

ПОЉОПРИВРЕДА И ШУМАРСТВО

ОРГАН САВЕЗА ПОЉОПРИВРЕДНИХ ИНЖЕЊЕРА И ТЕХНИЧАРА ЦРНЕ ГОРЕ,
САВЕЗА ШУМАРСКИХ ИНЖЕЊЕРА И ТЕХНИЧАРА ЦРНЕ ГОРЕ И САВЕЗА
ВЕТЕРИНАРА И ВЕТЕРИНАРСКИХ ТЕХНИЧАРА ЦРНЕ ГОРЕ.

ГОДИНА XIV

ТИТОГРАД, 1968.

БРОЈ 4

Инж. Љубо Павићевић

Завод за унапређивање пољопривреде

Титоград

О филогенези рода *Triticum*

Пшеница је једна од најстаријих, најраспрострањенијих и најзначајнијих културних биљака на земљи. Спада у једногодишње зељасте биљке, а припада реду *Glumiflore*, породици *Gramineae*, трибу *Hordeae* и роду *Triticum*. Сродни родови су јој *Secale*, *Aegilops*, *Agropyrum*, *Naunaldia* и *Elymus*.

Наша знања о филогенези и еволуцији рода *Triticum* данас су далеко већа него што су била донедавно, захваљујући опсежним истраживањима у новије вријеме великот броја генетичара, цитолога, селекционера, ботаничара, историчара и археолога у многим земљама, чији резултати рада омогућавају да се овај сложен и веома значајан проблем културе пшенице може сада пратити са далеко више успјеха. Радом истраживача ових и неких других сродних области, откривени су, поред тога, трагови и споменици древне, вјероватно најстарије, првобитне културе пшенице на Блиском Истоку, а посебно у Закавказју, и пронађени археолошки остаци а такође и неке дивље и нове, до скоро сасвим непознате културне врсте пшенице: *Tr. cartlicum* *Nevski*, *Tr. Vavilovi* *Jakubz*, *Tr. Fimopheevi* *Zhuk.*, *Tr. macha* *Dek et Men.* и *Tr. georgicum* *Des.* чија сличност са савременим, од раније познатим формама и врстама пшенице даје основу за претпоставку о старости, филогенези и особинама рода *Triticum* и развоју његових нижих систематских јединица.

Међутим, и поред оваквих резултата, још су нека чак и темељна питања овога проблема за сада недовољно расвијетљена,

па се о њима немају довољно поуздана и јединствена гледишта, те се и надаље налазе у фази проучавања или дискусија и мање или више ајеродостојних претпоставки и теорија.

За поријекло и еволуцију културних биљака уопште велики значај има хибридикација, а посебно спонтана природна хибридикација у условима заједничкога једновременога раста и развитка разних сродних дивљих или дивљих и културних врста. Њен се значај нарочито истиче ако настаје међу полиплоидима, с обзиром на то што се управо на полиплоидији у првом реду заснива даља еволуција културнога биља, што она стабилизује хибридне комбинације и што полиплоидне културне биљке готово редовно својим приносима знатно надмашују своје исходне диплоидне форме.

Мутацији гена и хромозома такође припада велика улога у еволуцији културних биљака, посебно у стварању нових особина и нових форма. *Stubbbe*, 1959, сматра да се мутацијама може створити свјетска колекција биљака.

Међуродна хибридикација у оквиру субтриба *Triticinae* сасвим је могућа са мањим или већим степеном фертилношти, мада се обично она карактерише и знатном интерстерилношћу, а настаје не само природним него и вјештачким путем, дајући понекад практично веома цијењене резултате.

Према *Жуковском*, 1964, сасвим је утврђено да су тетраплоидне и хексаплоидне врсте пшенице природни алополоплоиди настали хибридикацијом диплоидних и тетраплоидних пшеница са неким врстама рода *Aegilops*. *Stebbins* 1956, сматра да је спајање родова *Triticum* и *Aegilops* тако велико да је даље њихово одржавање као самосталних родова немогуће.

У оквиру субтриба *Triticinae* једино родови *Triticum* и *Aegilops* имају само једногодишње врсте. Природни ареали распрострањања дивљих врста рода *Triticum* и врста рода *Aegilops* довољно се подударaju — то су претежно источно медитеранске и предњезајске области, мада врсте *Aegilops* допиру и у Средњу Азију. Број врста им је приближно једнак а и једне и друге расту у равнинама и висојским степима. Још су *Николајева*, *Sakamura* и *Sachs*, независно један од другога, установили хромозомски низ (2n, 4n, 6n) рода *Triticum*, а исти низ је установљен и код рода *Aegilops*. Полиплоидне врсте *Aegilops* такође, су као и врсте *Triticum*, чешће алополоплоиди.

Mac Gadden и *Sears* 1947, добили су хексаплоидне пшенице укрштањем тетраплоидних врста које садрже геном А и В, са *Aegilops squarrosa*, који је носилац генома D. *Aeg. squarrosa*

и тетраплоидне врсте пшенице према Grignasi 1965, често се налазе заједно сјеверно од Авганистана у Ирану, гдје се, према Вавилову, 1926, налази првобитни центар поријекла хексаплоидних пшеница.

Riley и Champan 1957. утврдили су такође хибридно поријекло тетраплоидних врста пшенице. Оне су, према овим ауторима, амфидиплоиди између *Tr. boeoticum* или *Tr. monococcum*, који су носиоци генома А и *Aegilops speltoides* који је носилац генома В.

Mac Fadden и Sears саопштили су 1944. синтезу *Tr. dicoccoides* и *Aeg. squarrosa* у амфилоид који је веома личио *Tr. aestivum* ssp. *spelta* и показао добро спајање хромозома у хибридама са ssp. *spelta* и *vulgare*. Исте године је Kihara независно утврдио да је *Aeg. squarrosa* контрибутор D генома. Изгледа сасвим јасно да је D геном дошао од *Aeg. squarrosa* и да је хексплоидна група настала у релативно новије вријеме, последије култивисања пшенице од стране човјека.

За поријекло тетраплоидне *emmer*-групе Sears каже да је често истицано гледиште како је она настала ауtotетраплоидијом. Rosenstiel је 1950. указао да се ово морало догодити давно, јер се геном В касније тако измијенио да данас више није комологан са А геномом. Заиста преношење ауtotетраплоидног поријекла *emmer*-групе у далеку прошлост не рјешава проблем диференцијације В-генома. Ауtotетраплоид једног *einkorn* могао би бити AA AA, и крајње је невјероватно да би се седам пари његових хромозома могло измијенити у В-геном, док би других седам пари остало релативно неизмијењено.

Оправдана је претпоставка, каже Sears, да је *emmer*-група настала као алотетраплоид између *Tr. boeoticum* и једне диплоидне врсте *Agropyron* или *Aegilops*. Mac Fadden и Sears 1946. сматрају да је *Agropyron triticeum* могао дати особине тетраплоидним пшеницама којих једнозрнци немају и да је он могао бити извор В-генома.

Могуће је, међутим, да је В-геном нестао из пшенице и да га је надокнадио неки специес *Aegilops* можда *Aeg. bicornis*. Mac Fadden је сматрао да је *Aeg. bicornis* или *Aeg. speltoides* морао дати В-геном *Tr. dicoccum*.

