La storia genetica del grano tenero

Come gli esseri umani hanno plasmato il grano - e il grano, a sua volta, ha trasformato le società umane

Edizione italiana dell'articolo pubblicato da The Secret Pizza Society

Il grano tenero moderno, Triticum aestivum, è il risultato di una storia di ibridazioni naturali, duplicazioni cromosomiche e migliaia di anni di coltivazione. Questa e la storia di una domesticazione reciproca: gli esseri umani hanno trasformato il grano e il grano ha contribuito a trasformare il modo in cui gli esseri umani vivevano.

Autore: Fabio Agliata

Indice

Background: cromosomi, geni e corredi cromosomici

Introduzione

Le origini

Le origini del grano moderno

L'invenzione dell'agricoltura

Quando gli esseri umani iniziarono a usare i cereali?

Ohalo II: cereali prima dell'agricoltura

Quale fu il primo grano coltivato?

Che cosa cambio con l'agricoltura?

La nascita del grano tenero

Come nacque il grano da pane?

Come gli esseri umani plasmarono il grano

Come il grano trasformo le società umane

Da un ibrido a migliaia di grani

Miglioramento moderno e Rivoluzione Verde

Conclusione: una simbiosi millenaria

Riferimenti

Background: cromosomi, geni e corredi cromosomici

Per comprendere la storia genetica del grano, è utile partire da alcuni termini fondamentali.

Nelle piante e negli animali, la maggior parte del DNA è contenuta nel nucleo cellulare. Il DNA porta le istruzioni biologiche necessarie per costruire e mantenere un organismo. E organizzato in strutture chiamate cromosomi, nelle quali il DNA e associato a proteine dette istoni.

Un gene è una specifica sezione di DNA. Molti geni contengono le istruzioni per produrre proteine; altri contribuiscono a stabilire quando e dove tali istruzioni vengono utilizzate. Nel loro insieme, i geni contribuiscono alle caratteristiche dell'organismo e al funzionamento delle sue cellule.

I cromosomi sono organizzati in corredi completi. Negli esseri umani, la maggior parte delle cellule del corpo contiene due corredi: 46 cromosomi disposti in 23 coppie. Un cromosoma di ciascuna coppia proviene dalla madre e l'altro dal padre. Una cellula con due corredi completi è detta diploide.

La riproduzione sessuale inizia con cellule specializzate, i gameti. Negli animali sono gli spermatozoi e gli ovociti. Nelle piante a fiore, il polline trasporta i gameti maschili, mentre il gamete femminile si sviluppa nell'ovulo. I gameti contengono normalmente un solo corredo cromosomico; quando si fondono durante la fecondazione, formano lo zigote, la prima cellula del nuovo organismo.

Questo schema è cruciale per il grano. Mentre gli esseri umani sono in genere diploidi, alcune specie di grano possiedono più di due corredi cromosomici. Il grano tenero è il risultato di una storia eccezionale di ibridazione e duplicazione cromosomica.

Introduzione

Il grano tenero, chiamato anche frumento tenero o grano da pane è noto botanicamente come Triticum aestivum, è una delle colture cerealicole più importanti al mondo. Viene coltivato su vaste aree del pianeta e fornisce la farina impiegata per pane, pizza e innumerevoli altri alimenti. Rappresenta la grande maggioranza del frumento prodotto a livello mondiale.[1]

Per migliaia di anni il grano ha contribuito a sostenere le società umane. Il grano tenero non è soltanto una coltura antica: è anche una storia genetica straordinaria. Nacque dall'ibridazione naturale di diverse graminacee selvatiche, seguita dalla duplicazione dei cromosomi, e fu poi trasformato dalla coltivazione e dalla selezione umana.

Questo articolo ripercorre la sua storia genetica e la sequenza di eventi che porto alla sua comparsa nella Mezzaluna Fertile. La storia del grano è quella delle società umane finirono per intrecciarsi profondamente - e quel legame conta ancora nel cibo che prepariamo oggi.

Le origini

Le origini del grano moderno

La storia del grano tenero affonda le radici nel Pleistocene medio, circa 300.000-500.000 anni fa, molto prima della comparsa di Homo sapiens. Due graminacee diploidi contribuirono alla sua origine: Triticum urartu, portatore del genoma A, e una specie oggi ignota ma strettamente imparentata con la moderna Aegilops speltoides, portatrice del genoma B. Ciascuna aveva 14 cromosomi disposti in sette coppie.

