

ALICJA SOBKOWIAK¹
JAROSŁAW SZCZEPANIK²
PAWEŁ SOWIŃSKI^{1,2}

¹Zakład Biochemii i Fizjologii Roślin, IHAR — PIB, Radzików

²Zakład Ekofizjologii Molekularnej Roślin, Uniwersytet Warszawski, Warszawa

Molekularne podłoże udomowienia kukurydzy

Molecular background of maize domestication

Dobór sztuczny towarzyszący procesowi udomowienia kukurydzy opierał się głównie na selekcjonowaniu określonych fenotypów, w efekcie czego powstały populacje osobników jakościowo różnych od dzikiego przodka. Dalsze zmiany w genomach gatunków udomowionych zachodziły na etapie hodowli, podczas którego z odmian lokalnych otrzymywano, bazując na ich zmienności, linie wsobne (inbred lines) o pożądanych cechach. Powstało szereg hipotez mających wyjaśnić drogi ewolucji kukurydzy uprawnej i rozpoznać źródła jej zmienności. Dziś wiadomo, iż kukurydza udomowiona została tylko raz, w południowo-zachodnim Meksyku, w dolinie rzeki Balsas, około 9000 lat temu. W ciągu ostatniej dekady, na podstawie analizy populacji uzyskanej z krzyżowania teosinte z kukurydzą, zidentyfikowano cztery główne geny związane z cechą udomowienia: *tb1*, *Barren stalk1*, *tga1*, *ramosa2*. Wykazano, że wszystkie cztery, wyżej wymienione geny kodują czynniki transkrypcyjne. W artykule przedstawiono współczesny stan wiedzy odnośnie specyfiki genomu kukurydzy warunkującej ogromną zdolność adaptacyjną tego gatunku jako tło dla procesów związanych z jego udomowieniem.

Słowa kluczowe: dobór sztuczny, genom, hodowla, kukurydza, selekcja, udomowienie, zmienność genetyczna

Artificial selection during maize domestication was based mostly on selection of certain phenotypes. That resulted in creating populations differing in many aspects from teosinte — the wild progenitor of modern maize. Similar changes took place during breeding phase, when exploitation of natural variation of local landraces gave rise to several inbred lines bearing the desired features. The questions of maize origin and the sources of its variability were addressed by several authors. In accordance with the current paradigm, maize was domesticated only once, in southwestern Mexico, in the valley of Balsas river, about 9000 BP. During the last decade several genes associated with domestication were identified (*tb1*, *Barren stalk1*, *tga1*, *ramosa2*). It was shown that all four genes encode transcription factors. This article shows current understanding of unique features of maize genome. This uniqueness is discussed in the context of domestication and breeding processes of *Zea mays*.

Key words: breeding, maize, genome, artificial selection, domestication, genetic variability

WSTĘP

W 1896 roku rozpoczął się trwający do dziś The Illinois Long-Term Selection Experiment — program hodowlany, którego celem była selekcja roślin należących do jednej linii wsobnej (*Burr's White*) pod kątem zawartości białka i tłuszczów w ziarniakach (Hopkins, 1899). Ziarniaki z pokolenia zerowego zostały podzielone na grupy o różnym składzie chemicznym, po czym każda z nich stała się zaczątkiem oddzielnej subpopulacji krzyżowanej potem wsobnie (Moose i in., 2004). Program ten jest niezwykle istotny z kilku powodów. Po pierwsze, jest to najdłuższy tego typu eksperyment przeprowadzony dla roślin wyższych. Po drugie, ziarniaki uzyskiwane w kolejnych latach są dostępne do badania, przez co może on dostarczyć wielu informacji, zarówno ilościowych, jak i jakościowych, na temat mechanizmów zachodzących podczas doboru sztucznego, i pośrednio, w trakcie ewolucji na drodze doboru naturalnego. Po trzecie, zastosowanie nowoczesnych metod biologii molekularnej dla ziarniaków z kolejnych pokoleń, w połączeniu z rosnącą wiedzą na temat zsekwencjonowanego kilka lat temu genomu kukurydzy (Schnable i in., 2009) może ułatwić zidentyfikowanie genów odpowiedzialnych za konkretne zmiany fenotypowe. Wreszcie po czwarte, eksperyment ten pokazał iż po ponad stuleciu poszczególne subpopulacje wciąż zachowują znaczny stopień zmienności genetycznej (Moose i in., 2004).

Ostatnia obserwacja jest niezwykle interesująca w kontekście udomowienia i hodowli kukurydzy. Gatunek ten jest jedną z najważniejszych dla rolnictwa roślin: areal jego upraw rozciąga się pomiędzy 50°N a 40°S i sięga wysokości 3500 m. n.p.m. w Andach (Tenaillon i Charcosset, 2011). W porównaniu z dwoma innymi gatunkami zbóż o globalnym znaczeniu — pszenicą i ryżem — uprawa i obróbka plonów kukurydzy jest niezwykle prosta. Dodatkowo kukurydza jest zbożem wszechstronnym — jest wykorzystywana nie tylko jako żywność, ale jest również źródłem pasz oraz biopaliw (Chapman, 1996). Mnogość zastosowań kukurydzy oraz rozległy areal upraw są wynikiem olbrzymiego zróżnicowania genetycznego u tego gatunku. Resekwencjonowanie sześciu elitarnych linii wsobnych doprowadziło do stwierdzenia obecności w genomie kukurydzy miliona polimorfizmów pojedynczego nukleotydu (SNP) oraz 3000 polimorfizmów typu *InDel* w stosunku do linii B73, której genom został zsekwencjonowany jako pierwszy (Lai i in., 2010). Ocenia się, iż polimorfizm u kukurydzy jest kilkukrotnie wyższy niż w przypadku większości roślin uprawnych (Tian i in., 2009), a dwie linie wsobne *Zea mays* mogą się od siebie różnić w stopniu większym niż człowiek i szympan (Walbot, 2009).

Z punktu widzenia gospodarki pojawia się pytanie o przyczynę zmienności obserwowanej u kukurydzy oraz perspektywy jej wykorzystania w celu otrzymania nowych materiałów hodowlanych. Genetyka populacyjna przewiduje, iż neutralna zmienność genetyczna wzrasta, gdy mamy do czynienia z dużą populacją oraz wysokim współczynnikiem mutacji (Tian i in., 2009). Mimo iż *Zea mays* posiada długą historię jako roślina uprawna, wciąż charakteryzuje się wysokim zróżnicowaniem: ocenia się, iż współczesne linie wsobne kukurydzy zachowały około 60% zmienności stwierdzonej

u dzikiego przodka i 80% zmienności populacji, z których się wywodzą (Tenaillon i in., 2001). Dla porównania, pochodzący również z Ameryki pomidor utracił w trakcie udomowienia i dalszej hodowli aż 95% swojej zmienności genetycznej (Tian i in., 2009).

