого» риса этносов северо-восточной Азии. Такой рис, в частности, облегчает традиционные для этих культур манипуляции с зернами риса в процессе еды.

Оценка селективного давления на локус *Wx* у риса оказывается сходной с наблюдаемой у перекрестников вида *Zea mays* по генам *tb1* и *Y1*, несмотря на то, что у самоопылителя риса можно было бы ожидать большие значения неравновесия по сцеплению в связи с менее высокими рекомбинационными процессами. Несмотря на сходное давление отбора на гены, вовлекаемые в доместикацию у кукурузы и риса, эти два вида совершенно по разному отвечают на него, в связи с особенностями организации их геномов. У кукурузы низкая плотность локализации структурных генов ограничивает эффекты отбора «путешествия автостопом» и задевает только небольшое количество тесно сцепленных генов. Например, не обнаружено белок-кодирующих генов (за исключением найденных в последовательностях транспозонных инсерций), которые бы изменялись в связи с отбором по локусу *tb1*. В отличие от этого, у риса выявлено снижение нуклеотидной изменчивости по крайней мере по 39 структурным генам в районе локализации *Wx* локуса в результате генетического «путешествия автостопом». То есть, высокая плотность локализации структурных генов у риса приводит к уменьшению генетической изменчивости у достаточно большого количества структурных генов. Из этого следует, что «селективная интерференция», при которой эволюционный ответ на селекцию по данному локусу снижается в связи с направленной в противоположном направлении селекцией по сцепленным генам — может быть существенно более выражена именно у риса, по сравнению с другими зерновыми. В случае риса коэффициент селекции нуклеотидных замен рассчитывался путем оценки отличий по частотам встречаемости нуклеотидных замен в последовательностях, окружающих мутацию *Waxy*, у сортов риса с этой мутацией и без нее (Olsen et al., 2006).

Высокие значения коэффициента селекции нуклеотидных замен в этой области могут быть прямо связаны с отбором по кулинарным свойствам конечной продукции и культурными привычками использования «липкого» риса этносов северо-восточной Азии. Такой рис, в частности, облегчает традиционные для этих культур манипуляции с зернами риса в процессе еды (ко-эволюция с этносами человека).

У кукурузы полигенные системы, включающие гены *ae1*, *bt2* и *su1*, участвующие в путях биосинтеза крахмала, находятся под прямым давлением отбора, связанного со специфическими кулинарными свойствами конечного продукта (приготовление тортильлы)

в процессе ранней доместикации кукурузы в Мексике (Olsen et al., 2006). Оценки селективного давления на нуклеотидные замены у кукурузы и риса по районам локализации генов, ко-эволюционирующих с человеком, оказались существенно выше, чем самый высокий коэффициент селекции, известный к настоящему времени, в природной системе — отбор на устойчивость к химиопрепаратам у малярийного плазмодия, *Plasmodium falciparum* (на порядок) (Olsen et al., 2006).

Подобный факт ко-эволюции генофондов сельскохозяйственных видов с генофондами популяций человека был обнаружен не только у культурных растений зерновых (рис, кукуруза), но и между генофондом крупного рогатого скота и человеком. Обнаружено, что по 6-ти локусам, кодирующим белки молока, наибольшая частота встречаемости аллелей, ассоциированных с высокой молочной продуктивностью, наблюдается в северо-европейском регионе, в котором у популяций людей наиболее высока частота встречаемости варианта лактазы (фермент, переваривающий лактозу) с высокой активностью. Отмечается также, что именно в этом регионе исторически зародилось молочное скотоводство в позднем неолите (Beja-Pereira et al., 2003).

Взаимосвязь между генетической структурой популяций человека и сельскохозяйственных животных обнаруживается при анализе ряда инфекционных заболеваний (“болезни толпы”), Показано, что они эволюционировали от сходных заболеваний доместичированных животных, с которыми люди начали вступать в тесный контакт примерно 10 тыс. лет назад (Diamond, 2002).

К настоящему времени постепенно начинают накапливаться данные, позволяющие оценивать механизмы, лежащие в основе изменчивости генов — мишеней искусственного отбора и ко-эволюции культурных растений с генофондами человека. Так, мутация по гену GBSS1 (глиутинозные сорта риса) возникла благодаря независимым множественным транспозициям с последующими повторными транспозициями и делециями частей транспозонов (Kawase, 2005; Nagano et al., 2002). Транспозоны формируют кластеры, в зоне которых увеличена частота рекомбинаций, дупликаций и внутригенный полиморфизм — пример — геном *Magnaporthe oryzae* (Thon et al., 2006). Показано, что чаще всего транспозирующиеся элементы локализуются в областях активно транскрибирующихся генов (Kunii et al., 2004). Транспозирующиеся элементы приобретают и практический аспект применения. Так, выделение транспозонов растений, сходных с Р-элементами дрозофилы, предлагается использовать в качестве универсальных векторов для введения нужных генов в геном растений. Одна из таких систем, явно заслуживающая развития, это классическая Ac (Ds) система кукурузы. Геном кукурузы содержит и другие, очевидно сходные с транспозонами, мобильные элементы. Один из них, называемый мутатором Робертсона (Mu), может оказаться перспективным вектором. В настоящее время известно, что он имеет длину всего 1,5 т.п.н. и содержит на концах обращенные повторы длиной 200 нуклеотидных пар.

