

სუფთა ბაჩემო

ჩვენი აზრვეანია!

საქართველოს ზუსნების მკვლევართა კავშირი „ორქისი“, პერიოდული გამოცემა №2, 2016 წელი

**კლიმატის ცვლილების ეფექტი საქართველოს
სემიარიდული რეგიონების იზვიანთ მხანართა
გამრავლებასა და მრავალფეროვნებაზე**

333





კლიმატის სვლილების ეფექტი საქართველოს სემიარიდული რეგიონების იზონათ მხანართა გამრავლებასა და მრავალფეროვნებაზე

რეზიუმე

სახეობის გადარჩენა არიდულ და ნახევრად არიდულ ეკოსისტემებში მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული კლიმატის წლიურ ფლუქტუაციებზე, განსაკუთრებით კი ნალექის რაოდენობაზე, რომელიც განსაზღვრავს ნიადაგში წყლის მარაგს. ბიომრავალფეროვნებაზე კლიმატის ცვლილების გავლენის შეფასებისათვის შემუშავებულია სიმულაციური მოდელები რეგიონალური მასშტაბით. სახეობის გადარჩენა თითქმის მთლიანად დამოკიდებულია მისი თესლით გამრავლების უნარზე. უცხო სუნელის (*Trigonella caerulea* (L.) Ser.) მაგალითზე ჩატარებული კვლევის შედეგები ნათლად მოწმობენ, რომ რეპროდუქციული ბიომასა ვარირებდა განსხვავებული ტენიანობის პირობებში მოზარდ მცენარეებში. დასახული მიზნის მისაღწევად *T. caerulea*-ში, თესლის გაჯირჯვების, გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარების თანმიმდევრულ ფაზებზე, ვსაზღვრავდით წყლის რეჟიმის დინამიკას, წყლის შემცველობას და მშრალ მასას კონსტანტურ გარემო პირობებში. განსაკუთრებული ყურადღება ექცეოდა გაღივების პროცესში სითხის ექსუდაციასა და წყლის შემცველობას შორის შესაძლო ურთიერთკავშირის გამოვლენას. მცენარის ამ სახეობაში შესწავლილია გარემომცველი სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ცვალებადობის გავლენა თესლის გაღივების პროცენტულობაზე. წყლის დეფიციტი მნიშვნელოვნად ამცირებდა მცენარის სიმალეს და მწიფე ნაყოფების საშუალო რაოდენობას ერთ მცენარეზე, თუმცა ეს გავლენას არ ახდენდა ნაყოფის შიგნით თესლნარმოქმნის რაოდენობრივ ხასიათზე. გაღივების პროცესში მყოფ თესლში წყლის შემცველობის განსაზღვრამ აჩვენა, რომ დაღობიდან მე-5 სთ-ზე ადგილი ჰქონდა ამ მაჩვენებლის მცირეოდენ კლებას. ეს დრო ზუსტად ემთხვევა თესლიდან სითხის გამოსვლის მომენტს. ამის შემდეგ აღარ შეინიშნებოდა წყლის შემცველობის კლება გაჯირჯვების, რადიკულას გამოსვლის და აღმონაცენის განვითარების გვიან სტადიებზე. კვლევის ჩატარება გადაწყვეტს სემიარიდული ეკოსისტემის შენარჩუნების და აღდგენის სივრცობრივი და ტემპორალური განზომილების მქონე როგორც თეორიულ, ისე პრაქტიკულ საკითხებს. მისი ძირითადი არსია, მოახდინოს ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე მერქნის მცენარეების აღდგენა და კონსერვაცია. კვლევა, კლიმატის ცვლილების ფონზე, ფუნდამენტურ წვლილს შეიტანს მცენარეთა თესლნარმოქმნის და რეპროდუქციული წარმადობის განსაზღვრაში, რასაც დღემდე ძალიან ნაკლები ყურადღება ექცევა. ხეების მრავალფეროვნება დიდწილად არის განპირობებული აღმონაცენის და იუვენილურ ფაზაში მყოფი მცენარეების გვალვით გამოწვეული სტრესით. მშრალ ადგილებში აღმონაცენის ფაზაში ხეების მხოლოდ ზოგიერთ სახეობას შეუძლია წარმატებულად განახორციელოს ფესვის ნორმალური განვითარება და გადაურჩეს გვალვის ნეგატიურ გავლენას. გარდა ამისა, განსაზღვრული იქნება გავრცელებული თესლის რაოდენობა, მიკროკლიმატური პირობები, ნიადაგის წყლის პოტენციალი, ბუნებაში ამორჩეულ ნაკვეთებზე თესლის/აღმონაცენის ჰერბიფორიის დონე და აღმონაცენთა დამკვიდრების პროცენტი. ბიომრავალფეროვნების შემცირების პრობლემა შესაძლებელია ეფექტურად იქნეს გადაწყვეტილი, თუ მცირე ფერმერული მეურნეობები ხელს მიჰყოფდნენ ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე მცენარეების კულტივაციას საკუთარ მიწაზე და მოამარაგებდნენ ბაზარს. ეს შეამცირებს ბევრი გადაშენების საფრთხეში მყოფი მცენარის სახეობის უკონტროლო შეგროვებას ბუნებაში და წვლილს შეიტანს ბიომრავალფეროვნების დაცვაში.

