

ნ. ტოგონიძე, მ. ახალკაცი

ცის ექსპოზიციის გავლენა *Primula*-ს გვარის სახეობების

ფენოლოგიურ რიტმზე

თბილისის ბოტანიკური ბაღი და ბოტანიკის ინსტიტუტი

ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტი

1. შესავალი

კლიმატის გლობალური ცვლილების ფონზე განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს მცენარეთა ყვავილობის ფენოლოგია, რადგან იგი აღმოჩნდა მნიშვნელოვანი ინდიკატორი მცენარის ადაპტაციის ტენდენციების დასადგენად ტემპერატურის ცვლილებასთან კავშირში (Molou, 1989, კორნერი, 2008). ამასთან, ნაჩვენებია (Akhalkatsi, Wagner, 1996; Akhalkatsi, Wagner, 1997), რომ ყვავილობის ფენოლოგიის რიტმი უშუალოდაა დაკავშირებული რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურულ თავისებურებებთან. თუმცა, ამ მიმართულებით, სამწუხაროდ, ძალიან ცოტა კვლევაა ჩატარებული.

მეტად თვალსაჩინოა მაღალი ტემპერატურის ეფექტი რეპროდუქციული ფაზების ხანგრძლივობაზე მცენარეთა იმ სახეობებში, რომლებიც სენსიტიურ ჰაბიტატებში იზრდება (Olesen et al., 2002). განსაკუთრებული მნიშვნელობა ამ მხრივ ენიჭება მაღალმთის და არქტიკული ზონის მცენარეებს, სადაც ვეგეტაციური სეზონი ძალიან ხანმოკლეა და მცენარეს თესლწარმოქმნის პროცესისთვის მცირე დრო გააჩნია, რომელიც კლიმატის ცვლილების ფონზე შეიძლება კრიტიკულ ზღვრამდე შემცირდეს და რეპროდუქციული პროცესი ვერ დასრულდეს (Ladinig, Wagner, 2005; Milla, et al., 2009).

ასეთივე დიდი მნიშვნელობა ენიჭება კლიმატის ცვლილების გავლენას ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ტყის სახეობებზე, რომელთა რეპროდუქცია ხორციელდება ტყეში ფოთლების გამოსვლამდე. მოსალოდნელია, რომ კლიმატის ცვლილებით გამოწვეულმა ადრე ან გვიან დაწყებულმა სავეგეტაციო სეზონმა, გავლენა იქონიოს ამ სახეობების წარმატებულ რეპროდუქციაზე და გამოიწვიოს ყვავილობის ფენოლოგიის ფაზების გარკვეული გადაანაცვლება. ეს კი თავის მხრივ გავლენას მოახდენს თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ და ხარისხობრივ მაჩვენებლებზე, რაც საბოლოოდ განსაზღვრავს მცენარის გამრავლებას და სახეობის გადარჩენას. ამ მხრივ კვლევები თითქმის არ არის ჩატარებული, ამიტომ ჩვენ გადავწყვიტეთ შეგვესწავლა ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ტყის მცენარეების ფენოლოგია

განსხვავებულ გარემო პირობებში და დაგვედგინა კლიმატის როლი ფენოლოგიური ფაზების მიმდინარეობისას.

მიკროჰაბიტატის კლიმატის ჩამოყალიბებისა და, შესაბამისად, მცენარის ზრდა-განვითარებისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ცის ექსპოზიციას, რომელიც განპირობებულია ერთის მხრივ ლანდშაფტის მიკროტოპოგრაფიული თავისებურებებით, ხოლო მეორეს მხრივ არსებული მცენარეულობის იარუსების სიხშირით და დაფარულობით (Théry, 2001; Tabari, 2005). ცის ექსპოზიციაში იგულისხმება არა მარტო განათება, რომელიც აღწევს მცენარემდე, არამედ სხვა მრავალი გარემო ფაქტორიც. მცენარეულობის დაფარულობის მიხედვით ჩვენ შეგვიძლია მიახლოებით განვსაზღვროთ, თუ როგორი ტენიანობა და ტემპერატურაა ამა თუ იმ მიკროჰაბიტატში. თუმცა, რასაკვირველია ყველაზე მნიშვნელოვანი ფაქტორი, რომელიც ცის ექსპოზიციით არის განსაზღვრული, განათებაა. ამ ფაქტორმა შეიძლება როგორც დადებითად, ასევე უარყოფითად იმოქმედოს მცენარის განვითარებაზე და ფუნქციონირებაზე. თუმცა, მცენარეებს აქვთ ადაპტაციის უნარი ჭარბი სინათლის დამაზიანებელი მოქმედების მიმართ (ლარხერი, 2006). სინათლის სპექტრს შეუძლია პირდაპირი გავლენა მოახდინოს მცენარეებისა და ცხოველების სიცოცხლისუნარიანობაზე და მისმა დონემ შესაძლოა განსაზღვროს მცენარეთა მრავალფეროვნება (Théry, 2001).

ჩვენი კვლევის მიზანია დავადგინოთ ცვლილებები მცენარის ფენოლოგიურ ფაზების ხანგრძლივობაში, რაც გამოწვეული იქნება გარემო ფაქტორების ცვალებადობით ერთი და იგივე სახეობის ინდივიდების განსხვავებულ ჰაბიტატში არსებობისას. შედეგად, ჩვენ შეგვეძლება დავადგინოთ მცენარის ცალკეული სახეობის ადაპტაციის ამპლიტუდა კონკრეტული ჰაბიტატის მიმართ და განვსაზღვროთ მისი გადარჩენის შანსი ცვლად გარემოში. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია იშვიათი და საფრთხეში მყოფი სახეობებისთვის, აგრეთვე, იმ მცენარეთათვის, რომლებიც კლიმატისადმი მგრძნობიარე ჰაბიტატში იზრდებიან, როგორცაა ჭარბტენიანი ტერიტორიები, არიდული რეგიონები და მაღალმთა.