Само диплоидне пшенице, тј. дивљи и културни једнозрнци: *Tr. boeoticum*, *Tr. thaoudar*, *Tr. urartu* и *Tr. monococcum*, према Жуковском, нијесу алополиплоиди. Они имају геном формуле AA. Њихов ареал распрострањања такође је претежно Источни Медитеран и Предња Азија. На основу проучавања великога броја цитогенетичара у новије вријеме, сматра се да је природним укрштањем у далекој прошлости једног из групе диплоидних једнозрнаца — Жуковски претпоставља да би то био највјероватније *Tr. thaoudar* — са врстом *Aeg. speltoides*, након природног удвајања хромозома, у F₁-генерацији настао тетраплоидни

амфидиплоид типа *Tr. dicoccum* или *Tr. dicoccoides* са геномом формуле AA BB. Хексаплоидне пшенице нијесу никада имале свога дивљега родоначелника. Много касније након постанка тетраплоидних пшеница типа *Tr. dicoccoides* њиховим природним укрштањем са *Aeg. squarrosa* ($2n=14$) настала је хексаплоидна пљевичаста пшеница типа *Spelta* — *Tr. spelta* са геномом формуле AA BB DD. Ареали распрострањања *Aeg. speltoides* и дивљих и првобитних културних једнозрнаца, а такође и ареали дивљих *Tr. dicoccoides* и првобитних културних *Tr. dicoccum* и *Aeg. squarrosa*, подударају се, па је зато њихово природно укрштање географски било сасвим могуће. На тај начин геном AA потиче од једнозрнаца и он је код свих група једнак, а геном BB од *Aeg. speltoides*, и код хексаплоидних пшеница геном DD од *Aeg. squarrosa*. Првобитни производ ових историјски изузетно значајних укрштања био је *Tr. spelta* са геномом формуле AA BB DD. Међу првом и другом етапом ове природне полиплоидизације прошао је несумњиво дуг период стварања и диференцијације нових генотипских таксономских група рода *Triticum*.

Поријекло генома В од *Aeg. speltoides* према Жуковском сасвим је доказано. Овакво гледиште усваја већина цитогенетичара и селекционара: Kihara, Stebbins, Sarcar, Kuckuck, Sears, Писарев и др. Kihara, Mc Fadden и Sears, штавице, независно један од другог укрштањем *Tr. dicoccoides* са *Aeg. squarrosa* добили су синтетички амфидиплоид који је морфолошки сасвим био сличан са *Tr. spelta*. Доказано је да геном DD од *Aeg. squarrosa* преноси ломљивост класног времена због чега је клас *Tr. spelta* ломљив. Када је *Aeg. squarrosa* укрштена и са културним двозрнцием — *Tr. dicoccum*, опет је добијен хибрид који представља *Tr. speltu*. Ова синтетичка *Tr. spelta* сасвим је фертилна и лако се укршта са *Tr. spelta* насталом природном еволуцијом.

Тако је утврђено генетско, а најзад, и географско поријекло *Tr. spelta*, која је до недавно сматрана уско локализованом западноевропском врстом пшенице, коју су још задржали у култури једино потомци старогерманских племена у области Алпа и Баска у Пиринејима. Западна Европа, међутим, није рејон распрострањања једнозрнаца, *Aeg. speltoides* и *Aeg. squarrosa*, па природно укрштање између њих није могло тамо ни настати, него једино у Предњој Азији или Закавказју. Међутим, сматрало се до недавно да тамо *Tr. speltae* није било, иако је на њено азијско поријекло, према Дорфејеу, 1966, указао Вавилов још 1926. Он је тада писао: „A priori се може претпоставити да та врста пшенице, која је генетски сродна са *Tr. vulgare* и *Tr. compactum* има центар својега разнообразија и формирања такође у брдско-планинским рејонима Југозападне Азије“.

Његова претпоставка се обистинила. Појединачне њене класове су нашли: Декапрелевић 1954. у Ирану и Ираку, Ту-

мањан 1957. у Јерменији, Мустафаев 1960. у Закавказју и Жуковски 1964. у Курдистану, а 1964. год. Кискиск ју је нашао у чистом усјеву у Ирану на 2000—2500 m надморске висине. У Закавказју су досада пронађене четири групе њених форма. Ово према Дорофејеву, 1966, даје довољно основе за претпоставку да се заиста ова територија може сматрати домовином прве хексаплоидне пшенице, чији би прототип могла бити реликтна западно-грузијска *Tr. spelta*. Одатле је она могла допријети у Иран и друге области Предње Азије, а затим и у Европу, гдје се одржала у култури и до данашњег дана.

Kihara, Kitamura и Jamashita приликом своје научне експедиције у Пакистан, Авганистан, Иран и област Средоземља нашли су, 1955, дуж Иранскога побережја Каспијског језера у Азербејџану и Авганистану велики број форма *Triticum* и *Aegilops* а посебно *Aegilops squarrosa* чији се центар разновидности, према Kihagi, сматра управо територија сјеверозападном Ирана. У овој области многе форме пшенице и *Aeg. squarrosa* које као коров расту у пшеници — зру једновремено а уз то су неке форме *Aeg. squarrosa* по низу морфолошких особина сличне формама пшенице. Све ово упућује на реалну претпоставку њихове природне хибридизације.

Још је Вавилов установио необичан полиформизам хексаплоидних пшеница у Ирану и Авганистану, а касније Декапрелевић, Жуковски, Менабде, Јакубцинер и други у Закавказју. Сада се сматра саовим поуздано да је колтијевка хексаплоидних пшеница управо Закавказје, Иран, и Авганистан. Kihara је правилно запазио да су све хексаплоидне пшенице, осим *Tr. sphaerococcum*, нађене у Закавказју и Сјеверозападном Ирану. *Tr. sphaerococcum* је настала у Пакистану као рецесивни мутант *Tr. aestivum*.

Поријекло *Tr. aestivum* према Жуковском и даље је, непознато. У дивљем стању она никада није постојала. Kihara сматра да је она продукт укрштања *Tr. spelta* и *Tr. compactum*, пошто су те врсте претрпјеле низ генских мутација. Међутим је *Tr. compactum* отприлике, судећи према археолошким подацима, млађа подврста него типична *Tr. aestivum*. Кискиск сумња у полифилетично поријекло голозрних пшеница. Њему је успјело да добије голозрне културне пшенице чврстога класа укрштањем различитих хексаплоидних форма *Tr. spelta* са *Tr. macha*. У Ирану и Совјетском Азербејџану много су више распрострањене *speltoidni* мутанти него типичне *speltae*, а међу њима има пуно форма чврстога класног вретена. Њихово учешће у поријеклу културних пшеница типа *Tr. aestivum* није довољно изучено. Према Kihagi знатан интерес представљају и хибриди *Tr. cartholicum* и *Aeg. squarrosa*.

Кајанис сматра да *Tr. spelta* има генотип SScc, а *Tr. compactum* ssCC. S доминантан је ген за ријетки клас, а s је рецеси-

ван ген за компактан клас. *Tr. aestivum* је двојни рецесив *sscc*, а можда је доминантан двојни *SSCC* код *Tr. macha* Западне Грузије која је недавно изумрла у култури, а сада се одржава једино у колекцијама.

Неке етапе еволуције рода *Triticum* донекле илуструју досада најстарији археолошки налази у Јарму у брдском Курди-стану који потичу од почетка седмога миленијума прије наше ере, а које је описао *Helbaeck*. Ту су нађена зрна *Tr. dicoccoides*, дивљег једнозрнаца, као и многи примјерци типични за *Tr. dicocsum* и дијелови пљева врста *Aegilops*.

Велики значај претстављају и налази полудивљих пшеница и јечма у археолошким ископинама између Мосула и Сулејманије у Ираку, а који потичу из петог миленијума прије наше ере. У њима су нађени релативно добро очувани класови једнозрнаца, двозрнаца и јечма, а такође и камени орпови — што утврђује на закључак да се у то доба већ жито жањело.

Helbaeck сматра да су све форме по неким знацима прелазне између културних и њима сродних дивљих предака. Једнозрнци претстављају по својим морфолошким особинама прелазну форму између *Tr. aegilopoides* и *Tr. monococsum*, двозрнци — између *Tr. dicoccoides* и *Tr. dicocsum* и јечам између *H. spontaneum* и *H. distichum*.

Naflan, 1955, сматра да су ова жита у то вријеме била ближа дивљим него савременим културним формама. Претпоставља се да би то могао бити период почетног стадија одомаћивања жита.

Schiemanp-ова сматра да *Tr. dicocsum* није донесен из Абисиније, како је то погрешно претпостављао *Вавилов*, него из своје колијевке Ирана, што потврђује и нови тетраплоидни двозрнац — *Tr. ispaghanicum*, нађен у Ирану, а који је описао *Heslot* 1958.

Поријекло *Tr. durum* као врсте према *Жуковском*, 1964, није познато. Ни са којом од постојећих дивљих или културних врста пшенице није могуће засада установити непосредне сродничке везе. Теорија о првобитном поријеклу тврдих пшеница из Абисиније заснована је једино на богатом саставу разних њених форма у тој земљи. Међутим, то данас више није основни и довољан фактор за овакву теорију.