Среди известных к настоящему времени трех семейств коротких диспергированных повторов у растений р-SINE 1, SINE 2, SINE 3 — первый, р-SINE 1 — был выявлен в локусе *Wx* у *Oryza sativa*. Показано, что р-SINE2 возник у предкового вида с геномами AA, BB, CC, DD и EE, как и р-SINE1, тогда как р-SINE3 возник у предковых зерновых видов с геномом AA. Нуклеотидные последовательности членов семейства р-SINE1 оказались существенно более дивергировавшими, чем р-SINE2 или р-SINE3, что позволяет предполагать появление р-SINE3 в период доместикации, формирования самого вида *Oryza sativa* (около 11-ти тысяч лет назад) (Xu et al., 2005). Создана карта локализации коротких диспергированных повторов на 12-ти хромосомах риса. Опубликована карта 12-ти хромосом риса, совмещающая данные по картированию семейств транспозирующихся элементов и микросателлитных локусов (Kwon et al., 2006).

В последние годы особое значение приобретают исследования, связывающие распространение ретротранспозонов с появлением в геномах растений таких регуляторных элементов, как семейства микроРНК. Сопоставление сохранности микроРНК и белок-кодирующих генов позволило выделить консервативные кластеры микроРНК, и их сбалансированную связь с изменением копияности некоторых структурных генов (Abrouk et al., 2012).

Ретротранспозоны, как правило, занимают значительную часть генома эукариот.

Их транспозиции могут приводить к нестабильности генома или генным мутациям, которые вредны или даже губительны для хозяина. Но они также способствуют эволюции генома во многих аспектах. Обнаружено, что значительное число ранее аннотированных микроРНК являются идентичными или гомологичными участкам ретротранспозонов. Так, например, в геноме риса 80% микро РНК являются участками ретротранспозонов, 10 % кластеров микроРНК сами являются ретротранспозонами и 9 % – участками ДНК транспозонов (Li et al., 2011). Мишени микроРНК свидетельствуют о том, что в процессах транспозиций формируются новые гены, приобретающие клеточные функции в процессе эволюции. Интересно, что большинство из вставок микроРНК находятся на границах между кодирующей и некодирующей последовательностями. В общем, представленные в этой работе данные свидетельствуют о том, что ретротранспозоны в областях, богатых структурными генами, могут формировать кластеры в некодирующих участках, которые со временем могут превращаться в гены микроРНК или быть интегрированными в белок-кодирующие последовательности, формируя потенциальные мишени действия микроРНК в 'умеренном' режиме. Таким образом, транспозоны могут поставлять ресурсы для эволюции кластеров микроРНК – мишени их действия в геномах растений. Оказалось также, что в геномах растений, так же как и животных, присутствуют участки гомологии к ретротранспозонам, впервые выявленных и описанных у представителей других царств (Glazko et al., 2015). По-видимому, такое пересечение свидетельствует о более мощных горизонтальных генетических потоках, чем это принято предполагать, создаваемых ретровирусами. В общем, ретротранспозоны, во всяком случае, эндогенные ретровирусы, являются прямыми потомками экзогенных ретровирусов и последовательно делятся на классы в соответствие с теми ретровирусами, от которых они происходят (Llorens et al., 2009).

4. Заключение

Участие транспозирующихся элементов в дивергенции геномов близкородственных domesticiрованных и диких видов могло бы позволить объяснить некоторые накопленные эмпирические данные. В частности, относительно повышенную скорость эволюции ряда генетических элементов в геномах domesticiрованных видов, а также наши ранее полученные данные о более высокой частоте встречаемости в геномах domesticiрованных видов растений и животных коротких фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами, по сравнению с близкородственными дикими формами (Glazko et al., 2015). Анализ накопленных данных об участии транспозирующих элементов в эволюции дублированных генов, их локализации в районы генома с активной транскрипцией, корреляции между количеством встроенных провирусных транспозирующих элементов и устойчивостью сортов риса к ретровирусным инфекциям (Glazko et al., 2015), позволяет предложить следующую схему механизмов ускоренной эволюции в геномах domesticiрованных видов районов – мишеней искусственного отбора.