W literaturze przedmiotu funkcjonują dwa modele tłumaczące utrzymywanie się wysokiego stopnia polimorfizmu w populacjach poddawanych silnej selekcji: (i) infinitezymalny model Fishera, zakładający iż w trakcie selekcji zmianom podlega duża liczba alleli, przy czym każdy z nich ma niewielki wpływ na zmienność fenotypową; nie ma tu potrzeby generowania nowej zmienności w trakcie selekcji (Fisher, 1930) oraz (ii) zmienność jest generowana przez mutacje w trakcie procesu selekcji, co zapobiega jej spadkowi (Tenaillon i in., 2004). Aby oszacować potencjał hodowlany kukurydzy wynikający z polimorfizmu, należy znaleźć jego źródła wynikające zarówno z architektury genomu, jak i ze zmienności u dzikiego przodka oraz ocenić wpływ efektów demograficznych związanych z doбором sztucznym na zróżnicowanie genetyczne.

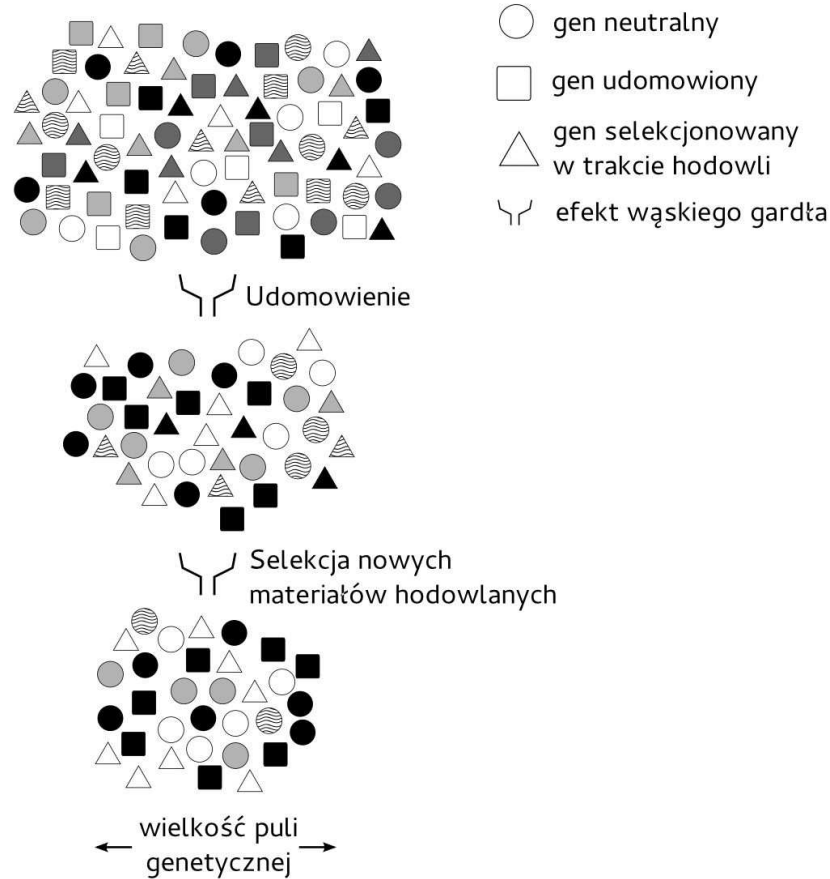
MODEL UDOMOWIENIA GENOMU NA PRZYKŁADZIE KUKURYDZY

Dobór sztuczny towarzyszący procesowi udomowienia szeregu gatunków roślin i zwierząt opierał się głównie na selekcjonowaniu określonych fenotypów, co pociągało za sobą wywieranie presji selekcyjnej na określone geny. W efekcie powstawały populacje osobników jakościowo różnych od dzikiego przodka, (odmiany lokalne — *landraces*). Dalsze zmiany w genomach gatunków udomowionych zachodziły na etapie hodowli, podczas którego z odmian lokalnych otrzymywano, bazując na ich zmienności, linie wsobne (*inbred lines*) o pożądanych cechach (Yamasaki i in., 2007). Zidentyfikowanie i charakterystyka genów, które podlegały selekcji na etapie udomowienia oraz hodowli, jest niezwykle istotne w kontekście oceny możliwości uzyskania nowych materiałów hodowlanych danego gatunku (Vigouroux i in., 2002).

W przypadku roślin uprawnych identyfikacja genów selekcjonowanych podczas udomowienia bywa problematyczna. Metody pozwalające na powiązanie fenotypu z określonymi genami, takie jak mapowanie *loci* cech ilościowych (QTL) oraz analiza asocjacyjna polegają na analizie zróżnicowania na poziomie nukleotydowym, natomiast omawiane geny charakteryzują się zwykle niskim polimorfizmem, przez co są niewidoczne dla opisywanych metod (Yamasaki i in., 2007).

Yamasaki i in. (2005) skonstruowali teoretyczny model wpływu doboru sztucznego na różnorodność genetyczną dla gatunku udomowionego jednokrotnie — takiego jak kukurydza — przedstawiony na rysunku 1. Geny zostały w tym modelu podzielone na trzy kategorie: (i) geny neutralne, nie podlegające bezpośrednio doborowi sztucznemu, (ii) geny podlegające selekcji podczas udomowienia dzikiego przodka (nazywane dalej genami udomowionymi) oraz (iii) geny selekcjonowane po udomowieniu, w procesie uzyskiwania linii wsobnych. Udomowienie i dalsza hodowla zmniejszają polimorfizm wszystkich trzech klas genów w stosunku do sytuacji u dzikiego przodka, co jest wynikiem wahań liczebności populacji związanych z selekcją (efekt wąskiego gardła). Wskutek ukierunkowanej selekcji geny udomowione oraz geny selekcjonowane

podlegają redukcji polimorfizmu w jeszcze większym stopniu niż geny neutralne. W przypadku genów udomowionych, ich poziom polimorfizmu będzie podobny u wszystkich odmian i linii wsobnych, natomiast dla danego genu selekcyjowanego w trakcie hodowli będzie on odmienny u różnych linii wsobnych.



Rys. 1. Model udomowienia genomu kukurydzy. Poszczególne figury reprezentują różne geny, natomiast szrafurą zaznaczono allele pojedynczych genów. Podczas procesu udomowienia selekcji poddawany jest wyłącznie gen udomowiony, jednak dochodzi też do niewielkiego spadku zróżnicowania pozostałych genów. W procesie hodowli wielkość puli genetycznej ulega dalszej redukcji na skutek selekcji, skierowanej głównie na gen warunkujący korzystne dla hodowcy cechy
Fig. 1. A model of domestication of maize genome. Each figure represents different genes and shades show different alleles of each gene. During domestication only domesticated gene is selected, however the diversity of the rest of genes also decreases slightly. During breeding phase, the genetic pool experiences a further reduction due to selection for genes bearing the desired features

Korzystając z opisanego modelu stwierdzono, iż około 3% (~1200) genów kukurydzy nosi ślady doboru sztucznego (Yamasaki i in., 2005). Także inni autorzy potwierdzają różnice polimorfizmu na poziomie nukleotydowym pomiędzy genami neutralnymi

a genami podlegającymi doborowi sztucznemu u kukurydzy (Gallavotti i in., 2004; Tenaillon i in., 2004). Opisany model nie tłumaczy jednak sposobu działania selekcji na etapie udomowienia i hodowli oraz nie wyjaśnia, jak będzie się zachowywała zmienność genetyczna podczas omawianych procesów.

