



საქართველოს სსრ მეცნიერებისა და ტექნიკის სახელმწიფო  
კომიტეტის სამეცნიერო-ტექნიკური ინფორმაციისა და  
ტექნიკურ-ეკონომიკურ გამოკვლევათა სამეცნიერო-  
კვლევითი ინსტიტუტი

საქართველოს  
მეცნიერებათა  
აკადემია

ს ე რ ი ა 1. „მიზნობრივი  
კომპლექსური სამეცნიერო-  
ტექნიკური პროგრამებისა  
და უმნიშვნელოვანეს  
სამეცნიერო-ტექნიკურ  
პრობლემათა გადაწყვეტის  
პროგრამების  
საინფორმაციო  
ურუნველყოფა“

სორბლის სელექციის  
ბენეტიკური საფუძვლები

გამოშვება 8

თბილისი - 1985

631.52.527:633.I.11

პ.ნასყიდაშვილი. ხორბლის სელექციის გენეტიკური საფუძვლები. მიმოხილვითი ინფორმაცია. საქართველოს სამეცნიერო-ტექნიკური ინფორმაციისა და ტექნიკურ-ეკონომიკურ გამოკვლევათა სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი, 1985

მოცემულია საბჭოთა კავშირში და მის ფარგლებს გარეთ ჩატარებული გამოკვლევების შედეგები, რომელთა საფუძველზე დადგენილია, რომ ხორბლის გენეტიკურ მემკვიდრეობაში სახეობები, ჯიშები და ფორმები წარმოადგენენ საუკეთესო გენეტიკურ წყაროს, გენების "ბანკს", რომ მათ გენოტიპში არსებული გენები განაპირობებენ თანამედროვე პირობებში-სათვის საჭირო ნიშან-თვისებათა განვითარებას. გარდა ამისა, ჩანასახოვანი პლანტა სასურველ ნიშან-თვისებათა განმაპირობებელი გენების პარალელურად ატარებს სელექციური თვალსაზრისით არასასურველ გენებს, რომლებიც განსაზღვრავენ ჰიბრიდულ ქონდარობას, ჰიბრიდულ ნეკროზს, ჰიბრიდულ წითელ ქლოროზსა და სხვა ტიპის ლეტალურ მოვლენას, რაც იწვევს ხორბლის სახეობების, ჯიშებისა და ფორმების გენეტიკურ იზოლაციას. ხაზგასმულია გენეტიკური სტრუქტურის შესწავლის მნიშვნელობა თანამედროვე ინტენსიური ტიპის ჯიშების მიღების, ხორბლის სელექციისათვის ახალი საწყისი მასალის შექმნის, შესაჯვარებლად მშობელი წყვილების დადგენისა და სელექციის შეთანხმების დამუშავების საქმეში.

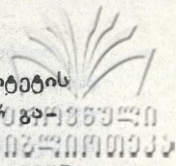
საკვანძო სიტყვები: ხორბალი, გენეტიკა, სელექცია, ჯიშები.

© ГрузНИИТИ, 1985

საქ. სსრ კ. მარქსის  
სახ. საბ რესპუბ.  
ბიბლიოთეკა

F 59.001  
3

საქართველოს სსრ მეცნიერებისა და ტექნიკის სახელმწიფო კომიტეტის  
სამეცნიერო-ტექნიკური ინფორმაციისა და ტექნიკურ-ეკონომიკურ განვითარების  
მოკვლევათა სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი



სერია I. "მიზნობრივი კომპლექსური სამეცნიერო-ტექნიკური პროგრამებისა და უმნიშვნელოვანეს სამეცნიერო-ტექნიკურ პრობლემათა გადაწყვეტის პროგრამების საინფორმაციო უზრუნველყოფა"

მიმოხილვითი ინფორმაცია  
კამოშვება 8  
ხორბლის სელექციის გენეტიკური საფუძვლები  
თბილისი - 1985

შ ე ს ა ვ ა ლ ი

საბჭოთა კავშირის კომუნისტური პარტია და საბჭოთა მთავრობა თანმიმდევრულად ახორციელებენ სოფლის მეურნეობის შემდგომი აღმავლობის ღონისძიებებს. პირველ რიგში ყურადღებას უთმობენ მარცვლეულის წარმოების გალიდებას.

სოფლის მეურნეობის წარმოების ძირითად დარგს წარმოადგენს მარცვლეულის წარმოება, რომლის განვითარებაზე დიდად არის დამოკიდებული სოფლის მეურნეობის ყველა დარგის განვითარება და ადამიანთა კეთილდღეობის ამაღლება.

მარცვლეულის წარმოების ამაღლების ძირითადი პირობაა მოსავლიანობის გალიდება. ამ ამოცანის გადაწყვეტაში მიწათმოქმედების კულტურის ამაღლებასთან ერთად, უდიდესია სელექციისა და გენეტიკის როლი; ბუნებრივ პირობებთან კარგად შეგუებული მაღალმოსავლიანი ჯიშებისა და ჰიბრიდების გამოყვანა და წარმოებაში დანერგვა მაღალი მოსავლის მიღების ერთ-ერთი მთავარი პირობაა.

ხორბლის ამჟამად გამოყვანილი და წარმოებაში დანერგილი ჯიშები უნდა იყოს ინტენსიური ჯიშის, რომელსაც უნდა ახასიათებდეს როგორც სამეურნეო, ისე ბიოლოგიურად ძვირფასი ნიშნები და თვისებები. სამამულუო და მსოფლიო სელექციისა და გენეტიკის მიღწევები ნათლად გვიჩვენებს, ხომ ხორბლის იდეალური ჯიში მოსავლიანობის მაღალზე (90-100 ც/ჰა) პოტენციურ შესაძლებლობასთან ერთად უნდა ხასიათდებოდეს ჩაწოლისადმი გამძლე, შემოკლებული (80-90 სმ) და მტკიცე ღეროთი, დაცვალებისადმი კომპლექსური გამძლეობით, ზამთარ და გვალვა გამძლეობით, ცილის მაღალი შემცველობით და პურის ცხობის მაღალი უნარით.

ხორბლის მსოფლიო სელექციური და გენეტიკური მუშაობის დეტალური ანალიზი ნათლად გვიჩვენებს, რომ სელექციის წარმატება და პროგრესი დიდად არის დამოკიდებული გენეტიკის მიღწევებზე. გენეტიკის მიღწევათა შემოქმედებითი გამოყენება ამბობს სელექციონერებს შრომის შედეგებს და უზრუნველყოფს უმოკლეს დროში სამეურნეო ძვირფასი ნიშან-თვისებების მქონე ახალი ჯიშების შექმნას.

ხორბლის სელექციური მუშაობის თანამედროვე მდგომარეობა მოითხოვს საწყისი მასალის ყოველმხრივ შესწავლას, ახალი ჯიშების მისაღებად შერჩეული საწყისი მასალის შეფასების პრინციპულად ახალ მიდგომას. სასელექციო საწყისი მასალის შესწავლისა და შეფასების პროცესში განსაკუთრებული ყურადღება უნდა მიექცეს მათ გენოტიპში ისეთ გენებს ან გენების კომპლექსს, რომლებიც განაპირობებენ სამეურნეო ძვირფასი ნიშნების განვითარებას.

უკანასკნელ პერიოდში სასელექციო საწყისი მასალის შესწავლისა და შეფასების საქმეში განსაკუთრებული მნიშვნელობა შეიძინა ხორბლის გენოტიპში ისეთი გენების გამოვლენამ, რომლებიც განაპირობებენ სელექციური თვალსაზრისით არასასურველ ნიშან-თვისებათა განვითარებას. ამ მხრივ განსაკუთრებულ ყურადღებას იმსახურებს ხორბლის გვარში გამოვლენილი ლეტალობის გენები [1-16].

წინამდებარე მიმოხილვით ინფორმაცია ეძღვნება ხორბლის გენოტიპში გამოვლენილ მოკლედეროიანობის, ჰიბრიდული ქონდარობის, ჰიბრიდული ნეკროზის და წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის განმამკობებელი გენების შესწავლასა და მნიშვნელობას თანამედროვე ხორბლის სელექციაში.

### I. მოკლედეროიანობის განმამკობებელი გენები

ხორბლის მცენარის ჩაწოლისადმი გამძლეობა დაკავშირებულია მოკლედეროიანობასთან, ხოლო ეს უკანასკნელი განპირობებულია მოკლედეროიანობის დომინანტური და რეცესიული გენებით. იმის შესაბამისად, თუ მოკლედეროიანობის რამდენ გენს ატარებს ესა თუ ის ჯიში თუ ფორმა, მცენარის სიმაღლის მიხედვით ისინი დაჯგუფებულია: I-120 სმ-ზე მეტი სიმაღლის-მაღალმზარდი, II-120-105 სმ - საშუალო სიმაღლის, III-105-85 სმ - დაბალმზარდი-მოკლედეროიანობის ერთი გენით; IV-85-60 სმ - მოკლედეროიანობის ორი გენით; V-60 სმ-ზე დაბალი - მოკლედეროიანობის სამი გენით [16, 88].

ხორბლის ჯიშებში მოკლედეროიანობას აპირობებს მუხლაშორისების სიგრძის შემოკლება და არა მუხლების საერთო რაოდენობის შემცირება.

ხორბლის ჯიშების სიმაღლეზე გავლენას ახდენს ორი ჯგუფის გენეტიკა. ერთი ჯგუფის გენების მოქმედება გამოისახება ქვედა მუხლოვანობის რისკებზე; ამ დროს ზედა მუხლოვანობის რისკებზე მოქმედება შესუსტებულია. მეორე ჯგუფის გენების მოქმედება ლიფერენტირებულია და ვლინდება ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად. ამიტომ ზედა ორი მუხლოვანობის სიგრძეზე მოქმედი გენი უფრო მეტად ეფექტურია, რაც გათვალისწინებული უნდა იქნეს მოკლედროიანობის მიმართულების სელექციური მუშაობისას და ხორბლის სელექცია უნდა წარიმართოს ამ მიმართულებით [15-88].

ხორბლის კულტურაში მაღალმოსავლიანი მოკლედროიანი ჯიშების მიღება შესაძლებელი გახდა მას შემდეგ, რაც იაპონურ, ჯიშ "ნორინ"-ში აღმოაჩინეს მოკლედროიანობის განმსაზღვრელი გენები. მათი აღმოჩენით შესაძლებელი გახდა ხორბლის მცენარის მთელი რეკონსტრუქცია [1, 6, 10, 11, 15, 16, 43].

მოკლედროიანი ჯიშების გამოყვანა ხორბლის მცენარის მორფოლოგიის რეკონსტრუქციას. ასეთ ჯიშებში კარგად უნდა იქნეს შეტყუებული მეტად ძვირფასი სამეურნეო ნიშნები: დეროს სიმაღლე, ჩაწოლისადმი გამძლეობა, თავთავის მაღალპროდუქტიულობა, მარცვლისა და ჩალის მასას შორის ხელსაყრელი ფარდობა. მცენარის მორფოლოგიის ასეთი შეცვლა მოსავლიანობის გადიდების ახალი გზაა [33-38, 50-53, 55-62, 68-71, 84, 87-90, 103, 104, 117-121, 126-128, 134-137, 141-143, 150, 151, 154, 156, 161, 164, 165, 180, 182, 183, 188, 189, 191, 217-219, 221-225, 234-236, 267, 269, 270, 273, 282].

საქარაველოს რბილი ხორბლის ჯიშების ტეტრაპლოიდურ, ჰექსაპლოიდურ და ოქტაპლოიდურ სახეობებთან შეჯვარებით მიღებულ ნეორე თაობის ჰიბრიდულ კომბინაციებში, სხვა ნიშნებთან ერთად, შეინიშნება ტრანსგრესია მცენარის სიმაღლის მიხედვით [16, 88].

მიღებული შედეგებიდან პრაქტიკულად საინტერესოა ის, რომ აღნიშნული ჯიშებისა და ფორმების შეჯვარებით მიიღება ყოველნაირი სიმაღლისა და პროდუქტიულობის ფორმები, რაც უნდა აიხსნას მოკლედროიანობის განმამაპრობებელი მთავარი გენების არაერთგვარი მოქმედებით [88].

საქარაველოს რბილი ხორბლის ჯიშ-ჰომოპლოიდების ბაზაზე შექმნილი ჰიბრიდული ფორმების ტეტრაპლოიდურ, ჰექსაპლოიდურ და ოქტაპლოიდურ სახეობებთან ციკლური რეციპროკული შეჯვარებით მიღებული კომბინაციების გენეტიკური შესწავლით დადგინდა, რომ:

ა/რბილი ხორბლის ჯიშები - აეთრი იტალი, კორბოულის დოლის პური.

კახური დოლის პური, ლაგოდეხის გრძელთავთაგა და კახი 8 გენოტიპში ატარებს მცენარის ზედა ორი მუხლთშორისის შემოკლების განმამპრობებელ რეცესიულ **bb** გენებს და შესაბამისად გენინჰიპოტიროზის **ii** ხოლო რბილი ხორბლის ჯიშები - ხულუგო, დოლის პური - 35-41, მოწინავე და თბილისური 5- **BBJJ** გენებს. პირველი უჯუფის რბილი ხორბლის ჯიშების შეჯვარებაში გამოყენებია მეორე თაობაში მიიღება დათმვა 15 (გრძელდეროიანი):1 (მოკლედეროიანი), ხოლო მეორე უჯუფის ჯიშების შეჯვარებით - 13 (გრძელდეროიანი):3 (მოკლედეროიანი);

ბ/ტეტრაპლოიდური სახეობებიდან მოკლედეროიანობის გენების მატარებელია მაგარი ხორბალი, ხორბალი ტურგიდუმი და ხორბალი ქართლიკუმი. ამ უკანასკნელი სახეობის ორი სახესხვაობა (წითელთავთავიანი და შავთავთავიანი) გენოტიპში ატარებს რეცესიულ **bbii** გენებს, ხოლო ხორბალ ქართლიკუმის ჯიშში დიკა 9-14 (თეთრთავთავიანი სახესხვაობა) - **BBJJ** გენებს. ასეთივე გენოტიპის მატარებელია მაგარი ხორბლის ხაზოვანი ჯიშში ცერულესტენს 19-28 (თავთუხი 19-28) [1, 2, 5, 10, 11, 15, 26, 88].

## 2. ჰიბრიდული ქონდარობის განმამპრობებელი გენები

ხორბალში ჰიბრიდული ქონდარობა აღმოაჩინეს XIX საუკუნის ბოლოს. ამჟამად გამოქვეყნებულია მრავალი სამეცნიერო შრომა, რომელიც ეძღვნება ამ მოვლენის გენეტიკას. ჰიბრიდული ქონდარობის ასახსნელად წამოყენებული იყო მრავალი ჰიპოთეზა და ვარაუდობდნენ, რომ მის გამოვლენაში მოქმედებს ერთიდან ოთხ გენამდე, ერთმანეთზე სხვადასხვანაირი ტიპის ზემოქმედებით. ყველაზე მეტი გავრცელება პოვა პოლანდიელი მეცნიერის ჰერმსენის ჰიპოთეზამ, რომლის თანახმად ჰიბრიდულ ქონდარობას ამპრობებს ორ ლომინანტური კომპლემენტური გენისა და ერთი ადომინანტი გენის მოქმედება. მაგრამ აქვე უნდა შევნიშნოთ, რომ ეს ჰიპოთეზა არ არის უნივერსალური. ამიტომ საჭიროა ამ მიმართულებით ფართო გამოკვლევების ჩატარება [4, 9, 13, 16, 18, 19].

ხორბალზე ჩატარებული გენეტიკური გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ზოგიერთი შეჯვარებისას პირველ და მეორე თაობაში გამოითიშებიან ისეთი მცენარეები, რომლებიც სიმაღლეში ზრდას წყვეტენ, ძლიერ ბატყობენ და ემსგავსებიან ეგრეთ წოდებულ "ბალახოვან კონებს". ასეთი ტიპის მცენარე ან არ თავთავდება, ან ახსასიათებს ძალიან მოკლე დრო, სტრუქტურული ან ფერტილურობის დაბალი დონის თავთავი დეფექტური მარცვლით. ასეთ მოვლენას ჰიბრიდული ქონდარობა ეწოდება [21-23, 25, 28, 29, 46, 57-59, 61, 75-83, 88, 111-113, 138-140,

144-152, 162, 163, 166, 169, 177-179, 181, 184-186, 192-206, 215, 220, 221-228, 230-233, 239-247, 268, 271, 272, 281].

ჰიბრიდული ქონდარობის მოვლენა პირველად აღწერა მაკ-მილენმა (1937), ხოლო პოლანდიელმა მეცნიერმა ჰერმსენმა (1947) დეტალურად შეისწავლა მისი გენეტიკური ბუნება და გამოვლენის დროის მიხედვით იგი დაყო სამ ტიპად [169].

**შარქის 1.** ამ ტიპის მცენარე აღმოცენების პერიოდში ნელა ვითარდება. მცენარეს დაკნინება ეტუობა ადრეულ (1-2 ფოლის) ფაზაში. მცენარის ფოთლები მუქი მწვანე ფერისაა, ვიწრო ან სქელია, ახასიათებს გაძლიერებული ბარტყობა და მცენარე ემსგავსება "ბალახოვან კონას", თავთავდება და სხვადასხვა დროს იღუპება.

ჰიბრიდული ქონდარობის დეტალური ფორმაა.

**შარქის 2.** მეორე თაობის მცენარე ბარტყობის ფაზაში თითქმის არ განსხვავდება ნორმალური მცენარისაგან. ფენოკრიტიკული ფაზა გვიან იწყება და ინტენსიურად ბარტყობს. მცენარეთა მცირე რაოდენობა ივითარებს თავთავს ბჟირი მარცვლით. **შარქის 2** ჰიბრიდული ქონდარობის ნახევრად დეტალური ფორმაა.

**შარქის 3.** აღმოცენებისა და ბარტყობის პერიოდში ჰიბრიდი არ განიორჩევა ჩვეულებრივი მცენარისაგან. ქონდარობა ვლინდება მეორე თაობაში, ბარტყობის ფაზაში. ფერხდება ღეროების წარმოქმნის პროცესი, მაგრამ გარკვეული დროის შემდეგ წვრილი ღეროები უხვად ვითარდება. მცენარე ივითარებს აიკუმის ნორმალური შემარცვლის თავთავებს; ღეროების განცითარების პერიოდში ზრდა შენელებულია და სიმაღლით ჩამორჩება ჩვეულებრივს. დათავთავების პერიოდში იწყება ზრდა და ხშირად ევგეტაციის დასასრულს სიმაღლეში უთანაბრდება მშობლიურ ფორმებს. ამ ტიპის ქონდარობის დამახასიათებელია უხვი წვრილღეროიანობა, ღია მწვანე შეფერვის ფოთლები და პატარა თავთავები, ხშირად ბჟირი მარცვლებია. **შარქის 3**, ჰიბრიდული ქონდარობის სუსტად გამოსახული ტიპია.

თითოეული ეს ტიპი შეიძლება ჩამოყალიბდეს ძლიერი, ზომიერი და სუსტი ფორმებით [169].

უნდა აღინიშნოს, რომ აღზრდის პირობებთან დაკავშირებული (ტემპერატურა, განათების ინტენსივობა და სხვა ფაქტორები) ჰიბრიდული ქონდარობა ცალკეული ნიშნების გამოვლენის ხარისხით შეიძლება ძლიერ ცვალებადობეს.

ჰიბრიდულ ქონდარობას აპირობებს სამი დომინანტური გენის

მ<sub>1</sub>, მ<sub>2</sub>, მ<sub>3</sub> ურთიერთზემოქმედება; აქედან, პირველი ორი კომპლემენტარული, ხოლო მ<sub>3</sub> გენი მათზე ახდენს ადტიურ ზემოქმედებას. ეს გენები ლოკალიზებულია შესაბამისად 2II, 2B და 4B ქრომოსომებში.

ჰიბრიდული ქონდარობის გამომწვევი გენების გავრცელების შეისწავლა ზევენმა (1970), რომლის მონაცემებით მ<sub>2</sub> გენი გვხვდება ხორბლის გავრცელების ყველა ზონაში. გარდა ამისა, მან დაადგინა, რომ ჰიბრიდული ქონდარობის გენისა (M<sub>1</sub>) და ნეკროზის გენის (Ne<sub>1</sub>) გავრცელება ერთმანეთს ემთხვევა [274-281].

ჰიბრიდული ქონდარობის გენების გავრცელების საკიახისადმი მიძღვნილია გაზაბაჯანიანისა და მისი თანამშრომლების შრომები. მათი მონაცემებით ყველაზე მეტად გავრცელებულია გენი მ<sub>2</sub> და ყველაზე ნაკლებად - გენი M<sub>1</sub>. ჰიბრიდული ქონდარობის გენების არსებობა რბილი ხორბლის ჯიშებში აღნიშნული აქვთ, აგრეთვე, რ. ცილკეს, ვ. პუხალსკის, პ. ნასყიდაშვილის და სხვ. [4, 9, 13, 16, 88].

ცნობილია, რომ შეჯვარებისას ჯიშები, რომელთაც არა აქვთ გენოტიპში მ<sub>3</sub> გენი, იძლევიან ნორმალური გენოტიპის პირველი თაობის ჰიბრიდებს, რომელთაც არ ემჩნევაა ზრდის შეფერხება, მიუხედავად იმისა, რომ მათ გენოტიპში ქონდარობის გენებია. მეორე თაობაში წარმოიქმნება ქონდარა მცენარეები გენების (M<sub>1</sub> და M<sub>2</sub>) ღოზების ეფექტით.