A un certo punto queste specie si ibridarono naturalmente. Perche l'ibrido potesse diventare fertile, i suoi corredi cromosomici dovettero duplicarsi. Il risultato fu un grano tetraploide: una pianta con quattro corredi completi, 28 cromosomi in totale, organizzati in sette gruppi di quattro. Da questa linea discese il farro selvatico, antenato di vari grani coltivati.[2]

Non sappiamo con precisione quando gli esseri umani mescolarono per la prima volta semi macinati e acqua, cuocendo poi l'impasto ottenuto. È tuttavia plausibile che questa successione - macinare, impastare e cuocere - sia stata fra le prime forme di trasformazione alimentare il cui principio di base sopravvive ancora nelle nostre cucine.

Raccogliere i semi, separarli dalle parti non commestibili, macinarli, aggiungere acqua e applicare calore richiedeva una serie di decisioni e tecniche. Il risultato poteva essere una pappa, una polentina o un prodotto simile a una focaccia: lontani antenati dei pani e degli impasti contemporanei.[3]

Tra 10.000 e 12.000 anni fa, nella Mezzaluna Fertile, le prime comunita agricole iniziarono a coltivare e selezionare il grano tetraploide. Favorirono semi più grandi, spighe più resistenti e piante i cui semi restavano attaccati fino alla raccolta. Uno dei risultati fu il farro coltivato, Triticum dicoccum, molto diffuso nel Mediterraneo antico, compresi Egitto e Roma. Dalla stessa linea tetraploide venne selezionato anche il grano duro, Triticum durum, usato ancora oggi per semola e pasta.[4]

L'invenzione dell'agricoltura

Quando gli esseri umani iniziarono a usare i cereali?

Homo sapiens comparve in Africa circa 300.000 anni fa. Per gran parte della sua storia visse da cacciatore-raccoglitore, sfruttando molti alimenti selvatici, inclusi i semi delle graminacee.

Le evidenze della grotta di Ngalue, in Mozambico, indicano che almeno 105.000 anni fa si lavoravano semi di graminacee selvatiche. I granuli di amido rinvenuti su strumenti litici del Middle Stone Age mostrano l'uso di sorgo e di altri vegetali. Questo non significa che quelle persone coltivassero frumento o praticassero agricoltura: dimostra pero che i cereali selvatici erano presenti nella dieta ben prima dell'agricoltura.[5]

L'agricoltura si sviluppo molto più tardi. Nella Mezzaluna Fertile le comunita iniziarono a coltivare e domesticare gradualmente piante circa 10.000-11.000 anni fa. La raccolta e la trasformazione dei cereali richiedevano tempo e abilità, ma rendevano i chicchi secchi più facili da usare e da digerire.

Non sappiamo quando venne prodotto il primo impasto, ma esistono prove dirette di prodotti simili al pane, preparati con cereali selvatici circa 14.400 anni fa nell'attuale Giordania: diversi

millenni prima che l'agricoltura fosse stabilità.[6]

Ohalo II: cereali prima dell'agricoltura

Un sito del Levante offre una fotografia eccezionale del rapporto fra cacciatori-raccoglitori e cereali selvatici. Ohalo II, sulla riva sud-occidentale del Lago di Galilea, fu occupato circa 23.000 anni fa. Il lago sarebbe diventato familiare millenni dopo attraverso i racconti biblici e dei Vangeli; Ohalo II appartiene invece a un mondo molto più antico di pescatori, cacciatori e raccoglitori.

Dopo l'abbandono il sito venne rapidamente coperto dall'acqua, preservando pavimenti di capanne di frasche, focolari, resti vegetali e strumenti in pietra. In una capanna, i semi non erano distribuiti casualmente: concentrazioni di cereali e altri resti vegetali comparivano accanto a una macina fissata al pavimento, mentre i residui della lavorazione della selce erano concentrati altrove, vicino all'ingresso. Il quadro suggerisce aree distinte per la preparazione dei vegetali e per la produzione o manutenzione degli strumenti.[12]

La macina conservava inoltre granuli di amido di cereali selvatici, fra cui frumento e orzo. Insieme, queste tracce dimostrano raccolta e lavorazione ripetute, non un consumo occasionale. Non dimostrano pero agricoltura, campi permanenti, grano domesticato o una divisione del lavoro basata sul genere. Mostrano una tappa fondamentale: prima della domesticazione, gli esseri umani investivano gia lavoro, utensili e spazio domestico nella trasformazione dei cereali.[3][13]

Quale fu il primo grano coltivato?