1. კლიმატის ცვლილების გავლენის სიახლე, მიზანი და ამოსანები მხანართა მრავალფეროვნების შენარჩუნებაზე

მიმდინარე კლიმატის ცვლილება განიხილება, როგორც მცენარის და ცხოველის სახეობების მასიური გადაშენების გამომწვევი ფაქტორი მსოფლიოს ბევრ რეგიონში და იგი ბიომრავალფეროვნებისათვის ყველაზე დიდ საფრთხეს წარმოადგენს (Joshi et al., 2012). თუ კლიმატის დათბობის შესახებ არსებული თანამედროვე შეხედულებები სწორია, მოსალოდნელი გლობალური ცვლილება გამოიწვევს დედამიწის ბიომრავალფეროვნების მნიშვნელოვანი ნაწილის გაქრობას 21-ე საუკუნეში. IPCC-ის (Intergovernmental Panel on Climate change) ბოლო დროის ანგარიშის თანახმად (McCarthy et al., 2001), მოსალოდნელია კლიმატის ცვლილების შემდგომი გაგრძელება, რადგან კლიმატის დათბობა განპირობებულია ადამიანის საქმიანობით. დათბობა გაცილებით სწრაფი ტემპით და მოულოდნელი სცენარით განვითარდება და გამოიწვევს დრამატულ შედეგებს როგორც ბუნებაში, ისე მოსახლეობაში. ადამიანის ზემოქმედება გლობალურ კლიმატზე მრავალი ფაქტით დასტურდება (Gottfried et al., 2012). ნავარაუდებია, რომ 1990-2100 წლის პერიოდში მოხდება ატმოსფეროს დათბობა 1.4°C-დან 5.8°C-მდე, რაც მნიშვნელოვნად შეცვლის არსებულ ბიოსფეროს (Houghton et al., 2001).

კლიმატის ცვლილება გავლენას მოახდენს ყველა ეკოსისტემაზე, მაგრამ მაინც დათბობისადმი ყველაზე სენსიტიურად ითვლება მაღალმთის და არიდული ეკოსისტემები, რადგან აქ, შესაბამისად, აღინიშნება გარემოს ყველაზე დაბალი და ყველაზე მაღალი ტემპერატურა (Gottfried et al., 2012). ანთროპოგენური გლობალური კლიმატის ცვლილების ეკოლოგიური ეფექტი განაპირობებს იმ დიდ ინტერესს, რათა მოხდეს კლიმატით გამოწვეული მცენარეულობის სტრუქტურის ცვლილების გამოვლენა და პროგნოზირება (Akhalkatsi, 2015). შემუშავებულია გლობალური ცირკულაციის მოდელები, რომლებიც მოსალოდნელი კლიმატის ცვლილების და ამის შედეგად წარმოშობილი მცენარეულობის სტრუქტურის მიახლოებით პროგნოზირებას ახდენენ, მაგრამ ეს მოდელები ძალიან ზოგადი ხასიათისაა, რაც განპირობებულია ისეთი კონკრეტული მონაცემების ნაკლებობით, რომლებიც კონკრეტულ გარემო პირობებში მცენარეთა კონკრეტულ სახეობებზე აღწერენ მიმდინარე ცვლილებებს და გამოავლენენ ამ პროცესში კლიმატის და ადამიანის ზემოქმედებით გამოწვეული ცვლილებების ხასიათს (Larcher et al., 2010).