ამდენად, ჩვენ კვლევის ობიექტად შევარჩიეთ ფურისულას (*Primula*) გვარის სახეობები, რომელთა შორის არის, როგორც ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ტყის სახეობები, ისე სხვა სენსიტიურ გარემოში, კერძოდ, ალპურ და ტენიან მდელოებზე მოზარდი სახეობები.

2. მასალა და მეთოდოლოგია

2.1. კვლევის ობიექტი და ადგილი

ცის ექსპოზიციის ეფექტი ფენოლოგიურ რიტმზე შესწავლილი იქნა 6 სახეობასა და 18 კვლევის ადგილზე. შესწავლილი სახეობებია: *P. woronowii*, რომელიც საქართველოში გავრცელებული ფურისულას სახეობებიდან ყველაზე დაბურულ, მუხნარ-რცხილნარ ტყეში იზრდება. *P. macrocalyx*-ი იზრდება წიფლნარ ტყეში, *P. amoena* გვხვდება როგორც სუბალპურ არყნარ ტყეში, ისე სუბალპურ და ალპურ მდელოებზე. ორი დანარჩენი სახეობა გავრცელებულია მხოლოდ სუბალპურ და ალპურ მდელოებზე (*P. cordifoia*, *P. algida*). ერთი მათგანი (*P. auriculata*) კი გვხვდება ტენიან მდელოებზე სუბალპურ და ალპურ ზონაში.

კვლევა ჩატარდა კახეთში, ყვარლის რ-ნი, სოფ. შილდა (*P. woronowii*), დაბა წყნეთში, თბილისის მიდამოები (*P. macrocalyx*), ყაზბეგის რ-ნში, ცენტრალური კავკასიონი (*P. amoena*, *P. cordifoia*, *P. algida*, *P. auriculata*).

2.2. ცის ექსპოზიციის განსაზღვრა

ცის ექსპოზიცია (sky exposition) არის კონკრეტული ადგილის ზემოთ, 180°-იანი კუთხით განსაზღვრული ცის გახსნილი ნაწილის პროცენტი, საიდანაც მზის სხივი ეცემა ნიადაგის ზედაპირს. მისი ანალოგიური ცნება არის მცენარეულობის გახსნილობა (canopy openness), რომელიც უფრო მისაღებია ტყის ეკოსისტემისთვის, სადაც ცას ნიადაგის ზედაპირიდან ძირითადად მცენარე ფარავს, თუმცა, ამ მხრივ, ფერდობის ტოპოგრაფია ასევე დიდ როლს ასრულებს, როგორც ტყეში, ისე ალპურ ზონაში, სადაც მცენარეულობის სიმალლე უმნიშვნელოა. ამიტომ ჩვენ ვიყენებთ ტერმინს - ცის ექსპოზიცია, როგორც ჰაბიტატის განათებულობის ზოგად მაჩვენებელს, რომელიც გავლენას ახდენს მის მიკროკლიმატზე, კერძოდ განსაზღვრავს ტემპერატურას და ტენიანობას.

ცის ექსპოზიციის განსაზღვრისთვის ვიყენებდით სპეციალურ ლინზას - "თევზის თვალს" (Fisheye), რომელიც 180°-იანი კუთხით იღებს გარემოს. ფოტოების გადაღება ხდებოდა დიგიტალური ფოტოაპარატის Nikon CoolPix 5000-ის საშუალებით. ალპურ ზონაში ცის ექსპოზიციის განსაზღვრისთვის გადაღება მოხდა ივლისის პირველ კვირაში, ერთჯერადად. ხოლო ტყის სახეობების შემთხვევაში "თევზის თვალის" ლინზის გამოყენებით ფოტოებს ვიღებდით 2-ჯერ. პირველად ტყის შეფოთვლამდე, ხოლო მეორედ, მაშინ როდესაც სრულიად შეიფოთლებოდა ტყე. *P. woronowii*-ს შემთხვევაში აღწერები ტარდებოდა 2 წლის განმავლობაში (2008-2009 წწ) ადრე გაზაფხულსა და ზაფხულის დამდეგს.

გადაღებულ ფოტოს ვამუშავებდით სპეციალური კომპიუტერული პროგრამით "Gap Light Analyzer". პროგრამა საშუალებას გვაძლევს გამოვითვალოთ განათებულობის მრავალი

რიცხვითი მაჩვენებელი, მაგრამ მათგან ჩვენ ვიყენებთ მხოლოდ ცის ექსპოზიციის პროცენტს და მონაცემებს ვამუშავებთ სტატისტიკური პროგრამა SPSS v.13.0-ის გამოყენებით. განცალკევებული იქნა ცის ექსპოზიციის ჯგუფები პროცენტული მაჩვენებლის მიხედვით: 1=1-10%; 2=21-30%; 3=31-40%; 4=41-50%; 5=51-60%; 6=61-70%; 7=71-80%; 8=81-100%. ეს მაჩვენებლები გამოყენებული იყო რეგრესიული ანალიზის დროს რეპროდუქციულ მაჩვენებლებთან კორელაციის დასადგენად.