აღსანიშნავია ისიც, რომ მ<sub>3</sub> გენი ყოველთვის აუცილებელია, რათა წარმოიქმნას გენოტიპი M<sub>1</sub>M<sub>2</sub>M<sub>3</sub>. ეს გენი მოქმედებს ადტიურად, რის გამოც პირველ თაობაში მიიღება ქონდარობის ფენოტიპი. ამიტომ, როცა აღვნიშნავთ ჰიბრიდული ქონდარობის განპირობებულობას სამი წყვილი გენის (M<sub>1</sub> M<sub>2</sub> M<sub>3</sub>) ურთიერთზემოქმედებით, საჭიროა ვიცოდეთ თითოეული გენის ფუნქციათა შორის სხვაობა. ჰიბრიდული ქონდარობის გენოტიპის მისაღებად საკმარისია პირველი ორი გენი, ხოლო მესამე (M<sub>3</sub>) არ არის კომპლემენტარული; იგი ამ გენებთან (M<sub>1</sub> M<sub>2</sub>) ერთად ქონდარობას იწვევს მხოლოდ პირველ თაობაში.

გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ჰიბრიდული ქონდარობის გენები ფართოდ არის გავრცელებული, მაგრამ ამ გენების მიხედვით განსხვავება სახეობებსა და ჯიშებს შორის ნაკლებად არის შესწავლილი. ჰერმსენს დახასიათებული აქვს 315 ჯიში. რბილი და მაგარი ხორბლის ჯიშების შესახებ არსებული მონაცემების მიხედვით შესწავლილი ჯიშებიდან 21,2% ატარებს M<sub>1</sub> გენს, 24,3% - M<sub>2</sub> -ს, ხოლო 54,5% მ<sub>3</sub> ან M<sub>3</sub> გენის მატარებელია. მისივე გამოკვლევებით ირკვევა, რომ M<sub>2</sub> გენი უმეტეს წილად გვხვდება ისეთ ჯიშებში, რომლებიც ატარებენ Ne<sub>2</sub>



გენს. (ა.მკრტიჩიანი, გ.ბაბაჯანიანი, მ.კაზარინი, ნ.სარქიანი, მ.ნასყიდაშვილი, ვ.ა.უხახუაძე და სხვები).

მკვლევართა უმეტესობის მოსაზრებით ჰიბრიდული ქონდარობის გენები არ არის დაკავშირებული მოკლედეროიანების გენებთან. მაგვრამ ჩვენ მიერ შესწავლილ ყველა კომბინაციაში, ჰიბრიდულ ქონდარა მცენარეებთან ერთად, გამოითიშა მოკლედეროიანი ნორმალური განვითარების მცენარეები. ამიტომ ამ საკითხის საბოლოოდ გადასაწყვეტად საჭიროა დამატებითი გამოკვლევები. ჰიბრიდული ქონდარა მცენარეების ძლიერი ბარტყობის და ჩაწოლისადმი გამძლეობის უნარის გამოყენება მიზანშეწონილი არ არის, რადგან ძლიერი ბარტყობის უნარი დაკავშირებულია მცენარის სხვა მრავალი ნიშნისა და თვისების დეპრესიასთან [4, 13, 16, 18, 21-23, 25, 29, 46, 48, 52, 57, 59-61, 83, 58, 117-113, 129].

ჰიბრიდული ქონდარობა შეიძლება გამოყენებული იქნეს ხორბლის ფილოგენეზის საკითხების გადასაწყვეტად.

საქართველოს ხორბლის გენეტიკური შესწავლით დაღვინილ იქნა, რომ მათი გენოტიპი ატარებს ჰიბრიდული ქონდარობის, ანუ ჰიბრიდული უკმარისობის განმამირობებელ გენებს, რასაც, აგრეთვე, "ბალახოვანი კონები" ეწოდება. ჰიბრიდული კომბინაციების პირველ და მეორე თაობაში გამოითიშა ისეთი მცენარეები, რომლებიც ძლიერ ბარტყობენ, აქვთ სქელი და უხეში ფოთლები. ასეთი მცენარე ან სრულებით არ თავთავდება ან ძალიან გვიან თავთავდება და წარმოქმნის არასრულად განვითარებულ თავთავებს დეფექტური მარცვლით. ჩვენს ცდაში ჰიბრიდული ქონდარობა აღინიშნა ისეთ შეჯვარებებში, სადაც რბილი ხორბლის ჯიშებთან მონაწილეობდა მაგარი ხორბლის სახესხვაობა და, აგრეთვე, ხორბალი ქართლიკუმი. ამ ჰიბრიდულ კომბინაციათა მეორე თაობაში ნორმალური განვითარების და არანორმალური ბარტყობის მქონე მცენარეთა ფარდობა შეესაბამებოდა თეორიულად მოსალოდნელ ფარდობას - 13 (ნორმალური) : 3 ("ბალახოვანი კონები"), რაც განპირობებულია ორი კომპლემენტალური  $M_1, M_2$  და ადიტური  $M_3$  გენის ურთიერთგემოქმედებით.

ხორბლის სახესხვაობები - მაგარი ხორბალი და ხორბალი პერსიკუმი წარმოადგენენ ჰიბრიდული ქონდარობის  $M_2$  და  $M_3$  გენების მატარებელს, ხოლო ხორბალი მახა -  $M_1$  გენის მატარებელს; ასეთივე გენოტიპის მატარებელია რბილი ხორბლის ჯიშები: ძალისურა, ხულუგო, თეთრი იყელი, კორბოლის დოლის პური და თბილისური 5 [88].

### 3. ჰიბრიდული ნეკროზის განმაპირობებელი გენები

ხორბლის შორეული და მახლობელი ჰიბრიდიზაციით მიღებული ციფრული და მეორე თაობის მცენარეები ხშირად ცუდად ვითარდებიან გიერთი ჰიბრიდული კომბინაციის პირველი თაობის მცენარე განვითარების ადრეული ფაზიდან ზრდას აჭიანურებს და ბოლოს ნაადრევად იღუპება. ეს მოვლენა საგრძნობლად აფერხებს სელექციურ მუშაობას და უარყოფით გავლენას ახდენს სელექციური ნიშნების განვითარებაზე, აგრეთვე ღიღია მისი გავლენა პეტეოზისზე [3, 13, 14, 16, 88].

ჰიბრიდული ნეკროზის შესწავლას დიდი თეორიული მნიშვნელობა აქვს. ამ მოვლენის შესწავლით შეიძლება დადგინდეს ჯიშებსა და სახეობებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირი და გაიკვეს თითოეული ფორმის ევოლუცია, აგრეთვე მათი წარმოშობის პირველადი ცენტრიდან გავრცელება. მაკეის მიათებით ნეკროზი წარმოადგენს გენეტიკურ ბარიერს და განაპირობებს ცალკეულ სახეობათა იზოლაციას. სახეობის, ფორმების და ჯიშების გენეტიკურ ბარიერად მიჩნეულია წითელი ჰიბრიდული ქლოროზი და ჰიბრიდული ქონდარობის განმაპირობებელი გენები [14, 16, 88].

ნეკროზის ჰიბრიდული ბუნება პირველად გამოიკვლია ქართული სელექციური სკოლის ფუძემდებელმა ლ. დეკაპრელიემ. მან 1929 წელს გენეტიკოსთა და სელექციონერთა საკავშირო პირველ ყრილობაზე (ქ. ლენინგრადში) გაკეთებულ მოხსენებაში წამოაყენა მოსახრება, რომ ჰიბრიდულ ნეკროზს იწვევს ორი კომპლემენტარული გენის ურთიერთბე-მოქმედება. მისი აღნიშვნით, ჰიბრიდული ლეტალობა ვლინდება როგორც სახეობათა შორისი შეჯვარებისას, აგრეთვე სახეობის შიგა შეჯვარების დროსაც. რომ ხორბლის ჰიბრიდული მცენარეთა დაღუპვას იწვევს ლეტალური და ნახევრად ლეტალური გენების მოქმედება, რომ ამ გენების მოქმედება "სინთეზური ხასიათისაა". თითოეული ეს გენი ცალ-ცალკე არავითარ სახიანო მოქმედებას არ იწვევს, ხოლო შეერთებისას ლეტალური ან ნახევრად ლეტალურია. მანვე მოგვცა ნეკროზის სიმპტომი: მცენარე დასაწყისში კარგად იზრდება, ხოლო ბარტყობის ფაზის შემდეგ კნინდება, ფოთლები უყვითლდება და თანდათანობით იღუპება. ფოთლების ხმოვა იწყება ქვედა იარუსიდან და თანდათანობით გადადის ზედა იარუსზე; მცენარე ზრდაში ჩამორჩენილია და დათავთავებამდე ნელ-ნელა ხმება. ფოთლის ხმოვა იწყება წვეროდან ფუძისაკენ. ზოგიერთ შეჯვარებაში მცენარეთა მცირე რაოდენობა თავთავდება და ივიანარებს ბეირ, აღმოცენებისუნარიან მარცვალს. ამ გამოკვლევათა გამო საქართველო მსოფლიო მცენარეებაში ცნობილია როგორც ხორბლის ჰიბრიდული

ნეკროზის აღმოჩენის სამშობლო [14, 16, 40, 88].

ჰიბრიდების აღზრდისათვის გამოყენებული იყო განსხვავებული პირობები: მინდორი, ბოსტნის ნიადაგი, ქოთნები, აგრეთვე სხვადასხვა გეოგრაფიული ზონა. ყველგან მეტ-ნაკლებად ერთნაირი შედეგი იქნა მიღებული.

ჰიბრიდულ ნეკროზს ადგილი ჰქონდა მთელ რიგ სელექციონერთა მუშაობაში მაგარი და რბილი ხორბლის ჯიშების შეჯვარებით მიღებული კომბინაციის აღწერისას. ჯერ კიდევ 1924 წელს ე.ა. კობალტოვა აღნიშნავდა, რომ მცენარეები დაიღუპნენ განვითარების სხვადასხვა ფაზაში, მაგრამ იგი მცენარეთა ნაადრევი დაღუპვის მიზეზად მიიჩნევდა შეჯვარებული ფორმების გენეტიკურ შეუთავსებლობას. მის შრომებში არ არის მოხსენებული ჰოლანდიელი მცენარის შემოთავაზებული ტერმინი "ჰიბრიდული ნეკროზი" [63-65].

ხორბალში ჰიბრიდული ნეკროზის მოვლენის შესწავლის შემდგომ ნაბიჯს წარმოადგენდა ი.ა. კოსტიურინკოს გამოკვლევები, რომელმაც აგრეთვე პირველი თაობის ჰიბრიდების სხვადასხვა პირობებში აღზრდისას მიიღო ერთი და იგივე შედეგი - ჰიბრიდულ მცენარეებს ახასიათებდათ ნეკროზი. მან მეორე თაობაში მიიღო დათრევა ნორმალურ და ნეკროზულ მცენარეებად შეფარდებათ 9 (ნეკროზული) : 7 (ნორმალური) და ექსპერიმენტულად დასაბუთება იმისა, რომ ნეკროზი განპირობებულია ორი დომინანტური კომპლემენტარული გენის ურთიერთგამოქმედებით. ამრიგად, პირველად საბჭოთა კავშირში ჩატარებული გამოკვლევებით (დეკაპრელევიჩი და კოსტიურინკო) დაადგინეს, რომ ჰიბრიდული მცენარეთა დაღუპვა განპირობებულია გარკვეულ გენეტიკურ ფაქტორთა ურთიერთგამოქმედებით [66-67].

ჰიბრიდული ნეკროზის მოვლენის შემდგომი ინტენსიური გამოკვლევა გაგრძელდა საზღვარგარეთ ორმოციან და შემდგომ წლებში. ამ პერიოდში გამოქვეყნდა კალდველისა და კეპტონის, ჰეინეს და, რამდენადმე გვიან, შმალცის შრომები [163].

უკანასკნელ პერიოდში გაიზარდა ნეკროზისადმი ინტერესი. განსაკუთრებით ფართოდ სწავლობენ მას საბჭოთა კავშირში, ჰოლანდიისა და იაპონიაში.

ნეკროზის შესწავლაში საგრძნობი წვლილი შეიტანა ჰოლანდიელმა მცენარემა ჰერმსმენმა. დიდძალი მასალის საფუძველზე მან დაადსტურა ლ. დეკაპრელევიჩისა და ი.ა. კოსტიურინკოს მტკიცება იმის შესახებ, რომ ჰიბრიდული ნეკროზი მეტწილად განპირობებულია ორი კომპლემენტარული გენით, ამასთან, ნეკროზის ფართო ცვალებადობა დამოკიდებულია

ლია ნეკროზის თითოეული გენის ალელების რიცხვზე. დიდი მნიშვნელობა აქვს პირველ და მეორე თაობაში გარდამავალი მცენარეების წარმოქმნას, დაწყებული ლეტალურიდან ნორმალური ფენოტიპით. მან დაადგინა, რომ  $Ne_1$  გენი ატარებს ძლიერ (  $S$  ), ზომიერ (  $m$  ) და სუსტ (  $W$  ) ალელებს, ხოლო  $Ne_2$  გენი - ძლიერ, ზომიერად ძლიერ (  $S_m$  ), ზომიერ (  $m$  ), ზომიერად სუსტ (  $mm$  ) და ბოლოს, სუსტ (  $W$  ) ალელს. გარდა ამისა, მან "ჰიბრიდული ნეკროზი" გამოვლენის სიძლიერის მიხედვით დაყო სამ ჯგუფად: 1. ძლიერი, როდესაც მცენარე იღუპება ბარტყობის ფაზამდე; 2. ზომიერი, როდესაც მცენარე თავთავდება, მაგრამ ნაწილობრივ ან სრულიად სტერილურია, ხოლო მიღებული მარცვალი ბერიკა; 3. სუსტი, რაც ვლინდება დათავთავების შემდეგ, ხოლო მცენარე ივითარებს თიკუმის ნორმალურ მარცვალს [168-176].

ჰიბრიდული ნეკროზის პირველი სიპტომი ვლინდება სხვადასხვა ფაზაში, ხანგრძლივად 1-2 ფოთლის, 2-3 ფოთლის, ბარტყობის, ადერების ფაზებში. დათავთავების დაწყებამდე, დათავთავებისას და, აგრეთვე, მის დასასრულს. ნეკროზული მცენარე, ამ მოვლენის პირველი სიპტომის გამოვლენამდე, ნორმალურად იზრდება და ვითარდება.

გამოვლენის სიძლიერისა და დროის მიხედვით ჰიბრიდულ ნეკროზს ჰერმსენი ყოფს რვა ხარისხად, რასაც სადუქვლად უდებს შემდეგ მაჩვენებლებს: 1. ნეკროზის პირველი სიპტომის გამოვლენისას მცენარის ფაზას; 2. ნეკროზის მაქსიმალურად გამოსახვისას მცენარის ფაზას; 3. თესლის აბსოლუტურ მასას გრამობით; 4. დათავთავების დასასრულს მცენარეზე ზედა ორი ფოთლის ნეკროზით დაზიანების ფართობს %-ით.

ჰერმსენს მოცემული აქვს ნეკროზის გამოვლენის ხარისხის სკალა. ჰიბრიდული კომბინაციები გადარჩენის ღონისა და პროდუქტიულობის მიხედვით შეიძლება დაიყოს ოთხ ძირითად ჯგუფად.

პირველ ჯგუფში შეიძლება გაერთიანდეს ისეთი ჰიბრიდები, რომელთაც აქვთ ნეკროზული გენოტიპი, მაგრამ ფენოტიპის მიხედვით ნორმალურებია. ასეთი ჰიბრიდი მიიღება მაშინ, როცა შეჯიბრებაში მონაწილე მშობლები ხასიათებიან გენების სუსტი ალელით ან მაშინ, როცა ერთ-ერთ მშობელში არის ნეკროზის გენი.

მეორე ჯგუფს მიეკუთვნება ისეთი კომბინაციები, რომლებშიც ნეკროზი ვლინდება ეგვიტაციის დასასრულს, დათავთავების დასაწყისში ან დასასრულს. ასეთი ჰიბრიდებში ეს მოვლენა ძალიან სუსტად ვითარდება, პრაქტიკულად ზიანს ვერ აყენებს მცენარეს და, ნეკროზული გენოტიპის მიუხედავად, არ მცირდება მცენარის სიძლიერე და პროდუქტიულობა. ამ ჯგუფის ჰიბრიდები მიიღება მაშინ, როცა ორივე მშობელი ნეკროზის ( $Ne_1$  და  $Ne_2$ ) სუსტი გენების მატარებელია.

მესამე ჯგუფს მიეკუთვნება სუბლეტალური ჰიბრიდები. წინა ორივე ჯგუფის ჰიბრიდებისაგან განსხვავებით სუბლეტალური კომბინაციები ხასიათდება დაბალი პროლუქტიულობით; გამოირჩევა შესუსტებული ზრდით, სუსტი ბარტყობით, ზრდის ნაადრევი შეწყვეტით, დაბალი პროლუქტიულობით, ბუჩი მარცვლით. ჯგუფი მოიცავს გადასვლების უწყვეტ რიგს ნაკლებად დაკნინებული ჰიბრიდებიდან ძლიერ დაკნინებულ ჰიბრიდებამდე.

მეოთხე ჯგუფს მიეკუთვნება ლეტალური ჰიბრიდები. ამ ჯგუფის ჰიბრიდების სიცოცხლე წყდება ზრდის ადრეულ ფაზაში; იშვიათად აღწევენ ადრეების ფაზას ან დათავთავებას. ლეტალური ჰიბრიდები მიიღებიან იმ შემთხვევაში, როცა შეჯვარებაში მონაწილე ორივე მშობელი ატარებს ნეკროზის გენის ძლიერ ალელს.

დადგენილია, რომ ნეკროზის მოვლენა დამოკიდებულია ორი კომპლემენტარული გენის -  $Ne_1$  და  $Ne_2$  - მოქმედებაზე. ერთი ჯიში, ფორმა ან სახეობა ატარებს  $Ne_1$  გენს, მეორე -  $Ne_2$  -ს, ხოლო მესამე შეიძლება არ შეიცავდეს ნეკროზის არც ერთ გენს. არსებობს საწინააღმდეგო შეხედულებაც, რომ ნეკროზი სამი ლომინანტური კომპლემენტარული გენის ზემოქმედების შედეგია (ჰერმსენი, ა. მერეტეო, ვ. მუხალსკი), მაგრამ უფრო მეტად მიღებულია ნეკროზის გამოვლენაში ორი ლომინანტური კომპლემენტარული გენის მონაწილეობა.

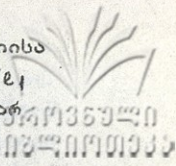
ხორბალში ნეკროზული გენების გავრცელების არეალის შესახებ ჩატარებულია მნიშვნელოვანი გამოკვლევები. ჰოლანდიელმა მეცნიერმა ზევენმა (A. C. Zewen 1962-76) გამოაქვეყნა ნეკროზული გენების შემცველობის ან მათგან თავისუფალი ხორბლის ჯიშების შეიდი სია. იგი იძლევა 4629 ჯიშის მონაცემებს. ხორბლის ჯიშებში ნეკროზის განმაპირობებელი გენების არსებობის ან არარსებობის შესწავლამ ზევენს საფუძველი მისცა დაედგინა ჰიბრიდული ნეკროზის გენების გეოგრაფიული გავრცელების კანონზომიერება, მისი მონაცემებით, ნეკროზული გენების სასაზღვრო ხაზი შეიძლება გატარდეს ხმელთაშუა ზღვის ქვეყნებიდან შავ ზღვამდე, ხოლო შემდეგ ბაიკალის ტბით იაპონიაზე (ხმელთაშუა ზღვა - შავი ზღვა, იაპონია). ამ ხაზის სამხრეთით და აღმოსავლეთით გავრცელებულია  $Ne_1$  გენი, ხოლო ჩრდილოეთით - მეტწილად  $Ne_2$  გენი [274-281].

მიღებული მასალის საფუძველზე ზევენი აზუსტებს ჰერმსენის სქემას მსოფლიოში ნეკროზის გენების გეოგრაფიულ გავრცელებაზე და გამოყოფს ხუთ დიდ ოლქს; I.  $Ne_1^W$  გენი (სუსტი ნეკროზი) გავრცელებულია იტალიაში, სამხრეთ საფრანგეთში და სამხრეთ-აღმოსავლეთ პაკის-

ტანში; 2.  $Ne_1^m$  გენი (ზომიერი ნეკროზი) გავრცელებულია თურქეთში, კავკასიაში, ყაზახეთში, ომსკის ოლქში, აგრეთვე ჩრდილო-დასავლეთ ირანში. ამ ოლქს შეიძლება მიეკუთვნოს ავღანეთი, ბალკანეთი, ჩინეთი, ტიბეტი და იაპონია); 3.  $Ne_1^s$  გენის (ძლიერი ნეკროზი) გავრცელება რბილ ხორბალში არ არის დადგენილი, აღნიშნულია მაგარი ხორბლის ზოგიერთ სახესხვაობაში ჩრდილო აფრიკაში, სსრ კავშირში და ახლო აღმოსავლეთში; 4.  $Ne_2$  გენი გავრცელებულია ევროპაში ხმელთაშუა ზღვის ქვეყნების გამოკლებით, ხოლო საბჭოთა კავშირში რბილი ხორბლის ადგილობრივ პოპულაციებში - ყამირსა და უკრაინაში ( $Ne_2$  და  $Ne_1$ ); 5. ოლქი, სადაც არ არის ნეკროზის გენები; იგი დაყოფილია სამ ზონად: 1. ცენტრალური და ჩრდილო აღმოსავლეთ ირანი, ავღანეთი, ცენტრალური და აღმოსავლეთ პაკისტანი; 2. სიცილია და სხვა ხმელთაშუა ზღვის კუნძულები, ბალკანეთი, სამხრეთ იტალია, სამხრეთ საბერძნეთი; 3. ნორვეგია, შვეცია და ფინეთი.