Поријекло *Tr. turgidum* и *Tr. poloticum* такође према *Жуковском*, 1964, данас још није познато.

МасКеу 1968. сматра да је сасвим вјероватно да је пшеница била прва биљка која је уведена у културу и да је то било у вријеме првобитне земљорадње прије 9—10 хиљада година. Тај значајни догађај у историји човјечанства десио се по свој прилици

у висинским областима Палестине и Курдистана. Још прије почетка првобитне земљорадње, у дивљем стању, у тим истим мјестима, као први корак ка полиплоидној пшеници, појавила се тетраплоидна пшеница-двозрнац — *Tr. dicoccum* (emmer). Она је настала као резултат амфидиплоидне синтезе између диплоидног *Tr. monococcum* (геном А) и *Aegilops speltoides* (геном В) или, тачније, између прототипова ових савремених врста. (Sarkar and Stebbins 1956. Riley et al. 1958. Rees et al. 1963. 1965). У току 2-3 хиљаде година прије одомаћивања *Tr. dicoccum* — двозрнац је учествовао, заједно са дивљом диплоидном врстом *Aeg. squarrosa* (геном D), у стварању хексаплоидне пшенице (Kihara 1944. Mc Gadden and Sears 1944, Helbaeck 1959.). Као што је још раније утврдио Вавилов, 1926, ова друга фаза генетичке еволуције пшенице настала је источније, у Ирану или Авганистану. Сматра се да је *Aeg. speltoides* носилац плазме како за тетраплоидну групу двозрнаца тако и за хексаплоидну групу (Kihara 1966). Њихова карактеристична дисоматска наслединост има заједничко поријекло. Захваљујући појави мутације у петом хромозому генома В, вјероватно ускоро послје тетраплоидизације, настао је механизам који је ограничио мејотично спаривање само међу тачно хомолошким хромозомима (Sears and Okamoto 1958. Riley and Chapman 1958. Riley 1958. 1965.).

У овим границама еволуције рода *Triticum* постепено је створена широка генска разноликост. Диференцијација је у почетку била усмјерена ка развоју карактеристичном за дивље биљке, а потом је нагло скренула у правцу доместификације и оплеменивања за потребе човјека. Основна промјена настала у процесу одомаћивања и култивације била је, према Мас Кеу-и, реконструкција класног вретена и пљевца којом је ломљиво класно вретено претворено у неломљиво и обавијено зрно пљевцима од њих је ослобођено и постало голо. Како су се ове карактеристике очито испољиле морфолошки, систематичари су их узели као главне критерије за разликовање посебних група и врста.



Академија наука СССР издала је 1955. год., под редакцијом П. М. Жуковског, студију Е. Н. Синскаје о поријеклу пшенице. С обзиром на значај и карактер ове студије, нека начелна гледања аутора и Менабде-а на проблем филогенезе рода *Triticum* и опсежност разматрања овога проблема, желимо се на њу осврнути нешто опширније, иако се, по ријечима главног редактора, њој не исцрпљује ово сложено покренуто питање, тим прије што је аутор у овом раду главну пажњу обратио на развој так пшенице у зависности од одређених природних чинилаца, а није у томе довољно нагласио стваралачку улогу човјека.

Поред тога гледиште аутора на питање хибридног поријекла пшенице и улогу броја хромозома међу осталим особинама рода *Triticum*, одступа од мишљења напријед наведених и других генетичара, чиме се, међутим, значај и оригиналност ове студије не умањује.

Синскаја наводи неке битне карактеристике сродних родова *Aegilops*, *Secale*, *Agropyrum* и *Triticum*.

Aegilops је једногодишња биљка као и *Triticum* а број врста им је приближно једнак. Распрострањен је у области Медитерана и Предње и Средње Азије. Њихова исходна форма може бити заједничка и развитак паралелан, на што упућује и постојање у оба рода једнаких серија по броју хромозома, али им је каснија еволуција била различита. Врсте *Aegilops* прилагођене су полупустињским и висинско-степским природним биљним заједницама, а основни представници рода *Triticum* развијали су се у условима културе, с обзиром на то што су њихови најстарији преци имали корисније особине за пољопривреду и били прикладнији за увођење у културу него преци *Aegilops*. Синскаја негира утицај овога рода на формирање рода *Triticum*.

Род *Secale* има са *Triticum* у Предњој Азији заједнички географски првобитни центар поријекла. Млађи је од *Triticum* а морфолошки се од њега јаче разликује него *Aegilops*. Још нијесу изумрли његови најстарији вишегодишњи представници, а познати су му само диплоидне форме. Ово јасно указује да род *Secale* не може бити предак рода *Triticum*.

Agropyrum је знатно већи, сложенији и морфолошки и еколошки разноврснији него напријед наведени родови, што говори и о његовој већој старости од осталих родова. Ареал његовога распрострањања је огроман и обухвата, осим Медитерана, умјерени појас обје полулопте Земље. Има два подрода: *Elytrigia* Desv. и *Eu-agropyrum* Nevskii. *Elytrigia* је старији и према досадашњим резултатима хибридизације његове врсте *Aggr. trichophorum*, *Aggr. intermedium*, *Aggr. elongatum* и *Aggr. junceum* посебно су блиске роду *Triticum*. Оба подрода су прошла далеки пут еволуције. *Eu-agropyrum* има једнаке хромозомске серије као и род *Triticum* а од њега се у току еволуције издиференцирао млади род једногодишњег житњака — *Eremopyrum*, који је прилагођен условима живота сувих и жарких степа и полупустиња.

Подрод *Elytrigia*, нема данас диплоидних форма. Или их није било или су већ изумрле. Међутим, једна његова форма *Aggr. elongatum* има врло велику полиплоидију — $2n=70$, што говори о његовој већој еволуцији. Вјештачке амфидиплоиде са $2n=56$ и $2n=70$ хромозома добио је Жебрак 1946. међусобним укрштањем удаљених врста пшенице а Цицин је добио хибриде са $2n=56$ хромозома укрштањем пшенице и пира.

Према Вакагу, 1948, степен сродства *Aegilops ovata* и *Triticum* приближно је једнак степену сродства *Triticum* и *Se-*

cale. Међутим, и поред тога, познати су хибриди само између *Tr. monosocum* и *Aegilops* а раж се укршта само са 28- и 42-хромозомским пшеницама.

Вакар је на основу резултата укрштања, плодности хибрида и понашања хромозома установио степен сродства разматраних родова и врста. Он сматра да су најородније пшенице са једнаким бројем хромозома, затим хексаплоидне и тетраплоидне пшенице, осим *Tr. Timopheevi*, *Tr. araraticum* и *Tr. dicocoides*, послје њих тетраплоидне и хексаплоидне пшенице са *Agr. intermedium* и *Agr. elongatum* — који припадају породици *Elytrigia* — даље *Tr. monosocum* и хексаплоидне пшенице, потом *Aegilops* и *Triticum* и, најзад, *Triticum* и *Secale*.

Према овом степену сродства врло су блиске врсте *Triticum* а и неке врсте подрода *Elytrigia*. Вакар и Цицин су укрштањем добили и њихове самофертилне хибриде у првом покољењу док су укрштањем између истих форма *Triticum* са *Aegilops* и *Secale* редовно добијани у првој генерацији стерилне хибриде. Фертилно потомство је добио Johnson 1938. укрштањем *Triticum vulgare* и *Agr. elongatum*, а Лапченко је 1946. укрштањем такође *Tr. vulgare* са једном другом врстом *Elytrigia* — *Agr. intermedium* — добио исто добре резултате. Стога се очеividно обје ове врсте сматрају врло блиским са *Tr. vulgare*. Поред *Tr. vulgare*, и *Tr. durum*, па чак и *Tr. monosocum* укрштају се са њима али је плодност њихових хибрида са *Tr. durum* мала, а са *Tr. monosocum* проценат заметање плода незнатан је. Штавише, у литератури постоје подаци и о могућности укрштања ових врста и са *Tr. Timopheevi* и *Tr. persicum* (Хижњак 1938). Све ово потврђује велики степен сродства рода *Triticum* и подрода *Elytrigia*.