ნავარაუდებია, რომ გლობალური კლიმატის ცვლილების შედეგად გაზრდილი ტემპერატურა, არიდულ ეკოსისტემებში გამოიწვევს გვალვის სიხშირის და ინტენსივობის გაზრდას. კლიმატის ცვლილებით გამოწვეული ზემოქმედებების შეფასებისას განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს მცენარეების გვალვით გამოწვეული დაღუპვის შემთხვევები და მისი გამომწვევი ფაქტორების რაოდენობრივი ანალიზი. რეგიონალური მასშტაბით განსაკუთრებით დიდი ყურადღება ექცევა ზედა იარუსის ხეების გახმობის ფაქტებს, რაც დიდწილად განაპირობებს ეკოსისტემის ტიპის შეცვლას და იწვევს ეკოსისტემასთან ასოცირებული თვისებების და ნიადაგის ზედაპირის სტრუქტურის ცვლილებას. ეს ფაქტები განსაკუთრებულ მნიშვნელობას ანიჭებენ იმ აუცილებლობას, რომ გადაუდებელია კარგად კოორდინირებული, შედარებითი კვლევების ჩატარება არიდულ ეკოსისტემებში კლიმატით გამოწვეული ეკოლოგიური ცვლილებების გამოსავლენად. ამ მხრივ, განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია, განხორციელდეს ფუნდამენტური კვლევა და კონსერვაციული ღონისძიებები იშვიათი ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე ხე-მცენარეებზე, რომლებსაც გადაშენების საფრთხე ემუქრებათ.

სახეობის გადარჩენა არიდულ და ნახევრად არიდულ ეკოსისტემებში მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული კლიმატის წლიურ ფლუქტუაციებზე, განსაკუთრებით კი - ნალექის რაოდენობაზე, რომელიც განსაზღვრავს ნიადაგში წყლის მარაგს. ამასთან, ნალექი ამ ეკოსისტემებში წარმოადგენს ყველაზე მნიშვნელოვან გარემო ფაქტორს, რომელიც მართავს მერქნიანი მცენარეების მნიშვნელოვან სასიცოცხლო პროცესებს. ამდენად, უნდა ვიფიქროთ, რომ კლიმატის ცვლილებით გამოწვეული ნალექის რაოდენობის შეცვლას პოტენციურად ძალიან მკაცრი გავლენა ექნება მერქნიანი მცენარეების

პოპულაციის დინამიკაზე. თანამედროვე კლიმატოლოგიური კვლევების საფუძველზე გამოთქმულია რამოდენიმე მოსაზრება, თუ რა გავლენას მოახდენს მოსალოდნელი კლიმატური ცვლილება ნალექის წლიურ რაოდენობაზე. ერთი მოსაზრების თანახმად, არიდულ რეგიონებში 2050 წლისათვის მოსალოდნელია ნალექის წლიური რაოდენობის შემცირება 5–15%-ით (IPCC: Climate change 2001), სხვა მონაცემებით (Mason, Joubert, 1997) ნალექის რაოდენობა, პირიქით, გაიზრდება 30–40%-ით. არსებობს აგრეთვე შეხედულება, რომლის თანახმადაც ადგილი ექნება გვალვიანი წლების მონაცვლეობას ნალექით მდიდარ წვიმიან პერიოდებთან (Körner, 2008). ასეთი განსხვავებული მოსაზრებების ფონზე, განსაკუთრებულ ინტერესს იწვევს იმისი გარკვევა, თუ როგორ მოახდენენ რეაგირებას მერქნიანი მცენარეები ნალექის ფლუქტუაციაზე.

