



***TRITICUM MILITINAE* ZHUK. ET MIGUSCH. – ТОЧНО НЕ МУТАНТ
T. TIMOPHEEVII ZHUK., КАК СЧИТАЛОСЬ ДОЛГИЕ ГОДЫ**

Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В.

Институт биохимии и генетики Федерального государственного бюджетного научного учреждения
Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук,
Россия, 450054, Уфа, пр. Октября 71, E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

Резюме

После секвенирования нами полного хлоропластного генома *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. и сравнительного анализа с таковыми других полиплоидных пшениц было обнаружено, что данный вид гораздо ближе к ряду пшениц *turgidum*, чем к ряду *timopheevii* как считалось долгое время, принимая его за природный мутант *T. timopheevii* Zhuk. Проведенное расследование происхождения пшеницы Милитины с высокой вероятностью указало на ее рукотворное создание А.Р.Жебраком в 1930-х – 1940-х гг., проводившим различные скрещивания с участием пшеницы Тимофеева, в том числе с белоколосой, красноколосой и черноколосой формами пшеницы *T. persicum*, как в качестве материнской, так и отцовской форм - *Tr. persicum* v. *stramineum* × *Tr. timopheevi*; *Tr. timopheevi* × *Tr. persicum* v. *rubiginosum*; *Tr. persicum* v. *fuliginosum*. При этом сейчас существуют белоколосая и черноколосая формы *T. militinae*, по всей видимости, являющиеся именно теми гибридами.

Ключевые слова: пшеница, *T. militinae*, *T. timopheevii*, *T. persicum*, хлоропластный геном, секвенирование

Цитирование: Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. – точно не мутант *T. timopheevii* Zhuk., как считалось долгие годы // *Biomixs*. 2023. Т.15(3). С.213-217. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-19

© Авторы

***TRITICUM MILITINAE* ZHUK. ET MIGUSCH. – DEFINITELY NOT A MUTANT
T. TIMOPHEEVII ZHUK., AS IT WAS BELIEVED FOR MANY YEARS**

Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Kuluev B.R., Chemeris A.V.

Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Russia, 450054, Ufa, 71 Prospekt Oktyabrya, E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

Resume

After sequencing the complete chloroplast genome of *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. and comparative analysis with those of other polyploid wheat revealed that this species is much closer to the lineage of wheat *turgidum* than to the lineage *timopheevii* as it was thought for a long time, taking it for a natural mutant *T. timopheevii* Zhuk. The investigation of the origin of wheat *Militina* with high probability pointed to its man-made creation by A.R.Zhebrak in the 1930s - 1940s, who carried out various crosses with *Timofeev* wheat, including with white-eared, red-eared and black-eared forms of *T. persicum* wheat, using them both as maternal and paternal forms - *Tr. persicum* v. *stramineum* × *Tr. timopheevi*; *Tr. timopheevi* × *Tr. persicum* v. *rubiginosum*; *Tr. persicum* v. *fuliginosum*. At the same time, there are now white-eared and black-eared forms of *T. militinae*, apparently, which are exactly those hybrids.

Key words: wheat, *T.militinae*, *T.timopheevii*, *T.persicum*, chloroplast genome, sequencing

Citation: Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Kuluev B.R., Chemeris A.V. *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. – definitely not a mutant *T.timopheevii* Zhuk., as it was believed for many years. *Biomics*. 2023. T.15(3). С. 213-217. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-19 (In Russian)