Пиреви који се укрштају са *Triticum*, могу се укрштати и са *Aegilops*, али теже, и у том случају се не добија у F₁-генерацији самофертилно потомство. На Саратовској пољопривредно-истраживачкој станици пак укрштали су *Agr. intermedium* са *Aeg. turcomanica*, *Aeg. crassa*, *Aeg. speltoides* и неким другим врстама, па су са неком од ових комбинација добијени чак и плодни хибриди.

Још теже него са *Aegilops*, добијају се хибриди између *Agropyrum* и *Secale* и између *Triticum* и *Elymus arenarius*, а ови хибриди су обично стерилни.

Све ово указује, према мишљењу Синскаје, на природност триба *Hordeae* и веома изражену филогенетску блискост његових родова. Посебно су међусобом филогенетски блиски родови *Triticum*, *Agropyrum* (подрод *Elytrigia*), *Aegilops* и *Secale*. Подрод *Elytrigia* најстарији је од свих разматраних родова а, уз то, од свих њих и најближи роду *Triticum* па би, према томе, сматра Синскаја, и могао бити прародитељ свих осталих млађих сродних родова.

Најстарије примитивне прародитеље триба *Hordeae* назвао је Невски 1933. *Protohordeae*. То су биле вишегодишње диплоидне биљке са крупним класовима на чијим су класним вретенима класићи били распоређени групно.

Од групе врста *Protohordeae* произашли су преци савремених пирева подрода *Elytrigia*. Они нијесу могли бити непосредни преци пшенице, јер су представљали одвише специјализоване полиплоидне и вишегодишње форме. Морфолошки *giatus* је такође велики између *Agropyrum* и *Triticum*, а посебно између *Agg. elongatum* и *Tr. aestivum* који се међусобно и најлакше укрштају. Њихово сродство је веома блиско и оно очито указује да су имали једнога заједничког претка. То би могли бити вјероватно древни изумрли пиреви који су такође потицали од *Protohordeae* и имали општа заједничка својства са родовима који су од њих настали. То су биле вишегодишње, а потом и једногодишње мезофилне форме које су имале $2n=14$ хромозома. Међу *Protoelytrigia* било је различитих врста или, још боље, неколико група сродних врста, и млађи родови су настали не од једне него од неколико древних врста. Прије свега, чак и род *Triticum* није настао од једне врсте, него од групе врло блиских врста *Protoelytrigia*, при чему је *Tr. monosocum* настао од другог претка и обавезно од 14 хромозомске врсте.

Какве су пак биле најстарије пшенице. Пошто су водиле поријекло од разних врста *Protoelytrigia*, нијесу биле једнолике. Биле су једногодишње или, боље речено, полуозиме форме. Прелаз од вишегодишњих на једногодишње форме није био тежак како то показује у природи примјер ражи. Вјероватно су се још од почетка у еволуцији пшенице означавала два еколошка стабла: више ксерофилна и релативно мезофилна форма. Та два правца су можда постојала још и код позних *Protoelytrigia*, па су од више ксерофилних врста настали једнозрнци, а од мезофилних вишецветне лиснате пшенице, које својим особинама подсећају на колхидске врсте типа меке пшенице — *Tr. macha* и *Tr. palaeo-colchicum*. И исходне форме једнозрнца биле су вјероватно вишецветне, на што указује и данас реверсибилна појава три или, чак, и четири цвијета у класићу, ако се једнозрнци гаје у повољним условима.

Судећи по најпримитивнијим формама пшенице, нађеним у археолошким ископинама, класови прапшеница били су кратки, збијени шире бочне него фацијалне стране, кратког осја или без осја уопште, што је типично за *Elytrigia*. О ломљивости њиховог класног вретена, С и н с к а ј а као и остали аутори, каже да су и због тога што се пшеница у основи сматра биљком висинских степа, а дјелимично и полупустинња, класови прапшеница вјероватно били ломљиви, иако су, изгледа, древне форме трава имале уопште неломљиве класове.

Све јединице триба *Hordeae* још су недовољно генетски и цитолошки проучене. Ово се посебно односи на род *Agropyrum*. Досада је више проучена мала група његових врста које се укрштају са пшеницом. Велико значење за утврђивање сродности врста има међуврсна и међуродна хибридизација свих сродних врста и родова. Када се то постигне, биће јаснији и узајамни однос суптриба и родова *Hordeae* и сродство филогенетских група тих родова, а самим тим и поријекло пшенице.

Из овога излази да све врсте пшенице немају строго заједнички коријен поријекла. До недавно је најнесигурније било поријекло 42-хромозомских, а посебно меких пшеница. Проналазак нових примитивних пшеница у Грузији, а такође и њима блиских форма у неолитским ископинама у Колхидима допринијело је разјашњавању и овог питања. На новој основи је Менабде 1948. дао нову филогенетску шему поријекла хексаплоидних пшеница.

Општа карактеристика свих пшеница основнога филогенетског низа јесте многосвјетлост и многозриност или потенцијална многозриност. Чак и код *Tg. dicoccum*, који има најредуциранији број зрна у класићу — нормално свега два, број нормално развијених цвјетова достиже у многих форма и четири.

Значајније врсте пшенице тога низа имају у својем саставу и мезофилне и ксерофилне форме, што говори о мезофилним коријенима читавога низа. О томе пак говори и присуство форма са осјем и без осја. Форме са осјем карактеристичне су за сушне и жарке области, а безосатост, с једве стране, указује на мезофилност а, с друге, на старост форма, ако није ријеч о секундарној појави.

ПРИМИТИВНЕ ИНТЕГРАЛНЕ ВРСТЕ ПШЕНИЦЕ

Најстарије пшенице Предње Азије — Колхиди

Недавно су откривене Закавказке ендемичне врсте пшенице: *Tg. tasha* и *Tg. palaeo-colchicum*, које су међусобно сличне низом особина, а посебно формом краткога збијеног класа, чиме се, с друге стране, битно разликују од осталих савремених пшеница Закавказја и Предње Азије уопште. Ово истовремено упућује на њихову старост и сродност са старим изумрлим европским пшеницама археолошких ископина и савременим абисинским формама збијенога класа.

Ове пшенице имају посебан значај у томе што имају неке заједничке особине са другим врстама. Тако са дивљим пшеницама сродне су им ломљивост и маљавост класнога вретена, краткоћа његових чланака, обученост зрна, дворедост и збијеност класа, шуља слама и др., са меким пшеницама — шуља слама, особине пљеве и њихова велика разноликост, склоност ка мно-

гоцвјетности и многозрности класића, постојање безосатих, полуосатих и инфлатних форми и полустаклаовост зрна, и са *Tr. dicoccum* ломљивост класа, обученост зрна, дворедост класа, полустаклаовост зрна, и добро развијен кил пљеве. Са *Tr. durum* ове су пшенице сродне исто као са *Tr. dicoccum*, осим ломљивости класнога вретена, и специфичностима које су за ту особину везане, мада у свакој врсти сличне особине добијају индивидуално обиљежје својствено формама дате врсте.

И поред тога што су *Tr. macha* и *Tr. palaeo-colchicum* веома сличне, број хромозома им је различит. *Tr. palaeo-colchicum* тетраплоид је а *Tr. macha* хексаплоид. Менабде 1948. каже да се без обзира на различит број хромозома ове двије врсте међусобно добро укрштају и дају плодно и самофертилно потомство. Овим се потврђује чињеница да у најстаријем дијелу филогенетичког низа пшенице, нема великих разлика међу члановима низа који се разликују по броју хромозома, у конкретном случају међу тетраплоидним и хексаплоидним пшеницама. Оне су сачувале морфолошке сличности у низу особина и способност укрштања са образовањем плодних хибрида, чиме се, међутим, не негира њихова специфичност у погледу хибридизације.

Менабде је проучавао хибридизацију *Tr. macha* са неким другим врстама пшенице и добио интересантне резултате. Тако се *Tr. macha* без обзира на хексаплоидност добро укршта са тетраплоидним врстама: *Tr. durum*, *Tr. persicum*, *Tr. dicoccum* и *Tr. polonicum*. Прво њихово хибридно покољење је фертилно а треће се одликује појавом нових форма, чак и сличних дивљој форми *Tr. dicoccoides*. Међутим, она се слабо укршта са *Tr. Timopheevi* и *Tr. araraticum* које су, према Менабде-у, доста специфичне врсте у систему рода *Triticum*.