I primi grani coltivati non furono il moderno grano tenero. Comprendevano monococco e farro, due grani vicini ma geneticamente differenti. Il monococco selvatico, Triticum boeoticum, e diploide e possiede 14 cromosomi; la forma domesticata e Triticum monococcum.[9]

Una differenza decisiva riguarda la dispersione dei semi. Nel monococco selvatico, a maturità la spiga si disarticola facilmente e le spighette cadono a terra: un vantaggio per la pianta selvatica. Nella forma domesticata la spiga resta integra più a lungo, rendendo molto più facile tagliare e raccogliere le spighe prima della trebbiatura. Questa selezione favori una pianta sempre più dipendente dall'intervento umano.

Anche il farro venne coltivato precocemente. Appartiene al gruppo tetraploide e possiede 28 cromosomi. Nel mondo antico divenne uno dei cereali più importanti. Rispetto al monococco poteva offrire, in condizioni adatte, chicchi più grandi e rese maggiori. La sua espansione dipese probabilmente da una combinazione di vantaggi agronomici, ambientali e culinari, non da un solo fattore.

Che cosa cambio con l'agricoltura?

L'agricoltura non venne inventata in un singolo momento, ne fu semplicemente una risposta automatica alla crescita della popolazione. Si sviluppo attraverso generazioni di persone che raccoglievano piante spontanee, tornavano in luoghi produttivi e cominciavano a coltivare, proteggere e selezionare specie particolari.

I cereali e i legumi erano attraenti perché ricchi di energia e conservabili a lungo una volta essiccati. Coltivarli favori il ritorno stagionale negli stessi luoghi e, in molti casi, una

permanenza più lunga. La transizione non fu uniforme: i primi coltivatori non divennero tutti sedentari nello stesso istante e il primo grano era in larga misura coltivato con le piogge, non con i grandi sistemi di irrigazione delle civiltà successive.[7]

Campi, granaglie conservate e abitazioni rappresentavano lavoro e risorse investite in un luogo preciso. Dovevano essere gestiti, condivisi, ereditati e talvolta difesi. Questo non produsse automaticamente proprietà privata, leggi o eserciti, ma contribuì alle condizioni in cui nuove istituzioni sociali potevano svilupparsi. Rousseau vi vide una svolta filosofica decisiva, non un fatto archeologico dimostrato.[8]

La nascita del grano tenero

Come nacque il grano da pane?

Le prime comunita agricole coltivavano soprattutto monococco e farro. Il grano tenero, Triticum aestivum, apparve in seguito attraverso un secondo raro evento di ibridazione. Il farro coltivato era tetraploide: AABB, quattro corredi cromosomici e 28 cromosomi.

Tra circa 8.500 e 9.000 anni fa, un grano tetraploide si incrocio naturalmente con Aegilops tauschii, una graminacea selvatica che apporto il genoma D. Il primo ibrido aveva un corredo ABD. La successiva duplicazione dell'intero genoma ristabili la fertilita e produsse un grano esaploide: AABBDD, con 42 cromosomi. Fu l'inizio del grano tenero.[10]

Gli agricoltori non crearono consapevolmente una coltura esaploide. L'evento fu naturale, ma la coltivazione ripetuta del farro e la vicinanza fra campi e popolazioni selvatiche possono aver creato le condizioni favorevoli a un incrocio raro. La parte decisiva fu la sopravvivenza: i coltivatori conservarono e riseminarono i semi delle piante che funzionavano meglio nei loro campi.

Il grano tenero possiede tre genomi affini e un repertorio genetico ampio e complesso. La poliploidia non lo rese automaticamente superiore in ogni ambiente; clima, suolo, pratiche agricole e selezione furono altrettanto importanti. Tuttavia, la ridondanza genetica e la variabilità offrirono materia su cui agire alla selezione, contribuendo nel tempo alla nascita di molte popolazioni adatte a regioni, stagioni e usi diversi.[11]

Come gli esseri umani plasmarono il grano

Selezione senza un progetto

I primi agricoltori non conoscevano geni, cromosomi o DNA. A ogni raccolto dovevano pero decidere quali semi mangiare e quali conservare per la semina successiva. Ripetute per molte generazioni, queste scelte modificarono le piante presenti nei campi e intorno agli insediamenti.