GENOM KUKURYDZY JAKO ŹRÓDŁO POLIMORFIZMU

W 2009 roku został opublikowany genom kukurydzy B73 (Schnable i in., 2009). Tym samym kukurydza jest jednym z pięciu gatunków rodziny wiechlinowatych (obok ryżu, sorgo, włośnicy zielonej oraz kłosownicy dwukłoskowej) o zsekwencjonowanym genomie. Przy wielkości 2,3 Gpz jest on trzykrotnie większy niż u blisko spokrewnionego z nią sorgo oraz cechuje się wysokim stopniem polimorfizmu (Paterson i in., 2009). Tak duży rozmiar wynika zapewne z jego allotetraploidalnego charakteru: w linii rodowej prowadzącej do kukurydzy przed około 5 Ma nastąpiła duplikacja genomu na skutek hybrydyzacji dwóch blisko spokrewnionych gatunków będących przodkami *Zea mays*, po czym dochodziło do stopniowej utraty około połowy zduplikowanych genów (Gaut i Doebley, 1997; Swigonowa i in., 2004). Kukurydza posiada około 32000 genów, co jest wielkością zbliżoną do liczby genów człowieka, zlokalizowanych na dziesięciu chromosomach (Schnable i in., 2009). Badania cytologiczne wykazały, że genom kukurydzy zawiera wiele regionów homologicznych, czego dowodem są często spotykane u kukurydzy zduplikowane fragmenty chromosomowe (Gaut i in., 2000). Istotną jego część stanowią transpozony (sekwencja DNA, która może przemieszczać się na inną pozycję w genomie tej samej komórki w wyniku procesu zwanego transpozycją) oraz retrotranspozony (zawierają geny kodujące enzymy niezbędne do przemieszczania się w procesie transpozycji; Katsiosis i in., 1997). Ruchome elementy genetyczne są rozmieszczone równomiernie w całym genomie, głównie w regionach flankujących genów i stanowią około 85% jego długości (Schnable i in., 2009), co jest wartością wyższą w porównaniu z innymi gatunkami zbóż (Messing i in., 2004).

Kolejną charakterystyczną cechą genomu kukurydzy jest wspomniana wcześniej zmienność na poziomie nukleotydowym. Ma ona swoje odzwierciedlenie w olbrzymiej zmienności fenotypowej, którą zauważył już Darwin (1868). Ocenia się, że materiał genetyczny dwóch linii wsobnych *Zea mays* różni się od siebie bardziej niż genomy dwóch gatunków hominidów, których linie rodowe rozeszły się kilka milionów lat temu (Walbot, 2009). Zmienność u większości innych roślin uprawnych jest 2–5 razy niższa, natomiast w przypadku człowieka zmienność wewnątrzpopulacyjna jest około piętnastokrotnie niższa (Tian i in., 2009). Bardzo częstym zjawiskiem jest brak współliniowości dużych odcinków chromosomowych u dwóch blisko spokrewnionych linii wsobnych, przy czym może ona dotyczyć fragmentów konserwowanych ewolucyjnie, wykazujących współliniowość na poziomie rodziny, czy nawet klasy (Fu i in., 2001). Wśród czynników decydujących o utrzymywaniu się wysokiej zmienności u kukurydzy wymienia się niedawną duplikację całego genomu i dużą liczbę ruchomych elementów genetycznych (Lai i in., 2010), niewystępowanie samozapłodnienia w populacjach naturalnych i wysoki poziom rekombinacji (Fu i in., 2001), czy też dużą liczebność populacji na różnych

etapach hodowli (Vigouroux i in., 2002), mechanizm selekcji genów w procesie udomowienia (Wang i in., 1999) oraz wysoką zmienność u dzikiego przodka (Hufford i in., w druku).

Niedawna, w skali geologicznej, duplikacja genomu oraz duży udział transpozonów w genomie są przytaczane jako przyczyny utrzymywania się wysokiej różnorodności także u innych gatunków zbóż takich jak pszenica, żyto, czy jęczmień (Lai i in., 2005; Scherrer i in., 2005). Ponadto uważa się, iż ewolucja u roślin opiera się w dużym stopniu na kolejnych cyklach duplikacji genomu oraz stopniowej i selektywnej utraty dodatkowych kopii (Flagel i Wendel, 2009; Gaut i in., 2000); gatunki, u których duplikacja zaszła stosunkowo niedawno charakteryzują większy polimorfizm na poziomie genotypu i fenotypu, przez co mają większą szansę na udomowienie (Wang i Dooner, 2012).

Szczególną rolę w generowaniu polimorfizmu u kukurydzy mają ruchome elementy genetyczne. Wydaje się, że to ich aktywność odpowiada za obserwowane różnice na poziomie nukleotydowym pomiędzy różnymi liniami wsobnymi (Song i Messing, 2003; Brunner i in., 2005; Lai i in., 2005). Interesującym przykładem jest mutant *sh2-7527* kukurydzy, który powstał podczas jednego z programów hodowlanych w latach 70-tych XX wieku (Eckart, 2003). Okazało się, iż za mutację w genie *shrunken 2* odpowiada transpozon z rodziny helitronów (Lal i in., 2003). Transpozony te charakteryzuje nietypowy mechanizm transpozycji: po genomie wędruje jedynie jedna z nici; druga jest odtwarzana przy wykorzystaniu komórkowej maszynerii służącej do naprawy DNA (Kapitonov i Jurka, 2007). Helitrony niezwykle łatwo przechwytyują geny gospodarza — transpozony te nie mają ściśle zdefiniowanych sekwencji flankujących, wobec czego całe geny lub ich fragmenty ulegają transpozycji (Feschotte i in., 2002). Lal i in. (2003) uważają, że niektóre helitrony u kukurydzy mogą posiadać w pełni funkcjonalny gen helikazy RNA, pozwalający na tworzenie hybryd RNA-DNA i ulegać dzięki temu transpozycji do genów podlegających transkrypcji. Dodatkowo helitrony mogą powodować transpozycję genów gospodarza za pośrednictwem wirusów: wydaje się, że geminiwirusy — grupa charakterystyczna dla królestwa roślin — wyewoluowały z helitronów (Kapitonov i Jurka, 2001). Morgante i in. (2005), badając polimorfizm genetyczny dwóch linii wsobnych kukurydzy ocenili, że helitrony odpowiadają za około 80% spośród 10000 insercji pochodzenia transpozonoнового. Inne typy transpozonów również biorą czynny udział w rearanżacji genomu roślin uprawnych, a być może nawet w ewolucji genów, czego przykładem są transpozony typu Pack-MULE — Mutator-like Transposable Elements (Jiang i in., 2004).

O ile udział ruchomych elementów genetycznych w generowaniu zmienności u kukurydzy na poziomie nukleotydowym jest niepodważalny, o tyle można mieć wątpliwości, co do ich udziału w generowaniu zmienności cech użytecznych rolniczo. Należy pamiętać, że transpozony przenoszą przede wszystkim fragmenty genów, co rzadko prowadzi do powstania nowej użytecznej cechy (Lal i in., 2003). Z drugiej strony Morgante i in. (2005) oszacowali, iż dwie linie wsobne kukurydzy różnią się od siebie lokalizacją około 20% genów (w analizie uwzględniono 21000 – całych lub ich fragmentów). Przetrasowanie *loci* najprawdopodobniej miało miejsce już na poziomie

pierwotnie udomowionych odmian lokalnych, zaś ich krzyżowanie doprowadziło do dalszego wzrostu nierównowagi sprzężeń (Yamasaki i in., 2007). Wydaje się jednak, iż główną przyczyną olbrzymiej zmienności genetycznej kukurydzy jest porównywalna lub większa zmienność dzikiego przodka.