© The Authors

Введение

В книге «Пшеницы мира» [Дорофеев и др. (Dorofeev et al.), 1987] про *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. можно прочесть следующее - «**Пшеница Милитины (*Triticum militinae* Zhuk. et Migusch.)**. Естественный мутант. Открыт П.М.Жуковским в 1950 г. среди растений коллекционного образца *T.timopheevii*. Экологически он сходен с пшеницей Тимофеева, соответствует формам горного, влажного, прохладного климата. Морфологически вегетативные органы пшеницы Милитины похожи на пшеницу Тимофеева, а колос имеет признаки *T.persicum* var. *fuliginosum*, но членики стержня очень укороченные (Жуковский П.М., Мигушова Э.Ф., 1969)». Далее в этом описании пшеницы Милитины говорится, что при скрещиваниях она несовместима с тетраплоидами с геномами **AⁿB**, но родственна видам с геномом **AⁿG**, что дало основание считать ее входящей в ряд полиплоидных пшениц *timopheevii*. В книге «Культурная флора СССР. Том 1. Пшеница» [Дорофеев и др. (Dorofeev et al.), 1979] о *T.militinae* содержится такая информация – «**Филогенетический ход развития этой секции увенчался появлением в наши дни голозерного аналога *T.timopheevii*, которому дано наименование *T.militinae*. У последнего**

вида легкий вымолот зерна обеспечен мутационно возникшим фактором Q^m , действие которого сходно с действием фактора Q у *T.persicum*».

Однако анализ прочей литературы, в том числе первоисточников, а также проведенное нами секвенирование полного хлоропластного генома данного вида дают основания усомниться в таком взгляде на этот вид голозерной пшеницы, поскольку с высокой вероятностью становится ясно, как она возникла.

Хлоропластный геном *T.militinae*

В результате проведенного нами секвенирования полного хлоропластного генома тетраплоидной пшеницы *T.militinae* размером 135898 п.н. (статья готовится к печати) и его сравнения с аналогичными геномами некоторых других видов пшенично-эгилопсного комплекса и построения филогенетического древа (рис. 1) стало ясно, что близкого родства между *T.militinae* и *T.timopheevii* на уровне плазмона, а конкретно пластидного генома нет. Хотя здесь требуется оговориться, что при анализе плазмонов можно отслеживать родственные связи только по материнской линии, но часто они важны и иногда даже вполне достаточны.

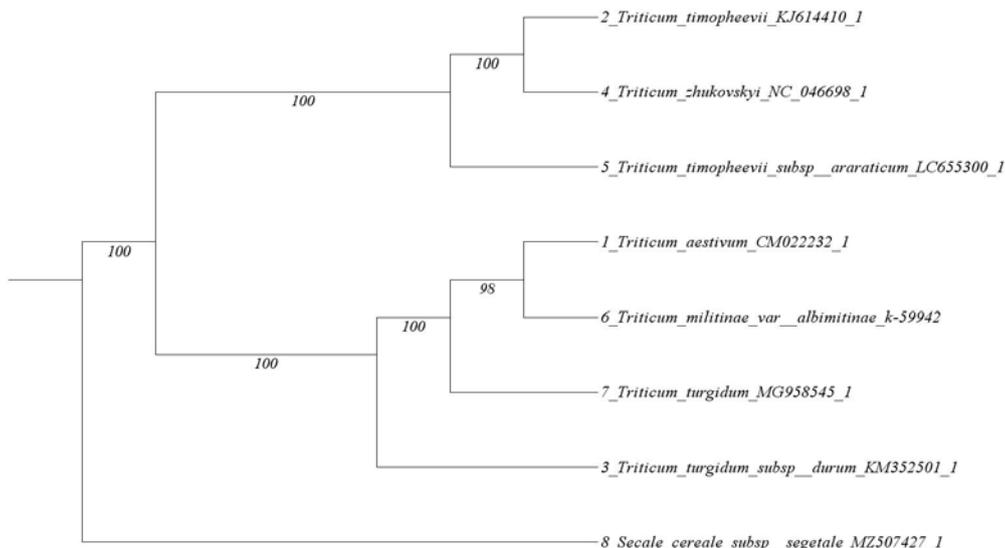


Рис. 1. Филогенетическое древо некоторых видов пшениц, построенное на основе сравнения их полных хлоропластных геномов.