Uno dei caratteri più importanti fu la spiga non fragile. Nel grano selvatico, a maturità la spiga si rompe spontaneamente e disperde le spighette. Per una pianta selvatica è una buona strategia di riproduzione; per chi deve raccogliere grano è un grave svantaggio. Le piante le cui spighe restavano integre più a lungo erano più facili da tagliare, trasportare e trebbiare. Conservando una parte di quel raccolto per la semina, le persone selezionarono

probabilmente la non disarticolazione anche senza comprenderne le conseguenze genetiche.[14]

Questa è una vera inversione: il grano selvatico era adattato a riprodursi senza aiuto; il grano domesticato dipendeva sempre di più dagli esseri umani per semina e dispersione. Un carattere svantaggioso in natura divenne molto efficace nei campi, perché i coltivatori proteggevano, raccoglievano e riseminavano le piante che lo possedevano.

Furono favoriti anche chicchi più grandi e regolari, una maturazione più uniforme, piante affidabili nelle condizioni locali e una maggiore facilita di trebbiatura. Monococco e farro sono grani vestiti: il chicco resta racchiuso in glume resistenti e richiede una lavorazione supplementare. I grani a trebbiatura libera rilasciano invece il chicco più facilmente. Non è un miglioramento assoluto in ogni contesto, ma riduce lavoro fra campo e farina.[15]

Ogni vantaggio comportava un compromesso. La spiga non fragile è utile all'uomo ma poco efficace nel disseminare i semi da sola. Una selezione intensa puo restringere la diversita presente in un territorio. Cio non significa che ogni grano moderno sia uniforme o che ogni varietà tradizionale sia superiore: significa che la diversita deve essere mantenuta attivamente nei campi, nelle collezioni di semi e nei programmi di miglioramento.

Come il grano trasformo le società umane

Da risorsa stagionale a modo di vivere

Gli esseri umani modificarono il grano selezionando le piante più adatte ai loro campi, ma il grano modifico anche le persone. Quando le comunita dipesero sempre più da un cereale da seminare, proteggere, raccogliere, trasformare e conservare, il ritmo della vita si lego al calendario agricolo.

Un raccolto ben essiccato poteva essere conservato per mesi, talvolta più a lungo, e trasformato in cibo quando altre risorse erano meno disponibili. La conservazione non eliminava il rischio: siccità, parassiti, malattie e raccolti falliti potevano essere disastrosi. Ma creava una nuova possibilita di pianificare e trasportare parte di una stagione in quella successiva.

Il grano concentrava anche il lavoro. I campi dovevano essere preparati e seminati nel momento giusto; la vegetazione concorrente e gli animali andavano gestiti; la raccolta doveva precedere la perdita delle spighe mature; poi il grano doveva essere trebbiato, pulito, conservato e macinato. Il passaggio non fu un salto istantaneo alla sedentarieta, ma una lunga trasformazione nella quale cibo, lavoro, stagioni e insediamento divennero sempre più connessi.[7]

I cereali potevano produrre molte calorie conservabili su superfici relativamente piccole e, in condizioni favorevoli, sostenere popolazioni più dense e comunita più stabili. Allo stesso tempo aumentavano la dipendenza dal successo di poche colture. Una società fondata sul grano guadagnava continuita e scala, ma accettava nuovi rischi.

E quindi tentante dire che il grano abbia 'domesticato' gli esseri umani. Non va preso alla lettera: il grano non decise di cambiare la società e non creo da solo la civiltà. Ma una pianta conservabile, trasportabile, riseminabile e trasformabile in molti alimenti divenne uno dei

partner più potenti della storia umana.

Il grano trasformo il genoma umano?

Gli effetti più evidenti del grano sugli esseri umani furono culturali e sociali, non genetici. Una dieta ricca di amidi puo aver favorito una maggiore produzione di amilasi, l'enzima che avvia la digestione dell'amido nella bocca. Il numero di copie del gene dell'amilasi salivare, AMY1, varia fra individui e popolazioni, e numeri più alti sono stati associati a popolazioni che storicamente dipendevano maggiormente da alimenti ricchi di amido.[17]

Il grano puo essere stato uno dei grandi contributi a un cambiamento alimentare più ampio, non la singola forza che ha cambiato la digestione umana. Non esistono prove equivalenti che gli esseri umani abbiano evoluto una generale tolleranza genetica al glutine. Celiachia e allergia al frumento sono condizioni biologiche reali, legate soprattutto alla genetica del sistema immunitario e non a una semplice 'mancanza di adattamento' alla dieta moderna.