UDOMOWIENIE KUKURYDZY

Pochodzenie kukurydzy, dokładny czas jej udomowienia oraz liczba epizodów domestykacji, przez długi czas były przedmiotem sporów pomiędzy badaczami, którzy próbując je wyjaśnić wysuwali niejednokrotnie sprzeczne hipotezy (Chapman, 1996). Dziś wiadomo, iż kukurydza udomowiona została tylko raz w południowo-zachodnim Meksyku, w dolinie rzeki Balsas, około 9000 lat temu (Piperno i in., 2009; Ranere i in., 2009). Najbliższymi żyjącymi krewnymi kukurydzy uprawnej (*Zea mays* ssp. *mays*) są inne trawy z rodzaju *Zea*, określane w literaturze anglosaskiej jako teosinte (Chapman, 1996). Rodzaj *Zea* obejmuje 5 gatunków: *Z. mays*, *Z. diploperennis*, *Z. perennis*, *Z. luxurians* i *Z. nicaraguensis*, natomiast w obrębie gatunku *Z. mays* wyróżnia się 4 podgatunki: *Z. mays* ssp. *mays*, *Z. mays* ssp. *mexicana*, *Z. mays* ssp. *parviglumis*, *Z. mays* ssp. *huehuetenangensis* (Hufford i in., w druku). Dane molekularne i archeologiczne wskazują, iż przodkiem kukurydzy jest tzw. Balsas teosinte — *Z. mays* ssp. *parviglumis* — aczkolwiek wykazano, iż w późniejszym okresie dochodziło do hybrydyzacji kukurydzy z *Z. diploperennis*, *Z. luxurians* oraz z wszystkimi trzema dzikimi podgatunkami *Z. mays*, co w dużej mierze wynikało ze wspólnej uprawy różnych gatunków i podgatunków rodzaju *Zea* (Wang i in., 1999; Piperno i Flannery, 2001; Piperno i in., 2009; Hufford i in., w druku).

Zea mays ssp. *parviglumis* charakteryzuje się wyższą zmiennością genetyczną niż kukurydza (Moeller i in., 2007). Niedawna duplikacja genomu, duża liczba ruchomych elementów genetycznych oraz charakterystyczny dla traw wyższy współczynnik mutacji (Gaut i in., 1996) były zapewne podłożem zmienności u teosinte na poziomie nukleotydowym. Z kolei mozaikowy charakter siedlisk w rejonie Kordyliery Meksykańskiej w połączeniu z okresowymi fluktuacjami klimatu wywierały presję selekcyjną na liczne subpopulacje tej rośliny, przenosząc część zmienności genetycznej na poziom fenotypu (Moeller i in., 2007).

Wydaje się, że efekt wąskiego gardła podczas udomowienia teosinte był niewielki, co przełożyło się na zachowanie dużej części zmienności u kukurydzy (Tian i in., 2009). Wiadomo, iż społeczności, które udomowiły kukurydzę były nieliczne i odbywały okresowe wędrówki w ciągu roku (Ranere i in., 2009). Sprzyjało to zapewne wymianie materiałów hodowlanych z innymi wspólnotami, ułatwiało krzyżowanie odmian oraz hybrydyzację z różnymi subpopulacjami teosinte. Kukurydza była przez stulecia podstawą wyżywienia wielu społeczności w Nowym Świecie. Nawet niewielkie populacje ludzkie, aby przetrwać, potrzebowały ziarniaków z setek, czy tysięcy osobników, dzięki czemu poszczególne lokalne odmiany były niezwykle liczne. Wszystkie wymienione powyżej czynniki sprzyjały utrzymaniu zmienności genetycznej na wysokim poziomie (Tian i in., 2009).

Wskutek udomowienia doszło u kukurydzy do szeregu znaczących zmian morfologicznych w stosunku do dziko rosnących przedstawicieli rodzaju *Zea*. Obejmują one nie tylko różnice w pokroju rośliny, ale również zmianę budowy kwiatostanów i nasion — odpowiednik kolby u teosinte ma kilka nasion, do tego każde z nich jest otoczone twardą okrywą, podczas gdy u kukurydzy są one większe, nagie, a pojedyncza kolba zawiera ich kilkaset (Doebley i in., 1990). Wymienione różnice kontrastują z wysokim stopniem podobieństwa genomów obydwu gatunków i, co więcej, miały miejsce na przestrzeni kilku tysięcy lat — materiały hodowlane sprzed około 4500 lat posiadały już allele charakterystyczne dla współczesnej kukurydzy (Jaenicke-Despres i in., 2003). Należy wobec tego przypuszczać, że udomowienie kukurydzy było procesem szybkim i dokonało się wskutek zmian w niewielu genach, przy czym sumaryczna wartość tych zmian była bardzo duża (Tian i in., 2009).

Beadle, autor koncepcji o pochodzeniu kukurydzy od teosinte wykazał, korzystając z metod genetyki klasycznej, że za różnicę pomiędzy obydwoma gatunkami odpowiada pięć genów (Beadle, 1980). Mapowanie *loci* cech ilościowych potwierdziło tę hipotezę (Doebley i in., 1990; Doebley i Stec, 1993) i doprowadziło do zidentyfikowania czterech spośród pięciu postulowanych genów (Buckler i in., 2006). Locus, który najprawdopodobniej podlegał selekcji jako pierwszy to *tga1* (*teosinte glume architecture1*). Gen ten kontroluje powstawanie twardej okrywy owocowo-nasiennej wokół ziarniaków u teosinte (Dorweiler i in., 1993). Uzyskanie mutantu z nagimi nasionami stanowiło przełom w hodowli *Zea mays* — twarde okrywy chroniące nasiona przed strawieniem w przewodzie pokarmowym zwierząt znacznie utrudniały wykorzystanie tej rośliny przez człowieka. Zmiany w morfologii kolby są kontrolowane przez inny zidentyfikowany niedawno, aczkolwiek słabo poznany gen *ramosa1-ra1* (Vollbrecht i in., 2005). Allel genu *tga1* u kukurydzy różni się od typu dzikiego zamianą tylko jednego aminokwasu w kodowanym białku; selekcja tego genu na etapie udomowienia była bardzo silna, jednak przy założeniu dużej populacji wyjściowej, możliwa do uzyskania w stosunkowo krótkim czasie (Wang i in., 2005).

