

თბილისის ივანე ჯავახიშვილის სახელობის
სახელმწიფო უნივერსიტეტი

თამარ საღაგიშვილი

ენდემურ ღვინის საფუარში ზოგიერთი ტაქსონომიური ნიშნის
შედარებით-გენეტიკური შესწავლა

03.00.15 – გენეტიკა

დ ი ს ე რ ტ ა ც ი ა

ბიოლოგიის მეცნიერებათა კანდიდატის სამეცნიერო
ხარისხის მოსაპოვებლად

მეცნიერ-ხელმძღვანელები:
პროფ. ი. ჭუჭულაშვილი, †
პროფ. ა. შათირიშვილი

შესავალი	4
ლიტერატურის მიმოხილვა	6
თავი I. საქარომიცეტების სასიცოცხლო ციკლი და გენეტიკური აპარატის ორგანიზაცია	6
თავი II. სახეობის კონცეფცია და კრიტერიუმები საქარომიცეტებში	10
თავი III. ტაქსონომიური ნიშნების გენეტიკა	16
3.1. ჰომო- და ჰეტეროთალიზმი	16
3.2. ნახშირწყლების ფერმენტაციის გენეტიკური კონტროლი და მისი სისტემატიკური მნიშვნელობა	22
3.3. ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება საქარომიცეტებში და მისი სისტემატიკური მნიშვნელობა	29
ექსპერიმენტული ნაწილი	37
თავი IV. მასალა და მეთოდიკა	37
4.1. ცდებში გამოყენებული ძირითადი ტესტ-შტამები	37
4.2. საკვები არეები	38
4.3. პოპულაციიდან წმინდა კულტურის გამოყოფის მეთოდი	41
4.4. რეპლიკაციის მეთოდი	41
4.5. სპორულაციის პროცესის შესწავლა	42
4.6. გენეტიკური ნიშნებით მარკირებული კულტურების ჰიბრიდიზაცია და ჰიბრიდოლოგიური ანალიზის მეთოდი	42
4.7. ულტრაიისფერი სხივების ლეტალური მოქმედების აღრიცხვის მეთოდი	43
4.8. შაქრების ფერმენტაციის უნარის განსაზღვრის მეთოდი	44
4.9. გიგანტური კოლონიის მიღების მეთოდი	45
4.10. ანტაგონისტური აქტივობის განსაზღვრის მეთოდი	45

თავი V. საქარომიცეტების ტაქსონომიაში გამოყენებული ზოგიერთი ნიშნის შესწავლა ღვინის საფუარში	46
5.1. უჯრედისა და კოლონიების ფორმა	47
5.2. ღვინის საფუარში ულტრაიისფერი სხივებისადმი რადიომგრძნობელობის შესწავლა	55
5.3. ჰომო/ჰეტეროთალიზმი	62
თავი VI. გენოსისტემატიკა ღვინის საფუარის ენდემურ ფორმებში	72
თავი VII. ნახშირწყლების ფერმენტაცია ღვინის საფუარში და მისი სისტემატიკური მნიშვნელობა	79
თავი VIII. ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება ღვინის საფუარში	88
დასკვნითი განზოგადება	108
ძირითადი დასკვნები	111
ლიტერატურის სია	113

შესავალი

საფუარი სოკოები - საქარომიცეტები გენეტიკისა და მოლეკულური ბიოლოგიის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი კლასიკური ობიექტია. ამ ობიექტს ფართოდ იყენებენ გენურ ინჟინერიასა და მიკრობიოლოგიურ მრეწველობაში (ლეინის, ლუდის, ბურახის მისაღებად, პურის ცხობაში, საკვები ცილების, ვიტამინებისა და ამინომჟავების კონცენტრატების, ფერმენტების, სამკურნალო პრეპარატების მისაღებად). საქარომიცეტების პოპულაციური გენოფონდის მრავალმხრივი გამოყენება გენეტიკურ-სელექციური მიზნით განაპირობა განსხვავებული წარმომავლობის ბუნებრივი შტამების შედარებით-გენეტიკურმა შესწავლამ. თანამედროვე მიკრობიოლოგია გენეტიკისა და მოლეკულური ბიოლოგიის მიღწევებს ეფუძნება. ამ დარგებში მოპოვებული დიდი მიღწევების მიუხედავად, ბოლო პერიოდამდე ნაკლები ყურადღება ეთმობოდა საფუარი სოკოების, კერძოდ, საქარომიცეტების ტაქსონომიას. მოლეკულურ ბიოლოგიასა და გენეტიკაში მიღებული მეთოდოლოგიური პრინციპებისა და ზუსტი მეთოდების გამოყენებით შესაძლებელია საქარომიცეტებში ნათესაური კავშირების გამოვლენა და ფილოგენიის დადგენა (Наумов, 1989; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993; შათირიშვილი, ჭუჭულაშვილი, 2000).

საფუარ სოკოებში ტაქსონომიის პრინციპებისა და მეთოდების გამოყენებას საუკუნოვანი ისტორია გააჩნია. ტრადიციულად სისტემატიკა მხოლოდ მორფოლოგიურ და ბიოქიმიურ-ფიზიოლოგიურ კრიტერიუმებს ემყარებოდა. სახეობების, გვარებისა და ოჯახების დასადგენად ძირითად სადიაგნოსტო-ტაქსონომიურ ნიშნად ნახშირწყლებისადმი დამოკიდებულება (ასიმილაცია, ფერმენტაცია) იყო მიჩნეული (Lodder, Kreger van Rij, 1952; Lodder, 1970). საქარომიცეტების სახეობებს შორის ფერმენტულ სპექტრში განსხვავებას ეკოლოგიური იზოლაციით ხსნიდნენ (Кудрявцев, 1954). მაგრამ ამგვარი ვარაუდი ნაკლებად სარწმუნოა, რადგან საქარომიცეტებში გაერთიანებულ მრავალ სახეობას ერთი და იგივე ეკოლოგიური ნიშა უკავია (Наумов, 1989; Квасников, Щелокова, 1991).

მიუხედავად იმისა, რომ საფუარი სოკოები, კერძოდ, საქარომიცეტები, დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობის და თეორიული კვლევის მოდელური ობიექტია, მათი ტაქსონომიური სადიაგნოსტო ნიშნების მიზანმიმართული კერძო გენეტიკური კვლევები ბოლო პერიოდამდე არ ჩატარებულა; თანამედროვე ეტაპზე, სირთულის გამო ამგვარი შრომები საკმაოდ მცირერიცხოვანია. ყველაზე მნიშვნელოვანი მიზანმიმართული გამოკვლევები ჩატარებულია ზიმოლოგ-გენეტიკოს გ ნაუმოვის მიერ

ენდემურ ღვინის საფუარში ტაქსონომიური ნიშნების გენეტიკური ანალიზი და პოპულაციების შედარებით-გენეტიკური შესწავლა პირველად ი.ჭუჭულაშვილმა მოახდინა.

საქართველო მდიდარია ღვინის საფუარის ბუნებრივი პოპულაციური გენოფონდით. მას ღვინის წარმოების მრავალსაუკუნოვანი ისტორია გააჩნია, რაც მდიდარი არქეოლოგიური მასალით დასტურდება. საქართველო მინეულია იმ ერთ-ერთ პირველად კერად, სადაც მეღვინეობას ჩაეყარა საფუძველი (Беридзе, 1965). საქართველოში ღვინის კუსტარული მეურნეობები წარმოადგენენ იმ კერას, სადაც ზდებოდა ღვინის საფუარი სოკოების უნიკალური პოპულაციური გენოფონდის როგორც ფორმირება, ისე შენარჩუნება (შათირიშვილი, 1995).

ღვინის საფუარს ზომოლოგები XX საუკუნის 70-იან წლებამდე დამოუკიდებელ ბიოლოგიურ სახეობად მიიჩნევდნენ. ბოლო წლებში ყველა გაკულტურებული საქარომიცეტი ყოველგვარი შიგასახეობრივი სტრუქტურის გარეშე ერთ სახეობაში *Saccharomyces cerevisiae*-ში გააერთიანეს (Lodder, 1970; Kriger van Rij, 1984; 1986; Haymov, 1989; Квасников, Щелокова, 1991).

ლიტერატურული მონაცემები, რომლებიც ეხება სახეობის შიგნით არსებულ სისტემატიკური რანგების განსაზღვრას სოკოებში და კერძოდ, საქარომიცეტებში, სადღეისოდ საკმაოდ მწირია. უნდა აღინიშნოს, რომ ამგვარი მიდგომა ამჟამად არ არსებობს. ბუნებრივი პოპულაციების შედარებით-გენეტიკური შესწავლით შესაძლებელი იქნება სახეობის კრიტერიუმების სრულყოფილი დამუშავება, პოპულაციის, სახესხვაობის, ქვესახეობის და სხვა რანგის ტაქსონომიური ნიშნების ჩამოყალიბება (Захаров, 1984; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

სამუშაოს ძირითად მიზანს შეადგენდა საქართველოს მნიშვნელოვანი მეღვინეობის ცენტრების (კახეთი, ქართლი) საქარომიცეტების პოპულაციათა შედარებით-გენეტიკური შესწავლა, გამოყოფილ შტამებში სადიაგნოსტოდ გამოყენებული ნიშნების გენეტიკური ანალიზი. გენეტიკური, მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური და ეკოლოგიური კრიტერიუმების კომპლექსური გამოყენების საფუძველზე ღვინის საფუარის შიგასახეობრივი სტატუსის განსაზღვრა.

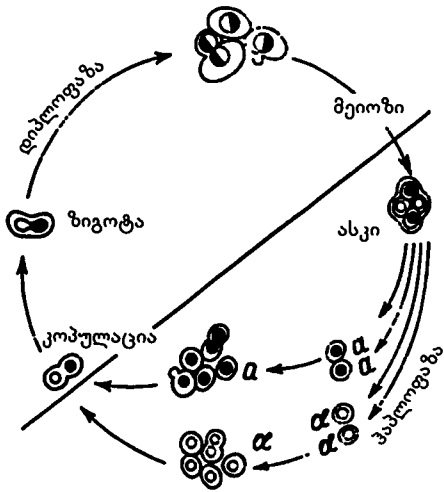
ლიტერატურის მიმოხილვა

თავი I საქარომიცეტების სასიცოცხლო ციკლი და გენეტიკური აპარატის ორგანიზაცია

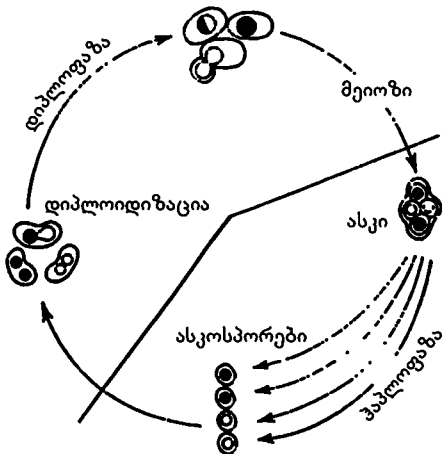
საქარომიცეტებში გაერთიანებულია პაპლოდიპლობიონტური ერთუჯრედიანი სოკოები. ვეგეტატურ უჯრედებს გააჩნიათ ქრომოსომათა დიპლოიდური ან პაპლოიდური კომპლექტი. საქარომიცეტების სასიცოცხლო ციკლისთვის ნიშანდობლივია პაპლო- და დიპლოფაზა, განაყოფიერება (პლაზმოგამია და კარიოგამია), მიტოზი, მეიოზი. სქესის გენეტიკური დეტერმინაციის მიხედვით საქარომიცეტები ჰომოგენური ბიოლარული შეუთავსებადი ორგანიზმებია. გვხვდება პოპოთალური და პეტეროთალური ფორმები, ისინი სასიცოცხლო ციკლში პაპლოიდური და დიპლოიდური ფაზის ხანგრძლივობით განსხვავდებიან. მეიოზის შედეგად ასკში ყალიბდება a და α შეწყვილების ტიპის სპორები. მათი კოპულაციით a/α გენოტიპის დიპლოიდი წარმოიქმნება (იხ.სურ. 1-2). ბუნებრივ პოპულაციებში იშვიათად გვხვდება პოლიპლოდი და ანეუპლოიდი ფორმები (Ингс-Вечтомов, 1982, Mortimer et al., 1989; Ингс-Вечтомов, Карпова, 1993; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი 2000).

საქარომიცეტებს გააჩნიათ სფერული ან ოვალური ფორმის უჯრედი, რომლის ზომა ვარიაბილურია (3:30 x 3:10 მკმ) (მოსიაშვილი, 1969; Fincham et al., 1979; Захаров и др., 1984). იგი მნიშვნელოვან ტაქსონომიურ ნიშანს წარმოადგენს (Квасников, Шелокова, 1991; შათირიშვილი, 1995).

საქარომიცეტების გენეტიკური აპარატი ეუკარიოტულ ორგანიზმებს შორის ყველაზე კარგადაა შესწავლილი მათთვის ნიშანდობლივია ერთი ბირთვი, რომელშიც ლოკალიზებულია წვრილი, სფერული ფორმის ქრომოსომები ($n=17$). პაპლოიდური გენომი $1,4 \cdot 10^4$ ნ.წ-ს შეიცავს, რომლის 60% A-T წყვილებს შეადგენს (Mortimer et al., 1989; Ингс-Вечтомов, Карпова, 1993). საფუარი სოკოების გენომი წარმოდგენილია ობლიგატური (ქრომოსომაში და მიტოქონდრიების დნმ-ში ლოკალიზებული გენები და მათი მარეგულირებელი უბნები) და ფაკულტეტური (დნმ-ისა და რნმ-ის შემცველი წრფივი ან რგოლური ფრაგმენტები, რომლებიც გვხვდება როგორც ბირთვში, ისე ციტოპლაზმაში) სისტემებით (Sherman, 1990; Ингс-Вечтомов, 2000; Голубовский, 2001).



სურათი 1. ჰეტეროთალური საქარომიციტის სასიცოცხლო ციკლი



სურათი 2. ჰომოთალური საქარომიციტის სასიცოცხლო ციკლი

ქრომოსომების იდენტიფიკაცია და სტრუქტურული ანალიზი ციტოლოგიური მეთოდებით შეუძლებელია. მათ რაოდენობასა და ზომაზე გენთა შეჭიდულ ჯგუფთა რაოდენობითა და მათში ლოკალიზებული გენების მიხედვით მსჯელობდნენ (Lindgren, 1949; Byers, Goetsch, 1975; Mortimer, Shild, 1981; Захаров, Мацелиюх, 1986). ბოლო პერიოდში პულს-ელექტროფორეზით შეძლეს ქრომოსომების გამოყოფა, იდენტიფიცირება და მათი ზომების განსაზღვრა (Захаров, Мацелиюх, 1986; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993). ყველაზე პატარა ზომისაა I ქრომოსომა (შეიცავს 242 ათას ნ წ.), დიდი კი XII ქრომოსომა (შეიცავს 2350 ათას ნ.წ.). მთლიანად პაპლოიდური გენომი 12537 ათასი ნ წ.-გან შედგება, რომლის ზომა 4292 cM-ია ($4,2 \cdot 10^3$ მკმ) (Mortimer et al., 1989; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993). საფუარი საქარომიცეტების ყველაზე დიდი ზომის ქროსომაჰ კი გაცილებით მცირე ზომისაა ბაქტერიის ნუკლეოიდთან შედარებით (ნაწლავის ჩხირის ნუკლეოიდი შეიცავს $4 \cdot 10^9$ ნ.წ.).

ბუნებრივი იზოლატებიდან გამოყოფილი შტამების შესწავლით გამოვლენილია ტელომერული უბნების პოლიმორფიზმი. შტამები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ტელომერის ზომით და აგებულებით. ფიზიკური მარკერების მომარჯვებით შედგენილია გენომის სრული რესტრიქციული რუკა. სეკვენირებულია 16 ქრომოსომა. ვინაიდან XVII ქრომოსომის გამოყოფა გაძნელებულია, ამდენად იგი არაა სეკვენირებული (Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

უნდა აღინიშნოს, რომ საქარომიცეტების უჯრედში დნმ-ს საერთო რაოდენობა გაცილებით მცირეა, ვიდრე მცენარეებისა და ცხოველების უჯრედებში (Parkins, Barry, 1977; Fincham et al., 1979; Захаров, 1984). ასევე მცირე რაოდენობითაა საფუარის დნმ-ში განმეორებადი უბნები (Botatein, Davis, 1981). გენომის 95% დნმ-ის უნიკალური თანამიმდევრობებითაა წარმოდგენილი (Megee, Lawrence, 1989). ვარაუდობენ, რომ გენთა მაქსიმალური რაოდენობა საქარომიცეტებში 5-7 ათასს არ აღემატება (Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

საქარომიცეტებში უმაღლესი ეუკარიოტების მსგავსად ქრომოსომის ელემენტარულ სტრუქტურას ნუკლეოპისტონების კომპლექსი ქმნის. გამოვლენილია და შესწავლილია ხუთივე სახის პისტონი. ასევე კარგადაა შესწავლილი მათი მაკონტროლებელი გენეტიკური აპარატი; დადგენილია, რომ კონტროლს ახორციელებენ ორ-ორი გენისაგან შემდგარი კლასტერები (Yanagida, 1990).

საფუარი სოკოების გენები უმაღლესი ეუკარიოტების მსგავსად ერთმანეთისაგან გამიჯნულია სპეისერებით. გენების ფარგალში დნმ-ს ანალიზმა ცხადყო, რომ მათთვისაც

ნიშნდობლივია მოზაიკური (ეკზონ-ინტრონული) აღნაგობა (Gallwitz, Suzes, 1980). მონათესავე ფუნქციის გენები (აკონტროლებენ მეტაბოლიზმის ერთ გზას) სხვადასხვა ქრომოსომებშია ლოკალიზებული. იშვიათი გამონაკლისის გარდა მათი კონცენტრაცია (რეპლასტორებად განლაგება) არ შეინიშნება (Mortimer, Shild, 1981). ზოგჯერ მსგავსი ფუნქციის გენები განლაგებულია კლასტრებად (მაგ. MAT, GAL, SUS წ. გენთა ოჯახები, რომელთა შესახებაც მომდევნო თავებში გვექნება მსჯელობა) (Ииге-Вечтoмoв, Карпoвa, 1993; Сннгер, Берг, 1998).

ოლიგატურ ავტონომიურ გენეტიკურ სისტემას წარმოადგენს ბირთვში აღმოჩენილი 2 მკმ და 3 მკმ ზომის დნმ-ს მოლეკულები. მათ არ გააჩნით ქრომოსომაში ინტეგრაციის უნარი. როგორც ფუნქციურად, ისე სტრუქტურულად წარმოადგენენ პლაზმიდის უნივერსალურ ნაირსახეობას. მათში ლოკალიზებული გენებით უზრუნველყოფილია თვითწარმოქმნა და ასლების სტაბილური შენარჩუნება უჯრედში. მასპინძელ უჯრედს სელექციურ უპირატესობას არ ანიჭებენ. მათ მიიჩნევენ "ეგოისტური" დნმ-ს იშვიათ ნიმუშად. ავტორეპროდუქციისას იყენებენ უჯრედის რეპლიკაციის ფერმენტულ სისტემას (Лариoнoв, 1980; Futcher 1988; Пушoвa, 1992)

საქარომიცეტებში, კერძოდ *Saccharomices cerevisiae*-ში ციტოპლაზმაში არსებული გენეტიკური სისტემები სრულყოფილად არის შესწავლილი. საფუარი-საქარომიცეტები წარმოადგენენ უნიკალურ ობიექტს მიტოქონდრიული გენეტიკის შესასწავლად. ობიექტის თავისებურებათა გამო ჩატარებულია ფუნდამენტური გამოკვლევები ძირითადად საქარომიცეტებზე. ისინი ფაკულტატური ანაერობებია. ამასთანავე შეუძლიათ გამრავლება და განვითარება აერობულ პირობებში, მიტოქონდრიის ფუნქციონირების გარეშე (Захарoв, 1964; Захарoв и др., 1986).

პოლენბერგისა და მისი თანამშრომლების მიერ დადგენილ იქნა, რომ საქარომიცეტებში (*Saccharomices cerevisiae*) მიტოქონდრიული დნმ შეადგენს მთელი უჯრედული დნმ-ს 10-20%-ს და ორსპირალიანი 25 მკმ ზომის წრიული მოლეკულის სახითაა წარმოდგენილი. უჯრედი ამ მოლეკულის 20-დან 70-მდე ასლს შეიცავს (Schweyen et al., 1976). მოგვიანებით გამოირკვა, რომ მოლეკულების ზომა დიდ ფარგლებში ვარირებს (0.5-25 მკმ) და შეიძლება პკონდეთ როგორც წრიული, ისე წრფივი ფორმები. მათი რაოდენობა კულტივირებისა და უჯრედის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაზეა დამოკიდებულია (Dujon, 1981). მოწოდებულია მტ-დნმ-ს აგებულების მოდელი (Bernardi, 1979). ერთი წრიული მოლეკულა შეიცავს 75 ათას ნ.წ. ($5 \cdot 10^7$) მტ-დნმ-ში გამოვლენილია სპეისერები, რომლებიც მოლეკულის 50%-ს შეადგენს. ისინი შემოსაზღვრავენ მიტოქონდრიაში ლოკალიზებულ გენებს გენის მოლეკულურმა

ანალიზმა ცხადყო, რომ მას ბირთვული გენების მსგავსად გააჩნია მოზაიკური აღნაგობა (Borst, Grivell, 1978; Grivell, 1984). მასში ლოკალიზებულია მიტოქონდრიული ცილებისა და ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტულობის გენები. გენები ქმნიან ურთიერშეჭიდულ ჯგუფს (Dujon, 198; Захаров, Мацелиш, 1986).

ბევანისა და მისი თანამშრომლების მიერ (1963; 1969) საქარომიცეტებში გამოვლენილია ავტონომიური ვირუსისმაგვარი რნმ-ს დეტერმინანტები (პლაზმიდები), რომლებიც ანზორციელებენ როგორც ავტორეპროდუქციას, ისე კოდირებენ ცილა- ტოქსინებს (მიკოცინებს) (Makower, Bevan, 1963). ამ მოვლენას და მის ტაქსონომიურ მნიშვნელობას განეხილათ III თავში.

სასიცოცხლო ციკლის ვეგეტატიურ სტადიაში საქარომიცეტების უჯრედები დაკვირვებით მრავლდებიან (Sherman, Lawrence, 1974). კვირტი დედისეული უჯრედის ნებისმიერ ნაწილზე ვითარდება. შეილუული უჯრედის მოცილების შემდეგ ამ ადგილს ნაწიბური ემჩნევა. უჯრედი სიცოცხლის მანძილზე 25-30-ჯერ იკვირტება. დაკვირვებისას უჯრედის გარსის წარმოქმნა სისტემატიკური ნიშანია. Saccharomices-ს გვარისათვის ნიშანდობლივია პოლობლასტური დაკვირტვა. მიტოზის პერიოდში ბირთვის გარსი ინტაქტურია - მიმდინარეობს ეწ. დახურული მიტოზი (Берпи, 1985; Kreger van Rij, 1986; Wheals, 1987).

საქარომიცეტების სასიცოცხლო ციკლი კარგადაა შესწავლილი. იგი რამდენადმე განსხვავდება უმაღლეს ეუკარიოტებზე შემუშავებული კლასიკური სქემისაგან (Берпи, 1985; Wheals, 1987). საქარომიცეტების უჯრედული ციკლი უმაღლესი ეუკარიოტების მსგავსად შედგება G₁, S, G₂ და M სტადიებისაგან. G₁ სტადიის დასაწყისში უჯრედს კვირტი არ ემჩნევა. სტადიის ბოლოს ბირთვში ორმაგდება თითისტარას პოლარული სხეული, ხდება დნმ-ს სინთეზის ინიციაცია. იწყება კვირტის ამობურცვა. S სტადიაში, რომელიც მთელი ციკლის 25%-ს შეადგენს, სინთეზირდება დნმ. თითისტარას ბალთები შორიშორდებიან და ყალიბდება მიტოზური აპარატი. კვირტი თანდათან მატულობს ზომაში. G₂ სტადიაში ბირთვი ორი უჯრედის შესაყართან მიგრირებს, სადაც იწყება ბირთვის გაყოფის საწყისი ეტაპი. კვირტი ზომით დედისეული უჯრედის 3/4-ს აღწევს. M სტადია ბირთვის გაყოფის ბოლო ეტაპია. იგი ორი შეილუული ბირთვის გაყოფით სრულდება. კარიოკინეზს სწრაფად მოსდევს ციტოკინეზი. შეილუული უჯრედი ზრდას ასრულებს. იგი სცილდება დედისეულ უჯრედს. კვირტის ზომით შესაძლებელია უჯრედული ციკლის სტადიების დადგენა. უჯრედული ციკლის გენეტიკური კონტროლი კარგადაა შესწავლილი Saccharomices cerevisiae-ში (Hartwell, 1974).

საქარომიცეტების უჯრედში მიმდინარე ყველა კარდინალური პროცესი, მათ შორის უჯრედული ციკლი, მიტოზი, ციტოკინეზი, მეიოზი, სპორულაცია გენეტიკური კონტროლით ხორციელდება. გამოვლენილი და შესწავლილია ამ პროცესების წარმმართველი გენები (Esposito, Esposito 1969; Hartwell 1971, 1974; Шатиришвили, 1973, 1998; Esposito, Klapholz, 1981; Byers, 1981; Craig, 1990; Draetta, 1990; Roeder, 1990).

პართუელისა და თანაავტორების მიერ (1971, 1981) პურის საფუარის რასაში (*Saccharomyces cerevisiae*) კიმიური მუტაგენებით ინდუცირებული და კლონირებულია 1500-მდე ტემპერატურა-მგრძობიარე მუტანტი. მრავალ მათგანს აღენიშნებოდა უჯრედის მორფოლოგიური ფორმის ცვლილება, არაპერმისიულ ტემპერატურაზე ბლოკირებული იყო მიტოზი. ჩატარებულია ფუნქციური ტესტი ალელიზმზე, იდენტიფიცირებულია 50 გენი, რომლებიც უჯრედული ციკლის ნორმალურ მიმდინარეობას წარმართავენ (Hartwell 1971; 1974). მუტანტთა უმეტესობა აღმოჩნდა რეცესიული, მათი მოქმედება დისკრეტულია და გააჩნიათ ეიწრო რეაქციის ნორმა. უჯრედულ ციკლში გამოვლენილია ე.წ. "სასტარტო" წარტილი, რომელიც G_2 ფაზას ემთხვევა. სასტარტო გენებზეა დამოკიდებული დანარჩენი სტადიების განმსაზღვრელი გენების ექსპრესია (Pringle, Hartwell, 1981).

თავი II. სახეობის კონცეფცია და კრიტერიუმები საქარომიცეტებში

პოპულაციაში მიმდინარე მიკროევოლუციის პროცესები იწვევენ სახეობების წარმოშობას, რაც ევოლუციის მნიშვნელოვანი და ცენტრალური ეტაპია. საქარომიცეტებში, ისე როგორც უმაღლეს ეუკარიოტებში, სახეობა არის რეალურად არსებული რთული გენეტიკური სისტემა. სახეობის გენოფონდი სხვა სახეობების გენთა ნაკადისაგან საიზოლაციო მექანიზმებითაა დაცული. სახეობები ერთმანეთისაგან მრავალი ნიშან-თვისებით განსხვავდებიან. ერთ გვარში გაერთიანებული მონათესავე სახეობები საერთო მსგავსების მიუხედავად განსხვავდებიან მორფოლოგიურად, ფიზიოლოგიური ნიშნებით, გეოგრაფიული გავრცელებით და სხვ. სახეობისათვის დამახასიათებელი ნიშან-თვისებებით - კრიტერიუმებით ხორციელდება მათი იდენტიფიცირება. სოკოებში, მათ შორის საქარომიცეტებში, სახეობის იდენტიფიკაცია ძირითადად მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური-ბიოქიმიური და გენეტიკური კრიტერიუმების მეშვეობით ხორციელდება (Haymov, 1989; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

სახეობათა იდენტიფიკაციის კრიტერიუმები საფუარებში იცვლებოდა ბიოეკოლოგიის პოზიციებიდან, გენომის ანალიზის კვალდაკვალ ხდებოდა სახეობის კონცეფციისა და ტაქსონომიური ნიშნების პერიოდული გადასინჯვა. უნდა შევნიშნოთ ისიც, რომ ტაქსონების გამოყოფა და დაჯგუფება რიგ შემთხვევაში იცვლებოდა კრიტერიუმებისადმი მკვლევართა დამოკიდებულების მიხედვით. ყველა ეტაპზე პრიმატი ნახშირწყლების ფერმენტაციასა და ასიმილაციას ენიჭებოდა.

საფუარების ტაქსონომიისა და სისტემატიკას ჯერ კიდევ არ მიუღია დასრულებული კლასიკური სახე. იგი გამუდმებით იხვეწება და იცვლება. თუმცა ამ მიმართულებით კვლევას საკმაოდ ხანგრძლივი ისტორია გააჩნია. ხაზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ საფუარების სისტემატიკის ძირითადი პრინციპები და განვითარების გზები განსხვავდება დანარჩენი სოკოებისაგან (Баньшва, 1984; Баньшва, Голышев, 1979; 1991). საფუარებში პირველი კლასიფიკაცია მოწოდებული იქნა ჯერ კიდევ XX საუკუნის დასაწყისში. იგი ძირითადად მორფოლოგიურ კრიტერიუმს ემყარებოდა (Hansen, 1904). საეტაპოდაა აღიარებული პოლანდიური სკოლის 20-იან წლებში შესრულებული შრომები კლიუკერის ხელმძღვანელობით. შევნიშნავთ, რომ ტრადიცია არ შეწყვეტილა და პრიმატი სადღეისოდაც მათ ეკუთვნის. სახეობრივი დიფერენციაცია ძირითადად ემყარებოდა მორფოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ ნიშნებს (უჯრედის მორფოლოგია, ასკოგენეზი, ნახშირწყლების უტილიზაცია) (Klocker, 1924).

მომდევნო პერიოდში ზიმოლოგიაში მომუშავე სისტემატიკოსების მიერ მრავალი კლასიფიკაცია იქნა მოწოდებული, რომელთა როლი ამ დარგის განვითარებაში მნიშვნელოვანია. ამჟამად მათ მხოლოდ ისტორიული მნიშვნელობა შემორჩათ. აღვნიშნავთ მხოლოდ, რომ სისტემატიკოსები პირველხარისხოვან მნიშვნელობას ნახშირწყლების უტილიზაციას ანიჭებდნენ.

50-იან წლებში მოწოდებული ნაშრომებიდან საეტაპოდაა მიჩნეული ორი: ჯ.ლოდერისა და ნ.კრიგერ ვან რეის (ეფუძნება ძირითადად მორფოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ, ნაწილობრივ გენეტიკურ კრიტერიუმებს) და ვ.კუდრიაცკევის (ემყარება მორფოლოგიურ, ფიზიოლოგიურ კრიტერიუმებს, გათვალისწინებულია ეკოლოგიური მხარეც)

(Loder, Kreger van Ruy, 1952; Кудрявцев, 1954). უნდა აღინიშნოს, რომ ორივე სარკვევის მიხედვით გვარ *Saccharomyces*-ში სახეობათა იდენტიფიკაცია ძირითადად შაქრების უტილიზაციას ემყარებოდა.

მოგვიანებით მოწოდებულ იქნა ნუმერალური ტაქსონომიის პრინციპი (ყველა ტაქსონს ერთნაირი მნიშვნელობა ენიჭება), რომელიც არაეფექტური გამოდგა, რადგან მრავალრიცხოვან ტაქსონთა ყოველმხრივ ანალიზს მოითხოვდა, რისი ჩატარებაც უმეტეს შემთხვევაში

შეუძლებელია. ამასთანავე, ყველა ტაქსონს ერთნაირი ღირებულება როდი გააჩნია. ბოლო პერიოდში ფართოდ ინერგება გენოსისტემატიკის პრინციპი - სასიცოცხლო ციკლის, სქესის კონცეფციისა და ჰიბრიდიზაციის შედეგების გათვალისწინება (Lodder, 1970), რაც ამჟამად საფუარში მომუშავე გენეტიკოსთა შორის მეტად პოპულარულია (Вустин, 1989; Жарова, 1989; Наумов, Николенко, 1989; Щуров, Коидратьева, 1989).

საფუარის სისტემატიკაში არსებულ დაბრკობებათა გადალახვა ზოგიერთმა მკვლევარმა ფილოგენეზური პრინციპების მომარჯვებით მოინდომა (გამოიყენეს მხოლოდ ფიზიოლოგიური ნიშნები). იგი პრაგმატული მიზნებისათვის ხელსაყრელი აღმოჩნდა (Bennett et. al, 1983). კონიდიოგენეზის ანალიზის საფუძველზე ყველა საფუარი სოკო ერთ კლასში გააერთიანეს (Arx et. al., 1977) ასეთმა ნოვაციამ საფუარის სისტემატიკოსთა შორის მხარდაჭერა ჰპოვა.

საფუარებში გაერთიანებულია ერთუჯრედიანი სოკოების ფილოგენეზურად განსხვავებული ტაქსონები. ამდენად ეს ტერმინი არ არის სისტემატიკური ცნების გამოხატველი. თუ რომელი სოკოები ჰიეკუთვნება საფუარებს - ეს მუდმივი დისკუსიის თემაა და აზრთა დიდ სხვაობას იწვევდა ზიმოლოგიის განვითარების მთელი პერიოდის მანძილზე (Guilliermond, 1920; Кудряцев, 1954; Lodder, 1970; Квасников, Щелокова, 1991; Голубев, 1992). სადღესოდ ძნელია მოიძებნოს ისეთი კრიტერიუმი, რომლითაც შეიძლება საფუარების მკვეთრი გამოიჯენა სხვა სოკოებისაგან. სხვადასხვა მკვლევარი საფუარებში აერთიანებს 56-დან 75-მდე გვარს (Bennett et.al., 1979; Arx et. al., 1977; Kreger van Rij, 1984; Квасников, Щелокова, 1991). გვართა რაოდენობის ასეთი ვარირება გამოწვეულია არა მარტო სისტემატიკის განვითარებით - ახალი, შედარებით მყარი, ხელსაყრელი კრიტერიუმების მომარჯვებით (Kocova-Kratochvilova, 1984; Arx et. al., 1977), არამედ მკვლევართა შეხედულებებითაც: ერთნი ამ ჯგუფს აკუთვნებენ მხოლოდ ჭეშმარიტ საფუარებს, ხოლო მეორენი ასპოროგენულ, მიცელიუმიან საფუარებისმგვარ სოკოებსაც (Кудряцев, 1954; Квасников, Щелокова, 1991; Fogell, 1977; Бабьева, 1984; Голубев, 1992).

ამჟამად მკვლევართა უმეტესობა საფუარებს სამეფო Mycota-ს განყოფილება Eumycota-ში გაერთიანებულ სამ ქვეგანყოფილებაში (Ascomycotina, Basidiomycotina, Deuteromycotina) ათავსებს (Kreger van Rij, 1973). ბოლო ათი წლის მანძილზე ჩატარებული მრავალმხრივი გამოკვლევების შეჯამების საფუძველზე მიჩნეულია, რომ საფუარები არის Eumycota-ში გაერთიანებული ერთუჯრედიანი ეკომორფები. ასეთი დეფინიცია მოკლებულია

ტაქსონომიურ შინაარსს და ვრცელდება როგორც დამოუკიდებელ ორგანიზმებზე, ისე ონტოგენეზის ცალკეულ სტადიაზე (Голубев, 1992).

სადღეისოდ ყველაზე სრულყოფილ, მკვლევართა დიდი ნაწილისათვის მისაღებ კლასიფიკაციად კრიგერ ვან რეის მიერ მოწოდებული სისტემაა მიჩნეული. ამ სისტემის მიხედვით, ოჯახ Saccharomycetac-ში 4 ქვეოჯახია გაერთიანებული, რომელთაგანაც ქვეოჯახ Saccharomycetaceac-ში 24 გვარია წარმოდგენილია, რომელთა შორისაა Saccharomyces - საქარომიცეტები (Kriger van Rij, 1984; 1986; Квасников, Щелокова, 1991). ღვინის საფუარებს, ჩვენი კვლევის ობიექტს, მკვლევარები ცალსახად დამოუკიდებელ ტაქსონომიურ ერთეულად გამოყოფდნენ (Кудрявцев, 1954; Мосинашвили, 1960; Lodder, 1970). უკანასკნელ პერიოდში მათ კულტურულ ფორმად მიიჩნევენ; სხვა გაკულტურულებულ საფუარებთან (ლუღისა და პურის რასები) ერთად ერთ სახეობაში S. cerevisiae-ში აერთიანებენ (Наумов, 1989; Квасников, Щелокова, 1991). ზოგჯერ მას ვარიაციის რანგით მიჯნავენ სხვა ფორმებისაგან Saccharomyces cerevisiae var. vini (შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

70-იანი წლებიდან საფუარები მიკოლოგების ყურადღების ცენტრში მოექცნენ, რაც მოლეკულურ გენეტიკაში მათმა ფართო მასშტაბით გამოყენებამ განაპირობა. უნდა დავძინოთ, რომ მოლეკულურ ბიოლოგიაშიც საფუარებმა მეტად საპატიო ადგილი დაიკავეს. გენეტიკური გამოკვლევები ევროპაში, ამერიკაში და იაპონიაში ტარდება ჰიბრიდული წარმომავლობის კარბონდილის საფუარის შტამიდან გამოყოფილ რასებზე, რუსეთში კი Sacch. cerevisiae-ს პურის XII რასიდან გამოყოფილ პეტერგოფის გენეტიკურ ხაზებზე (Ииґе-Вечтомов, 1963).

მოგვიანებით გამოკვლევები საფუარ სოკოებში კერძო გენეტიკური მიმართულებით წარიმართა. ამასთან დიდი ყურადღება მიექცა მელეინეობის რაიონებში მდიდარი ადგილობრივი ფორმების გენეტიკურ შესწავლას. გამოკვლევებში გამოიყენეს როგორც მუზეუმებში დაცული კულტურები, ისე წარმოებაში გამოყენებული და ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილი შტამები (Bevan, Somers, 1969; Чучулашвили, 1971; Руснак, 1973; Иоканманте, 1976; Наумов; 1977). საფუარის შედარებით გენეტიკასა და პოპულაციის ბიოლოგიაში მუშაობის გაცხოველებამ, დღის წესრიგში დააყენა მოხერხებული, სრულყოფილი სისტემატიზაციის მყარი საიმედო ტაქსონომიური ნიშნების გამოყენების საკითხი, რამაც საფუარის სისტემატიკის მოწესრიგება და შემდგომი სრულყოფა გამოიწვია. დაიწყო ახალი, საიმედო ტაქსონომიური ნიშნების ძიება, ძველის გადამოწმება. ტაქსონომიური ნიშნების შედარებით გენეტიკურმა შესწავლამ კი ახალი თვისობრივი ხასიათი მისცა კვლევას ამ მიმართულებით.

მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური კრიტერიუმების გვერდით თანდათანობით წამყვან ადგილს იკავებს გენეტიკური და მოლეკულურ-ბიოქიმიური, ეკოლოგიური კრიტერიუმები.

იმის გამო, რომ საფუარებში რეპროდუქციულ იზოლაციას არა აქვს ადგილი, სახეობათა იდენტიფიკაციაში ზოგიერთი მკვლევარი გენოდაიგნოსტიკას წამყვან მნიშვნელობას ანიჭებს (Наумов, 1971; 1985; Наумов, Николенко, 1989). გასაანალიზებელ შტამებში ტარდება პიბრიდოლოგიური ანალიზი ეტალონი ტესტ-კულტურების მეშვეობით. პიბრიდებში ისაზღვრება ასკოსპორათა სიცოცხლისუნარიანობა და ტარდება რეკომბინაციული ანალიზი. მიუხედავად იმისა, რომ ეს მეთოდი ჯერ კიდევ 40-იან წლებში იქნა მოწოდებული (Winge, Lausten, 1939), მას სათანადო ყურადღებას არ უთმობდნენ. იგი დაინერგა ამერიკელი მეცნიერების ფუნდამენტური გამოკვლევების შემდეგ (Wickerham, Burton, 1952; 1954)

პოპულაციური ბიოლოგიის ცენტრალური პრობლემაა სახეობის კონცეფციის დამუშავება. ამ პრობლემის შესწავლაში დიდი როლი ითამაშა ემპირის ფუნდამენტურმა გამოკვლევებმა (Майр, 1971; 1974). კონცეფცია შემუშავებულია უმაღლეს მცენარეებსა და ცხოველებზე, მაგრამ პრობლემა გადაწყვეტილად არ შეიძლება ჩაითვალოს. თანამედროვე ეტაპზე გაგანნია მხოლოდ სახეობის მეტნაკლებად მკაფიო განმარტება (და არა განსაზღვრა) (Яслоков, 1987) ამ მხრივ მეტად რთული სურათია მიკროორგანიზმებში, კერძოდ სოკოებში. პრობლემის დამუშავებას ართულებს ამ ორგანიზმთა პლემორფულობა, უსრულო ფორმების არსებობა: ხშირ შემთხვევაში შეუძლებელია ინდივიდსა და პოპულაციას შორის ზღვრის გავლება. განუსაზღვრელია ინდივიდის ცნება (Kreger van Rij, 1984; Баньева, 1984; Квасников, Щелокова 1991). რეპროდუქციული იზოლაციის უმოქმედობის გამო, ხდება განსხვავებულ გენოთა ერთ უჯრედში გაერთიანება (Захаров, 1984; Наумов, Николенко, 1989): საფუარებში, მათ შორის საქარომიცეტებში, არ არის ჩამოყალიბებული პოპულაციის, როგორც შიდა სახეობრივი კატეგორიის რანგის ნიშნები; ასევე არ არის გამოვლენილი სხვა შიდასახეობრივი კატეგორიები (შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

საფუარის კლასიფიკაცია საერთაშორისო ბოტანიკური ნომენკლატურის კოდექსის ნორმებს ემყარება. ამიტომაც ცალკეული ტაქსონომიური ჯგუფი ცალკეულ ნომენკლატურულ ტიპს ეფუძნება. ხდება ტიპური ეტალონი შტამის ამორჩევა, მასში ყველა ტაქსონომიური ნიშანი მკაფიოდაა გამოვლენილი. სახეობის საზღვარი ინდივიდუალურ შტამებს შორის განსხვავებით განისაზღვრება (Lodder, 1970; Kreger van Rij, 1984; Квасников, Щелокова 1991). ტაქსონომიური თვალთახედვით საფუარებში სახეობა ტიპოლოგიურია. ამჟამად სახეობათა იდენტიფიკაცია ხორციელდება ფენოტიპური, გენოტიპური და მოლეკულურ-ბიოლოგიური კრიტერიუმების მომარჯვებით, გარკვეული ყურადღება ეთმობა ეკოლოგიურ

კრიტიკიუმსაც, თუმცა ამ უკანასკნელის ძირითადი პოსტულატები არასრულყოფილად არის დამუშავებული.

არ შეუდგებით ყველა კრიტიკიუმის განხილვას, რადგან ეს ჩვენი მიზანდასახულობის ფარგლებს სცილდება. ყურადღებას გვაპაზივლებთ მხოლოდ იმ პოლიმორფულ ნიშნებზე, სადაც გენეტიკური კონტროლის შესწავლა არსებითია. მას განვიხილავთ მომდევნო III თავში. შევნიშნავთ, რომ ეს საკითხი მოცემულია სპეციალურ მეთოდურ ლიტერატურასა და სარკვევებში (Кудрявцев, 1954; Косиков, 1954; 1979 მოსიაშვილი, 1969; Sherman et. al., 1979; Bennett et. al., 1983; Kreger van Rij, 1984; 1983; Захаров и др., 1984; Квасников, Щелокова 1991). მოწოდებული კრიტიკიუმების გამოყენება საკვლევებლო და აუცილებელია; ვერც ერთი მკვლევარი ამას გვერდს ვერ აუვლის ბუნებრივი პოპულაციებიდან შტამების გამოყოფისას, აგრეთვე შტამებისა და კლონების სახეობრივი იდენტიფიკაციისას

უკანასკნელ პერიოდში მნიშვნელოვნად შეიცვალა გვარში *Saccharomyces s. star* გაერთიანებულ სახეობათა სტატუსი. ადრე გაერთიანებული 17 სახეობა (Lodder, 1970) კრიგერის, ბერნეტისა და მისი თანამშრომლების მიერ მოცემულ სარკვევებში 7 სახეობამდე დაყვანილი (Bennett et. al., 1983; Kreger van Rij, 1984) ყველა ტიპური საქარომიცეტი გაერთიანებულია ერთ სახეობაში *Saccharomyces cerevisiae* Hahsen. განუყოფისა და თანამშრომლების მიერ შემუშავებული გენოსისტემატიკის მეთოდების მომარჯვებით ამ სახეობიდან გამოყოფილია სამი სახეობა ორეული: *Sacch. cerevisiae*, *Sacch. bayanus* და *Sacch. paradoxus*. მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ნიშნებით ისინი არ განსხვავდებიან. ეს სახეობები ადვილად ევკვარებიან ერთმანეთს, მაგრამ მაღალი სიხშირით წარმოქმნიან სტერილურ ასკოსპორებს. ამრიგად მათთვის ნიშანდობლივია გენეტიკური იზოლაცია. კუსტარული და ინდუსტრიული დულილის პროცესში მონაწილე საქარომიცეტების ყველა ფორმები ერთსა და იმავე სახეობაში *Sacch. cerevisiae*-ში იქნა გაერთიანებული (Наумов, Николенико, 1989).

ენდემური ღვინის საფურში ჩატარებული გენოსისტემატიკური, მუტაციური ანალიზის საფუძველზე დადგენილია, რომ ისინი მიეკუთვნება სახეობა *S. cerevisiae*-ს. ეტალონი შტამებისაგან განსხვავების საფუძველზე ღვინის საფური სოკოები გამოყოფილია სხვათაგან ვარიაციის სტატუსით და ისინი მიეკუთვნება *S. cerevisiae* var. *vini*-ს (შათირიშვილი, 1995, 1998; შათირიშვილი და სხვ., 1998; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

სადღეისოდ პრაქტიკოსები სახეობათა სინონიმურ სახელწოდებებს კვლავინდებური მნიშვნელობით იყენებენ. ვან დერ ვალტოს აზრით ქოტურობის თავიდან ასაცილებლად

სამრეწველო მნიშვნელობის საფურებისათვის საჭიროა სპეციალური კლასიფიკაციის შემუშავება. ასეთი კლასიფიკაციის გამოყენება მოხდება შეზღუდულად და ტიპოლოგიური სახეობების გამიჯნვისათვის არ ექნება არსებითი მნიშვნელობა (Van der Wahl, 1987).

თავი III. ტაქსონომიური ნიშნების გენეტიკა

3.1. პომო- და პეტეროთალიზმი

განვითარების ციკლი არის ორგანიზმთა ბიოლოგიური თვისებების, ცხოვრების ნირის, მათი წარმოშობისა და ევოლუციის მნიშვნელოვანი მახასიათებელი უჯრედის სქესობრივი დიფერენცირებისა და თაობათა მონაცვლეობის პროცესში აღმოცენებული ცვლილება ბიოლოგიური იზოლაციის წინაპირობაა. სადღეისოდ მრავალი ზომოლოგიის კვლევის საგანია საქარომიცეტებში სქესობრივი დეტერმინაციისა და დიფერენცირების გენეტიკური კონტროლი ამ პრობლემის შესწავლა ნათელს მოჰყენს საქარომიცეტების ევოლუციისა და ფილოგენიის მრავალ საკითხს (Толсторуков, 1989; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

შეწყვილების ტიპისა და უჯრედის სქესობრივი დიფერენცირების შესწავლის მიზანია ტაქსონომიის გენეტიკური კრიტერიუმის საფუძვლების შემუშავება. ეს უკანასკნელი საქარომიცეტებში სახეობის განსაზღვრის მთავარი და ყველაზე სარწმუნო კრიტერიუმია. სქესობრივ დიფერენცირებაში აღმოცენებული ცვლილებებით სახეობები ერთმანეთს ემიჯნებიან და გენეტიკურად იზოლირებულ, ე.ი. დახურულ სისტემადად ყალიბდებიან (Чулулашвили, 1985).