Da un ibrido a migliaia di grani

Come il grano tenero si adatto al mondo

Il grano tenero nacque come ibrido raro, ma non rimase una coltura unica e uniforme. Diffondendosi oltre i suoi primi centri di coltivazione, incontro climi, suoli, altitudini e sistemi agricoli diversi. In migliaia di anni si formarono popolazioni di grano estremamente varie.

Per gran parte della storia il grano non venne migliorato in laboratori. Gli agricoltori salvavano il seme delle piante che avevano dato buoni risultati: quelle capaci di superare un inverno freddo, maturare prima della siccità, resistere a malattie locali, restare erette al vento o produrre chicchi conservabili e utili in cucina.

Da queste pratiche nacquero le landraces, popolazioni locali adattate mantenute dalle comunita contadine. Una landrace non è una varietà perfettamente uniforme: è una popolazione con abbastanza diversita da rispondere alle condizioni di un luogo. Due grani coltivati in valli vicine potevano divergere gradualmente per differenze di suolo, pioggia, temperature, stagione di semina e tradizione alimentare.

I semi viaggiarono inoltre con migrazioni, commerci, eserciti e famiglie agricole. Ogni nuovo territorio metteva il grano alla prova: alcune popolazioni fallivano, altre si adattavano o venivano sostituite. L'adattabilità del grano non è dunque soltanto una proprietà dei suoi cromosomi; è il risultato di una lunga collaborazione fra variabilità genetica, paesaggi e decisioni umane.

Miglioramento moderno e Rivoluzione Verde

Quando la selezione divenne scienza

Dal XIX secolo, alla selezione contadina si affianco sempre più il miglioramento genetico scientifico. I selezionatori potevano effettuare incroci controllati, coltivare molti discendenti e scegliere linee con caratteri definiti. La resa era centrale, ma non era l'unico obiettivo: una varietà doveva anche resistere alle malattie, adattarsi al clima, restare in piedi fino alla

raccolta e produrre un chicco adatto alla macinazione e agli alimenti desiderati.

Una delle innovazioni più importanti del Novecento fu lo sviluppo di grani semi-nani. Le varietà alte potevano allettare, cioè cadere sotto il peso delle spighe, soprattutto con alte dosi di fertilizzante. Le varietà semi-nane erano più basse e quindi meno predisposte all'allettamento; in condizioni favorevoli potevano sostenere rese molto più elevate.[19]

Queste varietà furono associate alla Rivoluzione Verde: dal secondo dopoguerra, semi migliorati, irrigazione, fertilizzanti, protezione delle colture e ricerca agronomica aumentarono fortemente la produzione cerealicola in molte regioni. I benefici furono reali e importanti, specialmente dove la disponibilita di cibo era insufficiente. Ma il seme ad alta resa non agisce da solo: dipende spesso da acqua, fertilizzanti, macchinari, conoscenza tecnica e controllo delle malattie.[18]

La selezione moderna ha anche creato una tensione riguardo alla diversita. Quando poche varietà di successo vengono coltivate su aree molto vaste, la produzione puo diventare più uniforme e prevedibile, ma anche più vulnerabile a nuove malattie, parassiti o stress climatici. Per questo le landraces, i parenti selvatici e le banche del germoplasma restano risorse fondamentali: possono custodire caratteri utili per il futuro, come tolleranza a caldo, siccità, salinita e nuove malattie.[16]

La storia del grano moderno non è quindi una storia in cui la scienza sostituisce le pratiche tradizionali. È la continuazione, con strumenti diversi, di una relazione molto più antica: gli agricoltori selezionavano con mani e occhi; i selezionatori hanno esteso quel processo con genetica, prove in campo e collezioni globali di semi.

Conclusione: una simbiosi millenaria

La storia del grano tenero non è semplicemente quella di una pianta selvatica trasformata in coltura. È la storia di una lunga relazione nella quale il grano e le società umane si sono modificati a vicenda.

Raccolto dopo raccolto, gli esseri umani favorirono chicchi più grandi, spighe più resistenti, maturazioni prevedibili e caratteri utili nei loro campi e nelle loro cucine. I grani selvatici divennero colture sempre più dipendenti dalla cura umana: non disperdevano più i semi con la stessa efficacia in natura, ma prosperavano perché le persone li proteggevano, raccoglievano, conservavano e riseminavano.

In direzione opposta, il grano offriva una fonte energetica conservabile, coltivabile, trasportabile e trasformabile. Il suo ciclo stagionale plasma il lavoro e gli insediamenti; il suo chicco rese possibili pianificazione, scorte e popolazioni più numerose. Non creo da solo agricoltura, citta o istituzioni, ma divenne uno degli organismi attorno ai quali tali sistemi poterono svilupparsi.