Иако група једнозрнаца чини у односу на остале пшенице посебан филогенетски низ, *Tr. macha* се и са њима укршта мада су и укрштање и фертилност хибрида између њих веома слаби. Зрна њихових хибрида прве генерације лако се млате, иако су зрна оба родитеља пљевичаста, а у другој генерацији се појављује читава скала нових форма, које личе меким пшеницама, претежно спелтоидног и збијеног карактера, док тип једнозрнаца ишчезава. Ово упућује на блискост *Tr. macha* и *Tr. vulgare*.

Интересантни су такође резултати хибридизације *Tr. macha* и *Tr. vulgare*. Лакоћа њихова укрштања и плодност хибрида исти су као код хибридизације форма једне исте врсте, а образују се различите форме типа *Tr. vulgare*, *Tr. spelta* и *Tr. Vavilovi*.

Збијене форме *Tr. macha* чине њено најстарије језгро. Међу њеним сложеним популацијама сретају се форме ломљивог, полудломљивог и готово неломљивог класа, а, уз то, пљевичастих и полупљевичастих зрна. Ово упућује на претпоставку, као и код *Tr. Timopheevi*, да су у развоју једне врсте прелази од ломљивих и пљевичастих форма ка неломљивим и голозрним

сасвим могући и збивају се у култури релативно лако. Судаћи према постојању прелазних форма, тај прелаз је, изгледа, постепен.

Менабде сматра *Tr. tacha* као реликт првобитне диференцијације врста културних пшеница са посебно богатом наследном основом. У прилог њене велике старости говоре и њено сродство са многим врстама са којима се лако укршта и знатан број заједничких особина са другим врстама.

Tr. tacha и *Tr. palaeo-colchicum* сада су ендемичне у западној Грузији, а нигдје се више не срастају. Неки подаци међутим, и данас указују да су оне раније биле широко распрострањене у Предњој Азији.

Менабде сматра да је *Tr. tacha* интегрални древни тип пшенице исходан за многе савремене форме, који у себи садржи елементе различитих врста и зато посједује потенцијалну могућност развитка у разним правцима.

Осим пљевичастих пшеница нађених у археолошким ископинама у Закавказју новог каменог доба, овдје су нађене и голе пшенице. Менабде сматра да тада вјероватно нијесу још постојале пшенице голога зрна, него да су им пљевике временом просто иструиле те се нијесу до данас сачувале. Стару пшеницу је проучавао и Тумањан 1944. која је била пронађена у ископинама Шингавитскога насеља у Јерменији, а која потиче из почетка бронзаног доба. Према Тумањану, то је била посебна врста пшенице округлог зрна, веома старог поријекла, која је већ у Закавказју изумрла. Приближно двије хиљаде година касније, у епоси пољопривреде Урарту, таква округлозрна пшеница још је постојала. Нађена је приликом раскопавања тврђаве Кармир-Блур у околини Еривана. Основну масу овог налаза чинила је једна друга пшеница која је сличнија мекој. Као ријетка примјеса, поред округлозрне нађена је и једна спелтоидна форма.

Менабде сматра да све ове пронађене пшенице припадају једној те истој врсти. Најстарија пшеница Закавказја била је пљевичаста, иако се пљевике код свих узорака нијесу сачувале. Поред тога, прелаз од пљевичастих ка голозрним пшеницама, сасвим је могућ и отприлике настаје постепено краћим или дужим одабирањем у култури. Вјероватно је у вријеме од неолита до бронзе већ била настала од пљевичастих посебна округлозрна и голозрна пшеница, слична округлозрној пшеници сојеничких ископина у Швајцарској, а око 700 година прије нове ере пљевичаста пшеница се налазила као ријетка примјеса.

Многи подаци говоре да је у вријеме бронзе клима Закавказја била влажнија него касније. Сува клима Јерменије погодовала је истискивању хигрофилних округлозрних пшеница и њиховом замјењивању формама које лакше подносе сушу, али и поред тога њима сродне форме одржале су се и до данас у условима влажне климе Колхида. Истина, округлост зрна није карак-

теристична особина савремених форма *Tr. macha*, које су сада само мјесни реликти те у дубокој прошлости широко распрострањене пшенице у овој области. И поред изразитог полиморфизма њених савремених форма, један дио старих форма је већ сасвим ишчезао. Међутим, постојање посебне врсте пшенице округлог зрна у далекој прошлости и у Закавказју, а не само у Средњој Европи, како се до недавно мислило, стварност је која у великом степену потврђује теорију Менабдеа и Тумањана о блиској сродности најстаријих пшеница Закавказја које је Менабде назвао *Tr. protomacha* и пшеница европских сојеница, које је Неег назвао *Tr. antiquorum*.

Неолитска пшеница Средње Европе — *Tr. antiquorum* Неег

Према Неегу, 1865. основне карактеристике *Tr. antiquorum* Неег швајцарских сојеница неолитског доба јесу мали, кратки, веома збијени, густо широки и плоснати класови без осја, чија је бочна страна, уз то, шира него дворедна. Према Флаксбергеру, 1930, који је дубље изучавао ову врсту пшенице у Ботаничком институту у Лењинграду, класови су јој дугачки у mm око 44,4 а дебели око 10. Класићи су им веома збијени, дугачки 5,5—7 mm а широки 8—10 и сасвим покривају класно вретено, које је танко и са врло кратким чланцима. Спољашња пљева је дугачка 5 mm са оштрим килом који се протеже до основе и кратким мало кукастим заоштреним зупцем. Упоредо са килом, са обје стране постоје више или мање изражени уздужни нерви. Спољашња пљевница вири изнад пљеве и завршава се кратким, извијеним осјастим израштајем. У сваком се класићу нормално развијају три-четири зрна. Зрна су мала, 5—5 mm дугачка, око 3,5 mm широка, туло заокруљена, понекад готово лоптаста, веома испупчена са леђне стране и са дубоким браздом.

Неег сматра да је ово била голозрна пшеница, а Менабде претпоставља да је и она била пљевичаста, али су јој пљевике временом иструнуле. Слична је са *Tr. macha* кратким свержидним збијеним класом, кратким чланцима класног вретена и њиховим цик-цак распоредом, бесосјатошћу, многозрношћу а свакако и многоцајетошћу, присуством кила на пљеву, и прелазним карактером низа особина ка другим постојећим врстама и формама пшенице.

Са *Tr. vulgare* слична је по томе што нема осја, округлим зрном и килом, са *Tr. durum* јасно израженим килом и дворедним класом, а са *Tr. turgidum* широким и кратким пљевама у односу на пљевике.

Често се истиче сличност свих врста пшенице неолитског доба у Европи. *Tr. monosocum* се појавио у култури заједно са *Tr. disocum*, али је брзо ишчезао, већ га нема у периоду бронзе у Данској и Шведској, *Tr. disocum* се гајио истовремено кад и

Tr. antiquorum, али је први брзо сужавао ареал свога распрострањавања до острвског карактера а други се знатно проширивао касније и у виду неких својих прелазних форма. Све неолитске пшенице које је описао Неег: *Tr. monococcum*, *Tr. dicoccum*, и *Tr. antiquorum*, без осја су, збијенога класа и малог зрна. Таква сличност се објашњава не само њиховим сродством и заједничким центром поријекла него и сличним еколошким приликама влажне и прохладне климе неолитског доба Средње и Сјеверне Европе. Ово упућује на закључак да су далеки преци свих пшеница били мезофити.

Пшенице које је описао Неег нијесу сасвим једнаке. Он је описао и једну форму коју је назвао *Tr. vulgare comractum muticum*. Она се рјеђе срета него *Tr. antiquorum*. Нађена је у неолитским ископинама у Vangenu, Robenhausu и Mosseldorfu — у Швајцарској, али се чешће налази у каснијим слојевима у Monteljeu, Peterinzelu и Vuksu и у Parmi (Италија). Њени примјерци су слабо очувани, а Неег је анализирао само поједине класиће и зрна. Класићи су били такође без осја, а у сваком су била по три зрела зрна дугачка 6—7 а широка 3—4,4 mm и веома испупчена на леђној страни. Судећи према неким особинама које је описао Неег, то је била такође *Tr. antiquorum* али са нешто крупнијим зрнима.