Fig. 1. Phylogenetic tree of some wheat species based on comparison of their complete chloroplast genomes.

Как можно видеть из рис. 1 *T.timopheevii*, *T.timopheevii* ssp. *araraticum* и *T.zhukovskiy* формируют отдельную кладу, подтверждая их принадлежность к ряду *timopheevii*. Рожь *Secale cereale* была взята в качестве внешнего вида, что отчетливо проявилось на построенном древе. Ряд *turgidum* также сформировал отдельную кладу, в которой оказалась *T.militinae*, расположившись среди видов этого ряда и даже ближе остальных к мягкой пшенице, нежели к ряду *timopheevii*. При этом хлоропластный геном относится к высококонсервативным элементам генетического аппарата, в том числе в силу его высокой копияности в хлоропластах он не подвержен быстрым изменениям. Тогда как, как следует из вышеприведенного текста из книги «Пшеницы мира» «возраст» пшеницы Милитины совсем небольшой. Чем же тогда объяснить, что мутант одного вида не просто приобрел статус нового вида, но еще сильно изменил свой генетический материал? Объяснение одно – не мутант он! Тогда встает другой вопрос – откуда этот вид пшениц взялся?

Обнаружение пшеницы *T.militinae*

T.militinae была найдена не на исторической родине пшениц, охватывающей обширную территорию передней Азии, Закавказья, где теоретически до сих пор можно обнаружить новый вид пшеницы, ранее не попадавший в поле зрения ботаников, а в Москве. Как следует из статьи Жуковского и Мигушовой [Жуковский, Мигушова (Zhukovsky, Miguschova), 1969] этот мутант *T.timopheevii*, получивший видовое название *T.militinae*, был обнаружен (цитируем) «П.М.Жуковским еще в 1950 г. среди растений *Tr.timopheevi* в коллекционном питомнике в Москве при кафедре ботаники Московской сельскохозяйственной академии имени К.А.Тимирязева». Далее авторы пишут, что «с тех пор прошло 15 лет и константность вида не вызывает сомнений. Семена еще никому не рассылались – уж очень своеобразная мутация от *Tr.timopheevi* ..., казавшаяся тератологическим случаем. Сейчас нет никакого сомнения в том, что это мутант *Tr.timopheevi*. Вегетативные органы такие же, как и у *Tr.timopheevi*, но колос совершенно иного строения: он короткий, черный, широкий и чрезвычайно плотный». В той же статье опубликован как пишут сами авторы «с большим опозданием» диагноз этого вида на латинском языке. Год в нем приведен 1953.

При этом в той же сельхозакадемии опыты по скрещиванию различных видов пшеницы с участием преимущественно именно *T.timopheevii*, добываясь у создаваемых видообразцов кроме повышенной устойчивости к патогенам еще и увеличения плоидности таких межвидовых гибридов, а также зимостойкости, проводил А.Р.Жебрак, с 1934 по 1948 гг. заведывая кафедрой генетики.

Синтетические виды пшениц, создаваемые А.Р.Жебраком в 1930-х и 1940-х гг.