ნეკროზის გენების გავრცელების არეალის ზეგენისეული დაყოფა არ არის საბოლოო. იგი საჭიროებს ძირფესვიან შესწორებებს. ამ კლასიფიკაციის მიხედვით საქართველოს ხორბლის ჯიშები მოხვედრილია გენის (ზომიერი ნეკროზი) ოლქში, ვინაიდან საქართველოს რბილი და მაგარი ხორბლის აბორიგენული პოპულაციები ნაკლებადაა შესწავლილი და ძალიან ცოტაა ცნობები იმის შესახებ, თუ რომელ გენებს შეიცავენ ისინი. ამ მხრივ კარგად არის შესწავლილი ენდემური სახეობები მახა და პერსიკუმი.

იაპონელი მეცნიერების - ცუნეგაკისა და ნაკაის (1967) გამოკვლევებით ეს გენები აღნიშნულ რაიონებში არათანაბრადაა განაწილებული და ქვეყნების მიხედვით მათ გავრცელებას გამოხატავენ პროცენტობით.  $Ne_1$  გენი ცენტრალურ აზიაში შეადგენს 29%-ს, ამერიკაში - 12%-ს, იაპონიაში - 3%-ს.  $Ne_2$  გენი ცენტრალურ აზიაში არ არის, ამერიკაში შეადგენს 34%-ს, იაპონიაში - 8%-ს. ანალოგიური მონაცემები იქნა მიღებული ამერიკის კონტინენტზე სხვა მკვლევარების მიერაც. ამერიკაში ნეკროზული გენების ასეთნაირი შეფარდება დამახასიათებელია ევროპის ხორბლის ჯიშებისათვის:  $Ne_1$  - 13% და  $Ne_2$  - 42%. ამის საფუძველზე ვ.ფ. დოროფევი (1969) ვარაუდობს, რომ ხორბალი ამერიკაში შეტანილია ევროპიდან. ცუნეგაკისა და ნაკაის აღნიშვნით, გენი  $Ne_2$  იაპონიაში მოხვდა ამერიკიდან, ხოლო ხორბლის კულტურა შემოტანილ იქნა ცენტრალური აზიიდან, რასაც ადასტურებს გენების გავრცელების პროცენტული გამოკვლევა. გენი  $Ne_1$  ცენტრალურ აზიაში შეადგენს 29%-ს, ხოლო იაპონიაში 32%-ს [49, 248-265].



იაპონელი მკვლევარების მიხედვით ტიბეტის, აღმოსავლეთ აზიისა და ავსტრალიის ხორბლის პოპულაციებში მეტწილად გვხვდება  $Ne_1$  გენი, ვიდრე  $Ne_2$ , ხოლო ჩრდილო ევროპის პოპულაციებში ისინი არ არიან.

იაპონელი მეცნიერის - ცუნევაკის გამოკვლევებით,  $Ne_1$  გენი გვხვდება მხოლოდ ირანის, იშვიათად ავღანეთისა და პაკისტანის ჯიშებში, ხოლო  $Ne_1$  და  $Ne_2$  გენები მას არა აქვს აღნიშნული. ავსტრალიაში  $Ne_1$  გენი გვხვდება მეტი რაოდენობით, ვიდრე  $Ne_2$ .

განსაკუთრებით დიდ ინტერესს იწვევს ცუნევაკის და ნაკაის (1972) უკანასკნელ პერიოდში გამოქვეყნებული გამოკვლევა, რომელშიც მოცემულია ნეკროზის გენების გეოგრაფიული გავრცელება ამიერკავკასიის რესპუბლიკაში, აგრეთვე მათ მოსაზღვრე ქვეყნებში - თურქეთსა და ირანში [265].

გაანალიზებული ნიმუშები საქართველოდან და სომხეთიდან საკმაო რაოდენობითაა, ხოლო აზერბაიჯანიდან ძალიან მცირე - სულ 3.

ცუნევაკის მონაცემებით, საქართველო გამოირჩევა იმით, რომ იქ გავრცელებულია როგორც  $Ne_1$ , ასევე  $Ne_2$  გენი. ხორბლის ფორმების თითქმის ნახევარზე მეტი თავისუფალია ამ გენებისაგან.

ირანის ჩრდილოეთ და თურქეთის ცენტრალურ ნაწილში (89%) გვხვდება მხოლოდ ფორმები  $Ne_1$  ვენით, ხოლო  $Ne_2$  გენი არ არის აღმოჩენილი. ამ გენებიდან შედარებით მცირე რაოდენობაა თავისუფალი. ცუნევაკის მიხედვით ასეთია ნეკროზის გენების გავრცელების სურათი ამიერკავკასიის რესპუბლიკებსა და მის მოსაზღვრე ქვეყნებში, რომელიც შეეფერება სინამდვილეს, მაგრამ საჭიროებს ცალკეული შესწორებების შეტანას. მაგალითად, მკრტიჩიანის მონაცემებით, აზერბაიჯანში რბილი ხორბლის ჯიში კიზილბუგდა ატარებს  $Ne_1$  გენს, მაშასადამე, გენი  $Ne_1$  გვხვდება აზერბაიჯანშიც (თუმცა მცირე რაოდენობით). ასევე შეიძლება ითქვას სომხეთზეც.

გარდა აღნიშნულისა, ცუნევაკის ტაბულაში არ არის ასახული ნეკროზის გენების გეოგრაფიული გავრცელების კანონზომიერება თითოეული რესპუბლიკის შიგნით. ჩვენ დავადგინეთ რაიონები, სადაც სჭარბობს ესა თუ ის გენი; მაგალითად, ქართლში სჭარბობს  $Ne_1$  გენი, ხოლო კახეთში -  $Ne_2$  გენი და სხვა. ჩვენ მიერ შესწავლილი ყველა ჯიში და ფორმა შეიცავს ნეკროზის ამა თუ იმ გენს, ამ გენების მიხედვით აბორიგენული ჯიშები ჰეტეროგენურია და განირჩევა მათი ალელების სიძლიერით.

ხორბლის ჯიშებისა და ფორმებში ნეკროზის გენებზე ათი სია გა-

მოაქვეყნეს სომხეთის მეცნიერებმა გ. ბაბაჯანიანის ხელმძღვანელობით [20, 24, 27, 28, 32, 78-82, 91-92, 105, 110, 113-115].

საბჭოთა კავშირში ჰექსაპლოიდური ხორბლის ჯიშების ინდენტიფიცირებული სია ნეკროზის გენების მიხედვით გამოქვეყნებული აქვს ვ. პუხალსკის, მასვე დიდი წვლილი აქვს შეტანილი საბჭოთა კავშირის ტერიტორიაზე გავრცელებული რბილი და მაგარი ხორბლის ჯიშების გენოტიპში ჰიბრიდული ნეკროზის გენების გეოგრაფიული ლოკალიზაციის შესწავლის საქმეში [98-102].

უკანასკნელ პერიოდში ხორბლის ჰიბრიდული ნეკროზის მოვლენამ და ამ გენების გავრცელების შესწავლამ მკვლევართა ყურადღება მიიპყრო. ამ მხრივ დიდი გამოკვლევებია ჩატარებული ჰოლანდიისა და იაპონიაში.

ხვინი, უაიბი და პეინტერი, ჰერმსენი აღნიშნავენ, რომ ნეკროზული გენების მეშვეობით შეიძლება აღმოჩენილ იქნეს და დადასტურდეს სახეობის ან ჯიშების ნათესაობა, აგრეთვე დადგინდეს ზოგიერთი სახეობის ევოლუცია.

ნეკროზის გენების გეოგრაფიული გავრცელების შესწავლით შეიძლება დადგინდეს ფორმათა წარმოქმნის პირველადი ცენტრიდან დედამიწის ზურგზე ხორბლის კულტურის გავრცელება. ზემოაღნიშნული შრომების ანალიზი იძლევა მეტად საინტერესო დასკვნებს. მაგალითად, ლ. დეკაბრელევიჩმა შეჯავრებაში გამოიყენა მხოლოდ ამიერკავკასიის ხორბლის ჯიშები და რამდენიმე კომბინაციაში აღნიშნა ნეკროზის მოვლენა. ამჟამად ჩატარებული გამოკვლევებითაც საგარეოდამიერკავკასიაში ნეკროზის ყველა გენის გავრცელება. ცუნევაკმა და ნაკაიმა დაადგინეს, რომ  $Ne_1$  გენის ყველაზე მეტი კონცენტრაცია შეინიშნება ამიერკავკასიის მოსაზღვრე რაიონებში. ზევენის ჰიპოთეზის თანახმად, ჩრდილო კავკასიაში უფრო გავრცელებულია  $Ne_2$ . გამოდის, რომ წინა აზიის რაიონებში, სახელდობრ ამიერკავკასიაში, გვხვდება ნეკროზის ყველა გენი. აღნიშნულ ფაქტებს მივყავართ იმ დასკვნამდე, რომ - აღნიშნავს ვ. დოროფევი - ამ რაიონებიდან დაიწყო დედამიწის ზურგზე ხორბლის გავრცელება. მასთანადამე, ხორბლის სამშობლო აქაა. ამიტომ ამიერკავკასიაში, კერძოდ საქართველოში, გავრცელებულ ხორბლის ჯიშებში ნეკროზის გენების შესწავლას არა მარტო პრაქტიკულ-სელექციური, არამედ ძალიან დიდი თეორიული მნიშვნელობა აქვს.

ამჟამად, როგორც აღვნიშნეთ, გვაქვს ნეკროზული გენის მიხედვით შესწავლილი ჯიშების სია - და ამ გენების აღვლენის სიმძლავრე. ჰერმსენს შედგენილი აქვს ტაბულა, რის საშუალებითაც შესაძლებელია გა-



ნისაზღვროს პირველ თაობაში ნეკროზის სიმძლავრე. თუ ნეკროზის გამოვლენა ზომიერი ან სუსტია, მაშინ პირველი თაობა უნდა აღიზარდოს მაღალ აგროფონზე და  $F_2$  -ში უნდა გამოიჩინოს ნორმალური მცენარეები. შერმსენის აზრით ნეკროზის შემთხვევაში: ა/შეჯვარების რამიდან უნდა გამოითიშოს ასეთი კომბინაციები ან ბ/შეჯვარებაში გამოყენებული უნდა იქნეს ისეთი ჯიში, რომელიც არ შეიცავს დომინანტურ გენს, ან გ/რადიაციული სელექციით მიღებულ იქნეს ისეთი მუტანტი, რომელსაც არ ექნება ნეკროზის დომინანტური გენი, ან დ/გამოყენებული უნდა იქნეს ზოგიერთი ჯიშის ნეკროზის გენების შეტეროგენურობა [8, 112].

ცუნევაცმა მონოსომური ანალიზის მეთოდის გამოყენებით გამოარკვია, რომ  $Ne_1$  გენი ლოკალიზებულია 5 $B$  (V) ქრომოსომაში, ხოლო  $Ne_2$  გენი - 2A(XIII) ქრომოსომაში. მანვე ნეკროზული გენების არსებობა დაადგინა 3D ქრომოსომაში, მაგრამ ეს გენი მიაკუთვნა ქლოროზის სისტემას  $Ch_2$ ; ნიშიკაცამ  $Ne_2$  გენის ლოკალიზება აღნიშნა 3D ქრომოსომაში. ხორბლის ჯიშის - ჩაინიზ სპრნგის ქრომოსომები 3B და 3D ატარებს ნეკროზის გენს, მაშინ როცა 6B ქრომოსომას მარჯვენა მხარე ახშობს ნეკროზის გამოვლენას; ვარაუდობენ, რომ არსებობს აგრეთვე რეცესიული მოდიფიკატორებიც. გამორკვეულია, რომ ორი მწავარი დომინანტური კომპლემენტარული გენი -  $Ne_1$  და  $Ne_2$  მოთავსებულია 2B და 5B ქრომოსომაში, ზოგიერთ მკვლევარს  $Ne_2$  არსებობა აღნიშნული აქვს ქრომოსომა 2B -ში, ხოლო  $Ne_1$  სხვა ჯიშების ამავე ქრომოსომაში.

გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ნეკროზული მცენარე დაბალმზარდია. ა. ზევენის აღნიშვნით ხორბლის შიბრიდული ქონდარობის განმსაზღვრელი გენებისა და ნეკროზის გენების გავრცელება ერთმანეთს ემთხვევა.

შერმსენმა 1963 წელს დაადგინა ხორბლის მახას სახესხვაობების (კოლხიკუმი, ლუჩხუმიკუმი) გენოტიპი -  $Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$ . სახესხვაობა პოლეომიგრეტიკუმის გენოტიპია -  $Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$ . ცუნევაცმა ხორბალ მახას სამ ტესტერთან შეჯვარებით დაადგინა, რომ ამ სახეობისათვის დამახასიათებელია სამი გენოტიპი. პირველი გენოტიპი

$Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$  ახასიათებს რვა სახესხვაობას - იბერიკუმს, ლეჩხუმიკუმს, პოლეომიგრეტიკუმს, პოლეოკოლხიკუმს, რუბიგონიზუმს, სუბლეჩხუმიკუმს; მეორე გენოტიპი  $Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$  - ორ სახესხვაობას ერიციანეს, პოლეომიგრეტიკუმს; მესამე გენოტიპი  $ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$  დამახასიათებელია სამი სახესხვაობისათვის - ლეჩხუმიკუმის, შარაშენიძისა და მეგრელიკუმისათვის. უნდა აღინიშნოს, რომ ერთი და იმავე

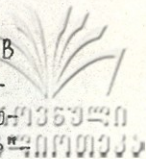
სახესხვაობის ცალკეულ ნიმუშს შეიძლება ჰქონდეს სხვადასხვანაირი გენოტიპი, მაგალითად სახესხვაობა პალეოიმერტიკუმის ზოგიერთ ნიმუშს აქვს გენოტიპი  $Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$  და  $Ne_1 ne_2 ch_1 ch_2$ . გზავდება სახესხვაობა ლეჩხუმიკუმის ნიმუშები გენოტიპებით:  $Ne_1 ne_2 ch_1 ch_2$  და  $Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$  სახეობა მახას საერთო ისაა, რომ უმეტესი ფორმებისათვის დამახასიათებელია  $Ne_1$  და  $Ch_1$ , მაგრამ ისინი არც ერთ შემთხვევაში არ ატარებენ  $Ne_2$  და  $Ch_2$ .

ჰემისენის (1963) აზრით, ხორბალში გარდა ნეკროზის გენეტიკური სისტემისა ( $Ne_1 + Ne_2$ ) არის მეორე გენეტიკური სისტემა, რომელსაც მან უწოდა "წითელი ჰიბრიდული ქლოროზი" ( $Ch_1 + Ch_2$ ).

ქლოროზი ნეკროზისაგან იმით განსხვავდება, რომ ქლოროზის დროს მცენარის ფოთლები და სხვა ნაწილები ერთდროულად აცვადება და არა თანდათანობით, ფოთლის წვეროდან. გარდა ამისა, მწვანე შეფერვა იცვლება ჯერ ღია მწვანედ, ყვითლდება და ბოლოს დებულბოს ინტენსიურ წითელ შეფერვას. ზოგჯერ წითელი შეფერვა სუსტად ვლინდება, ზოგჯერ შეუმჩნეველიცაა. ნეკროზის შემთხვევაში კი ფოთლების კვდომა იწყება ქვედა იარუსის პირველი ფოთლის წვეროდან და თანდათანობით მიემართება ფუძისაკენ [3, 6, 7, 12, 13, 14, 16, 17, 20, 26, 27, 28, 30, 31, 35, 36, 39, 40-45, 48, 49, 69, 72, 74, 76, 77-82, 85-88, 91, 92, 93-95, 102, 105, 115, 116, 122, 123, 130-133].

$Ch_2$  გენი გვხვდება ისევე ხშირად, როგორც  $Ne_1$  და  $Ne_2$  გენები, ხოლო  $Ch_1$  გენი - ძალიან იშვიათად.  $Ch_1$  გენის მატარებელი ხორბალ მახას თითქმის ყველა სახესხვაობა, ხორბალ დიკოკიიდეს ოთხი სახესხვაობა, ასლის უძველესი ჯიში "კაპლი" და, უკანასკნელი მოხანგრამებით (ა. ლუბინინი), ხორბალ არარატიკუმის ორი სახესხვაობა.

ცუნევაკმა და კინარამ ხორბალ მახას სახესხვაობა სუბლეჩხუმიკუმის ჯიშ *Chinese spring* -თან შეჯვარებით მეორე თაობაში მიიღეს 27 ნეკროზული და 37 ნორმალური მცენარე. ისინი აღნიშნავენ, რომ ამ შეჯვარებაში მოქმედებდა სამი დომინანტური კომპლემენტარული გენი, მაგრამ ცუნევაკმა დაადგინა, რომ არსებობს ორი დამოუკიდებელი სისტემა და ამ სისტემებს აკონტროლებს ორი დომინანტური კომპლემენტარული გენი: ნეკროზისა და ქლოროზის; ბოლოს ცუნევაკმა და ჰამადამ (Tsunewaki and Hamada) გამოავლინეს ჰიბრიდული ქლოროზის ახალი ტიპი, რომელსაც მათ უწოდეს "მეორე ტიპის ქლოროზი". ქლოროზის ეს ტიპი განიხილავდა ორი კომპლემენტარული გენით  $Ch_1 + Ch_2$ . "მეორე ტიპის ქლოროზი" გამოყოფილ იქნა ხორბალ დიკოკუმის ჯიშ "ნოკიდას" ხორბალ ტიპოფევის სახესხვაობა ტიპიკუმთან



(ხაზი  $Nq$ ) შეჯვარებით. ჯიში "ნოკიდა" ატარებს  $Ch_1$  გენს A ან B გენომში, ხორბალ ტიმოფეევის ხაზი ატარებს  $Ch_2$  გენს, რომელიც ლოკალიზებულია G გენომში. უნდა აღინიშნოს ის ფაქტი, რომ დომინანტური ალელი  $Ch_1$  გენი ჯერჯერობით აღმოჩენილია მხოლოდ ჯიშ "ნოკიდა" ში. აქედან შეიძლება გავაკეთოთ დასკვნა იმის შესახებ, რომ "მეორე ტიპის ქლოროზი" ჯერჯერობით ცნობილია მხოლოდ ხორბლის კლიან ტეტრაპლოიდური სახესხვაობებისათვის [3, 6-7, 12-14, 16-17, 20, 26, 27, 30, 31, 35, 36, 39, 45, 48, 49, 69, 72-74, 76-82, 85-88, 91-102, 105, 115, 116, 122, 123, 130-133, 152, 153, 168-176-204-216, 237, 238, 248-266, 274-281].

ჰიბრიდული ნეკროზის შესწავლის საქმეში დიდი წვლილი აქვს შეტანილი იაპონელ მეცნიერს ნიკიშავას (K. Nishikawa). მან დაადგინა, რომ გარდა ჩვეულებრივი და ფართოდ გავრცელებული ნეკროზის გენეტიკური სისტემისა ( $Ne_1 + Ne_2$ ), არსებობს მეორე გენეტიკური სისტემა, რომელიც ასე გამოისახება: ( $Net_1 + Net_2$ ). იგი შესწავლილ იქნა ძირითადად ტეტრაპლოიდური ხორბლის სახეობებში; ხორბალი დიკოკოიდეს მავარი ხორბალი და სხვა. ნეკროზის ეს ტიპი ჩვეულებრივისაგან იმით განსხვავდება, რომ მისი სიმპტომები უფრო გვიან ვლინდება. იგი შემდგომში თითქმის არ შესწავლილა. მისი მონაცემებით  $Net$  გენი განლაგებულია A და B გენომებში, ხოლო  $Ne_1$  და  $Ne_2$  გენები - B გენომში.

უკანასკნელ პერიოდში სომხეთში გ. ზაბაჯანიანმა და ლ. ბექვაზარიანმა დაადგინეს ახალი ტიპის "თეთრწინწკლებიანი" ქლოროზი, რომელიც იწყება სრული ბარტყობის პერიოდში. ამ დროს ფოთლები იფარება ყვითელი და თეთრი ლაქებით. მთლიანად მცენარე დია მწვანე, თეთრად დაწინწკლულ სახეს იღებს. ქლოროზი ვრცელდება როგორც დეროზე, ასევე თავთავზე, რომელიც, აგრეთვე, იფარება თეთრი ლაქებით.

ამრიგად ჩატარებული გამოკვლევების შედეგად ამჟამად ხორბალში ცნობილია ჰიბრიდული მცენარეების დაღუპვის ან ჰიბრიდული დეპრესიის 5 გენეტიკური სისტემა: ნეკროზის ორი -  $Ne_1 + Ne_2$  და  $-Net_1 + Net_2$  და ქლოროზის სამი: წითელი  $Ch_1 + Ch_2$ .

მეორე ტიპის ქლოროზისა ( $Ch_1 + Ch_2$ ) და "თეთრწინწკლებიანი" ქლოროზის წარმოშობა ძირითადად განპირობებულია ორი დომინანტური გენის ურთიერთგმოქმედებით. ამ სისტემის სიას უნდა დავამატოს ჰიბრიდული, ანუ ზალახოვანი ქონდარობა, რომლის წარმოშობა განპირობებულია კომპლემენტარული გენების  $M_1$  და  $M_2$  ურთიერთგმოქმედებით, ხოლო ამ მოვლენას იძლეობს  $M_3$  გენის ადითური გემოქმედება. ეს უკანასკნელი გენეტიკური სისტემა ხშირად გვხვდება სახეობათა შორის შეჯვარებაში.

1000  
50  
7

საქ. სსრ. კ. შარქიანი  
სახ. საბ. რესპ. ბ.  
ბიბლიოთეკა

უნდა ვიფიქროთ, რომ ჯერჯერობით არ არის აღმოჩენილი სახეობათა- შორისი ჰიბრიდების სიცოცხლისუნარიანობის მაკონტროლებელი ყველა გენეტიკური სისტემა.