Можно ожидать, что расширение ареала, вслед за путями миграции человека, увеличивало количество контактов domesticiрованных видов с новыми вариантами ретровирусных инфекций и, таким образом, способствовало появлению в их геномах новых транспозирующихся элементов, а также блоков регуляторных элементов, в частности, кластеров микроРНК. С одной стороны, такие последовательности сохранялись в результате естественного отбора, поскольку они препятствовали повторным заражениям (Glazko et al., 2015), а с другой – увеличивали генетическую изменчивость в районах их интеграции в геном (инсерционный мутагенез, рекомбинационные процессы), что могло приводить к появлению новых мутаций, существенных для искусственного отбора. Участие транспозирующихся элементов в дивергенции геномов близкородственных domesticiрованных и диких видов могло бы позволить объяснить возникновение мутаций, распространяемых в процессе окультуривания растений.

Изложенные представления значимы с точки зрения развития биогеосистемотехники, которая дает принципиально новые возможности управлять органогенезом и расширять ареал сельскохозяйственных растений, проводить domestикацию новых видов (Glazko, Sister, 2016; Kalinichenko, 2016; Kalinitchenko et al., 2016).

Литература

- Гончарова и др., 2007 – Гончарова Ю.К., Иванов А.Н., Князева К.В., Глазко В.И. Эстеразные спектры и адаптивная пластичность сортов риса // Доклады РАСХН, 2007. №1, С. 3–4.
- Abrouk et al., 2012 – Abrouk M., Zhang R., Murat F., Li A., Pont C., Mao L., Salse J. (2012). Grass MicroRNA Gene Paleohistory Unveils New Insights into Gene Dosage Balance in Subgenome Partitioning after Whole-Genome Duplication. *the Plant Cell*, May; 24(5):1776–92, doi:10.1105/tpc.112.095752
- Beja-Pereira et al., 2003 – Beja-Pereira A., Luikart G., England P.R., Bradley D.G., Jann O.C., Bertorelle G., Chamberlain A.T., Nunes T.P., Metodiev S., Ferrand N., Erhardt G. (2003). Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature Genetics*, Dec;35(4):311–3, doi:10.1038/ng1263
- Blanc, Wolfe, 2004 – Blanc C., Wolfe K.H. (2004). Widespread Paleopolyploidy in Model Plant Species Inferred from Age Distributions of Duplicate Genes. *the Plant Cell*, Vol. 16, No 7, pp. 1667–1678.
- Chen et al., 2003 – Chen H., Wang S., Xing Y., Xu C., Hayes P.M., Zhang Q. (2003). Comparative analyses of genomic locations and race specificities of loci for quantitative resistance to *Pyricularia grisea* in rice and barley. *PNAS*, Vol. 100, № 5. pp. 2544–2549.
- Cooper et al., 2003 – Cooper B., Clarke J.D., Budworth P., Kreps J., Hutchison D., Park S., Guimil S., Dunn M., Luginbühl P., Ellero C., Goff S.A., Glazebrook J. (2003). A network of rice genes associated with stress response and seed development. *PNAS*, Vol. 100, No 8, pp. 4945–4950.
- Diamond, 2002 – Diamond J. (2002) Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, Vol. 418, pp. 700–707.
- Dian et al., 2004 – Dian W., Jiang H., Wu P (2004) Evolution and expression analysis of starch synthase III and IV in rice. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 56, No 412, pp. 623–632.
- Gao, Innan, 2008 – Gao Li-zhi, Innan H. (2008). Nonindependent Domestication of the Two Rice Subspecies, *Oryza sativa* ssp. *indica* and ssp. *japonica*, Demonstrated by Multilocus Microsatellites. *Genetics*, Vol. 179, pp. 965–976, doi:10.1534/genetics.106.068072
- Garris et al., 2005 – Garris A.J., Tai T.H., Coburn J., Kresovich S., McCouch S. (2005). Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics*, Vol. 169, No 3, pp. 1631–1638, doi:10.1534/genetics.104.035642
- Glazko et al., 2015 – Glazko V., Zybailov B., Glazko T. (2015). Asking the Right Question about the Genetic Basis of Domestication: What is the Source of Genetic Diversity of Domesticated Species? *Adv Genet Eng*, 4:125, doi:10.4172/2169-0111.1000125
- Glazko et al., 2015 – Glazko V.I. Elkina M.A., Glazko T.T. (2015). Genomic Scanning Using the Retrotransposon Fragments as "Anchors", in Animals and Plants. *Biogeosystem Technique*, Vol. 6, Iss. 4, pp. 363–373. doi:10.13187/bgt.2015.6.363
- Glazko, Sister, 2016 – Glazko VI, Sister VG (2016). Biogeosystem technique as a method to attenuate the conflict between bio-, agri- and techno- spheres. *ISJ Theoretical & Applied Science*. No 04(36): 46–68. SOI:<http://s-o-i.org/1.1/TAS-04-36-9>, doi:<http://dx.doi.org/10.15863/TAS.2016.04.36.9>
- Glazmann, 1987 – Glazmann J.C. (1987). Isozymes and Classification of Asian Rice Varieties. *Theor. Appl. Genet*, Vol. 74, pp. 21–30.
- Harushima et al., 1998 – Harushima Y, M Yano, A Shomura, M Sato, T Shimano, Y Kuboki, T Yamamoto, S Y Lin, B A Antonio, A Parco, H Kajiya, N Huang, K Yamamoto, Y Nagamura, N Kurata, G S Khush, and T Sasaki (1998). A High-Density Rice Genetic Linkage Map with 2275 Markers Using a Single F2 Population. *Genetics*, Vol. 148(1), pp. 479–494.
- Izawa, 2008 – Izawa T. (2008). The Process of Rice Domestication: A New Model Based on Recent Data. *Rice*, Vol. 1:127, pp. 127–131, doi:10.1007/s12284-008-9014-7
- Kalinichenko, 2016 – Kalinichenko VP (2016). Biogeosystem technique – an innovative method of managing productivity and soil health. / International Scientific and Practical Conference Modern problems of herbology and improvement of soil health (21–23 June 2016), Big Vyazemy, pp. 246–263.