А.Р.Жебраком было создано очень большое число гибридных форм и видообразцов пшениц разных уровней плоидности, но здесь коснемся только некоторых используемых им комбинаций, имеющих отношение к теме данной статьи. Так, из работы Жебрака [Жебрак (Zhebrak), 1944], где им приведен большой фактологический материал, видно, что среди многочисленных комбинаций родительских форм он использовал следующие: *Tr.persicum* v. *stramineum* 36029 × *Tr.timopheevi*; *Tr.timopheevi* × *Tr.persicum* v. *rubiginosum*; *Tr.persicum* v. *fuliginosum* × *Tr.timopheevi*. То есть в двух случаях материнской формой была *T.persicum*, а в одном – *T.timopheevii*. При этом цифровые данные в той публикации приведены лишь для последней комбинации - было опылено 1283 цветка, получено 230 гибридных зерен, что составило 18% завязываемости семян. Еще раз к описанию этих работ Жебрак возвращается спустя много лет в своей монографии «Полиплоидные виды пшениц» [Жебрак (Zhebrak), 1957], где гибридам между *T.persicum* и *T.timopheevii* (и наоборот) посвящена небольшая глава и в ней приведены цифровые данные и по остальным родительским комбинациям – для первой было опылено 172 цветка, получено 6 семян с 3,5% завязавшихся, а для второй – 62, 2, 3,2% соответственно. К сожалению, Жебрак для этих родительских комбинаций (в отличие от целого ряда других) не привел фотографий полученных гибридных растений, включая их колосья, и не сделал их подробного описания, кроме упоминания окрасок колосьев, имевших белую, красную и черную. В этой монографии Жебрак пишет, что в 1948 г.¹ работы по скрещиванию пшениц были прекращены, но «большая часть гибридного материала была законсервирована и поддерживалась на приусадебном участке автора» (т.е. самого Жебрака). При этом нельзя исключать, что отдельные всхожие семена разных гибридных форм могли «затесаться» среди прочего посевного материала пшениц, и высевались в том самом питомнике кафедры ботаники ее сотрудниками, возможно даже не подозревавших об этом.

Чтобы продолжить «расследование» нужно обратиться к информации, что представляет собой *T.persicum*. Так, на справочной web-странице Сельскохозяйственной электронной библиотеки на специальной странице <https://www.cnsbh.ru/AKDiL/0016/base/k0930009.shtm>, посвященной этому виду пшениц, можно прочесть следующее.

¹ после печально знаменитой Августовской сессии ВАСХНИЛ

Triticum persicum Vav. - Пшеница персидская

Однолетнее растение. *T. persicum* Vav. - П. персидская - Культ, фл. 1 (19,45) 278, рис. Менабде (1948) 47. Жуковский (1950) 75, рис.; (1964) 114. Пшеница в СССР (1957).

Syn. *T. carthlicum* (Vav.) Nevski; *T. dicoccum tenaces* var. *persicum* Perc.; *T. ibericum* Men.

Местн. назв. Груз. — дика.

Распр. только в культ. Закавказ. (на вые. 1000 м до 2500 м), прилегающая ч. Турецк. Армении и Даг. Черноколосая — var. *fuliginosum* от Сванетии до Даг., в горной Чечне, Кабард.-Балкарии и С. Осетии; красноколосая — var. *rubiginosum* — господствующая, полиморфная в Джавахетии, Юго-Осетии и др.; белоколосая — var. *stramineum* — примесь к двум первым. По распространенности в Груз. стоит на втором месте после *T. aestivum*. В самостоятельный вид выделена в 1918 г. Н.И.Вавиловым из популяций мягкой пш. Эндем. нагорной Грузии.

Хоз. знач. Яровая пш. Зерно красноколосой формы годно для хлебопечения. Ценна иммунитетом к мучнистой росе.

Из данной информации следует, что пшеница персидская имеет разную окраску колосьев, а ныне существующая пшеница Милитины также имеет белоколосую (var. *albimilitinae*), полный хлоропластный геном которой и секвенирован нами, и черноколосую (var. *militinae*) формы. При этом красноколосой формы сейчас нет, но с учетом того, что для нее Жебраком было получено всего два зернышка, то надежды на то, что она тогда сохранилась - почти нет.

Справедливости ради следует заметить, что межвидовые гибриды между *T.timopheevii* и *T.persicum* (в обоих вариантах скрещивания) в еще «доколхициновую эру» получал и Д.Костов, когда работал в Институте генетики АН СССР в Москве [Костов (Kostov / Kostoff), 1936; Kostoff, 1937]. Но их судьба тем более не ясна.