Неег је у сојеницама Швајцарске нашао једну форму која веома много подсјећа на *Tr. turgidum*. Имала је широке и кратке пљеве, клас широк 17 mm, класиће са 3 а неке и са 2 зрна, спољашња пљевница је очигледно продужена у осје, које је већ било отпало. Зрно је чврсто са браздом и веома испупчено, тупо, дугачко 7,3 а широко 5 mm. (Buchan — 1895, Deiningerg — 1898, и Bertsch — 1939). Синскаја сматра да је и то била једна од форма *Tr. antiquorum* са крупнијим зрном и осјем.

Werth је 1939. испитивао неке пшенице неолитских слојева Њемачке, и сматра да и оне, такође, припадају *Tr. antiquorum*.

Пошто се у највише случајева у ископинама налазе само зрна свих пшеница, њихове размјере имају велики значај за њихове карактеристике. Према Buchanу, дужина већине ових зрна у mm износи од 4,1—6,4, најкрупнијих од 4,3—7,2 и најситнијих од 3,4—5,6, ширина од 2,2—3,5, најкрупнијих од 2,8—4,0 и најситнијих од 2,1—4,0 и дебљина већине зрна од 2,2—3,5 најкрупнијих од 2,8—4,0 и најситнијих од 1,9—3,2.

Према овим подацима, које је пресистематизовао Флаксбергер 1930, пшенице каменог доба Западне Европе имале су различите размјере и округлу форму зрна која подејећа на индијску округлозрну пшеницу *Tr. sphaerococcum*.

Овај преглед упућује на закључак да пшенице европских ископина неолитског доба нијесу сродне било којој савременој врсти пшенице, већ једино старој пшеници Закавказја — *Tr. pro-*

tomacha. Закавказје је и било првобитни центар поријекла те пшенице. Отуда је она вјероватно преко Балкана допрла у области Алпа и сусједних земаља. Krause 1911. такође сматра да су у доба неолита становници сојеница пренијели са Југа *Tr. antiquorum* у алпске земље. У Закавказју су у далекој прошлости постојале пшенице округле и издужене форме зрна. У Европу се проширила форма округлога зрна.

Према Ломејку 1939. је радовима Schlaginhaufen-a, de Mortillet-a, O. Paret-a и др. скоро несумњиво установљено да је култура пшенице у Европу почела у доба раног неолита и везана је са инвазијом у круг dolihocefalnih европских аборигена, једног досада још непознатог азијског земљорадничког народа brahicefalne расе, који је ту биљку донио са собом. Тај земљораднички народ, како изгледа, дошао је из Предње Азије, преко Мале Азије и Балканског полуострва и даље долином Дунава и његових притока допро не само до Швајцарске, гдје је оставио трагове у облику познатих сојеница, него и до Данске. Једно вријеме се сматрало да се од тада та први пут донесена пшеница, у Европи непрекидно ширила, мијењајући само постепено свој облик и особине под утицајем културе. Међутим, проучавања Buschana и Heer-a показала су да неолитске пшенице нијесу истовјетне са данашњим. Према Werner-u Schlatter-u и Schiemanн-овој далеко потомство тих пшеница, прилично промијењено, гаји се и данас у многим мјестима Швајцарске, Штајерске и Виртемберга.

Претпоставља се да су ове пшенице биле полупљевичасте и полумомљивог класног вретена, а може бити и сасвим голог зрна и чврстог класног вретена.

Не може се поуздано тврдити да ли је *Tr. antiquorum* била тетраплоидна или хексаплоидна форма. Вјероватније је да је била хексаплоидна, пошто је послужила као полазни материјал за стварање неколико хексаплоидних врста. Међутим, у конкретном случају број хромозома нема нарочитога значаја, јер код древних сродних форма једне финогенетске групе, разлике међу тетраплоидним и хексаплоидним пшеницама нијесу тако дубоке и значајне као у процесу њихове даље еволуције.

Судећи према археолошким подацима, ареал распрострањавања *Tr. antiquorum* био је велики. Buschan 1895. саспштава да је нађена у ископинама неолитских насеобина Швајцарске, Њемачке, Француске, Италије, Мађарске и Египта а у доба бронзе у Аустрији, Шпанији и Шведској.

Perceval је 1936. описао пшеницу археолошких ископина Сумерије која потиче из доба од 5—4000 године прије нове ере, чија су зрна била затупаста, округло-овална, са јасно израженом леђном испупченошћу. Према неким ауторима, она личи на *Tr. turgidum* а према другима на *Tr. dicoccum* из Абисиније, *Tr. vulgare* или пак *Tr. compactum*. Међутим, према мишљењу Си-

ска је, ова пшеница припада старој врло полиморфној врсти која је некада била распрострањена у древној Месопотамији и Египту, а подсјећа на *Tr. antiquorum* и *Tr. macha*.

Менабде такође подржава мишљење о широкој распрострањености древних примитивних пшеница у које убраја и *Tr. antiquorum* и *Tr. protomacha*, и сматра да су оне биле распрострањене и у Африци. Низ аутора даље сматра да је у старом Египту поред *Tr. discosum* била распрострањена још нека врста пшенице која је подсјећала на *Tr. vulgare*. Нгозну 1914. сматра да се на ту врсту пшенице односи стари египатски назив »Swot«. Међутим, ни Менабде ни други аутори не говоре о томе које би форме од данас постојећих, осим закавказких *Tr. macha* и *Tr. palaeo-colchicum*, биле блиске древним пшеницама *Tr. protomacha* и *Tr. antiquorum*. Синскаја сматра да би то могла бити *Tr. aethiopicum* Јакубз. која је сачувала неке црте старе, ишчезле, некада широко распрострањене пшенице.

Абисинска пшеница — *Tr. protoethiopicum*

Савремене абисинске пшенице у широком смислу укључују у себе и *Tr. durum abyssinicum* Vav. и *Tr. turgidum abyssinicum* Vav. (Вавилов и сар. 1931). То су ниске, раностасне биљке, са танком испуњеном сламом. Лишће им је готово голо или маљаво и кратко, језичак обрубљен слабом воштаном превлаком. Клице су им маљаве, чешће љубичасте, бокор чешће усправан. Класови су различити: вретенасти, цилиндрични и пирамидални, у пресјеку квадратни, правоугаони или готово округли. Класно вретено је јаче или слабије, маљаво, са брадицама или без њих, чланци класног вретена су дужи, а у збијених форма кратки и широки, али се понекад срастају и уски. Класови су дугачки, ситни или средњи, различите густине, али има и веома збијених и кратких, са осјем или без њега, полуосати, а понекад и инфлатни. Осје је обично меко, танко, краће од класа, размакнуто или рјеђе паралелно дужини класа, често извијено. Пљеве су широке или уске. Различитог облика, мало или знатно краће од пљевица, често врло испупчене, а понекад и равне, без удубљења и продужне набораности при основи. Кил је често веома слабо изражен и не допире до основе. Зубац је често сличан зупцу меке пшенице, оштар, танак, понекад чак осјаст, често извијен, у неких форма је туп, кратак, једва примјетан, средње или врло дугачак, понекад прелази у осје. Плећа нема или је упадљиво округло, рјеђе искривљено или издигнуто. Бочни нерви су често веома, а некада и слабо изражени. Класићи су многоцвјетни. Зрно је црвено, рјеђе љубичасто или бијело, издужено или кратко, лоптасто, често са грбом, брадица је претежно густа, дугачка или кратка, попречни пресјек овалан или округао. Површина му је често мало

наборана. Бразда је мала, широка или уска. Колеоптила има 2—6 ситастих цијеви. Број хромозома 28.

Распрострањена је у Абисинији и Еритреји. Максимално разнообразије је усредоточено у високо планинској зони 2 400—2 800 m надморске висине. У тој зони је према Вавилову откривена максимална амплитуда збијенога класа и разноликости зупца пљеве. Овдје су у основи распрострањене оригиналне полуосјате и безосјате форме.