Il pane e la pizza sulle nostre tavole non sono dunque soltanto tradizioni culinarie. Sono le espressioni più recenti di una partnership iniziata molto prima della scrittura: una storia in cui gli esseri umani hanno plasmato il grano e il grano ha trasformato il mondo umano.

Riferimenti

1. Brenchley, R. et al. “Analysis of the Bread Wheat Genome Using Whole-Genome Shotgun Sequencing.” Nature 491 (2012): 705-710. https://doi.org/10.1038/nature11650

2. Feldman, M., and A. A. Levy. “Genome Evolution Due to Allopolyploidization in Wheat.” Genetics 192, no. 3 (2012): 763-774. https://doi.org/10.1534/genetics.112.146316

3. Piperno, D. R., E. Weiss, I. Holst, and D. Nadel. “Starch Grains on a Ground Stone Implement Document Upper Paleolithic Wild Cereal Processing at Ohalo II, Israel.” Nature 430 (2004): 670-673. https://doi.org/10.1038/nature02734

4. Zohary, D., M. Hopf, and E. Weiss. Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Domesticated Plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin. 4th ed. Oxford: Oxford University Press, 2012.

5. Mercader, J. et al. “Mozambican Grass Seed Consumption During the Middle Stone Age.” Science 326, no. 5960 (2009): 1680-1683. https://doi.org/10.1126/science.1173966

6. Arranz-Otaegui, A. et al. “Archaeobotanical Evidence Reveals the Origins of Bread 14,400 Years Ago in Northeastern Jordan.” Proceedings of the National Academy of Sciences 115, no. 31 (2018): 7925-7930. https://doi.org/10.1073/pnas.1801071115

7. Zeder, M. A. “The Origins of Agriculture in the Near East.” Current Anthropology 52, suppl. 4 (2011): S221-S235. https://doi.org/10.1086/659307

8. Rousseau, J.-J. Discourse on the Origin and Foundations of Inequality among Men. 1755. In The Discourses and Other Early Political Writings, edited and translated by Victor Gourevitch. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.

9. Heun, M. et al. “Site of Einkorn Wheat Domestication Identified by DNA Fingerprinting.” Science 278, no. 5341 (1997): 1312-1314. https://doi.org/10.1126/science.278.5341.1312

10. Marcussen, T. et al. “Ancient Hybridizations among the Ancestral Genomes of Bread Wheat.” Science 345, no. 6194 (2014): 1250092. https://doi.org/10.1126/science.1250092

11. Dubcovsky, J., and J. Dvorak. “Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat under Domestication.” Science 316, no. 5833 (2007): 1862-1866. https://doi.org/10.1126/science.1143986

12. Snir, A., D. Nadel, and E. Weiss. “Plant-Food Preparation on Two Grinding Stones at Upper Paleolithic Ohalo II, Israel.” Journal of Archaeological Science 53 (2015): 61-71. https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.09.023

13. Nadel, D., D. R. Piperno, I. Holst, A. Snir, and E. Weiss. “New Evidence for the Processing of Wild Cereal Grains at Ohalo II, a 23,000-Year-Old Campsite on the Shore of the Sea of Galilee, Israel.” Antiquity 86, no. 334 (2012): 990-1003. https://doi.org/10.1017/S0003598X00048201

14. Tanno, K., and G. Willcox. “How Fast Was Wild Wheat Domesticated?” Science 311, no. 5769 (2006): 1886. https://doi.org/10.1126/science.1124635

15. Fuller, D. Q. “Contrasting Patterns in Crop Domestication and Domestication Rates: Recent Archaeobotanical Insights from the Old World.” Annals of Botany 100, no. 5 (2007): 903-924. https://doi.org/10.1093/aob/mcm048

16. FAO. The Second Report on the State of the World’s Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010.

17. Perry, G. H. et al. “Diet and the Evolution of Human Amylase Gene Copy Number Variation.” Nature Genetics 39 (2007): 1256-1260. https://doi.org/10.1038/ng2123

18. Pingali, P. L. “Green Revolution: Impacts, Limits, and the Path Ahead.” Proceedings of the National Academy of Sciences 109, no. 31 (2012): 12302-12308. https://doi.org/10.1073/pnas.0912953109

19. Hedden, P. “The Genes of the Green Revolution.” Trends in Genetics 19, no. 1 (2003): 5-9. https://doi.org/10.1016/S0168-9525(02)00009-4