Собственно и сам Жуковский скрещивал *T.timopheevii* с *T.persicum*, используя последний вид как раз в качестве материнской формы [Жуковский (Zhukovsky), 1944]. Ему удалось получить октаплоидное растение с 56-ю хромосомами и назвать его *T.fungicidum* Zhuk., поскольку этот гибрид (существующий до сих пор) характеризовался повышенной устойчивостью к заболеваниям, вызываемыми грибными фитопатогенами. При этом Жуковский отметил, что в этой грибобойной пшенице ярче проявляются свойства пшеницы Тимофеева, нежели пшеницы персидской.

Продолжая расследование, стоит обратиться к работе Н.А.Наврузбекова, опубликовавшего специальную статью, посвященную происхождению *T.militinae* [Наврузбеков (Navruzbekov), 1981]. Он пишет, что «при образовании *T.militinae* одновременно должны были возникнуть две мутации: первая – обуславливающая комплекс признаков *militinae*, и вторая – определяющая темный колос. Это маловероятно». Далее Наврузбеков замечает, что *T.militinae* обнаруживает сходство с *T.persicum* ssp. *fuliginosum*² и при скрещивании последней с *T.timopheevii* в F₁ образовывались черные плотные

колосья, похожие на таковые у Милитины. При этом при беккроссировании они вообще оказывались неотличимы от *T.militinae*. Завершает статью Наврузбеков словами, что *T.militinae* представляет собой продукт интрогрессии части генома *T.persicum* в геном и цитоплазму *T.timopheevii*, считая ее продуктом гибридизации этих видов. И тут он не сильно ошибся, если не принимать во внимание того, что цитоплазма у *T.militinae* от *T.persicum*, что следует из сравнения полных хлоропластных геномов различных пшениц, включая секвенированный нами геном *T.militinae*. Но в 1981 г. ни о каком секвенировании полных хлоропластных геномов еще даже и не мечтали.



Рис.2. Колосья *T.persicum* var. *stramineum* (1), *T.militinae* var. *albimilitinae* (2), *T.timopheevii* (3).
Fig.2. Ears of *T.persicum* var. *stramineum* (1), *T.militinae* var. *albimilitinae* (2), *T.timopheevii*.

Для наглядности различий этих трех видов пшениц стоит привести фотографии имеющихся у нас колосьев *T.persicum*, а также пшениц Милитины и Тимофеева (рис. 2).

² он работал с черноколосой пшеницей Милитины

Заключение

Поскольку на протяжении многих лет как бы шла проверка константности выявленного «мутанта», то о нем информация, видимо, далеко не расходилась, и Жебрак мог об этом ничего не знать. Однако после выхода той статьи Жуковского и Мигушовой 1969 г. Жебрак, скорее всего, обратил бы внимание на этот «новый» вид пшеницы и возможно узнал бы в ней свой гибрид, но его к тому времени, к сожалению, уже не было в живых.

Все это можно было считать нашими домыслами, если бы не проведенное нами секвенирование полного хлоропластного генома пшеницы Милитины, показавшее, что она близка к пшеницам ряда *turgidum*, а не к *timopheevii*. Для дополнительного доказательства нужно будет определить полные нуклеотидные последовательности хлоропластного генома *T. persicum*, а также *T. fungicidum*, но это дело будущего, хотя и недалекого. Также возможно стоит просеквенировать подобный геном и у черноколосой *T. militinae*, чтобы оценить их сходство и различия. Вероятно, потребуются привлечь к расследованию и имеющиеся в литературе цитологические данные по пшенице Милитины.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность коллективу Отдела пшениц Всероссийского института генетических ресурсов растений (ВИР, Санкт-Петербург) за предоставление семенного материала для исследований. Работа выполнена в рамках государственного контракта по проекту РНФ № 23-24-00275 «Филогенетические взаимоотношения отдельных видов пшенично-эгилопсного комплекса разных уровней пloidности через призму их полных хлоропластных геномов с прицелом на происхождение В- и G-субгеномов полиплоидных форм пшениц линий *turgidum-aestivum* и *timopheevii-zhukovskiy*».