[Kalinitchenko et al., 2016](#) – Kalinitchenko V., A. Batukaev, A. Zarmaev, V. Startsev, V. Chernenko, Z. Dikaev, S. Sushkova (2016). Biogeosystem technique as the way to certainty of soil, hydrosphere, environment and climate. *Geophysical Research Abstracts*, Vol. 18, EGU General Assembly, Vienna, EGU2016-3419,

[Kawase, 2005](#) – Kawase M., Fukunaga K., Kato K. (2005). Diverse origins of waxy foxtail millet crops in East and Southeast Asia mediated by multiple transposable element insertions. *Mol Genet Genomics*, Vol. 274, No 2. pp. 131–140.

[Kenong et al., 2006](#) – Kenong Xu, Xu X., Fukao T., Canlas P., Maghirang-Rodriguez R., Heuer S., Ismail A.M., Bailey-Serres J., Ronald P.C., Mackill D.J. (2006). Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, Vol. 442 (7103), pp. 705–708, doi:[10.1038/nature04920](https://doi.org/10.1038/nature04920)

[Khush, 1997](#) – Khush G.S. (1997). Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Mol. Biol.*, Vol. 35, pp. 25–34.

[Kunii et al., 2004](#) – Kunii M., Kanda M., Nagano H., Uyeda I., Kishima Y., Sano Y. (2004). Reconstruction of putative DNA virus from endogenous rice tungro bacilliform virus-like sequences in the rice genome: implications for integration and evolution. *BMC Genomics*, Vol. 5:80, pp. 1–14, doi:[10.1186/1471-2164-5-80](https://doi.org/10.1186/1471-2164-5-80)

[Kwon et al., 2006](#) – Kwon S.J., Hong S.W., Son J.H., Lee J.K., Cha Y.S., Eun M.Y., Kim N.S. (2006). CACTA and MITE Transposon Distributions on a Genetic Map of Rice Using F15 RILs Derived from Milyang 23 and Gihobyeo Hybrids. *Mol. Cells*, Vol. 21, No 3, pp. 360–366.

[Langham et al., 2004](#) – Langham R.J., Walsh J., Dunn M., Ko C., Goff S., Freeling M. (2004). Genomic duplication, fractionation and the origin of regulatory novelty. *Genetics*, 166(2): 935–945.

[Lee et al., 2006](#) – Lee S.Y., Ahn J.H., Cha Y.S., Yun D.W., Lee M.C., Ko J.C., Lee K.S., Eun M.Y. (2006). Mapping of Quantitative Trait Loci for Salt Tolerance at the Seedling Stage in Rice. *Mol. Cells*, Vol. 21, No 2, pp. 192–196.

[Li et al., 2011](#) – Li Y., Li C., Xia J., Jin Y. (2011). Domestication of Transposable Elements into MicroRNA Genes in Plants. *PLoS ONE*, Vol. 6, No 5: e19212, doi:[10.1371/journal.pone.0019212](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019212)

[Llorens et al., 2009](#) – Llorens C., Munoz-Pomer A., Bernad L., Botella H., Moya A. (2009). Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees. *Biology Direct*, 4:41, doi:[10.1186/1745-6150-4-41](https://doi.org/10.1186/1745-6150-4-41)

[Mannion, 1999](#) – Mannion A.M. (1999). Domestication and the origins of agriculture: an appraisal. *Progress in Physical Geography*, Vol. 23, pp. 37–56.