Абисинске пшенице се одликују изразитим полиморфизмом. Са *Tr. vulgare* сличне су форме чија дворедост, односно ширина класа није довољно изражена и форме ријеткога класа а такође и оне оштрога и дугачкога киловог зупца, размакнутог осја и форме без осја или са кратким осјем, са *Tr. durum* су сличне испуњеном сламом, стакластим или полустакластим зрном, бројем хромозома, глатком пљевом, израженим килом и дворедним класом, а са *Tr. turgidum* округлим кратким пљевама, округлим кратким зрном, присуством инфлатних форма итд.

Овакве њихове особине дале су основу Вавилову 1931. да абисинске пшенице подијели на двије врсте: *Tr. durum abyssinicum* и *Tr. turgidum abyssinicum*. Флакбергер је 1935. уочио ову подјелу иако је уочио њену неоснованост, јер, према његовом мишљењу, постоји већа разлика између абисинских и медитеранских *Tr. turgidum* него између абисинских *Tr. turgidum* и *Tr. durum*.

Еколошки се *Tr. turgidum* Абисиније веома разликује од типичне медитеранске *Tr. turgidum* Балканскога полуострва и Италије. *Tr. turgidum* медитеранских области представља једну форму умјерене или топло умјерене приморске климе, а *Tr. turgidum* Абисиније чини један екотип са *Tr. durum* Абисиније и обично се гаје заједно у истим популацијама. Оне се међу собом лако укрштају као форме једне исте врсте, а по низу особина међу њима постоје различити прелазни облици. Ни сам Вавилов није био сасвим убијеђен у оправданост овакве подјеле, јер је и сам међу њима уочио велику сличност и сродност. Зато је Јакубцинер 1948. оправдано објединио ове двије подврсте у једну самосталну — *Tr. aethiopicum* Јакурз. Међутим, Жуковски 1964. сматра да би било сврсисходно и надаље задржати класификацију Вавилова који је етиопске *Tr. durum* и *Tr. turgidum* подијелио на подврсте. Њихова разновразност се објашњава мутантним поријеклом са накнадним природним укрштањем.

Tr. aethiopicum има неке заједничке опште црте са *Tr. protomacha* и *Tr. antiquorum*. Код ње се такође запажа слаба дивергенција ознака врсте које се појављују код *Tr. vulgare*, *Tr. durum*, *Tr. persicum*, *Tr. compactum* и *Tr. turgidum*. Поред тога и код ње постоје безосате, полуосате и инфлатне форме, а такође и форме кратких збијених класова, танког класног вретена, кратких пљева

и округлога зрна. Даљом њеном еволуцијом створиле су се форме више удаљене од прототипа са дужим и рјеђим класовима и др.

Најпримитивније су компактне форме без осја и округлога зрна. Таква је отприлике била и стара абисинска пшеница — *Tr. protoaethiopicum*, која је имала 28 хромозома и вјероватно била распрострањена и у Египту.

U n g e r је 1859. нашао једну количину пшенице голог зрна у опекама неких археолошких ископина старог Египта која потиче из доба 3.500 година прије нове ере, а коју је он назвао *Tr. vulgare antiquorum*. Други аутори различито називају ову стару египатску пшеницу. P e r c i v a l сматра да је то била *Tr. durum* а Š v e i n f u r t *Tr. vulgare*. Претпоставља се да се у Египту гајила једна форма пшенице слична савременој *Tr. turgidum*, па није случајно што се *Tr. turgidum* још од давнина назива египатском пшеницом.

С и н с к а ј а сматра да је најстарија пшеница у Египту била једна, интегрална 28-хромозомска врста пшенице — *Tr. protoaethiopicum* најближи предак савремене *Tr. aethiopicum* Ј а к у б з, која је сродна *Tr. antiquorum* Н е е г и која такође, као и она, потиче из Колхида, из Средње Азије.

Из Предње Азије је она донесена у Африку у старо вријеме још прије насељења Доњег Нила. Касније, због већег степена општега развитка, а посебно интезивнијег развитка пољопривредне производње, ова је примитивна врста пшенице потиснута из Египта, и могла се одржати једино у примитивним условима абисинске пољопривреде.

Сличност праегипатске и праабисинске пољопривреде огледа се још према Ф л а к с б е р г е р у, 1928, и у сродности између *Tr. dicossum* старих египатских археолошких ископина и савремене *Tr. dicossum* Абисиније.

Древни карактер *Tr. aethiopicum* запазио је и В а в и л о в 1931. Он је тада донио неправилан закључак да је Абисинија један од првобитних центара поријекла пшенице. Међутим, она то у ствари не може бити. У Абисинији и њој сусједним земљама нема дивљих врста пшенице, ни форма њених сродних родова *Aegilops*, *Secale* и *Agropyrum*. Оне се налазе у Предњој Азији, а не у Абисинији. Абисинија може бити само секундарни центар њенога поријекла, гдје су се још одржале полиморфне примитивне форме пшенице слабе дивергенције, у одсуству свјесног одабирања.

— — —

У Предњој Азији у ширем смислу настало је одвајање примитивних типова културне пшенице од дивљих форма. Одавде су ове примитивне предњоазијске културне пшенице *Tr. protomacha* и *Tr. protopalaeo-colchicum*, временом допрле у Европу и Африку. Долазећи у нову средину и друкчије еколошке и културне при-

лике, од *Tr. protomacha* је у земљама средње Европе временом настала *Tr. antiquorum* Неег, а у Африци *Tr. protoaethiopicum*.

Ове три првобитне врсте пшенице биле су у почетку слабо издиференциране и имале су много заједничких особина. Њихов даљи развитак је ишао паралелно, али у различитим условима и различитим путевима, што одговара створеним разликама савремених форма пшенице Предње Азије, Абисиније и Европе. Стара европска пшеница *Tr. antiquum* изумрла је, а реликтне форме примитивнога типа раније широко распрострањених полиморфних врста представљају данас донекле измијењени остаци сачувани у Закавказју — *Tr. macha* и *Tr. palaeo-colchicum* и у Абисинији — *Tr. aethiopicum*.

И поред тога што већина аутора истиче хибридно поријекло *Tr. vulgare*, у чије су стварање учествовале неке врсте рода *Aegilops* и *Tr. monococcum* — Синскаја негира овакво њено поријекло. Она претпоставља да *Tr. monococcum* није могао учествовати у поријеклу *Tr. vulgare* као врсте већ само у формирању конституције неких њених форма, без промјене њихове природе. Још мање је у томе могла учествовати нека врста рода *Aegilops*. Менабде каже да се у Грузији не примјећује масовна природна хибридизација између врста рода *Aegilops* и *Triticum*. Ова чињеница има посебан значај с обзиром на то што се Грузија, као што смо већ казали, сматра првобитним центром поријекла најстаријих форма пшенице.

Синскаја сматра на крају да је филогенеза рода *Triticum* прошла кроз три мање или више независна филогенетска низа, који иначе потичу од једне групе блиских врста предака.

У првом филогенетском низу еволуција прошла је без промјене броја хромозома: од 14-хромозомних *Protoelytrigia* до дивљих једнозрнаца и даље до културних једнозрнаца — *Tr. monococcum*.

У другом филогенетском низу, ако се почиње од дивљег закавказског једнозрнаца настаје измјена у броју хромозома при прелазу у *Tr. dicoccum*. Од једнозрнаца су најпорије настале двије гране: од сиријскопалестинског дивљег једнозрнаца настао је сиријскопалестински дивљи двозрнац — *Tr. dicoccoides* Когн, а од старог дивљег закавказског једнозрнаца настао је *Tr. araraticum* и од њега *Tr. Timopheevi* без измјене броја хромозома.

Трећи филогенетски низ потиче од *Protoelytridia* са 28 и 42 хромозома у диплоидној фази. Од њега су настали *Agr. intermedium*, *Agr. elongatum* и најстарије пшенице које су имале особине најважнијих грана овога рода — *Vulgaria* и *Duriuscula*. Најстарије пшенице *Prototriticum* обухватале су и 28- и 42-хромозомске форме и нијесу биле још издиференциране на врсте. Касније је настао период широког распрострањења ових првобитних пшеница и образовања старих врста: у Закавказју, — *Tr. protomacha* и *Tr.*

palaeo-colchicum, у Абисинији *Tr. protoethiopicum* и у Средњој Европи *Tr. antiquorum*, које су биле такође слабо издиференциране и дјелимично подсећале на подврсте једне полиморфне врсте.