Литература

1. Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчанинова О.Д., Шитова И.П., Мережко А.Ф., Филатенко А.А. Пшеницы мира. 2-ое изд., перераб. и доп. Л.: Колос. 1987. 560 С.
2. Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Том I. Пшеница. Л.: Колос. 1979. 347 С.
3. Жебрак А. Р. Синтез новых видов пшениц. М.: Сельхозгиз, 1944. 53 С.
4. Жебрак А. Р. Полиплоидные виды пшениц. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 125 С.
5. Жуковский П.М. Этюды в области гибридизации иммунитета и трансплантации растений // М.: Сельхозгиз. 1944. 47 с.

6. Жуковский П.М., Мигушова Э.Ф. Наиболее высокоиммунный эндемичный генофонд для выведения устойчивых сортов пшеницы путем отдаленной гибридизации // Вестник с.-х. науки. 1969. № 2. С.9-20.
7. Костов Д. Изучение полиплоидных растений. XI. Амфидиплоид *Triticum timopheevi* Zhuk. *Triticum monococcum* L. // Докл. Академии наук СССР. 1936. Т.1(1). С.32-36.
8. Наврузбеков Н.А. К происхождению *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. // Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана : [Сб. статей] / Даг. фил. АН СССР, 1981. С.121-122.
9. Kostoff D. Chromosome behavior in *Triticum* hybrids and allied genera // Proc Indian Acad Sci. 1937. V.5. P.231-236.

References

1. Dorofeev V.F., Udachin R.A., Semenova L.V., Novikova M.V., Gradchaninova O.D., Shitova I.P., Merezko A.F., Filatenko A.A. Pshenicy mira. 2-oe izd., pererab. i dop. L.: Kolos. 1987. 560 S. [Wheat of the World] (In Russian)
2. Dorofeev V.F., Filatenko A.A., Migushova Je.F., Udachin R.A., Jakubciner M.M. Kul'turnaja flora SSSR. Tom I. Pshenica. L.: Kolos. 1979. 347 S. [Cultural flora of the USSR. Volume I. Wheat] (In Russian)
3. Kostoff D. Chromosome behavior in *Triticum* hybrids and allied genera // Proc Indian Acad Sci. 1937. V.5. P.231-236.
4. Kostov D. / Kostoff D. Izuchenie poliploidnyh rastenij. XI. Amfidiploid *Triticum timopheevi* Zhuk. *Triticum monococcum* L. // Dokl. Akademii nauk SSSR. 1936. T.1(1). S.32-36. [The study of polyploid plants. XI. Amphidiploid *Triticum timopheevii* Zhuk. *Triticum monococcum* L.] (In Russian)
5. Navruzbekov N.A. K proishozhdeniju *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch. // Botanicheskie i geneticheskie resursy flory Dagestana. 1981. S.121-122. [On the origin of *Triticum militinae* Zhuk. et Migusch.](In Russian)
6. Zhebrak A. R. Sintez novyh vidov pshenic. M.: Sel'hozgiz, 1944. 53 S. [Synthesis of new types of wheat] (In Russian)
7. Zhebrak A. R. Poliploidnye vidy pshenic. M.: Izd-vo AN SSSR, 1957. 125 S. [Polyploid species of wheats] (In Russian)
8. Zhukovsky P.M. Jetjudy v oblasti gibridizacii immuniteta i transplantacii rastenij // M.: Sel'hozgiz. 1944. 47 s. [Studies on hybridization and immunity of plants] (In Russian)
9. Zhukovskij P.M., Migushova Je.F. Naibolee vysokoimmunnyj jendemichnyj genofond dlja vyvedenija ustojchivyh sortov pshenicy putem otdalenoj gibridizacii // Vestnik s.-h. nauki. 1969. № 2. S.9-20. [The most highly immune endemic gene pool for breeding resistant wheat varieties by remote hybridization] (In Russian)