ნეკროზისა და ქლოროზის გენები შეიძლება ერთდროულად იყოს მდებარეში, ამასთან ადგილი ჰქონდეს ქლოროზის ნეკროზზე ეპისტაზურ ზემოქმედებას. ამ დროს ქლოროზი ახშობს ნეკროზს.

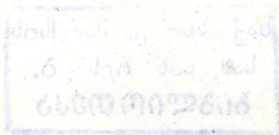
### 3.1. ჰიბრიდული ნეკროზის და ჰიბრიდული ქლოროზის შესწავლის სირთულე

სორბლის ერთსა და იმავე სახესხვაობაში შემაგულ მორფოლოგიურად ერთგვაროვან ზოგიერთ ნიმუშში გვხვდება ცალკეული ინდივიდები გენოტიპებით, რომლებიც არ შეიცავენ ნეკროზის ან ქლოროზის გენებს. ამ მხრივ ჟიშების არაერთგვაროვნება აღნიშნული აქვს მრავალ მკვლევარს (ჰერმსენი, ლუბინი, პეტროსიანი, ნასყიდაშვილი, სამადა-შვილი და სხვა).

დადგენილია, რომ მეორე თაობაში ნეკროზის ძალა იცვლება, რაც დამოკიდებულია შეჯვარებაში მონაწილე მშობლიურ ფორმებზე. ზოგიერთი მცენარე განვითარების ადრეულ ფაზაში იღუპება, ნაწილი გვიან, ზოგიერთი კი ნაკლებად ზიანდება და მიიღება, აგრეთვე, პირველი თაობის მსგავსი მცენარე. ჰერმსენის მიხედვით, მეორე თაობაში მცენარეთა ასეთი ცვალებადობა დამოკიდებულია მისი გენების ღრუბებზე, გენეტიკურ ფონზე და გენის მოდიფიკატორების არსებობაზე.

პირველ თაობაში სუსტი და ძლიერ სუსტი აღელები არსებობისას დროებით არ გამოვლინდება ნეკროზის ან ქლოროზის სიპტომები, ხოლო მეორე თაობაში გამოითქვება ნეკროზის ან ქლოროზის კარგად გამოსახული სიპტომების მქონე მცენარეები. ეს უნდა აიხსნას პირველ თაობაში გენი ინჰიბიტორების ზემოქმედებით.

აღნიშნულია ამინდის პირობებისა და სხვა გარემო ფაქტორების გავლენა (ტემპერატურა, ღდის სიდიდე) ნეკროზის სიპტომების გამო-სავლენად, თუ შეჯვარებაში მონაწილე ფორმებს ახასიათებთ ნეკროზის ან ქლოროზის გამომწვევი გენების სუსტი ან ზომიერი აღელები. თუ შეჯვარებაში მონაწილე ჟიშებს ნეკროზის ან ქლოროზის გენების ძლიერი აღელები ახასიათებთ, მაშინ მინიმალურია გარემო პირობების ზემოქმედება ამ მოვლენათა გამოსავლენად ან სრულიად ვერ ახდენს მასზე გავლენას.



### 3.2. ნეკროზის და ქლოროზის მნიშვნელობა პრაქტიკულ სელექციურ მუშაობაში

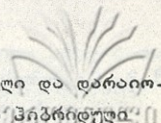
სახედასახვა ავტორის მიერ ნეკროზის ან ქლოროზის გენების მიხედვით შესწავლილი ჯიშებიდან შესაჯავარებლად უნდა შეირჩეს ისეთი ჯიშები და ფორმები, რომ ავცილით ორი კომპლემენტარული გენის შეხვედრა.

ნეკროზის სიპტომების სუსტად გამოსახული შეჯვარებიდან შეიძლება მეორე თაობის მიღება, მისი აღზრდა მაღალ აგროფონზე და მათგან სადი მცენარეების გამოჩრევა. ჰერმსენი სელექციონერებს ურჩევს მუშაობის პროგრამიდან გამორიცხონ ძლიერ გამოსახული ნეკროზის მქონე შეჯვარებები ან, უკიდურეს შემთხვევაში, პირველი თაობის ჰიბრიდულ მარცვალზე გამოიყენონ გამა-სხივები ( $C^{60}$ ) 15 და 20 კ-დოზებით. გამოსხივების ზემოქმედებით მიიღება მუტანტური ქიმიკები ( $Ne_1$  და  $Ne_2$ ), ხოლო აქედან შეიძლება გამოირჩეს გარკვეული რაოდენობის თესლი მეორე თაობის მისაღებად. ამ გზით ინდოელმა მეცნიერმა D. S. Sharma (1969) მექსიკური ხორბლის ჯიშების ( $Ne_2$ ) ინდოეთის ჯიშებთან ( $Ne_1$ ) შეჯვარებით მიიღო სადი თესლი.

უკანასკნელ პერიოდში ნ. ტურბინმა და შილკომ (1970) შეჯვარებაში ჯიშთაშორისი ჰიბრიდების გამოყენებით პირველ თაობაში გააღიღეს სადი მცენარეთა რაოდენობა. შეჯვარებაში, სადაც მდებარეობს ფორმად გამოყენებული იყო არა ჰომოზიგოტური ორგანიზმი, არამედ ჯიშთაშორისი ჰიბრიდი, პირველ თაობაში არ აღნიშნულა სრული ლეტალობა [124].

ჰიბრიდული ნეკროზისა და წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის გენეტიკის საკითხების შესწავლის საქმეში მეტად აქტუალურია გენების დეპრესიის ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური მექანიზმის შეცნობა. არსებობს კანონზომიერი კავშირი ნეკროზის დაწყების დროსა და მის ექსპრესიულობას შორის. რამდენადაც ადრე გამოვლინდება ნეკროზი ან ქლოროზი, მით უფრო ძლიერ მოქმედებს ამ ნიშნების გენები. მეტად საინტერესოა ნეკროზისა და ქლოროზის გენების ურთიერთზემოქმედების შესწავლა. ზოგიერთი ჯიში აღმურავილია ყველა ამ გენით და ჰიბრიდებში ერთად ვლინდება. რამდენადაც დრმად შევისწავლით ჯიშების გენეტიკურ სტრუქტურას, იმდენად ეფექტიანი იქნება სელექცია.

ზემოთქმულიდან გამომდინარე, ქონდარობის, ნეკროზისა და ქლოროზის შესწავლას მეტად დიდი პრაქტიკული და თეორიული მნიშვნელობა აქვს. აღნიშნული პრობლემების შესწავლის საქმეში კიდევ მთელი რიგი გადაუდებელი საკითხებია. ამ მხრივ პირველი რიგის ამოცანად უნდა დაისახოს შემდეგი:



1. შესწავლილ იქნეს ხორბლის სახეობები, აბორიგენული და ღარიბ-ნებული ჯიშები, რათა გამოვლინდეს და დადგინდეს მათში ჰიბრიდული ქონდარობის, ნეკროზის და წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის გენების დომინანტური და რეცესიული ალელების არსებობა. განისაზღვროს გავრცელებული ხორბლის ყველა ჯიშის გენოტიპი, რათა შესაჯვარებელი წყვილების შერჩევისას სელექციონერს შესაძლებლობა ჰქონდეს გაითვალისწინოს ეს ნიშანაც.

2. თეორიულად ძალიან საინტერესოა ხორბლის ადგილობრივი პოპულაციებში ქონდარობის, ნეკროზისა და ქლოროზის გეოგრაფიული გავრცელების არეალის შესწავლა; უნდა დადგინდეს, მხარეების მიხედვით, სად რომელი გენია გავრცელებული ხორბლის ფორმებში და რა რაოდენობით; გამოირკვეს ქონდარობის, ნეკროზის და ქლოროზის გენების რომელი ალელი იყო ადრეული და რომელი წარმოიშვა შემდეგ. სხვა მსგავსი საკითხების შესწავლა შესაძლებლობას იძლევა შეცნობილ და დაზუსტებულ იქნეს ხორბლის გვარის ევოლუცია; განსაკუთრებით შემოწმდეს პექსაპლოიდური ხორბლის წარმოშობის შესახებ არსებული ჰიპოთეზები;

3. დადგენილია, რომ შეჯვარების დროს ძალიან ძნელია, თითქმის შეუძლებელია დომინანტური ქონდარობის, ნეკროზული და ქლოროზული გენებიდან განთავისუფლება. ამიტომ საჭიროა ამ გენების შემცველი ფორმებიდან ქიმიური და ფიზიკური მუტაგენების გამოყენებით რეცესიული ალელების მქონე მუტანტების შიღება, ამასთან, მუშაობის გასაადვილებლად აუცილებელია გამოიძებნოს დომინანტური ქონდარობის, ნეკროზისა და ქლოროზის გენების გამოსაცნობი ნიშნები.

აღნიშნულის შესწავლა შესაძლებელს ხდის გადაწყდეს და დადგინდეს ქონდარობის, ქლოროზისა და ნეკროზის ჰოვლენის კანონზომიერებანი, სახეობათა შორისი ჰიბრიდების დაბალნიცოხლისუნარიანობისა და შორეულ ჰიბრიდიზაციასთან დაკავშირებული სხვა მნიშვნელოვანი საკითხები. ამასთან ერთად უნდა დანახოს ამ მოვლენის არასასურველი შედეგების თავიდან ასაცილებელი ღონისძიებანი სელექციური მუშაობის დროს.

ამრიგად, ნეკროზის გამომწვევი მიზეზის შესახებ არსებული გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ნეკროზი არ არის გამოწვეული რაიმე დაავადებით, მაგნებლით ან გარემო პირობებით, არამედ განპირობებულია გენეტიკური ფაქტორით.

ხორბლის ჰიბრიდებზე ქონდარობის, ქლოროზის და ნეკროზის გამოვლენის ხარისხი დამოკიდებულია მრავლობითი ალელების გენების არსებობაზე და ეს გენები განსხვავდებიან მოქმედების სიძლიერით. მეორე

თაობაში ქონდარობის, ქლოროზის და ნეკროზის გამოვლენის ძირითად მიზეზს წარმოადგენს ნეკროზის გენების ღებები. გარდა ამისა, მნიშვნელობა აქვს გენეტიკურ ფონს და მოდიფიკაციურა გენების არსებობას ადნიშნულია, რომ ხელსაყრელი პირობების შექმნით (ტემპერატურა, ღვინო სიდიდე, სასუქები და სხვა) შეიძლება ავამაჯლოთ ნეკროზული მცენარის პროდუქტიულობა ისეთ კომბინაციებში, სადაც ნეკროზის გავლენა სუსტი ან ნორმალურია.

უკანასკნელ პერიოდში ჩატარებული გამოცდვები დადგენილია, რომ არსებობს მრავლობითი ალელების ლოკუსები, რომლებიც განსხვავდებიან ნეკროზის ხარისხის ექსპრესიულობით. გარკვეული იქნა ღომი-ნანტური გენების რიცხვისა და გენოტიპის მნიშვნელობა ნეკროზის გამოვლენაში. მიღებულია მონაცემები იმის შესახებ, რომ გარკვეული გარემო ფაქტორები ხელსაყრელად მოქმედებენ სუბლეტალური ჰიბრიდების პროდუქტიულობაზე. მცენარეზე ნეკროზის ინტენსივობა პირდაპირი პროპორციულია ნეკროზის ღომინანტური ალელების რიცხვთან.

გინაიდან ნეკროზის გავლენაში უფრო მეტად მიღებულია ორი ღომინანტური კომპლემენტარული გენის მონაწილეობა, ჰიბრიდების გენოტიპში გენების ღებების არსებობის შესაძლებლობა შეიძლება გამოისახოს შემდეგნაირად:  $Ne_1 ne_1 Ne_2 ne_2$  (ორი ღობა),  $Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$  (სამი ღობა)  $Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$  (სამი ღობა),  $Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$  (ოთხი ღობა). ნეკროზული ჰიბრიდების პირველი თაობის ლოკუსები შეიცავენ მხოლოდ ორ ღომინანტურ ალელს 100% ( $Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$ ), ბეკროსის შემთხვევაში 25% ორი და სამი ღობით ( $Ne_1 Ne_1 Ne_2 ne_2$  ან  $Ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$  ხოლო მეორე თაობაში 25% ორი ღობით, 25% სამი ღობით და 50% ოთხი ღობით ( $Ne_1 Ne_1 Ne_2 Ne_2$ ). უნდა აღინიშნოს, რომ ლეტალური გენების ღებების მოქმედების ხარისხი დამოკიდებულია ალელის სიძლიერეზე. ნეკროზის ექსპრესიულობის ხარისხი დამოკიდებულია მრავლობით ალელებზე.

### 3.3. ნეკროზის გავლენა პირველ თაობის სელექციურ ნიშნებზე

სუბლეტალური ჰიბრიდული კომბინაციების პირველი თაობის შესწავლამ ნათლად გვიჩვენა, რომ ჰიბრიდული ნეკროზი ძლიერ გავლენას ახდენს ჰიბრიდულ მცენარეთა ოდენობრივ ნიშნებზე ოდენობრივი ნიშნების (პროდუქტიული ბარტყობა, თავთავის სიგრძე, განვითარებული თავთუნების რაოდენობა, თავთავში მარცვლების რიცხვი, ერთი თავთუნის ფერტილობა, ერთი თავთავისა და 1000 მარცვლის მასა) მიხედვით, ფენოტიპურად ნორმალურ მცენარეებთან შედარებით ნეკროზულ

მცენარეებზე შეიმჩნევა ძლიერი დეპრესია. მისი ხარისხი პირველ  
თაობაში დამოკიდებულია ნეკროზის დომინანტური გენების ალელების  
სიძლიერეზე. შეჯვარებაში ნეკროზის ძლიერი ალელების მქონე ფორმე-  
ბის მონაწილეობისას (კახი 8 X ხორბალი ტიმოფევი; ლაგოდების  
გრძელთავთავა X ხორბალი ტიმოფევი და სხვა) მიღებული პირველი  
თაობის აღმონაცენზე ნეკროზის სიმპტომები გამოვლენას იწყებს აღმო-  
ნაცენის ადრეულ ფაზაში და ჰიბრიდული მცენარეები იღუპებიან ბარტ-  
ყობის ფაზამდე. ძლიერი და ზომიერი ალელების შერწყმისას ხეკროზის  
სიმპტომების გამოვლენა იწყება ადერების ფაზაში და ძლიერ დამჩაგვ-  
რელ გავლენას ახდენს ჰიბრიდულ მცენარეთა ყველა ოდენობრივ ნიშან-  
ზე (კახური დოლი X დიკა 9-14; ახალციხის წითელი დოლი X დიკა  
9-14; მოწინავე X დიკა 9-14). ძლიერი და სუსტი ალელების ზემოქ-  
მედებით ნეკროზი იწყება მცენარის განვითარების გვიან ფაზაში და  
მისი გავლენა პირველი თაობის მცენარეთა პროდუქტიულობაზე უმნიშვ-  
ნელოა.

### 3.4. ჰიბრიდული ნეკროზის შემცვიდრეობა და მეორე თაობის ჰიბრიდებზე გენების დოზების გავლენა

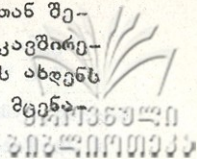
იმ შიზნით, რომ დაგვედგინა ჰიბრიდული ხეკროზის განმაპირობებელი  
დომინანტური გენების რიცხვი და გენების დოზების გავლენა მეორე  
თაობის მცენარეთა ოდენობრივ ნიშნებზე, შესწავლილ იქნა ჰიბრიდული  
კომბინაციები, რომელთა მცენარეებზე აღინიშნებოდა ნეკროზის ნიშნე-  
ბი.

მეორე თაობის შესწავლამ გვიჩვენა, რომ ყველა ჰიბრიდულ კომბინა-  
ციაში ადგილი აქვს დათიშვას ნეკროზულ და ნორმალურ მცენარეებად.  
ნეკროზულ და ნორმალურ მცენარეთა მიღებული შეფარდება 153:123  
(ახალციხის წითელი დოლი X დიკა 9-14), 126:111 (ხულუგო X დიკა  
9-14), 135:110 (თბილისური 5 X დიკა 9-14), 108:88 (ლაგოდების  
გრძელთავთავა X დიკა 9-14), 99:73 (კახური დოლი X ტურგიდუმი),  
171:139 (კახი 8 X ტურგიდუმი), 144:119 (ახალციხის წითელი დოლი X  
ტურგიდუმი), 52:42 (კახი X მაგარი ხორბალი), 76:79 (ახალციხის წითე-  
ლი დოლი პოლონიკუმი) მიუთითებს ორი დომინანტური კომპლემენტარული  
გენის  $Ne_1$  და  $Ne_2$  ურთიერთზემოქმედებაზე. ნეკროზულ და ნორმალურ  
მცენარეთა მიღებული შეფარდება შეესაბამება 9:7.

მეორე თაობაში ნეკროზის მოვლენა ვლინდება უფრო ადრეულ ფაზაში,  
ვიდრე პირველ თაობაში. ჰიბრიდული კომბინაციის (კახური დოლი X  
ტურგიდუმი, კახი X ტურგიდუმი) პირველ თაობაში ნეკროზის სიმპტომი  
აღინიშნა ალერების ფაზაში, ხოლო მეორე თაობაში ბარტყობის ფაზაში.



მეორე თაობის ჰიბრიდულ კომბინაციებში, პირველ თაობასთან შედარებით ჰიბრიდული ნეკროზის ადრეულ ფაზაში გამოვლენა დაკავშირებულია ნეკროზის გენების დოზებზე. მისი ცვლილება გავლენას ახდენს ნეკროზის ფენოტიპურ გამოვლენაზე და აგრეთვე მე-2 თაობის მცენარეთა ოდენობრივი მაჩვენებლებზე.



### 3.5. საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშების ჰეტეროგენურობა ნეკროზის გენების ჩახედვით

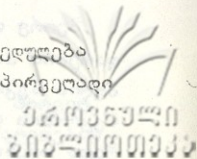
საქართველოს რბილი ხორბლის აბორიგენულ ჯიშებში ნეკროზის გენის მიხედვით ჰეტეროგენურობის დასადგენად ჩატარდა თანამომდევრული ციკლური შეჯვარება ენდემურ და ხორბლის სხვა სახეობებთან, აგრეთვე რბილი ხორბლის ჯიშ-ტესტერებთან (*Prelude-Ne<sub>1</sub>Ne<sub>2</sub>Ch<sub>1</sub>Ch<sub>2</sub>* და *Jonas Fife-ne<sub>1</sub>Ne<sub>2</sub>Ch<sub>1</sub>Ch<sub>2</sub>*).

სახეობათაშორის ჰიბრიდებში და ასევე რბილი ხორბლის ჯიშ-ტესტერებთან შეჯვარებით მიღებულ ჰიბრიდებში აღინიშნა ჰიბრიდული ნეკროზის გენების იდენტიფიკაციაში ერთგვარი სხვაობა. მაგალითად, აბორიგენული ჯიში თეთრი დოლის პური ატარებს *Ne<sub>1</sub>* (სახეობებთან შეჯვარებისას) და *Ne<sub>2</sub>* გენებს (რბილი ხორბლის ჯიშ-ტესტერებთან - *Prelude* და *Jonas Fife* - იან შეჯვარებით). ასევე იყო წითელი დოლის პურის 15 ჰიბრიდულ კომბინაციიდან 4 შემთხვევაში. შეჯვარებებში ჰიბრიდული ნეკროზის გენის მიხედვით ჯიშების გასხვავება დაკავშირებულია იმ ფაქტთან, რომ უმეტესი აბორიგენული ჯიშები პოპულაციებია და ამავე დროს ძალიან რთულიც. ამიტომ შესაძლებელია ჯიშის შიგნით მცენარეები ნეკროზის გენების მიხედვით იქნა განსხვავებული ერთმანეთისაგან. ჯიშ-პოპულაციების ნეკროზის გენების მიხედვით ჰეტეროგენურობა აღნიშნული აქვთ სხვა მკვლევარებსაც. საქართველოს ხორბლის ენდემური სახეობები ატარებენ ნეკროზის *Ne<sub>1</sub>* გენს.

ჩატარებული გენეტიკური გამოკვლევებით შეიძლება დავასკვნათ შემდეგა, რომ საქართველოს რბილი ხორბლის უმთავრესი ჯიშები, რომლებსაც წარსულში ეკავათ ხორბლის ძირითადი ფართობები, ამავე პირობებში მათ გენოტიპში ნეკროზის გენების შესწავლით დადგინდა, რომ ისინი ატარებენ დომინანტური კომპლემენტარული ნეკროზის *Ne<sub>1</sub>* ან *Ne<sub>2</sub>* გენებს. ამ გენებიდან არც ერთი ჯიში არ არის თავისუფალი.

აქედან გამომდინარე საქართველოს რბილი ხორბლის აბორიგენული ჯიშები გაჯერებულია ნეკროზის გენებით. ამავე დროს *Ne<sub>1</sub>* გენი უფრო ხშირად გვხვდება, ვიდრე *Ne<sub>2</sub>* გენი, რაც თავის მხრივ საფუძველს იძლევა დავასკვნათ, რომ ეს ჯიშები საქართველოში ჩამოყალიბდნენ.

ჩვენნი გამოკვლევებით დასტურდებოდა ნ. ი. ვაცილოვის შეხედულება იმის შესახებ, რომ საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშები პირველადი და ადგილობრივი წარმოშობისაა.



#### 4. წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის გამომწვევი გენები

წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის გამომწვევი გენები შედარებით ნაკლებადაა შესწავლილი. ცნობილია, რომ პირველი თაობის ჰიბრიდების სუსტი განვითარება შეიძლება გამოიწვიოს ჰიბრიდული ქლოროზის ორი კომპლემენტარული დომინანტური გენის (  $C_{H_1}$  და  $C_{H_2}$  ) ურთიერთხმობამდგება.