2.3. ტემპერატურის ლოგერები

ექსპერიმენტის მსვლელობისას სპილენძი-კონსტანტანის თერმოწყვილებით იზომებოდა ნიადაგის და ჰაერის ტემპერატურა კვლევის ადგილის მზიან და დაჩრდილულ მონაკვეთზე. გაზომვა წარმოებდა ერთი წუთის ინტერვალით და ათი წუთის საშუალო მონაცემის შენახვა ხდებოდა მონაცემთა ლოგერზე (Squirrel 1200, Grant Instruments, კემბრიჯი, ინგლისი). ნიადაგის ტემპერატურა იზომებოდა ზედაპირიდან 2 სმ-ის სიღრმეზე, ჰაერის ტემპერატურა კი ნიადაგიდან 2 მეტრის სიმაღლეზე.

აგრეთვე, ჰაერისა და ნიადაგის ტემპერატურის განსაზღვრისთვის ვიყენებდით მინი ლოგერებს (*StowAway, Tidbit -20/+50°C, mini-data loggers, Onset, აშშ*). ვირჩევდით ადგილს, რომელსაც თითქმის მთელი დღის განმავლობაში ანათებდა მზე და ნიადაგში 5 სმ სიღრმეში ვათავსებდით ლოგერს. მეორე ლოგერს აგრეთვე ვათავსებდით ნიადაგში, მაგრამ ჩრდილიან ადგილას. ხოლო მესამე ლოგერს ვიყენებდით ჰაერის ტემპერატურის განსაზღვრავად და მას მიწიდან 2 მეტრის სიმაღლეზე ვკიდებდით. ყვავილობის დროს 35 დღის განმავლობაში ხდებოდა ამ ლოგერებით ტემპერატურის განსაზღვრა ათი წუთის ინტერვალით და საათის საშუალო მონაცემი ინახებოდა ლოგერში.

2.4. საველე კვლევა

მცენარეთა აღწერა: ყველა შესწავლილი სახეობისთვის: 1. ვარჩევდით პოპულაციას და ვაკეთებდით მის ზოგად აღწერას. GPS-ით კოორდინატების აღება; ზღვის დონიდან სიმაღლის დადგენა; ექსპოზიციის განსაზღვრა; ფერდობის დახრილობის განსაზღვრა; ჰაბიტატის ზოგადი აღწერა; მცენარეულობის დაფარულობა, თანასაზოგადოების სახეობრივი შემადგენლობა. 2. კვლევისთვის შემთხვევითად ვარჩევდით 1მ² ფართობს (სულ 20-ს ერთი კვლევის ადგილისთვის) და ვიღებდით ფოტოს ”თევზის თვალის” ლინზით. 3. ვსაზღვრავდით ამ ფართობზე მცენარეთა რიცხვს.

ფენოლოგია: ფენოლოგიური სტადიები განისაზღვრებოდა ყველა სახეობისთვის, როგორც: 1. ვეგეტაციური ზრდის პირველი ფაზა, ყვავილობის დაწყებამდე; 2. კოკორი; 3. გახსნილი ყვავილი – დამტვერვის ფაზა, ბუტკოს დინგი დამტვერილია, ან ჯერ არ არის დამტვერილი; 4. დამჭუნარი – იწყება გვირგვინის ფურცლების დაჭუნობის პროცესი, ხორციელდება განაყოფიერების პროცესი, ფორმირდება ზიგოტა და პირველადი ენდოსპერმის ბირთვი; 5. თესლის ფორმირება – გვირგვინის ფურცლები ჭკნება, ნაყოფი იწყებს ზომაში მატებას, მიმდინარეობს ემბრიო- და ენდოსპერმოგენეზი; 6. თესლის მომწიფება – ნაყოფი და ჩანასახი იზრდება; 7. თესლის გავრცელება – ნაყოფი იხსნება, თესლი მომწიფებულია და ცვივა. 8. ვეგეტაციური ზრდის მეორე ფაზა, თესლის გავრცელების შემდეგ იზრდება ფოთლები და ყალიბდება რეპროდუქციული მერისტემა და ყვავილის პრიმორდიუმი. ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა განისაზღვრებოდა თითოეული პოპულაციისთვის.

2.5. მონაცემთა სტატისტიკური დამუშავება

მრავალრიცხოვანი რიცხვითი მონაცემების გამოსათვლელად გამოყენებული იქნა სტატისტიკური პროგრამები: MsExcel; SPSS v. 13.0; თითოეული რიცხვითი მწკრივისთვის განისაზღვრებოდა საშუალო და სტანდარტული გადახრა, გრაფიკული პროგრამის SigmaPlot 9.0 ვერსიის გამოყენებით. სტატისტიკური განსხვავება საშუალო მაჩვენებლებს შორის ($P \leq 0.05$) განისაზღვრებოდა ვარიანსას ერთმწკრივიანი ანალიზის საშუალებით, რომელიც ხორციელდებოდა სტატისტიკური მეთოდი Anova-ს საშუალებით.

3. შედეგები

3.1. ცის ექსპოზიცია *Primula*-ს სახეობების ჰაბიტატებში

კვლევის ადგილების (სულ 18 ადგილი) ცის ექსპოზიციის საშუალო პროცენტული მაჩვენებელი ძლიერ ვარირებს ალპური და ტყის სახეობების ჰაბიტატებში (სურ. 1). განსხვავებაა, აგრეთვე, ტყის გაზაფხულის და ზაფხულის ცის ექსპოზიციის მაჩვენებლებს შორის, სადაც ხეების შეფოთვლის შემდეგ მაჩვენებელი თითქმის 2-ჯერ მცირდება. განსაკუთრებით დაბალი პროცენტული მაჩვენებელი აღინიშნა *P. woronowii*-ის შემთხვევაში, მუხნარ-რცხილნარ ტყეში. ასევე დაბალი მაჩვენებელია სუბალპურ არყნარში ზაფხულის პერიოდში. ალპურ მდელოებზე ცის ექსპოზიციის პროცენტი თითქმის 2-ჯერ აღემატება გაზაფხულის ტყის მაჩვენებელს და 6-8-ჯერ ზაფხულის ტყის ცის ექსპოზიციას.