სასიცოცხლო ციკლის მნიშვნელოვანი შემადგენელი ნაწილია სქესობრივი გამრავლება. საქარომიცეტებისათვის ნიშანდობლივია კარგად ჩამოყალიბებული სქესობრივი პროცესი. სქესობრივი გამრავლების მიხედვით საქარომიცეტებს პერფექტულ ანუ ტელომერულ ტიპს აკუთვნებენ (Byers, 1981; Квасников, Щелокова, 1991). საქარომიცეტების სასიცოცხლო ციკლში ჰაპლო- და დიპლოფაზები ერთმანეთს ენაცვლება, ამდენად, საქარომიცეტები ჰაპლო დიპლობიონტებია. ამ ფაზების მონაცვლეობის მიხედვით საქარომიცეტები პეტეროთალურ და პომოთალურ ფორმებად იყოფიან (Mortimer et al., 1989).

საქარომიცეტების ერთსა და იმავე სახეობაში გვხვდება როგორც პომო- ისე პეტეროთალური ფორმები. ტიპიური პომოთალიზმი საფურებში და კერძოდ, საქარომიცეტებში საერთოდ არ გვხვდება. უჯრედების შერწყმა ხორციელდება ბიოპლარული პომოგენური შეუთავსებელი სისტემით. სხვაგვარად, კოპულაცია მიმდინარეობს განსხვავებული შეწყვილების ტიპის უჯრედებს შორის. ერთიმეორეს ერწყმინა ფენოტიპურად

ერთნაირი, მაგრამ გენოტიპის მიხედვით განსხვავებული უჯრედები (Инге-Вечтомов, Егорова, 1979; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

საქარომიცეტების პომოთალურ ფორმებში ხდება ცალკეული სპორების ან პაპლოიდური უჯრედების ავტოდიპლოიდიზაცია და სპორულაციის უნარის მქონე უჯრედების წარმოქმნა. პაპლოფაზა სასიცოცხლო ციკლში მცირე მონაკვეთს მოიცავს. დიპლოფაზა მდგრადია და თითქმის მთელ სასიცოცხლო ციკლს შეადგენს. პეტეროთალურ ფორმებში კონიუგირებს გენოტიპურად განსხვავებული სპორები (პაპლოიდი უჯრედები). პაპლოფაზა მდგრადია. შესაძლებელია მდგრადი პაპლოიდური კლონების მიღება.

ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილი შტამები ავტოდიპლოიდიზაციის უნარის მიხედვით შეიძლება სამ ჯგუფად დაიყოს: 1. მონოსპორული - ყველა კლონი დიპლოიდა (დაუთიშავი პომოთალიზში) 2. ყველა მონოსპორული კლონი პაპლოიდა (პომოთალური საფუარები). 3. მონოსპორული კლონები ორი ტიპისაა - დიპლოიდი და პაპლოიდი (დათიშული პომოთალიზში) (Толсторуков, 1989).

საქართველოში გამოყოფილი ღვინის საფუარების ბუნებრივი პოპულაციები პომოთალური ტიპის აღმოჩნდა. გენეტიკური ანალიზით გაირკვა, რომ მათში გვხვება როგორც დაუთიშავი, ისე დათიშული პომოთალური შტამები (Чучулашвили, 1971). მოგვიანებით კი პომოთალიზმის სამივე ფორმა იქნა მოკვლეული (შათირიშვილი 1995, 1998).

სქესობრივი გამრავლების დროს ერთმანეთს ერწყმიან სხვადასხვა შეწყვილების ტიპის უჯრედები. კოპულაციის უნარს განსაზღვრავს ერთი (MAT) გენის ორი განსხვავებული α და α -ალელი, რომლებიც ლოკალიზებული არიან III ქრომოსომაში R მხარეს და შეჭიდული არიან ცენტრომერთან (Захаров, Мацелиух, 1986; Инге-Вечтомов, 1982). გენს ფართო პლეიოტროპული ეფექტი გააჩნია. იგი აკონტროლებს და არეგულირებს კოპულაციის, მეიოზისა და სპორულაციის გარკვეულ ეტაპს, უჯრედის გაყოფის ხასიათს, მიტოზური კროსინგოვერის უნარს (Инге-Вечтомов, Егорова, 1979; Рапневская, Инге-Вечтомов, 1986; Gufierres, 1990; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993). MAT α და MAT α ალელების შემცველი უჯრედები გამოიშუშავენ და გამოყოფენ განსხვავებულ ფენომენს, შესაბამისად α და α ტიპის ფაქტორებს. მათი მეშვეობით ხდება ალტერნატიული ალელების მქონე უჯრედების ურთიერთგამოცნობა და განსხვავებული "სქესის" უჯრედების შერწყმა, ე.ი. კოპულაციის კოორდინაცია მიმდინარეობს (Рапневская, Инге-Вечтомов, 1986; Льюин, 1987; Emtier et al., 1983; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

ფერომონის სინთეზს აკონტროლებს MAT ლოკუსი, რომლის სტრუქტურა და ფუნქცია საკმაოდ კარგად არის შესწავლილი. ფერომონი წარმოადგენს მცირე ზომის

პოლიპეტიდს, მაგ. α -ფერომონი შედგება 13 ამინომჟაჟური რგოლისაგან (Emter et al., 1983). მოახდინეს ფერომონების სინთეზი და შესწავლილია მათი მოქმედება დნმ-ს სინთეზსა და სპორულაციის პროცესზე. გამოირკვა, რომ ფერომონი აჩერებს უჯრედებს G₁ ფაზაში და იწვევს მათ აგლუტინაციას. იმავდროულად ხელს უშლის უჯრედთა დიდი შეჯგუფებების წარმოქმნას (Leupold, 1987; Yamazaki et al., 1983; Suzuki, 1986)

იშვიათად ხდება ერთი და იმავე შეწყვილების ტიპის სპორების ან ჰაპლოიდური უჯრედების შერწყმა, ე.წ. "უკანონო" კოპულაცია და ჰომოზიგოტი დიპლოიდების (MATa/MATa; MAT α /MAT α) წარმოქმნა. ასეთი გენოტიპის დიპლოიდები, ჰაპლოიდური კლონების მსგავსად იქცევიან. მათ უჯრედებში სინთეზირდება ფერომონი, არ მიმდინარეობს მეიოზი და სპორულაცია (Harashima, Oshima, 1980). ჰეტეროზიგოტ MATa/MAT α დიპლოიდებში არ სინთეზირდება ფერომონი, დაკარგული აქვთ კოპულაციის უნარი მათში მიმდინარეობს მეიოზი და სპორულაცია, ნორმალურად წარიმართება სასიცოცხლო ციკლის ყველა ეტაპი, დიპლო-ჰაპლო ფაზის მონაცვლეობა (Strathern, Herkowitz, 1979; Ииге-Вечтомов, 1982; Herkowitz, 1988).

ჰეტეროზიგოტ (MATa/MAT α) უჯრედების პოპულაციაში იშვიათად მაინც მიმდინარეობს კოპულაცია. იგი შეიძლება ორი გენეტიკური პროცესის შედეგად მოხდეს. ერთის მხრივ, ჰეტეროალელურ უჯრედებში ცენტრომერსა და MAT ლოკუსს შორის მიმდინარე მიტოზური კროსინგოვერით და ჰომოზიგოტი უჯრედების ჩამოყალიბებით. მეორე მხრივ კი - MAT ლოკუსის დაკარგვით (განურიდებლობა, დელეცია და სხვ.), რაც იწვევს ჰემიზიგოტი უჯრედების წარმოქმნას. ორივე პროცესი დაბალი სიხშირით (10^{-4} უჯრედულ გაყოფაზე) მიმდინარეობს. მიღებული ჰომო- ან ჰემიზიგოტი უჯრედები იწყებენ ფერომონის გამოყოფას, კოპულირებენ ჰაპლოიდ ან ჰომოზიგოტ უჯრედებთან და შესაბამისად, წარმოიქმნება ტრიპლოიდური ან ტეტრაპლოიდური კლონები (Ииге-Вечтомов, Егорова, 1979; Guffierres, 1990).

სპონტანური და ინდუცირებული მუტაციური პროცესის შედეგად MAT გენი ერთი ალელური მდგომარეობიდან გადადის მეორეში, რის გამოც იცვლება შეწყვილების ტიპი: $a \leftrightarrow \alpha$ (Strathern, Herkowitz, 1979; Захаров и др., 1980). მუტანტური ალელი რიგ შემთხვევაში განსხვავდება ველური ტიპისაგან (Hawthorne, 1963; Кожина, 1978).

ჰომოთალური შტამები შეიცავენ დომინანტურ HO გენს, რომელიც ლოკალიზებულია IV ქრომოსომის L მხარეში და საკმაოდ არის დაცილებული ცენტრომერისგან. იგი აპირობებს შეწყვილების ტიპის განმსაზღვრელი ალელის ტრანსფორმაციას $a \rightarrow \alpha$ ან $\alpha \rightarrow a$ (Захаров,

Мацелюк, 1980; Толсторуков, 1989). НОგენის ექსპრესიას აკონტროლებს MAT გენი. იგი ფუნქციონირებს პაპლოიდურ სისტემაში, ხოლო დიპლოიდ პეტეროზიგოტებში მოქმედებას წვეტს (Инге-Вечтомов, 1982; Льюин, 1987; Инге-Вечтомов; Карпова, 1993).

პეტეროთალური შტამები შეიცავენ რეცესიულ ho გენს, რის გამოც უჯრედებს სტაბილური შეწყვილების ტიპი ახასიათებთ. სპორიდან მიღებულ უჯრედულ პოპულაციაში დიპლოიდზაცია არ მიმდინარეობს. ასეთ შტამებში შესაძლებელია იზოლირებული სპორიდან სტაბილური პაპლოიდური კლონების მიღება (Кондратьева, 1989; Кондратьева, Наумов, 1985).

Sacch. cerevisiae-ს პომოთალურ შტამებში დიპლოიდიზაცია ორი გზით ხორციელდება. ზოგიერთ შტამში, ასევე ჩამოყალიბებული ასკოსპორები ღივლებიან, იყოფიან და წარმოქმნიან მცირე ზომის პაპლოიდური უჯრედებისაგან შემდგარ კოლონიას. რამდენიმე გენერაციის შემდეგ უჯრედები ერწყმიან ერთმანეთს და დიპლოიდურ თაობას აძლევენ დასაბამს. სხვა შტამებში კი ერთი ან ორი სპორა ღივდება და იყოფა. ისინი წარმოქმნიან ორიოდე პაპლოიდურ უჯრედს. ერთ-ერთი უჯრედი ერწყმის გაღივებულ სპორას და მიიღება დიპლოიდური უჯრედი, რომელიც დიპლოიდურ თაობას წარმოქმნის (Инге-Вечтомов, Карпова, 1993). ორივე შემთხვევაში უჯრედებში ხდება შეწყვილების ტიპის ტრანსფორმაცია.

70-იანი წლების ბოლოს ჯ.კიკისი, ჯ. სტრეზენის და აპერკოვეცის მიერ მოწოდებულია შეწყვილების ტიპის გადართვის ტრანსპოზიციური მოდელი, რომელსაც ავტორებმა "კასეტური" შეარქვეს. გადართვაში მონაწილეობს ორი გენი (მობილური ელემენტი), რომლებიც ლოკალიზებულია III ქრომოსომაში და საკმაოდ არიან დაცილებული MAT ლოკუსისაგან. ერთ-ერთი მათგანი მოთავსებულია ქრომოსომის მარჯვენა (HMR), მეორე კი მარცხენა (HML) მხარეში HMR ა ლოკუსი უზრუნველყოფს α შეწყვილების ტიპის გარდაქმნას a -ად, ხოლო HML α კი a შეწყვილების ტიპის α -დ (Hicks et al., 1977; Herskowitz, 1988). ბუნებრივ პოპულაციებში უფრო ხშირად გვხვდება HML α და HMR a ალელები. მცირე სიხშირით გვხვდება სხვა შეთანაწყობა (Наумов и др., 1974; Наумов, Кондратьева, 1989; Кондратьева, Наумов, 1985)

MAT ლოკუსი შეიცავს a ან α ტიპის აქტიურ კასეტას, ხოლო HML ლოკუსი α ტიპის, HMR გენი a ტიპის "მდუმარე" კასეტას. გადართვის დროს კასეტაში არსებული გენი ტრანსპოზირდება MAT ლოკუსში (Hicks et al., 1977), რის გამოც MAT a -ის ლოკუსში არსებული ინფორმაცია იცვლება HML α ლოკუსში არსებული ასლით ტრანსპოზონის ჩართვა აქტიურ MAT უბანში ხორციელდება ასკოსპორების გაღივებისა და პაპლოიდური უჯრედების

გაყოფის დასაწყისში, რასაც HO გენი აკონტროლებს. ეს უკანასკნელი აკოდირებს ენდონუკლეაზას. ამ ფერმენტს გააჩნია საიტ-სპეციფიკური მოქმედება. იგი ამოჭრის დნმ-ს ორივე ჯაჭვს MAT ლოკუსში, რომლის ადგილსაც მიმართული მიტოზური გენური კონვერსიის მეშვეობით "მდუმარე" კასეტის ჩართვა ხდება. ლოკუსს HML α არსებული ინფორმაციის ტრანსპოზირების შემთხვევაში MAT α ლოკუსში შეწყვილების α ტიპი იცვლება α -დ. HMR α მობილური ელემენტის MAT α ლოკუსში ჩართვის შემთხვევაში კი პირიქით, α ტიპი იცვლება α -თი. იშვიათ შემთხვევაში HMR α კასეტის ჩართვა ხდება MAT α ბლოკში, HML α კი MAT α -ში ამ შემთხვევაში შეწყვილების ტიპის ტრანსფორმაცია არ ხდება (Hicks et al., 1979).

"მდუმარე" კასეტები ყოველთვის ინარჩუნებენ მათში არსებულ ინფორმაციას, მაშინ როდესაც, MAT ლოკუსში არსებული ძველი ინფორმაცია იკარგება (Harashima, Oshima, 1980). HML ლოკუსი შეიცავს K და I დომენებს, რომელიც ლოკუსის რეგულატორს წარმოადგენს. გენი RAPI დომენებს აკავშირებს როგორც ბირთვის მატრიქსთან, ასევე პრომოტორთან. იგი ამასთანავე უზრუნველყოფს დნმ-ს მარყუჟის წარმოქმნას. ამ გენის პროდუქტი ახდენს შეწყვილების ტიპის HML და HMR ლოკუსების აქტივაციას რეკომბინაციისას. დადგენილია, რომ RAP გენი დნმ-ის ფუნქციის ზოგად რეგულატორულ ფუნქციასაც ასრულებს (Hofmann et al., 1989; Gilson, 1989)

გამოკვლევებით დადგენილია, რომ საქარომიცეტებში მოქმედებს სქესის განსაზღვრის მსგავსი სისტემა, რის გამოც გვარში გაერთიანებული სახეობები ადვილად ეჯვარებიან ერთმანეთს. პოპულაციებში მიკროვეოლუციის ისეთი მნიშვნელოვანი ფაქტორი, როგორიც არის რეპროდუქციული იზოლაცია, არ მოქმედებს (Захаров, 1984; Наумов, 1985; Чучулашвили, 1985). ამჟამად დეტალურად არის შესწავლილი საქარომიცეტებში "სქესის" განსაზღვრელი გენების სტრუქტურა და ფუნქცია, რაც განზოგადებულია სახელმძღვანელოებსა და მონოგრაფიებში (Habez, 1983; Ииге-Вечтомов, 1982, 1989; Хесин, 1984; Льюин, 1987; Featherstone, 1990; Guiffertes, 1990; Ииге-Вечтомов, Карпова, 1993; Сиигер, Берг, 1998).

საფუარის სასიცოცხლო ციკლის მნიშვნელოვანი ეტაპია მეიოზი და სპორულაცია. მეიოზში მიმდინარე პროცესები (ქრომოსომათა შემთხვევითი გადანაწილება, კროსინგოვერი) ფუნდამენტური გენეტიკური კანონზომიერებების საფუძველია და აპირობებს კომბინაციურ მემკვიდრულ ცვალებადობას.

საქარომიცეტები მიეკუთვნება იმ მცირერიცხოვან ობიექტებს, რომლებშიც მეიოზის ინდუცირება ხელოვნურად არის შესაძლებელი. ინდუქციას ახდენენ არეზე, რომელიც არ

შეიცავს აზოტოვან ნივთიერებებს და ადვილად ასიმილირებად შაქრებს, ნახშირბადის წყაროს აცეტატი წარმოადგენს (Сокрובה, 1977; Miller, 1989)

საქარომიცეტებში მეთოზი და სპორულაცია წარმოადგენს უჯრედშიდა ღიფერენციაციის პროცესს, რომელიც ინდუცირდება შეწყველების ტიპის მიხედვით პეტეროზიგოტ დიპლოიდ ან პოლიპლოიდურ უჯრედებში. კულტურა უნდა იმყოფებოდეს სტაციონალური ზრდის ფაზაში. მეთოზი იწყება სასპორულაციო არეზე გადატანიდან 12-16 სთ-ზე და 18-24 სთ-ზე სრულდება მეთოზი და სპორულაცია ასინქრონული პროცესია. იმ უჯრედებში, რომლებშიც მიმდინარეობს მიტოზი, ის უნდა დასრულდეს და მხოლოდ შემდეგ დაიწყება მეთოზური გაყოფა და სპორულაცია (Haber et al., 1972 a, b).

საქარომიცეტებში ბირთვის სტრუქტურული ცვლილება და ქრომოსომათა ქცევა მეთოზში რამდენადმე განსხვავდება უმაღლესი სოკოებისა და უმაღლესი ეუკარიოტებისაგან. მეთოზური გაყოფა მიმდინარეობს ბირთვში, რომლის გარსის მთლიანობა არ ირღვევა. მასში ყალიბდება გაყოფის თითისტარა. ბირთვი იჯირჯევა და თითქმის უჯრედის მთელ მოცულობას იჭერს. კარიოკინეზის გარეშე იწყება მეორე გაყოფა. გაყოფის თითისტარა ორიენტირებულია საწყისის (I გაყოფაში არსებულის) პერპენდიკულარულად. II მეთოზური გაყოფის დასრულების შემდეგ გადაზონრით ბირთვი ოთხ ნაწილად იყოფა. დედისეული უჯრედის კედელი ასკის კედლად გარდაიქმნება, რომელშიც ოთხი ასკოსპორის ჩამოყალიბება ხდება (Moenes, 1970, 1971; Rapport, 1971; Guth et al., 1972; Haber et al., 1975).

მეთოზსა და სპორულაციაში არჩევენ შექცევად და შეუქცევად სტადიებს. შექცევადია მოსამზადებელი სტადია, რომელიც აცეტატურ არეზე შეტანიდან 4-6 სთ-ის შემდეგ დგება. ამ სტადიის უჯრედები ნებისმიერ პირობებში ამთავრებენ სპორულაციის პროცესს. სრულ საკვებ არეზე გადატანის შემთხვევაში, ვეგეტატიურ სტადიაში გადადიან და მიტოზის გზით იწყებენ გაყოფას. შეუქცევად სტადიაში, რომელიც სასპორულაციო არეზე შეტანიდან 7-12 სთ-ის შემდეგ დგება, უჯრედები სპორულაციის პროცესს ასრულებენ სრულ არეზეც კი (Esposito et al., 1972; Шатиришвили, 1973; 1974; Haber et al., 1975).

სპორულაციის დამახასიათებელი თავისებურებაა უჯრედში დნმ-ის ინტენსიური სინთეზი, რომელიც მოსამზადებელ სტადიაში იწყება იგი გაცილებით გაზანგრძლივებულია მიტოზის ანალოგიურ პროცესთან შედარებით (Esposito et al., 1969). სპორულაციის პროცესში შეინიშნება რნმ-ის აქტიური სინთეზის ორი პერიოდი, რომლებიც შესაბამისად მეთოზსა და ასკოგენეზს ემთხვევა (Esposito et al., 1969; Kodovaki, Halvorson, 1971). პირველი მეთოზური გაყოფის დასაწყისში ბირთვში აღმოჩენილია სინაპტონემური კომპლექსი (Egels, Crocs, 1968;

Rapport, 1971). საფუარში მის წარმოსაქმნელად ქრომოსომათა კომპოლოგია არის საჭირო. შეინიშნება მისი ჩამოყალიბება ჰაპლოიდ შტამებშიც (Loidi et al., 1991).

მეიოზისა და სპორულაციის საბოლოო პროდუქტია ოთხი ჰაპლოიდური სპორა, რომლებიც ასკშია მოთავსებული. ასკში ასკოსპორები უმეტეს შემთხვევაში სექტორულადაა განლაგებული. ამ შემთხვევაში სპორების განაწილება არის შემთხვევითი და არ ასახავს მეიოზში ქრომოსომათა ქცევის კანონზომიერებას ზოგიერთი შტამი კი წარმოქმნის ე.წ. მოწესრიგებულ ასკებს, რომლებშიც სპორები ერთ რიგად არიან განლაგებულნი. ვინაიდან საქარომიცეტებში მეიოზის პროდუქტი ოთხი ასკოსპორა იზოლირებულია სხვებისგან და დიდხანს არიან ისე, რომ გაღივებამდე არ ერწყმიან ერთმანეთს, მათში გენეტიკური ანალიზი შესაძლებელია ჩატარდეს ტეტრადული მეთოდით, რაც ამ ობიექტის ერთ-ერთ უპირატესობას წარმოადგენს (Захаров, 1964; Захаров, Мацелиох, 1986)

თავი 3.2. ნახშირწყლების ფერმენტაციის გენეტიკური კონტროლი და მისი სისტემატიკური მნიშვნელობა

საქარომიცეტების გვარში გაერთიანებულია ახლად ჩამოყალიბებული, ფორმირებადი სახეობები. მიკროევოლუციის პროცესი ნახშირწყლების ფერმენტაციისა და ასიმილაციისადმი დივერგენცია სხვადასხვა მიმართულებით წარიმართა. სახეობების მიერ შაქრების ათვისებისადმი ნაირგვარი დამოკიდებულება ფენოტიპურ დიფერენციაციაში აისახა (Yarrow, Nacase, 1975). საჭიროა გაირკვეს თუ რამ გამოიწვია, რომ ერთი და იგივე შაქარი ერთ შემთხვევაში სახეობათა დიფერენცირებას აპირობებს, ხოლო მეორე შემთხვევაში - შიდასახეობრივ პოლიმორფიზმს შესასწავლია აგრეთვე, თუ რამ განაპირობა შაქრების ფერმენტაციისადმი ნეგატიური ან პოზიტიური დამოკიდებულება. ამ საკითხის გარკვევა შესაძლებელია მრავალრცხოვანი ბუნებრივი შტამებისა და პოპულაციების გენეტიკური შესწავლით (Haymond, 1985). მათი შედარებითგენეტიკური შესწავლა ნათელს მოჰფენს საფურებში მიმდინარე მიკროევოლუციის პროცესს. მხოლოდ ამის შემდეგ იქნება შესაძლებელი ობიექტური ბუნებრივი კლასიფიკაციის შემუშავება, მდგრადი ბიოქიმიური და გენეტიკური ნიშნების მოძებნა და საღიაგნოსტიკოდ გამოყენება.

საფურებში სახეობათა გასამიჯნავად გამოსაყენებული ნიშნების სიმცირის გამო სახეობებად დიფერენცირება ერთი რომელიმე შაქრის ფერმენტაციის უნარზე დაიყვანებოდა. ამ ნიშნის ცვლილება ბუნებრივია ნიშნავდა ერთი სახეობის მეორედ გარდაქმნას (Haymond, 1989). სისტემატიკოსები ხანგრძლივი დროის მანძილზე უარყოფდნენ ტაქსონომიური ნიშნების

ცვლილების უნარს, ან ამ ცვლილებებს მოდიფიკაციებად თვლიდნენ (Кудрявцев, 1954; Lodder, 1970). ამჟამად დაგროვილია დიდძალი მასალა, რომელიც მიუთითებს, რომ საქარომიცეტებში სისტემატიკურ ნიშნად გამოყენებული შაქრების ფერმენტაციის უნარი იცვლება სპონტანური და ინდუცირებული მუტაციური პროცესის შედეგად (Наумов, 1969; Чучулашвили, 1971, 1985).

ნახშირწყლების ფერმენტაციის მემკვიდრეობა შეისწავლებოდა მრავალი მკვლევარის მიერ (Winge, Laisten, 1937; 1939; Winge Roberts, 1950, 1952, 1957, 1958; Hawthorne, 1956, 1958; Lindegren, 1956; Косиков, 1954, 1979).

დადგენილია, რომ შაქრების ფერმენტაციასა და ასიმილაციას აკონტროლებს მრავალი დომინანტური გენი. საქარომიცეტებში შესწავლილია α -გლუკოზიდური პოლიმერული MAL ლოკუსები, რომლებიც განსაზღვრავენ მალტოზას, ზოგიერთ შტამებში კი საქაროზასა და α -მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაციას. ისინი ლოკალიზებულნი არიან სხვადასხვა ქრომოსომებში (Наумов, 1985; Захаров, Мацелиух, 1986). ადრეული შრომებით საქარომიცეტებში გამოვლენილი იყო ექვსი დომინანტი პოლიმერული გენი, რომლებიც მალტოზის ფერმენტაციის გენეტიკურ კონტროლს აწარმოებდნენ (Gilliland, 1954; Winge, Roberts, 1957). ამ გენებიდან ორი MAL 1 და MAL 4 აპირობებდა აგრეთვე საქაროზის დუდილს (Winge, Roberts, 1958), გენი MAL 5 კი - სახამებლის დაშლას (Gilliland, 1954; Hopkins, 1958).

შემდგომში მალტოზური გენები შესწავლილ იქნა მრავალი მკვლევარის მიერ ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ და საწარმოო შტამებში (Lindegren, Pittman, 1959; Oshima, 1960; Roberts, Van der Walt, 1960). ოშიმას მიერ დადგენილ იქნა პოლიმერული რეცესიული მალტოზური გენების კომპლემენტაციის უნარი (Oshima, 1960, 1967).

მოგვიანებით გამოვლენილ იქნა კიდევ ერთი გენი, რომელიც აკონტროლებს საფუარში მალტოზის მაპიდროლიზებული ფერმენტის წარმოქმნას (Oeser, Windisch, 1964). ზემოთ დასახელებული ავტორების მიერ შესწავლილია ძირითადად ლუდის საფუარებიდან გამოყოფილი 13 შტამი, რომლებშიც მალტოზის ფერმენტაციას 7 პოლიმერული გენი აკონტროლებდა. ცალკეული შტამები შეიცავდა მალტოზური გენის ერთიდან სამამდე აქტიურ ლოკუსს (Oeser, 1962; Winge, Robert, 1958).

ღვინის საფუარების ადგილობრივ პოპულაციებში შაქრების გენეტიკური კონტროლი პირველად შეისწავლა ი.ჭუჭულაშვილმა. გენეტიკური ანალიზით მან დაადგინა, რომ ადგილობრივი ბუნებრივი შტამები შეიცავენ მალტოზის ფერმენტის სინთეზის მაკონტროლებელი გენის ორ ან სამ აქტიურ ლოკუსს (Чучулашвили, 1971).

გ. ნაუმოვის მიერ შესწავლილ იქნა საქარომიცეტებში მიღებულ პიბრიდებში მალტოზური კომპლემენტური გენების ურთიერთმოქმედება (Haymov, 1969a). ზოგიერთ პიბრიდში ხდებოდა ფერმენტაციის პროცესის აღდგენა, რაც ორი განსხვავებული MALp და MALa კომპლემენტარული გენების მოქმედებით ხორციელდებოდა (Haymov, 1969b, 1970a).

ბოლო პერიოდამდე მალტოზის ფერმენტაციის მაკონტროლებელი გენების რთული სტრუქტურა და ბიოქიმიური ფუნქცია შეუცნობელი იყო. მიანდათ, რომ მათ მხოლოდ რეგულატორული ფუნქცია გააჩნდათ. კერძოდ, MAL2, MAL4 და MAL6 ლოკუსები აკოდირებდნენ ცილა რეგულატორს, რომელიც მოქმედებდა როგორც პოზიტიური რეგულატორული ელემენტი α -გლუკოზიდაზას სინთეზში (Bergeten, 1973). MALp და Malq გენებში ჩატარებული ფუნქციური ტესტით, ასევე პოლიმერული MAL1 და MAL2 გენების ანალიზით დადგენილია, რომ კომპლემენტურული გენები ლოკალიზებულნი არიან MAL1 და MAL2 ლოკუსებში (Haymov, 1970 a,b,c 1971).

გენური ინჟინერიის მეთოდებით ჩატარებულმა გამოკვლევებმა დაადასტურა მალტოზური გენების რთული სტრუქტურა. MALp წარმოადგენს რეგულატორულ გენს. MAL6 ლოკუსიდან კლონირებული იყო სტრუქტურული გენი malg. კიბერული რეკომბინანტური პლაზმიდების გამოყენებით რეიდენტიფიცირებულ იქნა MAL6 ლოკუსი, რომელიც MALp და MALq გენებს შეიცავდა (Goldenthal et al., 1983Cohen et al., 1985).

მუტაციური ანალიზით დადგენილია, რომ მალტოზური რეცესიული გენები აქტიური ლოკუსების სპონტანური მუტაციური პროცესის შედეგად არიან წარმოქმნილნი (Bergeten et al., 1973). პიბრიდოლოგიური ანალიზით გამოვლინდა, რომ პოლიმერული მალტოზური ლოკუსები: MAL 1, MAL2 და MAL6 შედგებიან ორი მჭიდროდ შეჭიდული გენისაგან, რომელთაგანაც ერთ-ერთს რეგულატორული ფუნქცია გააჩნია (Haymov, 1989). დელეციური ანალიზით და მრავალსალონი პლაზმიდის მეშვეობით MAL6 ლოკუსის შესწავლამ ნათელიყო, რომ მისი პროდუქტი - პერმილაზა უზრუნველყოფს უჯრედში მხოლოდ მალტოზისა და ტურანოზის ტრანსპორტირებას (Chand et al., 1989).

ბ-ფრუქტოზიდებისადმი (საქაროზა, რაფინოზა) დამოკიდებულება საფუარში ფართოდ გამოიყენება სახეობათა დიფერენციაციის დროს (Lodder, Kreger van Rij, 1952; Кудрявцев, 1954; Квасников,Щелокова 1991). ნაჩვენებია იქნა, რომ გარკვეულ პირობებში საფუარის უჯრედებს ამ შაქრების ფერმენტაციისადმი ადაპტაციის უნარი გააჩნიათ (Косиков, 1954; Косиков, Бочарев, 1959). საქაროზისადმი ადაპტაცია ხორციელდება სპონტანური

მუტაციური პროცესის შედეგად, რის გამოც უჯრედები ამ შაქრის ფერმენტაციის უნარს იძენენ (Наумов, Юрквич, 1968).

ბუნებრივ შტამებში ჩატარებული გენეტიკური ანალიზით გამოირკვა, რომ ---- ფრუქტოზიდების ფერმენტაცია ხორციელდება სამი R1, R2, R3 პოლიმერული გენის კონტროლით. ლინდგერენის ნომენკლატურით ისინი შეესაბამება SUC1, SUC2 SUC3 გენებს (Gilliand, 1949; Winge, Roberts, 1952, 1953). საქარომიცეტების შესწავლილ შტამებს კქონდათ მხოლოდ ერთი აქტიური ლოკუსი, იშვიათად კი რამდენიმე (Winge, Roberts, 1958). ავტორთა აზრით, ბუნებრივ შტამებში სპონტანურად მუტირებული დეფექტური ალელები რევერსიის გზით ან გენსშიდა რეკომბინაციით შეიძლება აქტიურ ლოკუსებად გარდაიქმნან. პიბრიდული წარმომავლობის გენეტიკურ ზაზებში აღმოჩენილ იქნა კიდევ სამი პოლიმერული გენი. გამოირკვა, რომ რაფინოზას ფერმენტაციისათვის საჭიროა სამი გენი R, Me და G. გენის პროდუქტი - ინვერტაზა (β-ფრუქტოზიდაზა) იწვევს რაფინოზადან ფრუქტოზის მოხლეჩვას. დარჩენილი მელიბიოზა ფერმენტ მელიბიოზათი პიდროლიზდება, ფერმენტს კი ასინთეზებს სტრუქტურული Me გენი. ამ პროცესში წარმოქმნილ საქაროზას ფერმენტაციას Ge გენი აკონტროლებს (Winge, Roberts, 1958).

ლოსადამ აჩვენა, რომ რაფინოზას ფერმენტაცია კონტროლირდება M₁ გენით; Me და M გენები აპირობებენ ამ შაქრის 2/3 ნაწილის ფერმენტაციას, ხოლო დამატებითი G გენი რაფინოზას სრულ პიდროლიზს იწვევს (Losada, 1957).

ნაუმოვმა ჩაატარა SU გენების იდენტიფიკაცია Sach. cerevisiae-სა და Sach. paradoxus-ის შტამებში. დაადგინა, რომ ზოგიერთ შტამში იგი კონტროლირდება ერთი SU2 ალელით, ზოგში კი რამდენიმე პოლიმერული გენით (Наумов, 1969 a,b; 1970 a,b,c; 1971 a,b). სადღეისოდ დადგენილია, რომ β-ფრუქტოზიდაზების (ინვერტაზები) სინთეზს აკონტროლებს შვიდი პოლიმერული SUC1-SUC7 სტრუქტურული გენი. SUC გენების მიერ სინთეზირებული 5 სახის ინვერტაზას ანალიზით გაირკვა, რომ ისინი თავიანთი ფიზიოლოგიური და კინეტიკური თვისებებით მსგავსნი არიან. SUC1-SUC7 ლოკუსებიდან კლონირებული დნმ-ის სტრუქტურის მსგავსობა დადგენილია გენური ინჟინერიის მეთოდებით. გამოირკვა, რომ ლაბორატორიულ გენეტიკურ ზაზებსა და ბუნებრივ შტამებში რეცესიული SUC2 ალელი მდუმარე (ფსევდო) გენს წარმოადგენს. სხვა SUC1, SUC2-SUC5, SUC7 ლოკუსებში დნმ-ის სტრუქტურა ფრიად განსხვავებულია. აქედან გამომდინარე, გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ევოლუციის პროცესში ადგილი კქონდა SUC აქტიური ლოკუსის დნმ-ს მიგრაციას სხვა ქრომოსომებში. იგი შესაძლოა მომზდარიყო ქრომოსომული მუტაციების ან გენეტიკური ელემენტის ტრანსპოზიციით.

რეცესიული ალელების ლოკუსები მართალია განსხვავებული სტრუქტურისაა, მაგრამ მათი დნმ-ს მოლეკულა შეიცავს ნუკლეოტიდთა ისეთ თანამიმდევრობებს, რომლებშიც ადვილად ხდება აქტიური ლოკუსის ჩართვა (Carlson et al., 1983).

შესწავლილია ადგილობრივი კახეთის პოპულაციის ბუნებრივ შტამებში β -ფრუქტოზიდების გენეტიკური კონტროლი. დადგენილია, რომ ისინი შეიცავენ ერთ, უმეტესად კი ორ აქტიურ ლოკუსს (Чулулашвили, 1971).

კომპლემენტარული და პოლიმერული გენების ჯგუფებით ხორციელდება აგრეთვე მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაცია. ამ ნახშირწყლის დადულების უნარი წარმოადგენს სისტემატიკურ ნიშანს და სახეობის მახასიათებლად იყენებენ რთული ჰიბრიდული წარმომავლობის კარბონდილის გენეტიკურ ხაზებში შესწავლილია α -მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაციის უნარი და გენეტიკური კონტროლი. დაადგინეს, რომ ამ პროცესში მონაწილეობს 8 გენი, ოთხი (MGL1-MGL4) სპეციფიკური, დანარჩენი კი - მალტოზური (MAL1-MAL2, MAL4 და MAL6) (Hawthorne, 1958; Khan, Eton, 1984). α -მეთილგლუკოზიდაზა და მალტაზა მონათესავე ფერმენტებია, რომლებიც ერთსა და იმავე α -მეთილგლუკოზიდურ კავშირებზე მოქმედებენ და გააჩნიათ საერთო სუბსტრატი. ლოკუსები წარმოქმნილია წინამორბედი გენის დუბლიკაციით (Hawthorne, 1958). გამოვლინდა, რომ ამ შაქრის ფერმენტაციაში მონაწილეობს გენთა სხვა ჯგუფებიც. დადულებისათვის საკმარისია გენოტიპში იყოს გენის ერთი აქტიური ლოკუსი. გამოვლენილია გენთა ორი პოლიმერული ჯგუფი (Наумов, Башкирова, 1984; Наумов, 1985).

განსხვავებული წარმომავლობის ღვინისა და ლუდის ბუნებრივი შტამების ანალიზის მეშვეობით მოახდინეს გენების სრული იდენტიფიკაცია. დადგენილია, რომ ფერმენტაციას აკონტროლებს ხუთი კომპლემენტარული: MGLa, MGLb, MGLc, MGLd, MGLe გენი; ჰიბრიდოლოგიური ანალიზით გამოვლენილი იქნა პოლიმერული გენების სამი ჯგუფი. ფერმენტაციის პროცესში დამატებით მონაწილეობს ორი მალტოზური MAL6^C და malx გენი. MAL6^C გენი პოლიმერული აღმოჩნდა MALa, MALc გენების მიმართ. malx გენის რსპერესორული მოქმედება MAL6^C ალელზე ითრგუნება, როგორც მალტოზის, ისე α -მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაცია. MGLd და MGLc წარმოადგენენ სტრუქტურულ გენებს, ხოლო MGLa, MGLb, MGLc რეგულატორულ ფუნქციას ასრულებენ (Башкирова, 1989).

ზოგიერთი საქარომიცეტი გლუკოამილაზური აქტივობით ხასიათდება. თხევადი სახამებლის ფერმენტაციისა და ასიმილაციის უნარს აკონტროლებს პოლიმერული STA

რეცესიული ალელების ლოკუსები მართალია განსხვავებული სტრუქტურისაა, მაგრამ მათი დნმ-ს მოლეკულა შეიცავს ნუკლეოტიდთა ისეთ თანამიმდევრობებს, რომლებშიც ადვილად ხდება აქტიური ლოკუსის ჩართვა (Carlson et al., 1983).

შესწავლილია ადგილობრივი კახეთის პოპულაციის ბუნებრივ შტამებში β -ფურუქტოზიდების გენეტიკური კონტროლი. დადგენილია, რომ ისინი შეიცავენ ერთ, უმეტესად კი ორ აქტიურ ლოკუსს (Чуулашвили, 1971).

კომპლემენტარული და პოლიმერული გენების ჯგუფებით ხორციელდება აგრეთვე მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაცია. ამ ნახშირწყლის დადულების უნარი წარმოადგენს სისტემატიკურ ნიშანს და სახეობის მახასიათებლად იყენებენ. რთული ჰიბრიდული წარმომავლობის კარბონდილის გენეტიკურ ხაზებში შესწავლილია α -მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაციის უნარი და გენეტიკური კონტროლი. დაადგინეს, რომ ამ პროცესში მონაწილეობს 8 გენი, ოთხი (MGL1-MGL4) სპეციფიკური, დანარჩენი კი - მალტოზური (MAL1-MAL2, MAL4 და MAL6) (Hawthorne, 1958; Khan, Eton, 1984). α -მეთილგლუკოზიდაზა და მალტაზა მონათესავე ფერმენტებია, რომლებიც ერთსა და იმავე α -მეთილგლუკოლიზურ კავშირებზე მოქმედებენ და გააჩნიათ საერთო სუბსტრატი. ლოკუსები წარმოქმნილია წინამორბედი გენის დუბლიკაციით (Hawthorne, 1958) გამოვლინდა, რომ ამ შაქრის ფერმენტაციაში მონაწილეობს გენთა სხვა ჯგუფებიც. დადულებისათვის საკმარისია გენოტიპში იყოს გენის ერთი აქტიური ლოკუსი. გამოვლენილია გენთა ორი პოლიმერული ჯგუფი (Наумов, Башкирова, 1984; Наумов, 1985).

განსხვავებული წარმომავლობის ღვინისა და ღვინის ბუნებრივი შტამების ანალიზის მეშვეობით მოახდინეს გენების სრული იდენტიფიკაცია. დადგენილია, რომ ფერმენტაციას აკონტროლებს ხუთი კომპლემენტარული: MGLa, MGLb, MGLc, MGLd, MGLe გენი; ჰიბრიდოლოგიური ანალიზით გამოვლენილი იქნა პოლიმერული გენების სამი ჯგუფი. ფერმენტაციის პროცესში დამატებით მონაწილეობს ორი მალტოზური MAL⁶ და malx გენი. MAL⁶ გენი პოლიმერული აღმოჩნდა MALa, MALc გენების მიმართ. malx გენის რსპერსორული მოქმედება MAL⁶ ალელზე ითრგუნება, როგორც მალტოზის, ისე α -მეთილგლუკოზიდის ფერმენტაცია. MGLd და MGLc წარმოადგენენ სტრუქტურულ გენებს, ხოლო MGLa, MGLb, MGLc რეგულატორულ ფუნქციას ასრულებენ (Башкирова, 1989).

ზოგიერთი საქარომიციტი გლუკოამილაზური აქტივობით ხასიათდება. თხევადი სახამებლის ფერმენტაციისა და ასიმილაციის უნარს აკონტროლებს პოლიმერული STA

ჯგუფის გენი (Hopkins, 1958). რეკომბინაციული ანალიზით გამოვლენილი და იდენტიფიცირებულია სამი სტრუქტურული პოლიმერული გენი. სხვადასხვა რეგიონების ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილი შტამები განსხვავდებიან როგორც გენთა რაოდენობით, ისე შემადგენლობით (Eliason et al., 1999). აშშ-სა და იაპონიის შტამებში გვხვდება STA 3 გენი; ირლანდიის შტამებში STA 1 და STA 2; ხოლო პორტუგალიისაში STA 1 გენი (Tanaka, 1989; Marian, 1987; Moreaes, 1995). არსებობს მოსაზრება, რომ გენები დამოუკიდებლად წარმოიქმნენ მუტაციის გზით დედამიწის სხვადასხვა კუთხეში.

α-გალაქტოზიდების ფერმენტაცია საქარომიცეტებში პოლიმერული MEL გენებით ხორციელდება. ფერმენტაციის გენეტიკური კონტროლი პირველად შეისწავლეს რობერტსმა და მისმა თანამშრომლებმა ლუდის მადლდარა საფუარის შტამებში (Roberts et al., 1959); გამოვლენილ იქნა ამ ნიშნის როგორც მონოგენური, ისე დიგენური მემკვიდრეობა (Winge, Roberts, 1957; Roberts et al., 1959). ამავე გენებით კონტროლირდებოდა აგრეთვე მელიბიოზას ფერმენტაცია. მოგვიანებით შესწავლილ ორ შტამში შენიშნულ იქნა ფერმენტაციის პოლიგენური მემკვიდრეობა: ერთი შტამი შეიცავდა სამ, მეორე კი ექვს დომინანტ გენს (Roberts et al., 1959). მელიბიოზას ფერმენტაციაში გამოვლენილ იქნა MEL გენების კუმულაციური ეფექტი (Haupt, Alps, 1963).

მოუხედავად იმისა, რომ MEL გენებში ლოკუსები არ იყო ფუნქციონალური ტესტით იდენტიფიცირებული, *Sach. cerevisiae*-ს შტამებში ჩატარებული გამოკვლევებით შეძლეს MEL 1 გენის ექსპრესული მოქმედების დადგენა GAL 3 ლოკუსზე (Haupt, Alps, 1963). მოგვიანებით გამოვლენილ იქნა მელიბიოზას ფერმენტაციაში მონაწილე კიდევ ერთი ახალი გენი (Turacaines et al., 1988).

ახლახან პიბრიდოლოგიური ანალიზით იდენტიფიცირებულ იქნა შვიდი პოლიმერული MEL გენი *Sach. cerevisiae*-ს ოთხ ლაბორატორიულ შტამს აღმოაჩნდა მხოლოდ MEL 1 გენი, ველური შტამებიდან ერთს MEL 2 გენი, მეორეს კი ხუთი MEL3-MEL7 პოლიმერული ლოკუსი. მოხერხდა MEL 1-ლოკუსის კლონირება. მისი მეშვეობით ზონდირებულია სხვა პოლიმერული გენების ლოკუსები. განსაზღვრულია გენების ლოკალიზაციის ადგილი და მათი სტრუქტურა ქრომოსომაში. არც ერთი მათგანი არ არის შეჭიდული. ყველა ლოკუსი იყო ჰომოგენური, რის საფუძველზეც მკვლევარები ასკენიან, რომ პოლიმერული MEL ლოკუსები საწყისი გენის ტრანსპოზიციით წარმოიქმნენ (Naumov et al., 1990).

გალაქტოზის ფერმენტაცია რამდენიმე საფეხურად მიმდინარეობს ამ პროცესის გენეტიკური კონტროლი კარგად არის გამოკვლეული. ცნობილია გალაქტოზური ფერმენტების

ყველა სტრუქტურული და ზოგიერთი რეგულატორული გენი (Douglas, Hawthorne, 1964). საქარომიცეტების ორ სახეობაში გალაქტოზის ფერმენტაციის შესწავლამ ნათელყო, რომ *Sach. Cerevisiae*-ში დომინანტი G გენი იწვევდა ძლიერ და სწრაფ ფერმენტაციას, ხოლო *Sach. Cerevisiae*-ში რეცესიული g⁺ გენი ნელ ფერმენტაციას (Winge, Roberts, 1948). მოგვიანებით დადგინდა, რომ გალაქტოზის ფერმენტაციას აკონტროლებს კომპლემენტარული გენები (Hawthorne, 1956). შესწავლილ იქნა გალაქტოზის ფერმენტაციის პროცესის მარეგულირებელი ცალკეული გენის როლი და მათი ერთობლივი ეფექტი. გამოირკვა, რომ ფერმენტაციის პროცესს აკონტროლებს GAL1-GAL10 გენი. განისაზღვრა ლოკუსთა მდებარეობა გენეტიკურ რუკაზე (Douglas, Hawthorne, 1964).

ამავე ავტორების მიერ დადგენილ იქნა, რომ GAL5, GAL7 და GAL10 სტრუქტურული გენებია. ისინი შესაბამისად ახდენენ ფერმენტების: ფოსფოგლუტომეტაზას, ტრანსფერაზასა და ეპიმერაზას სინთეზს. GAL4 გენი არეგულირებს GAL1, GAL7 და GAL10 სტრუქტურული შეჭიდული გენების მოქმედებას (Douglas, Hawthorne, 1964)

იდენტიფიცირებული მუტირებული რეცესიული გენების მქონე ხაზების მეშვეობით დადგენილია იმ ბუნებრივი შტამების გენოტიპები, რომლებშიც გალაქტოზის ფერმენტაცია არ ხდებოდა. 18 სხვადასხვა წარმომავლობის შტამში დადგენილია შიდი ალელების შემცველობა. შემუშავებული სისტემით ადვილად ადგენენ კავშირს გენ-ფერმენტ-ნიშანს შორის. გაანალიზებული 126 რეცესიული ალელიდან 78% იყო gal4 მუტირებული რეგულატორული გენის მქონე, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ შესწავლილ შტამებს არ გააჩნიათ გალაქტოზის მაპიდროლიზებული ფერმენტები (Наумов, 1985)

საქართველოში გამოყოფილ ბუნებრივ შტამებში გალაქტოზის ფერმენტაცია ერთი დომინანტური სტრუქტურული გენის მეშვეობით კონტროლირდება (Чучулашвили, 1971). ბუნებრივ შტამებში დეფექტური რეცესიული გენების ანალიზმა და ფორმალურმა აღრიცხვამ ცხადყო, რომ II შტამი შეიცავდა ერთ, 4 შტამი - 2, ხოლო 3 შტამი - სამ ლოკუსს. შტამებში დიდი სიხშირით იყო gal2, gal4 და gal7 მუტაციები (Гудкова, 1979; Наумов, 1985) ულტრაიისფერი სხივებით ინდუცირებულ 33 მუტანტში დეფექტური რეცესიული gal გენების ანალიზმა ცხადყო, რომ აქტიური ლოკუსები მეტნაკლებად ერთნაირი სიხშირით ინდუცირდებოდნენ (Douglas, Hawthorne, 1964). ავტორთა აზრით ბუნებრივ შტამებში gal2, gal4 და gal7 გენთა მაღალი სიხშირით დაგროვება რეგრესული ევოლუციის შედეგია (Наумов, Гудкова, 1978); დეფექტურ მუტაციათა აკუმულაციას გენოტიპში ადაპტური მნიშვნელობა აქვს. ანალოგიური

პროცესი შეინიშნება ბუნებრივ შტამებში მალტოზური გენების მრმართაც, რაც მიკროევოლუციის წარმართველ ფაქტორთა მოქმედების შედეგია (Haymov, 1985, 1989).