Од *Tr. protomacha* настале су савремене *Tr. macha* и *Tr. palaeo-colchicum*, које представљају колхидске остатке старе полиморфне врсте, а при преносу у Европу *Tr. antiquorum*. Од *Tr. protomacha* и *Tr. antiquorum* је настала *Tr. vulgare*, која је дала посебно велики број форма не само у Предњој него и у Средњој и Југозападној Азији. Прелазне форме од *Tr. protomacha* и *Tr. antiquorum* збијенога класа биле су форме сличне савременим *Tr. comratum* а ријеткокласе *Tr. vulgare* настале су и распрострањиле се касније. Индијска *Tr. sphaerococcum* вјероватно се одијелила још од компактноидних *Tr. vulgare*, а *Tr. spelta* касније од ријеткоклаених *Tr. vulgare*.

У 28-хромозомској грани сматра се основном врстом *Tr. durum* у широком смислу, заједно са *Tr. turgidum*. Она је настала од *Tr. protoaethiopicum* а можда дјелимично и од *Tr. protopalaeo-colchicum*. Од *Tr. durum in sensu lato* настале су сродне *Tr. polonicum*, *Tr. turanicum* и гранате форме *Tr. durum* и *Tr. turgidum* — које иначе немају значење самосталних врста.

Tr. dicoccum потиче од *Tr. protopalaeo-colchicum*. У почетку је био полиморфан са више или мање непрекидним ареалом гајења, а касније у периоду своје историје издијелио се на географске подврсте које подсећају на острвски карактер ареала гајења.

Почетком наше ере почеле су се мјесто *Tr. dicoccum* и првобитних примитивних пшеница брзо ширити голозрне пшенице: у Сјеверној Африци и медитеранској области форме *Tr. durum* и *Tr. turgidum* а у Средњој Европи форме савремених компактних пшеница, које су већ представљале меке пшенице савременог типа.

У доба Рима у Сјеверну Италију према Е. Schiemanн-овој, 1948, била је распрострањена *Tr. spelta* која је тамо пренесена из долине Рајне.

Најстарија пшеница Средње Европе у историјско доба била је без осја. У средњем вијеку је са осјем била *Tr. dicoccum* и на југу Француске *Tr. durum*. Почетком 17. вијека почињу се гајити форме са осјем, које су вјероватно донесене са Истока и Југа. У Европи се данас у основи гаји подврста меке пшенице — *indoeuroaeum* V a v. прилагођена мекој умјерено влажној и умјерено хладној клими, а карактерише се „њежном“ структуром која је била карактеристична и за *Tr. antiquorum*, а у Азији углавном подврста *irano-asiaticum* Flaksb. грубих оштрих класова и осталих дијелова биљке.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ворожевић С. 1965. Пшеница Београд.
2. Buschan G. Vorgeschichtliche Botanik, Kerm's Verlag, Breslau 1895.
3. Декапрелевич Л. Л.: Рол Грузии в происхождение пшениц АН Груз. ССР Т. III Но — 5 1942.
4. Декапрелевич Л. Л.: О некоторых вопросах одомашнивания пшеницы. Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. Москва 1960.
5. Дорофеев В. Ф.: *Triticum spelta* L. в Закавказье. Сельскохозяйственная биология I. 1966. Москва.
6. Флаксбергер К. А.: 1930. *Triticum compactum antiquorum* Изв Главн. бот. сада СССР XXIX, 1—2.
7. Флаксбергер К. А.: 1935. Пшеница. Культурна флора СССР I.
8. Флаксбергер К. А.: 1928. Древне-египатскаја и савременаја полби -emmeri. Тр. прикл. бот. ген. и сел. XIX, 1.
9. Grignac P. 1965. Contribution a l'etude de *Triticum Durum* Desf. Paris.
10. Harlan J. 1955. Grops, weed and revolution Sci. Monthly 5.
11. Heer H.: 1865. Die Pflanzen der Pfahlbauten. Zürich.
12. Heslot H, et. R. Ferrary *Triticum ispaghanicum* une nouvelle de Blé cultivé d' Iran. Comptes rendus de l' Academie de sciences t. 247. 1958.
13. Heslot H. et. R. Ferrary. Obtention experimentale d' un autotetraploide aberrant (*Tr. timonovum*) à partir de *Tr. timopheevi*. Comptes rendus de sciences de l' Acad. sciences t. 248. 1959.
14. Јакубцинер М. М.: 1948. О некоторых новых видах 28 хромозомној групи пшениц Тр. прил. бот. ген. и сел. XXVIII. 1.
15. Јакубцинер М. М.: Пшеница Полши и Западних областеј В. ССР и У. ССР сел. и сем. Но 4 1947. стр. 30.
16. Јакубцинер М. М.: 1947. Внутривидоваја класификација местних пшениц совјетског савеза. Сел. и сем. Но 2.
17. Јакубцинер М. М.: Резултати експедиции Вир-а у Закавказје. Соц. растение-водство. 1933. Но 5.
18. Јакубцинер М. М.: Пшеница Бесарабии и Севернои Буковини. Сел. и сем. Но 4—5. 1946. стр. 64.
19. Јакубцинер М. М.: Некоторые допние о ветвистој пшеници. Пшеница в СССР Москва 1957.
20. Јакушкин И. В. Некоторые черти твердои пшеници. Вороњез 1919.
21. Ломејко С.: 1939. О путевима продирања пшенице (*Tr. vulgare* Vill.) у Европу из центра неког порекла. Архив министарства пољопривреде св. 14. Београд.
22. Mac Fadden E. S. and Sears E. R. 1947. The genome approach in radical Wheat breeding. I. amer Soc. Agrom. 39. 1011—1026.
23. Mac Key 1968. Генетические основи систематики пшениц. Превод са енглеског. Сельскохозяйственная Биология. бр. 1. 1968. Москва.
24. Менабде В. Л.: 1948. Пшеници Грузии. Тбилиси.
25. Менабде В. Л.: 1940. Ботанико-систематические данние о хлебних злаках древние Колхиди. Сооб. Груз. Фил. АН СССР I. 9.
26. Mortillet de G. La Prehistorique.
27. Percival J. 1936. Cereals of ancient Egypt and Mesopotamia. Nature 138, 3485.
28. Riley R., Chapman V., 1957. The comparison of Wheat, rye and Wheat, *Aegilops amphidiploides*. I. Agric. Sci. 246—250.
29. Sears E. R.: The systematics, Cytology and Genetics of Wheat Berlin und Hamburg 1956.
30. Станков С. С.: Из историји вопроса о происхождении культурних растении. Вопросы эволюции, биогеографији, генетики и селекции. Москва, 1960.
31. Сияскаја Е. Н.: 1955. Происхождение пшеници. Проблеми ботаники вил. II. Москва—Ленинград.
32. Schiemann E. 1948. Weizen, Roggen, Gerste, Berlin 1948.

33. Stebbins G. Variation and evolution in plants. Columbia univ. Press, New-York 1956.

34. Туманян М. Г. 1944. Культурные растения Урартского периода в Армянской ССР Изв. АН Арм. ССР. 1—2.

35. Туманян М. Г. Высотные зоны культурных растений в Армении. Ереван. 1929.

36. Вавилов И. Н.: Центры происхождения культурных растений. Труды по прикладной ботанике и селекции. Том XVI. Ленинград 1926.

37. Вавилов Н. И. и др. 1931. Пшеницы Абиссинии Тр. по прикл. бот. ген. и сел. прилож. 51.

38. Unger T. 1859—1866. Botanische Streifzüge auf dem Gebiete der Kulturgeschichte. Sitzber der math. naturw. Klasse der Acad. der Wissenschaften IV—VII.

39. Жуковский П. М.: Пшеница в СССР — Москва — Ленинград 1957.

40. Жуковский П. М.: Дикая и культурная однозернанка в Грузии. Тр. по пр. бот. и сел. Том. XVII вып. 4. 1927.

41. Жуковский П. М.: Культурные растения и их сородичи. Ленинград 1964.