სახეობის დონეზე ცის ექსპოზიციის საშუალო სიდიდეების შედარებისას (სურ. 2), ყველაზე დაბალი მაჩვენებელი აღმოაჩნდა *P. woronowii*-ის ზაფხულის ტყეს, ხოლო ყველაზე მაღალი კი *P. algida*-ს, რომელიც მხოლოდ მდელოებზე იზრდება ალპურ ზონაში. წიფლნარ და სუბალპურ არყნარ ტყეში მოზარდი *P. macrocalyx*-ის და *P. amoena*-ს ცის ექსპოზიცია ზაფხულში თითქმის თანაბარია.

ჰაბიტატის ტიპის მიხედვით დაჯგუფებისას, გამოვყავით სამი ჯგუფი: ტყის სახეობები ადრე გაზაფხულზე; ტყის სახეობები ზაფხულში და ალპური სახეობები. შევადარეთ მაჩვენებლები ამ სამ ჯგუფში (სურ. 3). აღმოჩნდა, რომ ცის ექსპოზიციის ყველაზე მაღალი საშუალო მაჩვენებელი გააჩნია ალპურ სახეობებს, ხოლო ყველაზე დაბალი ტყის სახეობებს ზაფხულში.

ცის ექსპოზიციის ცალკეული მაჩვენებელი სახეობისთვის იძლევა იგივე სურათს, რასაც საშუალო სიდიდეები. წრიული დიაგრამის მიხედვით (სურ. 4) ცენტრში მოთავსდა ყველაზე დაბალი მაჩვენებლის მქონე *P. woronowii*-ს ზაფხულის ტყე, სადაც გაზომვები მოხდა ერთი პოპულაციის 4 დაცილებულ ადგილას. თუმცა, აღსანიშნავია, რომ ამ სახეობის ჰაბიტატის დაჩრდილვა მუხნარ-რცხილნარ ტყეში გაზაფხულზე უფრო ნაკლებია, ვიდრე *P. macrocalyx*-ის შემთხვევაში, რომელიც იზრდება წიფლნარ ტყეში. ცის ექსპოზიციის ყველაზე მაღალი მაჩვენებელი გამოვლინდა *P. algida*-ს, *P. amoena*-ს და *P. auriculata*-სთვის.

3.2. ტემპერატურის მონაცემები

ტემპერატურის ლოგერების გამოყენებით შევადარეთ მზით განათებული და დაჩრდილული ადგილის ჰაერის და ნიადაგის ტემპერატურა. დღის განმავლობაში *P. woronowii*-ს მოყვავილე ინდივიდების გვერდით ნიადაგის ტემპერატურა 2 სმ-ის სიღრმეზე მზიან და დაჩრდილულ ადგილას დროის ერთი და იგივე მონაკვეთში განსხვავებული იყო (სურ. 5). ჰაერის ტემპერატურა მზის ამოსვლამდე არ განსხვავდებოდა ნიადაგის ტემპერატურისგან, შემდეგ კი მნიშვნელოვნად იმატებდა. მაშინ, როცა ნიადაგის ტემპერატურა უფრო კონსტანტური იყო მზიან ადგილასაც. დაჩრდილულ ადგილას კი მატება უმნიშვნელოა. იგივე პრინციპით ხდებოდა ტემპერატურის კლება მზის ჩასვლის შემდეგ. ჰაერის ტემპერატურა იკლებს სწრაფად, ხოლო ნიადაგის ტემპერატურა უფრო უმნიშვნელოდ იცვლება.

ანალოგიური მონაცემები მივიღეთ ტემპერატურის გაზომვის შედეგად მინი-ლოგერებით, სადაც დაფიქსირებული იყო ტემპერატურის 1 საათიანი საშუალო მონაცემი ყვავილობის პერიოდში 1,5 თვის განმავლობაში, შილდაში, 500 მ ზღვის დონიდან (სურ. 6),

სადაც მდებარეობდა *P. woronowii*-ის საკვლევი ნაკვეთები. მონაცემები ნათლად აჩვენებენ, რომ ჩრდილში ნიადაგის ტემპერატურა ნაკლებია და მცირედ ვარირებს დღე-ღამური რიტმით, ხოლო მზიან ადგილას ნიადაგის ტემპერატურა უფრო მაღალია და მეტად ვარიაბელური. რაც შეეხება ჰაერის ტემპერატურას, იგი ბევრად მგრძნობიარეა მზის სხივების მიმართ და უფრო მკვეთრად ვარირებს დღე-ღამურ რიტმში, ვიდრე ნიადაგის ტემპერატურა.

3.3. ფენოლოგიური რიტმი

თითოეული სახეობისთვის ფენოლოგიური სტადიების საშუალო ხანგრძლივობის განსაზღვრამ (სურ. 7) აჩვენა, რომ ყველაზე ადრე ვეგეტაციას და ყვავილობას იწყებს მუხნარ-რცხილნარი ტყის სახეობა *P. woronowii*, რომელიც ყვავილობას იწყებს თოვლის დადნობისთანავე და ამთავრებს მანამდე, სანამ ტყე სრულად შეიფოთლება.