ლიტერატურული მონაცემებით gal1, gal5, gal7 და gal10 სტრუქტურული გენები არიან და აკოდირებენ შესაბამისად: გალაქტოკინაზას, ფოსფოკომუტაზას, ტრანსფერაზასა და ეპიმერაზას სინთეზს. GAL2 კი გალაქტოზურ პერმიზაზას. GAL3 და GAL4 რეგულატორული გენებია. GAL4 არეგულირებს კინაზას, ტრანსფერაზასა და ეპიმერაზას სინთეზს (Захаров, Мацелиух, 1986)

შესწავლილია Sacch. oviformis-ში 15 შტამი, რომლებიც გალაქტოზას ვერ ადულებენ. პიბრიდოლოგიური ანალიზით დადგენილია მათი გენოტიპები. კომპლემენტარული ანალიზით იდენტიფიცირებულია მუტაციები: gal2, gal4 და gal7 ლოკუსებში შტამებში ისინი გარკვეული თანამიმდევრობით იყო განლაგებული. ბუნებრივი შტამების უმეტესობა შეიცავდა ორ ან სამ რეცესიულ მუტაციას, რაც რეგრესიული ევოლუციის მიმდინარეობის შედეგია (Гудкова, 1989). ბუნებრივ შტამებში გალაქტოზის ფერმენტაციის სხვადასხვაგვარი გენეტიკური კონტროლის გამო მხოლოდ ამ ნიშნის ტაქსონად გამოყენება საქარომიცეტებში მიზანშეწონილი არ არის (Haymov, 1985 Гудкова, 1989).

ამრიგად, საქარომიცეტების ევოლუციაში შეინიშნება პოლიმერულ გენთა წარმოქმნისა და გენოტიპში მათი აკუმულაციის ტენდენცია. იმავდროულად ზოგიერთ მათგანში რეგრესიული მიკროევოლუციური პროცესიც მიმდინარეობს, რის გამოც ისინი თანდათანობით კარგავენ ზოგიერთი შაქრის დადულების უნარს. ეთანოლიან სუბსტრატზე განვითარებული საფუარები მართალია რეზისტენტულობას იძენენ ამ ნაერთისადმი, მაგრამ კარგავენ გალაქტოზის უტილიზაციის უნარს (Квасников и др., 1975). გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ნიშნები, რომლებიც ორი განსხვავებული გენეტიკური მექანიზმით კონტროლირდება - პოლიმერული გენების დაგროვების უნარით და მათი თანდათანობითი რეგრესიით, შესაძლებელია გამოვიყენოთ დიაგნოსტიკების მიზნით გენოსისტემატიკური მეთოდების გამოყენების დროს (Haymov, 1985, 1989)

3.3. ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება საქარომიცეტებში და მისი სისტემატიკური მნიშვნელობა

სახეობათა წარმოქმნის პროცესში იზოლაციასთან ერთად მნიშვნელოვანია იმ სახეობებთან კონკურენციის თავიდან აცილების უნარი, რომლებიც მსგავს რესურსებს იყენებენ (Maïp, 1974). საქარომიცეტებს ევოლუციის პროცესში კონკურენციის თავიდან აცილების

ნაირგვარი ადაპტური მექანიზმი ჩამოუყალიდათ. მის ერთ-ერთ ფორმას შიდასახეობრივი ანატაგონიზმი წარმოადგენს. ამ პროცესის გამოვლენას წარმოადგენს ფენომენი: ერთი შტამის (ე.წ. "ქილერი") მიერ გამოყოფილი ცილა-ტოქსინით - მიკოცინით, მეორე მონათესავე მგრძობიარე შტამის უჯრედების ლიზისი.

საქარმიცეტებში ანატაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება გამოვლენილია სხვადასხვა ტაქსონებში. რაც შეეხება შიდასახეობრივ კონკურენციას, არის მცდელობა ეს ნიშანი გამოიყენონ ტაქსონომიურ ნიშნად, კერძოდ, სახეობრივი სტატუსის განსაზღვრავად (Haymova, 1989)

საფუარი სოკოების ციტოპლაზმაში გამოვლენილია რნმ-ის შემცველი დეტერმინანტები (პლაზმიდები). ისინი ქილერულ სისტემას ქმნიან. მათთვის ნიშანდობლივია როგორც ავტორეპროდუქციის, ისე ცილა-ტოქსინის კოდირების უნარი (Rogers, Bevan, 1978).

საქარმიცეტებში ანატაგონიზმის მოვლენა პირველად გამოავლინეს ბევანმა და მისმა თანამშრომლებმა ოქსფორდის ლუდის საფუარის გენეტიკური კოლექციის შესწავლისას (Makower, Bevan, 1963) მოგვიანებით განსხვავებული ქილერული სისტემა გამოავლინეს რუსეთში, კერძოდ, იალტის მელენიუობისა და მევენახეობის სამეცნიერო კვლევითი ინსტიტუტის ("მაგარანი") საფუარი სოკოების სამუზეუმო კოლექციებისა და ღვინის ლექის მასალიდან გამოყოფილი შტამების შესწავლისას (Haymov, Haymova, 1973). საქართველოს სხვადასხვა რეგიონის კუსტარული მეურნეობების ღვინის ლექიდან გამოყოფილ საფუარის პოპულაციებში ანატაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება პირველად შეისწავლა პროფ. ი.ჭუჭულაშვილმა (ჭუჭულაშვილი, 1980; Чучулашвили, 1981; 1985).

ანატაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულების მიხედვით საქარმიცეტების შტამები სამი ფნოტიპურ კლასად იყოფა: ქილერი (Killer - K), ნეიტრალური (Neutral - N) და მგრძობიარე (Sensitive - S). (Bevan, Makower, 1963).

მიკოცინის მასეკრეტირებელი შტამების გამოყოფას ძირითადად ახდენენ სპონტანური ან ქარხნიდან მიღებული ლუდისა და ღვინის ლექებიდან. მიკოცინის აქტივობის სპექტრის, უჯრედების იმუნურობისა და pH-ზე ოპტიმალური დამოკიდებულების მიხედვით კილერული სისტემა ოთხ ჯგუფად იყოფა K1-K4. K1 სისტემის მიერ სინთეზირებული მიკოცინის ოპტიმალური მოქმედება 4,8 pH-ზე ვლინდება, K2-ის - 2,4 pH-ზე, K3 და K4-ის მიერ სინთეზირებული მიკოცინის - 3,0-6,0 pH-ზე (Bevan et al., 1983; Crisco et al., 1999). საფუარ სოკოებში გამოვლენილი ათი ტიპის კილერული ფენოტიპი და ამდენივე რეზისტენტულობის განმსაზღვრელი (R1-R10) სისტემა (Yuong, 1978).

ქილერული სისტემა საქარომიცეტებში წარმოდგენილია სწორხაზოვანი ორსპირალიანი რნმ-ის მოლეკულებით. რნმ-ის მოლეკულის ბოლოებთან დაკავშირებულია დამცველი ფუნქციის პოლიპეპტიდი (Mitchel, Bevan, 1983; Hanes et al., 1986; Cansado et al., 1999). Sacch cerevisiae-ში გამოყვეს და შეისწავლეს K1 და K2 ქილერული სისტემის განმსზაღვრელი რნმ-ის მოლეკულები. ისინი უჯრედში არსებობენ ვირუსის მაგვარი ნაწილაკების სახით რნმ-ის მატრიცაზე სინთეზირდება მიკოცინის წინამორბედი პროდუქტი (Buck, 1986; Hanes et al., 1986). საფუარის უჯრედებს გააჩნიათ ორი სახის რნმ-ის მოლეკულები: ძირითადი (L) და მინორული (M) რნმ-ის მოლეკულა. L მოლეკულისათვის ნიშანდობლივია დიდი მასა. მასში დიდი რაოდენობითაა წარმოდგენილი G-C წყვილები. აღსანიშნავია, რომ მოლეკულის ბოლოებში შეინიშნება A-U წყვილების სიჭარბე. ძირითადი რნმ-ის მოლეკულები უჯრედში მრავალი ასლითაა წარმოდგენილი (Bevan et al., 1983).

M რნმ-ისათვის ნიშანდობლივია მცირე მოლეკულური მასა, უჯრედში წარმოდგენილია ერთი ან რამდენიმე (მცირერიცხოვანი) ასლით (Tipper, Botsian, 1983).

საქარომიცეტებში გამოვლენილ K1-K4 სისტემაში გამოკვლეულია როგორც ძირითადი, ისე მინორული რნმ-ის მოლეკულები მიუხედავად მათი ორგანიზაციული მსგავსებისა, ეს სისტემები ერთმანეთისაგან განსხვავებული აღმოჩნდა (Wickner, 1989). K1 სისტემის ძირითადი რნმ-ის მოლეკულა შეიცავს 4,7 ათას ნ.წ., ანალოგიური რაოდენობის ნუკლეოტიდური წყვილილებითაა წარმოდგენილი დანარჩენ სამ სისტემაში L რნმ-ის მოლეკულები. სექვენირებამ გამოავლინა მათი განსხვავებული ორგანიზაცია ოთხივე სისტემაში. მინორული რნმ-ის მოლეკულის ზომები კი შემდეგი სახის აღმოჩნდა: K1 სისტემაში - 1,9 ათასი ნ.წ., K2-ში - 1,7 ათასი ნ.წ., K3-ში 1,7 ათასი ნ.წ. (Yung, Yagin, 1978 ; დაწერილებით იხ. მიმოხილვითი სტატია Нестрова, 1988; 1993).

ქილერი და ნეიტრალური შტამების უჯრედებში წარმოდგენილია როგორც L, ისე M მოლეკულები. მგრძნობიარე შტამის უჯრედებისათვის ნიშანდობლივია მხოლოდ L მოლეკულების თანაპოვნირება. აღწერილია ისეთი შტამები, რომლებსაც ზემოთ აღწერილი რნმ-ის მოლეკულები საერთოდ არ გააჩნიათ (Wickner, 1989).

L ფორმის რნმ-ის მოლეკულაში ლოკალიზებულია ციტოგენები. ისინი აკონტროლებენ როგორც L, ისე M მოლეკულებზე მიმდინარე რეპლიკაციურ სინთეზს. ამავე მოლეკულაში ლოკალიზებული გენები უზრუნველყოფენ M მოლეკულის სტაბილურობის შენარჩუნებას. M ფორმის რნმ-ის მოლეკულაში ლოკალიზებული ციტოგენები განსაზღვრავენ ქილერული სისტემის ფენოტიპს და უჯრედის ავტოიმუნურობას (Tipper, Bostain, 1983).

დადგენილია, რომ L ფორმის რნმ-ში წარმოდგენილი გენები აკონტროლებენ ცილოვანი კაფსიდის სინთეზს. კაფსიდური ცილებით შემოფარგულულია როგორც ძირითადი, ისე მინორული რნმ-ის მოლეკულები (Hanes et al., 1986; Wickner, 1986).

ქილერული სისტემის ევოლუცია სადღეისოდ არ არის დადგენილი. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ვირუსის მსგავსი სიმბიონტურ სტრუქტურებს დასაბამი მისცა რნმ-ის შემცველმა ვირუსების რელიქტურმა ფორმებმა. მათ საფუარის უჯრედში დაკარგეს პათოგენურობა და გადაიქცნენ ციტოპლაზმის ავტონომიურ კომპონენტებად (Mitchel, Bevan, 1983) რნმ-ის მოლეკულებს ცილოვანი კაფსიდის გარეშე არ შეუძლიათ ფუნქციონირება. ამდენად, ქილერული სისტემის განმსაზღვრელი სტრუქტურები ჭეშმარიტ პლაზმიდს (კლასიკური გაგებით) არ წარმოადგენენ. ამიტომაც მათ მეტწილად ვირუსის მაგვარ პალზმიდებად მოიხსენიებენ (Tipper, Bostain, 1983).

K1 სისტემა კარგად არის შესწავლილი გენეტიკური და ბიოქიმიური კუთხით. ამ სისტემის მიერ სინთეზირებული მიკოცინისათვის ნიშანდობლივია აქტივობის საკმაოდ ვიწრო ფარგლები (pH 4,6-4,8). ცილა აქტივობას კარგავს 25°C ტემპერატურის ზემოთ. იგი ადვილად ინაქტივირდება პროტეოლიტური ფერმენტების მოქმედებით. პროტოქსინის მასა 9000 დალტონს შეადგენს (Woods, Bevan, 1968; Croseo et al., 1999).

K2 ქილერული სისტემა პირველად გამოავლინეს იალტის ("შაგარაჩი") საფუარის მუზეუმში დაცულ შტამებში (Haymova, Haymov, 1973). დადგენილია ნიშნის დომინანტური ბუნება და ციტოპლაზმური მემკვიდრეობის ხასიათი. მგრძნობიარე უჯრედების ლიზისი ხორციელდება როგორც უშუალო კონტაქტით, ისე ქილერების სუპერნეტანტის მგრძნობიარე უჯრედებზე ზემოქმედებისას (Haymova, Haymov, 1973; Haymov, 1989).

საქარომიციტებში გამოვლენილი ქილერული სისტემები განსხვავდებიან როგორც გენეტიკური სტრუქტურით, ისე ფიზიოლოგიური მოქმედებით. ერთი და იმავე ქილერული სისტემის უჯრედები ერთმანეთის მიმართ იმუნურობას ავლენენ, სხვადასხვა სისტემების შემცველი უჯრედების ურთიერთდამოკიდებულება კი არაერთმნიშვნელოვანია. საქართველოს ღვინის საფუარის (*Sacch. cerevisiae* var. *vini*) პოპულაციებში გამოვლენილია ოთხი სახის ქილერული სისტემა (Чучулашвили, 1981; შათირიშვილი, 1985; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000). K1 და K2 სისტემების მოქმედების სპექტრი მკაფიოა და მათი იდენტიფიცირება ხდება საერთაშორისო სტანდარტებით. რაც შეეხება დანარჩენ სისტემებს, საყოველთაოდ მიღებული ერთიანი ნომენკლატურა სადღეისოდ არ არსებობს და სხვადასხვა ავტორები ნაირგვარ იდენტიფიცირებას გვთავაზობენ.

ღვინის საფუარში K1 სისტემის შემცველი უჯრედები ანტაგონისტურ აქტივობას ავლენენ დანარჩენი სამი სისტემის (K2-K4) მქონე შტამებზე; რაც შეეხება K2 სისტემის მქონე შტამებს, ისინი ანალოგიური მოქმედებისაა და ახდენენ დანარჩენი (K1, K3, K4) სისტემის შემცველი შტამების ლიზისს. K3 სისტემა ახდენს K1 სისტემის ლიზისს, სხვა სისტემების უჯრედებისადმი ნეიტრალურია; K4 სისტემის მქონე შტამები ახდენენ K2 სისტემის შტამების სუსტ ლიზისს, ხოლო K1 და K3 შტამების ძლიერ ლიზისს (Чучулашвили, 1981; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000, Шатиришвили и др., 2001).

საქარომიცეტებში მგრძნობიარე-მდგრადობის გადაჯვარედინებითი ტესტის მეშვეობით გამოვლენილია სამი ტიპის ქილერები. K1 და K2 სისტემა მეცნიერების მიერ აღიარებულ ფენომენს განეკუთვნება და დავის საგანს არ წარმოადგენს. მესამე სისტემა აზრთა სხვაობას იწვევს მკვლევარებში (Rogers, Bevan, 1978; Yung, Yagin, 1978; Хаумов, 1985; Extremera et al., 1982; Goto et al., 1991).

მგრძნობელობა-მდგრადობის ტესტით სხვადასხვა წარმომავლობის 24 შტამზე ჩატარებული ანალიზის საფუძველზე საქარომიცეტებში გამოყოფილია ექვსი ქილერული სისტემა (Нестерова, 1993). ავტორი შეეცადა შეემუშავებინა ქილერული სისტემების საერთო კლასიფიცირება. მოწოდებული კლასიფიკაციის მიხედვით K1 ტიპში გაერთიანებულია ოქსფორდის გენეტიკური ხაზები. იგი ანტაგონისტურ აქტივობას ავლენს ყველა დანარჩენი სისტემებისადმი K3 ტიპში გაერთიანებული მოლდავეთის ღვინის მასალიდან გამოყოფილი შტამები ქილერულ აქტივობას ავლენენ K1, K5, K6 სისტემებისადმი და მგრძნობიარე არიან K1, K2, K4 და K6 სისტემებისადმი.

მეოთხე ტიპში (K4) გაერთიანებული S. Globosus შტამები იწვევენ K1, K2, K3, K5 სისტემების ლიზისს, მგრძნობიარე არიან K1, K2, K6 შტამებისადმი.

K5 სისტემაში გაერთიანებული არიან პეტერგოფის გენეტიკური ხაზები, ბუნებრივი საქარომიცეტები. ისინი იწვევენ Pachyzola tannophilus-სა და გვარ Hansenula-ში გაერთიანებული ზოგიერთი შტამის ლიზისს.

K6 სისტემაში გაერთიანებული ნიადაგის საქარომიცეტი S. paradoxus იწვევს ყველა ქილერული სისტემის შტამების ლიზისს (Нестерова, 1993). ვინაიდან გამოკვლევები მცირერიცხოვან შტამებზე შესრულდა, ქილერული სისტემების წარმოდგენილმა დაჯგუფებამ საყოველთაო აღიარება ვერ კპოვა ზიმოლოგებს შორის.

გამოირკვა, რომ ქილერული სისტემები ბირთვულ კონტროლს ექვემდებარება. გამოვლენილია ბირთვული გენები, რომლებიც ქილერული სისტემის განმსაზღვრელი რნმ-ის

სტაბილურობის შენარჩუნებას აკონტროლებენ, ასევე არეგულირებენ მათ რაოდენობას უჯრედში, რეპლიკაციისა და ტრანსლაციის პროცესებს (Hectepova, 1980; Robek et al., 1982; Bruner, 1986; Wickner, 1986; Hectepova, 1988; 1993)..

საქარომიცეტებში გამოვლენილია ე.წ. სუპერქილერული შტამები, რომელთათვისაც ნიშანდობლივია სტერილური რადიუსის დიდი ზომა. გენეტიკური ანალიზით დადგენილია, რომ ამ ნიშანს ბირთვული გენები აკონტროლებენ. ამ სახის შტამებში მეტწილად გაზრდილია M მოლეკულის ასლების რაოდენობა, SKI მუტანტებში ნორმასთან შედარებით 1,5-4-ჯერ არის გაზრდილი მინორული რნმ-ის მოლეკულების რაოდენობა. ამ ტიპის უჯრედებში დიდი რაოდენობით სინთეზირდება მიკოცინი, რის გამოც დიდი ზომის სტერილური ლაქა წარმოიქმნება. K1 სისტემის შტამებში გამოვლენილია 6 გენი, რომლებიც SKI ნიშნის განვითარებას აკონტროლებენ; K2 სისტემისათვის კი 4 გენი. K1 და K2 შტამებში გამოვლენილ SKI ნიშანს არაალელური გენები განსაზღვრავენ (Tohe et al., 1980; Hectepova и др., 1989; Hectepova, 1992).

შესწავლილია კიბრიდულ ციტოპლაზმაში განსხვავებული ქილერული დეტერმინანტების ურთიერთდამოკიდებულება ციტოპლაზმაში K1 და K2 სისტემების თანაობისას, როგორც მიტოზური, ისე მეიოზური გზით მიღებულ თაობებში, ყველა შემთხვევაში ვლინდება K1 სისტემისათვის ნიშანდობლივი ფენოტიპი (Haymov, Haymova, 1973). კიბრიდულ უჯრედებში M_2 (ძირითადი რნმ) შემცველი ნაწილაკების რაოდენობის შემცირება ძალიან სწრაფად ხდება. სქესობრივი გამრავლებისას ჯერ კიდევ ზიგოტაში შეინიშნება ძირითადი რნმ-ის შემცველი სტრუქტურების რაოდენობრივი შემცირება. K1 სისტემა ერთგვარ მადომინირებელ გავლენას ახდენს K2 სისტემაზე (Haymov, 1985). K1 და K2 პლაზმიდა ავიწროვებს K4 ციტოპლაზმურ დეტერმინანტს და კიბრიდულ უჯრედებს შესაბამისად K1 ან K2 ფენოტიპი გააჩნიათ, ერთგვარად მიმდინარეობს K4 პლაზმიდის ნიველირება (Hectepova, 1983)

ქილერი და მგროპნობიარე ფენოტიპის მქონე შტამების შეჯვარებით მიღებულ კიბრიდებში ჩატარებული ტეტრადული ანალიზით დადგენილია ამ ნიშნის ციტოპლაზმური დეტერმინაცია და ყველა ქილერული სისტემის დომინანტური ბუნება. ნაჩვენები იქნა აგრეთვე, რომ შესაძლებელია ფენოტიპების ერთსაფეხურიანი გადასვლა ერთმანეთში: $K \rightarrow S$, $N \rightarrow K$, $K \rightarrow N$, $N \rightarrow S$. ეს პროცესი ნიშანდობლივია პლაზმიდური ბუნების ციტოპლაზმური დეტერმინანტებისათვის (Haymov, 1977, 1985).

საქართველოს კუსტარულ მუერნეობებში სპონტანურად მიმდინარე ალკოპოლური დუდილის პროცესებიდან გამოყოფილ ბუნებრივ პოპულაციებში ჩატარებული გენეტიკური ანალიზით გამოვლენილია ოთხი ტიპის ქილერული სისტემა (Чучулашвили, 1981; 1985). პოპულაციაში მაღალი სიხშირით არის წარმოდგენილია K2 სისტემის შემცველი შტამები (Чучулашвили, 1981; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

ოთხივე სისტემაში ნიშანს განსაზღვრავს ციტოპლაზმური დეტერმინანტი. პოპულაციაში გამოვლენილია ე. წ. "სუპერქილერები". მათი ინდუქცია სპონტანურად ხდება. SKI ფენოტიპის შტამების ანალიზით ნაჩვენებია ამ ნიშნის ბირთვული კონტროლი (Чучулашвили, 1981; 1985)

რუსეთის მელენიობისა და მევენახეობის სამეცნიერო-კვლევით ინსტიტუტში ("მაგარაჩი") დატული ღვინის საფუარი სოკოების მუხეუმში სხვადასხვა წლებში სხვადასხვა მეცნიერების მიერ გამოყოფილ შტამებს, ასევე უკრაინის, მოლდავეთის, ამიერკავკასიის, შუააზიის მელენიობის იზოლატებიდან გამოყოფილ და შესწავლილ შტამებს სამი ფენოტიპური (K, N და S)ნიშანი აღმოაჩნდათ. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ მელენიობის რეგიონები წარმოადგენს სპეციფიკურ ბიოლოგიურ ნიშას K2 ფენოტიპის შტამებისათვის Наумов, Наумова 1973; Наумов и др., 1974; Тюрина, Бурян, 1975; Тюрина и др., 1986; Наумова, 1989).

ზოგიერთი მეცნიერის ვარაუდით ანტაგონისტურ აქტობას აკონტროლებენ განსხვავებული გენეტიკური ფაქტორები. ტრადიციული ქილერული სისტემები წარმოდგენილია K1, K2, K3 და K6 აქტივობის სპექტრის სისტემებში. K4 სისტემაში გამოვლენილია ციტოპლაზმური დეტერმინანტი, რომელიც არ არის დაკავშირებული ორსპირალიან რნმ-თან. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ იგი შეიცავს დნმ-ის მოლეკულას, ხოლო K5 სისტემა ბირთვული გენებით კონტროლირდება. ზოგიერთ ავტორს მიაჩნია, რომ ქილერული აქტივობის განსხვავებული დეტერმინანცია ეკოტიპების ნაირგვარობითაა განპირობებული (Philliskizk, Young, 1975; Young, 1987) საქარომიციტებში ქილერული ვირუსისმაგვარი პლაზმიდები ვარიანტულური არიან ანტაგონისტური აქტივობისა და მინორული დნმ-ის ორგანზაციის მიხედვით. ამ ორი მახასიათებლის განსხვავება ადაპტური ევოლუციის განსხვავებული გზის მიმანიშნებელია (Нестерова, 1993).

დიდ ინტერესს იწვევს ქილერული სისტემის ეკოლოგიის შესწავლა. იგი ქილერული სისტემების ფილოგენეზისა და გავრცელების გზად არის მიჩნეული. K1 და K2 ვირუსისმაგვარი პლაზმიდების ფუნქციური და მოლეკულური სტრუქტურის მსგავსება მათი საერთო წინარე სისტემიდან წარმოშობის მიმანიშნებელია. განსხვავებულ თვისებებს ამჟღავნებს მათ მიერ

სინთეზირებული მიკოცინი ისინი ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან მოქმედების სპექტრით და აქტიუობის გამოვლენის პირობით ეს განსხვავება K1 და K2 ვირუსისმაგვარი პლაზმიდების განსხვავებულ ეკოტიპში ადაპტირებამ გამოიწვია (Haymova, 1989; Heccepova, 1988; 1993).

K1 ქილერული სისტემა ნიშანდობლივია კარლსბერგის (დანია) ლაბორატორიაში დაცული შტამებისათვის. იგი მოეპოვებათ აქ დაცულ ჩრდილო-დასავლეთ ევროპის დულილის წარმოების იზოლატებიდან გამოყოფილ შტამებს. იგივე სისტემა აღმოაჩნდათ დიდი ბრიტანეთის ლუდის საფუარის კოლექციის (NCYC) შტამებსაც K2 აქტიუობის სისტემა გააჩნიათ ინგლისის ლუდის ქარხნებიდან გამოყოფილ იმ შტამებს, რომლებიც კონსტამენტებს წარმოადგენენ და აუარესებენ ლუდის თვისებებს. ევროპის ლუდის წარმოებაში გამოყენებულ საწარმოო მნიშვნელობის შტამებს არ გააჩნიათ ანტაგონისტური აქტიუობა (Rogers, Bevan, 1978; Young, Yagin, 1978; Young, 1987).

K2 სისტემა აღმოსავლეთ ევროპის მეღვინეობის რაიონებში გავრცელებული საქარომიცეტებისთვისაა ნიშანდობლივი. იგი რეგისტრირებულია ყირიმში, მოლდავეთსა და იმიერკარპატებში არსებულ ღვინის დულილში მონაწილე შტამებში (Haymov и др., 1973; Попушиной и др., 1974). K3 სისტემა რეგისტრირებულია მოლდავეთის მეღვინეობის რეგიონებიდან გამოყოფილ შტამებში (Heccepova, 1993; Goto et al., 1991). K5 პლაზმიდა აღმოაჩნდათ იაპონიაში გავრცელებულ საქარომიცეტებს (Goto et al., 1991). K4 პლაზმიდა აქვთ სომხეთის ღვინომასალიდან გამოყოფილ საქარომიცეტებს (Heccepova, 1993). ქილერული სისტემების განსხვავებული სპექტრი და გავრცელების სხვადასხვაობა იმის მიმანიშნებელია, რომ ამ სისტემებმა ჩამოყალიბებისა და დივერგენციის სხვადასხვა გზები გაიარეს პროგრესული ევოლუციის პროცესში (Haymov, Haymova, 1973; Heccepova, 1993).

საფუარი სოკოების სისტემატიკაში იყო ზიმოლოგთა მცდელობა ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულების ტესტები ტაქსონომიურ ნიშნად გამოყენებინათ (Кудрявцев, 1954). საკითხისადმი ამგვარი დამოკიდებულება სავსებით შეესაბამებოდა იმ პერიოდში ჩამოყალიბებულ კონცეფციას. მათ მიაჩნდათ, რომ სოკოებისათვის არ არის დამახასიათებელი შიგასახეობრივი ანტაგონიზმი. სისტემატიკაში ტიპოლოგიური კონცეფციის დომინირებამ განაპირობა ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური ნიშნების წინა პლანზე წამოწევა საფუარის კლასიფიკაციაში (იხ. თავი II).

ევოლუციონისტებისა და სისტემატიკოსების შეხედულებანი სახეობის წარმოშობისა და სისტემატიკური ნიშნებისადმი განსხვავებულია. ევოლუციის სინთეზური თეორიის ჩამოყალიბებამ ხელი შეუწყო პოპულაციონისტური კონცეფციის დამკვიდრებას. ამ კონცეფციის თანახმად სახეობათა წარმოშობა ხორციელდება თანდათანობით,

გრადუალურად ევოლუციის მთავარ წარმმართველ ფაქტორს წარმოადგენს ბუნებრივი გადრჩევა. სპონტანური მუტაციის შედეგად იცვლება ნებისმიერი ნიშანი და თვისება, მათ შორის სისტემატიკაში გამოყენებული კატეგორია. ამდენად, პოპულაციისათვის ნიშანდობლივია შიდაგენეტიკური პოლიმორფიზმი. პოპულაციონისტები ძირითად ტაქსონომიურ ნიშნად როგორც მნიშვნელოვანს იყენებენ მორფოლოგიურ და გენეტიკურს. ამ კონცეფციის თანახმად ძნელა პოპულაციაში მოიძებნოს სტაბილური მონომორფული ნიშანი, რომელიც გამოდგება სისტემატიკური მიზნით (Анана, 1984; Кайдашова, 1996; Воронцов, 1999).

ალტერნატიულ პოზიციას ავითარებს ტიპოლოგიური კონცეფცია. ვინაიდან ევოლუცია ატარებს სალტაციურ ხასიათს, ნიშნები ძირითადად მონომორფულია. იგნორირებულია ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება. სალტაციებს შორის სახეობაში შეინიშნება ხანგრძლივი სტაგნაციის პერიოდი. ამდენად ნიშნები და თვისებები არის კონსტანტური და შესაძლებელია სახეობისათვის ნიშანდობლივი მრავალი ნიშნის ტაქსონომიურ ერთეულად გამოყენება. ძირითადად ყურადღება გამახვილებულია მორფოლოგიურ და გეოგრაფიულ-ეკოლოგიურ კრიტერიუმზე. ტიპოლოგთა შეხედულებით ახალი სახეობის წარმოშობა არის გენოში მომხდარი დიდი პერეტურბაციების შედეგი, ხოლო შედასახეობრვი ცვალებადობა წარმოადგენს გარემოს ფლუქტუაციურ ფაქტორებზე სახეობის მდგრადობისა და ერთიანობის ხელშემწყობ ადაპტურ "ბუნების სტრატეგიას". ამ კონცეფციის მომხრეებს მიაჩნიათ, რომ თანამედროვე ეტაპზე სისტემატიკაში პოპულაციონისტური მიდგომა ვერ დაინერგა. სისტემატიკოსები ძირითადად ემყარებიან ტიპოლოგიურ კონცეფციას (Алтухов, 1989; 2000).

ექსპერიმენტული ნაწილი

თავი IV. მასალა და მეთოდთა

4.1. ცდებში გამოყენებული ძირითადი ტესტ-შტამები

ცდებში ძირითადად გამოიყენეთ *S. cerevisiae*-ს პეტერგოფის გენეტიკური ხაზები. შეწყვილებების ტიპის განსაზღვრას ვახდენდით ჰაპლოიდი პეტერგოფის გენეტიკური ხაზით *met^a* და *amc13*-ის მეშვეობით გენეტიკური ხაზი წარმოადგენდა აუქსოტროფს მეთიონინისაღმ. ჩვენ მიერ ინდუცირებულ აღენინის მიმართ აუქსოტროფულ მუტანტებში

ლოკუსის იდენტიფიცირებას ვახდენდით პეტერგოვის ტესტ-ხაზებით. ამ მუტანტში *ade1* და *ade2* ლოკუსი იყო მუტირებული. *ade2* ლოკუსში კომპლემენტაციის უნარის განსაზღვრას ვახდენდით ვერონული ტესტ-ხაზების მეშვეობით გენეტიკური ხაზები კონსტრუირებულია პროფ. ტ. სოილას მიერ (პეტერბურგის უნივერსიტეტის გენეტიკის კათედრა).

ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულების განსაზღვრას ვახდენდით K7, S14 (ოქსფორდის გენეტიკური ხაზი, მიღებულია პროფ. ბეენის მიერ), M437 (მიღებულია პროფ. ნაუმოვის მიერ, მოსკოვი, საწარმოო მიკროლოგანიზმთა გენეტიკის ინსტიტუტი) და 7A-p192 (პეტერგოვის გენეტიკური ხაზი) შტამებით. მეიოზური რეკომბინაციის შესწავლა ხდებოდა პოლიაუქსოტროფული გენეტიკური ხაზის M891 N249-1A (კარბონდეილის გენეტიკური ხაზი; აშშ, ბერკლის უნივერსიტეტი, მიღებულია პროფ. რ.მორტიმერის მიერ) და D6-A5 ლეინის საფუარის ენდემური ტესტ-შტამის (მიღებულია პროფ. ი.ჭუჭულაშვილის მიერ) საშუალებით. ცდებში გამოყენებული ტესტ-შტამების ნუსხა, მათი ფენოტიპი და გენოტიპი მოცემულია 1 ცხრილში (გენეტიკური ხაზები შესაბამისი კვლევითი დაწესებულებებიდან მიიღო პროფ. ა.შათირიშვილმა და დაცულია თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტში, ბიოლოგიის ფაკულტეტზე).

4.2. საკვები არეები

კულტურების ინკუბაციისათვის გამოყენებული იქნა შემდეგი არეები:

სრული საკვები არე მარილებით:

K_2HPO_4 - 2გრ/ლ
 $MgSO_4$ - 1გრ/ლ
 $(NH_4)_2SO_4$ - 1გრ/ლ
გლუკოზა - 20 გრ/ლ
საფუარის ავტოლიზატი - 20 გრ/ლ
აგარ-აგარი - 20 გრ/ლ
პეპტონიანი სრული საკვები არე:

K_2HPO_4 - 2გრ/ლ
 $MgSO_4$ - 1გრ/ლ
 $(NH_4)_2SO_4$ - 1გრ/ლ
გლუკოზა - 20 გრ/ლ
პეპტონი - 10 გრ/ლ
საფუარის ავტოლიზატი - 20 გრ/ლ
აგარ-აგარი - 20 გრ/ლ

ქილერი შტამების გამოსავლენი არე:

ქილერების აღმოსაჩენად გამოვიყენეთ სპეციალურ საკვები არე, რომელიც მზადდება ორი ხსნარისაგან - 800 მლ ხსნარი, რომელიც შეიცავს:

გლუკოზა - 20 გრ

პეპტონი - 5 გრ

საფუარის ექტრაქტი - 5 გრ

აგარ-აგარი - 25 გრ

მეთილენის ლურჯი - 30 გრ/ლ

ამ ხსნარს ემატება 200 მლ ბუფერი, რომლის pH=4,5. ბუფერი მზადდება ორი ნაერთისაგან:

$\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ + ლიმონმჟეას ხსნარი

რიდერის არე:

MgSO_4 - 2,1 გრ

NaCl - 1,5 გრ/ლ

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ - 1,2 გრ/ლ

KH_2PO_4 - 3,0 გრ/ლ

K_2HPO_4 - 0,3 გრ/ლ

საფუარის ავტოლიზატი - 75 მლ/ლ

საფუარის წყალი - 50 მლ/ლ

საკვები შაქარი - 2%

სასპორულაციო აცეტატური არე:

CH_3COONa - 10 გრ/ლ

KCl - 5 გრ/ლ

აგარ-აგარი - 20 გრ/ლ

საფუარის ტესტ-შტამები

შტამის გენეტიკური ხაზის სახელწოდება	გენოტიპი	ფენოტიპი
6П-Г3	Mat α ade1	წითელი
p 22	MATα ade1	წითელი
7A-p192	MATα ade2	წითელი
7П-Г4	MATα ade2	წითელი
α met 13	MATα met 13	თეთრი
a met13	MATα met 13	თეთრი
3-П3080	α ade2 – 209	წითელი
20-П3085	α ade2 – 139	წითელი
6-П3085	α ade2 222	წითელი
3-П3088	α ade2 – 240	წითელი
5-П3088	α ade2 – 57	წითელი
4-П3088	α ade2 – 163	წითელი
1-П3090	αade2-191	წითელი
M 891 N249-1A	MATα ade1 gall leu1 his2 ura3 trp1 met14	წითელი
D6-A5	αα ade2 ade2	წითელი
M437	M/M ade2 ade2 {KIL-K2}	წითელი
7A-p192	αade2 {მგრძნობიარე K2 პლაზმი- დისადმი	წითელი
K7	{KIL-K1}	თეთრი
S14	αade2 {მგრძნობიარე K2 პლაზმი- დისადმი}	თეთრი

შენიშვნა: გენების აღნიშვნის სიმბოლიკა განმარტებულია და მათი ლოკალიზაციის ადგილი ქრომოსომაში მოცემულია ი. ზახაროვის და ბ. მაცელიუხის მონოგრაფიაში (1986)

4.3. პოპულაციიდან წმინდა კულტურის გამოყოფის მეთოდი

პოპულაციის შემადგენელი წმინდა კულტურების გამოყოფა ხდებოდა ღვინის ლექიდან. საწყისი მასალის აღება ხდებოდა სათანადო წესით საკვლევი რეგიონის 10 საკმარად ცილებული კერძო მურწის (ე.წ. იზოლატიებიდან) აღებული მარნიდან. ლექის აღება ხდებოდა ყურძნის წვენი დუღილის პროცესში (მასალიდან დანალექი ლექის აღება არ ხდებოდა). თითოეული სინჯიდან აღებული მასალა თავსდებოდა სპეციალურ ჭურჭელში, ე.წ. ბაქტერიოლოგიურ ბეჭდულაში. ჭურჭელს უკეთდებოდა სათანადო ნუმერაცია ლექის დაცვა, როგორც საწყისი მასალისა, ხდებოდა სამუზეუმო ფონდში. თითოეული სინჯიდან გამოყოფილი მასალა ჩაითვალა მიკროპოპულაციად.

წმინდა კულტურების გამოყოფის მიზნით საკვლევი რაიონიდან ჩამოტანილი ლექიდან მასალის ამოღება ხდებოდა სათანადო წესით. ჭურჭელს, რომელშიც ლექი იყო მოთავსებული, ვანჯღრევდით, რათა შიგთავსი კარგად არეულიყო. შემდეგ დიდი მიკრობიოლოგიური მარყუჟით ვიღებდით ლექს და გადაგვქონდა სტერილურ ყურძნის წვნიან სინჯარაში (1 მლ ყურძნის წვენი, 1 მლ ონკანის სტერილური წყალი). ინკუბაცია მიმდინარეობდა 25° C ტემპერატურაზე 24 სთ-ის განმავლობაში. სუსპენზია სტერილური ონკანის წყლით ისე ზავდებოდა, რომ 1 მლ-ში 1·10⁶ უჯრედი ყოფილიყო. ყურძნის წვენის შემცველ აგარიან მყარ არეზე ვაწვეთებდით 0,5 მლ სუსპენზიას და შპატელით კარგად ვანაწილებდით ზედაპირზე. იზოლირებული კოლონიების მიღებას ვახდენდით მეორე, ე.წ. მოწვის მეთოდითაც. სინჯარიდან ვიღებდით ერთ მარყუჯ სუსპენზიას და ყურძნის წვნიანი აგარიანი არის კიდეში მთელ სივრცეზე ვანაწილებდით. ალზე გასტერილებული მარყუჟით ვაკეთებდით მის პერპენდიკულარულ მეორე ხაზს. მარყუჯს ისევ ვასტერილებდით და ერთჯერადი გასმით გამოტანილ უჯრედებს მთელ არეზე ვანაწილებდით მარყუჯის მეშვეობით (Захаров и др., 1984). ჯამებზე დათესილი კულტურების ინკუბაციას ვახდენდით 30° ტემპერატურაზე 4-5 დღის განმავლობაში. ბინოკულარული მიკროსკოპით დათვალიერებული ტიპური ღვინის საფუარის უჯრედები შეგვქონდა ყურძნის წვნიან სინჯარაში. 2-3 დღის შემდეგ მოწვის მეთოდით ამოეთესავდით ერთ იზოლირებულ ტიპურ კოლონიას. ამ გზით კლონირებულ შტამებში ტარდებოდა სახეობის იდენტიფიკაცია სათანადო წესით.

4.4. რეპლიკაციის მეთოდი

კულტურების გადათესვას საკონტროლო და ინდიკატორულ არეებზე, რომლებიც განსაზღვრული მოლარობის ნივთიერებას შეიცავდა, ვახდენდით რეპლიკაციის მეთოდით (Захаров и др., 1984).

მეტალის სტერილურ ჯამს (რომლის დიამეტრი პეტრის პატარა ჯამის ტოლია) გააჩნია 25 ფოსო. ფოსოებში ვასხამდით სტერილურ გამოხდილ წყალს და შეგვქონდა გამოსაკვლევი კულტურები. რეპლიკატორს, რომელსაც ვასტერილებდით მოწვით სპირტის მეშვეობით, ფრთხილად ვუშვებდით ფოსოებში, შემდეგ კი მყარ საკვებ არეზე ვაკეთებდით ანაბეჭდს. რეპლიკაცია საშუალებას გვაძლევდა დროის მოკლე მონაკვეთში დიდი რაოდენობით კულტურები გადაგვეთესა ინჰიბიტორული ნივთიერების შემცველ და საკონტროლო საკვებ არეებზე.

4.5. სპორულაციის პროცესის შესწავლა

შესასწავლი ბუნებრივი პოპულაციების შტამებში პლოიდობის დასადგენად და სახეობის იდენტიფიცირებისათვის მოწმდებოდა მათი სპორულაციის უნარი, ასკოსპორების ფორმა და რაოდენობა ასკში.

ამისათვის შტამები რეპლიკატორით გადაგვქონდა პეტონიან არეზე. ინკუბაცია წარმოებდა 30° ტემპერატურაზე 48 საათის განმავლობაში. შემდეგ ანაბეჭდებით გადაგვქონდა აცეტატურ არეზე. ინკუბაცია წარმოებდა 30° ტემპერატურაზე 48-72 საათის განმავლობაში.

წარმოქმნილი ასკების პროცენტული შემცველობის დასადგენად ვეგეტატიურ და სპორულირებულ უჯრედებს ვითვლიდით გორიაევის კამერაში. ცდას ვიმეორებდით სამჯერ.

4.6. გენეტიკური ნიშნებით მარკირებული კულტურების

ჰიბრიდიზაცია და ჰიბრიდოლოგიური ანალიზის მეთოდი

ცდებში გამოყენებული ტესტ-კულტურები და აღილობრე შტამებში მარკირებული განსხვავებული გენოტიპის მქონე გენეტიკური ხაზები შესაჯავარებლად შეგვქონდა მინიმალურ არეზე, სადაც აუქსოტროფული უჯრედები ვერ ვითარდებიან. ამ არეზე მხოლოდ ჰიბრიდული პროტოტროფი კულტურები ვითარდება. ინკუბაციას ვახდენდით 30° ტემპერატურაზე 3 დღის განმავლობაში. განითარებული ჰიბრიდები გადაგვქონდა მინიმალურ არეზე და ვახდენდით ინკუბირებას. ამის შემდეგ გადაგვქონდა კვლავ მინიმალურ არეზე და ვახდენდით კლონირებას. შემდეგ გადაგვქონდა სრულ საკვებ არეზე. გენეტიკურ ანალიზს ვატარებდით ასკოსპორათა შემთხვევითი ამორჩევის წესით. კლონირების შემდეგ ჰიბრიდები გადაგვქონდა სრულ პეტონიან არეზე, ორი დღის შემდეგ კი აცეტატურზე ინკუბაციას ვახდენდით 30° ტემპერატურაზე 4-5 დღის განმავლობაში.

მიკროსკოპში გამოწმებდით ჰიბრიდული დიპლოიდური ფორმების სპორულაციის უნარს. ასკოსპორების მქონე კულტურები გადაგვქონდა პეტრის ჯამზე, რომელზეც მოთავსებული იყო ვაზის ლოკოკინას სტერილური საჭმლის მომწელებელი წვენი ორი წვეთი.

ფერმენტის გავლენით ხდებოდა ცელულოზოვანი ასკის კედლის მონელება და სპორები თავისუფლდებოდნენ. ფერმენტის ზემოქმედება გრძელდებოდა 3-4 სთ-ის განმავლობაში. შემდეგ სუსპენზია პიპეტით გადაგვექონდა სინჯარაში, სადაც 3 მლ წყალი ესხა. სპორების დაცილების მიზნით სინჯარას 1 სთ-ის განმავლობაში ვათავსებდით სანჯღრეველაზე. შემდეგ განვთესავდით სრულ საკვებ არეზე. ინკუბაცია გრძელდებოდა 3-4 დღის განმავლობაში 30° ტემპერატურაზე. სელექციურ არეზე ვარჩევდით მარკირებულ სეგრეგანტებს და მათში ვატარებდით გენეტიკურ ანალიზს.

კულტურებში ტეტრადულ ანალიზს ვატარებდით მიკრომანიპულატორის მეშვეობით ვაანალიზებდით სრულყოფილ ასკებს, რომლებშიც ოთხი ასკოსპორა იყო მოთავსებული. მიკრომანიპულაციის მეთოდით ტეტრადულ ანალიზს ვატარებდით ი.ზახაროვისა და თანავტორების მიერ მოწოდებული მეთოდით (Захаров и др., 1984).

4.7. ულტრაიისფერი სხივების ლეტალური მოქმედების აღრიცხვის მეთოდი

ულტრაიისფერი სხივების მიმართ შედარებითი რადიომგრძობელობის შესწავლისათვის ვაწარმოებდით 3-4 დღიანი კულტურების ვეგეტატიური უჯრედების სუსპენზიის დასხივებას.

უი-სხივების წყაროდ გამოიყენებოდა ბაქტერიოციდული ნათურა БУВ-30 (ტალღის სიგრძე 253 ნმ; დოზა 20 ჯ/მ² წმ). უჯრედებზე უი-სხივების ზემოქმედება ხდებოდა სტანდარტული მეთოდით (Захаров и др. 1984).

ვაშადადებდით შესასწავლი კულტურის სუსპენზიას ვახდენდით ცენტრიფუგირებას 1500 ბრ/წთ სიჩქარით და ვამზადებდით სამუშაო ხსნარს (5x10⁶ უჯრედი/მლ). სამუშაო ხსნარიდან 3 მლ გადაგვექონდა 40-50 მმ-ის დიამეტრის პეტრის ჯამებში.

დასხივება ხდებოდა შესაბამისი ექსპოზიციებით. ვამზადებდით დასხივებული სუსპენზიის სხვადასხვა განზავებას და თითოეულიდან 0,05 მლ გადაგვექონდა 10-15 სმ დიამეტრის პეტრის ჯამებზე სრული არით. პარალელურად იდგებოდა საკონტროლო ცდა. შედეგების სტატისტიკური დამუშავებისათვის ჩავატარეთ 5-ჯერადი ცდა.

გადარჩენადობის % ყოველი დოზისა და განმეორებისათვის განზავებების გათვალისწინებით გამოითვლებოდა შემდეგი ფორმულით:

$$S = \frac{n100}{KN}$$

სადაც K განზავების კოეფიციენტი.

საკონტროლო ცდებში გადარჩენადობა მიღებული იყო 100%.

შემდეგ ვახდენდით ყველა მონაცემის გალოგარითმებას ღოზისა და განმეორებების გათვალისწინებით და გადარჩენადობის საშუალოს გამოთვლას ფორმულით:

$$\bar{x} = \frac{\sum Xi}{n}$$

\bar{x} - გადარჩენადობის ლოგარითმია, მიღებული ცალკეულ განმეორებებში მოცემული ღოზისათვის.

n - განმეორებების რიცხვი.

საშუალო კვადრატული გადახრის (δ) და ცდომილების ($m \bar{x}$) გამოთვლა წარმოებდა შემდეგი ფორმულით:

$$\delta = \sqrt{\frac{\sum (\bar{X}_i - \bar{X}_i)^2}{n-1}} \quad m \bar{x} = \frac{\delta}{\sqrt{n}}$$

4.8. შაქრების ფერმენტაციის უნარის განსაზღვრის მეთოდი

ღვინის საფუარი სოკოების გამოსავლენად და სახეობრივი იდენტიფიცირებისათვის ახდენენ შაქრების (გლუკოზა, გალაქტოზა, საქაროზა, რაფინოზა, მალტოზა და ლაქტოზა) დაღუღების უნარის განსაზღვრას (Кудрявцев, 1954; მოსიაშვილი, 1969; Квасников, Щелокова, 1991).