[Nagano et al., 2002](#) – Nagano H., Kunii M., Azuma T., Kishima Y., Sano Y. (2002). Characterization of the repetitive sequences in a 200-kb region around the rice waxy locus: diversity of transposable elements and presence of veiled repetitive sequences. *Genes Genet Syst*, Vol. 77, No 2, pp. 69–79.

[Nagano et al., 2005](#) – Nagano H., Onishi K., Ogasawara M., Horiuchi Y., Sano Y. (2005). Genealogy of the "Green Revolution" gene in rice. *Genes Genet Syst*, Vol. 80, No 5, pp. 351–356.

[Olsen et al., 2006](#) – Olsen K.M., Caicedo A.L., Polato N., McClung A., McCouch S., Purugganan M.D. (2006). Selection under Domestication: Evidence for a Sweep in the Rice Waxy Genomic Region. *Genetics*, Vol. 173, No 2, pp. 975–983.

[Paterson et al., 2005](#) – Paterson A.H., Freeling M., Sasaki T. (2005). Grains of knowledge: Genomics of model cereals. *Genome Research*, Vol. 15, No 12, pp. 1643–1650.

[Paterson et al., 2004](#) – Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. (2004). Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *PNAS*, Vol. 101, No 26, pp. 9903–9908.

[Qu et al., 2006](#) – Qu S., Liu G., Zhou B., Bellizzi M., Zeng L., Dai L., Han B., Wang G.L. (2006). The Broad-Spectrum Blast Resistance Gene *Pig* Encodes a Nucleotide-Binding Site–Leucine-Rich Repeat Protein and Is a Member of a Multigene Family in Rice. *Genetics*, Vol. 172, pp. 1901–1914.

[Sweeney et al., 2006](#) – Sweeney M.T., Thomson M.J., Pfeil B.E., McCouch S. (2006). Caught Red-Handed: Rc Encodes a Basic Helix-Loop-Helix Protein Conditioning Red Pericarp in Rice. *the Plant Cell*, Vol. 18(2), pp. 283–294, doi:[10.1105/tpc.105.038430](https://doi.org/10.1105/tpc.105.038430)

[Thon et al., 2006](#) – Thon M.R., Pan H., Diener S., Papalas J., Taro A., Mitchell T.K., Dean R.A. (2006). The role of transposable element clusters in genome evolution and loss of synteny in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Genome Biology*, Vol. 7 No 2, Article R16, doi:[10.1186/gb-2006-7-2-r16](#)

[Vavilov, 1934](#) – Vavilov N.I. (1934). Le problème de l'origine des plantes cultivées. *Annls. Inst. natn. Recb. Agron*, t. 26, pp. 239–246.

[Vavilov, 1931](#) – Vavilov N.I. (1931). The problem of the origin of the world's agriculture in the light of the latest investigations. Science at the cross roads. / Papers presented to the International congress of the history of science and technology held in London from June 29th to July 3rd, 1931, by the delegates of the USSR. London, Kniga (England), LTD. Bush house, Aldwych, 1931, pp. 95–106.

[Wisser et al., 2005](#) – Wisser R.J., Sun O., Hulbert S.H., Kresovich S., Nelson R.J. (2005). Identification and Characterization of Regions of the Rice Genome Associated With Broad-Spectrum, Quantitative Disease Resistance. *Genetics*, Vol. 169(4), pp. 2277–2293, doi: [10.1534/genetics.104.036327](#)

[Xu et al., 2005](#) – Xu J.H., Osawa I., Tsuchimoto S., Ohtsubo E., Ohtsubo H. (2005). Two new SINE elements, p-SINE2 and p-SINE3, from rice. *Genes Genet Syst*, Vol. 80. No 3, pp. 161–171, doi:[http://doi.org/10.1266/ggs.80.161](#)

[You et al., 2006](#) – You A., Lu X., Jin H., Ren X., Liu K., Yang G., Yang H., Zhu L., He G. (2006). Identification of Quantitative Trait Loci Across Recombinant Inbred Lines and Testcross Populations for Traits of Agronomic Importance in Rice. *Genetics*, Vol. 172(2), pp. 1287–1300, doi:[10.1534/genetics.105.047209](#)