შემდეგია, *P. macrocalyx*-ი, რომელიც ასევე ტყის სახეობას წარმოადგენს, მაგრამ *P. woronowii*-სგან განსხვავებით ის თოვლის დადნობიდან უფრო მოგვიანებით იწყებს და აგრძელებს ყვავილობას წიფლნარი ტყის სრული შეფოთვლის შემდეგაც. ალპური სახეობებიდან ყველაზე გვიან ყვავილობენ *P. amoena*-ს და *P. algida*-ს პოპულაციები, რომლებიც გავრცელებულია ალპურ სარტყელში ზღვის დონიდან ყველაზე მაღალ სიმაღლეზე. მაშინ, როცა, *P. amoena*-ს სუბალპურ არყნარში მოზარდ ინდივიდებს ამ დროისთვის უკვე დამთავრებული აქვთ რეპროდუქციული პროცესი. იგივე შეიძლება ითქვას *P. algida*-ს შესახებ, რომლის ინდივიდები ადრე ამთავრებენ ყვავილობას სუბალპურ მდელოზე, მაგრამ დაჩრდილულ ადგილებში, მაგ. ტყის პირას, ჯერ კიდევ ყვავილობენ, როდესაც გაშლილ ადგილზე მოყვავილე ინდივიდებს მწიფე თესლი აქვთ. ე.ი. ფენოლოგიური ფაზების მიმდინარეობა ალპურ სარტყელში განსაზღვრულია, როგორც ზღვის დონიდან სიმაღლის მიხედვით, ასე ადგილის მიკროტოპოგრაფიით და უპირველეს ყოვლისა ცის ექსპოზიციით.

4. განხილვა

ჩვენ შევისწავლეთ განსხვავებულ ჰაბიტატებში გავრცელებული ფურისულას სახეობების ფენოლოგია და დავადგინეთ, რომ ყველაზე ადრე ყვავილობას იწყებს ფურისულას ის სახეობა (*P. woronowii*), რომელიც ყველაზე დაბურულ მუხნარ-რცხილნარ ტყეში იზრდება, ზღვის დონიდან 400-1000 მ სიმაღლეზე.

რასაკვირველია, ფენოლოგიური რიტმი მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული ჰაბიტატის სიმაღლეზე ზღვის დონიდან და ტემპერატურაზე (ლარხერი, 2006; კორნერი, 2008). თუმცა, მნიშვნელოვანი განსხვავება, რაც თვალში საცემია ამ სახეობის შემთხვევაში, არის ის, რომ იგი ყვავილობას იწყებს ტყეში თოვლის დადნობისთანავე, ერთდროულად თავისი გავრცელების მთელ არეალში, 400-დან 1000 მ-მდე. მაშინ, როცა, მასთან სიმაღლის მიხედვით თითქმის გადამფარავი სახეობა (*P. macrocalyx*), რომელიც იზრდება წიფლნარ ტყეში (700-1200 მ ზ.დ.) ყვავილობს თოვლის დადნობიდან ბევრად უფრო გვიან, ტყეში ფოთლების გამოსვლის შემდეგ. რაც შეეხება ალპურ სახეობებს, ისინი ზღვის დონიდან სიმაღლის მიხედვით ყვავილობას იწყებენ მაისში და ამთავრებენ ივლისის ბოლოს, თუმცა, თოვლის დადნობის მიმართ უფრო დიდი შუალედი აქვთ, ვიდრე *P. woronowii*-ს. აქედან გამომდინარე, ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ ამ სახეობის ფენოლოგიური რიტმი განპირობებულია არა მარტო ოროგრაფიით, არამედ ტყის დაფარულობის მაღალი მაჩვენებლითაც, რათა მან უნდა მოასწროს ყვავილობა ტყეში ფოთლების გამოსვლამდე.

Primula-ს გვარის სახეობების უმრავლესობა ალპურ ზონაშია გავრცელებული (Whale, 1984). თუმცა, ზოგიერთი სახეობა იზრდება ტყის ჰაბიტატში. საქართველოში გავრცელებული ფურისულას 21 სახეობიდან 8 იზრდება ტყეში, 8 ალპურ მდელოებზე და 5, როგორც სუბალპურ ტყეში, ისე ალპურ ზონაშიც. ჩვენი მონაცემების მიხედვით, ალპური და ტყის ჰაბიტატები მკვეთრად განსხვავდება ცის ექსპოზიციის მაჩვენებლით. ალპური ჰაბიტატის ცის ექსპოზიცია 6-8-ჯერ აღემატება ზაფხულის შეფოთილი ტყის გახსნილობას, მაგრამ, მხოლოდ 2-ჯერ - გაზაფხულის ტყის ცის ექსპოზიციას ტყის შეფოთვლამდე. ეს მიანიშნებს, რომ გაზაფხულზე მიკროჰაბიტატის განათება ბევრად დიდია, ვიდრე ზაფხულში, რაც შესაძლებელია განპირობებდეს ფურისულას ტყის სახეობების მიერ ამ პერიოდის შერჩევას ყვავილობის განხორციელებისთვის.

ისმება კითხვა, რატომ ირჩევს ფურისულა ყვავილობისთვის ტყეში სეზონურ პერიოდს ხეებზე ფოთლების გამოსვლამდე? ცნობილია, რომ ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ტყის სახეობებში, როგორც წესი ყვავილის პრიმორდიუმის ჩამოყალიბება ხდება წინა წელს, გვიან ზაფხულში ან შემოდგომაზე (Ахалкаци, Гваладзе, 1992). ეს საშუალებას აძლევს სახეობას გაზაფხულზე ყვავილობა დაიწყოს თოვლის დადნობისთანავე, რადგან ყვავილის ნაწილები უკვე ჩამოყალიბებულია და მხოლოდ ზომამი მატულობს. ჩვენი მონაცემების მიხედვით, ალპური სახეობები უფრო გვიან იწყებენ ყვავილობას თოვლის დადნობის შემდეგ, ვიდრე ტყის სახეობები. თუმცა, ამ შემთხვევაშიც, ყვავილის პრიმორდიუმი წინა წელსაა ჩამოყალიბებული, მაგრამ მისი განვითარება უფრო ნელა მიმდინარეობს გაზაფხულზე. ჩვენი ვარაუდით, ყვავილის ადრე გაშლა ტყის სახეობებში, და

განსაკუთრებით უფრო დაბალი ცის ექსპოზიციის მქონე *P. woronowii*-ში, განპირობებულია ყვავილის ფენოლოგიური ფაზების დაჩქარებით, რომლის ახსნა, შეიძლება იყოს ამ სახეობის ადაპტაცია ტყის ჰაბიტატთან, სადაც შეფოთვლის შემდეგ ცის ექსპოზიცია, 4-5-ჯერ მცირდება და განათება და მიკროკლიმატური მონაცემები იცვლება.