ყველა შაქარი (2%-იანი კონცენტრაციით) შეგვეკონდა ცალ-ცალკე კოლებში, სადაც ესხა რიდერის არე. არე პასტერის პიპეტით შეგვეკონდა ღუნბარის მიღებში და ვასტერილებდით 45 წუთის განმავლობაში 0,5 ატმოსფეროზე. საფუარის 48-საათიანი კულტურა შეგვეკონდა ღუნბარის მილში. მილის ბოლოდან ჰაერს შენჯღრევით გამოვდევნიდით და მილს სპეციალურ შტატივში ვათავსებდით. ინკუბაცია ხდებოდა 30° ტემპერატურაზე 10 დღის განმავლობაში. ღუნბარის მილის მოხრილ ბოლოში აღვრიცხავდით წარმოშობილი გაზის რაოდენობას, რის მიხედვითაც ვადგენდით აქვს თუ არა კულტურას შაქრის ფერმენტაციის უნარი და რა ღონით შეუძლია შაქრის ათვისება.

4.9. გიგანტური კოლონიის მიღების მეთოდი

პეტრის ჯამში დიდი რაოდენობით ვასხამდით ყურძნის წენიან აგარიზებულ არეს. ნემსისებური მარყუით, ნემსის წვერის სუსტი ჩხვლეტით ჩათესავდით 48-საათიან კულტურას ჯამის შუა ნაწილში. იმისათვის, რომ საკვები არე არ გამოშრალიყო, ჯამს გარედან ვაკრავდით ლეიკოპლასტს. ინკუბაცია მიმდინარეობდა 30° ტემპერატურაზე 30 დღის განმავლობაში. რადგან ეს ფენოტიპური ნიშანი საკმაოდ ვარიაბელურია, ამიტომ ყველა შესაძარებელ კულტურას ერთდროულად ერთი და იგივე შემადგენლობის არეზე ვცდიდით.

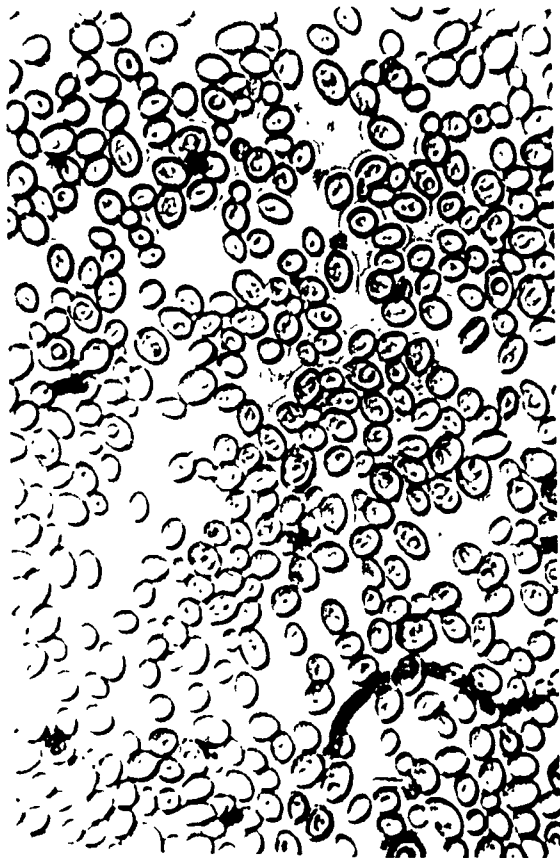
4.10. ანტაგონისტური აქტივობის განსაზღვრის მეთოდი

ანტაგონისტური აქტივობის ფენოტიპური კლასების [ქილერი (K), ნეიტრალური (N), და მგრძობიარე (S)] გამოვლენას ვახდენდით ცნობილი მეთოდით (Захаров и др., 1984). ამ მიზნით გამოიყენებოდა პოლიდეგენის მიერ მოწოდებული და თსუ გენეტიკის კათედრაზე ი.ჭუჭულაშვილის მიერ მოდიფიცირებული ბიოქიმიური მუტანტების იდენტიფიკაციის მეთოდი. მეთოდი საშუალებას იძლევა გაანალიზდეს 25 შტამი. სტერილური ლითონის ჯამის ფოსოებში ჩაწვეთებულ სტერილურ გამოხდილ წყალში შეგვექონდა სრულ პეტონიან არეზე განვითარებული 3-დღიანი საკვლევი კულტურები. ამავე დროს "ქილერების" გამოსავლენ არეზე ითესებოდა გაზონის სახით სტანდარტული ტეს-შტამის 4-5-დღიანი კულტურის სუსპენზია. საკვლევი შტამები რეპლიკატორით გადაგვექონდა არეზე. კულტივირებიდან 2-3 დღის შემდეგ ტარდებოდა ცდის ანალიზი. თუ შტამი აღმოჩნდებოდა მგრძობიარე ფენოტიპის, მისი უჯრედების ლიზისის გამო იგი ლურჯად იფერებოდა. ნეიტრალური ფენოტიპის უჯრედების ზრდის ინჰიბირება არ ხდებოდა. თუ შტამი ქილერულ აქტივობას ავლენდა, მის ირგვლივ წარმოიქმნებოდა სტერილური რგოლი ან ლურჯი რგოლი. რგოლის ან ლაქის ზომის მიხედვით შეიძლება ვიმსჯელოთ ქილერული აქტივობის დონეზე.

თავი V. საქარომიცეტების ტაქსონომიაში გამოყენებული ზოგიერთი ნიშნის შესწავლა ლენის საფუარში

ნებისმიერი ბიოლოგიური საწყისი გამოკვლევა თავდაპირველად ეფუძნება იმას, თუ მკვლევარს რომელ ობიექტთან აქვს საქმე. ამდენად, საჭიროა განისაზღვროს საკვლევი ობიექტის სისტემატიკური სტატუსი. სახეობის რანგის განსაზღვრავად გარკვეული ტაქსონომიური ნიშნები გამოიყენება (Кудряшова, 1954) ტიპოლოგიური კონცეფციის თანახმად სახეობისათვის ნიშანდობლივია ინვარიანტული (მონომორფული) ნიშნები, რომლებიც გამოსადეგია დიაგნოსტიკების მიზნით. იგივე ნიშნები განასხვავებენ სახეობებს გვარის ფარგლებში. ამგვარი მიდგომა ნაყოფიერი აღმოჩნდა “კარგ სახეობათა” რიგი მოფოლოგიური ნიშნების მიმართ (Алтухов, 2000).

პოპულაციონისტური კონცეფციის თანახმად სახეობისათვის დამახასიათებელი ნებისმიერი ნიშანი ვარიაბელურია. მუტაციური პროცესის შედეგად ხდება ნებისმიერი, მათ შორის სისტემატიკური მიზნით გამოყენებული ნიშან-თვისების ცვლილება. ერთჯერდიან სოკოებში და კერძოდ, საქარომიცეტებში ინდივიდური ნიშნები მცირერიცხოვანია, კლონური კი შედარებით მრავალფეროვანი. გამოკვლევებმა ცხადყო, რომ სისტემატიკაში გამოყენებული მრავალი ნიშანი არა თუ სახეობის, არამედ პოპულაციის ფარგლებში ვარიირებს. ეს აუცილებელს ხდის მრავალი კრიტერიუმის მორფოლოგიურის, ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიურის, გეოგრაფიულ-ეკოლოგიურისა და გენეტიკურის კომპლექსურ მომარჯვებას. ამასთანავე სისტემეტიკოსებისათვის, კერძოდ კი ზიმოლგებისათვის ცნობილია, რომ თეორიულად შემუშავებული კრიტერიუმების პრინციპების პრაქტიკული გამოყენება გაძნელებულია. სახეობის სტატუსის განსაზღვრავად ყველა კრიტერიუმის ერთდროულად გამოყენება შეუძლებელია. პოპულაციონისტური კონცეფციის თანამად სახეობა ჩაკეტილი, დისკრეტული სისტემაა, რომლისთვისაც ნიშანდობლივია ერთიანი გენეტიკური სტრუქტურა - გენოფონდი. მიუხედავად იმისა, თუ რომელ სახეობას მიეკუთვნება ესა თუ ის ინდივიდი, ამის განსაზღვრა ყოველთვის არ არის ადვილი (Наумов, 1989; Каїдаиов, 1996, შათირიშვილი, 1995). განსაკუთრებული სირთულე შეინიშნება საფუარი სოკოების სისტემატიკაში, სადაც გაძნელებულია სახეობის რანგის განსაზღვრა, ინდივიდისა და პოპულაციის გამიჯვნა მონომორფული (სადიაგნოსტო) ნიშნების გამოყოფა (Баднннн, 1984). პრაქტიკული გამოყენების თვალთახედვით სახეობის განსაზღვრავად ყველაზე მოსახერხებელია მორფოლოგიური კრიტერიუმის მომარჯვება, მაგრამ საჭიროა შეირჩეს ინვარიანტული ნიშნები, ამასთან, სათანადო გენეტიკური ანალიზით დადგინდეს ასეთი ნიშნების საიმედოობა.



სურათი 3. ღვიზის საფუარის დიპლოიდური ეპიკატიური უჯრედები.
შტამი SO-15 (ცოცხალი უჯრედები. ნიშანდობლივია
ელიფსური ფორმა)



სურათი 4 ღვინის საფუარის დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედები შტამი SO-31 (ცოცხალი უჯრედები. ნიშანდობლივია სფერული ფორმა).

Кайданов, 1996; შათირიშვილი, 1995). ამ მოვლენის თავიდან ასაცილებლად თითოეულ შესასწავლ შტამში მივიღეთ მონოსპორული კულტურა. ამდენად, ჩვენ მიერ შესწავლილი ერთი შტამის ყველა უჯრედს გაანჩნდა ერთნაირი გენოტიპი. მიუხედავად ამისა, ერთი და იგივე შტამის უჯრედების ზომები განსხვავებული აღმოჩნდა. უჯრედის ზომის არაერთგვაროვნება მოდიფიკაციური ცვალებადობით არის განპირობებული. ამ ფენოტიპის ჩამოყალიბებაში წამყვან როლს ასრულებს გენოტიპი, რომლის რეალიზაციაზეც დიდ გავლენას ახდენს გარემო (საკვები არის ქიმიური შემადგენლობა, pH, ტემპერატურა, ტენიანობა და მისთ.) ფაქტორების მოქმედება.

უჯრედის ზომა ვარირებს საკვები არის მიხედვით. სრულყოფილ ორგანულ ნივთიერებებით მდიდარ პეტონიან და ყურძნის წენიან არეში განვითარებული უჯრედები უფრო მოზრდილი აღმოჩნდა, ვიდრე მარილებიან საკვებ არესა და მინიმალურ არეზე განვითარებული უჯრედები. როდესაც სურთ უჯრედის მორფოლოგიის შესწავლა, რეკომენდირებულია გარკვეული შედგენილობის საკვები არეები, რათა მიღებული მონაცემები ადევილად შეუდარდეს სხვა ავტორების მიერ მიღებულ ანალოგიურ მონაცემებს (ამის შესახებ დაწვრილებით იხ. Квасников, Щелокова, 1991).

გარკვეული წარმოდგენის შესაქმნელად იმის შესახებ, თუ როგორ ვარირებს უჯრედის ზომები, ცხრილ 2-ში წარმოდგენილია ამ ნიშნის შესწავლის შედეგები სობისის პოპულაციაში. უჯრედის ზომა ისაზღვრებოდა მიღებული მეთოდით. გორიაკევის კამერის გამოყენებით იზომებოდა 100 მხედველობის არეში შემთხვევით მოხვედრილი უჯრედი და ხდებოდა საშუალო მაჩვენებლის გამომანგარიშება სტანდარტული ბიომეტრიული მეთოდებით (მოსიაშვილი, 1969; Лакин, 1968).

ჩვენ გამოვიკვლიეთ ქართლის სამი განსხვავებული პოპულაციიდან (სობისი, ტყვიავი, კარალეთი) შემთხვევით აღებულ 30-30 შტამში უჯრედების ზომა. ღვინის საფუარის უჯრედების ზომა საშუალოდ 4,2; 9,5 x 8,5; 15,1 მკმ-ს შეადგენდა. აღვნიშნავთ, რომ ეს ნიშანი (უჯრედის ფორმა და ზომა) მეტად მნიშვნელოვანი ტაქსონია გვარის განსასაზღვრავად, ხოლო სახეობისა და მის შიგნით განლაგებული რანგის დასადგენად ამ ნიშანს ნაკლები ყურადღება ეთმობა (Кудрявцев, 1954; Krieger, 1984; Квасников, Щелокова, 1991). სხვადასხვა ავტორების მიერ მიღებულია განსხვავებული შედეგები, რაც ამ ნიშნის ვარიაბელობაზე მიუთითებს. კერძოდ. ე.კვანსიკოვი და ი.შჩოლოკოვა საკუთარ მასალასა და ლიტერატურულ მონაცემებზე დაყრდნობით ასკენიან, რომ საფუარის პატარა უჯრედების ზომა მერყეობს 1,5-2,0 x 3,0-5,0 მკმ-ის ფარგლებში, ხოლო დიდი უჯრედების კი - 8,0-10,0 x 11,0-18,0 მკმ-ის. ი. ზახაროვი ლიტერატურული მონაცემების გათვალისწინებით ასკენის, რომ

უჯრედთა მორფოლოგიისა და გიგანტური კოლონიების შესწავლის შედეგები
სობისის პოპულაციის შტამებში

შტამის NN	უჯრედის ზომა (მკმ) და ფორმა	გიგანტური კოლონიის ზომა (სმ)	გიგანტური კოლონიის ფენოტიპი
1.	6,5:12,5 x 8,0:13,0 ოვალური	2,2x2,0	მრგვალი, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირი, ოდნავ ნაოჭიანი კოლონია, ღია ყავისფერი
2.	8,0:10,0 x 8,5:13,5 სფერული	2,5x2,0	ოვალური, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირი, მცირე ნაოჭიანი, ყავისფერი
3.	3,5:12,0 x 4:11,5 ოვალური	1,8x2,0	მრგვალი, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირი, უნაოჭო, ყავისფერი
4.	6,1:12,1 x 8,0:12,3 ოვალური	2,0x2,0	მრგვალი, კიდე დაკბილული, ძლიერ ნაოჭიანი, პრიალა ზედაპირი, მოთეთრო-ყავისფერი
5.	4,5:10,5 x 5,0:12,0 ოვალური	2,2x2,3	მრგვალი, კიდე დაკბილული, ძლიერ ნაოჭიანი, პრიალა ზედაპირით, მოთეთრო-ყავისფერი
6.	7,5:10 x 8,0:13,7 ოვალური	2,5x2,5	მრგვალი, კიდე დაკბილული, ნაოჭიანი, პრიალა ზედაპირი, მოთეთრო-ყავისფერი
7.	6,5:11,5 x 8,1:13,5 ოვალური	2,2x2,2	მრგვალი, მცირედ დანაოჭებული, პრიალა ზედაპირი, ნაცრისფერი
8.	4,5:10,5 x 5,0:13,0 ოვალური	2,2x2,2	მრგვალი, მცირედ ნაოჭიანი, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირით, ღია ყავისფერი
9.	7,5:10,5 x 8:11,5 სფერული	2,0x2,0	მრგვალი, მცირედ ნაოჭიანი, კიდე დაკბილული, ღია ყავისფერი, პრიალა ზედაპირით
10.	6,5:11,5 x 8,0:15,5 ოვალური	2,8x2,8	მრგვალი, ძლიერ ნაოჭიანი, მონაცრისფერო, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირით
11.	4,1:9,5 x 8,0:13,6 ოვალური	2,3x2,1	ოვალური, ღია ყავისფერი, ძლიერ ნაოჭიანი, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირით
12.	3,5:7,0 x 7,5:14,3 ოვალური	2,5x2,1	ოვალური ფორმის, ღია ყავისფერი, ძლიერ ნაოჭიანი, კიდე დაკბილული, პრიალა ზედაპირით
13.	8,0:10,5 x 8,6:15,3 ოვალური	2,6x2,2	ოვალური, მცირედ დაკბილული, ნაცრისფერი, პრიალა ზედაპირით, სუსტად ნაოჭიანი

14.	7,5.10,5 x 8,5.15,0 ოვალური	2,4 x 2,2	ოვალური, მცირედ დაკბილული კიდეებით, ნაცრისფერი, მცირედ ნაოჭიანი, პრიალა ზედაპირით
15.	5,0.12,5 x 5,0.14,1 ოვალური	2,3 x 2,3	მრგვალი, მოთეთრო ყავისფერი, დაკბილული კიდეებით, პრიალა ზედაპირით, მცირედ ნაოჭიანი
16.	4,5.10,5 x 5,0.13,5 ოვალური	2,1 x 2,1	მრგვალი, მოთეთრო ყავისფერი, დანაოჭებული, პრიალა ზედაპირით, კიდეებიც ნაოჭიანი
17.	2,6.4,3 x 5,16,0 სფერული	1,8 x 1,8	მრგვალი, მუქი ყავისფერი, მცირედ დანაოჭებული, გლუვი ზედაპირი, კიდე სუსტად დაკბილული
18.	7,5.11,0 x 8,5.15,4 ოვალური	2,5 x 2,7	ოვალური, ნაცრისფერი, ძლიერ ნაოჭიანი, პრიალა ზედაპირით, კიდე დაკბილული
19.	6,5.11,0 x 8,5.13,5 ოვალური	2 x 2,2	ოვალური, ღია ყავისფერი, პრიალა ზედაპირი, მცირედ დაკბილული, სუსტად დანაოჭებული
20.	3,5.12,5 x 4,13,6 ოვალური	1,9 x 2,1	ოვალური, მუქი ყავისფერი, პრიალა ზედაპირით, კიდე დაკბილული, ძლიერ დანაოჭებული
21.	7,8.11,1 x 8,7.16,1 ოვალური	2,4 x 2,5	მრგვალი, ნაცრისფერი, კიდე დანაოჭებული, პრიალა ზედაპირით, ძლიერ დანაოჭებული
22.	3,10,6 x 4,0.12,7 ოვალური	1,7 x 2,1	ოვალური, ყავისფერი კიდე დანაოჭებული, პრიალა ზედაპირით, მცირედ დანაოჭებული
23.	7,0.9,1 x 9,5.16,5 ოვალური	2,3 x 2,3	მრგვალი, ღია ნაცრისფერი, კიდეები ძლიერ დანაოჭებული, პრიალა ზედაპირით, კარგად დანაოჭებული
24.	3,2.9,6 x 8,5.15,1 ოვალური	2,2 x 2,4	ოვალური, ღია ყავისფერი, კიდე დანაოჭებული, პრიალა ზედაპირით, კარგად დანაოჭებული
25.	7,5.12,5 x 8,0.14,0 ოვალური	2,3 x 2,3	მრგვალი, მონაცრისფერო პრიალა და ძლიერ დანაოჭებული ზედაპირით, კიდე დაკბილული
26.	6,5.12,0 x 7,0.14,0 ოვალური	2,0 x 2,3	ოვალური, პრიალა ზედაპირით, კიდე დანაოჭებული, ძლიერ დანაოჭებული ზედაპირით
27.	4,5.10,0 x 5,0.13,5 ოვალური	2,1 x 2,1	მრგვალი, ღია ყავისფერი, პრიალა ზედაპირით, კიდე დანაოჭებული, ძლიერ დანაოჭებული კოლონია
28.	6,5.11,5 x 8,0.13,5 ოვალური	2,4 x 2,4	მრგვალი, ღია ყავისფერი, პრიალა და სუსტად დანაოჭებული ზედაპირით, კიდე ნაოჭიანი
29.	8,5.10,5 x 8,0.11,5 სფერული	2,2 x 2,0	ოვალური, სუსტად დანაოჭებული კიდეებით, ზედაპირი პრიალა და მცირედ დანაოჭებული
30.	3,5.12,8 x 4,0.13,5 ოვალური	2,0 x 2,4	ოვალური, ნაცრისფერი, კიდე დანაოჭებული ზედაპირი პრიალა და სუსტად ნაოჭიანი

საფუარი სოკოს უჯრედების ზომები 3,0:10 x 3,0:30,0 მკმ-ს შეადგენს (Захаров и др., 1984 ა.შათირიშვილი ღვინის საფუარის ყვარლის პოპულაციის მასალის ანალიზით მივიდა დასკვნამდე, რომ საფუარის უჯრედების ზომა 3,0:13,6 x 8,2:14,8 მკმ-ს შეადგენს.

გ.მოსაშვილს მოჰყავს საწარმოო მნიშვნელობის ღვინის საფუარის 12 შტამის დახასიათება. ყველა მათგანისათვის ნიშანდობლივია ელიფსური ფორმის უჯრედები

ყველაზე მნიშვნელოვანი საწარმოო შტამის "კახური 42"-ის ზომებია: 7,5:12,5 x 8:13 მკმ ხოლო შამპანურის მრეწველობაში გამოყენებული "კახური 3"-ისათვის - 7,5:11,5 x 8:12 მკმ. სიცივისადმი მდგრადი "რქაწითელი 6"-ისათვის ვეგეტატიური უჯრედების ზომები შეადგენდა 3,5:12,5 x 4:13 მკმ-ს; "რქაწითელი 3"-ისათვის კი - 4,5:12,5 x 4:13,5 მკმ-ს (მოსიაშვილი, 1969).

უნდა აღინიშნოს, რომ უჯრედის ზომა დიდად არის დამოკიდებული პლოიდობაზე. პაპლოიდური უჯრედის ზომა გაცილებით მცირეა, ვიდრე დიპლოიდური ფორმების. საფუარში გამოყოფილია ბუნებრივი პოლიპლოიდური შტამები, ასევე ხელოვნურად არის მიღებული სხვადასხვა პლოიდობის მქონე ფორმები. არ შეიძინევა კორელაციური დამოკიდებულება პლოიდობის ზრდასა და უჯრედის ზომის მატებასთან. დიპლოიდები ოდნავ ჩამორჩებიან ზომით პოლიპლოიდებს (Ииґс-Всґтомов, Карпова, 1993).

საფუარ სოკოებში ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ტაქსონს წარმოადგენს ვეგეტატიური გამრავლების ტიპი. გამოყოფენ ვეგეტატიური უჯრედების გამრავლები სამ ტიპს: დაკვირტვა, გაყოფა და დაკვირტვა, რომელიც სრულდება გაყოფით. ამ ტაქსონომიური ნიშნით ოჯახს Saccharomycetaceas-ს ყოფენ ქვეოჯახებად. ღვინის საფუარები გაერთიანებულია ქვეოჯახ Saccharomycetoudeac-ში. მათთვის ნიშანდობლივია დაკვირტვით გამრავლება, ამასთან, კვირტის განვითარება მიმდინარეობს უჯრედის ნებისმიერ ნაწილში (Квасников, Щелокова, 1991). საქარომიცეტების გვარში გაერთიანებულ ყველა სახეობას ახასიათებს პოლიბლასტური ვეგეტატიური გამრავლება. წარმოქმნილი შეილუული უჯრედი რიგ შემთხვევაში მაშინვე სცილდება დედისეულ უჯრედს. მიმაგრების ადგილზე შეიძინება ნაწიბური. ნაწიბურების მიხედვით ადვილია განისაზღვროს თუ რამდენჯერ მოხდა უჯრედის გაყოფა (Hartwell, 1974; Wheals, 1987).

ზოგ შემთხვევაში დაკვირტვით წარმოქმნილი უჯრედები არ სცილდება საწყის უჯრედს და უჯრედები ძეწკვისებურად განლაგდება, ე.ი. ნიშანდობლივია "ფლოკულების" წარმოქმნის (ფლოკულაციის) უნარი. ერთეული უჯრედების წარმოქმნა ახასიათებთ ღვინისა და სპირტულ ღვინოში მონაწილე ფორმებს. მათ აქვთ მაღალი დუღილის ენერგია, საარსებო გარემოში არსებული შაქრების მაქსიმალური ათვისების უნარი და დიდი რაოდენობით წარმოქმნიან სპირტს. ასეთ ფლოკულაციის უუნარო ფორმებს "მტკრისებურ" საფუარს უწოდებენ (Квасников, Щелокова, 1991).

ფლოკულაციის უნარი განპირობებულია უჯრედის გარსის აგებულებით. ამ ნიშანს მრავალი პოლიმერული დომინანტი გენი აკონტროლებს (FLO-4, 5, 8). S. cerevisiac-ს ფლოკულაციის უნარის მქონე შტამებში უჯრედის კედლის ანალიზმა ცხადყო, რომ ისინი განსხვავებიან ლექტინების შემადგენლობით (Stratford, 1989). განსაზღვრულია FLO1 ლოკუსი. იგი მდებარეობს I ქრომოსომაში (Захаров, Мацелюх, 1986). ფლოკულაციის



სურათი 5. ღვინის საფუარის დიპლოიდური ფლოკულაციის უნარის მქონე მუტანტური ხაზი aux-5.

ფლოკულაციის გენეტიკური კონტროლის შესწავლის შედეგები
ღვინის საფუარში

ჰიბრიდი	გაანალიზებულ სეგრეგანტთა რაოდენობა	დათიშვა		
		MATa/MATα	ADE/adc	FLO/flo
H1	39	39D : 0d	21 : 18 1 : 1 $\chi^2=0,2$	20 : 19 1 : 1 $\chi^2=0,02$
H2	40	40D : 0d	23 : 17 1 : 1 $\chi^2=0,9$	22 : 18 1 : 1 $\chi^2=0,4$
H3	38	38D : 0d	21 : 17 1 : 1 $\chi^2=0,4$	22 : 16 1 : 1 $\chi^2=0,9$

შენიშვნა: როდესაც $\chi^2 < 3.84$ მიღებულ შედეგსა და თეორიულ ვარაუდს შორის სხვაობა სარწმუნო არ არის ($P=0,05$ და მეტს)

მიღებულ ჰიბრიდებში ფლოკულაციის უნარის შესწავლით გამოირკვა, რომ სამივე ჰიბრიდს ახასიათებდა ეს თვისება. ამრიგად, ფლოკულაციის უნარი წარმოადგენს ღვინის ნიშანს. ჰიბრიდებში ჩატარებულმა გენეტიკურმა ანალიზმა ცხადყო, რომ ნიშანი მემკვიდრეობს მონოგენურად, ვინაიდან ყველა შემთხვევაში დათიშვა ფლოკულაციის უნარის მქონე და უუნარო სეგრეგანტებს შორის ხდებოდა რაოდენობრივი თანაფარდობით - 1:1.

ღვინის საფუარის გენოტიპში ფლოკულაციის მაკონტროლებელ რეცესიულ ლოკუსთა რაოდენობა შესწავლილია ა.შეთირიშვილის მიერ. დადგენილია, რომ ღვინის საფუარის ყვარლის ბუნებრივი პოპულაციის გამოკვლეულ შტამებში ძირითადად გვხვდება ორი ინაქტივირებული ლოკუსი. ავტორი მიიჩნევს, რომ პოლიმერული გენების რეცესიული ალელების აკუმულაცია ღვინის საფუარის პოპულაციაში არის ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგი. რადგან საფუარის ე.წ. "მტვრისებრ" ფორმას ახასიათებს გამრავლების მაღალი ინტენსივობა, ასევე მაღალი ფერმენტული აქტივობა და ეთანოლისადმი მედეგობა, ამდენად დულილისას მიმდინარე ამენსალიზმის პროცესში მეტი უპირატესობა გააჩნიათ

სწორედ ფლოკულაციის უუნარო ფორმებს. ამ ნიშნის მქონე ფორმები იმარჯვებენ არა მარტო სახეობათა შორის, არამედ შიდასახეობრივ კონკურენციაში (შათირიშვილი, 1995).

საქარომიციტების მორფოლოგიურ ტაქსონთა შორის ინდივიდუალური (ცალკეული უჯრედებისათვის დამახასიათებელი) ნიშნების ხვედრითი წილი უმნიშვნელოა, წამყვანია კლონური ნიშნები. ასეთ ნიშნებს წარმოადგენს კოლონიის ფორმა და ზომა. ჩვენ მიერ ღვინის საფუარისა და *S.cerevisiae*-ს პეტერგოფისა და ამერიკულ შტამებში შესწავლილ იქნა კოლონიების მორფოლოგია და ზომები. იზოლირებული კოლონიების დიამეტრის საშუალოდა 1-დან 3 მმ-ს შეადგენდა. ამ ნიშნით ღვინის საფუარის კოლონიები არ განსხვავდებიან ლუდის საფუარის ანალოგიური კოლონიებისაგან. უნდა შევნიშნოთ, რომ ეს სისტემატიკური ნიშანი გვარის განსასაზღვრავად მეტად მნიშვნელოვან ტაქსონს წარმოადგენს (Кудрявцев, 1954; Квасников, Щелокова, 1991).

მნიშვნელოვან კლონულ სისტემატიკურ ნიშნად არის მიჩნეული გიგანტური კოლონიების წარმოქმნის უნარი და მათი მორფოლოგია. ტაქსონომიაში და შედარებით-გენეტიკურ კვლევაში ამ ნიშნის შესწავლას სათანადო ყურადღება ოვინგემ და ო.ლაუტსენმა დაუთმეს (Winge, Lautsen, 1937). ამ ნიშნის შემდგომ შესწავლაში დიდი დამსახურება მიუძღვით ლინდგრენსა და მის თანამშრომლებს (Lindgren, 1945).

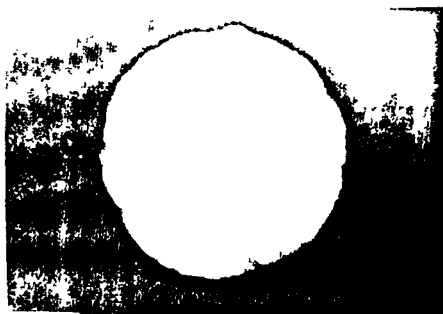
გიგანტური კოლონიების ანალოზის მეთოდი არა მარტო შტამების, არამედ შტამთა შორის ჰიბრიდებისა და სახეობათა შორის მიღებული ჰიბრიდებისა და სეგრეგანტების დასახასიათებლად გამოიყენება (Косиков, 1954; 1979).

ჩვენ მიერ გამოყოფილ გენეტიკურად შესწავლილ სისტემატიკური თვალთახედვით საინტერესო შტამებში მივიღეთ და განვიხილეთ გიგანტური კოლონიები. ეს კოლონიები შტამის პასპორტიზაციის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან მახასიათებელს წარმოადგენს. სობისის პოპულაციის 30 შტამის გიგანტური კოლონიების შესწავლის შედეგები წარმოდგენილია ცხრ.2-ში (სურ. 6-10). მიღებული მონაცემები ცხადყოფენ, რომ ღვინის საფუარის გიგანტური კოლონიებისათვის ნიშანდობლივი ოვითი მორფოლოგიური ნიშანი (ზომა, ფორმა, შეფერილობა და მისთ.) დამახასიათებელია გვარ საქარომიციტებისათვის. ჩვენ მიერ შესწავლილ შტამებში მიღებული გიგანტური კოლონიები ინდივიდუალური ნიშნებით ღვინის საფუარში შესწავლილი ფორმების მსგავსია (Кудрявцев, 1954; Косиков, 1954; 1979; Моснашвили, 1960; მოსიაშვილი, 1969; Квасников, Щелокова, 1991).

გიგანტურ კოლონიებს შორის ვარიაბი ლობა ასახავს შტამისათვის ნიშანდობლივ გენეტიკურ განსხვავებას. მხედველობაში უნდა იქნას მიღებული აგრეთვე მამოდიფიცირებული ცვალებადობის მოქმედებაც. ჩვენს შემთხვევაში ცვალებადობის ამ ფორმის მოქმედება მინიმუმამდეა დაყვანილი. ერთდროულად ვახდენდით ერთსა და იმავე საკვებ არეზე 30 კულტურის შეტანას. ბუნებრივია, რომ მამოდიფიცირებული ცვალებადობის სრულიად გამორიცხვა შეუძლებელია.



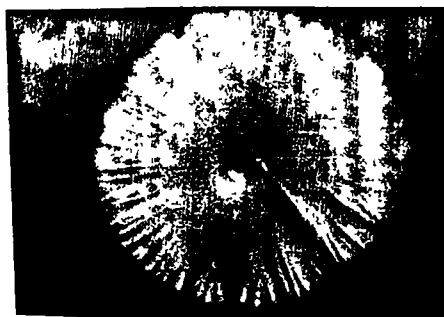
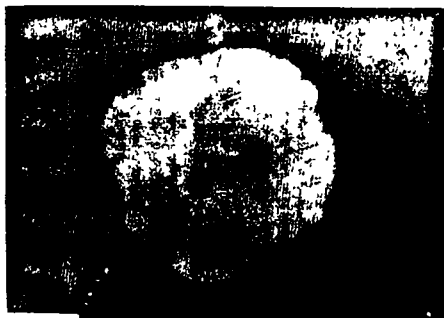
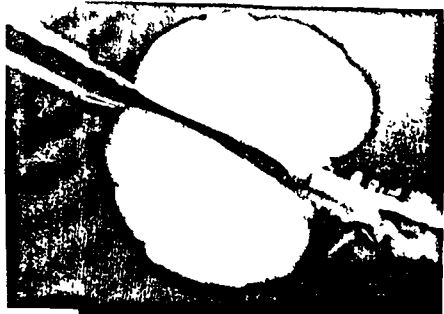
სურათი 6. ღვინის საფუარის გიგანტური კოლონია. შტამები SO-1, SO-2, SO-3, SO-4, SO-5, SO-6.



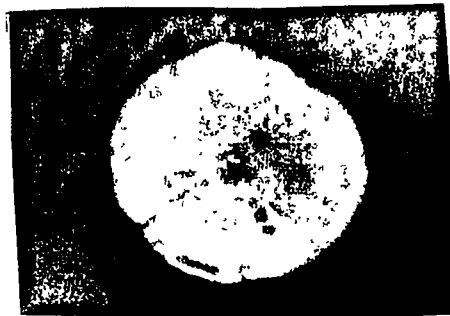
სურათი 7. ღვინის საფუარის გვიანტური კოლონია. შტამები SO-7, SO-8, SO-9, SO-10, SO-11, SO-12



სურათი 8. ღვინის საფუარის გოგანტური კოლონია. შტამები SO-13, SO-14, SO-15, SO-16, SO-17, SO-18



სურათი 9. ღვინის საფუარის გიგანტური კოლონია შტამები SO-19,
SO-20, SO-21, SO-22, SO-23, SO-24



სურათი 10. ღვინის საფუარის გიგანტური კოლონია შტამები SO-25, SO-26, SO-27. SO-28, SO-29. SO-30

მიღებული შედეგების ანალიზის საფუძველზე შეიძლება გამოვიტანოთ დასკვნა, რომ ღვინის საფუარის გიგანტური კოლონიები ამჟღავნებენ გარკვეულ ინდივიდუალობას. მათში არ გვხვდება კოლონიები რადიალურად გოფირებული ტალღებით, რომლებიც დამახასიათებელია ლუდისა და პურის რასებისათვის. ჩვენ მიერ შესწავლილია ქართლის პოპულაციებიდან გამოყოფილი შტამები. თუ ჩვენს მონაცემებს შევადარებთ კახეთის, კერძოდ ა.შათირიშვილის მიერ შესწავლილ ყვარელის პოპულაციაზე მიღებულ შედეგებს, აშკარად დაინახავთ დიდ მსგავსებას (შათირიშვილი, 1995). გიგანტური კოლონიები შესწავლილია საქართველოს სხვადასხვა რეგიონებიდან გამოყოფილ შტამებში პროფ.გ.მოსიაშვილის მიერ. მან გაანალიზა როგორც კახური, ისე ევროპული წესით დაყენებული ღვინის ლექიდან გამოყოფილი შტამები (Моснашвили, 1960; მოსიაშვილი, 1969). ჩვენ მიერ მიღებული შედეგები დიდ მსგავსებას ავლენენ ღვინის საფუარში სხვა ავტორთა მიერ მიღებულ შედეგებთან. აქედან შეიძლება დაეკსვენათ, რომ გიგანტური კოლონიის ფორმით ღვინის საფუარის შტამები განსხვავდებიან ლუდის საფუარის შტამებისაგან, რაც კიდევ ერთი არგუმენტია იმის სასარგებლოდ, რომ ღვინის საფუარი გარკვეული რანგით, კერძოდ varietas-ით უნდა გაემიჯნოს ლუდისა და პურის რასებისაგან.

5.2. ულტრაიისფერი სხივებისადმი რადიომგრძობელობის შესწავლა ღვინის საფუარში

ულტრაიისფერი სხივების (უი) ზემოქმედების ფიზიოლოგიური და გენეტიკური მექანიზმები კარგად არის შესწავლილი საქარომცეტებში. ისინი მიეკუთვნება იმ მცირერიცხოვან ობიექტებს, რომლებშიც რადიაციის მოქმედების უფექტი პირველად იქნა შესწავლილი. გარკვეული კანონზომიერებები გამოვლენილია საფუარის ცალკეული სახეობებისა და გვარების რადიობიოლოგიური და გენეტიკური შესწავლით (Sarachek, Bich, 1975; Bailly et al., 1997).

S.cerevisiae-ში ფ.ციმერმანისა და ი.ზახაროვის მიერ პირველად იქნა მიღებული რადიომგრძობიარე მუტანტთა ნაირგვარი ფორმები. მათი შესწავლით გამოვლენილია რადიომგრძობელობის, რეპარაციისა და რეკომბინაციის მნიშვნელოვანი კანონზომიერებები (Zimmerman, 1968; Захаров, Кривинский, 1972, Захаров и др., 1980).

დადგენილია, რომ საქარომცეტების გვარებსა და მათში გაერთიანებულ სახეობათა შორის რადიორეზისტენტობაში განსხვავება მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული, კერძოდ, უჯრედის პლოიდობაზე; ქრომოსომების დიპლოიდურ კომპლექტში ჭარბად განმეორებადი უბნების რაოდენობაზე; უჯრედებში ბუნებრივი რადიოპროტექტორების

კონცენტრაციაზე; მარეპარირებელი სისტემის სტრუქტურასა და ეფექტურ მოქმედებაზე (Setlow et al., 1966; Захаров и др., 1984).

საქარომიცეტებში (საზოგადოდ სოკოებში) უი-სხივების მოქმედების მქანზმების შესწავლით მთელი რიგი სპეციფიკური კანონზომიერებები გამოვლინდა (Petukhova et al., 1999). ყოველივე ამან კი განაპირობა ამ ფაქტორისადმი სოკოების დამოკიდებულების სისტემატიკურ ნიშნად გამოყენება (Sarachck, Bich, 1976; Захаров и др., 1980; Квасников, Шклокова, 1991; შათირიშვილი, 1995).

აღმოსავლეთ საქართველოს ორი განსხვავებული რეგიონის, კერძოდ, კახეთის (ყვარელი, არხილოსკალო, თელაწყალი) და ქართლის (სობისი, კარაღეთი, ტყვიავი) პოპულაციებში შვიისწავლეთ უი-სხივებისადმი რეზისტენტულობა. საგანგებოდ შევარჩიეთ დედოფლისწყაროს რაიონი (არხილოსკალო, თელაწყალი), სადაც სხვა რეგიონებთან შედარებით მზის სხივური რადიაცია განსაკუთრებით მაღალია და მშრალი კლიმატური პირობებია.

უი-სხივებით ზემოქმედება ხდებოდა 5-დღიან კულტურებზე. კულტურის ინკუბაცია წარმოებდა 30° C ტემპერატურაზე. დასახივებელი სუსპენზიის ტიტრი იყო 1·10⁴ უჯრედი / მმ²-ში. დასხივება ხორციელდებოდა 100, 200, 300 და 400 ჯ/მ² დოზით. რეზისტენტულ ფორმად მიჩნეული იქნა შტამები, რომელთაც დასხივების შემდეგ საკონტროლოს მსგავსი ზრდის უნარი გააჩნდათ. შტამები, რომელთა ზრდა ნაწილობივ ან სრულიად ინპიბირებული იყო, მიჩნეულ იქნა მგრძნობიარე ფორმებად. თითოეული პოპულაციიდან გაანალიზდა 100 ნებისმიერად აღებული შტამი. მიღებული შედეგები მოტანილია ცხრ. 4-ში.

მიღებული შედეგებიდან ირკვევა, რომ რეზისტენტული ფორმები ექვსივე შესასწავლ პოპულაციაში ერთნაირი სიზშირით გვხვდება. შტამები რადიორეზისტენტულობის მიხედვით შეიძლება დაიყოს სამ ფენოტიკურ კლასად - მორფად: "მგრძნობიარე", "საშუალო" და "მდგრადი".

„მგრძნობიარე, მორფებში გაერთიანებული შტამების ზრდა 100ჯ/მ² დოზით დასხივების შემდეგ ინპიბირებულია, „საშუალო, მორფებში გაერთიანებული შტამები 200 ჯ/მ² დოზით ზემოქმედების შემდეგ კარგავენ ნორმალური გამრავლებისა და ზრდის უნარს. „მდგრადი, მორფას შემადგენელი შტამები 300 ჯ/მ² დოზით ზემოქმედების შემდეგ ნორმალურად ვითარდებიან და საკონტროლო ვარიანტის მსგავს გაზონს წარმოქმნიან.

უი-სხივებისადმი რეზისტენტული შტამების შემცველობა
საფუარის ბუნებრივ პოპულაციებში

პოპულაცია	შესწავლილი შტამების რაოდენობა	რეზისტენტული შტამების რაოდენობა		
		100 ჯ/მ ²	200 ჯ/მ ²	300 ჯ/მ ²
სობისი “ციცქა“	100	60	40	19
კარალეთი “ციცქა“	100	59	37	15
ტყვიავი “ციცქა“	100	62	38	17
ყვარული “რქაწითელი“	100	64	46	26
არხილოსკალო “კაბერნე“	100	82	60	38
თელაწყალი “რქაწითელი“	100	74	52	34

მიღებული შედეგები მოტანილია მე-4 ცხრილში. ჩვენს მიერ შესწავლილი ყველა პოპულაცია რეზისტენტულობის მიხედვით პეტერომორფული აღმოჩნდა. მორფების სახეებით ისინი არ განირჩევიან. ყველა მათგანში გვხვდება „მგრპნობიარე“, „საშუალო“, და „მდგრადი“, მორფები. „მდგრადი“, მორფები მაღალი სიხშირით გვხვდება არხილოსკალოსა და თელაწყალის პოპულაციებში. ხოლო შედარებით დაბალი სიხშირით - ქართლის პოპულაციებში.

სხვადასხვა წლებში საქართველოს პოპულაციებში ანალოგიური საკითხი შესწავლილია ა.მათირიშვილის მიერ (1995, 2000). აღმოსავლეთ საქართველოს პოპულაციებში, კერძოდ კი კახეთის (თელავი, ყვარული, გურჯაანი) რეგიონიდან გამოყოფილი პოპულაციებისათვის ნიშანდობლივი აღმოჩნდა „მდგრადი“, მორფების მაღალი სიხშირე. დასავლეთ საქართველოს (სურებისა და სუფსის) პოპულაციებს „მდგრადი“, მორფები არ აღნიშნებოდათ.

მიღებული შედეგებიდან შეიძლება დავასკვნათ, რომ პოპულაციებში მიმდინარეობს გადარჩევის პროცესი უი-სხივებისადმი რეზისტენტული ფორმების სასარგებლოდ. საფუარის ერთჯერდიან ორგანიზმებში მუტაციური ცვალებადობით და რეკომბინაციის პროცესის ზეგავლენით დიდი რაოდენობით წარმოიქმნება განსხვავებული გენოტიპის

მქონე ფორმები, რის გამოც პოპულაცია პეტეროზომოფული ხდება. ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში უპირატესობას იღებენ ისეთი გენოტიპის მქონე ვარიანტები, რომლებშიც კონცენტრირებული გენები ხელს უწყობენ რადიორეზისტენტულობის გაზრდას.

უი-სხივები ერთუჯრედიან ორგანიზმებში, მათ შორის საფუარ სოკოებში, ძლიერ მუტაგენურ ფაქტორს წარმოადგენს. მათი მეშვეობით გენური მუტაციების ფართო სპექტრი მიიღება. ეს მუტაციები ნებისმიერი ნიშნისა და თვისების ცვლილებას აპირობებენ. ბუნებრივ პოპულაციებში რეცესიულ მუტაციათა დიდი ნაწილი სამობილიზაციო რეზერვის სახით ყალიბდება. ამრიგად, პოპულაციაში რჩებიან ისეთი ფენოტიპის მფლობელი ინდივიდები, რომლებიც მდგრადობას აელენენ უი-სხივებისადმი.

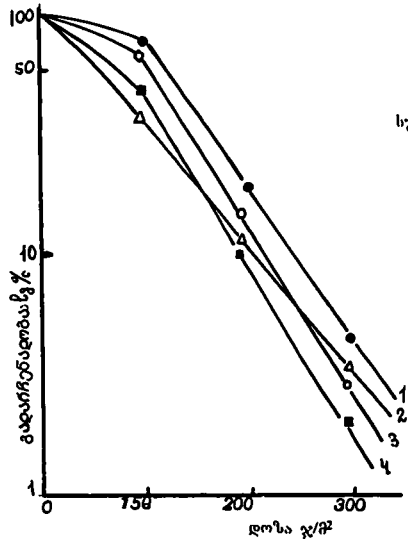
რადგან აღნიშნული ნიშანი ბუნებრივი გადარჩევის პროცესს ექვემდებარება, და იგი მრავალი გენით კონტროლირდება, ამ სახის ნიშანი ტოპოლოგიური კონცეფციიდან გამომდინარე შესაძლებელია გამოყენებულ იქნას სადიაგნოსტო ნშნად (Алтыхов, 2000).

ჩვენს მიერ ჩატარებული თვისობრივი ტესტით გამოვლენილი იქნა პოპულაციის პეტეროგენულობა შესასწავლი ნიშნისადმი, რის მიხედვითაც სამივე პოპულაცია პოლიმორფული აღმოჩნდა. თვისობრივი ანალიზით შესაძლებელია პოპულაციის შემადგენელი წევრების დიდი ოდენობით გაანალიზება. რადიობიოლოგიასა და რადიაციულ გენეტიკაში ყველაზე ზუსტ მანევრებლად გამოსხივების დოზისა და უჯრედთა ინაქტივაციის ურთიერთდამოკიდებულების მანევრებელია მიჩნეული (Лин, 1963; Захаров и др., 1980; Lawrence, 1981). იგი თვისობრივ მანევრებელს წარმოადგენს და შეუძლებელია ამ მანევრებლის მიხედვით ფართო მასშტაბიანი პოპულაციური გენეტიკური ცდების ჩატარება.

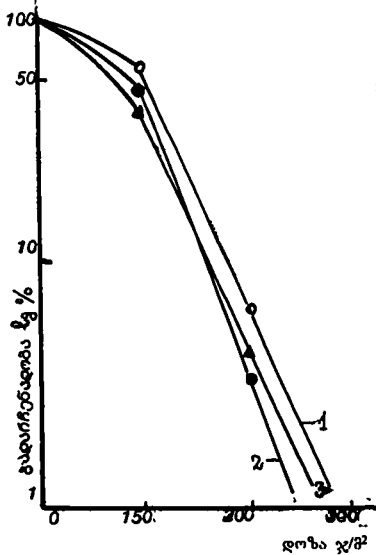
„მგრძნობიარე“, და „მდგრადი“, მორფის 7-7 ტიპურ შტამში შვეისწავლეთ უი-სხივების დოზისა და დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობის ურთიერთდამოკიდებულება. როგორც უკვე აღინიშნა, ეს მანევრებელი მნიშვნელოვან პარამეტრად არის აღიარებული. შედეგები მოტანილია მე-11 და მე-14 სურათებზე.

ლეინის საფუარის დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობასა და უი-სხივების ზემოქმედების ხანგრძლივობასთან ურთიერთდამოკიდებულებების მრუდების ანალიზიდან ირკვევა, რომ ჩვენს მიერ შესწავლილი შტამები განსხვავებული რადიომგრძნობელობით ხასიათდებიან. როგორც „მდგრადი“, (შტამები: KA7, 8,9,10,21,22), ისე „მგრძნობიარე“, (შტამები: SU 4, 5, 6, 10, 13, 21) მორფას შემადგენელმა შტამებმა ნაირგვარი რადიორეზისტენტულობა გამოავლინეს.