References

[Goncharova et al., 2007](#) – Goncharova Yu.K., Ivanov A.N., Knyazeva K.V., Glazko V.I. (2007). Esterase spectra and adaptive plasticity in rice varieties. *Reports of Russian Academy of Agricultural Sciences*, No 1, pp. 3–4. [in Russian]

[Abrouk et al., 2012](#) – Abrouk M., Zhang R., Murat F., Li A., Pont C., Mao L., Salse J. (2012). Grass MicroRNA Gene Paleohistory Unveils New Insights into Gene Dosage Balance in Subgenome Partitioning after Whole-Genome Duplication. *the Plant Cell*, May; 24(5):1776–92, doi:[10.1105/tpc.112.095752](#)

[Beja-Pereira et al., 2003](#) – Beja-Pereira A., Luikart G., England P.R., Bradley D.G., Jann O.C., Bertorelle G., Chamberlain A.T., Nunes T.P., Metodiev S., Ferrand N., Erhardt G. (2003). Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature Genetics*, Dec;35(4):311–3, doi:[10.1038/ng1263](#)

[Blanc, Wolfe, 2004](#) – Blanc C., Wolfe K.H. (2004) Widespread Paleopolyploidy in Model Plant Species Inferred from Age Distributions of Duplicate Genes. *the Plant Cell*, Vol. 16, No 7, pp. 1667–1678.

[Chen et al., 2003](#) – Chen H., Wang S., Xing Y., Xu C., Hayes P.M., Zhang Q. (2003). Comparative analyses of genomic locations and race specificities of loci for quantitative resistance to *Pyricularia grisea* in rice and barley. *PNAS*, Vol. 100, No 5. pp. 2544–2549.

[Cooper et al., 2003](#) – Cooper B., Clarke J.D., Budworth P., Kreps J., Hutchison D., Park S., Guimil S., Dunn M., Luginbühl P., Ellero C., Goff S.A., Glazebrook J. (2003). A network of rice genes associated with stress response and seed development. *PNAS*, Vol. 100, No 8, pp. 4945–4950.

[Diamond, 2002](#) – Diamond J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, Vol. 418, pp. 700–707.

[Dian et al., 2004](#) – Dian W., Jiang H., Wu P (2004). Evolution and expression analysis of starch synthase III and IV in rice. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 56, No 412, pp. 623–632.

[Gao, Innan, 2008](#) – Gao Li-zhi, Innan H. (2008). Nonindependent Domestication of the Two Rice Subspecies, *Oryza sativa* ssp. *indica* and ssp. *japonica*, Demonstrated by Multilocus Microsatellites. *Genetics*, Vol. 179, pp. 965–976, doi:[10.1534/genetics.106.068072](#)

[Garris et al., 2005](#) – Garris A.J., Tai T.H., Coburn J., Kresovich S., McCouch S. (2005). Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics*, Vol. 169, No 3, pp. 1631–1638, doi:[10.1534/genetics.104.035642](#)

Glazko et al., 2015 – Glazko V., Zybailov B., Glazko T. (2015). Asking the Right Question about the Genetic Basis of Domestication: What is the Source of Genetic Diversity of Domesticated Species? *Adv Genet Eng*, 4:125, doi:10.4172/2169-0111.1000125

Glazko et al., 2015 – Glazko V.I. Elkina M.A., Glazko T.T. (2015). Genomic Scanning Using the Retrotransposon Fragments as "Anchors", in Animals and Plants. *Biogeosystem Technique*, Vol. 6, Iss. 4, pp. 363–373. doi:10.13187/bgt.2015.6.363

Glazko, Sister, 2016 – Glazko VI, Sister VG (2015). Biogeosystem technique as a method to attenuate the conflict between bio-, agri- and techno- spheres. *ISJ Theoretical & Applied Science*, No 04(36): 46-68. SOI: <http://s-o-i.org/1.1/TAS-04-36-9>, doi:<http://dx.doi.org/10.15863/TAS.2016.04.36.9>

Glazmann, 1987 – Glazmann J. C. (1987). Isozymes and Classification of Asian Rice Varieties. *Theor. Appl. Genet*, Vol. 74, pp. 21–30.

Harushima et al., 1998 – Harushima Y, M Yano, A Shomura, M Sato, T Shimano, Y Kuboki, T Yamamoto, S Y Lin, B A Antonio, A Parco, H Kajiya, N Huang, K Yamamoto, Y Nagamura, N Kurata, G S Khush, and T Sasaki (1998). A High-Density Rice Genetic Linkage Map with 2275 Markers Using a Single F₂ Population. *Genetics*, Vol. 148(1), pp. 479–494.