მიღებული შედეგები მიუთითებენ, რომ ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ფურისულას სახეობების თესლწარმოქმნის თავისებურებები, რომელთა რეპროდუქცია ხორციელდება ტყეში ფოთლების გამოსვლამდე, მნიშვნელოვან კორელაციურ დამოკიდებულებას ამჟღავნებს ცის ექსპოზიციით განპირობებულ მიკროკლიმატურ ფაქტორებთან, როგორცაა განათების ინტენსივობა, ტემპერატურა და ტენიანობა. მოსალოდნელია, რომ კლიმატის ცვლილებით გამოწვეულმა ადრე ან გვიან დაწყებულმა სავეგეტაციო სეზონმა ტყის სახეობებში გავლენა იქონიოს ამ სახეობების წარმატებულ რეპროდუქციაზე და გამოიწვიოს ყვავილობის ფენოლოგიის ფაზების გარკვეული გადანაცვლება. ეს კი თავის მხრივ გავლენას მოახდენს თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ და ხარისხობრივ მაჩვენებლებზე, რაც საბოლოოდ განსაზღვრავს მცენარის გამრავლებას და სახეობის გადარჩენას.

დღეისათვის არსებული მონაცემების მიხედვით, გლობალურმა დათბობამ XXI საუკუნეში შესაძლოა გამოიწვიოს დედამიწაზე არსებული ბიომრავალფეროვნების მნიშვნელოვანი ნაწილის გაქრობა. მათ შორის, საფრთხე ემუქრება ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ტყის სახეობებს, რომელთა რეპროდუქციული პროცესი ადაპტირებულია ტყეში ფოთლების გამოსვლამდე პერიოდთან, როდესაც ცის ექსპოზიცია ბევრად მაღალია, ვიდრე ხეების შეფოთვლის შემდეგ. გაზაფხულის ინდექსის გადანაცვლებამ შესაძლოა შეამციროს რეპროდუქციული პერიოდი ადრე მოყვავილე სახეობებში და ხეების ნაადრევი გაფოთვლის შემთხვევაში გამოიწვიოს დარღვევები დამტვერვის პროცესში და შეამციროს ყვავილების პრიმორდიუმის ფორმირების ინტენსივობა ცის ექსპოზიციის ზღვრული მაჩვენებლის არსებობის შემთხვევაში, რაც საბოლოოდ განაპირობებს წარმოქმნილი თესლების რაოდენობის მკვეთრ შემცირებას.