ჰიბრიდული ქლოროზის თეორიული დამუშავება და ამ მოვლენის განმარტებელი გენების ლოკალიზაციის შესახებ გამოკვლევები ჩაატარეს იაპონელმა ( K. Nishikawa, K. Tsunawaki ), ჰოლანდიელმა ( J. Hermans ) და საბჭოთა მეცნიერმა ( ა. დუბინინი, ლ. დეკაპრელევიჩი, მ. ნასყიდაშვილი ). ა. დუბინინმა ეს მოვლენა აღმოაჩინა როგორც სახეობის შიგნით, ასევე სახეობათა შორის ( რბილი ხორბალი X მკვარე ხორბალი ) შეჯვარებისას, ხოლო ლ. დეკაპრელევიჩმა და მ. ნასყიდაშვილმა ხორბალ დიკოკოდიესთან ტეტრაპლოიდური ( მკვარე ხორბალი, ხორბალი ტურგიდუმი, ხორბალი პერსიკუმი ) და პექსაპლოიდური ( რბილი ხორბალი ) ხორბლის სახეობების შეჯვარებისას [3, 13, 14, 16, 28, 4, 45, 48, 73, 74, 86, 88, 125, 253, 266].

დომინანტური გენების მლელების სიძლიერესთან დაკავშირებით, ისე როგორც ნეკროზი, ჰიბრიდული ქლოროზი გვინდება პირველი თაობის მცენარეთა განვითარების სხვადასხვა ფაზაში. ჰიბრიდული ქლოროზის სიმპტომი გამოვლენას იწყებს ფოთლების გაწითლებით ( დვინისფერი ). სიწითლე ვრცელდება დაახლოებით ფოთლის ნახევარმდე, შემდეგ გადადის უფრო აბაღაზრდა ფოთლებზე. იგი გახმობის შემდეგ შავდება. მცენარეზე ფოთლების გაწითლების მკვეთრი თანმიმდევრობა არ შეინიშნება - ფოთლებიც და მცენარეც ერთდროულად ზიანდება.

საქართველოში გავრცელებულ ხორბლის სახეობებში, რბილი ხორბლის ჯიშებში წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის განმარტებელი გენების შესწავლის მიზნით ჩატარდა სახეობათა შორისი ჰიბრიდიზაცია. შეჯვარებაში მონაწილე ფორმებში ჰიბრიდული ქლოროზის განმარტებელი გენების აღმოჩენისა და შესწავლის მიზნით ტესტერად ადებულ იქნა ხორბალი ლიკოკოიდეს სახესხვაობა არაბიკუმი. ამ სახეობასთან პირდაპირ და შებრუნებულად შესაჯვარებლად ადებულ იქნა: I. რბილი ხორბალი ( ამ სახეობებიდან შეჯვარებაში მონაწილეობდა სამი ძირითადი სახესხვაობის საქართველოში გავრცელებული აბორიგენული და დარაიო-



ნებული ჯიშები: დოლი 35-4, დოლი 18-46, ქართლის თეთრი დოლი, კახური დოლი, მოწინავე, კახი 8, თეთრი იველი, კორბოულის დოლი, მუხრანული და თბილისური 5, ახალციხის წითელი დოლი, ლაგოდეხის გრძელთავთავეა, ხულუგო და ბუზოსტაია 1); 2. ხორბალ პერსიკუმის სახესხვაობა სტრა-მინეუმი; 3. ხორბალ ტურგიდუმის სახესხვაობა სტრიატუმი; 4. მაგარი ხორბლის სახესხვაობა რეინენბახი.

პირველი თაობის მცენარეებზე ქლოროზი გვინდება შედარებით გვიან, კერძოდ ბარტყობის ან ადერების ფაზაში, მაშინ როდესაც ნეკროზის სიბტომები გვინდება აღმონაცენზე 1-2 ფოთლის გამოტანის შემდეგ. გარდა აღნიშნული სხვაობისა, ქლოროზი ერთდროულად გვინდება მცენარეზე; მას არ ახასიათებს ნეკროზივით თანმიმდევრობა, რის გამოც ქლოროზიან მცენარეზე შემდგომი ზრდა-განვითარების ფაზები მკვეთრად წინაურდება; ხშირად ასეთი მცენარე ვერ გადადის შემდგომ ფაზაში და ქლოროზის გამოვლენის ფაზაში იღუპება. ბარტყობის და ადერების ფაზაში ქლოროზიანი მცენარე დათვათავენებს ვერ ასწრებს და განუვითარებელი იღუპება. ადერების ფაზის შემდეგ ქლოროზიანი მცენარე დათვათავენება, მაგრამ მარცვალს ვერ იგვიარებს ნაადრევი გახმობის გამო. დათვათავენების ფაზაში, ქლოროზის გამოვლენისას, მცენარე იგვიარებს უმნიშვნელო რაოდენობის მარცვალს, მაგრამ იგი მკვეთრად ბჭირია და არა აქვს აღმოცენების უნარი, მაშინ როდესაც ამ ფაზის ნეკროზული მცენარე ვითარდება, იგვიარებს შუიერ მარცვალს და აქვს აღმოცენების უნარი. ქლოროზულ მცენარეთა შესწავლამ ნათელყო, რომ ქლოროზის განმაპირობებელი გენების ლეტალური მოქმედება, მართალია, შედარებით გვიან ფაზაში იწყება, მაგრამ უფრო მომავდინებელია.

ხორბლის სახეობებისა და ჯიშების შესწავლით დადგინდა იქნა, რომ რბილი ხორბლის მეტი წილი ჯიშების გენოტიპი ატარებს წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის განმაპირობებელ დომინანტურ გენს. ამავ გენის მატარებელია ტეტრაპლოიდური სახეობები - მაგარი ხორბალი, ხორბალი პერსიკუმის, ტურგიდუმი, ხორბალი ტიმოფეევი, ხორბალი პოლინიკუმი. ასეთივე გენოტიპი აქვთ ხორბალ უუკოვსკისა და ხორბალ ტიმოფეევს.

მნიშვნელოვანი ფაქტია ის, რომ სჩკ გენის მატარებელია უძველესი სახეობების ველური ხორბალი დიკოკლოიდეს და ხორბალ ანარატიკუმის სახესხვაობები და შედარებით გვიანდელი ნახევრად კულტურული სახეობა ხორბალი მახა. ამის საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ევოლუციის დაბალ საფეხურზე მდგომი სახესხვაობები და ფორმები მეტწილად ატარებენ სჩკ გენს.



## 5. ხორბალში ლეტალური გენების შესწავლის შედეგები

ხორბლის გვარის გენეტიკური ანალიზით, ჯიშ-ტესტერების გამოყენებით, აღმოჩენილი იქნა ჰიბრიდული ნეკროზის, წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის და ჰიბრიდული ქონდაროზის განმაპირობებელი გენები.

სახეობების შიგა და სახეობათაშორისი ჰიბრიდების ყოველმხრივი შესწავლით დადგენილი იქნა, რომ ჰიბრიდულ კომბინაციებში, დაწყებული პირველ თაობიდან, ადგილი აქვს გენეტიკურ მოვლენის გამოვლენას, რაც იწვევს მცენარეთა სრულ ან ნაწილობრივ დაღუპვას.

ხორბლის გვარის სახეობათაშორისი შეჯვარებისას მცენარეები ნაწილობრივ ან მთლიანად დაიღუპნენ. შესწავლილ 259 ჰიბრიდული კომბინაციიდან სრულიად სიცოცხლისუნარიანი აღმოჩნდა მხოლოდ 52, ნაწილობრივ სიცოცხლისუნარიანი სუბლეტალური - 94, ხოლო სრულიად ლეტალური - 113; რიგი ჰიბრიდული კომბინაციების მცენარეთა სრული ან ნაწილობრივ დაღუპვის მიზეზია ჰიბრიდული ნეკროზი, რასაც განაპირობებს მთავარი დომინანტური ორი გენის  $Ne_1$  და  $Ne_2$  (გენეტიკური სისტემა  $Ne_1 + Ne_2$ ) ერთად მოქმედება. სახეობათაშორისი შეჯვარებისას სუბლეტალური ჰიბრიდები მიიღება ძაშინ, როცა საწყისი ფორმები ატარებენ ხეკროზის გენებს სუსტი ალელით. ლეტალური ჰიბრიდები მიიღება ისეთი სახეობების შეჯვარებით, როდესაც ერთ-ერთი საწყისი ფორმა ატარებს ნეკროზის გენს ძლიერი ალელით, ხოლო მეორე, უკიდურეს შემთხვევაში - ზომიერი ალელით. გარდა ჰიბრიდული ნეკროზისა, 23 ჰიბრიდულ კომბინაციაში გამოვლინდა ძალიან იშვიათი გენეტიკური სისტემა ( $Cn_1 + Cn_2$ ) წითელი ჰიბრიდული ქლოროზი, რომელიც, ისე როგორც ნეკროზი, პირველ და შემდგომ თაობებში იწვევს მცენარეთა დაღუპვას ან მათ ძალიან სუსტ განვითარებას.

ნეკროზისა და ქლოროზის პარალელურად აღინიშნა მესამე გენეტიკური სისტემა ( $M_1 + M_2M_3$ ) ეგრეთწოდებული ჰიბრიდული ქონდაროზი, ანუ ჰიბრიდული უკმარისობა, რასაც აგრეთვე "ბალახოვანი კონები" ეწოდება. ჰიბრიდული კომბინაციების პირველ და მეორე თაობაში გამოითიშა ისეთი მცენარეები, რომლებიც ძლიერ ბარტყობენ, აქვთ სქელი და უხეში ფოთლები. ასეთი მცენარე ან სრულებით არ თავდავდება, ან თავდავდება ძალიან გვიან და წარმოქმნის არასრულად განვითარებულ თავდავებს დემიტოზური მარცვლით. ჩვენს ექსპერიმენტში ჰიბრიდული ქონდაროზი აღინიშნა ისეთ შეჯვარებებში, სადაც რბილი ხორბლის ჯიშებთან მონაწილეობდა მაგარი ხორბლის სახესხვაობა რეიხენბახი და აგრეთვე ხორბალი ქარილიკუმი. ამ ჰიბრიდულ კომბინაციათა მეორე თაობაში ნორმალური განვითარების და არანორმალური ბარტყობის მქონე მცენარე-

რეთა შეფარდება შეესაბამებოდა აერორიულად მოსალოდნელ შეფარდებას I3 (ნორმალური): I3 (ბალახოვანი კონები). ასეთი შეფარდება განმარტებულია ორი კომპლემენტარული გენისა  $D_1d_1D_2d_2$  და ადიტიური გენის  $D_3d_3$  ურთიერთგემოქმედებით.

ჰიბრიდულ ნეკროზს ან წითელ ჰიბრიდულ ქლოროზს ადგილი შეიქმნება ისეთ ჰიბრიდულ კომბინაციებში, სადაც ტეტრაპლოიდურ სახეობებთან მაგარ ხორბალთან, ხორბალ პოლინიკუმთან, ხორბალ ტიმოფეევთან, ხორბალ ტურგიდუმთან, ხორბალ ქართლიკუმთან, აგრეთვე ხორბალ უკრაინკისთან და ხორბალ ტიმონოვუმთან შეჯვარებაში მონაწილეობდა ქართლის ეკოტიპის რბილი ხორბლის ჯიშები (დოლის პური 35-4, დოლის პური 18-36, ქართლის დოლის პური);

ნახევრად სიცოცხლისუხარისხი იყო ისეთი ჰიბრიდული კომბინაციები, რომელთა მიღებაში ტეტრაპლოიდურ სახეობებთან მაგარ ხორბალთან, ხორბალ პოლინიკუმთან, ხორბალ ქართლიკუმთან მონაწილეობდა დასავლეთ საქართველოს ეკოტიპის (თეთრი იფქლი, კორბოლის დოლის, ხუდუგო), მაღალმთიანი ეკოტიპის (ახალციხის წითელი დოლის პური) და ჰიბრიდული წარმოშობის (მუხრანულა I, თბილისური 5 და ბენოსტაია I) რბილი ხორბლის ჯიშები და ფორმები, აგრეთვე ტეტრაპლოიდური რიგი სახეობების შეჯვარებით მიღებული კომბინაციები (ტ.ტურგიდუმ + ტ.დიკოკოიდეს), (ტ.ტურგიდუმ + ტ.დიკოკოიდეს), (ტ.ქართლიკუმ + ტ.დიკოკოიდეს) მაღიანად ლეტალური იყო ისეთი ჰიბრიდული კომბინაციები, როცა ტეტრაპლოიდურ სახეობებთან (მაგარი ხორბალი, ხორბალი ტურგიდუმი, ხორბალი პოლინიკუმი, ხორბალი ქართლიკუმი) მონაწილეობდა კახური ეკოტიპის რბილი ხორბლის ჯიშები (კახური დოლის პური, კახური 8, ლაგოდების გრძელაგადავა), აგრეთვე რბილი ხორბლის ჯიშების ხორბალ ტიმოფეევთან და ხორბალ დიკოკოიდესთან (  $C_1$  გენის მატარებელი) შეჯვარებით მიღებული ჰიბრიდული კომბინაციები.

გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ჰიბრიდული ნეკროზის, წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის და ჰიბრიდული ქონდაროზის განმაპირობებელი გენები შეიძლება ერთდროულად არსებობდეს ხორბლის ერთსა და იმავე სახეობებში, ჯიშში ან ფორმაში, ამავდროს ქლოროზის მოქმედება ნეკროზზე ატარებს ეპოსტაზურ ხასიათს.

ხორბალში ჰიბრიდული ნეკროზის, წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის და ჰიბრიდული ქონდაროზის გენების ლოკალიზაციის შესწავლის საფუძველზე შესაძლებლობა მოგვეცა დაგვედგინა ამ გენების გეოგრაფიული გავრცელების კანონზომიერებანი საქართველოს ფარგლებში. კერძოდ, დაიკვირეთ იქნა ისეთი რაიონები, სადაც სჭარბობს ნეკროზის, ქლოროზის

და ჰიბრიდული ქონდარობის განმაპირობებელი ესა თუ ის გენი და ამის საფუძველზე, დასახულ იქნა ამ გენეტიკურ მოვლენათა თავიდან აცილების ან მათი მოქმედების შესუსტების გზები.

ხორბლის სახეობების და ჯიშ-პოპულაციების შეჯვარებით ჰიბრიდულ კომბინაციათა შესწავლით დადგენილ იქნა, რომ:

ა/ხორბლის გვარის სახეობათაშორისი შეჯვარებისას ადგილი აქვს მცენარეთა სრულ ან ნაწილობრივ დაღუპვას. მიღებულ და შესწავლილ ჰიბრიდულ კომბინაციებში აღმოჩნდა ნაწილობრივ სიცოცხლისუნარიანი (სუბლეტალური) და სრულიად ლეტალური რიგი. ჰიბრიდული კომბინაციების მცენარეთა სრული ან ნაწილობრივი დაღუპვის მიზეზია ჰიბრიდული ნეკროზი ან ქლოროზი. ამ უკანასკნელ მოვლენას აპირობებს მთავარი დომინანტური კომპლემენტარული ორი გენის  $Ne_1$  და  $Ne_2$  (გენეტიკური სისტემა  $Ne_1 + Ne_2$ ) და ქლოროზის ორი გენის  $Ch_1$  და  $Ch_2$  (გენეტიკური სისტემის  $Ch_1 + Ch_2$ ) ერთად მოქმედება. სახეობათაშორისი შეჯვარებისას სუბლეტალური ჰიბრიდები მიიღება მაშინ, როცა საწყისი ფორმები ატარებენ ნეკროზის ან ქლოროზის გენებს სუსტი ალელით. ლეტალური ჰიბრიდები მიიღება ისეთი სახეობების შეჯვარებისას, როდესაც ერთ-ერთი საწყისი ფორმა ატარებს ნეკროზის ან ქლოროზის გენს ძლიერი ალელით.

ბ/საქართველოს რბილი ხორბლის უძველესი ჯიშები ატარებენ როგორც  $Ne_1$  ასევე  $Ne_2$  გენს, ან  $Ne_3$  გენს.

გ/ქართლის რბილი ხორბლის ჯიშ-პოპულაციები ატარებენ  $Ne_1$  გენს. კახურში სჭარბობს  $Ne_2$  გენი ძლიერი ალელით, დასავლეთ საქართველოს ჯიშ-პოპულაციები და მთის ზონის ჯიშები, აგრეთვე შეიცავენ  $Ne_2$  გენს სუსტი ალელით.

დ/საქართველოს ენდემური სახეობების გენოტიპშია  $Ne_1$  გენი ასევე გენის მატარებელია სხვა ტექრაპლოიდური და ტექსაპლოიდური სახეობები, ხოლო ენდემური სახეობა მახა ატარებს  $Ch_1$  გენს.

ე/საქართველოს რბილი ხორბლის აბორიგენული ჯიშები ჰეტეროგენურია როგორც დომინანტები  $Ne_1$  გენის ალელების განსხვავებული სიძლიერით, ისე ნეკროზის განმაპირობებელი დომინანტური  $Ne_1$  გენების მიხედვით. რბილი ხორბლის ჯიშები: კახური დოღის პური, კახი მ, ლაგოდების გრძელთავთავა, აეთრი იფქვი, კორბოკლის დოღის პური, ხულუგო ჰეტეროგენები არიან დომინანტური  $Ne_2$  გენის ალელების სიძლიერის მიხედვით ( $Ne_2^S$ ,  $Ne_2^N$ ,  $Ne_2^M$ ), ხოლო ახალციხის წიფელი დოღის პური დომინანტური  $Ne_2$  გენის ალელების სიძლიერის ( $Ne_2^{SM}$ ,  $Ne_2^M$ ,  $Ne_2^N$ ) და ნეკროზის განმაპირობებელი დომინანტური კომპლემენტარული გენების მიხედვით.

დადგენილია, რომ საქართველოს რბილი და მაგარი ხორბლის უძველესი ჯიშები, და, აგრეთვე, ენდემური და სხვა სახეობები უმეტეს წილად ატარებენ წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის განმაპირობებელ  $Ck_2$  გენს. წითელი ქლოროზის განმაპირობებელი ძალიან იშვიათი  $Ck_1$  გენი იშვიათადვე გვხვდება, ეს ჯერჯერობით გამოვლენილია რელიქტური ჰექსაპლოიდური სახეობის მახას სახესხვაობებში, ტეტრაპლოიდურ სახეობებში - ხორბალ დიკოკკიდეში და ხორბალ არარატიკუმში. საკულისხმოა, რომ ხორბალი მახა ატარებს, აგრეთვე, ნექროზის  $Ne_1$  გენს და "თეთრ-წინწყლებიან" ქლოროზის გენს და ჰიბრიდული ქონდარობის განმაპირობებელ  $M$  გენს. ხორბალ მახაში სხვა ხორბლის სახეობებისაგან ამაგვარმა საიზოლაციო მექანიზმმა საშუალება მისცა მას დღემდე უცვლელი სახით შენარჩუნებულიყო. ამასთან ერთად გამოვლენილ იქნა, რომ ხორბალი მახა ამჟღავნებს სიახლოვეს ესპანეთის სპელტასთან, ხოლო დაშორებულობას ავლენს გერმანიის სპელტასთან. ეს მონაცემები მიგვიბრძნობს, რომ ხორბალი სპელტა პოლიფილეტური წარმოშობისაა.

ქართლისა და დასავლეთ საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშები ნექროზისა და ქლოროზის გენების პარალელურად ატარებენ ჰიბრიდული ქონდარობის განმაპირობებელ  $M_1$  გენს - სამხრეთ საქართველოს ჯიშებში ჰიბრიდული ქონდარობის  $M_1$  გენი არ არის აღმოჩენილი. ყველა ტეტრაპლოიდური ენდემური სახეობები ატარებენ ჰიბრიდული ქონდარობის  $M_2$  გენს.

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ლეტალური გენების შესწავლისას ვაწყდებით გარკვეულ სიძნელეებს, რაც გამოწვეულია იმით, რომ ზოგიერთი სახესხვაობის ან ჯიშ-პოპულაციის ერთი და იგივე ნიმუშში შეიძლება შეგვხვდეს ცალკეული ინდივიდები ისეთი გენოტიპით, რომლებიც არ შეიცავენ ლეტალობის გენებს (ჰეტეროგენური ჯიშ-პოპულაციები). ზოგიერთ შემთხვევაში, კერძოდ სუსტ ან ზომიერად სუსტ ალელების შემთხვევაში, ნექროზის, ქლოროზის ან ჰიბრიდული ქონდარობის სიმპტომები პირველ თაობის მცენარეზე არ ვლინდება, ხოლო მეორე თაობაში მკვეთრად ვლინდება. ეს უნდა აიხსნას იმ ფაქტით, რომ პირველ თაობაში მოქმედებს გენოჰინგოზიტორები. მეორე თაობაში ნექროზის, ქლოროზის და ჰიბრიდული ქონდარობის გამოვლენის ხარისხზე გავლენას ახდენს ეკრეთ წოდებული გენების დოზის ეფექტი, სხვანაირად, რომ ვთქვათ ლეტალური გენების რიცხვი განსხვავებული ალელებით. რაც შეეხება ამინდის პირობების და გარემოს სხვა ფაქტორების გავლენას ნექროზის, ქლოროზის და ჰიბრიდული ქონდარობის სიმპტომის გამოვლენაზე, შეიძლება აღინიშნოს, რომ მათი გავლენა ისეთი შედეგ-

რების შემთხვევაში, როცა საწყისი ფორმები ატარებენ ამ მოვლენათა განმსაზღვრელი გენების სუსტ და ზომიერ ალელებს, როცა შეჯვარებაში მონაწილე ფორმებს ახასიათებთ: ამ მოვლენათა განმაპირობებელი გენები ძლიერი ალელით, მაშინ გარემო სრულებით ვერ ახდენს გავლენას ან მისი გავლენა უმნიშვნელოა.