Izawa, 2008 – Izawa T. (2008) The Process of Rice Domestication: A New Model Based on Recent Data. *Rice*, Vol. 1:127, pp. 127–131, doi:10.1007/s12284-008-9014-7

Kalinichenko, 2016 – Kalinichenko VP (2016). Biogeosystem technique – an innovative method of managing productivity and soil health. / International Scientific and Practical Conference Modern problems of herbology and improvement of soil health (21–23 June 2016), Big Vyazemy, pp. 246-263.

Kalinitchenko et al., 2016 – Kalinitchenko V., A. Batukaev, A. Zarmaev, V. Startsev, V. Chernenko, Z. Dikaev, S. Sushkova (2016). Biogeosystem technique as the way to certainty of soil, hydrosphere, environment and climate. *Geophysical Research Abstracts*, Vol. 18, EGU General Assembly, Vienna, EGU2016-3419,

Kawase, 2005 – Kawase M., Fukunaga K., Kato K. (2005). Diverse origins of waxy foxtail millet crops in East and Southeast Asia mediated by multiple transposable element insertions. *Mol Genet Genomics*, Vol. 274, No 2. pp. 131–140.

Kenong et al., 2006 – Kenong Xu, Xu X., Fukao T., Canlas P., Maghirang-Rodriguez R., Heuer S., Ismail A.M., Bailey-Serres J., Ronald P.C., Mackill D.J. (2006). Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, Vol. 442 (7103), pp. 705-708, doi:10.1038/nature04920

Khush, 1997 – Khush G.S. (1997). Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Mol. Biol*, Vol. 35, pp. 25–34.

Kunii et al., 2004 – Kunii M., Kanda M., Nagano H., Uyeda I., Kishima Y., Sano Y. (2004). Reconstruction of putative DNA virus from endogenous rice tungro bacilliform virus-like sequences in the rice genome: implications for integration and evolution. *BMC Genomics*, Vol. 5:80, pp. 1–14, doi:10.1186/1471-2164-5-80

Kwon et al., 2006 – Kwon S.J., Hong S.W., Son J.H., Lee J.K., Cha Y.S., Eun M.Y., Kim N.S. (2006). CACTA and MITE Transposon Distributions on a Genetic Map of Rice Using F₁₅ RILs Derived from Milyang 23 and Gihobyeyo Hybrids. *Mol. Cells*, Vol. 21, No 3, pp. 360–366.

Langham et al., 2004 – Langham R.J., Walsh J., Dunn M., Ko C., Goff S., Freeling M. (2004). Genomic duplication, fractionation and the origin of regulatory novelty. *Genetics*, 166(2): 935–945.

Lee et al., 2006 – Lee S.Y., Ahn J.H., Cha Y.S., Yun D.W., Lee M.C., Ko J.C., Lee K.S., Eun M.Y. (2006). Mapping of Quantitative Trait Loci for Salt Tolerance at the Seedling Stage in Rice. *Mol. Cells*, Vol. 21, No 2, pp. 192-196.

Li et al., 2011 – Li Y., Li C., Xia J., Jin Y. (2011). Domestication of Transposable Elements into MicroRNA Genes in Plants. *PLoS ONE*, Vol. 6, No 5: e19212, doi:10.1371/journal.pone.0019212

Llorens et al., 2009 – Llorens C., Munoz-Pomer A., Bernad L., Botella H., Moya A. (2009). Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees. *Biology Direct*, 4:41, doi:10.1186/1745-6150-4-41

Mannion, 1999 – Mannion A.M. (1999). Domestication and the origins of agriculture: an appraisal. *Progress in Physical Geography*, Vol. 23, pp. 37–56.

Nagano et al., 2002 – Nagano H., Kunii M., Azuma T., Kishima Y., Sano Y. (2002). Characterization of the repetitive sequences in a 200-kb region around the rice waxy locus: diversity of transposable elements and presence of veiled repetitive sequences. *Genes Genet Syst*, Vol. 77, No 2, pp. 69–79.

Nagano et al., 2005 – Nagano H., Onishi K., Ogasawara M., Horiuchi Y., Sano Y. (2005). Genealogy of the "Green Revolution" gene in rice. *Genes Genet Syst*, Vol. 80, No 5, pp. 351–356.

Olsen et al., 2006 – Olsen K.M., Caicedo A.L., Polato N., McClung A., McCouch S., Purugganan M.D. (2006). Selection under Domestication: Evidence for a Sweep in the Rice Waxy Genomic Region. *Genetics*, Vol. 173, No 2, pp. 975–983.

Paterson et al., 2005 – Paterson A.H., Freeling M., Sasaki T. (2005). Grains of knowledge: Genomics of model cereals. *Genome Research*, Vol. 15, No 12, pp. 1643–1650.

Paterson et al., 2004 – Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. (2004). Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *PNAS*, Vol. 101, No 26, pp. 9903–9908.