Kolejnym spośród *loci* selekcyjonowanych w procesie udomowienia kukurydzy jest *tb1* (*teosinte branched1*), który odpowiada za dominację wierzchołkową i pokrój rośliny: allel dziki warunkuje powstanie rośliny o silnie rozgałęzionym pokroju, przy czym każdy z pędów jest zakończony kwiatostanem męskim, natomiast u kukurydzy pędy boczne są silnie skrócone i zakończone kolbami (Doebley i in., 1997). Również czwarty z udomowionych *loci* — *barren stalk1* — kontroluje pokrój rośliny poprzez uczestnictwo w formowaniu merystemu bocznego pędu (Gallavotti i in., 2004). W przypadku *tb1*, doborowi sztucznemu w trakcie udomowienia nie podlegał właściwy gen, który charakteryzuje się poziomem polimorfizmu zbliżonym do teosinte, ale jego sekwencja regulatorowa (Wang i in., 1999).

Ostatni spośród *loci* postulowanych przez Beadle'a nie został jak dotąd zidentyfikowany, jednak wiadomo, że duży fragment chromosomu 10 nosi ślady niezwykle silnej selekcji — wyższej niż w przypadku *tga1* czy *tb1*, co może świadczyć, iż ten fragment genomu ulegał selekcji zarówno na etapie domestykacji, jak i hodowli (Tian i in., 2009). Co ciekawe, wszystkie cztery udomowione geny (*tga1*, *ra1*, *tb1*, *bs1*)

kodują czynniki transkrypcyjne (są to zazwyczaj geny plejotropowe, których mutacje powodują daleko idące zmiany fenotypowe), co tłumaczy dlaczego udomowienie kukurydzy mogło mieć miejsce w krótkim czasie poprzez selekcję niewielu genów. Dodatkowo selekcja jedynie kilku genów powodowała niewielką redukcję zróżnicowania genetycznego na poziomie całej populacji (Buckler i in., 2006). Wydaje się, że odwrotny mechanizm — selekcja wielu genów o niewielkim efekcie fenotypowym i wyższa redukcja polimorfizmu — miał miejsce na etapie hodowli.

NOWE KIERUNKI W HODOWLI KUKURYDZY

Jak wspomniano we wstępie, kukurydza jest rośliną wyjątkowo łatwą w uprawie i wszechstronną. Jako że współcześnie ma ona wiele zastosowań, prowadzone programy hodowlane można podzielić na kilka grup: (i) programy mające na celu uzyskanie materiałów hodowlanych o zwiększonej odporności na stropy abiotyczne i biotyczne; (ii) dążące do uzyskania linii charakteryzujących się zróżnicowanym składem chemicznym; (iii) programy skierowane na otrzymanie roślin przydatnych do produkcji biopaliw.

Wielkość i jakość ziarniaków była cechą selekcyjonowaną już w czasach prekolumbijskich. Skrobia jest głównym materiałem zapasowym w ziarniakach i stanowi nawet trzy czwarte jego masy (Tian i in., 2009). Wykazano, że spośród sześciu znanych genów biorących udział w biosyntezie skrobi, cztery noszą silne ślady doboru sztucznego, przy czym każdy z nich odpowiadał jedynie za kilka procent obserwowanej zmienności fenotypowej (Wilson i in., 2004). Analiza aDNA z ziarniaków wykazała, że co najmniej jeden z omawianych genów *sugaryl* (*su1*) podlegał selekcji już w pierwszych wiekach naszej ery (Jaenicke-Despres i in., 2003). Niestety autorzy publikacji nie analizowali pozostałych genów zaangażowanych w biosyntezę skrobi.

Skład chemiczny ziarniaków jest przedmiotem trwającego od ponad stu lat eksperymentu hodowlanego The Illinois Long-Term Selection Experiment. Początkowa populacja jednej z linii wsobnych została podzielona na cztery subpopulacje, spośród których każda reprezentowała skrajnie wysoką lub niską zawartość tłuszczów bądź białka (Moose i in., 2004). W połowie XX wieku każdą z subpopulacji podzielono na dwie części, przy czym w jednej z nich kontynuowano dotychczasowy kierunek selekcji, a w drugiej go odwrócono. Po ponad stu sezonach wegetacyjnych uzyskano ziarniaki o zawartości białka z zakresu 5–35% oraz zawierające 0–20% tłuszczów, wobec wyjściowych wartości 8–12% dla białek i 4–6% dla tłuszczów (Dudley i Lambert, 2004). Próba skorelowania uzyskanych zmian fenotypowych z określonymi *loci* wykazała, iż selekcja pod kątem zawartości białka wywołała zmiany w 102–179 *loci*, natomiast selekcja pod kątem zawartości tłuszczów 14–69 *loci* (Dudley i Lambert, 1992; 2004). Co więcej, selekcja pod kątem składu chemicznego ziarniaków pociągnęła za sobą wiele innych zmian fenotypowych, często dotyczących cech pozornie nie związanych z pierwotnie selekcyjonowanymi, takich jak rozgałęzienie kwiatostanu męskiego, odporność na stropy biotyczne, czy długość trwania poszczególnych faz cyklu rozwojowego (Raboy i in., 1989; Berke i Rocheford., 1999; Dudley i Lambert, 2004). Tym samym opisywany eksperyment sugeruje, podobnie jak wcześniejsze przykłady

selekcji genów związanych z adaptacją do klimatu umiarkowanego, iż zmienność genetyczna kukurydzy podczas hodowli zachowuje się zgodnie z przewidywaniami infinytezymalnego modelu Fishera (1930).

Rodzaj materiału zapasowego w ziarniakach był także celem selekcji wielu innych programów hodowlanych. Warto tu wspomnieć o tzw. quality protein maize (QPM): grupie linii przeznaczonych głównie na rynek krajów rozwijających się. Posiadają one zwiększoną zawartość lizyny i tryptofanu, niezbędnych w prawidłowej diecie aminokwasów, które zazwyczaj występują w ziarniakach zbóż w niewielkich ilościach, co wymusza konieczność uzupełniania diety (Prasanna i in., 2001). Linie charakteryzujące się zwiększoną zawartością wspomnianych aminokwasów wyselekcjonowano w latach 60. ubiegłego stulecia, u mutantu *opaque-2* (Mertz i in., 1964). *Locus o2* koduje czynnik transkrypcyjny regulujący ekspresję zein (Schmidt i in., 1990). Z mutantem *o2* wiązano duże nadzieje w krajach rozwijających się, jednak bardzo szybko okazało się, iż wykazują one szereg niekorzystnych efektów plejotropowych, takich jak obniżony plon czy zwiększona podatność na stresy biotyczne (Bjarnason i Vasal, 1992). Dopiero dzięki umiejętnemu krzyżowaniu z szeregiem odmian pochodzących z Ameryki Środkowej udało się zlikwidować negatywne efekty fenotypowe mutantu *o2* (Prasanna i in., 2001).