ნ. ტოგონიძე, მ. ახალკაცი

ცის ექსპოზიციის გავლენა *Primula*-ს გვარის სახეობების ფენოლოგიურ რიტმზე რეზიუმე

შესწავლილი იქნა ცის ექსპოზიციის ეფექტი ფენოლოგიურ რიტმზე *Primula*-ს გვარის 6 სახეობაში: *P. woronowii*, რომელიც იზრდება დაბურულ მუხნარ-რცხილნარ ტყეში. *P. macrocalyx*-ი - წიფლნარ ტყეში, *P. amoena* გვხვდება, როგორც სუბალპურ არყნარ ტყეში, ისე ალპურ მდელოებზე. ორი დანარჩენი სახეობა გავრცელებულია მხოლოდ სუბალპურ და ალპურ მდელოებზე (*P. cordifolia*, *P. algida*). ერთი მათგანი (*P. auriculata*) კი გვხვდება ტენიან მდელოებზე სუბალპურ ზონაში. ცის ექსპოზიცია გამოყენებული იქნა, როგორც ჰაბიტატის განათებულობის ზოგადი მაჩვენებელი, რომელიც გავლენას ახდენს მის მიკროკლიმატზე. ცის ექსპოზიციის განსაზღვრისთვის ვიყენებდით სპეციალურ ლინზას - "თევზის თვალს" (Fish-eye) და კომპიუტერულ პროგრამას "Gap Light Analyzer". კვლევის ადგილების ცის ექსპოზიციის საშუალო პროცენტული მაჩვენებელი ძლიერ ვარიირებს ალპური და ტყის სახეობების ჰაბიტატებში. განსხვავებაა, აგრეთვე, ტყის გაზაფხულის და ზაფხულის ცის ექსპოზიციის მაჩვენებლებს შორის, სადაც ხეების შეფოთვლის შემდეგ მაჩვენებელი თითქმის 2-ჯერ მცირდება. განსაკუთრებით დაბალი პროცენტული მაჩვენებელი აღინიშნა *P. woronowii*-ის შემთხვევაში, მუხნარ-რცხილნარ ტყეში. ასევე დაბალი მაჩვენებელია სუბალპურ არყნარში ზაფხულის პერიოდში. ალპურ მდელოებზე ცის ექსპოზიციის პროცენტი თითქმის 2-ჯერ აღემატება გაზაფხულის ტყის მაჩვენებელს და 6-8-ჯერ ზაფხულის ტყის ცის ექსპოზიციას. ჩვენი მონაცემების მიხედვით, ალპური სახეობები უფრო გვიან იწყებენ ყვავილობას თოვლის დადნობის შემდეგ, ვიდრე ტყის სახეობები. თუმცა, ამ შემთხვევაშიც, ყვავილის პრიმორდიუმი წინა წელსაა ჩამოყალიბებული, მაგრამ მისი განვითარება უფრო ნელა მიმდინარეობს გაზაფხულზე. ჩვენი ვარაუდით, ყვავილის ადრე გაშლა ტყის სახეობებში, და განსაკუთრებით უფრო დაბალი ცის ექსპოზიციის მქონე *P. woronowii*-ში, განპირობებულია ყვავილის ფენოლოგიური ფაზების დაჩქარებით, რომლის ახსნა, შეიძლება იყოს ამ სახეობის ადაპტაცია ტყის ჰაბიტატთან, სადაც შეფოთვლის შემდეგ ცის ექსპოზიცია, 4-5-ჯერ მცირდება და განათება და მიკროკლიმატური მონაცემები იცვლება. მიღებული შედეგები მიუთითებენ, რომ ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ფურისულას სახეობების თესლწარმოქმნის თავისებურებები, რომელთა რეპროდუქცია ხორციელდება ტყეში ფოთლების გამოსვლამდე, მნიშვნელოვან კორელაციურ დამოკიდებულებას ამჟღავნებს ცის ექსპოზიციით განპირობებულ მიკროკლიმატურ ფაქტორებთან, როგორცაა განათების ინტენსივობა, ტემპერატურა და ტენიანობა. მოსალოდნელია, რომ კლიმატის ცვლილებით გამოწვეულმა ადრე ან გვიან დაწყებულმა სავეგეტაციო სეზონმა ტყის სახეობებში გავლენა იქონიოს ამ სახეობების წარმატებულ რეპროდუქციაზე და გამოიწვიოს ყვავილობის ფენოლოგიის ფაზების გარკვეული გადანაცვლება. ეს კი თავის მხრივ გავლენას მოახდენს თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ და ხარისხობრივ მაჩვენებლებზე, რაც საბოლოოდ განსაზღვრავს მცენარის გამრავლებას და სახეობის გადარჩენას.

N. Togonidze, M. Akhalkatsi

Sky exposition influence on phenological rhythm in *Primula* species

Summary

The effect of sky exposition on phenological rhythm in 6 species of genus *Primula* have been studied. *P. woronowii* is growing in shaded oak-hornbeam forests, *P. macrocalyx* occurs in Beech forest, *P. amoena* grows in two different habitats 1) subalpine Birch forest and 2) sub-alpine meadows, two species (*P. cordifolia*, *P. algida*) occur only on alpine meadows and *P. auriculata* grows in wet meadows in subalpine zone. Sky exposition was used as general indicator of illumination character influencing the habitat microclimate. The fish-eye lens and computer program "Gap Light Analyzer" were used to determine sky exposition cover percentage. The average value of sky exposition in studied sites (total 18 study sites) differed significantly. The differences were found in sky exposition average values in spring and late summer forests, which have been calculated for the same marked places in early spring, before leaves appeared on trees and in summer after they were covered with leaves. The sky exposition average value in summer forest was twice lower than in spring forest. Especially low sky exposition was determined in summer oak-hornbeam forest, where is growing *P. woronowii*. Very low sky exposition was shown in subalpine Birch forest in summer period. Alpine meadows have shown two times higher values of sky exposition than in spring forests and 6-8 times higher values than in summer forests. According to obtained results, alpine species start to flower after longer period of time after snow melting in the area than forest species. Moreover, early flowering species *P. woronowii* starts to flower almost parallel to snow melting period. Hence, the flower primordium is formed in autumn of the last year in all studied species, however, the development and growth of flowers in spring have different rhythmic. The elevation factor determines phenological phases in all species, however, the duration from snow melting to starting of flowering was very variable in studied species. We propose that early flowering in forest species, especially in more shaded forest species - *P. woronowii*, is determined by acceleration of phenological phases aiming completion of flowering and pollination period before leaves appear in forest and sky exposition and climatic conditions will be changed significantly. These processes might be explained as adaptation of forest *Primula* species to more shaded habitats than it is in alpine zone, where most species of this genus are growing. Adaptation to forest habitat, where the sky exposition is diminishing 4-5 times after trees are covered with leaves, means that the microclimatic conditions are changing in this area and the reproductive process should be influenced by lower temperature and solar radiation. This will cause changes in pollination and seed set. The obtained data confirm that reproductive effort of early flowering forest species of *Primula* shows close correlative relation to microclimatic conditions determined by sky exposition, such as temperature, moisture and solar radiation. It is expected that upcoming global climate change can cause shifts in "spring index" in forests and will change duration of phenological phases in shaded habitat of *Primula*. This will influence on reproductive success of the species and determine the chances of it's survival and propagation.