Qu et al., 2006 – Qu S., Liu G., Zhou B., Bellizzi M., Zeng L., Dai L., Han B., Wang G.L. (2006). The Broad-Spectrum Blast Resistance Gene *Pig* Encodes a Nucleotide-Binding Site–Leucine-Rich Repeat Protein and Is a Member of a Multigene Family in Rice. *Genetics*, Vol. 172, pp. 1901–1914.

Sweeney et al., 2006 – Sweeney M.T., Thomson M.J., Pfeil B.E., McCouch S. (2006). Caught Red-Handed: *Rc* Encodes a Basic Helix-Loop-Helix Protein Conditioning Red Pericarp in Rice. *the Plant Cell*, Vol. 18(2), pp. 283–294, doi:10.1105/tpc.105.038430

Thon et al., 2006 – Thon M.R., Pan H., Diener S., Papalas J., Taro A., Mitchell T.K., Dean R.A. (2006). The role of transposable element clusters in genome evolution and loss of synteny in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Genome Biology*, Vol. 7 No 2, Article R16, doi:10.1186/gb-2006-7-2-r16

Vavilov, 1934 – Vavilov N.I. (1934). Le problème de l'origine des plantes cultivées. *Annls. Inst. natn. Rech. Agron*, t. 26, pp. 239–246.

Vavilov, 1931 – Vavilov N.I. (1931). The problem of the origin of the world's agriculture in the light of the latest investigations. Science at the cross roads. / Papers presented to the International congress of the history of science and technology held in London from June 29th to July 3rd, 1931, by the delegates of the USSR. London, Kniga (England), LTD. Bush house, Aldwych, 1931, pp. 95–106.

Wisser et al., 2005 – Wisser R.J., Sun O., Hulbert S.H., Kresovich S., Nelson R.J. (2005). Identification and Characterization of Regions of the Rice Genome Associated With Broad-Spectrum, Quantitative Disease Resistance. *Genetics*, Vol. 169(4), pp. 2277–2293, doi: 10.1534/genetics.104.036327

Xu et al., 2005 – Xu J.H., Osawa I., Tsuchimoto S., Ohtsubo E., Ohtsubo H. (2005). Two new SINE elements, p-SINE2 and p-SINE3, from rice. *Genes Genet Syst*, Vol. 80. No 3, pp. 161–171, doi:http://doi.org/10.1266/ggs.80.161

You e al., 2006 – You A., Lu X., Jin H., Ren X., Liu K., Yang G., Yang H., Zhu L., He G. (2006). Identification of Quantitative Trait Loci Across Recombinant Inbred Lines and Testcross Populations for Traits of Agronomic Importance in Rice. *Genetics*, Vol. 172(2), pp. 1287–1300, doi:10.1534/genetics.105.047209

УДК 575.22:575.21

Источники изменчивости зерновых культур (аналитический обзор)

Валерий Иванович Глазко ^{а,*}, Татьяна Теодоровна Глазко ^б

^а Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор

Адреса электронной почты: vigvalery@gmail.com (В.И. Глазко), tglazko@rambler.ru (Т.Т. Глазко)

^b Центр экспериментальной эмбриологии и репродуктивных биотехнологий, Российская Федерация

Аннотация. Представлен обзор литературных данных о «генах domestikации» зерновых и современные представления о закономерностях их эволюции. Обсуждается роль генных дупликаций, транспозиций в дивергенции геномов. На примере эталонного для зерновых культур «компактного» генома риса, наиболее исследованного с генетической точки зрения, обсуждаются накопленные данные о тесной связи между генами устойчивости к абиотическим и биотическим факторам экологического стресса и ключевыми генами контроля процессов развития у растений. Приводятся данные о высоком уровне селективного давления в районах локализации генов-мишеней искусственного отбора, а также участия в изменчивости таких районов транспозирующихся элементов. Рассматривается связь между экзогенными и эндогенными ретровирусами, источниками происхождения таких блоков регуляторных элементов, как кластеры микроРНК. Предложена гипотеза ускоренной эволюции генов, вовлекаемых в процессы domestikации, основанная на повышенной частоте интеграции транспозирующихся элементов в активно транскрибируемые участки генетического материала. Показано наличие корреляций между интеграцией провирусной ДНК и устойчивостью к ретровирусным инфекциям, а также повышенных частотах рекомбинаций в районах с высокой плотностью локализации транспозирующихся элементов. Обсуждаются возможные генетические механизмы domestikации, связанные с повышенной частотой интеграции транспозирующихся элементов в активно транскрибируемые участки генетического материала.

Ключевые слова: domestikация, коэволюция, транспозирующиеся элементы, ретроинтеграция, микроРНК.