ხორბლის გენოტიპში ლეტალური გენების ლოკალიზაციის შესწავლით გარკვეული იქნა, რომ ჰიბრიდული ნეკროზის, წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის და ჰიბრიდული ქონდაროზის განმაპირობებელი გენები ფართოდ არის გავრცელებული და, ამავე დროს, მათი შერწყმა იწვევს ჰიბრიდულ მცენარეთა სიცოცხლისუნარიანობის დარღვევას. ამასთან ერთად გამოვლენილი იქნა ლეტალუროზის მრავალფეროვანი ტიპები, ლეტალური გენების ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელი სისტემები, სხვადასხვა ლეტალური გენების ერთ გენოტიპში ლოკალიზება და გენების მრავლობითი ალელები. გარდა ამისა ხორბლის გვარში ლეტალური გენების გამოკვლევა ძალიან დიდ ყურადღებას იმსახურებს ამ გვარის ევოლუციის შენობის თვალსაზრისით.

თეორიული და პრაქტიკული თვალსაზრისით მეტად მნიშვნელოვანია ლეტალური გენების გადაწევა ცალკეულ სახეობებში, ჯიშებში და ფორმებში და, აგრეთვე, ეკოლოგიურ-გეოგრაფიულ ზონებში, რადგან არსებული ყველა ძვირფასი ხორბლის სახეობა, უიში თუ ფორმა ჰიბრიდული ნეკროზის, წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის, ჰიბრიდული ქონდაროზის გამოწვევი კომპლემენტარული ანუ იმ გენის მატარებელია. ამასთან დაკავშირებით, თანამედროვე გენეტიკური და სელექციური მუშაობა ხორბლის კულტურაზე სასელექციო საწყისი მასალის შეფასებისას მოითხოვს პრინციპულად ახალ მიდგომას. აღნიშნულის გათვალისწინება უსაძლებლობას მოგვცემს სწორად შევარჩიოთ საწყისი მასალა და, აგრეთვე, საშუალებას მოგვცემს შევიცნოთ სახეობების, ჯიშების და ფორმების გეოგრაფიული გავრცელება და წარმოშობა.

ხორბლის გვარში შემავალ სახეობებში, ჯიშებში და ფორმებში ლეტალური გენების შესწავლამ გვიჩვენა, რომ მრავალი მათგანი ევოლუციის პროცესში გადაადგილდნენ სხვადასხვა სახეობებში, განსაკუთრებით სახეობის შიგნით სხვადასხვა ჯიშებში და ფორმებში და, აგრეთვე, გეოგრაფიული ზონების მიხედვით. ლეტალური გენების შესწავლის თეორიული მნიშვნელობა მდგომარეობს იმაში, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში ამ გენების შესწავლა გვეჩვენებს დავადგინოთ ჯიშებს, ფორმებსა და სახეობებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირი, გავიგოთ ცალკეული ჯიშის, ფორმის და სახეობის ევოლუცია და, აგრეთვე, მათი წარმოშობის პირვე-





ლადი ცენტრიდან განსახლება. ლეტალური გენების გეოგრაფიის შესწავლა ალასტურებს კულტურული ხორბლის ფორმათწარმოქმნის პირველადი ცენტრიდან გავრცელებას და სხვა.

სელექციური მუშაობის თანამედროვე ეტაპზე პირველხარისხოვანი მნიშვნელობა აქვს ჯიშებისა და სახეობების გენეტიკური სტრუქტურის შესწავლას, რადგან შეჯვარებისას თავს იჩენს გენეტიკურ სისტემათა მოქმედება და პიბრილული თაობები ხშირად ლეტალური ან ნახევრად ლეტალურია. აქედან გამომდინარე, აუცილებელია ყველა ტიპის ლეტალური გენის შესწავლა.

ხორბლის ჯიშების სელექციური მნიშვნელობის შესასწავლად გადაწყვეტილი მნიშვნელობა აქვს მათში ზოგიერთი გენეტიკური ფაქტორის გამოვლენას. ამ ფაქტორთა არსებობა ან არარსებობა მათი სელექციური ღირებულების დადგენის უწყუარ საფუძველს იძლევა. გენეტიკურ ფაქტორთა შესწავლა მნიშვნელოვანია როგორც სელექციის, ისე შეჯიბრებაში მონაწილე ფორმების გენეტიკური სიახლოვის ან განკერძოებულობის დადგენისა და მათი ფილოგენეზის გარკვევის თვალსაზრისით.

დღემდე ჩატარებული გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ხორბლის ჯიშების შეჯვარებისას, რომლებიც ავლენენ პიბრილულ ხეკროზს ან პიბრილულ ქლოროზს, მაღალ აგრეთსხზე აღზრდით მეორე თაობაში შეიძლება გამოვარჩიოთ ნორმალური განვითარების მცენარეები. შეჯვარების პროგრამიდან უნდა გამოირიცხოს ისეთი კომბინაციები, რომლებიც პირველ თაობაში იძლევიან ნევროზის ან ქლოროზის მკვეთრად გამოსახულ სიმპტომებს, უკიდურეს შემთხვევაში ასეთი კომბინაციის პირველი თაობის მასალები უნდა დავამუშაოთ გამა-გამოსხივებით, რათა გამოვიწვიოთ მუტაცია. ასეთი ღონისძიების გატარებით მიღებულ მეორე თაობაში შეიძლება გამოირჩეულ იქნეს ნორმალური განვითარების მცენარეები. გარდა ამ ღონისძიებისა, შეიძლება გამოყენებული იქნეს წინასწარი შეჯვარება, რათა დომინანტური ლეტალური გენი შეეცვალოს შესაბამისი რეცესიული ალელით. ლეტალური გენების ხორბლის გენოტიპში არსებობის მონაცემები უარყოფით არის გამოყენებული შესაჯვარებელი წყვილების შერჩევის დროს. სასურველია შესაჯვარებულ შეიჩქეს ისეთი წყვილები, რომელთა გენოტიპი არ ატარებს ლეტალურ კომბლემენტარულ დომინანტურ გენებს. იმ შემთხვევაში, როცა აუცილებელი ხდება ამგვარი კომბინაციის გამოყენება, მაშინ მიმართავენ ნარევი მტვრით დამტვრეიანებას ან ნასკვზე შეაქვთ პროლინის წვეთები, რაც ადიდებს ნორმალური მცენარეების 6-10%-ით მიღებას.

ლეტალური გენების გარდა, ხორბალში აღნიშნული და გამოვლენილია

სამეურნეოდ და პრაქტიკული სელექციისათვის ძვირფასი ნიშნებისა და თვისებების განმაპირობებელი გენები, როგორცაა მაღალი ფერტილობის, სტერილობის, ფერტილობის აღმდგენელის, ადრე დათავთავების, ადრეულ ბის, თავთავმტრევადობისადმი გამძლეობის, მარცვლის ადვილად გამოლეწვის, სწრაფად ზრდის, მტკიცე და მოკლედერიანობის დაავადებებისა და ჩაწოლისადმი გამძლეობის, გარემო პირობებთან შემგუებლობის, მაღალპროდუქტიულობის, ცილისა და მასში შეუყვებელი ამინომჟავებისა და სხვა სამეურნეო და ბიოლოგიური თვალსაზრისით მეტად მნიშვნელოვანი ნიშნებისა და თვისებების განმაპირობებელი გენები.

ხორბლის ენდემური და სხვა სახეობების, აგრეთვე აბორიგენული ჯიშ-პოპულაციების გენეტიკური ბუნების შეცნობა, მათ შორის ნათესაური ურთიერთდამოკიდებულების დადგენა, როგორც ნ. ვ. ვავილოვი 'ძიუით-თებდა, სახეობათა სინთეზის დაუფლების პირველი ნაბიჯია, ეს კი, თავის მხრივ, შესაძლებლობას მოგვცემს შევექმნათ ამ სახეობათა ანალოგები ან მოვახდინოთ მათი ძირფესვიანი რეკონსტრუქცია სასოფლო-სამეურნეო წარმოებისათვის საჭირო მიმართულებით.

ენდემური სახეობებისა და აბორიგენული ჯიშ-პოპულაციების მნიშვნელობა არ განისაზღვრება მხოლოდ მათი ისტორიული როლით. მათ აქვთ ძალიან დიდი მსოფლიო მნიშვნელობა თანამედროვე ეპოქის ახალი ტიპის ჯიშების შექმნის საქმეში.

ხორბლის ენდემური სახეობები ხასიათდებიან მეტად ძვირფასი ნიშნებითა და თვისებებით. მათ შორის აღსანიშნავია სოკოვანი დაავადებებისადმი უნიკალური იმუნიტეტი (ხორბალი ტიმოფევი, ხორბალი უსკოვსკი, ხორბალი ქართლიკუმი). ისინი ატარებენ აგრეთვე, ისეთ გენებს, რომლებიც განაპირობებენ ციტოპლაზმურ მამრობით სტერილობას (ხორბალი ტიმოფევი, ხორბალი უსკოვსკი), მარცვალში ცილის დიდი რაოდენობით შემცველობას (ტიმოფევი, უსკოვსკი, ქართლიკუმი, მახა) თავთავის ღერაკის სიმტკიცეს და მარცვლის ადვილად გამოლეწვის (გენი  $\mu$ ) გენებს.

საქართველოში ხორბლის აბორიგენული ჯიშ-პოპულაციების და მათგან მასობრივი და ინდივიდუალური გამორჩევის მეთოდებით და, აგრეთვე, სახეობის შიგნით შეჯვარების შედეგად მიღებული სელექციური ჯიშების და პერსპექტიული ჰიბრიდული ფორმების ჩანასახოვანი პლაზმის გენეტიკური და სელექციური შესწავლით გამოირკვა, რომ ისინი ატარებენ გენებს, რომლებიც განაპირობებენ მთელ რიგ სელექციური თვალსაზრისით ძვირფას ნიშნებსა და თვისებებს. დადგენილ იქნა, რომ საქართველოს მეტად მრავალფეროვანი ნიადაგური და კლიმატური პირობე-



გისათვის განსაკუთრებით ძვირფასია მათში ადაპტაციის ისეთი უნიკალური გენების კონცენტრაცია, რომლებიც განაპირობებენ ჯიშების პლასტიკურობას, მათ უნარს მოგვცენ მყარი მოსავალი. გარდა ამისა ზოგიერთი მათგანი მატარებელია ისეთი გენებისაც, რომლებიც განაპირობებენ სოკოვანი დაავადებებისადმი გამძლეობას (ხულუგო, თბილისური 5, დიკა 9/14, ცერულესტენსი 19/28), ხორბალ ტიმოფეევის და ხორბალ ეუკოვსკის ციტობლაზმაზე გადაყვანილ საქართველოს ხორბლის ჯიშების მტერის მარცვლის ფერტილობის აღდგენას (დოლის პური 35-4), ზამთარგამძლეობას (ხორბალ ქარალიკუმის ყველა ჯიში და ფორმა), თავთავის ღერაკის გამძლეობას (დიკა 9/14), მარცვლის ადვილად გამოღვწვის უნარიანობას (თბილისური 5, მუხრანულა 1, მუხრანულა 7, მოწინავე, ხულუგო, გომბორულა, ლაგოდეხის ვრძელთავთავა, თეთრი იფქლი, კორბოლის დოლის პური, ცერულესტენსი 19/28, დიკა 19/14), მცენარის სწრაფ განვითარებას (კახური დოლის პური), მცენარის მადალპროდუქტიულობას (თბილისური 5, მუხრანულა 7, მოწინავე, ხულუგო, ლაგოდეხის გრძელთავთავა, თეთრი იფქლი, კორბოლის დოლის პური, ცერულესტენსი 19/28), მარცვალში ცილის დიდი რაოდენობით შემცველობას (ახალციხის წითელი დოლის პური).

**დასკვნა**

საბჭოთა კავშირში და მის ფარგლებს გარეთ ჩატარებული გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ხორბლის გვარში შემავალი სახეობები, ჯიშები და ფორმები წარმოადგენენ საუკეთესო გენეტიკურ წყაროს, გენების "ბანკს". ხორბლის გენეტიკური და სელექციური შესწავლით გამოირკვეულია, რომ მათ გენოტიპში არსებული გენები განაპირობებენ თანამედროვე პირობებისათვის საჭირო მრავალი ძვირფასი ნიშნისა და თვისების განვითარებას. ხორბლის გვარში შემავალი სახეობების, ჯიშებისა და ფორმების ჩანასახოვანი პლაზმა სასურველი ნიშნებისა და თვისებების განმაპირობებელი გენების პარალელურად ატარებს სელექციური თვალსაზრისით არა სასურველ გენებს, რომლებიც აპირობებენ ჰიბრიდულ ქონდარობას, ჰიბრიდულ ნეკროზს, წითელ ჰიბრიდულ ქლოროზს და სხვა ტიპის ლეტალურ მოვლენას. ამ უკანასკნელ პერიოდში ჩატარებული გენეტიკური გამოკვლევებით დადგენილი იქნა, რომ ხორბლის გენოტიპში არსებული ლეტალური მოვლენის განმაპირობებელი გენების არსებობას აქვს ფილოგენეტიკური მნიშვნელობა და იწვევს სახეობების, ჯიშების და ფორმების გენეტიკურ იზოლაციას. ამიტომ, ხორბლის გვარში შემავალ სახეობების, ჯიშებისა და ფორმების გენეტიკური სტრუქტურის შესწავლას ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს თანამედროვე ინტენსიური

ტიპის ჯიშების მიღებას, ხორბლის სელექციისათვის ახალი საწყისი მასალის შექმნის, შესაჯვარებლად მშობელი წყვილების დადგენისა და სელექციის მეთოდის დამუშავების საქმეში.

ხორბლის გენეტიკური სტრუქტურის შესწავლა, მათ გენოტიპში არსებული გენების გამოვლენა და მათი გამოყენება ინტენსიური ტიპის ჯიშების შექმნის საქმეში თანამედროვე ხორბლის სელექციის გენეტიკური საფუძველია. ხორბლის სელექციის გენეტიკური საფუძველების გამოყენება ამ კულტურის სელექციაში მოქმედებებს სელექციონერთა გადაუდებელი ამოცანაა.

#### ლიტერატურა


1. ლ. დეკაპრეღევიჩი, პ. ნასყიდაშვილი. რბილი ხორბლის მოკლედეროიანი და მარცვლის მაღალი ხარისხის მქონე სასელექციო საწყისი მასალის მიღება სახეობათაშორისი ჰიბრიდიზაციის მეთოდის გამოყენებით. მიწათმოქმედების სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტის შრომები, 1972, ტ. 15.
2. პ. ნასყიდაშვილი. ხორბლის მოკლედეროიანი ჯიშების მიღება და მათი მნიშვნელობა. - საქართველოს სოფლის მეურნეობა, 1972, №5.
3. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს ხორბლებში ჰიბრიდული ნეკროზის და წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის შესწავლა. საქართველოს სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1973, ტ. 71, №1.
4. პ. ნასყიდაშვილი. ჰიბრიდული ქონდარობის გენი საქართველოს მაგარი ხორბლის ჯიშში. საქართველოს სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1975, ტ. 77, №2.
5. პ. ნასყიდაშვილი. ხორბალ დიკაში მოკლედეროიანობის გენების შესწავლისათვის. საქართველოს სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1975, ტ. 79, №2.
6. პ. ნასყიდაშვილი. ხორბალ დიკას გენეტიკური სტრუქტურა. საქ. სას. სამ. ინსტ. შრომათა კრებული, 1976, ტ. X VII.
7. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს რბილი ხორბლის აბორიგენული ჯიშების გენეტიკური სტრუქტურა. საქ. სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1976, ტ. 83, №3.
8. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშების ჰეტეროგენურობა ჰიბრიდული ნეკროზის გენების ალელების მიხედვით. საქ. სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1977, ტ. 86, №1.
9. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშებში ჰიბრიდული ქონდარობის გენების შესწავლის საკითხისათვის. საქართველოს სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1977, ტ. 83, №3.



10. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშებში მოკლედ-როიანობის გენების შესწავლის საკიოხისათვის. საქ. სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1977, ტ. 87, №2.
11. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს რბილი ხორბლის სელექცია მოკლედ-დეროიანობის მიმართულებით. საქ. სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1978, ტ. 85, №1.
12. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს ხორბლის ენდემური სახეობების გენეტიკური სტრუქტურა. საქართველოს სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1978, ტ. 90, №1.
13. პ. ნასყიდაშვილი. საქართველოს ხორბლის სახეობათა შორისი ჰიბრიდობა. - თბილისი: საბჭოთა საქართველო, 1978.
14. პ. ნასყიდაშვილი, ც. სამადაშვილი. საქართველოს ხორბლებში ჰიბრიდული ნეკროზის და წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის გავრცელების თავისებურებანი. საქ. სას. სამ. ინსტიტუტის შრომები, 1978, ტ. 105.
15. პ. ნასყიდაშვილი. ველური და კულტურული სახეობების შეჯვარებით მოკლედ-როიანი ფორმების მიღება. საქ. სსრ მეც. აკად. მოამბე, 1979, ტ. 93, №3.
16. პ. ნასყიდაშვილი, მ. სიხარულიძე, ე. ჩერნიში. ხორბლის სელექცია საქართველოში. - თბილისი: საბჭოთა საქართველო, 1983.
17. Авакян А. А. Управлять развитием растительных организмов. - Яровизация, 1938, 6(21).
18. Бабаджанян Г. А. Опыт классификации генотипов сортов пшеницы по генам гибридной карликовости. - Труды Арм. НИИЗ, "Пшеница", 1974, вып. I.
19. Бабаджанян Г. А., Бекназарян Л. Г. Летальные гены о низкостебельных сортах. *T. aestivum*. Гены некроза, хлороза и гибридной карликовости. - Труды Арм. НИИЗ, сер. "Пшеница", 1975, вып. I.
20. Бабаджанян Г. А., Бекназарян Л. Г. Об изменчивости летальных генов у мунгатов пшеницы. - Труды Арм. НИИЗ, сер. "Пшеница", 1975, т. 25, № 10.
21. Бабаджанян Г. А., Саркисян Н. С. Гибридная карликовость у пшеницы. *T. aestivum*. (четвертый список летальных генов). Биологический журнал Армении, 1972, 25, 10.
22. Бабаджанян Г. А., Саркисян Н. С., Казарян М. Х. Характеристика сортов твердых мягких и компактных пшениц по генам гиб-

- ридной карликовости (четырнадцатый список летальных генов).  
 -Труды Арм.НИИЗ, сер. "Пшеница", 1974, №2.
23. Бабаджанян Г.А., Саркисян Н.С., Казарян М.Х., К вопросу генетики гибридной карликовости. -Труды Арм.НИИЗ, "Пшеница", 1976, №3.
24. Бабаджанян Г.А. Вопросы генетики гибридного некроза. Биологический журнал Армении, 1970, т.23, №11.
25. Бекназарян Л.К., Амирханян Л.Г. Гены гибридной карликовости (*dwarfness*) у низкостебельных сортов пшеницы. (пятый список летальных генов). Биологический журнал Армении, 1973, т.26, № 8.
26. Банникова В.П. Преодоление жизнеспособности отдаленных гибридов путем предварительной межсортовой гибридизации. - Агробиология, 1961, № 2.
27. Бекназарян Л.Г. Гены гибридного некроза у низкостебельных сортов пшеницы (девятый список летальных генов). Труды Арм.НИИЗ, "Пшеница", 1973, № 1.
28. Бекназарян Л.Г. Летальные гены у пшеницы. Распространенность. Селекционное значение проблемы. Генетическое значение изучения летальных генов у пшеницы. - Тр.Арм.НИИЗ, сер. "Пшеница", 1975, т.3.
29. Бекназарян Л.Г. Распределение генов гибридной карликовости у короткостебельных сортов вида *T. aestivum* - Тр.Арм.НИИЗ, сер. "Пшеница", 1975, 2.
30. Бершвили Т.О. Выживаемость некрозных растений и гены-модификаторы в гибридных пшеницы. Сообщение АН Груз.ССР, 63, I, 1971.
31. Бершвили Т.Т. Генетика гибридного некроза в пшеницах. Сакартвелос ССР Мецниереба Академის მოამბე. - Сообщ.АН ГрузССР, 1972, 67, 2.
32. Бекназарян Л.Г., Бабаджанян Г.А. Летальные гены у низкостебельных сортов *T. durum* Гены некроза, хлороза и гибридной карликовости. - Тр.Арм.НИИЗ, сер. "Пшеница, 1972, № 2.
33. Брежнев Д.Д., Шмараев Г.Е. Селекция растений в США. - М.: Колос, 1972.
34. Брежнев Д.Д., Дорофеев В.Ф. Современные направления в селекции пшеницы. - Селекция и семеноводство, 1971, № 3.