Н. Тогонидзе, М. Ахалкаци

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ НЕБА НА РИТМ ФЕНОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *Primula*

Изучен эффект влияния экспозиции неба на ритм фенологии 6 видов рода *Primula*: *P. woronowii*, растущая в тенистых дубово-грабовых лесах, *P. macrocalyx* - в буковых лесах, *P. amoena*, встречающаяся, как в субальпийских берёзовых лесах, так и на альпийских лугах, и остальные 2 вида (*P. cordifolia*, *P. algida*) произрастающие только на субальпийских и альпийских лугах. Что касается *P. auriculata*, то она встречается в субальпийской зоне на влажных лугах. Экспозиция неба была использована, как общий показатель освещенности места обитания вида, влияющий на её микроклимат. С целью определения экспозиции неба, была использована специальная линза – ”Рыбий глаз ” (Fisheye) и компьютерная программа ”Gap Light Analyzer ”. Средние процентные значения экспозиции неба на исследованных участках сильно варьируют в альпийских и лесных видах. Также имеются различия между весенними и летними показателями экспозиции неба в лесных видах, где после полного озеленения леса данный фактор снижается почти вдвое. Особенно низкий показатель был обнаружен в случае *P. woronowii* в дубово-грабовом лесу и в субальпийском березняке в летний период времени. На альпийских лугах процентный показатель экспозиции неба почти в 2 раза превышает лесной показатель весной и в 6-8 раз летом. Согласно нашим данным, альпийские виды приурочены к более позднему периоду цветения после таяния снега, чем лесные виды. Несмотря на то, что примордиум цветка формируется в предыдущем году, его развитие весной происходит медленнее. По нашему предположению, более раннее цветение лесных видов, особенно в случае *P. woronowii* с низким показателем экспозиции неба, обусловлено ускорением фенологических фаз. Это можно объяснить тем, что данный вид приурочен к лесному местообитанию, где после полного озеленения экспозиция неба уменьшается в 4-5 раз и микроклиматические данные соответственно изменяются. Полученные данные указывают на то, что в видах цветущих ранней весной особенности процесса образования семян, репродукция которых происходит в лесу до появления листьев на деревьях, сильно коррелирует с микроклиматическими факторами (интенсивность освещения, температура и влажность) обусловленными экспозицией неба. Предположительно, что в результате действия климатических условий, рано или поздно начатый вегетационный процесс в лесу может оказать влияние на успешную репродукцию этих видов и вызвать соответственно изменения в ритмах цветения. Это в свою очередь качественно и количественно повлияет на процесс образования семян, что в конечном итоге отразится на размножении и выживании данных видов.

ლიტერატურა:

1. კორნერი, ქ. 2008. ალპურ მცენარეთა ეკოლოგია. თბილისი
2. ლარხერი, ვ. 2006. მცენარეთა ეკოლოგია თბილისი გვ. 434-440.
3. Akhalkatsi, M. and Wagner, J. 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora*, 191: 161-168.
4. Akhalkatsi, M. and Wagner, J. 1997. Comparative embryology of three Gentianaceae species from the Central Caucasus and the European Alps. *Pl. Syst. Evol.* 204:39-48.
5. Ladinig, U. and Wagner J. 2005. Sexual reproduction of the high mountain plant *Saxifraga moschata* Wulfen at varying lengths of the growing season. *Flora* 200: 502–515.
6. Milla R., Giménez-Benavides L., Escudero, A. and Reich P.B. 2009. Intra- and interspecific performance in growth and reproduction increase with altitude: a case study with two *Saxifraga* species from northern Spain. *Functional Ecology* 23: 111–118.
7. Molau, U. 1993. Relationship between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Res.* 25:391-402.
8. Olesen, J.E. and Bindi, M. 2002. Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *Eur. J. Agron.* 16: 239-262.
9. Tabari, M., Fayaz, P., Espahbodi, K., Staelens, J. and Nachtergale, L. 2005. Responses of oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) seedlings to canopy gap size. *Forestry* 2005 78(4):443-450
10. Théry, M. 2001. Forest light and its influence on habitat selection. *Plant Ecology.* 153: 251-261.
11. Whale, D. M. 1984. Habitat requirements in *Primula* species. *New Phytol.* 97: 665-679.
12. ახალკაცი, მ., გვალაძე, გ. 1992. Сезонные изменения ультраструктуры зародышевого мешка у *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). *Ботан. Журн.* 77, 1: 66-73.

სურათების ლეგენდა:

სურ. 1. *Primula*-ს სახეობების ცალკეული კვლევის ადგილის ცის ექსპოზიციის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა. ■ გაზაფხულის ტყე ; ■ ზაფხულის ტყე; ▣ სუბალპური და ალპური მდელოები. (n=20).

სურ.2. *Primula*-ს სახეობების ცის ექსპოზიციის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა. ■ გაზაფხულის ტყე ; ■ ზაფხულის ტყე; ▣ სუბალპური და ალპური მდელოები. (n=20).

სურ. 3. *Primula*-ს სახეობების ცის ექსპოზიციის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა განსხვავებულ ჰაბიტატებში: ალპური ზონა (n=83), გაზაფხულის ტყე (n=100), ზაფხულის ტყე (n=140).

სურ.4. *Primula*-ს სახეობების ცის ექსპოზიციის ცალკეული გაზომვის შედეგები (n=60; 60; 40; 40; 20; 30; 16; 30; 25, შესაბამისად).

სურ. 5. ტემპერატურის (°C) ლოგერის 24 საათიანი მონაცემები 10 წუთიანი ინტერვალით. განსხვავება ნაჩვენებია ნიადაგის ტემპერატურებს შორის მზიან და ჩრდილიან ადგილებში.

სურ.6. ტემპერატურის (°C) ლოგერის 35 დღიანი მონაცემები 1 საათიანი ინტერვალით. განსხვავება ნაჩვენებია ნიადაგის ტემპერატურებს შორის მზიან და ჩრდილიან ადგილებში.

სურ. 7. ფენოლოგიური სტადიების საშუალო ხანგრძლივობა *Primula*-ს გვარის სახეობებისთვის. შავი ხაზი მიუთითებს თოვლის დნობის დაახლოებით დროს მოცემული ჰაბიტატისთვის. დღეების ათვლა იწყება 1 იანვარს და გრძელდება სრული 365 დღე წლის განმავლობაში. (n=20).