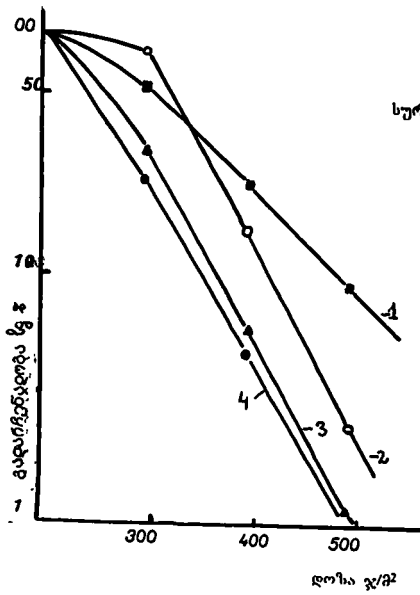
უი-სხივების დოზისა და დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობის მრუდები S-ის ფორმისა აღმოჩნდა, რითაც დასტურდება, რომ საკვლევი შტამების უჯრედები დიპლოიდურია და პეტეროგენული. „მგრძნობიარე“, მორფების SO 4, 5, 6, და 10 შტამებზე $300 \text{ } \mu\text{/m}^2$ დოზით ზემოქმედებისას გადარჩენილ უჯრედთა რაოდენობა



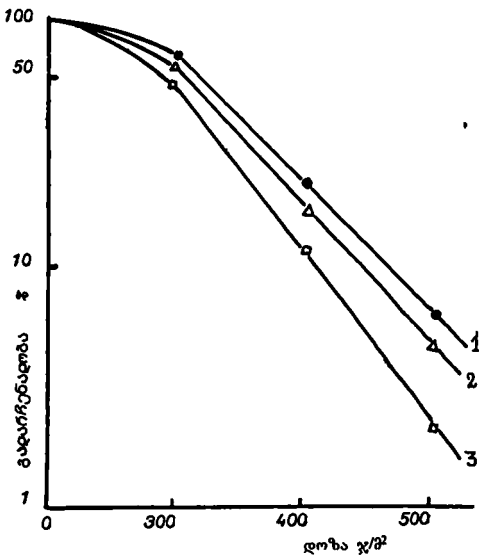
სურათი 11. საფუარის დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობის დამოკიდებულება უი დასხივების დოზაზე. შტამები 1-SO10, 2-SO6, 3-SO5, 4-SO4.



სურათი 12 საფუარის დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობის დამოკიდებულება უი დასხივების დოზაზე. შტამები 1-SO18, 2-SO13, 3-SO21.



სურათი 14. საფუარის დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობის დამოკიდებულება უი დასხივების დოზაზე. შტამები 1-DA1, 2- DA3, 3- DA2



შესაბამისად 0,2%; 0,3%; 3,5%; 0,4% აღმოჩნდა ამ დოზის ზემოქმედების შემდეგ SU13, SU18 და SU21 შტამების უჯრედები მთლიანად ინაქტივირებული იყო. სხვადასხვა ავტორთა მიერ მიღებული მონაცემების ურთიერთშედარებისათვის იყენებენ ლეტალური მოქმედების 50% (ლმ 50%) სიდიდეს. ეს მაჩვენებელი ღვინის საფუარის „მგრძნობიარე“, მორფას შტამებში შემდეგი სახის აღმოჩნდა: SO4 - 112, SO5 - 166, SO6 - 150 SO10 - 183, SO13 - 150, SO18 - 158, SO21 - 191ჯ/მ². შედარებით მაღალი რეზისტენტულობა SO10 და So21-2 შტამებმა გამოავლინეს. ყველაზე მგრძნობიარე კი SO4 შტამი იყო ამრიგად, ერთი მორფას შემადგენელი შტამების რადიორეზისტენტულობა განსხვავებული აღმოჩნდა.

თუ ჩვენს მიერ მიღებულ მონაცემებს შევადარებთ ღვინის საფუარის ენდემურ შტამ ГИВ-51-ში ინდუცირებულ Spi პირობითლეთალურ პელიოტროპულ მუტანტებს, რომლებშიც ასევე მიტოზისა და მეიოზის პროცესებია დარღვეული, ირკვევა, რომ მათი რადიორეზისტენტულობა მსგავსია, კერძოდ ლმ 50%-ის მაჩვენებელი მუტანტებისათვის შემდეგი სახის იყო: spo402 - 120; spo422 - 150; spo351 - 160; spo333 - 170; spo313 - 240 ჯ/მ² (შათირიშვილი, ჭუჭულაშვილი, 1976). ამავე შტამში ინდუცირებული პირობითლეთალურ რადიომგრძნობიარე მუტანტებში ლმ 50% შეადგენდა: txs2 - 22,7; txs4 - 33,0; txs1 - 57,7; txs5 - 57,7 ჯ/მ² (Баидац, Захаров, 1972), აშკარაა, რომ txs ჯგუფის მუტანტები გაცილებით რადიომგრძნობიარენი არიან, ვიდრე „მგრძნობიარე“, მორფას შემადგენელი ჩვენს მიერ შესწავლილი შტამები. რაც შეეხება *S. cerevisiae*-ს ჰაპლოიდ შტამებს, რომლებიც rad ჯგუფის მუტირებულ გენებს შეიცავენ, მათ ეს მაჩვენებელი გაცილებით დაბალი აქვთ (Захаров и др., 1980).

„მდგრად“, მორფას შემადგენელ შტამებში უი-სხივების დოზისა და ვეგეტატიურ უჯრედთა ინაქტივაციის მრუდების ანალიზი გვიჩვენებს, რომ მათი სპექტრი ნაირგვარია, რაზეც ლმ 50% მიუთითებს. შესასწავლ შტამებში ეს მაჩვენებელი შემდეგი სახის აღმოჩნდა: KA7 - 334; KA8 - 341; KA10 - 198; KA9 - 229; KA21 - 399; KA23 - 315; KA22 - 384.

500 ჯ/მ² დოზით ზემოქმედების შემდეგ გადარჩენილ უჯრედთა რაოდენობა იყო: KA21 - 13,8%; KA22 - 3,2%; KA23 - 7,8%; KA7 - 9,8%; KA8 - 0,28%; KA10 - 0,12%; KA9 - 0,1%. ამ ფენოტიპური ჯგუფიდან შედარებით მაღალი რადიომგრძნობელობა გამოავლინა KA10 და KA9 შტამებმა, ხოლო რადიორეზისტენტულობა KA21 და KA23 შტამებმა.

„მდგრად“, მორფებში მრული S- ისეპური ფორმისაა.

რაოდენობრივი ანალიზით მიღებული მონაცემებიდან ჩანს, რომ განსხვავება „მგრძნობიარე“, და „მდგრად“, მორფებს შორის საკმაოდ ღიდი და სარწმუნოა. იგი

პოპულაციის პეტეროგენულობისა და კონკრეტულ პირობებში მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგია.

სოკოებში S-ისებური, ანუ მრავალდარტყმიანი მრუდი გაცილებით ხშირად შეიმჩნევა, ვიდრე ერთდარტყმიანი, ანუ წრფივი. ეს უკანასკნელი პაპლოიდი ფორმებისთვისაა ნიშანდობლივი. (Захаров, Кривникий, 1972).

ჩვენს მიერ შესწავლილმა ღვინის საფუარის შტამებმა უფრო მაღალი რადიორეზისტენტულობა გამოავლინეს, ვიდრე *S.cerevisiae*-ს პურისა და ლუდის რასებმა (Захаров, Кривникий, 1972; Захаров и др., 1980), რაც მათზე მზის რადიაციის ზემოქმედების შედეგია. ამ მოსაზრების სასარგებლოდ მეტყველებს ისიც, რომ არხილოსკალოს (სადაც მზის რადიაცია საკმაოდ მაღალია) ღვინის საფუარის პოპულაცია ძირითადად რადიორეზისტენტული შტამებით არის წარმოდგენილი (Чучулашвили, Самадашвили, 1979). ღვინის საფუარის ენდემურ პოპულაციებში გამოვლენილია დადებითი კორელაცია სპილენძის იონებისადმი მდგრადობასა და რადიორეზისტენტულობას შორის (Nicabadze, Shatirishvili, 1996).

საფუარის მაგვარმა სოკო *Pullularia pullulans*-ამ მაღალი რეზისტენტულობა გამოავლინა როგორც რენტგენის, ისე γ -გამოსხივებისადმი ზოგიერთი მკვლევარი ამ სოკოს „შავ საფუარს“, უწოდებს პიგმენტაციის გამო. იგი პათოგენურია, გვხვდება ზოგიერთი მცენარის (მაგ. ხელი) ფოთლის ზედაპირზე და იწვევს პოლისპორიოზს პულულარიას და *S. cerevisiae*-ს პეტეროგენის შტამების (ეს უკანასკნელი კარგად არის შესწავლილი რადიობიოლოგიურად და გენეტიკურად) შედარებით რადიობიოლოგიურმა ანალიზმა აჩვენა, რომ პულულარია უფრო დიდი რეზისტენტულობით ხასიათდება, ვიდრე საქარომიცეტები. მასზე უი-სხივების 10 000 ერგი/მმ² დოზის ზემოქმედების შემდეგ უჯრედთა 10% ინარჩუნებდა ცხოველმყოფელობას, ხოლო *S.cerevisiae*-ს შტამ ПГ-37-ში იმავე ეფექტს იწვევდა დოზა - 3000 ერგი/მმ². ლმ 90%-ის შედარებამ ცხადყო, რომ პულულარია 3,3-ჯერ რადიორეზისტენტული იყო, ვიდრე საქარომიცეტი (Ковальцева и др., 1970).

ღვინის საფუარის ენდემურ ფორმებში რეზისტენტულობის ფენომენი პირველად შესწავლილია პროფ. ი.ჭუჭულაშვილის მიერ. დედოფლისწყაროს რაიონის პოპულაციების შესწავლისას გამოვლინდა შტამები, რომლებსაც მაღალი რადიორეზისტენტულობა გააჩნდათ (Чучулашвили, Самадашвили, 1979). იგივე ფენომენი შესწავლილია ა.შათირიშვილის მიერ, რომელმაც დაადგინა პოპულაციების პოლიმორფიზმი რადიორეზისტენტულობის მიხედვით (შათირიშვილი, 1995).

სხვადასხვა მკვლევარების მიერ სოკოების სხვადასხვა სახეობებში მიღებული შედეგების ურთიერთშედარებიდან აშკარაა, რომ შტამები განსხვავებიან რადიორეზისტენტულობის

მიხედვით (იხ ცხრილი 5). მართალია, მონაცემები ამოკრეფილია სხვადასხვა ავტორების შრომებიდან და ბუნებრივია, რომ მათ მიერ დასხივების განსხვავებული მეთოდის გამოყენებოდა, ასევე განსხვავებული იყო ღოზიმეტრიაც (პარამეტრი სადღეისოდ არ არის შემუშავებული), მიუხედავად ამისა, ეს მონაცემები შესაძლებელია ერთმანეთს შევადაროთ. *S.cerevisiac*, *S.ellipsoideus*, *S vini* *S.paradoxus*, და *S.cerevisiac* var. *vini*-ზე ლმ 90%-ის მონაცემები ერთმანეთს ემთხვევა. ანალოგიური აღმოჩნდა ჩვენ მიერ მიღებული შედეგები. ყოველივე ეს მიუთითებს იმაზე, რომ ღვინის საფუარი არ შეიძლება გამოყოფილ იქნას დამოუკიდებელ სახეობად, როგორც ამას ზოგიერთი ზიმოლოგი აკეთებს (Кудрявцев, 1954; Моснашвили, 1960; Инге-Венчомов, Карпова, 1993). მაგრამ მათი ერთ სახეობაში გაერთიანებაც არ არის მიზანშეწონილი. აუცილებელია სხვა კრიტერიუმების, და კერძოდ, ეკოლოგიური კრიტერიუმის გათვალისწინება. სამართლიანად მიგვაჩნია ა.შათირიშვილის მიერ ღვინის საფუარის *varietas* რანგით გამოიჯნა სახეობა *S. cerevisiac*-ში გაერთიანებული სხვა ფორმებისაგან (შათირიშვილი, 1995).

უი-სხივების სპეციფიკური მოქმედება სოკოს უჯრედებზე მნიშვნელოვანი კრიტერიუმაა. იგი შესაძლებელია გამოვიყენოთ მხოლოდ გვართა იდენტიფიკაციის მიზნით, ბუნებრივია, სხვა კრიტერიუმებთან კომპლექსში. რაც შეეხება საქარომიცეტების

ცხრილი 5.

ულტრაიისფერი სხივების ლეტალური მოქმედება სოკოებზე

NN	სახეობა	ლმ 90% 10 ² ერგ/მმ ²	ავტორი
1.	<i>Ustilago maidis</i>	10	Holliday R. (1965)
2.	<i>Neurospora crassa</i>	25	Chang T., Tuverson R. (1968)
3.	<i>Aspergillus nidulans</i>	35	Arriett C., (1966)
4.	<i>Saccharomyces cerevisiac</i> კაპლოიდი	16	Захаров И., Кривинский, (1972)
	დიპლოიდი	30	Захаров И.и др.,(1980)
5.	<i>S.ellipsoideus</i> <i>S. vini</i>	29-32	Чучулашвили И.И., Самадашвили М.Г., (1979)
6.	<i>S. paradoxus</i>	30	Шатиришвили А.Ф., (1974)
7.	<i>S.cerevisiac</i> var. <i>vini</i>	29-31	შათირიშვილი ა. (1995)
8.	<i>Pullularis pullulans</i>	140-150	Левитин М..М., Захаров И.А., (1967)

გვარში გაერთიანებული სახეობების რანგის განსაზღვრისას ეს კრიტერიუმი ნაკლებად გამოსადეგია. ღვინის საფუარი გაცილებით მაღალი რადიორეზისტენტულობით ხასიათდება, ვიდრე *S.cerevisiac*-ში გაერთიანებული (პურის, ლუდის და სხვ) ფორმები, რაც განსხვავებულ ეკოლოგიურ გარემოში ადაპტაციის შედეგია ამდენად ეს ფენომენი შეიძლება ერთ-ერთ მნიშვნელოვან არგუმენტად გამოვიყენოთ იმის დასადასტურებლად, რომ ღვინის საფუარი ამავე სახეობაში გაერთიანებული სხვა ფორმებისაგან გარკვეული რანგით - კერძოდ, სახესხვაობით (*varietas*) იქნას გამიჯნული.

5.3. პომო/ჰეტეროთალიზმი

მრავალი გენეტიკური პრობლემის გადასაჭრელად მოდელურ სისტემად ერთუჯრედიანი ეუკარიოტული ორგანიზმის - საფუარი სოკოების სასიცოცხლო ციკლს იყენებენ როგორც უკვე აღვნიშნეთ, სასიცოცხლო ციკლი სახეობის მნიშვნელოვანი მახასიათებელია (იხ. თავი III). მასთან არის დაკავშირებული ორგანიზმის ბიოლოგიური თვისებები, ცხოვრების წირი; ასევე სასიცოცხლო ციკლით მსჯელობენ მათ ფილოგენეზსა და ევოლუციაზე. უჯრედის სქესობრივი დიფერენცირებისა და თაობათა მონაცვლეობის ცვლილება არის რეპროდუქტული იზოლაციის წინა პირობა. ეს უკანასკნელი ევოლუციის მნიშვნელოვანი ელემენტარული ფაქტორია, რომლითაც ბრკოლდება პოპულაციათა შორის გენთა ნაკადი. მიუხედავად იმისა, რომ საფუარი სოკოები წარმოადგენენ გენეტიკისა და მოლეკულური ბიოლოგიის კლასიკურ ობიექტს, დიფერენცირებისა და სქესობრივი დეტერმინაციის შედარებით-გენეტიკური ასპექტები წლების მანძილზე თითქმის შეუსწავლელი იყო. ეს საკითხი მოგვიანებით შესწავლილია პროფ. გ. ნაუმოვისა და მისი თანამშრომლების მიერ (Наумов, 1981; Кондратьева, 1989; Толсторуков, 1989).

საქარომიცეტებში შეწყვილების ტიპის შესწავლა სხვადასხვა სახეობებსა და პოპულაციებში შედარებითი გენეტიკის მნიშვნელოვან ნაწილს წარმოადგენს. მისი ძირითადი მიზანია ტაქსონომიის გენეტიკური საფუძვლების დამუშავება (Наумов, 1989; Толсторуков, 1989; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

საქარომიცეტებში ჩატარებული გენეტიკური გამოკვლევებით გამოვლენილი იქნა რიგი დიაგნოსტიკური ტაქსონომიური ნიშნების გარკვეული ერთიანობა, ასევე გარკვეულ ტაქსონომიურ ერთეულებში (მათ შორის ზოგიერთ სახეობებს შორის) გენეტიკური იზოლაციის არსებობა (Наумов, 1989). გენეტიკური იზოლაციის მნიშვნელოვანი ფაქტორია სქესის დეტერმინაციაში არსებული განსხვავება, აგრეთვე, სასიცოცხლო ციკლში ჩამოყალიბებული განსხვავება. სასიცოცხლო ციკლის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან მახასიათებელს საქარომიცეტებში პომო/ჰეტეროთალიზმი წარმოადგენს (Захаров,

1976; 1984; Наумов, 1989; Толсторуков, 1989; Чучулашвили, 1971; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

პომოთალიზმი დაკავშირებულია პაპლოიდური უჯრედის ან სპორის თეითდიპლოიდიზაციასთან, რის შედეგად უჯრედი პაპლოიდური დონიდან ავტომატურად გადადის დიპლოიდურ დონეზე. საფუარ სოკოებში, რომლებიც ეუკარიოტულ ორგანიზმთა შორის გენეტიკურად ყველაზე სრულყოფილად არიან შესწავლილი, პომო/პეტეროთალიზმის შედარებითი გენეტიკა არასრულყოფილადაა შესწავლილი (Кондратьева, 1989; Толсторуков, 1989).

პომოთალიზმის ფენომენი დაკავშირებულია ასკოგენეზთან, რომელსაც წინ უძღვის მეიოზი. მეიოზი და ასკოგენეზი სასიცოცხლო ციკლის მნიშვნელოვანი მხარეა ამ დროს მიმდინარე პროცესები აპირობებენ კარდინალურ გენეტიკურ პროცესებს. მეიოზისა და ასკოგენეზის საბოლოო პროდუქტს წარმოადგენს ოთხი ასკოსპორა, რომლებიც ერთ საერთო ჩანთაში - ასკშია მოთავსებული. საქარომიცეტებში შესაძლებელია მეიოზისა და ასკოგენეზის ინდუქცია (Захаров, 1964; 1976).

ასკოსპორების წარმოქმნის უნარი, ასკისა და ასკოსპორების ფორმა, ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ტაქსონომიურ ნიშანს წარმოადგენს (Кудрявцев, 1954; Моснашвили, 1960; Чучулашвили, 1971; Loder, 1970; Bernet et al., 1983; Kriger van Rij, 1984; Квасников, Щелокова, 1991).

ლიტერატურული მონაცემებიდან ცნობილია, რომ *S. cerevisiae*-ს სხვადასხვა შტამები, და აგრეთვე ერთი და იგივე შტამის განსხვავებული გენეტიკური ხაზები განსხვავდებიან სპორულაციის უნარით. მაღალი სპორულაციის უნარის მქონე შტამებში აცეტატურ არეზე ასკების ჩამოყალიბება 24-30 საათში სრულდება (Fogel, Mortimer, 1971).

ღვინის საფუარის საწარმოო შტამები სპორულაციის უნარის მიხედვით განსხვავებული იყო (Моснашвили, 1960; მოსიაშვილი, 1969). ღვინის საფუარის ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ პომოთალურ შტამებს და მათგან მიღებულ გენეტიკურ ხაზებს განსხვავებული სპორულაციის უნარი აღმოაჩნდათ (Чучулашвили, 1971).

სპორულაციის ინდუქციას ძირითადად ახდენენ აცეტატურ არეზე (Fogel, Mortimer, 1971; Чучулашвили, 1971; Шатиришвили, 1974; Захаров и др., 1984; შათირიშვილი, 1995). ზოგჯერ კი სხვა არეები გამოიყენება (Кудрявцев, 1954; Моснашвили, 1960; Квасников, Щелокова, 1991). ბუნებრივია, რომ მიიღება განსხვავებული შედეგები. ჩვენს ცდებში გამოიყენეთ აცეტატური არე, რაც სხვა ავტორებთან შედარების საშუალებას იძლევა. ასკოგენეზი მიმდინარეობდა T₁₀-T₉სთ ინტერვალის ფარგლებში, რის შემდეგაც ეს პროცესი სრულდებოდა. ამრიგად, ღვინის საფუარში სპორულაციის ინდუქცია მეტ-ნაკლებად სინქრონულად მიმდინარეობდა.

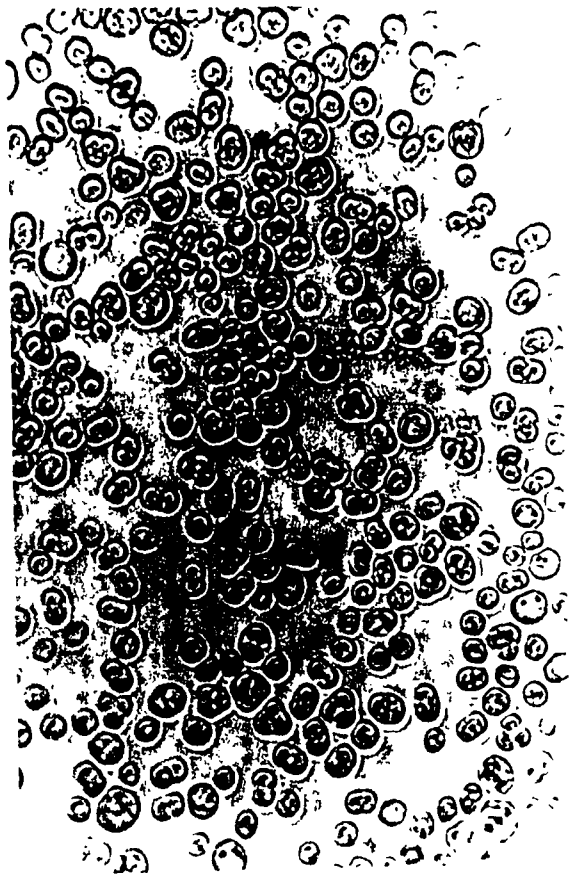
მეიოზისა და სპორულაციის პროცესში შესვლისას უჯრედების დიდი ნაწილი ასრულებდა ამ პროცესს. თუმცა აღინიშნებოდა ისეთი უჯრედები, რომლებშიც ასკოგენეზი არ ინდუცირდებოდა და ისინი ვეგეტაციური ფორმით გვხვდებოდნენ საკვებ არეზე.

ჩვენს მიერ შესწავლილი სამივე პოპულაციის 1500 შტამი ასკების ფორმით, ასკოსპორების მორფოლოგიით და რაოდენობით ეტალონი შტამის იდენტური აღმოჩნდა, რომლის სტრუქტურა აღწერილია და მოცემულია ზიმოლოგების მიერ წარმოდგენილ შესაბამის სარკვევებში (Кудрявцев, 1954; Мосиашвили, 1960, Loder, 1970; Bernet et al., 1983; Kriger van Rij, 1984; Квасников, Щелокова, 1991). ასკებს გააჩნდათ ძირითადად ოვალური ფორმა, რომელშიც უმეტესად განლაგებული იყო ოთხი ასკოსპორა, თუმცა გვხვდებოდა 2 და 3 ასკოსპორიანი ფორმები. ლიტერატურიდან ცნობილია, რომ არასრულყოფილი ორსპორიანი ასკების ჩამოყალიბება გამოწვეულია მეიოზის პროცესის დარღვევით, ხოლო სამსპორიანის კი - მათში ლეტალური გენის თანაპონიერებით (Захаров, 1964; 1976; Чучулашвили; 1971; Ингс-Всчтомов, Карпова, 1993). ასკოსპორებს გააჩნდათ სფერული ფორმა და გლუვი ზედაპირი (იხ. სურ. 15).

საფუარის ენდემურ ფორმებში *S. cerevisiae* var. *paradoxus* და *S. cerevisiae* var. *vini* ა. შათირიშვილის მიერ შესწავლილია მეიოზისა და ასკოგენეზის პროცესი. ასკოგენეზი მოიცავდა T₈-T₄₈ ინტერვალს (Шатиришвили, 1973; 1974; შათირიშვილი, 1995). ამავე პერიოდში უჯრედში მიმდინარეობს ისეთი მნიშვნელოვანი პროცესი, როგორცაა რნმ-ის, დნმ-ისა და ცილების სინთეზი (Esposito, Esposito, 1969; შათირიშვილი, 1976). ჩვენს მიერ შესწავლილ შტამებში სპორულაცია მაღალი სიხშირით ინდუცირდებოდა აცეტატურ არეზე და იგი 70%-ს შეადგენდა. აქვე უნდა შევნიშნოთ, რომ თვით ერთი და იგივე პოპულაციის სუბპოპულაციებში ეს მაჩვენებელი განსხვავებული იყო. ნიმუშის სახით 6-8 ცხრილებში მოტანილია თითოეული პოპულაციის (სობისი, კარალეთი, ტყვიავი) შემადგენელ 84 შტამში სპორულაციის მაჩვენებელი.

საფუარი სოკოების სასიცოცხლო ციკლში ადგილი აქვს ჰაპლოიდური და დიპლოიდური ფაზების მონაცვლეობას. საქარომიცეტები ჰაპლოდიპლობიონტებია. საფუარი სოკოების სასიცოცხლო ციკლის მნიშვნელოვანი შემადგენელი ნაწილის ჰომო/ჰეტეროთალიზმის დახასიათება გამოიყენება სისტემატიკაში, კერძოდ, სახეობათა კლასიფიკაციაში დადგენილია, რომ ზოგიერთი სახეობის ევოლუცია ჰომო/ჰეტეროთალიზმის პროცესში მომხდარ ცვლილებასთან არის დაკავშირებული (Wickerman, 1970; Bernet et al., 1983).

ჰომოთალიზმისა და ჰეტეროთალიზმის მოვლენის ტაქსონომიურ ნიშნად გამოყენება დიდ სიფრთხილეს მოითხოვს. ხშირად სახეობის სტატუსის აღწერა ერთ შტამზე მიღებული მასალის საუძველზეა წარმოდგენილი და მას ემყარება. ბუნებრივია, ამ შემთხვევაში



სურათი 15 ღვინის ხაფუარის სპორულაციის უნარი აკვტატურ არეზე.

დახასიათება არ ასახავს სახეობაში გაერთიანებულ შტამებში არსებულ რეალურ სურათს. ცხადია, რომ საჭიროა სახეობაში გაერთიანებული მრავალი შტამის ანალიზი და ზოგადი სტატუსის დადგენა. მეორეს მხრივ, ფენოტიპის მიხედვით პომო/კეტეროთალიზმის ბუნების განსაზღვრა არ არის მართებული, რადგან ზშირად ნიშნის ფენოტიპური გამოვლენა გენოტიპის იგივეური არ არის. ამდენად საჭიროა მონოკლონურ შტამებში გენეტიკური ანალიზის ჩატარება. ამ პროცედურის გარეშე სისტემატიკოსს არ შეუძლია განსაზღვროს ამ რთული ნიშნის - პომო/კეტეროთალიზმის გენეტიკური ბუნება (შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000). საქარომიციტებში, და ბუნებრივია, ღვინის საფურშიც პომო/კეტეროთალიზმს აკონტროლებს MAT α , MAT α , HML, HMR, HO გენთა სისტემა. ლიტერატურულ ნაწილში ვრცლად განვიხილეთ ამ გენთა როლი პომო/კეტეროთალიზმის ჩამოყალიბებაში. ამდენად მასზე აქ აღარ შევჩერდებით.

პომოთალიზმის რეაქციის გამოვლენის შესასწავლად თითოეული პოპულაციიდან ავიღეთ 10-10 შტამი და ჩავატარეთ შესაბამისი ანალიზი. ყველა შტამის ფენოტიპი პომოთალური აღმოჩნდა (იხ. ცხ. 9-11). შტამების გენოტიპის განსაზღვრის მიზნით 30-კე შტამში ჩავატარეთ ტეტრადაული ანალიზი. ანალიზისათვის შევარჩიეთ ოთხასპოსპორიანი ასკები. თითოეულ შტამში გავანალიზეთ 10-10 სრული ასკოსპორიდან მიღებული მონოკულტურები. სობისის პოპულაციის 10 შტამიდან იზოლირებული ასკოსპორებიდან 4 აღმოჩნდა არასიცოცხლისუნარიანი, კარალეთის პოპულაციის გაანალიზებული 10 შტამიდან - ასევე ოთხი ასკოსპორა, ხოლო ტყვიავის პოპულაციიდან კი - მხოლოდ ორი.

სიცოცხლისუნარიანი ასკოსპორებიდან მიღებულ მონოკულტურებში შევისწავლეთ ასკოგენეზის ინდექსის უნარი აცეტატიან არეზე. სობისის პოპულაციის N3 შტამში შეინიშნებოდა დათიშვა D და d ნიშნის შორის თანაფარდობით - 2:2. ამ შტამში ადგილი აქვს D პომოთალიზმს, ხოლო დანარჩენი 9 შტამისათვის, რადგან მათში დათიშვა პომოთალიზმის მიხედვით არ მიმდინარეობს, ნიშანდობლივია დაუთიშავი, ანუ H-პომოთალიზმი.

კარალეთის პოპულაციის 10 შტამში ჩატარებულმა ტეტრადაულმა ანალიზმა ცხადყო, რომ დათიშვა სპორულაციის უნარიან და უუნარო მონოკულტურებს შორის არის 4D:0d, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ ყველა მათგანში მიიღება დაუთიშავი, ანუ H-პომოთალური ფორმა. ტყვიავის პოპულაციის შემადგენელ შტამებში ჩატარებული ანალიზით გამოვლენილია ორი შტამი დათიშვადი ანუ P-პომოთალიზმის ფორმის, ვინაიდან N5 და N9 შტამებიდან მიღებული მონოკულტურები ითიშებიან თანაფარდობით 2D:2d. დანარჩენი 8 შტამისათვის ნიშანდობლივია დაუთიშავი, ანუ H-პომოთალიზმი.

სპორულაციის პროცესის შესწავლა სობისის "ციცქას" პოპულაციაში

შტა მაჩე	გაანალ.უჯრ. რაოდენობა	სპორულა- ციის %	შტა მაჩე	გაანალ.უჯრ. რაოდენობა	სპორულა- ციის %	შტა მაჩე	გაანალ.უჯრ. რაოდენობა	სპორულა- ციის %
1.	100	68	29.	100	60	56.	100	56
2.	100	41	30.	100	41	58.	100	58
3.	100	58	31.	100	53	59.	100	58
4.	100	53	32.	100	68	60.	100	62
5.	100	70	33.	100	53	61.	100	39
6.	100	59	34.	100	55	62.	100	42
7.	100	57	35.	100	28	63.	100	43
8.	100	59	36.	100	42	64.	100	47
9.	100	86	37.	100	61	65.	100	50
10.	100	84	38.	100	39	66.	100	44
11.	100	57	39.	100	50	67.	100	58
12.	100	54	40.	100	52	68.	100	47
13.	100	46	41.	100	62	69.	100	53
14.	100	53	42.	100	45	70.	100	40
15.	100	47	43.	100	38	71.	100	61
16.	100	63	44.	100	42	72.	100	41
17.	100	55	45.	100	63	73.	100	52
18.	100	41	46.	100	67	74.	100	44
19.	100	61	47.	100	56	75.	100	58
20.	100	38	48.	100	40	76.	100	47
21.	100	47	49.	100	52	77.	100	53
22.	100	42	50.	100	33	78.	100	40
23.	100	53	51.	100	42	79.	100	46
24.	100	69	52.	100	33	80.	100	61
25.	100	50	53.	100	50	81.	100	52
26.	100	53	54.	100	56	82.	100	60
27.	100	44	55.	100	42	83.	100	38
28.	100	58	56.	100	50	84.	100	34

სპორულაციის პროცესის შესწავლა კარაღეთის "ციცქას"

პოპულაციაში

შტა მიწე	გაანალ.უჯრ. რაოდენობა	სპორულა- ციის %	შტა მიწე	გაანალ.უჯრ. რაოდენობა	სპორულა- ციის %	შტა მიწე	გაანალ.უჯრ. რაოდენობა	სპორულა- ციის %
1.	100	79	29.	100	78	56.	100	56
2.	100	67	30.	100	80	58.	100	39
3.	100	80	31.	100	56	59.	100	82
4.	100	78	32.	100	75	60.	100	79
5.	100	43	33.	100	65	61.	100	67
6.	100	39	34.	100	67	62.	100	75
7.	100	84	35.	100	82	63.	100	43
8.	100	80	36.	100	65	64.	100	80
9.	100	67	37.	100	83	65.	100	76
10.	100	83	38.	100	39	66.	100	62
11.	100	67	39.	100	45	67.	100	59
12.	100	43	40.	100	50	68.	100	80
13.	100	79	41.	100	80	69.	100	50
14.	100	49	42.	100	85	70.	100	85
15.	100	58	43.	100	70	71.	100	33
16.	100	81	44.	100	37	72.	100	49
17.	100	76	45.	100	58	73.	100	57
18.	100	60	46.	100	84	74.	100	62
19.	100	60	47.	100	78	75.	100	73
20.	100	73	48.	100	80	76.	100	58
21.	100	71	49.	100	89	77.	100	80
22.	100	80	50.	100	45	78.	100	75
23.	100	38	51.	100	47	79.	100	32
24.	100	42	52.	100	48	80.	100	79
25.	100	40	53.	100	73	81.	100	68
26.	100	80	54.	100	75	82.	100	81
27.	100	76	55.	100	70	83.	100	79
28.	100	70	56.	100	80	84.	100	80

სპორულაციის პროცესის შესწავლა ტყვიავის "ციცქას" პოპულაციაში

შტამი №	განალ უჯრ. რაოდენობა	სპორულაციის %	შტამი №	განალ უჯრ. რაოდენობა	სპორულაციის %	შტამი №	განალ უჯრ. რაოდენობა	სპორულაციის %
1.	100	83	29.	100	70	56.	100	80
2.	100	42	30.	100	73	58.	100	71
3.	100	75	31.	100	80	59.	100	84
4.	100	72	32.	100	39	60.	100	77
5.	100	70	33.	100	47	61.	100	67
6.	100	81	34.	100	48	62.	100	78
7.	100	65	35.	100	73	63.	100	59
8.	100	72	36.	100	85	64.	100	70
9.	100	79	37.	100	58	65.	100	83
10.	100	59	38.	100	78	66.	100	67
11.	100	67	39.	100	75	67.	100	54
12.	100	69	40.	100	77	68.	100	62
13.	100	73	41.	100	80	69.	100	87
14.	100	83	42.	100	66	70.	100	58
15.	100	62	43.	100	70	71.	100	47
16.	100	79	44.	100	73	72.	100	66
17.	100	70	45.	100	81	73.	100	34
18.	100	58	46.	100	47	74.	100	81
19.	100	63	47.	100	83	75.	100	67
20.	100	67	48.	100	59	76.	100	71
21.	100	58	49.	100	77	77.	100	63
22.	100	78	50.	100	85	78.	100	82
23.	100	64	51.	100	69	79.	100	63
24.	100	60	52.	100	74	80.	100	39
25.	100	80	53.	100	87	81.	100	73
26.	100	79	54.	100	37	82.	100	75
27.	100	59	55.	100	79	83.	100	54
28.	100	71	56.	100	75	84.	100	80

ტეტრადებიდან მიღებული მონოკულტურული საზეები შევამოწმეთ ტროფულობაზე. სობისისა და ტყვიავის პოპულაციებში ორ-ორი შტამი აღმოჩნდა კეტეროზიგოტური და მოგვცა დათიშვა თანაფარდობით - 2:2, ხოლო კარაღეთის პოპულაციის შესწავლილი შტამებიდან მხოლოდ ერთი იყო ტროფულობის მიხედვით კეტეროზიგოტური. აქედან ცხადია, რომ ჩვენს მიერ შესწავლილი ღვინის საფუარის

სპორულაციის უნარისა და კომოთალურობის ტეტრადული ანალიზის
შედეგი სობისის "ციცქას" პოპულაციაში

შტა მი №	სპორულა- ციის %	გაანალიზ. ასკების რაოდენობა	სიცოცხლისუნარიანი ასკოსპორები		კომო/პეტერო თალურობა D:d	ტროფულობა p:a
			რაოდენ.	%		
1.	68	10	40	100	4:0	4:0
2.	41	10	39	97	4:0	4:0
3.	58	10	40	100	2:2	4:0
4.	53	10	40	100	4:0	4:0
5.	70	10	40	100	4:0	2:2
6.	59	10	38	95	4:0	4:0
7.	57	10	40	100	4:0	4:0
8.	57	10	40	100	4:0	4:0
9.	86	10	40	100	4:0	2:2
10.	84	10	39	100	4:0	4:0

სპორულაციის უნარისა და კომოთალურობის ტეტრადული ანალიზის

შედეგი კარაღეთის "ციცქას" პოპულაციაში

შტა მი №	სპორულა- ციის %	გაანალიზ. ასკების რაოდენობა	სიცოცხლისუნარიანი ასკოსპორები		კომო/პეტერო თალურობა D:d	ტროფულო- ბა p:a
			რაოდენ.	%		
1.	79	10	38	95	4:0	4:0
2.	67	10	40	100	4:0	4:0
3.	80	10	40	100	4:0	4:0
4.	78	10	40	100	4:0	4:0
5.	43	10	39	97	4:0	2:2
6.	39	10	38	95	4:0	4:0
7.	84	10	40	100	4:0	4:0
8.	80	10	38	95	4:0	4:0
9.	67	10	39	97	4:0	4:0
10.	83	10	40	100	4:0	4:0

სპორულაციის უნარისა და პომოთალურობის ტეტრადული ანალიზის
შედეგი ტყვიავის "ციცქას" პოპულაციაში

შტა მი №	სპორულა- ციის %	გაანალიზ. ასკების რაოდენობა	სიცოცხლისუნარიანი		პომო/პეტერო თალურობა	ტროფულ- ბა
			ასკოსპორები			
			რაოდენ.	%	D:d	p:a
1.	83	10	40	100	4:0	4:0
2.	42	10	40	100	4:0	2:2
3.	75	10	40	100	4:0	4:0
4.	72	10	39	97	4:0	4:0
5.	70	10	40	100	2:2	2:2
6.	81	10	40	100	4:0	4:0
7.	65	10	40	100	4:0	4:0
8.	72	10	40	100	4:0	4:0
9.	79	10	40	100	2:2	4:0
10.	59	10	39	97	4:0	4:0

ქართლის პოპულაციები ხასიათდებიან პეტეროგენულობით და სამობილიზაციო რეზერვის სახით შეიცავენ რეცესიულ მუტაციებს.

პომო/პეტეროთალიზმის კერძო გენეტიკა ძირითადად განაუყოფისა და მისი თანამშრომლების მიერ არის შესწავლილი. ისინი იკვლევდნენ რუსეთის მეცნიერებათა აკადემიის მიკრობიოლოგიის ინსტიტუტსა და იალტის მეღვინეობის ინსტიტუტ „მაგარანის“, სამუზეუმო კოლექციებში დაცულ კულტურებს. მათ მიერ გამოვლენილია პომო/პეტეროთალიზმის სამი ფორმა: 1. დაუთიშავი, ანუ H- პომოთალიზმი, როდესაც ტეტრადიდან გამოყოფილი ყველა მონოკულტურა პომოთალურია; 2. როდესაც ყველა სეგრეგანტი არის ჰაპლოიდი და დათიშვა შეწყველების ტიპის მიხედვით ხდება თანაფარდობით - 2MAT α :2MAT α , 3. დათიშვადი ანუ P-პომოთალიზმი, როდესაც სეგრეგანტები ითიშებიან თანაფარდობით 2D:2d. F₂ და F₃ თაობებში სეგრეგანტები კონსტანტურად გადასცემენ გასაანალიზებელ ნიშანს (Наумов, 1989; Кондратьева, 1989; Толсторуков, 1989). P პომოთალიზმის შემთხვევაში შტამები

პეტეროზიგოტურია და მათი გენოტიპია MAT/mat, რის გამოც სეგრეგანტებში ადგილი აქვს თანაფარდობას 2MAT:2mat.

საქართველოს ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ შტამებში პომო/პეტეროთალიზმის ფენომენის გენეტიკური ანალიზი ჩაატარა ი.ჭუჭულაშვილმა პომოთალური მარკირებული გენეტიკური ხაზების ადგილობრივ ფორმებთან შევჯერებით მიღებულ ჰიბრიდებში მის მიერ გამოვლენილია პომოთალიზმის ორი ფორმა: დაუთიშავი და დათიშვადი (Чуцулашвили, 1971).

საქართველოს ენდემური ღვინის საფუარის კახეთისა და გურიის პოპულაციებში ჩატარებული გამოკვლევებით ა შათირიშვილის მიერ გამოვლენილია პომოთალიზმის სამი ფორმა. კერძოდ, ენდემურ პოპულაციაში გამოვლენილია პეტეროთალური ფორმები (შათირიშვილი, 1995; 1998).

ასკოგენეზი და მასთან დაკავშირებული პომო/პეტეროთალიზმი სახეობის იდენტიფიკაციის მნიშვნელოვანი ტაქსონია, მაგრამ მისი მომარჯვება შედარებით პოპულაციურ ანალიზში მრავალრიცხოვანი შტამების გამოკვლევისას რამდენადმე გაძნელებულია

თავი VI. გენოსისტემატიკა ღვინის საფუარის ენდემურ ფორმებში

XX საუკუნის 70-იანი წლებიდან სათავეს იღებს საფუარში გენოსისტემატიკის მეთოდების გამოყენება. ეს განაპირობა საქარომიცეტების კერძო გენეტიკური კვლევის ჩატარებამ. გენოსისტემატიკის პრინციპების გამოყენებას საქარომიცეტების სისტემატიკაში გადაწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება. ამ პრინციპების დამუშავება დაკავშირებულია საქარომიცეტების პოპულაციების გენეტიკის განვითარებასთან. გენეტიკური კრიტერიუმი სახეობის რანგის დასადგენად მთავარ და ყველაზე სარწმუნო კრიტერიუმად არის მიჩნეული (Наумов, 1969; 1989; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000). პოპულაციონისტური კონცეფციის თანამედროვე სახეობა წარმოადგენს ჩაკეტილ რეპროდუქციულ იზოლირებულ სისტემას. იგი შედგება ღია ქვესისტემებისაგან - პოპულაციებისაგან. რეპროდუქციული იზოლაცია ძირითადი დებულებაა სახეობის ბიოლოგიურ კონცეფციაში. სახეობაში გაერთიანებულ ცალკეულ პოპულაციებს შორის მიმდინარეობს (მიედინება) გენთა ნაკადი, რითაც მიიღწევა მათი ერთიანობის უზრუნველყოფა როგორც აღნიშნეთ, სახეობის პოპულაციათა გენოფონდი დისკრეტულია. იგი წარმოდგენილია რეპროდუქციულად იზოლირებული ბიოლოგიური სახეობებით (Наумов, 1977; 1981; Наумов, Николснко, 1989).

მიუხედავად იმისა, რომ საქარომიცეტები, კერძოდ კი სახეობა *S. cerevisiac* ეუკარიოტულ სისტემათა შორის გენეტიკურად ყველაზე სრულყოფილად არის

შესწავლილი, მათი (კერძოდ, საქარომიცეტების) პოპულაციურ-გენეტიკური საკითხები ნაკლებად არის გაშუქებული. ამ საკითხების ღრმა მეცნიერული დამუშავება შესაძლებელს გახდის ახალი სრულყოფილი გენეტიკური ტაქსონების გამოყენებას საფუარის სისტემატიკაში (ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

საფუარის კომოგენური გვარებისათვის დამახასიათებელია ბიოლოგიურად განსხვავებული სახეობების შეჯვარების უნარიანობა. კერძოდ, ერთმანეთს ეჯვარებიან ჭეშმარიტად ბიოლოგიური სახეობები, რომლებიც გენომებით მკვეთრად განსხვავდებიან, და მათში დნმ-ის მხოლოდ 20-30%-ია კომოლოგიური (Наумов, 1989; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

ექსპერიმენტულად, სქესობრივი ჰიბრიდიზაციის გზით ახდენენ შტამების იდენტიფიცირებას და ისაზღვრება მათი ადგილი საქარომიცეტების იერარქიულ სისტემაში. სოკოებში, მათ შორის საქარომიცეტებში, მოქმედებს სქესის განსაზღვრის მსგავსი ტრანსპოზონური სისტემები, რომლებიც სადღეისოდ კარგად არის შესწავლილი (Hincks et al., 1979; Наумов, 1989; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993). ამდენად, საქარომიცეტების გვარში გაერთიანებულ ბიოლოგიურ სახეობებში გვხვდება ისეთი შტამები, რომლებშიც გაერთიანებულია სხვადასხვა სახეობათა გენომები, ე.ი. ერთ ჰიბრიდული წარმომავლობის უჯრედში შეინიშნება განსხვავებულ გენომთა თანაარსებობა. ამ სისტემის ევოლუციური და ბიოლოგიური მნიშვნელობა სადღეისოდ შესწავლილი არ არის, თუმცა გამოთქმულია რიგი მოსაზრებებისა (Захаров, 1984; Наумов, Николенко, 1989; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

შესაძლოა განსხვავებული გენეტიკური სისტემების შემცველ უჯრედთა ჰიბრიდიზაციის უნარს აპირობებს ციტოდუქციის ფენომენი, რომელიც ი.ზახაროვმა აღმოაჩინა და შეისწავლა საქარომიცეტებში (Захаров, 1984). ასევე შესაძლებელია პეტეროკარიონულ სისტემაში მოხდეს ცალკეული ქრომოსომების გადაცემა. საფუარში ფართოდ არის გავრცელებული ექტოპიური რეკომბინაცია. იგი პოპულაციაში ცვალებადობის დონის გაზრდასა და სპეციფიურობის წაშლას იწვევს. ზემოთ ჩამოთვლილი ყველა მოვლენა საფუარი სოკოების სასიცოცხლო ციკლის ბუნებრივი შემადგენელი ელემენტია (аумов, Николенко, 1989; Инге-Вечтомов, Карпова, 1993).

გენოსისტემატიკაში გარკვეული მნიშვნელობა ენიჭება მსგავსი მეტაბოლური რეაქციების მაკონტროლებელი გენების შედარებით გენეტიკურ ანალიზს. საკითხის შესასწავლად გამოვიყენეთ სელექტური მუტაციური მოდელები სისტემა *adc1-adc2* (აუქსოტროფი ლოკუსები ადენინის მიმართ). დადგენილია, რომ გვარ *Saccharomyces*-ში ადენინის ბიოსინთეზს 9 გენი აკონტროლებს. ეს გენები სხვადასხვა ქრომოსომებშია ლოკალიზებული (Захаров, Мацлюх, 1986). მათგან ფენოტიპური ეფექტი - წითელი

ფერის კოლონიის წარმოქმნის უნარი, მხოლოდ ორი ლოკუსისათვისაა ნიშანდობლივი. ესენია ADE1 და ADE2. ეს აადვილებს მათი იდენტიფიცირების შესწავლას (Ингс-Всчтомов, Карпова, 1993). ორივე გენის სტრუქტურა და ფუნქცია სადღეისოდ კარგად არის შესწავლილი. ისინი წარმართავენ პურინის ბიოსინთეზის ორ თანამიმდევრულ ეტაპს.

ADE1

აკონტროლებს

ფერმენტ

სუკ ცინოამინოიმიდაზოლკარბოქს ამილ^{აზ} ოტიდისინთეზას სინთეზს. გენი ლოკალიზებულია I ქრომოსომაში და შეჭიდულია ცენტრომერასთან ADE2 გენი აკონტროლებს ფერმენტ ამინოიმიდაზოლრიბოტიდკარბოქსილაზას სინთეზს. იგი ლოკალიზებულია XV ქრომოსომაში. გენს ცენტრომერიდან საკმაოდ დაშორებული მდებარეობა უკავია (Захаров, Мацелюх, 1986; Ингс-Всчтомов, Карпова, 1993). ღვინის საფუარის ენდემურ ფორმებში სისტემა *adc1-adc2* კარგად არის შესწავლილი და მისი გამოყენებით მრავალი კერძოგენეტიკური საკითხია გარკვეული (Чучулашвили, 1971; Шатиришвили, 1974; შათირიშვილი, 1995).