35. Гулканян В.О. Возрастная депрессия у гибридов некоторых пшеницы. - Известия АН Арм.ССР, сер.биол.и с/х наук, 1951, т. IУ, VII.
36. Гусейн-Заде А.А. Некоторые итоги изучения поведения межвидовых гибридов тетраплоидных видов. - Тр.Азерб.НИИ, сер. "Земледелия", 1968, VII.
37. Гулканян В.О., Гулян А.А., Таманян К.Г. О наследовании признака устойчивости стеблей пшеницы к полеганию при гибридизации. - Биол.ж.Армении, 1971, 24, № 10.
38. Гулканян В.О., Гулян А.А. О наследовании признака высоты растений пшеницы при гибридизации. - Биол.ж.Армении, 1970, т.23, № 4.
39. Данилов Ж., Пухальский В.А. Влияние генов гибридного некроза на проявление гетерозиса в  $F_1$  у гибридов мягкой яровой пшеницы. - Докл.Моск.с/х Акад.им.К.А.Тимирязева, 1972, вып.180, ч.2.
40. Декапрелевич Л.Л. О получении нежизнеспособных и полужизнеспособных комбинаций при скрещивании пшениц. -Тр.Всесоюз. съезда по ген.селек., семенов. и племен.живот. Генетика, 1930, т.П.
41. Декапрелевич Л.Л., Яшагашвили Г.Г. Гены гибридного некроза в эндемичных видах и автохтонных популяциях пшениц Грузии. - Генетика, 1970, т. IУ, 4.
42. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Проявление гибридного некроза и красного гибридного хлороза у межвидовых гибридов грузинских пшениц - Генетика, 1971, т.УП, № 3.
43. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Получение исходного материала для выведения короткостебельных сортов мягкой пшеницы с повышенными технологическими качествами зерна путем скрещивания мягкой пшеницы с твердой. - Генетика, 1972, т.УШ, № 12.
44. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Гибридный некроз и гибридный хлороз в пшеницах Грузии и значение этого явления для селекционной работы и теоретических исследований. - Генетика, 1972, т. IХ, № 8.

- 
45. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Гибридный некроз и гибридный хлороз у пшениц Грузии и значение этого явления для селекционной работы и теоретических исследований. - Генетика, 1973, т. IX, № 8.
46. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Гибридная карликовость у вида пшеницы Дика. Генетика, 1975, т. XI, № II.
47. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. К познанию внутри видовой генетической неоднородности вида пшеницы Дика. - Генетика, 1976, т. XII, № 7.
48. Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Комплементарные гены летальности в пшеницах Грузии. - Тр. ГрузСХИ, 1977, т. 102.
49. Дорощев В.Ф., Мережко А.Ф. Проблема гибридного некроза и пшеницы. - Генетика, 1969, т. V, № 4.
50. Дорощев В.Ф., Пономарев В. Достижения в изучении наследования высоты растений пшеницы. - Междунар. с/х ж. 1971, № 3.
51. Дорощев В.Ф., Удачин Р.А. Короткостебельные сорта пшеницы и орошение. - Природа, 1971, № 10.
52. Джотэ Ашок К. Характер наследования высоты соломины у гибридов карликовых сортов пшеницы. - Селекция и семеноводство, 1972, № 2.
53. Ильинская-Центилович М.А. Методы селекции озимой пшеницы на устойчивость к полеганию. - В кн.: сб. "Растениеводство", Киев, "Урожай", 1968, т. 8.
54. Ильинская-Центилович М.А. Научные основы селекции озимой пшеницы на продуктивность к полеганию. - В сб. "Материалы юбилейн. научн. конференц., посвящ. 150-летию Харьковск. с/х ин-та. Харьков, 1968.
55. Ильинская-Центилович М.А., Тетерятченко К.Г. О селекции озимой пшеницы на устойчивость к полеганию. - Тр. Харьковск. с/х институт, 1969, т. 75, (112).
56. Казарян М.Х. Сравнительное изучение радиочувствительности у карликовых гибридов пшеницы в зависимости от содержания в клетках эндогенных тиолов. - Биологический журнал Армении, 1975, т. 28, № 4.
57. Казарян М.Х. Сравнительное изучение карликовости гибридов пшеницы. - Тр. Арм. НИИЗ, сер. "Пшеница", 1975, т. 2.



58. Казарян М.Х. Изучение второго поколения ( $F_2$ ) карликовых гибридов пшеницы. - Тезисы докл. научной сессии Арм. НИИЗ и Арм. республиканского правления НТО с/х, 30-31 декабря, 1975.
59. Казарян М.Х. Вопросы генетики гибридной карликовости. Кандидатская диссертация. Ереван, 1976.
60. Казарян Л.Г. Гены некроза и гибридной карликовости у твердых пшениц. - Тр. Арм. НИИЗ, сер. "Пшеница", 1976, № 1.
61. Козленко Л.В. Гибридная карликовость у пшеницы. "Сельское хозяйство зарубежом" .. Растениеводство, 1971, № 5.
62. Козлов Ю.Д. Создание высокопродуктивных короткостебельных сортов пшеницы для орошаемого земледелия Поволжья. - В кн.: сб. "Вопр. подъема производит. сил с/х и развития орошаем. земледелия в Поволжье". - М.: Колос, 1972.
63. Кобальтова Е.А. Скрещивание пшениц. Селек. и семен. в СССР, раздел селек. отд. Безенчукской обл. с/х, опыт. станции. Изд-во "Новая деревня", 1924.
64. Кобальтова Е.А. Характеристика межвидового скрещивания. Тр. Всесоюзного съезда по ген., селек., семенов. и племен. животн., 1930, т. IV.
65. Кобальтова Е.А. Озимая пшеница в Среднем Поволжье. Семеноводство, 1931, № 17.
66. Костыченко И.А. Явление преждевременной гибели гибридов при скрещивании пшеницы. Соц. растениеводство, 1936, № 6.
67. Костыченко И.А. О роли избирательной способности гамет при применении метода гибридизации в селекции. - "Яровизация", 1939, № 2.
68. Лукьяненко П.П. Выведение новых сортов озимой пшеницы интенсивного типа. - Вестн. с/х науки, 1970, № 4.
69. Лукьяненко П.П. О селекции низкостебельных сортов озимой пшеницы. - Селекция и семеноводство, 1971, № 2.
70. Лукьяненко П.П. Селекция высокоурожайных низкостебельных сортов озимой пшеницы. - С/х биология, 1969, т. 4, № 4.
71. Лукьяненко П.П. О селекции низкостебельных сортов озимой пшеницы. - В сб. Селекция и сортов. агротехн. озим. пшеницы". М.: Колос, 1971.

72. Лубнин А.Н. Гены гибридного некроза у некоторых районированных сортов яровой пшеницы. - Бюллетень Всесоюз. института растениеводства им.Акад.Н.И.Вавилова, вып.20, 1975.
73. Лубнин А.Н. Проявление некроза и хлороза в скрещивания видов и сортов озимой пшеницы. - Бюллетень ВИР им.Акад.Н.И.Вавилова, вып.21, 1972.
74. Лубнин А.Н. Наследование некоторых признаков и изучение гибридного некроза и хлороза при скрещивании различных сортов пшеницы. - Автореф.диссертации на соискание уч.степ. канд.биол.наук, 1972.
75. Майстренко О.И., Ботова А.С. Идентификация хромосом, определяющих гибридную карликовость у распространенных сортов пшеницы.-Тезисы работ 2 съезда Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им.Вавилова, 1972.
76. Менабде В.Л. Гибридогенные процессы в поколениях *T. malha* Des. et Men. x *T. monocoecilum* L. (к проблеме происхождения *T. vulgare*. Сообщение АН Груз.ССР, вып.7, 1946.
77. Мережко А.Ф. К вопросу о генетических причинах гибридного некроза пшениц. - Генетика, 6, вып.4, 1970.
78. Мкртчян А.А. Преодоление депрессии гибридов пшеницы путем дополнительного чужеродного опыления. - Журнал общей биологии, 18, вып.2, 1957.
79. Мкртчян А.А. Гены некроза у пшениц *T. aestivum* (первый список летальных генов).- Биологический журнал Армении, 24, № 2, 1971.
80. Мкртчян А.А. Исследования по генетике гибридного некроза. -Тез.докл.научной конференции, посвященной 50 летию образования СССР, 28-29 декабря, 1972.
81. Мкртчян А.А., Бабаджанян Г.А., Агаджанян З.Г. Летальные гены у пшеницы Дельфи. - Биологический журнал Армении, 25, № 2, 1972.
82. Мкртчян А.А., Минасян Т.А. Гены некроза у пшениц *T. aestivum* (восьмой список летальных генов).- Тр.Арм.НИИЗ, сер."Пшеница", вып.1, 1973.
83. Мкртчян А.А., Минасян Т.А., Казарян Л.Г. Гены гибридной карликовости у *T. aestivum* (Тринадцатый список летальных генов), (Тр.Арм.НИИЗ, сер."Пшеница", 1974, вып.2.

84. Медведев А.М. Короткостебельные пшеницы - ценный исходный материал в создании сортов для условий орошения. - "Бюл. Всес. ин-та растениеводства", вып.18, 1971.
85. Наволоцкий А.В. Использование депрессивных комбинаций в селекции мягких пшениц. - Научные труды Сев.-Зап.НИИСХ, № 9, 1965.
86. Наскидашвили П.П. Проявление гибридного некроза и красного гибридного хлороза в межвидовых скрещиваниях пшеницы. - Тр. ГрузСХИ, т. XXXVIII, 1974.
87. Наскидашвили П.П. Пшеница Дика в межвидовой гибридизации. - Вестник с/х наук, № 4, 1980.
88. Наскидашвили П.П. Межвидовая гибридизация пшеницы. - М.: Колос, 1984.
89. Неттевич Э.Д., Ээрхокин Л.М. Результаты изучения низкостебельных мексиканских форм яровой мягкой пшеницы. - Научн. тр. НИИ с/х центр. р-ов нечерноземн. зоны, т.2, вып.26, 1971.
90. Орлюк А.П. Изменчивость и наследуемость высоты растений и продуктивности колоса у гибридов озимой пшеницы в условиях орошения. - С/х биология, т.6, № 5, 1971.
91. Петросян Дж.А. Гены некроза у мягких пшениц отечественной селекции, (6 список летальных генов). - Биологический журнал Армении, 26, УП, 1973.
92. Петросян Е.А. Доза гена и сроки наступления фенотипической фазы у гибридов пшеницы. - Биологический журнал Армении, 26, № 3, 1973.
93. Пираковский И.А. Изучение депрессивного гибрида озимой мягкой пшеницы. - Материалы I научной конференции молодых ученых Всесоюз. селек.-генет. института, 1968.
94. Пираковский И.А. Изучение депрессии гибридов озимой мягкой пшеницы. - Сб. работ молодых ученых ВСГИ, 1969.
95. Пираковский И.А. Изучение способов преодоления депрессии Индухтом у ржи и гибридного некроза у пшеницы. - Автореф. на соискание ученой степени кандидата биологических наук, 1972.
96. Пыльнев В.Н., Пираковский И.А. Влияние генов некроза на развитие гибридов пшеницы на первых этапах вегетации. - Научно-техн. Баллетень ВСГИ, № 26, 1971.


97. Пыльнев В.Н., Пираковский И.А., Власенко В.С. К вопросу преодоления гибридного некроза у пшениц. - Цитология и генетика, 1972, № 7.
98. Пухальский В.А., Козленко Л.В. Гибридный некроз у пшеницы. - Сельхоз.биология, т.4, № 1, 1961.
99. Пухальский В.А., Козленко Л.В. Влияние генов некроза на проявление депрессии у гибридов первого поколения при межсортных скрещиваниях пшениц. - Генетика, т.6, № 9, 1970.
100. Пухальский В.А. Распространение генов гибридного некроза в яровых и озимых сортах мягкой пшеницы СССР. - Изв.Тимирязев. с/х Академии, № 6, 1972.
101. Пухальский В.А. Изучение некоторых мутантов твердых пшениц т. *durum* на наличие в генотипах генов гибридного некроза. - Доклады Моск.с/х Академии им.К.А.Тимирязева, вып.187, 1972.
102. Пухальский В.А., Данилов Ж. К вопросу о продуктивности  $F_2$  гибридов пшеницы, проявивших VI депрессию под влиянием комплементарных генов некроза. - Докл.Моск.с/х Акад.им.К.А.Тимирязева, вып.182, 1972.
103. Росенкова В.Е. Изучение и селекционное использование короткостебельных сортов яровой пшеницы. - В сб. "Пробл. Эксперим.генетики". - Минск: Наука и техн., 1972.
104. Руденко М.И., Удачин Р.А. Значение короткостебельных пшениц для селекции при орошении. - Вестн.с/х науки, № 4, 1969.
105. Саркисян Н.С., Мкртчян А.А., Бабаджанян Г.А. Образ жизни и локализация генов некроза у пшениц т. *aestivum* - Биологический журнал Армении, 26, № 4, 1971.
106. Саркисян Н.С., Бабаджанян Г.А., Мкртчян А.А. Гены некроза у пшениц т. *durum*. - Биологический журнал Армении, т.24, № 8, 1971.
107. Саркисян Н.С. Характеристика сортов пшеницы Т. по генам некроза (второй список летальных генов). - Биологический журнал Армении, т.25, № 1, 1972.
108. Саркисян Н.С., Петросян А.С. Характеристика сортов пшениц т. *aestivum* и Т. *compactum* по генам некроза. - Би-

логический журнал Армении, т.25, № 8, 1972.

109. Саркисян Н.С., Петросян Е.А., Петросян А.С. Экспрессивность некроза у определенных слабонекротических гибридов пшениц. - Тр.АрмНИИЗ, сер."Пшеница", № 1, 1973.
110. Саркисян Н.С., Бабаджанян Г.А., Петросян А.С. Сравнительное изучение некроза в первом и втором поколениях гибридов пшеницы. - Биологический журнал Армении, т.26, № 7, 1973.
111. Саркисян Н.С., Бабаджанян Г.А. Гены гибридной карликовости у твердых пшениц (Седьмой список летальных генов). - Тр.АрмНИИЗ, сер."Пшеница", вып.1, 1973.
112. Саркисян Н.С., Казарян М.Х. О гетерогенности сортов пшеницы по генам гибридной карликовости. - Тр.АрмНИИЗ, сер."Пшеница", вып.1, 1974.
113. Саркисян Н.С., Петросян А.С. Проявление признаков некроза и гибридной карликовости в онтогенезе гибридов  $G_1$ . -Тез. докл.научной сессии АрмНИИЗ. Армянское республиканское правление НТО сельского хозяйства, Ереван, 1974.
114. Саркисян Н.С., Петросян А.С. Фенотипическое проявление совместного действия генов некроза и карликовости. - Тр. Арм.НИИЗ. сер."Пшеница", вып.3, 1976.
115. Саркисян Н.С., Петросян А.С. Об интенсивности дыхания семян, корней и листьев некротических гибридов пшеницы и их родительных форм. - Биологический журнал Армении, т.26, № 6, 1973.
116. Салтыкова Н.Н. Эффективность скрещивания сортов мягкой и твердой пшеницы. - Сельхоз.биология, т.7, № 1, 1972.
117. Синицина С.М., Александров Э.М. Корреляция между устойчивостью к полеганию и некоторыми хозяйственно-ценными и морфологическими признаками у озимой пшеницы. - Зап.Ленингр.с/х ин-та, № 1, 165, 1971.
118. Сотченко Л.В. Мексиканские пшеницы-ценный исходный материал для селекции. - Сб.тр.аспирантов и молодых науч.сотрудн.ВНИИ растениеводства", № 17, 1970.
119. Товстик М.Г. Ценные для селекции формы короткостебельной пшеницы. - Селекция и семеноводство, № 3, 1971.

120. Товстик М.Г. Создание короткостебельных высокопродуктивных устойчивых к болезням сортов пшеницы для условий орошаемого земледелия. - В сб. "Селекция и сортов агротехн. озим. пшеницы". - М.: Колос, 1971.
121. Товстик М.Г. Направление и методы селекции пшеницы в Киргизии. - Науч. тр. Кирг. НИИ земледелия", вып. 10, 1971.
122. Турбин Н.В., Василенко И.И. Важнейшие проблемы селекции озимой пшеницы. - В кн. сб. "Селекция и сортов агротехн. озим. пшеницы". - М.: Колос, 1971.
123. Турбин Н.В., Загрекова В.Н. Жизнеспособность отдаленных гибридов F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> - Бюллетень института биологии АН БССР, т. 5, 1960.
124. Турбин Н.В., Шилко Т.С. Влияние предварительной межсортной гибридизации на результаты скрещивания твердой пшеницы с мягкой. - Сб. отд. гибр. - М.: Наука, 1970.
125. Филатенко А.А. Гибридизация *Triticum dicoccoides* Korn. с другими видами пшениц. - Тр. по прикл. - ботанике, генетике и селекции, № 34, 1969.
126. Федин М.А. - Исходный материал для селекции пшеницы на короткостебельность. - Докл. ВАСХНИЛ, № 8, 1972.
127. Федин М.А. Исходный материал для селекции пшеницы на короткостебельность. - Докл. ВАСХНИЛ, № 8, 1972.
128. Федин М.А., Лямербошай Л.М., Силис Д.Я. Использование диаллельных скрещиваний в генетическом анализе признака высоты растений. - Докл. ВАСХНИЛ, № 5, 1972.
129. Цильке Р.А. Обнаружение генов гибридной карликовости у двух сортов мягкой яровой пшеницы. - Генетика, т. 9, № 12, 1973.
130. Шульдин А.Ф. Гибридизация мягкой яровой пшеницы с озимыми скверхедами. - Тр. Ставропольского СХ Института, вып. 3, 1948.
131. Шульдин А.Ф. Теоретические и экспериментальные основы изменения наследственности однолетних культурных растений. - Автореф. дис. на соиск. степени доктора с/х наук, 1955.
132. Шульдин А.Ф., Потапова А.А. Агробиологическое изучение межвидовых гибридов пшеницы в связи с созданием озимых твер-

- дых и мягких пшениц. - Тр.Укр.Ин-та растениеводства, секции, т.3, 1959.
133. Щербина Д.Р. Скрещивание эколого-географических рас пшеницы. - Соц.растениеводство, сер.А, вып.18, 1936.
134. Якубницер М.М., Дорофеев В.Ф. Мировые ресурсы пшениц на службе советской селекции. - Тр.по прикл.ботан.генет. и селекции. Всес.ине-т растениеводства, т.39, № 1, 1968.
135. Якубницер М.М., Дорофеев В.Ф. Мировые ресурсы пшениц на службе советской селекции. - Тр.по прикл.ботан., генет. и селекции. Всес.ин-т растениеводства, т.41, № 1, 1969.
136. Якубницер М.М. Достижение по селекции и генетике пшеницы в СССР. - "Докл.ВАСХНИЛ", № 4, 1970.
137. Якубницер М.М. Использование мировой коллекции в селекции озимой пшеницы. - В сб. "Селекция сортов агротехн.озимой пшеницы". - М.: Колос, 1971.
138. Ahluwalia M., Sikka S.M. - Inheritance of the grass clump character in wheat. Ind. Jour. of Agric. Sci. 32, 1962.
139. Ausemus E.R. - Wheat in North America Dwarfness. Handbuch der Pflanzenzuchtung. 2, Auflage, Band II Bogen, 1959.
140. Ausemus E.R., Harrington J.B., Reitz L.P., Worzella W.W. - A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats. Amer. Soc. Agron., 38, 1946.
141. Anwar Ataur Rehman, Chowdhry AbdurRehman. - Heritability and inheritance of plant height, heading date and grain yield in four spring wheat crosses. "Crop. Sci.", 9, № 6, 1969.
142. Bhatt G.M. - Inheritance of heading date, plant height, and kernel weight in two spring wheat crosses. "Crop. Sci." 12, № 1, 1972.
143. Briggles L.W., Vogel O.A. Breeding short stature, disease resistant wheats in the United States. "Euphytica", Suppl. № 1, 17, 1968.
144. Canwin D.T., Evans L.E. - Note on a method of inducing seed production in dwarf wheat plants. Can. Jour. Pl. Sci., 43, 3, 1963.
145. Canvin D.T., Yao V.T., Jun - Fe. - Effect of temperature on the growth of wheat. I. Marquillo - Kenya - Farmer and two dwarf progeny. Canad. J. Bot., 43, 1967.
146. Churchward J.G. - Studies in the inheritance of resistance to bunt in a cross between Florence and Federations wheats. J. Roy. Soc. N.S.W., 64, 1930.


- 
147. Clark J.A., Allen and Hooker J.R.-Segregation and correlated inheritance in Marguis and Hard Federation crosses with factors for yield and quality of spring wheat in Mentana. Bull. U.S. Dept. Agric., Agric., I403, 1926.
148. Clark J.A., Quisenberry D.S., Karl S.-Inheritance of yield and protein content in crosses of Marguis and Kota spring wheats in Mentana. Jour. Agr. Res., 38, 1929.
149. Cutler G.H.-A dwarf wheat. Jour. Amer. Soc. Agron., II, 1919.
150. Ceccarelli S., Lorenzetti F., Briganti Giannoni G.M.-Analisi della variabilità genetica per la "forza della farina" in sette varietà di *Triticum aestivum* L. "Genet. agr.", 25, № 1-2, 1971.
151. CIMMI Report.-Dwarfness in hybrids. Intern. Maize and Wheat Improvement Center. Mexico. p778, 1966-1967.
152. Caldwell R.M., Compton L.E.-Inheritance of a lethal seedling character in a common and durum wheat. Report of the Botany June, 30, 42, Ann. Rep. Indiana Agric. 1938.
153. Caldwell R.M. and Compton L.E.-Complementary lethal genes in wheat causing a progressive lethal necrosis of seedlings. J. Heredity, 34/3, 1943.
154. Drăcea J., Săulescu N.N.-Cercetări asupra eredității lungimii paiului in primele generatii hibride la grul de tosamna. "Lucrarile stint. Inst. Agron. Timisoara. Ser. agron.", № II, 1968.
155. Donchev N., Mallinsky K.-Factors inducing in six common wheat varieties. Cereal Res Res. Commun 2, 1973.
156. Everson E.H., Muir C.E., Vogel O.A.-Dwarfing in *Triticum vulgare* (Vill). Agron. Jour. 1957.
157. Farrer W.-The making and improvement of wheats for Australian conditions. Agr. Gaz. N.S.W., 9, 1898.
158. Florell V.H.-A study of certain characters in wheat back crosses. Jour. Agr. Res., 43, 1931.
159. Florell V.H., Martin J.F.-Inheritance of complementary dwarfing factors in wheat. Jour. Agric. Res., 53, 1936.
160. Everson E.H., Muir C.E., Vogel O.A.-Dwarfing in *Triticum vulgare*. Agron. J. 49, 1957.
161. Fonseca Santiago, Patterson Fred L.-Yield component heritabilities and interrelationships in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) Crop Sci., 8, № 5, 1968.