Stosunkowo od niedawna kukurydza jest wykorzystywana jako roślina energetyczna do produkcji biopaliw. Jej przydatność pod tym kątem wynika z dwóch cech: *Zea mays* jest rośliną o fotosyntezie typu C4 — gatunki o tym typie asymilacji CO₂ charakteryzują się wydajniejszym przyrostem biomasy (Sage i Kubien, 2003) — oraz, podobnie jak inne popularne rośliny energetyczne (palczatka Gerarda, miskant, sorgo czy trzcina cukrowa) jest przedstawicielem plemienia palczatkowych (*Andropogoneae*) — trawy z tej grupy oprócz fotosyntezy C4 osiągają często duże rozmiary. Pozycja kukurydzy w grupie roślin energetycznych jest wyjątkowa: po pierwsze, jest ona dobrze poznanym pod kątem fizjologii i genetyki gatunkiem, przez co może stanowić organizm modelowy w stosunku do swoich najbliższych krewnych, po drugie zaś, w przeciwieństwie do pozostałych roślin energetycznych, jest już uprawiana w wielu zakątkach globu. Wprawdzie uzyskiwanie etanolu z ziarniaków kukurydzy odbywa się, np. w USA, na skalę przemysłową, jednak przemysł ten musi konkurować o ziarniaki z innymi gałęziami gospodarki (Carpita i McCann, 2008). Pojawia się więc presja na rozwój technologii pozwalających na otrzymywanie biopaliw z innych niż ziarniaki części rośliny.

Prowadzone obecnie badania skupiają się na dwóch aspektach mogących wpłynąć na większą wartość kukurydzy jako rośliny energetycznej: (i) uzyskanie materiałów hodowlanych o dużej biomasy i podwyższonej akumulacji cukrów w pędach (ii) manipulacje składem chemicznym ścian komórkowych i ich grubości. Wysokość pędów nadziemnych była do niedawna pomijana podczas większości programów hodowlanych, tak więc niewiele jest wiadomo na temat zmienności tej cechy (Carpita i McCann, 2008). Szczególne zainteresowanie badaczy budzą pod tym kątem mieszańce odmianowe i liniowe, stanowiące współcześnie większość materiałów hodowlanych dostępnych na rynku (Michalik, 2009). Hodowle mieszańcowe wykorzystują zjawisko heterozji (bujność mieszańców), którego jednym z najważniejszych efektów jest wzrost produkcji biomasy w stosunku do materiałów rodzicielskich (Shull, 1946). U niektórych mieszańców

zaobserwowano też obecność rdzenia w międzywęźlach (normalnie brak go u osobników dojrzałych), co dodatkowo zwiększa biomasę (Carpita i McCann, 2008). Również odmiany pochodzące z Ameryki Środkowej charakteryzują się dużą zmiennością wysokości pędów nadziemnych, jednak jak do tej pory nie były one wykorzystywane w programach hodowlanych (Prasanna, 2012).

Znaczną część biomasy roślin stanowią polisacharydy ściany komórkowej, ale wysoka odporność na działanie enzymów hydrolizujących jest główną przeszkodą w ich wykorzystaniu do produkcji biopaliw (Sticklen, 2008). Wiechlinowate oraz inne blisko spokrewnione rodziny wytwarzają ściany komórkowe typu II, różniące się składem chemicznym od występujących u reszty roślin kwiatowych ścian komórkowych typu I (Carpita, 1983). Wiadomo, iż rośliny angażują około 10% swojej maszynierii genetycznej w syntezę ścian komórkowych, jednak jest ona tylko częściowo zbieżna u gatunków o różnych typach ściany komórkowej (Carpita i in., 2001; Yong i in., 2005). Stąd przenoszenie wiedzy na temat genetycznej architektury omawianych procesów z rzodkiewnika czy topoli, gdzie zostały one dobrze poznane, na kukurydzę nie jest możliwe w pełnym zakresie. Jak dotąd udało się wytypować dużą część genów odpowiedzialnych za syntezę ścian komórkowych u traw (Carpita i McCann, 2008). Uzyskanie linii kukurydzy przydatnych do produkcji biopaliw wydaje się realne: u blisko spokrewnionego sorgo znany jest mutant *brown midrib* o zahamowanej biosyntezie lignin, którego komórki są łatwiej przyswajalne dla roślinożerców i łatwiej trawione przez enzymy hydrolityczne (Vermerris i in., 2007). Zmiana składu chemicznego ścian komórkowych jest atrakcyjna nie tylko w aspekcie produkcji biopaliw, ale również w związku z uzyskaniem odmian odpornych na stresy biotyczne (Barros-Rios i in., 2011).

PODSUMOWANIE

Przejście z epoki zbieractwa w mezolicie do gospodarki rolniczej w neolicie na Bliskim Wschodzie, w Azji południowo-wschodniej, Ameryce Środkowej i Andach było związane z udomowieniem szeregu organizmów, w tym zbóż. Dało to początek świadomemu kształtowaniu fenotypów roślin i zwierząt o znaczeniu ekonomicznym, czego ukoronowaniem są współczesne programy hodowlane oparte o bogatą wiedzę teoretyczną i praktyczną. Proces udomowienia organizmów żywych nie uległ zakończeniu, czego dowodem jest ciągła adaptacja gatunków ważnych gospodarczo do nowych rejonów geograficznych, a także doskonalenie ważnych rolniczo cech fenotypowych. Obecna wiedza o podłożu molekularnym szeregu procesów życiowych z jednej strony i ewolucjonizm z drugiej rzucają nowe światło na procesy domestykacji. Stwarza to nadzieję na dalszą optymalizację procesów hodowlanych przy rosnących wymaganiach środowiskowych, demograficznych i ekonomicznych.

LITERATURA

- Barros-Rios J., Malvar R. A., Jung H.- J. G., Santiago R. 2011. Cell wall composition as a maize defense mechanism against corn borers. *Phytochem.* 72: 365 — 371.
Beadle G. W. 1980. The ancestry of corn. *Sci. Am.* 242: 112 — 119.