ჩვენ მიერ უი-სხივებით ინდუცირებულია ადენინური მუტანტები, რომელთაც წითელი ფენოტიპი გააჩნდათ. პეტერგოფის გენეტიკური ზაზებით მიღებული ტესტ-შტამებით განისაზღვრა მათი ლოკუსი. ცდისათვის შევარჩიეთ ის 50 მუტანტი, რომლებშიც *adc2* ლოკუსი იყო მუტირებული. გენის სტრუქტურის კომპლექსი განსასაზღვრავად გამოვიყენეთ ალელთაშორისი კომპლემენტაციის (აშკ) უნარი.

უნდა აღინიშნოს, რომ *S.cerevisiae*-ში *adc2* ლოკუსში აშკ ყველაზე კარგად არის შესწავლილი და შედგენილია მისი ყველაზე სრული რუკა (Соїдман и др., 1967; Соїдман, 1976). *adc2* ლოკუსისათვის შედგენილია ვერონული რუკა. ჩვენს მიერ მიღებულ *adc2* მუტანტებში შევისწავლეთ ალელთაშორისი კომპლემენტაციის უნარი. ისინი შევეუჯვარეთ 8 ვერონულ ტესტ-შტამს, რომლებშიც გენის თითო ვერონია ბლოკირებული. 29 მუტანტმა კომპლემენტაციის უნარი არ გამოავლინა. კომპაუნდში არც ერთმა მათგანმა არ წარმოქმნა აქტიური ფერმენტი, რის გამოც ცელური ფენოტიპის აღდგენა არ ხდებოდა. ამრიგად ისინი ყველა ვერონს ფარავდნენ. 21-მა მუტანტმა გამოავლინა კომპლემენტაციის უნარი, რომელიც 8 ვერონში განაწილდა. თითოეული მათგანი 2 და მეტ ვერონს ფარავდა. მიღებული შედეგი მიუთითებს იმაზე, რომ ღვინის საფუარში *adc2* ლოკუსი ზომით უტოლდება *S.cerevisiae*-ს ანალოგიურ ლოკუსს, რაც მათ ერთ სახეობრივ კუთვნილებაზე მეტყველებს (სურ. 16).

როგორც აღვნიშნეთ, ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილი შტამების სახეობრივი რანგის განსაზღვრა საქარომიცეტებში საკმაოდ რთულია მეორე საიმედო გენოსისტემატიკურ ტესტს სქესობრივი შთამომავლობის ფერტილურობის განსაზღვრა წარმოადგენს. კერძოდ, შესასწავლ კულტურებს უჯვარებენ საკონტროლო

1							
	26						
				6		17	
10			49				
	19						
					23		
16							
		34					
				22. 43.			
	4. 25.						
29							
		14					
			37				
31. 46							
2. 3. 5 8 9. 11. 12. 13. 15. 18. 20. 21. 24. 27. 28. 30 32 33. 35. 36. 38. 39. 40. 41. 42. 45. 47. 48. 50.							
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII

სურათი 16 ღვინის საფუარის ade 2 ლოკუსის ვერონული რუკა
(არაბული ციფრები აღნიშნავს მუტაციის ნომერს,
რომაული – ვერონს)

სადიაგნოსტო მარკირებულ ტესტ-კულტურას. ისაზღვრება ჰიბრიდში ასკოსპორების სიცოცხლისუნარიანობა და რეკომბინაცია (Наумов, Николснко, 1989)

მეორე გენოსისტემატიკურ ტესტად განაუშოვისა და თანავეტორების მიერ () მოწოდებული მეთოდი გამოვიყენეთ. ლიტერატურული მონაცემებიდან ცნობილია, რომ გვარ *Saccharomyces*-ში გაერთიანებული ბუნებრივი ბიოლოგიური სახეობები, მართალია, ერთმანეთს ადვილად ევგარებიან, მაგრამ ჰიბრიდებში წარმოქმნიან სტერილურ ასკოსპორებს (Наумов, 1977; Наумов, Николснко, 1989). *S.cerevisiae*-ს ეტალონ შტამად გამოვიყენეთ სტანდარტული პოლიაუქსოტროფი პაპლოიდი ხაზი M 891 (გენოტიპი MAT α adcl gal1 leul his2 ura3 trp1 met14) ხაზი კონსტრუირებულია C. Fink-ის მიერ.

S. cerevisiae-ს ეტალონ მარკირებულ შტამსა და ჩვენს მიერ ღვინის საფუარის სობისის, კარალეთისა და ტყვიავის პოპულაციებიდან გამოყოფილი შტამებიდან მიღებულ მონოსპორულ მარკირებულ გენეტიკურ ხაზთაშორის ჰიბრიდებში ჩავატარეთ ტეტრადული ანალიზი (იხ. ცხრ. 12-14).

ჰიბრიდებში მოვახდინეთ სრული ოთხასკოსპორიანი ფორმების იზოლაცია. გამოვყავით ასკოსპორები, რომლებშიც განვსაზღვრეთ ასკოსპორების ფერტილურობა და დათიშვის გენეტიკური ხასიათი. გამოირკვა, რომ ასკოსპორები ხასიათდებიან მაღალი სიცოცხლისუნარიანობით და მათი ფერტილურობა თითქმის იმავე სახისაა, როგორც შტამებიდან მიღებული ასკოსპორების (იხ. ცხრ. 9-11). მიღებული შედეგი მიანიშნებს, რომ ღვინის საფუარი და გამოყენებული ეტალონი ტესტ-შტამი ერთსა და იმავე სახეობას მიეკუთვნება. ისინი რომ განსხვავებულ ბიოლოგიურ სახეობას მიეკუთვნებოდნენ, მაშინ ასკოსპორები სტერილური უნდა ყოფილიყო, ან მეტად დაბალი ფერტილობის პროცენტი უნდა ჰქონდათ.

გამოყენებული ტესტის მეორე მნიშვნელოვანი მხარე, რომელსაც გენოსისტემატიკაში მიმართავენ, არის შეიოზის პროდუქტებში - ასკოსპორებში რეკომბინაციის პროცესის ანალიზი. განსხვავებული ბიოლოგიური სახეობების ჰიბრიდიზაციის შედეგად მიღებულ ფორმებში სეგრეგაციის პროცესი ან ანომალურად, ან საერთოდ არ მიმდინარეობს (Захаров, 1964)

ტეტრადული ანალიზი ღვინის საფუარის სობისის პოპულაციის შტამებსა და *S.cerevisiae*-ს შტამ M891-ს შორის მიღებულ ჰიბრიდებში

ჰიბრიდი	იზოლირებული ასკების რაოდენობა	გამოყოფილი ასკოსპორების რაოდენობა	ასკოსპორების ფერტილობა		დათიშვა		
			რაოდ	%	ADE1:ade1	HIS2:his2	TRP1 <trp1< th=""> </trp1<>
SH-1	10	40	39	97,5	20:19	21:18	19:20
SH-2	10	40	40	100	20:20	19:21	20:20
SH-3	10	40	38	95	19:19	18:20	19:19
SH-4	10	40	40	100	20:20	21:19	19:21

ერთი და იგივე სახეობის შემადგენელი შტამების ჰიბრიდიზაციის შედეგად მიღებულ ფორმებში შეიზიდა და ასკოგენეზი ნორმალურად მიმდინარეობს. ასევე ნორმალურად ხორციელდება რეკომბინაციის პროცესი ტეტრადებში, რაზედაც მიუთითებს გენთა შორის დათიშვის თანაფარდობა. სამივე პოპულაციიდან შემთხვევით აღებულ 12 შტამში ჩატარებული გენეტიკური ანალიზის შედეგები მოტანილია მე-13, მე-14 და მე-15 ცხრილებში. გაანალიზებულია სამი მარკერული გენის კომბინატორიკა, რომლებიც სხვადასხვა ქრომოსომებშია ლოკალიზებული, ეი. არ არიან შეჭიდული. ყველა შემთხვევაში დათიშვა ხდებოდა თანაფარდობით - 2:2 ამ სახის დათიშვა მიიღება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როდესაც შტამები ერთი და იგივე ბიოლოგიური სახეობის კუთვნილებაა.

XX საუკუნის 80-იან წლებში შედგენილ სარკვევებში ზოგიერთმა ზიმოლოგმა ყველა გაკულტურებული (ღვინის, ლულის, სპირტის, პურის და სხვ.) სახეობა *Sacch. cerevisiae*-ში გააერთიანა (Bernett et al., 1983; Kriger van Rij, 1984; Haymov, 1989; Квасников, Щелокова, 1991). ისინი ეყრდნობიან მხოლოდ გენეტიკური კრიტერიუმის მონაცემებს, კერძოდ იმ ფაქტს, რომ ეს ფორმები ადვილად ეჯვარებიან ერთმანეთს და წარმოქმნიან ფერტილურ შთამომავლობას.

ტეტრადული ანალიზი ღვინის საფუარის კარაღეთის პოპულაციის შტამებსა და

S.cerevisiac-ს შტამ M891-ს შორის მიღებულ ჰიბრიდებში

ჰიბრიდი	იზოლირებული ასკების რაოდენობა	გამოყოფილი ასკოსპორების რაოდენობა	ასკოსპორების ფერტილობა		დათიშვა		
			რაოდ.	%	ADE1:adc1	HIS:his	TRP:trp
KH-1	10	40	38	95	19:19	20:18	19:19
KH-2	10	40	39	97,5	20:19	19:20	19:20
KH-3	10	40	37	92,5	18:19	20:17	19:18
KH-4	10	40	40	100	20:20	21:19	20:20

ჩვენი აზრით ამგვარი მიღგომა მართებულია გარკვეული პირობის დაცვისას. საჭიროა მოხდეს სახეობის შიგნით სისტემატიკური რანგების განსაზღვრა. ამასთან, რანგების განსაზღვრა არ უნდა იყოს ხელოვნური. იგი სახეობის შიგნით ბუნებრივ მდგომარეობას უნდა ასახავდეს. სამწუხაროდ, სადღეისოდ საფუარ სოკოებში, კერძოდ კი გვარ Saccharomyces-ში გაერთიანებულ სახეობებში გვარის შიგნით იერარქიული დამოკიდებულების დადგენა არავის უცდია მისი სირთული გამო. პოპულაციონისტური კონცეფციიდან გამომდინარე აუცილებელია სახეობის შიგნით განისაზღვროს სისტემატიკური კატეგორიები. ეს შესაძლებელი იქნება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ საკლასიფიკაციოდ სხვა კრიტერიუმები იქნება გამოყენებული. ამ შემთხვევაში პრიმატი უნდა მიენიჭოს ეკოლოგიურ კრიტერიუმს. ასევე გათვალისწინებული უნდა იქნას ბიოქიმიურ კრიტერიუმზე დაყრდნობით მიღებული შედეგებიც (ამის შესახებ იხ. VII თავი).

გენოსისტემატიკის ტესტების მომარჯვებით განუმოგმა S.cerevisiac-დან გამოყოფილი ორი (S.bayanus, S.paradoxus) სახეობა-ორეული. ისინი ძირითადი სადიანოსტო ნიშნებით - ციტომორფოლოგიითა და ასკოგენეზით S.cerevisiac-ს ეტალონი შტამის იდენტურია. პირველი მათგანი გამოყოფილია ძირითადად ციმბირში გავრცელებული მუხების გამონაყოფ წვენიდან, მეორე კი ცენტრალური ევროპის ყამირი ნიადაგებიდან (Haymond, 1977).

ტეტრადული ანალიზი ღვინის საფუარის ტყვიავის პოპულაციის შტამებსა და S.cerevisiac-ს შტამ M891-ს შორის მიღებულ ჰიბრიდებში

ჰიბრიდი	იზოლირებული ასკების რაოდენობა	გამოყოფილი ასკოსპორების რაოდენობა	ასკოსპორების ფერტილობა		დათიშვა		
			რაოდ.	%	ADE1:adc1	HIS2:his2	TRP1:trp1
TH-1	10	40	40	100	20:20	20:20	2x19
TH-2	10	40	39	97,5	20:19	2x18	2x18
TH-3	10	40	40	100	2x19	20:20	20:20
TH-4	10	40	37	92,5	19:18	20:17	17:20

ე.კვასნიკოვი და ი.შჩოლოკოვა (1991) ვერდნობიან რა D.Yarrow-ის მიერ მოწოდებულ სისტემატიკურ ნიშნებს, გვ Saccharomyces-ში მხოლოდ შეიძლება სახეობას აერთიანებენ. მათ მიერ მოცემულია ასევე თითოეული სახეობისათვის ნიშანდობლივი მახასიათებლები. საფუარის ყველა გაკულტურებული ფორმა მოქცეულია S.cerevisiac-ს სახეობაში. გ.ნაუმოვის მიერ დადგენილმა ფაქტმა სარკვევში ასახვა ვერ კპოვა. თუმცა, ავტორები ადასტურებენ სახეობა S.cerevisiac-ში კიდევ ორი სახეობა ორეულის არსებობას. უნდა აღინიშნოს, რომ სირთულის გამო გენეტიკური კრიტერიუმი, კერძოდ, გენოსისტემატიკის ტესტი, სახეობების იდენტიფიცირების სადიაგნოსტო ტესტებში არ არის შეტანილი (Квасников, Щелокова, 1991).

საქართველოს ღვინის საფუარის პოპულაციებში გენეტიკური კრიტერიუმი პირველად გამოიყენა ი.ჭუჭულაშვილმა (1971). ამასთან, მან ყურადღება მიაქცია გვარ Saccharomyces-ში გაერთიანებულ სახეობათა დიდ სიჭარბეს და ისინი ბუნებრივ ბიოლოგიურ სახეობებად არ მიაჩნდა, ვინაიდან მათ იდენტიფიცირებასა და ერთმანეთისაგან გამიჯვნას ახდენდნენ რამდენიმე ვარიანტული ბიოქიმიური ნიშნის მიხედვით.

გენოსისტემატიკური მეთოდები ენდემური ღვინის სახეობების იდენტიფიცირებაში გამოყენებულია ა.შათირიშვილის მიერ. დადგენილ იქნა, რომ

შესწავლილი პოპულაციებიდან გამოყოფილი ყველა შტამი მიეკუთვნება S.cerevisiac-ს (შათირიშვილი, 1995; 1998).

ბუნებრივია, ზემოთ აღწერილი და ჩვენ მიერ გამოყენებული კრიტერიუმის მეშვეობით შეუძლებელია სახეობის შიგნით არსებული სისტემატიკური დაჯგუფებების განსაზღვრა. მათ გამოსავლენად საჭიროა სხვა დამატებითი კრიტერიუმების გამოყენება. ამ უკანასკნელთა გამოვლენა ლეინის საფუარის პოპულაციების შედარებით-გენეტიკური შესწავლით არის შესაძლებელი

თავი VII. ნახშირწყლების ფერმენტაცია ლეინის საფუარში და მისი სისტემატიკური მნიშვნელობა

საფუარ სოკოებში ატფ-ის სინთეზისათვის ენერჯის მთავარ მიმწოდებელ წყაროს ნახშირწყლები წარმოადგენენ საფუარ სოკოებს მოეპოვებათ რთული ფერმენტული სისტემები, რომელთა მეშვეობითაც ახდენენ ნახშირწყლების ფერმენტაციას (დულილს) ან ასიმილაციას ფერმენტული სისტემების შემადგენელი კომპონენტების სინთეზი გენეტიკური აპარატით კონტროლირდება. სადღეისოდ შესწავლილია თითოეული ფერმენტი, დადგენილია მათი მკონტროლებელი გენები და განსაზღვრულია მათი ლოკალიზაციის ადგილი ქრომოსომაში (Захаров, Мацлюк, 1986). შაქრების ფერმენტაციისა და ასიმილაციის უნარი ზიმოლოგების მიერ ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ტაქსონომიურ ნიშნად არის მიჩნეული (Кудрявцев: 1954; Моснашвили, 1960; Lodder, 1970; Bernet et al., 1983; Kreger van Rij, 1986; Yarrow, 1984; Квасников, Щелокова, 1991).

სახეობის რანგის განსაზღვრავად ამოწმებენ 5 ნახშირწყლის (გლუკოზა, გალაქტოზა, საქაროზა, მალტოზა, ლაქტოზა) დულილის უნარს, ხოლო 14 ნახშირწყლის (გალაქტოზა, საქაროზა, მალტოზა, ცელობიოზა, ტრეგალოზა, ლაქტოზა, რაფინოზა, მელიბიოზა - ხსნადი სახამებელი, ქსილოზა, არაბინოზა, რიბოზა, რამნოზა, რიბიტი, მანიტი ასიმილაციის უნარს. აქვე უნდა შევნიშნოთ, რომ ამ გვარში გაერთიანებული შვიდივე სახეობა ვერ ახდენს ლაქტოზის ფერმენტაციას; და ხოლო ლაქტოზის, არაბინოზის, რამინოზის, სორბიტის ასიმილაციას, მაგრამ ამ ნახშირწყლებს იყენებენ სხვა მონათესავე გვარში გაერთიანებული სახეობები (Yarrow, 1984; Квасников, Щелокова, 1991).

S. cerevisiae-ს სახეობაში გაერთიანებული ფორმებისათვის გალაქტოზას, საქაროზასა და მალტოზას ფერმენტაციის უნარი ვარიანტული ნიშანია, ასევე ვარიანტულ ნიშანს წარმოადგენს გალაქტოზას, საქაროზას, მალტოზას, ტრეგალოზას, რაფინოზას და

მელიბიოზას ასიმილაცია, ე. ი. ზოგიერთი შტამი შესაძლოა ვერ ახდენდეს დასახელებული ნახშირწყლების ათვისებას, ვინაიდან არ მოეპოვებათ შესაბამისი გენის აქტიური ლოკუსები (Bemett et al., 1983; Yarrow, 1984; Квасников, Щелокова, 1991).

ჩვენ მიერ გასაანალიზებელი სამი პოპულაციის (სობისი, კარალეთი, ტყვიავი) შემადგენელ შტამებში შევისწავლეთ ექვისსადიაგნოსტო შაქრის ფერმენტაციის უნარი (იხ ცხრ: 15, 16). სამივე პოპულაციის შემადგენელმა ყველა შტამმა მოახდინა გლუკოზის ფერმენტაცია. გლუკოზის ფერმენტაცია საქარომიცეტებში *S. cerevisia*-შია შესწავლილი) ფრუქტოზობიფოსფატური გზით და პენტოზოფოსფატური ციკლის მეშვეობით ხორციელდება (Квасников, Щелокова, 1991). პოპულაციების ვერც ერთმა წევრმა ვერ მოახდინა ლაქტოზის ფერმენტაცია. უნდა აღინიშნოს, რომ ეს ნიშანი ერთ-ერთი ძირითადი სადიაგნოსტო ტაქსონია არა მარტო *S. cerevisiae*-სა და ლეინის საფუარებში (*S. cerevisiae* var. *vini*), არამედ გვარ *Saccharimycetes*-ში გაერთიანებული ყველა სახეობისათვის ამ გვარში გაერთიანებულ ყველა სახეობას არ გააჩნია ლაქტოზის უტილიზაციის უნარი, მაშინ, როდესაც სხვა გვარში გაერთიანებულ სახეობებს მოეპოვებათ ფერმენტული სისტემა, რომლითაც ახორციელებენ ამ შაქრის უტილიზაციას.

დანარჩენი ოთხი შაქრის ფერმენტაციისადმი დამოკიდებულება სამივე პოპულაციაში ვარიაბელური აღმოჩნდა. მათთვის ნიშანდობლივია შიდასახეობრივი გენეტიკური პოლიმორფიზმი. შესწავლილი პოპულაციების შემადგენელ წევრთა დიდ ნაწილს აღენიშნება შაქრების (მალტოზა, გალაქტოზა, საქაროზა, რაფინოზა) ფერმენტაციის უნარი. დადგენილია, რომ შესაბამისი სუბსტრატის ათვისება ფერმენტთა ინდუქციური სინთეზის გზით ხორციელდება ამ პროცესს გენთა ოჯახებად - კლასტერებად გაერთიანებული გენები წარმართავენ (იხ. თავი III).

ჩვენს მიერ გაანალიზებულთა თითოეული პოპულაციის შემადგენელი 10 მიკროპოპულაცია. მიკროპოპულაცია შედგებოდა 50 წევრისაგან. სამივე პოპულაციაში მაღალი სიხშირით მოიპოვება კლასტერული გენების არააქტიური ლოკუსები. სამივე პოპულაცია თითქმის ერთნაირი სიხშირით შეიცავს გალაქტოზის უტილიზაციის მაკონტროლებელი GAL გენის აქტიურ ლოკუსებს და მათი სიხშირე 90-92%-ს შეადგენს. MAL გენები მაღალი სიხშირით (96,4%) აღმოჩნდა სობისის და ტყვიავის (98,2%) პოპულაციებში. SUC გენები შედარებით დაბალი სიხშირით აღმოჩნდა სობისის პოპულაციაში. SUC გენების მაღალი სიხშირე ნიშანდობლივია კახეთის პოპულაციებისათვის. ეს გენები სამივე პოპულაციაში მეტ-ნაკლები სიხშირით გვხვდება. ქართლისა და კახეთის პოპულაციები ერთმანეთისაგან თითქმის არ განსხვავდებიან MAL და GAL გენების სიხშირით (იხ. ცხრ. 15).

ნახშირწყლების ფერმენტაციის პოლიმორფიზმი
ღვინის საფუარის ბუნებრივ პოპულაციებში

პოპულაცია	უტილიზაციის უნარის მქონე შტამები	ნახშირწყლების ფერმენტაცია					
		გლუკოზა	გალაქტოზა	საქაროზა	ლაქტოზა	მალტოზა	რაფინოზა
სობისი	რაოდენობა	500	458	429	0	482	423
"ციცქა"	%	100	91,6	85,8	-	96,4	84,6
კარალეთი	რაოდენობა	500	451	487	0	457	489
"ციცქა"	%	100	90,2	97,4	-	91,4	97,8
ტყვიავი	რაოდენობა	500	463	477	0	491	439
"ციცქა"	%	100	92,6	95,4	-	98,2	87,8
ყვარელი	რაოდენობა	500	480	464	0	483	469
"საფერავი"	%	100	96,0	92,8	-	96,6	93,8
გურჯაანი	რაოდენობა	500	454	463	0	468	472
"რქაწით."	%	100	90,8	92,6	-	93,6	94,4
ქინძმარაული	რაოდენობა	500	490	471	0	452	477
"რქაწით."	%	100	98,0	94,2	-	90,4	95,4

დასავლეთ და აღმოსავლეთ საქართველოს მეღვინეობის ცენტრებიდან გამოყოფილ 22 პოპულაციაში შესწავლილია შაქრების ფერმენტაციის უნარი. გამოვლენილია პოპულაციების გენეტიკური პოლიმორფიზმი. SUC გენების დაბალი სიხშირე აღინიშნებოდა ამაღლების (ჩოხატაურის რ-ნი) და ბენიკაურის (ზეხტაფონის რ-ნი) პოპულაციებში. ამ პოპულაციებში SUC გენის შემცველობა 60-62%-ს შეადგენდა (შათირიშვილი, 1995).

ერთი და იგივე პოპულაციის შემადგენელ მიკროპოპულაციებში შაქრების ფერმენტაციის მკონტროლებელი გენის აქტიური ლოკუსები განსხვავებული სიხშირით გვხვდებოდა. ნიმუშის სახით მოგვყავს მხოლოდ სობისის პოპულაციის ანალიზის შედეგები (იხ. ცხრ. 16). პოპულაციის შემადგენელი ყველა შტამი ახდენდა გლუკოზის ფერმენტაციას, ლაქტოზის დაშლა კი ვერც ერთმა შტამმა ვერ მოახდინა. რაც შეეხება სხვა შაქრებისადმი დამოკიდებულებას, იგი ვარიაბელურია. შევნიშნაეთ, რომ პოპულაციის ის წევრები,

რომლებსაც გააჩნიათ რაფინოზას ფერმენტაციის უნარი, ითვისებენ მის 1/3 ნაწილს (ამის შესახებ იხ. მონაკვეთი 3.2). IV და VI მიკროპოპულაციაში მაღალი სიხშირით გვხვდება შტამები, რომელთაც SUC გენის არააქტიური ლოკუსი გააჩნიათ. GAL გენის აქტიური ლოკუსი აქვთ II და VIII მიკროპოპულაციების შემადგენელ შტამებს. MAL გენების აქტიური ლოკუსი კი - IV და X მიკროპოპულაციების წევრებს.

IX შტამში ჩავატარეთ გენეტიკური ანალიზი ასკოსპორათა შემთხვევითი ამორჩევის წესით. მიღებული შედეგები მოტანილია მე-17 ცხრილში. საკვლევი შტამები შეჯვარებული იქნა ინდიკატორ ტესტ-შტამებთან მიღებულ პიბრიდებში ინდუცირებულ ასკოსპორებში ჩატარდა გენანალიზი ოთხ პიბრიდში შევისწავლეთ გალაქტოზის ფერმენტაციის უნარის მემკვიდრეობა იზოლირებულ სეგრეგანტებში განვსაზღვრეთ გალაქტოზის ფერმენტაციის უნარი. ყველა შემთხვევაში დათითვა ფერმენტაციის უნარიან და უუნარო სეგრეგანტებს შორის აღმოჩნდა თანაფარდობით - 1:1. მიღებული შედეგი მიუთითებს, რომ საკვლევი შტამები კლასტერული დომინანტი GAL გენის მხოლოდ ერთ აქტიურ ლოკუსს შეიცავენ, დანარჩენი კი რეცესიულ მდგომარეობაშია. ამ შემთხვევაში ადგილი აქვს შესასწავლი ნიშნის მონოგენურ მემკვიდრეობას.

როგორც ლიტერატურულ ნაწილში აღვნიშნეთ *S.cerevisiae*-ში გალაქტოზის ფერმენტაციას აკონტროლებს ათი გენისაგან შემდგარი კლასტერი. ისინი სხვადასხვა ქრომოსომაშია ლოკალიზებული. ადგილობრივი ღვინის საფუარის შტამებში გალაქტოზის ფერმენტაციის გენეტიკური კონტროლი პირველად ი.ჭუჭულაშვილმა შეისწავლა და განსაზღვრა მასში მონაწილე გენთა რაოდენობა (Чуцхулашвили, 1971). მის მიერ დადგენილია ნიშნის მონოგენური მემკვიდრეობის ხასიათი.

ა.შათირიშვილის მიერ ღვინის საფუარის ადგილობრივ 22 პოპულაციაში შესწავლილია ექვსი ნახშირწყლის ფერმენტაციის უნარი. გალაქტოზის აქტიური ლოკუსი ყველაზე მაღალი სიხშირით აღმოაჩნდათ ყვარელის, კარდანახისა და ქინძმარაულის პოპულაციებს, დაბალი სიხშირით კი - სურებისა და ამაღლებს პოპულაციებს. გამოვლენილია ნიშნის მონოგენური მემკვიდრეობა (შათირიშვილი, 1995).

გ.ნაუმოვის მიერ 18 შტამში განისაზღვრა gal გენის შემცველობა: თითო რეცესიული გენი აღმოაჩნდა 12 შტამს, ორი - 3 შტამს, სამი რეცესიული გენი კი - 3 შტამს. ამავე ავტორის აზრით რეცესიული გენების სიხშირე პოპულაციაში მიუთითებს რეგრესულ ევოლუციაზე (Наумов, 1989) ღვინის საფუარის ადგილობრივი პოპულაციების შესწავლის საფუძველზე გამოვლენილია რეგრესიული ევოლუციის მიმდინარეობა (ა.შათირიშვილი, 1995).

ნახშირწყლების ფერმენტაციის უნარი საფუარის სობისის
ბუნებრივ პოპულაციაში

მიკრო- პოპუ- ლაცია	უტილიზაციის უნარის მქონე შტამები	ნახშირწყლების ფერმენტაცია					
		გლუკოზა	გალაქ- ტოზა	საქაროზა	ლაქტოზა	მალტოზა	რაუინოზა
I	რაოდენობა	50	47	48	0	48	43
	%	100	94	96	-	96	86
II	რაოდენობა	50	50	45	0	49	46
	%	100	100	90	-	98	92
III	რაოდენობა	50	48	36	0	48	44
	%	100	96	72	-	96	88
IV	რაოდენობა	50	44	37	0	50	37
	%	100	88	74	-	100	74
V	რაოდენობა	50	49	48	0	46	41
	%	100	98	96	-	92	82
VI	რაოდენობა	50	42	49	0	47	47
	%	100	84	98	-	94	94
VII	რაოდენობა	50	39	41	0	48	38
	%	100	78	82	-	96	76
VIII	რაოდენობა	50	50	43	0	49	41
	%	100	100	86	-	98	82
IX	რაოდენობა	50	48	40	0	47	42
	%	100	96	80	-	94	84
X	რაოდენობა	50	41	42	0	50	44
	%	100	82	84	-	100	88
სულ	რაოდენობა	500	458	429	0	482	423
	%	100	91,6	85,8	-	96,4	84,6

მალტოზის ფერმენტაციის უნარის მქონე ხუთ შტამში დომინანტ გენთა ლოკუსის განსაზღვრის მიზნით ეს შტამები შეეუჯვარეთ შესაბამის ინდიკატორ ხაზს (რეცესიული ალელების მქონე გენტიკურ ხაზს). მიღებული კიბრიდები ახდენდნენ მალტოზის

ფერმენტაციას, რაც ნიშნის სრულ დომინანტობაზე მიუთითებს. პიბრდებიდან მიღებულ სეგრეგანტებში ჩავატარეთ გენეტიკური ანალიზი (იხ. ცხრ.17). ერთ შტამში აღინიშნა მონოგენური დათიშვა, რითაც მტკიცდება, რომ იგი გენის მხოლოდ ერთი აქტიური MAL ლოკუსის მფლობელია. 3 შტამში აღინიშნებოდა ტრიგენური შემკვიდრეობა, რაც კლასტერში სამი აქტიური პოლიმერული დომინანტი გენის არსებობაზე მეტყველებს. ერთ შტამში კი გამოვლინდა დიგენური შემკვიდრეობა, რაც იმის მანიშნებელია, რომ იგი ორ დომინანტ ლოკუსს შეიცავს.

გ.ნაუმოვის მიერ საქარომიცეტების სხვადასხვა შტამებში გამოვლენილია α -ფრუქტოზიდაზას (კერძოდ მალტოზას) დადუღების უნარის განსხვავებული დეტერმინაცია. S.cerevisiac-ს და S.vini-ს შეიდ განსხვავებული წარმომავლობის შტამს (3 ლაბორატორიული შტამი, ერთი ვინგესა და რობერტსის, ხოლო სამი ი.ჭუჭულაშვილის მიერ გამოყოფილი და შესწავლილი) აღმოაჩინდა ერთიდან 4 აქტიური MAL ლოკუსი (Haymond, 1989)

საქართველოს ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ შტამებში პოლიმერულ MAL გენთა განსხვავებული სიხშირე პირველად ი.ჭუჭულაშვილმა განსაზღვრა. მის მიერ შესწავლილი შტამები კლასტერებიდან ორ და სამ გენს შეიცავდა (Чушчулашвили, 1971) ლვინის საფუარის შეიდ შტამში შესწავლილია მალტოზის ფერმენტაციის განმსაზღვრელი დომინანტი გენების რაოდენობა. ერთი შტამი შეიცავდა - 1-ს; 3 შტამი - 2; 3 შტამი - 3 პოლიმერულ დომინანტ გენს (ა.შათირიშვილი, 1995).

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, პოლიმერული SUC გენებისაგან შემდგარი კლასტერი წარმართავს β -ფრუქტოზიდაზების (საქაროზა, რაფინოზა)სფერმენტაციას. ქართლის პოპულაციიდან გამოყოფილ ოთხ შტამში განვსაზღვრეთ SUC გენის რაოდენობა. ორ შტამში გამოვლენილია ერთი დომინანტი ლოკუსი, ხოლო ორში კი - ორი აქტიური ლოკუსი (იხ.ცხრ 17).

ლვინის საფუარის კახეთის პოპულაციიდან გამოყოფილ შტამებში ი.ჭუჭულაშვილის მიერ შესწავლილია SUC გენის სიხშირე შესწავლილი შტამები შეიცავდნენ გენის ერთ ან ორ აქტიურ ლოკუსს.

ა შათირიშვილის მიერ ლვინის საფუარის 7 შტამში შესწავლილია პოლიმერულ SUC გენთა შემცველობა. 3 შტამში აღინიშნა მონოგენური, ხოლო 4 შტამში კი - დიგენური შემკვიდრეობა (შათირიშვილი, 1995).

საფუარ სოკოებს მიკროევოლუციის პროცესში შაქრების უტილიზაციისადმი რთული დამოკიდებულება ჩამოუყალიბდათ. ერთი და იგივე შაქრის სუბსტრატად გამოყენებამ

ზოგიერთ შემთხვევაში სახეობათა დიფერენციაცია გამოიწვია, სხვა შემთხვევაში - შიდასახეობრივი გენეტიკური პოლიმორფიზმი (ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000) მიჩნეულია, რომ ამდაგვარი დამოკიდებულება დიფერენცირებული სახეობისათვის არის დამახასიათებელი (Наумов, 1989). ტაქსონომისტების მიერ აღწერილი სახეობები ფორმირებადი ფორმებია. მიკროეოლუციის პროცესი ჯერ კიდევ არ არის დასრულებული, რის გამოც ისინი ბიოლოგიურ დიფერენცირებულ სახეობებად ჯერ კიდევ არ არიან ჩამოყალიბებულნი (Наумов, 1989; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

დივერგენციის შედეგად მრავალი ფორმაა მიღებული, რომელთაც სახეობისათვის დამახასიათებელი ყველა ატრიბუტი ჯერ კიდევ არ ჩამოყალიბებიათ. თითოეული მათგანის შემდგომი "ეოლუციური ბედი" (როგორ წარიმართება ელიმინაციის პროცესი) ბუნებრივი გადარჩევისა და მიკროეოლუციის სხვა ფაქტორების მოქმედებით გაირკვევა (შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000) სადღეისოდ საქარომიცეტებში შაქრების უტილიზაციისადმი ფენოტიპური დიფერენცირება მოხდა (Yarrow, 1984; Наумов, 1989; Чучулашвили, 1985; Гудкова, 1989; Башкирова, 1989; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილი საქარომიცეტების შტამების კერძო გენეტიკური კვლევით გამოვლენილია, რომ მიკროეოლუციის პროცესებმა გამოიწვიეს პოლიმერულ გენთა კონცენტრაცია გენოტიპში და ეწ კლასტერებად დიფერენცირება (Наумов, 1989;). მეორეს მხრივ, საქარომიცეტებში შეინიშნება ზოგიერთი შაქრის ფერმენტაციის განმსაზღვრელი გენების რეგრესული ეოლუცია. ამ პროცესის შედეგად ზოგიერთი შტამი კარგავს ზოგიერთი შაქრის ფერმენტაციისა და ასიმილაციის უნარს (Квасников и др., 1982; Наумов, 1985; 1989; Чучулашвили, 1985; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

ზოგიერთი მეცნიერი მიიჩნევს, რომ ნიშნები, რომლებსაც ორი მექანიზმი აკონტროლებს - პოლიმერულ გენთა კუმულაცია და მათი რეგრესია, ხელსაყრელია დიაგნოსტიკური მიზნებისათვის (Наумов, 1985; Квасников, Щелокова, 1991).

ბოლო პერიოდის სარკვევებში საქარომიცეტების გვარში გაერთიანებული სახეობები მცირერიცხოვნებით გამოირჩევიან (Lodder, 1970; Bernet et al., 1983; Kreger van Rij, 1984; Наумов, 1989; Квасников, Щелокова, 1991). ეს ტენდენცია მოლეკულურ-გენეტიკური კრიტერიუმის სრულყოფამ და შემდგომმა დახვეწამ განაპირობა. სამწუხაროდ, სხვა

კრიტერიუმები, განსაკუთრებით კი ეკოლოგიური კრიტერიუმი, თითქმის არ არის გათვალისწინებული.

ცხრილი 17

ნახშირწყლების ფერმენტაციის გენეტიკური კონტროლის ანალიზი

პიბრიდი	განალიზებული სვერვა-ნტების რაოდენ.	შაქრების ფერმენტაციის უნარი და თანაფარდობა						χ^2
		MAL:mal	ლათიშვა	GAL:gal	ლათიშვა	SUC:suc	ლათიშვა	
SB3-H1	96			52:44	1:1			0,7
SB4-H1	80			43:37	1:1			0,5
SB7-H6	89			48:41	1:1			0,3
SB12-H7	66			35:31	1:1			0,1
SB3-H11	86	76:10	7:1					0,06
SB4-H12	81	72:9	7:1					0,1
SB7-H13	78	42:36	1:1					0,3
SB12-H14	80	63:17	3:1					0,6
SB13-H15	85	72:12	7:1					0,3
SB3-H21	60					35:25	1:1	1,6
SB4-H22	60					48:12	3:1	0,8
SB7-H23	70					39:31	1:1	0,9
SB12-H24	80					57:23	3:1	0,6

გამოჩენილი ზიმოლოგი ვ კუდრიაეცკევი (1954) დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა ეკოლოგიური კრიტერიუმს. ევოლუციური პროცესი თავისი არსით ეკოლოგიური მოვლენაა. ამდენად ბუნებრივი სახეობების გამოყოფასა და შიდასახეობრივი ბუნებრივი რანგების განსაზღვრაში ერთ-ერთ მნიშვნელოვან კრიტერიუმს სწორედ ეკოლოგიური კრიტერიუმი წარმოადგენს. ეკოლოგიური კრიტერიუმის გათვალისწინებით, ასევე ფიზიოლოგიურ, მორფოლოგიურ და ბიოქიმიურ კრიტერიუმებზე დაყრდნობით ვ კუდრიაეცკევი ლეინის საფუარს დამოუკიდებელ ბუნებრივ სახეობად (*S. vini*) მიიჩნევდა, რომელშიც აერთიანებდა ორ სახესხვაობას (*varietas*), ესენია: *var. cartilagenosus* და *var. ccrevisiac*.

ლეინის საფუარს მრავალი საუკუნის მანძილზე მისთვის ნიშანდობლივი ეკოლოგიური ნიშა უჭირავს. ლეინის საფუარი გამოყოფილია ხილისა, და მათ შორის - ყურძნის მწვანე ნაყოფებიდან (Шандрыл, 1967; Рибсро-Гайон и др., 1979; 1980; Pouland, Simon, 1981; Квасников, Щелокова, 1991). ლეინის საფუარი მხოლოდ მისთვის ნიშანდობლივ სუბსტრატზე (ძირითადად, ხილის წვენი) სახლდება, მრავლდება და სპეციფიკურად წარმართავს მის დუღილს. ლეინის საფუარი სპეციფიკურად არის შეგუებული საარსებო გარემოს. არც ერთ მეღვინეს არ შეუძლია გამოყენოს ლუდის საფუარი ლეინის მრაველობაში, და პირუკუ (Кудрявцев, 1954). ზოგიერთი შაქრისაღმი ვარიაბელური დამოკიდებულება საწყისი სახეობებიდან ლეინის საფუარის დივერგენტული ევოლუციის შედეგია, ვინაიდან ყურძნის წვენი მცირე რაოდენობით, ან თითქმის არ შეიცავს აღნიშნულ შაქრებს (Кудрявцев, 1954). ბუნებრივია, ლეინის საფუარი სოკოები მათთვის სპეციფიკურ გარემოში გაკულტურდა, რის შედეგადაც დასცილდნენ საწყის ველურ სახეობას (ზოგიერთი მეცნიერის აზრით ამ სახეობას *S. baianus* წარმოადგენდა) და შეეგუენ სპეციფიკურ გარემოს. ლეინის საფუარი სოკოები იზოლირებული არიან როგორც ლუდის, ისე პურის ცხობაში გამოყენებული ფორმებისაგან ლეინის საფუარზე მიკროევოლუციის სრულიად განსხვავებული ფაქტორები მოქმედებენ და იგი დიფერენცირებად ფორმად უნდა იქნეს მიჩნეული (შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000).

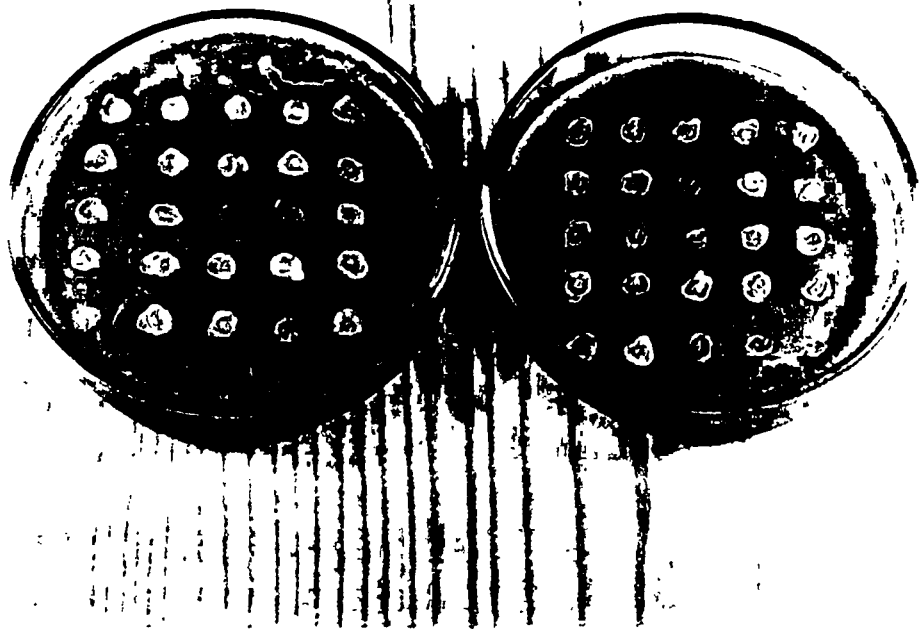
თუ გავითვალისწინებთ ეკოლოგიური კრიტერიუმის მონაცემებს, ლეინის საფუარი, რომელიც მისთვის სპეციფიკურ ეკოლოგიურ გარემოშია გაერყელებული, ადაპტირებულია ამ გარემოსთან; იგი სხვა გაკულტურებული ფორმებისაგან განსხვავდება აგრეთვე სპირტული დუღილის სპეციფიკითაც ამდენად, საჭიროა მისი გამოიყენა სხვა ფორმებისაგან თუნდაც *varietas* რანგით.

თავი V. ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება ღვინის საფუარში

საფუარი სოკოების ციტოპლაზმაში ლოკალიზებული რნმ-ის მოლეკულები (ეწ. ვირუსისმაგვარი პლაზმიდები) ქმნიან "ქილერულ" სისტემებს, რომლებიც კლავენ მონათესავე მგრძნობიარე შტამის უჯრედებს. საქარომიცეტები ანტაგონისტური აქტივობის მიხედვით სამ ფონტიპურ კლასს ქმნიან: "ქილერი" (K), ნეიტრალური (N) და მგრძნობიარე (S) (Makower, Bevan, 1963; Haymov, Haymova, 1973; Чучуашвили, 1981; 1985). "ქილერი" უჯრედები იმუნური არიან მათ მიერ გამოყოფილი ცილა მიკოცინინსადმი, ეს ცილა ლეტალურ გავლენას მხოლოდ მგრძნობიარე უჯრედებზე ახდენს (Ashida et al., 1983).

ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება ეწ. ანტაგონისტური აქტივობა აღმოჩენილი და შესწავლილია საფუარი სოკოების სხვადასხვა ტაქსონებს შორის. რაც შეეხება შიგასახეობრივ კონცეფციას, მიუხედავად მცდელობისა გამოიყენონ ამ სახის ტესტები სახეობრივი დიფერენცირებისათვის საფუარ სოკოებში, უნდა აღინიშნოს, რომ სარწმუნო დასაბუთება ამისათვის ჯერ-ჯერობით არ არსებობს (Haymov, 1989). საკითხის დადებითად გადაწყვეტა მხოლოდ იმ შემთხვევაში გახდება შესაძლებელი, თუ შედარებით-გენეტიკური გამოკვლევები ჩატარდება ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ შტამებში (შათირიშვილი, 1975; 1998; შათირიშვილი და სხვ., 1998; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000). ანტაგონისტურ აქტივობას პირველად მიაქციეს ყურადღება უცნობი წარმომავლობის ლუდის საფუარზე ჩატარებული კვლევებისას (Bevan, 1979; Rogers, Bevan, 1978; Winker, 1979). საგვარტომო ანუ საწყისი წინარე ფორმების არ არსებობა საშუალებას არ იძლევა განისაზღვროს ამ ნიშნის სახეობრივი კუთვნილება; შესაძლოა, რომ ეს ხაზები სხვა გენეტიკური ხაზების მსგავსად პიბრიდული წარმომავლობისაა ამდენად, ანტაგონისტური აქტივობის, კერძოდ, "ქილერი", ნეიტრალური და მგრძნობიარე ნიშნების სახეობრივი დიფერენცირებისათვის გამოყენების საკითხი კვლავ ღიად რჩება. მისი გადაჭრა მხოლოდ პოპულაციური ანალიზით გახდება შესაძლებელი (Haymov, 1989). სამუხეუმო მასალისა და საწარმოო შტამების პოპულაციების შესწავლით შესაძლებელი გახდება საფუარ სოკოებში კონკურენციის უნარიანობის გენეტიკური საფუძვლების გარკვევა (Haymov, 1985; Crisco et al., 1999)

ჩვენს მიერ შესწავლილია კახეთისა (ყვარელი, ქინძმარაული, მირზაანი) და ქართლის (კარალეთი, სობისი, ტყვიავი) პოპულაციების შემადგენელ შტამებში შიგასახეობრივი ანტაგონისტური აქტივობა. პოპულაციების შემადგენელი შტამები ანტაგონისტური



სურათი 17. ტესტ-კულტურების (გაზონი) და გამოსაკვლევი ღვინის საფუარის შტამების ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება.

აქტივობის მიხედვით სამ ფუნოტიპურ ჯგუფად - K, N და S განაწილდნენ ამ ნიშნის მიხედვით პოპულაციებში გამოვლენილია შიგასახეობრივი ანტაგონიზმი. პეტრის ჯამზე გაზონებად ითვებოდა სტანდარტული ტესტ-შტამი, რომელზეც შტრიხის სახით შეგვეკონდა პოპულაციის შემადგენელი საკვლევი შტამები. ისაზღვრებოდა ქილერული აქტივობა. "ქილერი" შტამები მათ მიერ გამოყოფილი ციტო-ტოქსინ მიკოცინით ახდენდნენ მხოლოდ მგრძობარე შტამების ელიმინაციას. "ქილერი" შტამის ირგვლივ წარმოიქმნებოდა სტერილური ლაქა. ნეიტრალური N შტამები მდგრადობას ავლენდნენ "ქილერი" შტამის მიკოცინისადმი. მგრძობარე შტამები "ქილერი" ტესტ-კულტურების მიერ გამოყოფილი ტოქსინით ილუპებოდნენ და საკვებში არსებული საღებავით ლურჯად იფერებოდნენ (იხ. სურ.17). მიღებული შედეგები ასახულია მე-18-25 ცხრილებში

სობისის პოპულაციაში "ქილერი" შტამების საერთო რაოდენობამ 58,6% შეადგინა, მაშინ როდესაც იმავე ქართლის რეგიონის პოპულაციებში ეს მაჩვენებელი განსხვავებული აღმოჩნდა. კერძოდ, კარაღეთის პოპულაციაში 22,4%-ს უდრიდა, ხოლო ტყვიავის პოპულაციაში - 15,4%-ს.