162. Gandhi S.M., Bhatnagar M.P.-Genetics of dwarf growth in common wheat. *Curr.Sci.*, 30, 7, 1961.
163. Goulden C.H.-A genetic and cytological study of dwarfing in wheat and oats. Thesis submitted to the faculty of the graduate school of the Univ. of Minnesota. Minneapolis, 1925.
164. Gill G.S., Batra P.C., Randhawa N.S.- Response of two-gene dwarf wheat to split application of nitrogen. *Indian J. Agron.* 15, 4, 1970.
165. Gul Azam, Allan R.E.-Relation of the club gene to culm length and other characters of near-isogenic wheat lines. *Crop Sci.*, 12, 3, 1972.
166. Hayes H.K., Asmuth O.S.-A study of rust resistance in a cross between Hargulis and Korta wheats. *Jour. Agr. Res.*, 24, 1923.
167. Hebert T.T., Middleton G.K.-Lethality in a wheat cross. *Agron. Jour.*, 47, 196, 1955.
168. Hermsen J.G.Th.-The Localization of two genes for dwarfing in the wheat varieties Timstein by means of substitution lines. *Euphytica* 12, 2, 1963.
169. Hermsen J.G.Th.-Hybrid dwarfness in wheat. *Euphytica*, 16, 1967.
170. Hermsen J.G.Th.-Semi-lethality in hybrids of spring of wheat. *Euphytica*, 6, 1, 1957.
171. Hermsen J.G.Th.- The Classification of wheat varieties of the basis of their genotypes of necrosis. *Euphytica*, 8, 1, 1959.
172. Hermsen J.G.Th.-Quantitative investigations on progressive necrosis in wheat hybrids. *Euphytica*, 9, 1, 1960.
173. Hermsen J.G.Th.-The symbolization of complementary necrosis genes in wheat. A proposal wheat information service, 12, 1961.
174. Hermsen J.G.Th.-Hybrid necrosis as a problem for the wheat breeder. *Euphytica*, 12, 1, 1-16, 1963.
175. Hermsen J.G.Th.-The genetic basis of hybrid necrosis in wheat. *Genetics*, 33, 14, 1963.
176. Hermsen J.G.Th.-Hybrid necrosis and red hybrid chlorosis in wheat. Proceedings of the second International wheat symposium, August, 19-24, 1963. Lund Sweden. *Hereditas Supplementary* 2, 1963.

- I77. Hsu K.J., Sunderman D.W., Ausemus E.R.-Dwarf Plants resulting from crossing different varieties of wheat. Agron. Abstr., 51, 1955.
- I78. Hurd E.A., McGinnis R.C.-Note on the location of genes for dwarfing in Redman wheat. Can. J. Pl. Sci., 38, 506, 1958.
- I79. Hurd E.A.-A investigation of dwarf and winter habit in wheat using monosomic and chemical methods. Ph.D. thesis Univ. of Manitoba, Winnipeg, Man., 1960.
- I80. Johnson V.A., Biever K.J., Haunold A., Schmidt J.W.-Inheritance of plant height, yield of grain and other plant and seed characteristics in a cross of hard red winter wheat, *Triticum aestivum* L. "Crop Sci.", 6, № 4, 1966.
- I81. Kihara H.-Zytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. Coll. Sc. Kyoto Univ., 1, 1924.
- I82. Kohli S.P., Mukherjee K.K., Sethi K.L.-Lodging resistance in wheat. II. Identification of superior genetic stocks. "Indian J. Agron.", 12, № 3, 1967.
- I83. Kuspira I., Unrau I.-Genetic Analysis of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines. "Canad. J. Plant Sci.", № 3, 1957.
- I84. Leighty C.F., Taylor J.W.-Studies in Natural hybridization of wheat. Jour. Agr. Research, 35, 1927.
- I85. Mallinsky K.-A study on hybrid dwarfness and on the factors which determine it in six varieties of common wheat. Доклады СХА им. Г. Димитрова, 3, 1972.
- I86. McMillan J.R.A.-The inheritance of grass clumps in wheats. Rep. Aust. N.Z. Assoc. Adv. Sci., 21, 1934.
- I87. McKenzie Hugh.-Inheritance of subcrown internode length in four spring wheat cultivars. "Can. J. Plant Sci.", 51, № 2, 1971.
- I88. Merkle O.G., Atkins J.M.-Inheritance of plant height and stem rust resistance in wheat, *Triticum aestivum* L. "Crop Sci.", 4, № 4, 1964.
- I89. Morris Rosalind, Schmidt J.W., Johnson V.A.-Chromosomal location of a dwarfing gene in "Tom Thumb", wheat derivative by monosomic analysis. "Crop Sci.", 12, № 2, 1972.

190. Morrison G.W., Campbell A.B. - Semidwarf wheats - a new challenge for Canada. "Agric.Inst.Rev." 24, 1969.
191. Murty B.R. - Plant gene pools and their relevance to the conservation of flora. "IUCN Publs New ser.", № 17, 1970.
192. McMillan J.R.A. - Investigation on the occurrence and inheritance of the grass clump character in crosses between varieties of *Triticum vulgare* (Vill.). Bull.Counc.Sci.indust. Res.Austr., 104, 1, 62, 1937.
193. Moore K. - The physiological control of  $P_1$  - grass dwarf in *Triticum aestivum* L. Euphytica 15, 1966.
194. Moore K. - The genetical control of the grass dwarf phenotype in *T.aestivum*. W Euphytica, 18, 2, 1969.
195. Morrison J.W. - Dwarfs, semi-lethals and lethals in wheat. Euphytica, 6, 1957.
196. Morrison J.W., Gfeller F. - Dwarfness in common wheat. Cereal New 3, 2, 1957.
197. Müller K.O. - Über einen subletalfaktor beim Weizen. Landwirtschaftliche Jahrb-cher 90, 1941.
198. Napela S. - Dziedziczenine cechy karłowatosci u pazenic. Postry Nauk Rolniczych 4, 1971.
199. Neethling J.H. - A preliminary note on dwarfs appearing in Gluyas Early (wheat) hybrids. South African Jour.Sci., 14, 1917.
200. Neethling J.H. - Will the inhibitor (dwarfness) throw new light on the "multiple factor hypothesis" of quantitative characters? So African Jour.Sci., 26, 1929.
201. Neethling J.H. - Wheat varieties in South Africa, their history and development until 1912. Science Bull. 108, Dept.of Agric.Pretoria, South Africa, 40, 1932.
202. Nieves R. - Investigaciones sobre la herencia de los caracteres en el trigo. Bull.Min.Agr. (Argentina) 29, 1930, Abs. Biol. Abs. 1933.
203. Nieves R. - Inheritance of some morphological and physiological characteristics of wheat. Arch.Pitotech. Uruguay 2, 1937.
204. Nishikawa K. - Lethality in  $F_1$  plants of *T.diccocum* x *Aegilops squarrosa* seiken Zihō Rep-Kihara Inst.Biol. Res. 6, 1953.

- 
205. Nishikawa K. - Hybrid lethality in cross between Emmer wheat and *Aegilops squarrosa*. I. Vitality of  $F_2$  hybrid between Emmer wheat and *Aeg. squarrosa* var. *typica*. Seiken Zihō, II, 1960.
206. Nishikawa K. - Hybrid lethality in crosses between Emmer wheats and *Aegilops squarrosa*. II. Synthesized 6x wheat employed as test varieties. Jap. J. of Genetics, 37, 3, 1962.
207. Nishikawa K. - Hybrid lethality in crosses between Emmer wheats and *Aegilops squarrosa*. III. Gene analysis of type 2 necrosis. Seiken Zihō, I4, 1962.
208. Nishikawa K. - Distribution of necrosis genes in Emmer wheat. Annual Rept. National Inst. genetics, I4, 62, 1963.
209. Nishikawa K. - Further proof that type I necrosis is controlled by the ne-genetic system. Ann. Rept. National Inst. Genetics, I, I4, 66, 1963.
210. Nishikawa K. - Considerations on the phylogeny of common wheat based on hybrid lethality between its ancestral species. Seiken Zihō, I6, 1964.
211. Nishikawa K. - Lethality in  $F_2$  plants of *T. dicoccum*, *Aegilops squarrosa*. Seiken Zihō Rept. Kihara Inst. Biol. Res., 6, 1953.
212. Nishikawa K. - Hybrid lethality in crosses between Emmer wheats and *Aegilops squarrosa*. I. Vitality of  $F_2$  hybrids between Emmer wheats and *Aegilops squarrosa* var. *typica*. Seiken Zihō Rept. Kihara Inst. Biol. Res., II, 1960.
213. Nishikawa K. - Lethality and dwarfness on the hybrids between emmer and synthesized 6x wheats. Wheat Information service, I3, 1961.
214. Nishikawa K. - Hybrid lethality in crosses between emmer wheats and *Aegilops squarrosa*. I. Synthesized 6x wheats employed as test varieties. Jap. Jour. of Genet., 37, 1962.
215. Nishiyama S., Maruyama T. - Extraction of tetraploids (AAEB) of common wheats (AAddDD). Jap. Jour. Bread, I5(I). B.A. 47, I, 1966.
216. Nishikawa K. - Identification and distribution of necrosis and chlorosis genes in Tetraploid wheat. Seiken Zihō, I9, 1967.
217. Paquet J. - Etude de quelques problèmes posés par une sélection pour le nanisme (type demi-nain) chez le blé tétraploïde. "Ann. ameliorat. plantes", I8, N° 3, 1968.

218. Paquet J.-Effects of a selection for semi-dwarfness on the other characters of bread wheat (Autumn sown). *Euphytica*, 17, Suppl. № 1, 1968.
219. Peixoto Gomes E.- Informaciones sobre la induccion de mutaciones en trigo mediante la irradiacion de semillas. "Induced Mutations and Plant Improv. Proc. Latin American Study Group. Meet. Buenos Aires, 1970". Vienna, 1972.
220. Pao W.K., Li C.H., Chen C.W., Li H.W. -Inheritance of dwarfness in Common wheat. *Jour. Am. Soc. Agron.*, 36, 1944.
221. Piech J.-Monosomic analysis of semi-dwarfism and grass clump dwarfism in common wheat. *Euphytica* 17, suppl. I, 1968.
222. Piech J., Evans L.E.-Monosomic analysis of temperature sensitive dwarfism in common wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.*, I, 10, 1968.
223. Piech J., Evans L.E.-Inheritance of dwarfing in crosses of spring wheat varieties. *Genetica Polon.*, 8, № 1-2, 1967.
224. Piech J.-Badania nad heterozia mieszcancow miedzyodmianowych pszenic krotkoslomych, posrednich i wysokich (*Triticum aestivum* L.). *Hodowla rosl. aklimat. i nasienn.*, II, № 6, 1968.
225. Piech J.-Monosomic and Conventional genetic analysis of semi-dwarfism and grass-clump dwarfism in common wheat. *Euphytica*, 17 Suppl. 1968.
226. Powell J.P.-Schlehuber A.M.-"Crop Sci." 7, № 5, 1967.
227. Richardson A.E.V.-Wheat and its cultivation. IO. Wheat improvement. *Jour. Dept. agric. Victoria*, II, 1913.
228. Richardson A.E.V.-Wheat and its cultivation. *Victorian Dept. Agric. Bull.*, 22, 1924.
229. Ruebenbauer T.-Jakie Badania Nalezny przeprowadzic, a by uzyskac
230. Sax-Sterility in wheat hybrids. *Genetics*, 6, 4, 399 - 416, 1921.
231. Shebeski L.H.-Determination of the number of different gene loci involved in stem rust resistance of the bread wheat. *Rept. Internat. Wheat Stem-Rust Conf. Held at Fort Garry Hotel, Winnipeg, Canada, Jan. 1953.*
- Sikka S.M., Rao M.V.-Inheritance studies in wheat. II *Indian J. Genet.*, 17 (I), 1957.
233. Sikka S.M., Rao M.V., Ahluwalia M.-Inheritance studies in

wheat X. X. Inheritance of field reaction to rusts and other characters. Indian Jour. agr. Sci. 30: 1960.

234. Scarascia- Mygnozza G.T. Induced mutations in breeding for lodging resistance. The Use of Induced Mutations in Plant Breeding. (Rep. FAO/ IAEA Tech. Meeting, Rome, 1964), "Pergamon Press", Oxford, 537, 1967.
235. Scarascia - Mygnozza G.T., Bagnara D., Bozzini A. - Mutations induced in durum wheat and their significance in genetics and breeding. "Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.", 357, 1968.
236. Swaminathan M.S., The M.P. - Identification of chromosomes carrying the major genes for dwarfing in the wheat varieties Lerma Rojo and Sonora 64. "Current Sci." (India), 38, 16, 1969.
237. Schmalz H. - Subvitale F. Kombinationen beim weizen. I. Genetische Untersuchungen. Der Züchter, 29, 5, 1959.
238. Sharma D. - Use of radiations for breaking hybrid necrosis in wheat. Euphytica, 18, 1, 66, 1966.
239. Stephens F.E. - Inheritance of earliness in certain varieties of spring wheat. Jour. Amer. Soc. Agron. 19, 1927.
240. Stewart G., Tingay D.C. - A genetic recombination for the expression of awns in wheat. Amer. Nat., 62, 1928.
241. Stewart G., Tingay D.C. - Transgressive and normal segregations in a cross of Marquis x Federation wheats. Jour. Amer. Soc. Agron., 20, 1928.
242. Stewart G. - Correlated inheritance in a cross between Dicklow x Sevier wheat. Jour. Amer. Soc. Agron., 23, 1931.
243. Stewart G., Bischoff R.K. - Correlated inheritance in a cross (Sevier x Dicklow) x Dicklow wheats. Jour. agric. Res., 42, 1931.
244. Tanaka M. - The distribution of dwarf gene in Triticum (Japanese). Jap. Jour. Breed., 3, 179, 1958.
245. Tingey D.C. - Inheritance of dwarfing in wheat. Proc. Utah Acad. Sci., 8, 1931.
246. Tingey D.C. - Inheritance of dwarfing in wheat. Jour. Agric. Res., 46, 1933.

247. Thomson W.P.-The genetics and cytology of a dwarf wheat. Trans. Roy. Soc. Can. 22, 1928.
248. Tsunewaki K.-Monosomic and conventional analysis in common wheat. III. Lethality, Jap. Jour. Genetics, 35, 3, 1960.
249. Tsunewaki K. and Kihara H.-Comperative gene analysis of common wheat and its ancestral species. I. Necrosis. Jap. J. Genetics, 37, 1962.
250. Tsunewaki K.-Nishikawa H.- Frequencies of  $Ne_1$ ,  $Ne_2$  genes in Emmer and Common wheats. Annual Rep. of the genetics, 4, 14, 1963.
251. Tsunewaki K., Nakai J.-Geographical distribution of necrosis genes in common wheat. II. Distribution on Japanese local varieties. National Inst. of genetics Annual Rep., 15, 54, 1964.
252. Tsunewaki K., Nishikawa K.-Frequencies of  $Ne_1$  and  $Ne_2$  genes in Emmer and common wheats. W. J. S., 17, 1964.
253. Tsunewaki K.-Gene analysis on chlorosis of the hybrid T. aestivum var. chinese Spring x T. macha var. subletchumicam and its bearing in the genetic basis of necrosis and chlorosis. Jap. J. Genetics, 6, 41, 1966.
254. Tsunewaki K., Nakai J.- Distribution of necrosis genes in wheat. I. Common wheat from Central Asia. Can. J. Genetics and Cytology, 9, 1, 1967.
255. Tsunewaki K., Nakai J.-Distribution of necrosis genes in Wheat. II. Japanese local varieties of common wheat. Canad. J. of Genetics and Cytology, 9, V, IX, 1967.
256. Tsunewaki K., Nakai J.-Necrosis genes in UAS varieties of common wheat. Wheat inform. Servica Kyoto Univ., 25, 1967.
257. Tsunewaki K., Nakai J.-Distribution of necrosis genes in wheat. III. U.S. Common wheat. Can. J. Genet. and Cytol., 9, 1967.
258. Tsunewaki K., Hori T.-Distribution of necrosis genes in wheat. IV. Common wheat from Australia, Tibet and Northern Europe, Japan. J. Genetics, 42, 4, 1967.
259. Tsunewaki K., Nakai J.-Necrosis genes in Japanese local varieties of common wheat. Wheat Inf. Serv. Kyoto Univ., 23, 24, 1967.
260. Tsunewaki K., Nakai J.-Necrosis genes in KUSE wheat. Wheat Inf. Serv. Kyoto Univ., 23, 24, 1967.





274. Zeven A.C.—First supplementary list of genotypes of hybrid necrosis of wheat varieties. *Euphytica*, 14, 3, 1965.
275. Zeven A.C.—Geographical distribution of genes causing hybrid necrosis in wheat. *Euphytica*, 15 (3), 1966.
276. Zeven A.C.—Second supplementary list of genotypes of hybrid necrosis of wheat varieties. *Euphytica*, 16, 1, 1967.
277. Zeven A.C.—On the ancestry of the *T. vulgare* varieties Gabo and Timstein. *Wheat Inform. Serv. Kyoto Univ.* 23, 24, 1967.
278. Zeven A.C.—Third supplementary list of wheat varieties classified according to their genotype for hybrid necrosis. *Euphytica*, 17(1), 1968.
279. Zeven A.C.—Fourth supplementary list of wheat varieties classified according to their genotype for hybrid necrosis. *Euphytica*, 18(1), 1969.
280. Zeven A.C.—Fifth supplementary list of wheat varieties classified according to their genotype for hybrid necrosis and geographical distribution of Ne-genes. *Euphytica*, 20, 1971.
281. Zeven A.C.—Geographical distribution of genes causing hybrid dwarfness in hexaploid wheat of the old world. *Euphytica* 19, 1970.
282. Zitelli G., Vallega J.—Fattori di nanismo e di resistenza alla *Puccinia graminis tritici* nei frumenti duri. "Genet. agr." 25, № 1-2, 1971.

#### ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

Описывается современное состояние в селекционной работе по выведению новых высококачественных сортов пшеницы. Раскрыты вопросы оценки селекционного начального материала и наследственности. По результатам проведенных экспериментов, обобщения отечественных и зарубежных источников сделаны выводы о том, что основу генетической селекции пшеницы составляет генетическая структура, что интенсивные типы пшеницы могут быть созданы при выявлении существующих ген в генотипе.

П. П. Наскидашвили



ქართული  
ბიბლიოთეკა

შ ი ნ ა ა რ ს ი

შ ე ს ა ვ ა ლ ი . . . . .

1. მოკლედეროიანობის გამაპირობებელი გენები . . . . . 4

2. ჰიბრიდული ქონდარობის გამაპირობებელი გენები . . . . . 4

3. ჰიბრიდული ნეკროზის გამაპირობებელი გენები . . . . . 8

3.1. ჰიბრიდული ნეკროზის და ჰიბრიდული ქლოროზის  
შესწავლის სირთულე . . . . . 18

3.2. ნეკროზის და ქლოროზის მნიშვნელობა  
პრაქტიკულ სელექციურ მუშაობაში . . . . . 19

3.3. ნეკროზის გავლენა პირველი თაობის სელექციურ  
ნიშნებზე . . . . . 21

3.4. ჰიბრიდული ნეკროზის მემკვიდრეობა და მეორე  
თაობის ჰიბრიდებზე გენების დონების გავლენა . . . . . 22

3.5. საქართველოს რბილი ხორბლის ჯიშების  
ჰეტეროგენურობა ნეკროზის გენების მიხედვით . . . . . 23

4. წითელი ჰიბრიდული ქლოროზის გამომწვევი გენები . . . . . 24

5. ხორბალში ლეტალური გენების შესწავლის შედეგები . . . . . 26

და ს კ ვ ნ ა

პეტრე პავლეს ძე ნასყიდაშვილი. ხორბლის სელექციის გენეტიკური საფუძვლები. მიმოხილვითი ინფორმაცია. სერია 1. "მიზნობრივი კომპლექსური სამეცნიერო-ტექნიკური პროგრამებისა და უმნიშვნელოვანეს სამეცნიერო-ტექნიკურ პროგრამაზე გადამწყვეტის პროგრამების საინფორმაციო უზრუნველყოფა", გამომშვება 8, სამეცნიერო-ტექნიკური ინფორმაციისა და ტექნიკურ-ეკონომიკურ გამოკვლევათა სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი, 1984, გვ. 56, 282 დასახელების ბიბლიოგრაფია.

რედაქტორი ლ. მდინარაძე

ტექნიკური რედაქტორი მ. რინენბერგი

ხელმოწერილია დასახელებულ 25.03.85, უფ. 07788 ფორმატი 60x84/16 ოფსეტური ნაბ. თაბახი 3,5, სააღრ. საგ. თაბახი 2,0 შეკვეთა 27 ტირაჟი 225, ფასი 40 კაპ.

საქართველოს სამეცნიერო-ტექნიკური ინფორმაციისა და ტექნიკურ-ეკონომიკურ გამოკვლევათა სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, 380062, თბილისი, ი. ჭავჭავაძის პრ., 35.

ГрузиниинТИ, 380062, Тбилиси, пр. И. Чавчавадзе, 35

1042/62

F 59. 001  
3  
თბილისის  
უნივერსიტეტი

Обзорная информация. Тбилиси,  
ГрузНИИНТИ, 1985, сер. 1, вып. 8, с. 1-56.