- Berke T. G., Rocheford T. R. 1999. Quantitative trait *loci* for tassel trait in maize. *Crop Sci.* 39: 1439 — 1443.
- Bjarnason M., Vasal M. K. 1992. Breeding quality protein maize (QPM). In: *Plant Breeding Reviews* vol. 9. John Wiley & Sons, Inc., New York:181 — 216.
- Brunner S., Pea G., Rafalski A. 2005. Origins, genetic organization and transcription of a family of non — autonomous helitron elements in maize. *Plant J.* 43:799 — 810.
- Buckler E. S., Gaut B. S., McMullen M. D. 2006. Molecular and functional diversity of maize. *Current Opin. Plant Biol.* 9: 172 — 176.
- Carpita NC. 1983. Hemicelluloses of the cell walls of *Zea* coleoptiles. *Plant Physiol.* 72: 515 — 521.
- Carpita N. C., McCann M. C. 2008. Maize and sorghum: genetic resources for bioenergy grasses. *Trends Plant Sci.* 13: 415 — 420.
- Carpita N. C., Tierney N., Campbell M. 2001. Molecular biology of the plant cell wall: searching for the genes that define structure, architecture and dynamic. *Plant Mol. Biol.* 47: 1 — 5.
- Chapman G. P. 1996. *The biology of grasses*. CAB International, Sydney.
- Darwin C. R. 1868. *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*. Project Gutenberg Literary Archive Foundation, Oxford.
- Doebley J., Stec A. 1993. Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: comparison of results for two F2 populations. *Genetics* 134: 559 — 570.
- Doebley J., Stec A., Hubbard L. 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485 — 488.
- Doebley J., Stec A., Wendel J., Edwards M. 1990. Genetic and morphological analysis of a maize — teosinte F2 population: Implications for the origin of maize. *PNAS* 87: 9888 — 9892.
- Dorweiler J., Stec A., Kermicle J., Doebley J. 1993. Teosinte glume architecture 1 a genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science* 262: 233 — 235.
- Dudley R. W., Lambert R. J. 1992. Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica* 37: 81 — 87.
- Dudley R. W., Lambert R. J. 2004. 100 generations of selection for oil and protein in corn. *Plant Breed. Rev.* 24: 79 — 110.
- Eckart N. A. 2003. A new twist on transposons: the maize genome harbors helitron insertion. *Plant Cell* 15: 293 — 295.
- Feschotte C., Jiang N., Wessler S. R. 2002. Plant transposable elements: Where genetics meets genomics. *Nat. Rev. Genet.* 3: 329 — 341.
- Fisher R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Flagel L. E., Wendel J. F. 2009. Gene duplication and evolutionary novelty in plants. *New Phytol.* 183: 557 — 564.
- Fu H., Park W., Yan X., Zheng Z., Shen B., Dooner H. K. 2001. The highly recombinogenic *bz* locus lies in an unusually gene — rich region of the maize genome. *PNAS* 98: 8903 — 8908.
- Gallavotti A., Zhao Q., Kyojuka J., Meeley R. B., Ritter M. K., Doebley J. F., Pe M. E., Schmidt R. J. 2004. The role of *barren stalk1* in the architecture of maize. *Nature* 432: 630 — 635.
- Gaut B. S., Doebley J. F. 1997. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize. *PNAS* 94: 6809 — 6814.
- Gaut B. S., Le Thierry d'Ennequin M., Peek A. S., Sawkins M. C. 2000. Maize as a model for the evolution of plant nuclear genomes. *PNAS* 97: 7008 — 7015.
- Gaut B. S., Morton B. R., McCaig B. C., Clegg M. T. 1996. Substitution rate comparisons between grasses and palms: Synonymous rate differences at the nuclear gene *Adh* parallel rate differences at the plastid gene *rbcl*. *PNAS* 93: 10274 — 10279.
- Hopkins C. G. 1899. Improvement in the chemical composition of the corn kernel. *Illinois Agric. Expt. Sta. Bul.* 55: 205 — 240.
- Hufford M. B., Bilinski P., Pyhäjärvi T., Ross-Ibarra J. In press. Teosinte as a model system for population and ecological genomics. *Trends Genet.* Dostęp on line: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tig.2012.08.004>.
- Jaenicke-Despres V., Buckler E. S., Smith B. D., Gilbert M. T. P., Cooper A., Doebley J., Pääbo S. 2003. Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. *Science* 302: 1206 — 1208.

- Jiang N., Bao Z., Zhang X., Eddy S. R., Wessler S. R. 2004. Pack — MULE transposable elements mediate gene evolution in plants. *Nature* 431: 569 — 573.
- Kapitonov V. V., Jurka J. 2001. Rolling - circle transposons in eukaryotes. *PNAS* 98: 8714 — 8719.
- Kapitonov V. V., Jurka J. 2007. *Helitrons* on a roll: eukaryotic rolling - circle transposons. *Trends Genet.* 23: 521 — 529.
- Katsiosis A., Hagidimitriou M., Heslop-Harrison J. S. 1997. Genomic organization and physical distribution of Tyl - COPIA - like retrotransposons in maize and sorghum. *Proc. XVII Genetics, Biotechnology and Breeding of Maize and Sorghum. The Royal Soc. Chem.*: 36 — 51.
- Lai J., Li R., Xu X., Jin W., Xu M. 2010. Genome - wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines. *Nature Genet.*, 42: 1027 — 1030.
- Lai J., Li Y., Messing J., Dooner H. K. 2005. Gene movement by Helitron transposons contributes to the haplotype variability of maize. *PNAS* 102: 9068 — 9073.
- Lal S. K., Giroux M. J., Brendel V., Vallejos C. E., Hannah L. C. 2003. The maize genome contains a *Helitron* insertion. *Plant Cell* 15: 381–391.
- Mertz E. T., Bates L. S., Nelson O. E. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 145: 279 — 280.
- Messing J., Bharti A. K., Karlowski W. M., Gundlach H., Kim H. R., Yu Y., Wei F., Fuks G., Soderlund C. A., Mayer K. F. 2004. Sequence composition and genome organization of maize. *PNAS* 101: 14349 — 14354.
- Michalik B. (red.). 2009. Hodowla roślin z elementami genetyki i biotechnologii. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- Moeller D. A., Tenaillon M. I., Tiffin P. 2007. Population structure and its effects on patterns of nucleotide polymorphism in teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Genetics* 176: 1799 — 1809.
- Moose S. P., Dudley J. W., Rocheford T. R. 2004. Maize selection passes the century mark: a unique resource for 21st century genomics. *Trends Plant Sci.* 9: 358 — 364.
- Morgante M., Brunner S., Pea G., Fengler K., Zuccolo A., Rafalski A. 2005. Gene duplication and exon shuffling by helitron — like transposons generate intraspecies diversity in maize. *Nat. Genet.* 37: 997 — 1002.
- Paterson A. H., Bowers J. E., Bruggmann R., Dubchak I., Grimwood J., Gundlach H., Haberer G., Hellsten U., Mitros T., Poliakov A., Schmutz J., Spannagl M., Tang H., Wang X., Wicker T., Bharti A. K., Chapman J., Feltus A., Gowik U., Grigoriev I. V., Lyons E., Maher C. A., Martis M., Narechania A., Otiillar R. P., Penning B. W., Salamov A. A., Wang Y., Zhang L., Carpita N. C., Freeling M., Gingle A. R., Hash C. T., Keller B., Klein P., Kresovich S., McCann M. C., Ming R., Peterson D. G., Mehboob-ur-Rahman, Ware D., Westhoff P., Mayer K. F. X., Messing J., Rokhsar D. S. 2009. The Sorghum bicolor genome and the diversification of grasses. *Nature* 45: 551 — 556.
- Peterson P. A. 1997. Maize genome: factors contributing to its reorganization. *Proc. XVII Genetics, Biotechnology and Breeding of Maize and Sorghum, A. S. Tsafaris (Ed). The Royal Soc. Chem.*: 10 — 16.
- Piperno D. R., Flannery K. V. 2001. The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications. *PNAS* 98: 2101 — 2103.
- Piperno D. R., Ranere A. J., Holst I., Iriarte J., Dickau L. 2009. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *PNAS* 109: 5019 — 5024.
- Prasanna B. M. 2012. Diversity in global maize germplasm: Characterization and utilization. *J. Biosci.* 37: 843 — 855.
- Prasanna B. M., Vasal S. K., Kassahun B., Singh N. N. 2001. Quality protein maize. *Current Science* 81: 1308 — 1319.
- Raboy V., Below F. E., Dickinson D. B. 1989. Alternation of maize kernel phytic acid levels by recurrent selection for protein and oil. *J. Hered.* 80: 311 — 315.
- Ranere A. J., Piperno D. R., Holst I., Dickau L., Iriarte J. 2009. The cultural and chronological context of early Holocene maize and squash domestication in the Central Balsas River Valley, Mexico. *PNAS* 106: 5014 — 5018.