ეტალონ შტამების მიმართ დამოკიდებულების შესწავლით გამოირკვა, რომ სობისის "ციცქას" პოპულაციის შემადგენელი "ქილერი" შტამები განსხვავდებიან ანტაგონისტური აქტივობით, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ამ პოპულაციისათვის დამახასიათებელია გენეტიკური პოლიმორფიზმი. 8 შტამმა მოახდინა როგორც M437 (KIL-K2) და K7 (KIL-K1) ტესტ-შტამების, ისე მგრძობარე 7A-p192 (მგრძობარე K2 პლაზმიდისადმი) და S14 (მგრძობარე K1 პლაზმიდისადმი) ელიმინაცია. 92 შტამმა მოახდინა K1 და K2 პლაზმიდის მქონე ტესტ-შტამების ლიზის 33 შტამი მხოლოდ K7 (KIL-K1) შტამის ლიზის იწვევდა (იხ ცხრ.18)

ეტალონ ტესტ-შტამებთან დამოკიდებულების მიხედვით სობისის პოპულაცია 37 მორფად იყოფა. თითოეულ მორფაში შტამები არაერთგვაროვანი რაოდენობით არის წარმოდგენილი. ანტაგონისტური აქტივობის მქონე შტამები 27 მორფად არის დიფერენცირებული. მათი სიხშირე პოპულაციაში 58,6%-ს შეადგენს. პოპულაციაში მრავალრიცხოვნებით გამოირჩევა XXVII მორფა, რომელშიც ნეიტრალური რეაქციის შტამებია გაერთიანებული. მათმა რაოდენობამ 28% შეადგინა. მგრძობარე შტამები პოპულაციაში მცირერიცხოვნებითაა წარმოდგენილი და მათი რაოდენობა 13,4%-ს

ანტაგონისტური აქტივობის განსაზღვრა სობისის პოპულაციაში

ფენთა კლასები	კულტურების რაოდენობა	ტესტ-შტამები (ვაზონზე)			
		M437	7A-P192	K7	S14
I	8	K	K	K	K
II	2	K	K	K	N
III	69	K	K	K	S
IV	2	K	N	K	K
V	4	K	N	K	N
VI	8	K	N	K	S
VII	1	K	S	K	N
VIII	2	K	S	N	K
IX	4	K	S	K	S
X	19	N	K	K	N
XI	14	N	K	K	N
XII	6	N	K	N	S
XIII	1	N	K	S	S
XIV	8	N	K	S	N
XV	6	N	K	K	S
XVI	1	N	N	K	K
XVII	54	N	N	K	N
XVIII	9	N	N	K	S
XIX	2	N	N	N	K
XX	1	N	S	K	N
XXI	1	N	S	K	K
XXII	11	N	S	K	K
XXIII	23	S	K	S	S
XXIV	9	S	K	K	S
XXV	13	S	N	K	S
XXVI	10	S	S	K	S
XXVII	5	S	S	N	K
XXVIII	140	N	N	N	N
XXIX	24	N	N	S	N
XXX	4	N	N	N	S
XXXI	13	N	S	S	N
XXXII	6	N	S	N	N
XXXIII	2	S	N	S	N
XXXIV	4	S	N	N	S
XXXV	5	S	S	S	N
XXXVI	6	S	S	N	S
XXXVII	4	S	S	S	S

“ქილერი”, “ნეიტრალური”, და “მგრძნობიარე” ფენოტიპების
სიხშირე სობისის მიკროპოპულაციაში

მიკროპოპულაცია	შტამების რაოდენობა	K		N		S	
		რაოდენობა	%	რაოდენობა	%	რაოდენობა	%
I	50	50	100	0	0	0	0
II	50	13	26	26	52	11	22
III	50	28	56	1	2	21	42
IV	50	6	12	34	68	10	20
V	50	23	46	18	36	9	18
VI	50	15	30	34	68	1	2
VII	50	21	42	27	54	2	4
VIII	50	50	100	0	0	0	0
IX	50	38	76	0	0	12	24
X	50	49	98	0	0	1	2
სულ:	500	293	58,6	140	28	67	13,4

შეადგენს (იხ. ცხრ. 18, 19). პოპულაციაში გვხვდება K1-K4 პლაზმიდური სისტემის შემცველი შტამები (იხ. ცხრ. 28).

ჩვენს მიერ გაანალიზებულია სამივე ფენოტიპის მქონე შტამების სიხშირე მიკროპოპულაციებში (იხ. ცხრ. 18). I და VIII მიკროპოპულაცია მხოლოდ ანტაგონისტური აქტივობის მქონე შტამებითაა წარმოდგენილი. ყველაზე მცირე რაოდენობით ამ ფენოტიპის მქონე შტამები IV მიკროპოპულაციაში გვხვდება (12%).

კარაღეთის და ტყვიავის პოპულაციებში მორფათა რაოდენობა სობისის პოპულაციასთან შედარებით მცირეა. თითოეულ მათგანში გვხვდება შესაბამისად 17 და 24 მორფა ანტაგონისტური აქტივობის სისტემის მქონე შტამების რაოდენობამ კარაღეთის პოპულაციაში 22,4%, ხოლო ტყვიავის პოპულაციაში - 15,4% შეადგინა. ნეიტრალური შტამების სიხშირით კარაღეთის (75%) და ტყვიავის (54,4%) პოპულაციები სჭარბობს სობისისას.

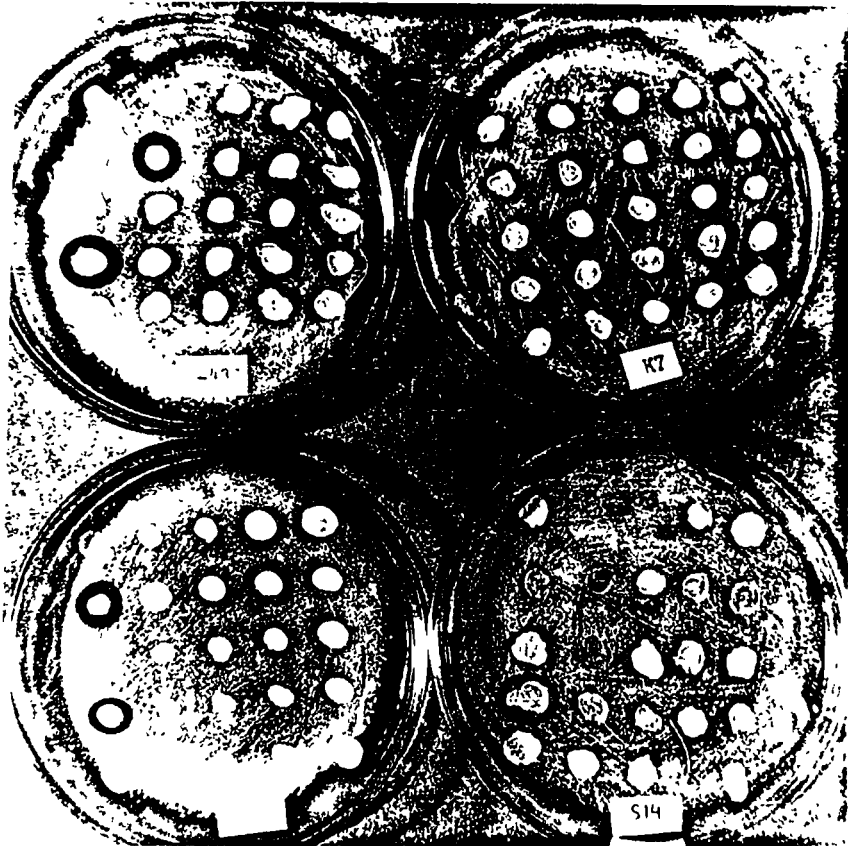
კარაღეთისა და ტყვიავის შემადგენელი მიკროპოპულაციები აგრეთვე კეტეროგენული აღმოჩნდა მათში განსხვავებული რაოდენობით არის წარმოდგენილი K, N და S ფენოტიპების შტამები. მგრძნობიარე შტამები კარაღეთის II, IV, V და VII მიკროპოპულაციაში საერთოდ არ გვხვდება (იხ. ცხრ 20-23)

კახეთის პოპულაციებიდან ნიმუშის სახით წარმოდგენილია მხოლოდ მირზაანის პოპულაციის შესწავლის შედეგები (იხ. ცხრ 24,25), ხოლო ყვარელისა და ქინძმარაულის პოპულაციების ანალიზის განზოგადებული შედეგები წარმოდგენილია 27-ე ცხრილში.

მირზაანისა და ქინძმარაულის პოპულაცია წარმოდგენილია 21, ყვარელისა კი - 28 მორფათი. ქილერული სისტემის შემცველი შტამები მაღალი სიხშირით გვხვდება ყვარელის პოპულაციაში (95,5%), მცირე სიხშირით მირზაანისა (15,8%) და ქინძმარაულის (7,9%) პოპულაციებში.

მირზაანის პოპულაციის შემადგენელი ანტაგონისტური აქტივობის მქონე შტამებისაგან შედგენილ მორფებში ჩატარებულია ურთიერთმგრძნობელობის ტესტი. მორფაში გაერთიანებული შტამი ითესებოდა გაზონად, რომელზედაც შეგვექონდა შტრიხის სახით ქილერული მორფის ათი შტამი მიღებული შედეგები ასახულია 26-ე ცხრილში. I მორფას შტამმა, რომელიც მოქმედების ფართო სპექტრით გამოირჩეოდა, ოთხივე ტესტ-შტამისადმი "ქილერული" აქტივობა გამოავლინა (იხ. სურ. 18). ანალოგიური აქტივობა გამოავლინა დანარჩენი 9 მორფას შემადგენელი შტამებისადმი. IV მორფას შტამისადმი ქილერული აქტივობა გამოავლინა IX და X მორფას შტამებმა. VI მორფას შტამისადმი ქილერული აქტივობა აღმოაჩნდა IX მორფას შტამს. დანარჩენ შემთხვევაში შტამები ნეიტრალური აღმოჩნდა. მგრძნობიარე იყო 3 შტამი: VII, IX და X შესაბამისად I, II და I შტამებისადმი. მიღებული შედეგი მიუთითებს, რომ I, IX და X მორფას შამადგენელი შტამები შეიცავენ სხვა ქილერულ სისტემებს, ხოლო ყველა დანარჩენში წარმოდგენილია K2 "ქილერული" სისტემა.

საქარომიცტებში გ. ნესტეროვას მიერ მოწოდებულია ანტაგონისტური აქტივობის სპექტრის განსაზღვრის სკალა (იხ. ცხრ 28). აქვე შევნიშნავთ, რომ ზოგიერთი მკვლევარი



სურათი 18. ტესტ-კულტურების (გაზონი) და გამოსაკვლევი შტამების ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება. შტამი №16 ახდენს ოთხივე ტესტ შტამის უჯრედების ლიზისს

ამგვარ მიდგომას არ იზიარებს. K1 და K2 სისტემების მიერ გამოვლენილი ქილერული აქტიუობა ზიმოლოგების მიერ აღიარებულია და იგი აზრთა სხვადასხვაობას არ იწვევს. დანარჩენი სისტემების მიმართ შეხედულებები სადავოდ არის მიჩნეული. ეს საკითხი დაწერილობით განვიხილეთ ლიტერატურულ ნაწილში და აქ მის დეტალებზე აღარ შეეყრდებით.

ცხრილი 20

ანტაგონისტური აქტიუობის განსაზღვრა კარალეთის პოპულაციაში

ფენთა კლასები	კულტურების რაოდენობა	ტესტ-შტამები (გაზონზე)			
		M437	7A-P192	K7	S14
I	4	K	K	K	N
II	18	K	N	K	N
III	1	K	S	K	S
IV	2	K	S	K	N
V	1	K	N	N	N
VI	5	N	K	K	N
VII	67	N	N	K	N
VIII	9	N	K	N	N
IX	1	N	S	K	N
X	1	N	K	S	N
XI	3	S	S	K	N
XII	375	N	N	N	N
XIII	2	N	N	S	N
XIV	4	N	S	N	N
XV	3	S	N	N	N
XVI	2	S	S	S	N
XVII	2	S	S	S	S

**“ქილერი”, “ნეიტრალური”, და “მგრძობიარე” ფენოტიპების
სიხშირე კარაღეთის მიკროპოპულაციაში**

მიკროპოპულაცია	შტამების რაოდენობა	K		N		S	
		რაოდენობა	%	რაოდენობა	%	რაოდენობა	%
I	50	22	44	27	54	1	2
II	50	6	12	40	88	0	0
III	50	4	8	44	88	2	4
IV	50	13	26	37	74	0	0
V	50	14	28	36	72	0	0
VI	50	9	18	34	68	7	14
VII	50	16	32	34	68	0	0
VIII	50	20	40	29	58	1	2
IX	50	4	8	45	90	1	2
X	50	4	8	45	90	1	2
სულ:	500	112	22,4	375	75	13	2,6

ანტაგონისტური აქტივობის განსაზღვრა
ტყვიავის პოპულაციაში

ფუნთა კლასები	კულტურების რაოდენობა	ტესტ-შტამები (გაზონზე)			
		M437	7A-P192	K7	S14
I	11	K	K	K	N
II	4	K	N	K	N
III	2	K	K	N	N
IV	1	N	K	K	N
V	7	K	N	N	N
VI	1	K	S	N	S
VII	1	K	N	S	N
VIII	43	N	N	K	N
IX	5	S	N	K	N
X	1	S	N	K	S
XI	1	N	N	K	S
XII	272	N	N	N	N
XIII	5	N	N	N	S
XIV	12	N	N	S	N
XV	1	N	N	S	S
XVI	1	N	S	S	N
XVII	8	N	S	N	N
XVIII	7	S	S	S	S
XIX	6	S	S	S	N
XX	5	S	S	N	N
XXI	15	S	N	S	S
XXII	13	S	N	N	S
XXIII	12	S	N	S	N
XXIV	66	S	N	S	N

“ქილერი“, ნეიტრალური, და მგრძნობიარე ფენოტიპების
სიხშირე ტყვიავის მიკროპოპულაციაში

მიკროპოპულაცია	შტამების რაოდენობა	K		N		S	
		რაოდენობა	%	რაოდენობა	%	რაოდენობა	%
I	50	12	24	29	58	9	18
II	50	16	32	19	38	15	30
III	50	2	4	13	26	35	70
IV	50	9	18	25	50	16	32
V	50	10	20	27	54	13	26
VI	50	4	8	42	84	4	8
VII	50	6	12	21	42	23	46
VIII	50	9	18	25	50	16	32
IX	50	1	2	34	68	15	30
X	50	8	16	37	64	5	10
სულ:	500	77	15,4	272	54,4	151	30,2

ანტაგონისტური აქტივობის განსაზღვრა
მირზაანის კოპულაციაში

ფუნთა კლასები	კულტურების რაოდენობა	ტესტ-შტამები (გაზონზე)			
		M437	7A-P192	K7	S14
I	1	K	K	K	K
II	6	K	K	K	N
III	12	K	N	K	N
IV	4	N	K	K	N
V	20	N	K	N	N
VI	25	N	N	K	N
VII	2	K	N	N	N
VIII	1	K	K	S	S
IX	1	N	S	K	N
X	6	S	K	N	N
XI	1	K	S	S	S
XII	375	N	N	N	N
XIII	2	N	N	N	S
XIV	14	N	N	S	N
XV	2	S	N	N	N
XVI	1	N	S	N	N
XVII	6	S	N	S	N
XVIII	2	S	S	N	N
XIX	5	N	S	S	S
XX	6	S	N	S	S
XXI	8	S	S	S	S

**“ქილერი”, “ნეიტრალური”, და “მგრძობიარე” ფენოტიპების
სიხშირე სობისის მიკროპოპულაციაში**

მიკროპოპულაცია	შესწავ. შტამების რაოდენობა	K		N		S	
		“ქილერი”		ნეიტრალური		მგრძობიარე	
		რაოდენობა	%	რაოდენობა	%	რაოდენობა	%
I	50	9	18	41	82	0	0
II	50	1	2	46	92	3	6
III	50	8	16	37	74	5	10
IV	50	8	16	35	70	7	24
V	50	17	34	27	54	6	12
VI	50	5	10	44	88	1	2
VII	50	5	10	44	88	1	2
VIII	50	7	14	41	82	2	4
IX	50	10	20	40	80	0	0
X	50	9	18	20	40	21	42
სულ	500	79	15,8	375	75	46	9,2

მოწოდებული სკალის მიხედვით K1 სისტემის შემცველი შტამები კვლად უნარს ავლენენ დანარჩენი სამი სისტემის მქონე შტამების მიმართ, ხოლო ნეიტრალური არიან ამავე სისტემის შემცველი უჯრედებისადმი. მსგავს ანტაგონისტურ აქტივობას ავლენს K2 სისტემა, ე.ი. ნეიტრალურია ამავე სისტემის შემცველი უჯრედებისადმი, ხოლო კვლად აქტივობას ამჟღავნებს K1, K3 და K4 სისტემის შემცველი უჯრედების მიმართ. K3 სისტემის უჯრედები ანტაგონისტურ აქტივობას ავლენენ მხოლოდ K1 სისტემის მქონე უჯრედებისადმი, ხოლო დანარჩენი სისტემებისადმი ნეიტრალური არიან. K4 პლაზმიდიანი უჯრედები სუსტ ლიზოგენურ აქტივობას ავლენენ K2 სისტემისადმი; K1 და K3

სისტემებისადმი კი ნორმალური ანტაგონისტური მოქმედებით ხასიათდებიან (Нестерова, 1993).

ტესტ-შტამებთან დამოკიდებულებისა და ურთიერთმგრძობლობის ტესტის მიხედვით ჩვენს მიერ შესწავლილ პოპულაციებში გამოვლენილია K1-K4 ქილერული სისტემა. 29-ე ცხრილში მოტანილია განსხვავებული ქილერული სისტემების სიხშირის მაჩვენებლები ჩვენს მიერ გაანალიზებულ პოპულაციებში. ყველაზე დიდი რაოდენობით პოპულაციებში K2 ქილერული სისტემა გვხვდება. დანარჩენი სისტემები მიზერული რაოდენობით არის წარმოდგენილი. K1 და K4 ქილერული სისტემები კარალეთისა და ტყეიავის პოპულაციებში საერთოდ არ გვხვდება.

ლ ტიურინასა და თანაავტორების მიერ შესწავლილია ყოფილი საბჭოთა კავშირის ღვინის ქარხნებიდან მიღებული ლექიდან გამოყოფილ შტამებში K, N და S ფენოტიპის მქონე შტამების სიხშირე. საქართველოსა და დაღესტნის შესწავლილ შტამებში K ფენოტიპის შტამების რაოდენობა აღმოჩნდა 2%; ყირიძისაში - 5-8%; ყველაზე მაღალი სიხშირით ქილერული სისტემა მოეპოვებოდათ ყაზახეთის შტამებს - 15%, ხოლო სომხეთის შტამებს ასეთი ფენოტიპი საერთოდ არ აღმოაჩნდათ (Тюринна и др., 1986)

საქართველოს ღვინის ქარხნებიდან მიღებული მასალიდან გამოყოფილ შტამებს K2 ქილერული სისტემა დაბალი სიხშირით (2%) აღმოაჩნდათ (Самия, 1991). სრულიად საწინააღმდეგო მოვლენა შენიშნეს სპონტანურად მადულარი კუსტარული მეურნეობებიდან გამოყოფილ პოპულაციებში. შტამებში საკმაოდ მაღალი სიხშირით გვხვდებოდა ქილერული აქტივობა (Чукушавашвили, 1981; 1985; შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000). გამოირკვა, რომ კერძო მეურნეთა სპონტანურად მადულარი საფუარის პოპულაციები გენეტიკურად მკვეთრად განსხვავდებიან სტრუქტურით. მათთვის ნიშანდობლივია უნიკალური გენოფონდი. ყოველივე ამის საფუძველზე გამოთქმულია მოსაზრება, რომ სპონტანური დადულების ღვინის ცენტრებში საუკუნეთა მანძილზე მიმდინარეობდა ღვინის საფუარის უნიკალური გენოფონდის როგორც ფორმირება, ისე მისი შენარჩუნება იზოლატების სახით (შათირიშვილი, 1995) ღვინის საფუარის ადგილობრივი პოპულაციები ერთმანეთისაგან განსხვავდება "ქილერული" სისტემების შემცველობითა და სიხშირით. ისინი ღვინის ქარხნის ლექებიდან გამოყოფილი შტამებისაგან დიდი მრავალფეროვნებით გამოირჩევა.

ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ღვინის ქარხანაში ყურძნის წვეწვს უმატებენ ღვინის საფუარის მონოკულტურებს, რომლებიც სხვა ფორმებთან ერთად წარმართავენ დუღილის

პროცესს. შეიძლება დავასკვნათ, რომ დუღილის პროცესი ღვინის ქარხანაში ნახევრად კონტროლირებადი პროცესია.

ცხრილი 26

განსხვავებული ანტაგონისტური აქტივობის შტამების
ურთიერთმგრძობელობის ტესტი
(მირზაანის ღვინის საფუარის "ქილერ" შტამებში)

შტამთა გაზონები	გაზონთა შტრიხები									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
I	N	N	N	N	N	N	S	N	N	S
II	K	N	N	N	N	N	N	N	S	N
III	K	N	N	N	N	N	N	N	N	N
IV	K	N	N	N	N	N	N	N	K	K
V	K	N	N	N	N	N	N	N	N	N
VI	K	N	N	N	N	N	N	N	K	N
VII	K	N	N	N	N	N	N	N	N	N
VIII	K	N	N	N	N	N	N	N	N	N
IX	K	N	N	N	N	N	N	N	N	N
X	K	N	N	N	N	N	N	N	N	N

**“ქილერი”, ნეიტრალური და მგრძობიარე ფენოტიური კლასები
ღვინის საფუარის ბუნებრივ პოპულაციებში**

პოპულა- ცია	შტამე- ბის რაო- დენობა	მორფე- ბის რაო- დენობა	K		N		S	
			რაოდე- ნობა	%	რაოდე- ნობა	%	რაოდე- ნობა	%
ყვარელი “რქაწითელი”	500	28	478	95,5	-	-	22	4,5
ქინძმარაული “საფურავი”	500	21	38	7,6	117	35,4	285	57
მირზაანი “რქაწითელი”	500	21	79	15,8	375	75	46	9,2
ყვარელი “ციცქა”	500	17	112	22,4	375	75	13	2,6
სობისი “ციცქა”	500	37	293	58,6	140	28	67	14,4
ტყეაივი “ციცქა”	500	24	77	15,4	272	54,4	151	30,2

ანტაგონისტური აქტივობის ტიპები საქარომიციტებში
(Нечернова, 1993)

R სპექტრი	K – "ქილერული" სპექტრი			
	K1	K2	K3	K4
K1	-	+	+	+
K2	+	-	-	+
K3	+	+	-	+
K4	+	+	-	-

ანტაგონისტური ტიპების სიხშირე ლენის საფუარის
ადგილობრივ პოპულაციებში

პოპულა- ცია	"ქილერი" შტამების საერთო რაოდენ	K1		K2		K3		K4	
		რაოდ.	%	რაოდ.	%	რაოდ.	%	რაოდ.	%
ყვარული "რქაწითელი"	478	6	1,3	458	95,8	12	2,5	2	0,4
ქინძმარაული "საფერავი"	38	3	7,9	33	86,9	1	2,6	1	2,6
მირზანის "რქაწითელი"	79	4	5,1	68	86,1	6	7,6	1	1,3
სობისი "ციცქა"	293	7	2,4	276	94,2	2	0,7	8	2,7
კარალეთი "ციცქა"	112	-	-	108	96,4	4	3,6	-	-
ტყვიავი "ციცქა"	77	-	-	66	85,7	11	14,3	-	-

ენდემური ღვინის საფუარის პოპულაციებში უი-სხივებისადმი დამოკიდებულების მიხედვით გამოვლენილია სამი მორფა: "რეზისტენტული", "საშუალო" და "მგრძნობიარე". ეს საკითხი ჩვენს მიერ განხილულია მე-5 თავში (იხ. ქვეთავი 52). ყვარელის პოპულაციის "მგრძნობიარე" (შტამები KVI-45; KV3-21), არხილოსკალოს "რეზისტენტული" (შტამი AK7-14); K2 ქილერული სისტემის მქონე შტამებში, სობისის "საშუალო" (შტამები SO6-30, SO6-22) K1 და K2 პლაზმიდის სისტემის შემცველ შტამებში და კარალეთის "საშუალო" (KA3-11) K3 პლაზმიდის და ტყეიავის "საშუალო" (შტამი TK5-43) K1 პლაზმიდის შემცველ შტამებში შესწავლილია უი-სხივების გავლენა ანტაგონისტური აქტივობის დათრგუნვაზე. ქილერული სისტემის შტამის უჯრედების (ტიტრი $1 \cdot 10^5$ უჯრედი/მლ-ში) სხივდებოდა 100, 200 და 300 ჯ/მ² დოზით და ითესებოდა არეზე ისე, რომ მყარ არეზე განვითარებულიყო 40-80 კოლონია. ჯამები, რომლებზედაც იზოლირებული კარგად განვითარებული კოლონიები იყო, ანაბეჭდების სახით გადაგვქონდა "ქილერული" სისტემის გამოსაკვლენ შესაბამის მგრძნობიარე ტესტ-შტამიან არეზე. 2-3 დღის შემდეგ ვსაზღვრავდით ანტაგონისტურ აქტივობას. მიღებული შედეგები ასახულია 30-ე ცხრილში. გამოირკვა, რომ სხვადასხვა მორფებში ინაქტივაციის ინდუქციის ხარისხი განსხვავებულია. "ქილერული" სისტემის ინაქტივაცია მაღალი სიხშირით მგრძნობიარე მორფას შტამში მიმდინარეობდა, შედარებით დაბალი სიხშირით კი - "მდგრად" მორფებში.

ჩვენს მიერ ჩატარებულ გამოკვლევებში უი-სხივების ზემოქმედებას არ ჰქონდა ადგილი ნეიტრალური ფენოტიპის მქონე ფორმების ინდუქციაზე ასევე არ შეინიშნებოდა ერთი ქილერული სისტემის სხვა სისტემად ტრანსფორმაცია.

ინაქტივირებული უჯრედების ინდუქცია გაცილებით მაღალი სიხშირით მიმდინარეობდა, ვიდრე საფუარის დიპლოიდური უჯრედებისათვის დამახასიათებელი მუტაციის ინდუქცია. დადგენილია, რომ მუტაციის ინდუქცია საფუარის დიპლოიდ უჯრედებში საშუალოდ $1 \cdot 10^7$ სიხშირით მიმდინარეობს (Ииґс-Всчтoмoв, Кaрпoвa, 1993).

ჩვენს მიერ შესწავლილ ღვინის საფუარის შტამებში ქილერული სისტემის ინაქტივაციის ამგვარი სიხშირე ნიშანდობლივია ციტოგენებისათვის. თუ მიღებულ შედეგს შევადარებთ ლიტერატურულ მონაცემებს ირკვევა, რომ M437 შტამში ინაქტივაციის პროცესი დაახლოებით ისეთივეა (საშუალოდ 3,1%), როგორც მგრძნობიარე მორფას შტამებში (Скoрннкoвa, Тюрннa, 1982). მიღებული შედეგიდან ირკვევა, რომ K1-K4 სისტემები ღვინის საფუარში ციტოპლაზმურ დეტერმინანტებს წარმოადგენენ.

სამეცნიერო ლიტერატურიდან ცნობილია, რომ K1 სპექტრის შტამებზე პლაზმიდის ელიმინაციაზე სხვადასხვა ქიმიური და ფიზიკური ფაქტორები განსხვავებულად მოქმედებს.

კერძოდ, ქიმიური აგენტები: ციკლოქესამიდი და აკრიდინ ნარინჯი თრგუნავენ M სტრუქტურის (დაბალმოლეკულური ორსპირალიანი რნმ) წარმოქმნას, ხოლო გაუღენას არ ახდენენ L-ზე (მაღალმოლეკულური ორსპირალიანი რნმ). მაღალი ტემპერატურა თრგუნავს ორივე სახის რნმ-ის სინთეზს, მაგრამ ვაცილებით მეტად M-ს (Wickner, 1989; Hecrepona, 1993). აზოტით შიმშილი ამცირებს უჯრედში პლაზმიდური ასლების რაოდენობას. იგი არ წარმოადგენს მავლენიერებელ ფაქტორს. ციკლოქესამიდი და აკრიდინ ნარინჯი K2 პლაზმიდის აქტივობის დათრგუნვას ახდენდა (Tipper, Bostain, 1984). K3 და K4 პლაზმიდებზე ამ აგენტების მოქმედება არ არის შესწავლილი ღენის საფუარში ჩვენს მიერ იდენტიფიცირებული K1-K4 "ქილერული" სისტემის შტამებში შევისწავლეთ ციკლოქესამიდის, აკრიდინ ნარინჯისა და მაღალი

ცხრილი 30

ქილერი სისტემის ინაქტივაცია უი-სხივების მოქმედებით

შტამი / ღოზა, გ/მ ²	100		200		300	
	შესწავლილი კოლონიების რაოდენობა	%	შესწავლილი კოლონიების რაოდენობა	%	შესწავლილი კოლონიების რაოდენობა	%
KV1-41 [K2]	2/196	1,02	8/213	3,76	7/210	3,33
KV3-23 [K2]	3/188	1,59	6/197	3,05	7/193	3,63
AK7-17 [K2]	1/205	0,49	4/205	1,95	3/187	1,60
AK7-35 [K2]	2/211	0,95	3/198	1,52	3/209	1,44
SO8-30 [K1]	2/181	1,1	4/160	2,50	4/180	2,22
SO6-22 [K4]	1/177	0,56	3/192	1,56	5/195	2,56
KA3-11 [K3]	2/183	1,09	2/179	1,12	4/166	2,41
TK5-43 [K1]	2/191	1,05	3/201	1,49	5/189	2,65

ტემპერატურის მოქმედებით აქტივობის ინჰიბირება. შესაბამის სრულ საკვებ არეს ჩამოსხმის წინა ემატებოდა 1 მგ ანტიბიოტიკი ციკლოპექსამიდი ან აკრიდინ ნარინჯი. ტემპერატურის ზემოქმედებისას კი კულტურის ინკუბაციას ვახდენდით 37°C ტემპერატურაზე. 4 დღის განმავლობაში საკვებ არეზე ითესებოდა საკვლევი კულტურა (ტიტრი: 1·10⁵ უჯრედი/მლ) ისეთი განზავებით, რომ ჯამზე საშუალოდ 50-80 იზოლირებული კოლონია განვითარებულიყო განვითარებულ კოლონიები ანტაგონისტური აქტივობის განსაზღვრის მიზნით ანაბექტდების მეთოდით გადაგვეკონდა სრულ საკვებ არეზე, რომელზეც შესაბამისი ინდიკატორი მგრძობიარე ხაზის უჯრედები იყო შეტანილი (ტიტრი: 1·10⁶ უჯრედი/მლ). ცდის ანალიზი წარმოებდა 3 დღეს. მიღებული შედეგები მოტანილია 31-ე ცხრილში.

ციკლოპექსამიდა მოახდინა K1 და K2 სისტემების კულტურებში ანტაგონისტური აქტივობის სრული ელიმინაცია. K3 და K4 სისტემებზე ეს ანტიბიოტიკი მხოლოდ უჯრედების მნიშვნელოვან ნაწილში ახდენდა ქილერული სისტემის ინაქტივაციას K3 სისტემაზე ციკლოპექსამიდი გაცილებით ძლიერ ზემოქმედებდა,

ცხრილი 31

ქილერული სისტემის ინაქტივაცია ქიმიური და ფიზიკური ფაქტორებით

შტამი	სექტრი	ციკლოპექსამიდი		აკრიდინ ნარინჯი		ტემპერატურა	
		რაოდენ.	%	რაოდენ.	%	რაოდენ.	%
KV1-41	K2	93/98	100	38/85	44,7	47/91	51,6
KV3-23	K2	87/87	100	29/93	31,2	53/90	58,9
AK7-17	K2	91/91	100	41/90	45,6	40/90	42,1
SO4-3	K2	78/78	100	32/97	32,9	39/87	44,8
SO8-30	K1	84/84	100	18/87	20,7	83/83	100
TK5-43	K1	97/97	100	22/89	24,7	94/94	100
SO6	K4	46/80	57,5	79/96	82,3	18/97	18,6
KV3-24	K3	37/80	46,3	84/93	90,3	86/96	89,6
KA3-11	K3	23/94	24,5	83/90	92,2	70/84	83,3

ვიდრე K4 სისტემაზე. აკრიდინ ნარინჯი K3 და K4 სისტემებზე აქტივობის უმნიშვნელო ელიმინაციას იწვევდა K1 და K2 სისტემებთან შედარებით. K1 სისტემა უფრო მგრამნობიარე აღმოჩნდა K2 სისტემასთან შედარებით. მაღალი ტემპერატურა ანტაგონისტურ აქტივობას სრულად ბოჭავდა მხოლოდ K1 სისტემაში. ტემპერატურა K4 სისტემის მნიშვნელოვან ინაქტივაციას იწვევდა. K2 სისტემასთან შედარებით K3 სისტემა ტემპერატურისადმი უფრო რეზისტენტული აღმოჩნდა.

ელიმინაციის გამომწვევი ფაქტორებისადმი ღვინის საფუარში წარმოდგენილმა ქილერულმა სისტემებმა ნაირგვარი დამოკიდებულება გამოავლინეს, რაც მათი განსხვავებული წარმომავლობის მიმანიშნებელია.

შესწავლილია მინიპიბირებელი აგენტების, აზოტოვანი შიმშილის გავლენა K1 და K2 სისტემების ანტაგონისტურ აქტივობაზე ოქსფორდისა და პეტერგოფის გენეტიკურ ხაზებში. ამავე აგენტების ზემოქმედება შესწავლილია აგრეთვე იალტისა (K2 სისტემა) და საქართველოს ღვინის საფუარის (K1, K2 და K3) შტამებში (Haymova, 1989; Hecreova, 1992; შათირიშვილი, 1995). ჩვენს მიერ მიღებული მონაცემები ემთხვევა

ცხრილი 32

**ანტაგონისტური აქტივობის განმსაზღვრელი დეტერმინანტის
მემკვიდრეობა ღვინის საფუარში**

ჰიბრიდი	სპექტრი	ჰიბრიდის ფენოტიპი	დათიშვა	
			“ქილერი“	მგრამნობიარე
T1(KIL-K1)xS14 (MAT α ade2)	K1	KIL - K1	49	0
T37(KIL-K2)xA7-p192 (MAT α ade2)	K2	KIL - K2	41	0
T61(KIL-K3)xS21 (MAT α ade1)	K3	KIL - K3	43	0
T9(KIL-K4)xS8 MAT α ade1)	K4	KIL - K4	57	0

ლიტერატურულ მონაცემებს. აღენინის მიმართ აუქსოტროფ ხაზებში აღენინურმა შიმშილმა გამოიწვია K2 სისტემის ინაქტივაცია, სხვა სისტემებზე კი გავლენა არ მოუხდენია (Нестерова, 1993). რთული აღმოჩნდა ანტიბიოტიკ ციკლოპექსამიდის მოქმედების მექანიზმი. იგი გავლენას ახდენს ტრანსლაციის პროცესზე და იწვევს სინთეზირებული ცილის სტრუქტურულ ცვლილებას ციკლოპექსამიდის ინაქტივაცია დაკავშირებულია ყველა ქილერულ სისტემაში M-ის ცვლილებასთან. იგი იწვევს მიტოქონდრიული სუნთქვითი ციტოპლაზმური მუტაციების ინდუქციას გამოირკვა, რომ აკრიდინ ნარინჯი მოქმედებს M-ზე და გავლენას არ ახდენს L-ის სტრუქტურაზე (Нестерова, 1992; 1993).

ღენის საფუარის ჩვენს მიერ იდენტიფიცირებულ K1-K4 სისტემის შემცველ ოთხ შტამში შესწავლილია ამ ნიშნის შემკვიდრება. ქილერული სისტემის შემცველ გენეტიკურად მარკირებულ ხაზებს უუჯვარებლად მგრძობიარე ეტალონ შტამებს. მიღებულმა პიბრიდებმა გამოავლინეს ანტაგონისტური აქტივობა, რაც ამ ნიშნის დომინირებაზე მიუთითებს. პიბრიდებში გენეტიკური ანალიზი ჩავატერთ ასკოსპორათა შემთხვევითი ამორჩევის წესით. აღენინურ აუქსოტროფ სეგრეგანტებში, რომელთათვისაც ნიშანდობლივია ფენოტიპური ეფექტი - წითელი შეფერილობა, შევისწავლეთ ანტაგონისტური აქტივობა. მიღებული შედეგი მიუთითებს იმაზე, რომ ჩვენს მიერ შესწავლილი K1, K2, K3 და K4 სისტემებში ნიშანს ციტოპლაზმური დეტერმინანტები განსაზღვრავენ (იხ ცხრ. 32).

ოქსფორდის გენეტიკურ ხაზებში შესწავლილია K1 ანტაგონისტური აქტივობის სისტემის შემკვიდრება გამოირკვა, რომ ნიშანი დომინანტურია და ციტოგენებით არის განპირობებული (Bevan, Mackower, 1963; Buck, 1986; Bevan et al., 1969).

იალტის ("მაგარანის") მუზეუმიდან გამოყოფილ M437 შტამში შესწავლილია K2 სისტემის შემკვიდრება. ნიშანი აღმოჩნდა დომინანტური და ციტოპლაზმური დეტერმინანტებით კონტროლირდებოდა (Haymon, Haymona, 1973; Haymona, 1989).

საქარომიცტებში გამოვლენილია K5 სისტემა, რომლის შემკვიდრების შესწავლამ აჩვენა, რომ იგი ბირთვული გენებით კონტროლირდება SKI ნიშანი, რომელიც ძლიერ "ქილერულ" ეფექტს იწვევს, ასევე ბირთვული გენებით კონტროლირდება (Tohe et al., 1980; Нестерова, 1992).

K2 სისტემის მქონე შტამები გამოვლენილი იყო მხოლოდ ღენის საფუარში. გამოტანილია დასკვნა, რომ მეღვინეობა წარმოადგენს სპეციფიკურ ნიშანს, სადაც მხოლოდ ეს სისტემა გვხვდება (Haymona, 1989). ვინაიდან K2 პლაზმიდი დომინანტს წარმოადგენს, ენდემურ

საფუარში მისთვის მეღვინეობის რეგიონი ძირითადი ეკოლოგიური ნიშნაა (შათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, შათირიშვილი, 2000). რადგან ღვინის პოპულაციაში სამი ფენოტიპური კლასი გვხვდება: "მგრძნობიარე" (S), "ნეიტრალური" (N) და "ქილერი" (K), ეს ნიშანი არ შეიძლება გამოყენებული იყოს სახეობის დიფერენცირებისათვის (Haymond, 1989; შათირიშვილი, 1989), მაგრამ იგი მნიშვნელოვან არგუმენტს იძლევა იმის სასარგებლოდ, რომ სახეობის შიგნით ღვინის საფუარი დამოუკიდებელ რანგად "varietas" სახით იქნას გამოყოფილი *S.cerevisiae*-ში გაერთიანებული სხვა კულტურული საფუარებისაგან.

დასკენითი განზოგადება

ეუკარიოტი მიკროორგანიზმები - საქარომიცეტები, ერთდროულად დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობისა და გამორჩეული მოდელური ობიექტია. მიკროორგანიზმთა ეს ჯგუფი იმ მცირერიცხოვან ორგანიზმებს მიეკუთვნება, რომელზედაც შესაძლებელია სახეობის კლასიფიკაციისათვის გამოყენებული სადიაგნოსტო ნიშნების შედარებით-გენეტიკური გამოკვლევების ჩატარება. ამავე დროს მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური-ბიოქიმიური, ეკოლოგიური, გენეტიკური კრიტერიუმების კომპლექსური გამოყენება. ეუკარიოტულ ორგანიზმთა შორის საქარომიცეტები გენეტიკურად ყველაზე სრულყოფილადაა შესწავლილი. შედგენილია გენეტიკური რუკები, რომლებიც 800-ზე მეტ ლოკუსს მოიცავს.

ო.ვინგეს, ო.ლაუტსენისა, რ.მორტიმერის, ს.ფოგელის, ი.ზახაროვის, ს.ინგენერტომოვის, გ.ნაუმოვისა და სხვათა ლაბორატორიებში ჩატარებული გამოკვლევებით მოპოვებულია დიდი წარმატებები ამ ობიექტის გენეტიკურ შესწავლაში სხვადასხვა მიმართულებით. გენეტიკური გამოკვლევები ძირითადად *s.cerevisiae*-ს კარბონდილისა და პეტერგოფის გენეტიკურ ზაზებზეა შესრულებული.

საფუარი საქარომიცეტების შედარებით-გენეტიკური შესწავლა გაცილებით გვიან იქნა ჩატარებული. საფუარი სოკოების ბუნებრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ შტამებში გენეტიკური ანალიზის ჩატარებისა და შედარებით გენეტიკური გამოკვლევების შესრულებას ხელი შეუწყო გენეტიკური აპარატის სრულყოფილმა შესწავლამ. პოპულაციურ-გენეტიკური გამოკვლევები ღვინის საფუარში პირველად ყირიმის (Haymond, 1971) და საქართველოს (Чучулашвили, 1971) მასალაზეა შესწავლილი.

ბიოლოგიაში რთულ პრობლემად არის მიჩნეული სახეობის სადიაგნოსტო კრიტერიუმების დამუშავება. ამ პრობლემას ართულებს სოკოებში, და კერძოდ,

საქარომიციტებში მათი პლემორფულობა. ძირითად სიმწელეს ინდივიდებსა და პოპულაციას შორის მიჯნის განუსაზღვრელობა ქმნის. საქარომიციტებში სადღეისოდ არ არის ჩამოყალიბებული პოპულაციის ამ შიდასახეობრივი კატეგორიისათვის დამახასიათებელი ნიშნები, ასევე არ არის გამოვლენილი შიდასახეობრივი სხვა კატეგორიები. ამ მიმართებით მხოლოდ გარკვეული ნაბიჯებია გადადგმული და სხვა შიდასახეობრივი კატეგორიები ღვინის საფუარის ენდემურ ფორმებშია შესწავლილი (მათირიშვილი, 1995; ჭუჭულაშვილი, მათირიშვილი, 2000).

ღვინის საფუარის ჩვენ მიერ შესწავლილი ექვსივე პოპულაცია (ყვარელის, ქინძმარაულის, მირზაანის, სობისის, ტყვიავის, კარალეთის) მრავალი შესწავლილი სადიანოსტო ნიშნის მიხედვით პეტეროგენული აღმოჩნდა. ჩვენ მიერ გამოყოფილი და იდენტიფიცირებულია ღვინის საფუარის 3000 შტამი. გენეტიკური თვალთახედვით საინტერესო შტამები სათანადოდ დაცულია მუზეუმში. პოპულაციის დასახასიათებლად ჩვენ მიერ გამოყენებულია მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური და გენეტიკური კრიტერიუმები.

ჩვენ მიერ შესწავლილია მორფოლოგიური კრიტერიუმის ზოგიერთი მნიშვნელოვანი ტაქსონომიური ნიშანი. ადგილობრივი პოპულაციებიდან გამოყოფილ შტამებში შესწავლილია უჯრედების ფორმა და ზომა, ასკოგენეზი, ასკოსპორების ფორმა, გიგანტური კოლონიის წარმოქმნის უნარი და მისი ფენოტიპური ნიშნები. გამოირკვა, რომ ჩამოთვლილი ნიშნები წარმოადგენს მნიშვნელოვან ტაქსონომიურ ნიშანს საქარომიციტების გვარში გაერთიანებული სახეობებისათვის; გვარში გაერთიანებული სახეობების იდენტიფიცირებისათვის კი ნაკლებად ხელსაყრელია. ასკოგენეზი ღვინის საფუარში T8-T48 პერიოდს მოიცავს.

საქარომიციტებში ერთ-ერთ კრიტერიუმს უი-სხივებისადმი დამოკიდებულება წარმოადგენს ღვინის საფუარის ადგილობრივ ფორმებში გამოვლენილია სამი მორფა: "მგრძნობიარე", "საშუალო" და "მღვრადი". სხვადასხვა პოპულაციებში განსხვავებული მორფები სხვადასხვა სიხშირით გვხვდება. თვისობრივი ტესტით შესწავლილია დიპლოიდური ვეგეტატიური უჯრედების გადარჩენადობისა და უი-სხივების ზემოქმედების ხანგრძლივობის ურთიერთდამოკიდებულება როგორც "მგრძნობიარე", ისე "მღვრადი" მორფების დამოკიდებულება უი-სხივებისადმი განსხვავებული აღმოჩნდა. ყველა შემთხვევაში მრუდები არის S-ისმაგვარი ფორმის, რაც შტამის შემადგენელი უჯრედების პეტეროგენულობითაა გამოწვეული. ლმ 90%-ით ჩვენ მიერ შესწავლილი შტამები არ განსხვავდებიან ამ ნიშნით გვარში გაერთიანებული სახეობები განსხვავდებიან სხვა გვარებისაგან. ამრიგად, ეს ტაქსონი საიმედოდ შეიძლება გამოყენებულ იქნას გვარების

დასადგენად, ხოლო გვარ *Saccharomyces*-ში გაერთიანებული სახეობებისათვის გასამიჯნავად არ არის საიმედო.

პომო/პეტეროთალიზმის ანალიზით გაირკვა, რომ შესწავლილი ყველა შტამი სპოროგენულია. შესწავლილ შტამებში მეიოზი და ასკოგენეზი ნორმალურად მიმდინარეობს. სპორულაციისა და ასკოგენეზის ინდუქცია მაღალი სიხშირით მიმდინარეობს. გამოვლენილია პომოთალიზმის ორი: P და H ფორმა.

გენოსისტემატიკა წარმოადგენს საფუარის სისტემატიკაში ერთ-ერთ ცენტრალურ მიმართულებას, ვინაიდან გენეტიკური კრიტერიუმი სახეობის რანგის განსაზღვრის მთავარი და ყველაზე სარწმუნო კრიტერიუმი. ჩვენ მიერ პირველად შემოტანილია გენოსისტემატიკაში შედარებითი მუტაციური ანალიზის მეთოდი. ამ მიზნით გამოყენებულია ლეინის საფუარის ადგილობრივ ფორმებში კარგად შესწავლილი *adc1-ade-2* მუტაციური სისტემა. ალელთა შორის კომპლემენტაციის ვერონული რუკით განსაზღვრულია *adc2* ლოკუსი მიღებული შედეგით დასტურდება, რომ ლეინის საფუარი სახეობრივად მიეკუთვნება *S.cerevisiae*-ს გენოსისტემატიკის მეორე მთავარ მეთოდს სქესობრივ თაობაში ფერტილურობის განსაზღვრა წარმოადგენს გენოსისტემატიკის ძირითადი სადიაგნოსტო ტესტის მომარჯვებით დადგენილია, რომ ლეინის საფუარი *S.cerevisiae* როგორც პეტეროფის, ისე კარბონდეილის გენეტიკური ეტალონი ხაზების იდენტურია და ისინი ერთსა და იმავე სახეობას განეკუთვნებიან.

სადიაგნოსტო შაქრების ფერმენტაციის უნარი, რომელსაც იყენებენ საქარომიცეტებში სადიაგნოსტო კრიტერიუმად სახეობათა იდენტიფიკაციის მიზნით, განპირობებულია კლასტერებად განლაგებული პოლიმერული გენებით. სადიაგნოსტოდ გამოყენებული ექვსი შაქრიდან ოთხის მიმართ (გალაქტოზა, საქაროზა, მალტოზა, რაფინოზა) პოპულაცია პოლიმორფული აღმოჩნდა და შესწავლილ შტამებს GAL, MAL და SUC გენთა კლასტერებიდან ერთიდან სამამდე გენის აქტიური ლოკუსი გააჩნიათ. საკმაოდ მაღალი აღმოჩნდა პოპულაციაში რეცესიულ გენთა სიხშირე, რაც რეგრესულ ევოლუციაზე მიუთითებს. იმ სადიაგნოსტო ნიშნის გამოყენება სახეობის იდენტიფიკაციისათვის, რომელიც რამდენიმე გენით კონტროლირდება, არ არის მიზანშეწონილი.

პოპულაციიდან გამოყოფილ შტამებში შესწავლილია ანატაგონისტური აქტივობა. გამოვლენილია სამი ფენოტიპური კლასი: "კილერი", "ნეიტრალური" და "მგრძნობიარე". ამ ნიშნის მიხედვით პოპულაცია პოლიმორფული აღმოჩნდა. ლეინის საფუარში დომინანტურად K2 პლაზმიდური სისტემა არის წარმოდგენილი. მეღვინეობის რაიონები

წარმოადგენს ძირითად ნიშას K2 პლაზმიდური სისტემისათვის. ეინაიდან პოპულაცია პეტერომორფულია, ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულების სახეობის იდენტიფიცირებისათვის გამოყენება უმართებულოა.