- Sage R. F., Kubien D. S. 2003. Quo vadis C4? An ecophysiological perspective on global change and the future of C4 plants. *Photosynth. Res.* 77: 209 — 225.
- Scherrera B., Isidorea E., Kleinb P., Kimb J., Bellecc A., Chalhoubc B., Kellera B., Feuilleta C. 2005. Large intraspecific haplotype variability at the *Rph 7* locus results from rapid and recent divergence in the barley genome. *Plant Cell* 17: 361 — 374.
- Schmidt R. J., Burr F. A., Aukerman M. J., Burr B. 1990. Maize regulatory gene opaque — 2 encodes a protein with a "leucine — zipper" motif that binds to zein DNA. *PNAS* 87: 46 — 50.
- Schnable P. S., Doreen Ware D., Fulton R. S., Stein J. C., Wei F., Pasternak S., Liang C., Zhang J., Fulton L., Graves T. A., Minx P., Reily A. D., Courtney L., Kruchowski S. S., Chad Tomlinson C., Strong C., Delehaunty K., Fronick C., Courtney B., Rock S. M., Belter E., Du F., Kim K., Abbott R. M., Cotton M., Levy A., Marchetto P., Ochoa K., Jackson S. M., Gillam B., Chen W., Yan L., Higginbotham H., Cardenas C., Waligorski J., Applebaum E., Phelps L., Falcone J., Kanchi K., Thane T., Scimone A., Thane N., Henke J., Wang T., Ruppert J., Shah N., Rotter K., Hodges J., Ingenthron E., Cordes M., Kohlberg S., Sgro J., Delgado B., Mead K., Chinwalla A., Leonard S., Crouse K., Collura K., Kudrna D., Currie J., He R., Angelova A., Rajasekar S., Mueller S., Lomeli R., Scara G., Ko A., Delaney K., Wissotski M., Lopez G., Campos D., Braidotti M., Ashley E., Golser W., Kim H., Lee S., Lin J., Dujmic Z., Kim W., Talag J., Zuccolo A., Fan C., Sebastian A., Kramer M., Spiegel L., Nascimento L., Zutavern T., Miller B., Ambroise C., Muller S., Spooner W., Narechania A., Ren L., Wei S., Kumari S., Faga B., Levy M. J., McMahan L., Van Buren P., Vaughn M. W., Ying K., Yeh C-T., Emrich S. J., Jia Y., Kalyanaraman A., Hsia A-P., Barbazuk W.B., Baucom R.S., Brutnell T.S., Carpita N.C., Chaparro C., Chia J.-M., Deragon J.-M., Estill J.C., Fu Y., Jeddloh J., Han Y., Lee H., Li P., Lisch D., Liu S., Liu Z., Nagell D. N., McCann M. C., SanMiguel P., Myers A., Nettleton D., Nguyen J., Penning B. W., Ponnala L., Schneider K.L., Schwartz D. C., Sharma A., Soderlund C., Springer M.N., Sun Q., Wang H., Waterman M., Westerman M., Wolfgruber T. K., Yang L., Yu Y., Zhang L., Zhou S., Zhu L., Bennetzen J. L., Dawe R.K., Jiang J., Jiang M., Presting G. M., Wessler S. R., Aluru S., Martienssen R. A., Clifton S. W., McCombie W. R., Wing R. O., Wilson R. K. 2009. The B 3 Maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science* 326: 1112 — 1115.
- Shull G. H. 1946. Hybrid seed corn. *Science* 103: 547 — 550.
- Song M., Messing J. 2003. Gene expression of a gene family in maize based on noncollinear haplotypes. *PNAS* 100: 9055 — 9060.
- Sticklen M. B. 2008. Plant genetic engineering for biofuel production: towards affordable cellulosic ethanol. *Nat. Rev. Genet.* 9: 433 — 443.
- Swigonova Z., Lai J., Ma J., Ramakrishna W., Laca V., Bennetzen J. L., Messing J. 2004. On the tetraploid origin of the maize genome. *Comp. Funct. Genom.* 5: 281 — 284.
- Tenaillon M. I., Charcosset A. 2011. A European perspective on maize history. *C.R. Biol.* 334: 221 — 228.
- Tenaillon M. I., Sawkins M. C., Long A. D., Gaut R. L., Doebley J. F., Gaut B. S. 2001. Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays ssp. mays* L.). *PNAS*, 98: 9161 — 9166.
- Tenaillon M. I., U'Ren J., Tenaillon O., Gaut B. S. 2004. Selection versus demography: a multilocus investigation of the domestication process in maize. *Mol. Biol. Evol.* 21: 1214 — 1225.
- Tian F., Stevens N. M., Buckler E. S. 2009. Tracking footprints of maize domestication and evidence for a massive selective sweep on chromosome 10. *PNAS* 106: 9979 — 9986.
- Vermerris V., Saballos A., Ejeta G., Mosier N. S., Ladisch M. R., Carpita N. C. 2007. Molecular breeding to enhance ethanol production from corn and sorghum stover. *Crop Sci.* 47: S142 — S153.
- Vigouroux Y. M., McMullen C. T., Hittinger H., Houchins L., Schulz S., Kresovich Y., Matsuoka O. S., Doebley J. 2002. Identifying genes of agronomic importance in maize by screening microsatellites for evidence of selection during domestication. *PNAS* 99: 9650 — 9655.
- Vollbrecht E., Springer P. S., Goh L, Buckler E. S., Martienssen R. 2005. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature* 436: 1119 — 1126.
- Walbot V. 2009. 10 reasons to be tantalized by the B73 maize genome. *PloS Genet.* 5: e1000723.
- Wang H., Nussbaum-Wagler T., B. Li, Q. Zhao, Vigouroux Y., Faller M., Bomblies K., Lukens L., Doebley J. 2005. The origin of the naked grains of maize. *Nature* 436: 714 — 719.

- Wang Q., Dooner H. K. 2012. Dynamic evolution of bz orthologous regions in the *Andropogoneae* and other grasses. *Plant J.* 72: 212 — 221.
- Wang R. L., Stec A., Hey J., Lukens L., Doebley J. 1999. The limits of selection during maize domestication. *Nature* 398: 236 — 239.
- Wilson L. M., Whitt S. R., Ibañez A. M., Rocheford T. R., Goodman M. M., Buckler E. S. 2004. Dissection of maize kernel composition and starch production by candidate gene association. *Plant Cell* 16: 2719 — 2733.
- Yamasaki M., Tenailon M. I., Vroh Bi I., Schroeder S. G., Sanchez-Villeda H., Doebley J. F., Gaut B. S., McMullen M. D. 2005. A large — scale screen for artificial selection in maize identifies candidate agronomic *loci* for domestication and crop improvement. *Plant Cell* 17: 2859 — 2872.
- Yamasaki M., Wright S. I., McMullen M. D. 2007. Genomic screening for artificial selection during domestication and improvement in maize. *Ann. Bot.* 100: 967 — 973.
- Yong W., Link B., O'Malley R., Tewari J., Hunter C. T. III, Lu C.-A., X Li, Bleecker A. B., Koch K. E., McCann M. C., McCarty D. R., Patterson S. E., Reiter W.-D., Staiger C., Thomas S. R., Vermerris W., Carpita N. C. 2005. Genomics of plant cell wall biogenesis. *Planta.* 221: 747 — 751.