მორფოლოგიურ, ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიურ, ასევე ეკოლოგიურ კრიტერიუმებზე დაყრდნობით ნათელია, რომ ლეინის საფუარი რამდენადმე განსხვავდება სხვა გაკულტურებული ფორმებისაგან. საწყისმა, სადღეისოდ არამომწეადარმა ფორმამ სათავე დაუდო როგორც ლეინის საფუარს, ისე სხვა ფორმებსაც ლეინის საფუარმა მისთვის ნიშანდობლივი ნიშა დაიკავა, რაზედაც მიუთითებს K2 პლაზმიდის არსებობა ძირითადად ამ ნიშაში. ასევე ლეინის საფუარში დუღილის პროცესი ლუღისა და პურის საფუარებისაგან განსხვავებულად მიმდინარეობს ეს ნათლად მიუთითებს, რომ ლეინის საფუარი წარმოადგენს ფორმირებად ფორმას, რომელიც სახეობის დონემდე ჯერ არ არის ჩამოყალიბებული. იგი სახესხვაობას ("varietas") წარმოადგენს. ამდენად, ამ რანგით უნდა მოხდეს მისი გამოიჯენა *S.cerevisiae*-ს სახეობაში გაერთიანებული სხვა ფორმებისაგან.

ძირითადი დასკვნები:

1. გენეტიკური, მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური, ეკოლოგიური კრიტერიუმებით იდენტიფიცირებულია ლეინის საფუარის ექვსი ბუნებრივი ენდემური პოპულაციიდან (ყვარელი, ქინძმარაული, მირზაანი, სობისი, ტყვიავი, კარალეთი) გამოყოფილი (თითოეული პოპულაციიდან 500) 3000 შტამი. განსაზღვრულია მათი სახეობრივი სტატუსი. კერძოდ, ლეინის საფუარის შტამები მიეკუთვნება *Saccharomyces cerevisiae* var. *vini*-ს.
2. დაზუსტებულია ტაქსონომიური ნიშნები: ვეგეტატიური უჯრედის ფორმა და ზომა, გიგანტური კოლონიის წარმოქმნის უნარი და ფენოტიპი, ასკებისა და ასკოსპორების ფორმა, ასკოგენეზი.
3. პომო/პეტეროთალიზმის შესწავლის საფუძველზე ლეინის საფუარის შესწავლილ ქართლის პოპულაციებში გამოვლენილია პომოთალიზმის ორი - P და H ფორმა.
4. უი-სხივებისადმი დამოკიდებულების მიხედვით პოპულაციებში გამოვლენილია სამი მორფა: "მგრანობიარე", "საშუალო" და "მდგრადი". ამ მორფების მიხედვით პოპულაციები პეტერომორფული აღმოჩნდა. ლმ 90% წარმოადგენს სარწმუნო კრიტერიუმს გვარში გაერთიანებული სახეობების იდენტიფიკაციისათვის.

5. დადგენილია, რომ გენოსისტემატიკური კვლევა - შეჯვარების უნარის, პიბრიდების სიცოცხლისუნარიანობის, ასკოსპორების სიცოცხლისუნარიანობის, მეიოზისა და რეკომბინაციის პროცესის მიმდინარეობის შესწავლა წარმოადგენს სარწმუნო კრიტერიუმს საფუარის სოკოების გვარებისა და სახეობის იდენტიფიცირებისა.

მუტაციური ანალიზის (სისტემა *adc1-adc2*) საფუძველზე აშკით და ვერონული რუკით განსაზღვრულია *adc 2* ლოკუსის ვერონული სტრუქტურა. დადგენილია, რომ ვერონული რუკის მიხედვით ლეინის საფუარი *S. cerevisiae*-ს ეტალონი პეტერგოფის გენეტიკური ხაზის *adc 2* ლოკუსის იდენტურია, რაც მათ ერთი და იგივე სახეობრივ კუთვნილებაზე მიუთითებს.

6. "შაქრების ფერმენტაციის უნარის" გენეტიკური ანალიზით დადგენილია, რომ გლუკოზის ფერმენტაციას ყველა შტამი ახდენდა, ხოლო ლაქტოზისას - ვერც ერთი, ხოლო ოთხი შაქრის (მალტოზა, გალაქტოზა, საქაროზა, რაფინოზა) ფერმენტაციის მიმართ პოპულაციები პოლიმორფული იყო.

გამოკვლევული შტამებისათვის დადგენილია GAL, MAL და SUC ერთიდან სამამდე აქტიური ლოკუსი. პოპულაციებში მაღალი სიხშირით გვხვდება არააქტიური ლოკუსების შემცველი შტამები, რაც ამ ნიშნის მიხედვით რეგრესული ევოლუციის მიმდინარეობაზე მეტყველებს.

7. შიგაპოპულაციური ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულების საფუძველზე გამოვლენილია სამი ფენოტიპური კლასი: K, N და S, რომლის მიხედვითაც პოპულაციები პოლიმორფული აღმოჩნდა. განსაზღვრულია პოპულაციებში თითოეული ფენოტიპური კლასის სიხშირე. დადგენილია ოთხი (K1-K4) ქილერული სისტემა. ლეინის საფუარის ენდემურ პოპულაციებში მაღალი სიხშირით K2 ვირუსული პლაზმიდა არის წარმოდგენილი. მევენახეობის რაიონები K2 პლაზმიდის ეკოლოგიური ნიშაა.

ლიტერატურის სია

- მოსიაშვილი გ. ყურძნის პროდუქტთა მიკრობიოლოგიური ანალიზი. 1969. "საბჭოთა საქართველო".
- შათირიშვილი ა. ღვინის საფუარის (*Saccharomyces cerevisisea* var. *vini*) ადგილობრივი პოპულაციების გენეტიკური შესწავლა 1995. სადოქტ.დისერტ. ავტორი ფე, თბილისი
- შათირიშვილი ა. ღვინის საფუარში ზოგიერთი ტაქსონომიური ნიშნის შედარებით-გენეტიკური შესწავლა. 1998. ნიკო კეცხოველის ხსოვნისადმი მიძღვნილი კონფერენციის მასალების კრებული, თსუ, თბილისი, 247-251.
- შათირიშვილი ა., სადაგიშვილი თ., მენაბდე მ. ღვინის საფუარის კახეთის პოპულაციების შედარებით-გენეტიკური შესწავლა. 1998. ნიკო კეცხოველის ხსოვნისადმი მიძღვნილი კონფერენციის მასალების კრებული, თსუ, თბილისი, 252-257.
- შათირიშვილი ა., ჭუჭულაშვილი ი. დაბალი სპორულაციის უნარის მქონე პირობით-ლექტალი ულტრაიისფერი სხივებისადმი მგრძობიარე მუტანტები *Saccharomyces cerevisiseae*-ში. 1976. თსუ შრომები, 173-176.
- ჭუჭულაშვილი ი. კონკურენციის პროცესის გენეტიკური კონტროლი საფუარში. 1980. საქართველოს სსრ უმაღლესი სასწავლებლების ბიოლოგთა II რესპ. სამეცნიერო-მეთოდური კონფერენციის მასალები. სოხუმი. 18-19.
- ჭუჭულაშვილი ი., შათირიშვილი ა. მიკროეოლუციის პროცესების შესწავლა ბუნებრივ პოპულაციებში. 2000. კრებული - თანამედროვე ბიოლოგიის აქტუალური საკითხები, თბილისი, 70-93.
- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. 1984, М., "Мир".
- Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. 1987, 1988. М., "Мир".
- Алтухов Ю.П. Вид и водообразование. 2000. Энциклопедия: современное естествознание. Общая биология. М., "Магистр-пресс", 39-41.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 1989. М., "Наука".
- Бабьева И.П. Систематика дрожжевых грибов. 1984. Сб.: Эволюция и систематика грибов. Л., "наука". 65-78.

- Бабьева Н.П., Голубев В.Н. Методы выделения и идентификации дрожжей. М., Пищ. пром-сть. 120.
- Байдас Е.А., Захаров И.А. Условно-летальные радиочувствительные штаммы дрожжей. Сооб. 1. Выделение, генетическое и радиобиологическое изучение. 1972, Генетика, 8, 2, 101-108.
- Башкирова Е.В. Ферментация 00000метилглюкозида. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. 1989. М., 60-81.
- Берри Д. Биология дрожжей. 1985, М., "Мир".
- Беридзе Г.И. Вина и коньяки Грузии. 1965 Тб., "Сабч. Сакартвело".
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. 1999. М., "Прогресс".
- Вустин М.М. Роды *Williopsis*, *Zygowilliopsis*. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. 1989. М., 12-23.
- Голубев В.И. Эволюция понятия "дрожжи". Успехи современной биологии. 1992, т. 112, вып. 5-6, 715-724.
- Голубовский М.Д. Неканонические наследственные изменения. Природа, 2001 NN8-9, 13-24.
- Гудкова Н.К. Сравнительная генетика дрожжей-сахаромисцетов, не усваивающих галактозу. Автореф, канд. диссерт. 1979, М.
- Гудкова Н.К. Ферментация галактозы. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. 1989. М., 58-59.
- Жарова В.П. Углеводородусваивающий вид *P. guilliermondii*. В сб. Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. 1989. М., 35-49.
- Захаров И.А. Анализ скрещивания у микроорганизмов при половом и бесполом размножении. В кн.: Генетика и селекция микроорганизмов. 1964. М., "Наука", 61-81.
- Захаров И.А. Генетические механизмы эволюции грибов. В сб.: Эволюция и систематика грибов. 1984. М., "Наука", 18-37.
- Захаров И.А. Физиология генетических процессов в клетке. В сб.: Физиологическая генетик. 1976. Л., "Медицина", 114-160.

- Захаров И.А., Ковальцова С.В., Кожина Т.И., Федорова И.В., Яровой Б.Ф. Мутационный процесс у грибов. 1980. Л., "Наука".
- Захаров И.А., Кожин С.А., Кожина Т.И., Федорова И.В. Сборник методик по генетике дрожжей-сахаромисцетов. 1984. Л., "Наука".
- Захаров И.А., Кривинский А.С. Радикационная генетика микроорганизмов. 1972.М., "Атомиздат".
- Захаров И.А., Мацелюх Б.П. Генетические краты микроорганизмов. 1986, Киев. "Наук.думка".
- Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. 1989. "Выш.школа".
- Инге-Вечтомов С.Г. Дрожжи. Итоги науки и техники. 1982. Общие пробл. биологии. М., ВИИТИ, т. 1, 148-192.
- Инге-Вечтомов С.Г. Новые генетические линии дрожжей *Saccharomices cerevisiae*. Вестник Ленинград. ун-та., сер. биолог. 1963, 21, 4, 117-125.
- Инге-Вечтомов С.Г. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии. 2000. Вестн. РАН. 70 (4). 299-306.
- Инге-Вечтомов С.Г., Егорова В.Н. Генетический контроль онтогенетической изменчивости дрожжей. В сб.: Онтогенез микроорганизмов. 1979, М., "Наука". 34-55.
- Инге-Вечтомов С.Г., Карпова Т.С. Частная генетика дрожжей-сахаромисцетов. 1993. с-Петербург.
- Иоканманте Т.Ф. Изучение антагонистических отношений у дрожжей, приемлимых в плодово-ягодном виноделии. В сб. Генетический контроль мутационного процесса у микроорганизмов. 1976. Вильнюс, 8-15.
- Кайдапов Л.З. Генетика популяций. 1996. М., "Выш.школа"
- Квасников Е.И., Нагорная С.С., Куберская С.Л. Дрожжи воды реки Днепр. 1982. -44, N1, 42-46.
- Квасников Е.И., Щелокова И.Ф., Гальченко И.П. Дрожжевая флора шампанского производства. 1975. Виноделие и виноградарство СССР, 5, 18-20.
- Квасников Е.И., Щелокова И.Ф. Дрожжи, биология. Пути использования. 1991. Киев, "Наук.думка".

- Ковалыцова С.А., Захарова И.А., Левитин М.М. Устойчивость гриба *Pullularia pullulans* к летальному и мутагенному действию ультрафиолетовых и рентгеновских лучей. 1970. Цитология, 12, 2, 233-237.
- Кожина Т.К. К вопросу о генетическом контроле споруляции у дрожжей-сахаромикетов. 1978. Генетика, 14, 334-339.
- Кондратьева В.Н. Гетероталлизм. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. 1989. М., 106-120.
- Кондратьева В.Н., Наумов Г.Н. Молекулярный механизм превращения типов спаривания у дрожжей. В сб.: Основные направления генетики микроорганизмов. 1985, М., 19-29.
- Косиков К.В. Генетика дрожжей и методы селекции дрожжевых культур. 1954, М., "Наука".
- Косиков К.В. Генетические методы селекции дрожжей (гибридизация, полиплоидия). 1979. М., "Наука".
- Косиков К.В., Бочаров С.И. Влияние температуры культивирования на процесс приспособления дрожжей к сбраживанию сахарозы. 1959, Микробиология, 28, вып. 3, 59-62.
- Кудрявцев В.Н. Систематика дрожжей. 1954, М., изд-во АН СССР, 427.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. 1968. М., "Высш.школа".
- Ларнопов В.Л. Плазмиды и векторы дрожжей-сахаромикетов. 1980. Генетика, т.16, 2085-2093.
- Левитин М.М., Захаров И.А. Летальный и мутагенный эффект ультрафиолетовых лучей на возбуждение полиспороза льна. 1967. Генетика, 3, 9, 65-70.
- Ли Д.Э. Действие радиации на живые клетки. 1963. М., "Госатомиздат".
- Льюни Б. Гены. 1987. М., "Мир".
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. 1974. М., "Мир".
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. 1974, М., "Мир".
- Моснашвили Г.И. Дрожжевая флора Грузии и ее роль в местном виноделии. Автор. Докт. дис., Тбилиси, 1960.

- Наумова Т.И. Алтагонометрические взаимоотношения. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. М., 1989, 82-92.
- Наумов Г.И. Генетический контроль половой дифференцировки клеток дрожжей сахаромикетов. Тез докл. Кишинев., М., "Наука", 1981, 88.
- Наумов Г.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. II Сравнительное изучение полимерных –фруктозных (SU) генов у *Saccharomyces cerevisiae*. Генетика, 1969 в, т. 5, 11, ст. 117-120.
- Наумов Г.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. I. Комплементация мальтозных генов у видов *Saccharomyces*, не усваивающих мальтозу. Генетика, 1969 а, т. 5, 9, 142-149.
- Наумов Г.И. Изменчивость биохимических признаков, используемых в таксономии дрожжей. Автореф. канд. дисс., М., 1969.
- Наумов Г.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. III К вопросу о взаимодействии мальтозных комплементарных генов у гибридов *Saccharomyces*. Генетика, 1979а, т. 6, 7, 120-125.
- Наумов Г.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. III/ Идентификация мальтозных комплементарных факторов у дрожжей *Saccharomyces*. Генетика, 1970 в, т. 6, 10, 121-124.
- Наумов Г.И. О взаимодействии мальтозных комплементарных генов у гибридов *Saccharomyces*. ДАН СССР. 1970, т. 193, 1, 203-206.
- Наумов Г.И. Сравнительная генетика дрожжей, Сообщ. Комплементация в локусе MAL у видов *Saccharomyces*, не усваивающих мальтозу. Генетика, 1971, т. 7, 9, 141-148.
- Наумов Г.И. Сравнительная генетика признаков, используемых в таксономии дрожжей. Автореф. докт. дисс., М., 1977.
- Наумов Г.И. Таксономическая генетика дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* ферментация сахаров. Сб. Основные направления генетики микроорганизмов. М., "Наука", 1985, 27-35.
- Наумов Г.И. Ферментация мальтозы. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. М., 1989, 50-57.

- Наумов Г.И., Башкирова Е. В. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. XXII. Детерминация сбраживания β -метилглюкозида мальтозными генами MAL C2 и mal x у дериватов штамма *Saccharomyces cerevisiae*. Генетика, 1984, т.20, 9, 1472-1479.
- Наумов Г.И. Гудкова И.К. Идентификация мутаций, блокирующих утилизацию гелектозы у дрожжей *Saccharomyces bayanus*. ДАН СССР. 1978, т.239, Б, 1230-1231.
- Наумов Г.И., Кондратьева В.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. XIX. К новой номенклатуре генов гомо-гетероталлизма у дрожжей-сахаромикетов. Генетика, 1979, т. 15, 6, 986-989.
- Наумов Г.И., Кондратьева В.И., Толсторуков И.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. XV. Детерминация признака "задержанная самодиплоидизация у дрожжей *Saccharomyces bayanus* M-180. Генетика, 1974, т.10, 9, 133-138.
- Наумов Г.И., Наумова Т.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. XIII. Сравнительное изучение сахаромикетов – убийц из различных коллекций. Генетика, 1973, т.9, 11, 140-145.
- Наумов Г.И., Николенко Т.А. Род *Saccharomyces sensu stricto*. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации у дрожжей. М., 1989, 5-11.
- Наумов Г.И., Толсторуков И.И. Сравнительная генетика дрожжей. Сообщ. X. Ресидентификация мутантов типов спаривания у сахаромикетов. Генетика, 1973, т. 9, I, 82-91.
- Наумов Г.И., Юркевич В.В. Выявление усваивающей сахарозу формы в культурах дрожжей *Saccharomyces globosus*. Научн. докл. высш. шк-биол. науки. 1968, 10, 88-91.
- Нестерова Г.Ф. Генетический контроль и физиологические особенности мутантов ski у штаммов-киллеров типа К" дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Генетика, 1992, т. 28, 2, 72-88.
- Нестерова Г.Ф. Киллерные системы дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Генетика, 1983 т. 24, 7, 1141-1151.

- Нестерова Г.Ф. Киллерные системы дрожжей. Успехи соврем. биол. 1988, т.105 (3), 374-392.
- Нестерова Г.Ф. Фундаментальные и прикладные аспекты изучения вирусоподобных плазмид жрожжей-сахаромицетов. Генетика, 1993, т. 29, 4, 581-603.
- Нестерова Г.Ф. Рецессивные поносене-супрессоры, подавляющие антагонистическую активность дрожжей. Генетика, 1980, т.16, 5, 840-847.
- Нестерова Г.Ф., Шабалина М.В., Вовышева Т.В. Генетический контроль коглейности киллерных плазмид типа K2 у *Saccharomyces cerevisiae*. Генетика, 1989, т.25, 10, 1725-1739.
- Попушной И.С., Руснак А.Ф., Кайсын Ф.Я. Антагонистические взаимоотношения в популяциях дрожжей вина. Садовод., виноградарст., и винодел. Молдавии. 1974, 1, 25-31.
- Пушюва Е.А. Сайтспецифическая рекомбинация 2 мкм плазмиды дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Генетика, 1992, т. 28, 2, 25-34.
- Раписвская М.В., Инге-Вечтомов С.Г. Структура и функции локуса, определяющего тип спаривания у дрожжей-сахаромицетов. Молек. биология, 1986, т.20, 1176-1191.
- Риберо-Гайон Ж., Пейно Э., Риберо-Гайон П., Сюдرو П. Теория и практика виноделия. М., Пищ. пром-сть, 1979, т.1, ст. 352.
- Риберо-Гайон Ж., Пейно Э., Риберо-Гайон П., Сюдру П. Теория и практика виноделия. М., Пищ. пром-сть, 1980, т.2, ст.79.
- Руснак А.Ф. Генетическое изучение и селекция некоторых винных дрожжей Молдавии. Автореф. канд.дисс., Л., 1973
- Салия Е.Ш. Выделение винных дрожжей фенотипа "киллер" и определение путей их рационального применения для производства белых и красных столовых вин. Автореф. канд. дис., Тб., 1991
- Слингер М., Берг П. Гены и геномы. 1998, М., "Мир". т. 1-2.
- Скорникова Т.К., Тюрина Л.В. Влияние УФ-излучения на фенотип киллер у винных дрожжей-сахаромицетов и спонтанная изменчивость этого признака. Цитология и генетика, 1982, т 16, 3, 51-53

- Сојдла Т.Р. Действие гена. В кн.: Инге-Вечтомов – Введение в молекулярную генетику. М., "Высш. школа", 1983.
- Сојдла Т.Р., Инге-вечтомов С.Г., Синаров Б.В. Межаллельная комплементація в локусе *ade2* у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. В сб.: Исследования по генетике. Изд-во ЛГУ, т.3, 148-152, 1967.
- Сокурова Е.Н. Мейоз и спорообразование у дрожжей. Успехи микробиологии. 1977, 12, 3-27.
- Толсторуков И.И. Гомоталлизм. В сб.: Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. М., 1989, 93-106.
- Тюрина Л.В., Бурьян Н.И., Скорикова Т.К., Покровская С.С. Распространенность дрожжей рода *Saccharomyces* фенотипа "киллер" в разных винодельческих районах и термостойкость их киллер-фактора. Микробиология, 1986, 55, №3, ст. 511-514.
- Тюрина Л.В., Бурьян Н.И. Фенотипы (killer, нейтральный, чувствительный) дрожжей рода *Saccharomyces* в виноделии и методика их определения. Микробиология, 1975, 44, №2, ст. 357-361.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М., "Наука", 1984
- Чучулашвили И.И. Генетическое изучение гомоталлических дрожжей, выделенных в Грузии. Автореф. канд. дисс., Тб., 1971
- Чучулашвили И.И. Изучение микрорволюционных процессов у дрожжей-сахаромистов. Сборник тезисов I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции. 1985, М., 65-66.
- Чучулашвили И.И. Сравнительно-генетическое изучение природных популяций винных дрожжей Грузии. IV съезд ВОГиС, Матер., Кишинев, 1981, ст. 386.
- Чучулашвили И.И., Самадашвили М.П. Изучение сравнительной радиочувствительности к УФ-излучению дрожжей, выделенных из природной популяции. Сообщ. АН Груз. ССР. 1979, 98, I, 149-151.
- Шандерль Г. Микробиология соков и вин. М., "Мир", 1967.
- Шатиришвили А.Ф. Влияние высокой температуры на процесс митотической рекомбинации у мутантов дрожжей, с нарушенной споруляющей. Труды

- (Междунар. конф. по биологии, посвящ. 80-летию основ. ТГУ). 1998, 154-157.
- Шатиришвили А.Ф., Изучение генетического контроля мейоза и образование аскоспор у дрожжей *Saccharomyces paradoxus*. Автореф. канд. дис., Тб., 1974.
 - Шатиришвили А.Ф. Изучение генетического контроля споруляции у дрожжей *Saccharomyces paradoxus*. Генетика, 1973, т.9, 11, ст. 107-112.
 - Шатиришвили А.Ф. Индуцирование УФ-лучами мутаций, подавляющих споруляцию у дрожжей. Труды Тбилисского ун-та 1972, А-5,147, ст. 189-192.
 - Шатиришвили А.Ф., Садагншвили Т.Г., Зарнадзе Т.И., Менабде М.В. Антагонистическая активность природных сахаромикетов. Georgian Medical News. Ежемесячный научн. бюлл., №1 (70) янв., 2001, ст. 48-51.
 - Щуров М., Коцдратьева В.И. Род *Hansenula* (*Pichia*). Сб. Генетические основы классификации и идентификации дрожжей. М., 1989, ст. 23-35.
 - Яблоков А.В. Популяционная биология. М., "Высшая школа", 1987.
 - Arch J.A., von. Rodrigues de Miranda L., Smith Th., Yarrow D. The genera of the yeasts and the yeast - like fungi. Stud. Mycol., 1977, 14, p. 1-42.
 - Ashida S., Shimazaki T., Kitano K., Hara S. The killer system in yeast. Agricult. and Biol. Chem. v. 47, 1, 2953-63, 1983.
 - Bailly V., Lauder S, Prakash S., Prakash L. Yeast DNA repair proteins Rad 6 and Rad 18 form a heterodimer that coregulating, DNA binding, and ATP hydrolytic activities J. Boil. Chem. 12, 272(37) 23360-5, 1997
 - Bennett J. A., Payne R. W., Yarrow D. Yeasts: characteristics and identification, Cambridge a. o.: Cambridge University Press, 1983
 - Bennett J. A., Payne R. W., Yarrow D. A guide to identifying and classifying yeast. London. New York, Melbourne, 1979.
 - Berge ten A. M. The genetics of maltose and L -D - methylglucoside fermentation in *Saccharomyces cerevisiae* Adv. carbohydr. chem. biochem. V. 32.3, 125-233, 1976.

- Berge ten A. M., Zoutewelle G, van de Poll K. W.
Regulation of maltose fermentation in *Saccharomyces cerevisiae*
Mol. Gen. Genet. V123,3,233-246,1973.
- Bernardi C. The petite mutation in yeast.
Trends in Biochem. Sci. 1979, 4, 197-207.
- Bennett J. A., Payne R. W., Yarrow D.
Yeasts, characteristics and identification. Cambridge Univ.
Press. 1983.
- Bevan E. A. The killer system in yeast: viruses and plasmids in Fung,
Ed. P. A. Lembre. N. Y.: Marcel Dekker. p161-169, 1979.
- Bevan E. A., Herring A. J., Mitchell D. S. A new killer toxin
produced by yeast. *Nature* v245 81-93, 1983.
- Bevan E. A., Makowar M. The physiological basis of the killer
character in yeast. *Proc. XI. th Congr. Genet (Abstract)* 1,202, 1963.
- Bevan E. A., Somers J.M. Somatic segregation of the killer (k) and
neutral (n) cytoplasmic determinants in yeast. *Genet. Rev.*,
1969, 14, 71-77.
- Borst P., Grivell L. A. The mitochondrial genome of yeast
Cell, 1978, v15, II, 705-723.
- Botstein A., Davis S., *Fungal genetics*, Oxford, Blackwell
Sci Publ. 1981.
- Botstein A., Davis S. *Fungal genetics*, Oxford, Blackwell
Sci Publ. 1989.
- Bruenn J. The killer systems of *Saccharomyces cerevisiae* and of
other yeasts: *Fungal Virology*. Ed Back K. W. Press Boca Raton.
Fla., 1986, Chap. 2, 86-99.
- Buck K. W. *Fungal virology - an overview*, *Fungal virology*, Ed.
Buck K.W. CRC Press., Boca Raton Fla, 1986, Chap I, p2, 1986.
- Byers B. Cytology of the yeast life cycle In: *The Molecular biology of
the yeast Saccharomyces*. Ed. by Strathern J., Jones E.,
Broach J., 1981, 59-96.

- Byers B., Goetsch L. Electron microscopic observations on the meiotic karyotype of diploid and tetraploid *Saccharomyces cerevisiae*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1975, 72, 5056-5060., 1975.
- Cansado J., Barros Velazquez J., Siero C, Gacto M, Villa T. G., Presevece of non-suppressive, M2-related dsDNA molecules in *Saccharomyces cerevisiae* strains isolated from spontaneous fermentations. Microbiol Lett, 1999, v15; 181(2) p211-215.
- Carlson M., Botstein D. Genes at telomeres: fermentation gene families. Mol. Cell. Biol., 1983, v3, 351-355. .
- Chand Y. S., Dubin R. A., Perkins E., Michels K.A., Needieman R. B. Identification and characterization of the maltose permease in a genetically defined *Saccharomyces* strain. J. Bacteriol, 1989, v171, 11, 6148-6154.
- Chang L. T., Tuverson R. W., Non-Nuclear inheritance of UV- sensitivity in *Neurospora crassa*. Canada. J. Genet. Cytol, 10, 920-927, 1968.
- Cohen J. D., Goldenthal M. J., Buchferer B., Marmur J. Mutational analysis of the MALI locus of *Saccharomyces*: identification and functional characterization of three genes. MOL. Gen. Genet., 1984, v196, 2, 208-216.
- Cohen J. D., Goldenthal M. J., Chow Th., Buchferer B., Marir J. Organization of the MAL loci of *Saccharomyces*: physical identification and function characterization of three genes at MAL6 locus. Ibid., 1985, v200, 1-8.
- Craig E., Regulation and function of the HSP70 multigene family of *S. cerevisiae*. Stress proteins in Biology and Medicine, 1990, 279-286.
- Crisco G., Gallo M., Pernice A., Killer activity at different pHs agents *Cryptococcus neoformans* var. *neoformans* serotype A. by environmental yeast isolates. Mycoses, 1999; 42(11-12) PG01-G08.
- Douglas H. C., Hawthorne D. C., Enzymatic expression and genetic linkage of genes controlling galactose utilisation in *Saccharomyces*,

Genetics, 1964, 49, 5, 837-844.

- Draetta G., Cell cycle control in eukaryotes: molecular mechanisms of cdc2 activation. *Trends Biochem. Sci.*, 1990, 378-383.
- Dujon B., Mitochondrial genetics and function. *Yn: Molecular biology of the yeast Saccharomyces*. Cold spring Harbor Lab., 1981, 505-536.
- Eliasson A., Hobbly T., Hahn - Hagerdal I. Xylose utilisation by recombinant strains of *Saccharomyces cerevisiae* on carbon sources. *Appl Microbiol Biotechnol* 1999, 52(6), 829-833.
- Emter et. al., Emter O., Mechler B., Achstetter T. Yeast pheromone α -factor is synthesized as a high molecular weight precursor. *Biochem and Biophys Res Commun*, 116, 3, 822-229, 1983.
- Esposito M. S., Esposito R. K. The genetic control of sporulation in *Saccharomyces*. I The isolation of temperature-sensitive sporulation deficient mutants. *Genetics*, 1969, 49, 1, 79-89.
- Esposito M. S., Esposito R. E., Arnaud M., Halvarson H. D. Acetate utilization and macromolecular synthesis during sporulation of yeast. *J. Bacter.*, 1969, 100, 1, 180-186.
- Esposito M. S., Frink N., Bernshein F., Esposito R. S. The genetic control of sporulation in *Saccharomyces*. II. Dominance and complementation of mutants of meiosis and spore formation. *Mol. Gen. Gen.*, 1972, 114, 3, 241-248.
- Esposito R. K., Klapholz S., Meiosis and ascospore development. *Yn: The molecular biology of the yeast Saccharomyces Life cycle and inheritance*; Strathern J., Jones E., Broach S., 1981, 211-287.
- Extremera A. L., Martin J., Montoya E. A new killer toxin produced by *Saccharomyces cerevisiae*, *Curr. Genet.*, v5, 3, 17-27, 1982.
- Featherstone C. An ATP-driven pump for secretion of yeast mating factor. *Trends Biochem. Sci.*, 1990, 15, 5, 169-170.
- Fincham J. R. S., Day P. R., Radford A, Fungal genetics. Oxford. Blackwell Sci. Publ., 1979.

- Fogel S., Mortimer R. K., Recombination in yeast. *Ann. Rev. Genetics*, 1971, v5, 219-236.
- Fogell T. W. Let's call a yeast a yeast. *Gen. J. Microbiol.*, 1977, v23, 18, 945-946.
- Fletcher A.B. The 2 μ m circle plasmid of *Saccharomyces cerevisiae*. *Yeast*, 1988, v4, 27-40.
- Gallwitz D., Suzes J., Structure of a split yeast gene: complete nucleotide sequence of the acton gene in *Saccharomyces cerevisiae*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1980, v77, 2546-2550.
- Gilliland R. B., A yeast hybrid heterozygote in four fermentation character. *Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg. Ser. physiol*, 1949, 24, 347.
- Gilliland R. B. Identification of gene for maltose fermentation in *Saccharomyces diastaticus*, *Nature*, 1954, 173, 409.
- Gilson E. Multipurpose role for RAPI, a yeast DNA Jooping protein. *Res. Microbiol.*, 1989, 140, 7, 433-438.
- Goldenthal M. J., Cohen J. D., Marmuz J. Isolation and characterization of a maltose transport mutant in yeast *Sacch. cerevisiae*. *Curr. Genet.*, 1983, v7, 3, 195-199.
- Goto K., Fukuda H., Kichse K., Kitano K., Hara S., Cloning and nucleotide sequence of the KHS Killer gene of *Saccharomyces cerevisiae*. *Agric. Biol., Chem.* v55, 1953-1959, 1991.
- Grivell L. A. Restriction and genetic maps of yeast mitochondrial DNA, *Saccharomyces cerevisiae*. *Yn: Genetic maps*. Ed. by S. J. O'Brien. Cold Spring Harbor Lab., 1984, v3, 234-247.
- Gulliermond A., *The yeasts*. New York, 1920.
- Gufreres J. M. Application of the amide test to differentiation of species of the genus *Saccharomyces*. *Int. J. Microb*, 33, 1, 90-93, 1990.
- Guth E., Hashimoto T., Conti S. F. Morphogenesis of Ascospores in *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Bact.*, 1972, 109, 2, 869-880.

- Haber J. B. Mating-type genes of *Saccharomyces cerevisiae*. In: Mobile Genetic Elements, Academic press. 1983, 559-619.
- Haber J. E., Esposito M. S., Magee, Esposito R. E. In: Spores VI, Amer. Soc. Microbiol. Press, Washington, D. C., 1975, p132.
- Haber J. E., Halvorson H.O., J. Bacteriol., 1972a, v109, p1027
- Haber J. E., Sogin S. J., Halvorson H. O. In: Proceedings IV, International Fermentation Symposium "Ferment Technology Today" 1972 b, v109, 857-863.
- Hanes S.D., Burn V. E., Sturley S. R., Tipper D. Y., Bostain K. A. Expression of a RNA derived from the yeast killer preprotoxin gene. Implication for processing and immunity. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1986, V86, G, 1675-1679.
- Hansen Em. Chr. Grudlogen zur Systematik der Saccharomycetinae., Ztbl. f. Bakt. II. B. 12, 1904, 525.
- Harashima, Oshima V. Functional equivalence and codominance of homothallic genes Hma/hma and Hma/hma, in *Saccharomyces* yeasts. Ibid., 1980, v95, 4, 819-831.
- Hartwell L. H. Genetic control of cell division cycle in yeasts. J. Molec. Biol. 1971, v59, 183-194.
- Hartwell L. H. *Saccharomyces cerevisiae* cell cycle Bacteriol. Rev., 1974, 38, 164-198.
- Haupt W., Alps H. Über die Vergärung der Melibiose durch *Saccharomyces* Stämme. Arch. Mikrobiol, 1963, 45, 179-187.
- Hawthorne D. C. The genetics of alpha-methyl-glucoside fermentation in *Saccharomyces*. Heredity, 1958, 12, 3-4.
- Hawthorne D.C. The genetics of galactose fermentation in *Saccharomyces* hybrids. Compt. rend. Lab. Carlsberg. Ser. physiol., 1956, 26-35.
- Hawthorne D. C. A deletion in yeast and its bearing on the structure of the mating type locus. Genetics, 1963, 48, 1727-1731.

- Herskowitz I. Life cycle of the budding yeast *Saccharomyces cerevisial*. *Microbiol. Rev.*, 1988, v52, 4, 536-553.
- Hicks J. B., Strathern J. N., Herskowitz A. The cassette model of mating type interconversion in DNA. In: *Insertion elements, plasmides and episomes*. New York, Cold Spring Harbor, 1977, 457-467.
- Hofmann J., Laroche T., Brand A., Gasser S. Rap factors necessary for DNA loopformation in vitro at the silent mating type locus HML. *Cell*, 1989, 57, 5, 725-737.
- Holliday R. Radiation sensitive mutant of *Ustilago maydis*. *Mutat. Res.* v4: 557-559, 1965.
- Hopkins R. H. Amylase systems in culture and wild yeasts. *Wallerstein. Lab. Comm.* 1958, 21, 309-322.
- Khan C., Eton. R. The dispersed repeated family of MAL loci in *Saccharomyces*. *J. Bacteriol.* v. 197, 3, 949-952, 1984.
- Klockner A. *Die Carugsorganismen*. Berlin, 1924.
- Kochova-Kratochvilova A. Classification principles for yeast - like genera. *Biologia*, 1984, 39, 7, 717-728.
- Kodovaki K., Halvorson H. O. Apperance of a new specias of ribonucleic acial during sporulation in *Saccharomyces cerevisial*. *J. Bact,m* 1971, 105, 3, 826-830.
- Kreger van Rij N. J. W. General clasiification of the yeasts (The yeasts: A taxonomic study. 3-rd ed.) Ed. Kreger van Rij N. J. W. Amsterdam, Elsevier Biomedical Press. 1984, 1-44.
- Kreger van Rij N. J. W. Clasiification of the yeasts //The yeasts/ Ed. A.H.Rose J.S.Harrison. - London etc.:Acad. Press, 1986. -Vol. 1. -p. 5-61.
- Kreger van Rij N. J. W. Endomycetals, Basidomycetous yests and relatent fange. *The Fungi: An advanced treatise*. Ed.G.S.Ainsworth etc, London, Acad Press., 1973, 4A, 11-32.

- Kreger van Rij N. J. W. General classification of the yeasts (The yeasts: A taxonomic study. 3-rd ed.) Ed. Kreger van Rij N. J. W. Amsterdam, Elsevier Biomedical Press. 1984, 1-44.
- Lawrence C.W. Are pyrimidine dimers non-instructive lesions?, Mol. Gen. Genet., 1981, v182, 511-521.
- Leupold U. Sex appeal in fission yeast. Curr. Genet., 1987, 12, 7, 543-545.
- Lindegren C.C. The yeast cell, its genetic and cytology. St. Louis: Ed. Publ. Inc. 1949.
- Lindegren C.C. Yeast genetics: life cycles, Cytology, Hybridization, vitamin synthesis and adaptive enzymes. Bact. Revs. V/X, 3-4, 111-118, 1945.
- Lindegren C.C., Lindegren G. Eight genes controlling the presence or absence of carbohydrate fermentation in *Saccharomyces*. I. Gene Microb., 1956, 15, 1-14.
- Lindegren C.C., Pittman D. The "all-or-none" nature of X-ray induced backmutation at the melitose locus in *Saccharomyces*. Genetics, 1959, 30, 169-189.
- Lodder J. General classification of the yeast. In: The yeasts: A taxonomic study. 2-nd ed. Ed. J. Lodder, Amsterdam, London, North-Holland, 1970, 1-33.
- Lodder, Kreger-van Rij, N. I.W. The yeasts: A taxonomic study. Amsterdam, North-Holland, 1952.
- Loidi J., Nairz K., Klein F., Meiotic Chromosome synapsis in a haploid yeast. Chromosoma, 1991, 100, 4, 221-228.
- Losada M. The hydrolysis of raffinose by yeast melbiose and the fermentation of raffinose complementary gene action. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. ser. physiol., 1957, 25, 460-472.
- Makower M., Bevan E.A. The inheritance of a killer character in yeast (*Saccharomyces cerevisiae*). Genetics today. Ed. M. Geerts, 1963, v1, 202-206.
- Marian C. Regulation of sugar utilisation in *Saccharomyces* species. J. Bacteriol. 1987, 169, 11, 4873-4877.
- Mekec C., Lawrence M.A. Restriction mapping of DNA and the taxonomy of *Saccharomyces* Yeast. v5. Spec. iss. 379-383, 1989.

- Miller J.J. Sporulation in *Saccharomyces cerevisiae*. In: The yeast. 2-nd ed. Ed. A.H.Rose, J.S.Harrison. London etc., Acad. Press, 1989, v3, 490-550.
- Mitchell D.Y., Bevan E.A., Scv. Killer viruses in yeast. *Yeast Genet.: Fundan. and Appl. Aspects.*, New York. e.a., 1983, 371-419.
- Moens P.B. Serial sectioning in electron microscopy. *Proc. Can. Fed. Biol. Soc.*, 1970, 13, 160.
- Moens P.B. Fine structure of ascospore development in yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Gan. J. Microbiol.*, 1971, 17, 507-510.
- Moraes L., Astolfi-Filho S., Oliver S. Development of yeast strains for the efficient utilisation of starch. *Appl. Microbiol. Biotechnol* 1995, 43(6): 1067-76.
- Mortimer R.K., Fogel S., Genetical interference and conversion. *Jn: Mechanisms in Recombination*, Grell, R, Edition Plenum Press, New York, 1972, 236-428.
- Mortimer R.K., Schild D. Genetic mapping in *Saccharomyces cerevisiae*. *Jn: Molecular biology of the yeast Saccharomyces Life cycle and inheritance*. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Lab. 1981. 11-26.
- Mortimer R., Schild D., Contopoulou R., Kans J. Genetic map of *S. cerevisiae*, addition 10. *Yeast*. 1989. vol.5, p.321-403.
- Naumov G., Turakainen H., Naumova E., Aho S., Korhova M. A new family of polymorphic genes in *Saccharomyces cerevisiae*: α -galactosidase genes ME 1-MEL 7. *Mol. Gen. Genet.*, 1990, 224, 119-128.
- Nicabadze N., Shatirishvili A. The study of Mutagenic and Letal effects of ultraviolet Ligton the stains the vine different copper Resistance. *Bull: Georg. Acad. sci.* 153, 1, 88-90, 1996.
- Oshima Y. Genetic studdies on the fermentability of *Saccharomyces*. On fermentability of maltose. *J.Ferment. Technol.*, 1960, 38, 521.
- Oshima Y. The inter cistromic complementation of the polimeric genes for maltose fermentation in *Saccharomyces*. *J. Ferment. Technol.*, 1967, 46, 550.
- Oeser H. Genetische Untersuchungen uber das Paarungs thypverhalten bei *Saccharomyces* und die maltose gene ciniger untergargen Bierhefem. *Arch. mikrobiol.*, 1962, 44, 47-74.

- Oeser H., Windisch S. Die Betimmung eines weiteren maltose Genes bei Hofen der Gattung, *Saccharomyces*. *Nature wissensch.*, 1964, 51, 122.
- Parkins D.D., Barry E.G., *The cytogenetics of Saccharomyces*. *Adv. Genet.*, 1977, 19, 133-285.
- Petukhova G., Stratton S.A., Sung P. Single strand DNA binding and annealing activities in the yeast recombination factor Rad59. *J. Biol. Chem.* 274 (48), 26, 33839-42, 1999.
- Philliskizk G., Young T.W. The occurrence of killer character in yeast of various genera. *Abtonic van Leavenboc J. Microbiol. sérol.* v41, 147-156, 1975.
- Poulard A., Simon L. La microflore levurienne du vignoble nantais. *Cryptohamic Mycol.*, v 2, 2, 13035, 1981.
- Pringle S., Hartwell L. The *S. cerevisiae* cell cycle. In: *The molecular biology of the yeast Saccharomyces. Life cycle and inheritance*. Eds. Strathern S., Jones E. Broach S., 1981, 97-142.
- Rapport E. Some fine structure features of meiosis in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Car. J. Genet. Citol.*, 1971, 13, 55-62.
- Robek E., Pfeiffer P., Radler F. Purification and characterisation of extracellular and intracellular killer toxin of *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Gen. Microbiol.* v128, 2699-2711, 1982.
- Roberts C., Ganesan A. T., Haupt W. Genetics of melibiose fermentation in *Saccharomyces cerevisiae italicus var. melibiosii*. *Heredity* 13, 1959, 499-517.
- Roberts C., Van der Walt S.P. Investigation on maltose utilization in *Saccharomyces*. I. *Compt. rend. trav. Lab. Carlsber., Ser. Physiol.*, 1960, 32, 19-31.
- Roeder G. S. Chromosome synapsis and genetic Recombination. *Trends in Genet.* 1990, v6, 385-389.
- Rogers D. T., Bevan E. A., Group classification of killer yeast based on cross-matings between strains of different species and origin *J. Gen. Microbiol.* v105, 199-205, 1978.

- Sarachek A., Bich J. T., Some phylogenetic implications of action spectra for fotoreactivation of ultraviolet-inactivated yeast s. Arch. Microbiol., 1975, v104, 1, 73-75.
- Schweyen R. J., Steyrer U., Kaudewitz F., Mapping of mitochondrial genes in *Saccharomyces cerevisial*, Mol, and Gen, Genet. 1976, 146, 117-132.
- Setlow R. B., Carrier W. L. Pyrimidine dimers in ultravioletirradiated DNA's. J. Mol. Biol., 1966,v17,237-247.
- Sherman F. Studies of yeast cytochorme c: how and why they started and why they continued. Genetics. 1990. vol.125. 9-12.
- Sherman F., Fink G. R., Lawrence C. Metods in yeast genetics. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1979.
- Sherman F., Lawrence C. W. *Saccharomyces*. 9n: Handbook of genetics. v1, New Yourk-London, Plenum Press. 1974, 359-393.
- Stratford M. Yeast froculation. Yeast., 1989, v5, 6, 487-496.
- Strathern J.N., Herkowitz J. Asymetry and directionality in production of new cell types during clonal growth: the switening pattern of homothallic yeast. Cell, 1979, 17, 2, 371-381.
- Suzuki K. Role of sexual agglutination. Yeast, 1986, 2, Spec. iss., p. S377.
- Tanaka A. Fukui S. Metabolism of n-alkanes: the yeasts. London ect. Acad. Press, v3, 261-287, 1989.
- Tipper D. J., Bostian K. A. Double-stranded ribonycleic acid killer systems in yeast. Microbiol Rev. 1984, 48, p125-138.
- Tipper D. J., Bostain K. A. Transcripts of the dsKNA virus-lobe plasmides of killer yeast. J. Cell. Brochem, 1983, suppl. 7A, 125-132.
- Toh-e A., Wickner R. B., Cuerry P., Chromosomal superkiller mutants of *Saccharomyces cerevisial*. J. Bacteriol. v136, 3, 1002-1007, 1980.
- Turacainen H., Aho S, Korhola M, MEL2 gene from *Saccharomyces cerevisial*. Yeast 4 (special is suc) 370-391, 1988.

- Van der Walt J.P. The typological yeast species and its delimitation. The yeasts, 2-nd ed. A. H. Rapse, J. S. Harrison. London etc., Acad Press, 1987, v1, 95-122.
- Wickerman L. J. The genus *Hansenula* H-et. Sidow. The yeast: A taxonomic study. Ed. J. Lodder, Amsterdam, 1970, 226-325.
- Wickerham L. J., Burton K. A. Occurrence of yeast mating types in nature, J. Bacteriol., 1952, 63, 3, 449-451.
- Wickerham L. J., Burton K. A. A simple technique for obtaining mating types in heterothallic diploid yeasts, with special reference to their uses in the genus *Hansenula*. Ibid., 1954, 67, 2, 303-308.
- Wickner R.B. Killer double-stranded RNA plasmids of yeast; plasmid v.2, 3, 303-322, 1979.
- Wickner R.B. Double-stranded RNA replication in yeast the Killer system. Annu. Rev. Biochem. v. 55., Palo. Alto, Calif., 1986, 373-395.
- Wickner R.B. Yeast viralogy. The FASEB J. 1989, v. 3, 2257-2293.
- Winge O., Laustsen O. One two types of spore termination and on genetic segregation in *Saccharomyces*, demonstrated through single-spore cultures. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Ser. physical., 1937, 22, 99-121.
- Winge o., Lausten O. On 14 new yeast types produced by hybridization. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Ser. physiol., 1939, 22, 338-352.
- Winge O., Roberts C. The polymeric genes for maltose fermentation in yeast and their mutability. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Ser. physiol., 1950, 25, 35-58.
- Winge O., Roberts C. The polymeric genes for maltose, raffinose and saccharose fermentation in yeast. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Ser. physiol., 1952, 25, 141-161.
- Winge O., Roberts C. The genes for maltose and raffinose fermentation in *Saccharomyces cerevisial*, strain yeast, Fram. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Ser. physiol., 1953, 25, 241.
- Winge O., Roberts C. A genetic analysis of melibiose and raffinose fermentation. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg. Ser. physiol., 1957, 25, 419.

- Winge O., Roberts C. Yeast genetics: In: The chemistry and Biology of yeast. New York, Acad. Press, 1958.
- Whals A.E. Biology of cycle in yeasts. London etc: Acad. Press. 1987, v1, 282-377.
- Woods D.R., Bevan E.A. Studies on the nature of the Killer factor produced by *Saccharomyces cerevisiae*. J. Gen. Microbiol. 1968, 51, 115-126.
- Yanagida M. Higher-order chromosome structure in yeast. J. Cell. Sci. 1990, 96, 1, 1-3.
- Yamazaki M., Goto S., Komogata K. An electrophoretic comparison of the enzymes of *Saccharomyces cerevisiae*. J. Gen. and Appl. Microbiol., 29, 4, 305-318, 1983.
- Yarrow D. Genus 22. *Saccharomyces Meyen ex Reess* /The yeast a taxonomic study/ Ed. N. J. W. Kreger-van Ris Amsterdam: Elsevier Sci. Publ., 1984, 379-395.
- Yarrow D., Nakase T. DNA base composition of species of the genus *Saccharomyces*. Antonie van Leeuwenhoek, 1975, v. 41, p. 81-88.
- Young T.W. Killer yeasts, The yeasts, eds Rose A. Harrison J.S., v.2. Yeasts and Environment, 1987. Chap. 6, 131-153.
- Young T.W., Yagin M. A comparison of the killer character in different yeasts and the classification/ Antonie van Leeuwenhoek, 1978, 44, 1, 59-77.
- Zimmerman F.K. The effect of liquid holding on chemical induced lethality and mitotic gene conversion in *Saccharomyces cerevisiae*. Molec. Gen. Genet., 103, 11-20, 1968.