ბიომრავალფეროვნებაზე კლიმატის ცვლილების გავლენის შეფასებისათვის, შემუშავებულია სიმულაციური მოდელები რეგიონალური მასშტაბით (Gottfried et al., 2012). გარდა ამისა, დადგენილია, რომ სხვადასხვა სახეობა კლიმატის ცვლილებაზე განსხვავებულად რეაგირებს, რაც განპირობებულია გარემოსადმი თითოეული სახეობის შეგუების სპეციფიურობით (Erasmus et al., 2002; Kimeridze et al., 2006;), თუმცა დღეისათვის სიმულაციური მოდელების მეთოდი უფრო ხშირად გამოყენებულია ცხოველების სახეობების კლიმატისადმი სენსიტიურობის დასადგენად (Wang et al., 2002) და ნაკლები ინფორმაცია არსებობს მცენარეების შესახებ. აქედან გამომდინარე, მიზანშეწონილად არის მიჩნეული, შემუშავდეს მოდელი ინდივიდური სახეობისათვის, რეგიონის თავისებურებების გათვალისწინებით, კლიმატის ცვლილების მრავალმხრივი ზემოქმედების შესაფასებლად.

სახეობის გადარჩენა თითქმის მთლიანად დამოკიდებულია მისი თესლით გამრავლების უნარზე. არიდულ და ნახევრად არიდულ ეკოსისტემებში თესლნარმოქმნის და აღმონაცენის დამკვიდრების დონე მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ნიადაგში წყლის შემცველობაზე. გვალვიან წლებში ნიადაგის ტენიანობის შემცირება მცენარეში იწვევს სტრესულ მდგომარეობას, რაც განაპირობებს თესლის რაოდენობის შემცირებას და ხარისხის დაქვეითებას, ხოლო ხანგრძლივმა გვალვამ შესაძლოა გამოიწვიოს ტურგორის დაკარგვა, ჭკნობა და მცენარის დაღუპვა. მაშინ, როცა ზრდასრული მცენარე უკეთ არის შეგუებული გვალვასთან და გრძელი ფესვების საშუალებით შეუძლია გრუნტის წყლის შენოვა, გაღივებული თესლი და აღმონაცენი მთლიანად არის დამოკიდებული ნიადაგის ზედაპირულ შრეში არსებულ წყლის მარაგზე, რომლის რაოდენობაც თითქმის მთლიანად განპირობებულია ნალექის რაოდენობით. არიდული ჰაბიტატის მრავალი სახეობის აღმონაცენის დამკვიდრება გაძნელებულია გარემოს არიდულობით, სადაც აღმონაცენებს უწევთ უკვე არსებულ, ზრდასრულ მცენარეებთან მკაცრი კონკურენციის გზით გარემოში არსებული წყლის შეზღუდული მარაგიდან ტენის მოპოვება. მეორე მხრივ, პერიოდულად არიდულ გარემოში შემთხვევით მოსულმა დიდი რაოდენობით ნალექმა, შესაძლოა განაპირობოს ხეების ინტენსიური ზრდა და კორომის სიმჭიდროვის მატება, რაც გვალვის განმეორებისას პოტენციურად გამოიწვევს სახეობათშორისი კონკურენციის გაზრდას შეზღუდული წყლის რესურსისადმი და გაზრდილ მგრძობელობას გვალვისადმი, მწერების და პათოგენების ინფექციებისადმი (Körner, 2008).

2. ჩისურსის ლივიტასიის უჯაჭი თესლის განვითარება და ბალივება TRIGONELLA CAERULEA-ში (FABACEAE)

რეპროდუქციული ფენოლოგია კლიმატის ცვლილების მიმართ ყველაზე სენსიტიური ფენომენია. გვალვის ეფექტის შესწავლამ *Trigonella caerulea* (L.) Ser. (Fabaceae)-ში გამოავლინა (Akhalkatsi, Lösch, 2005), რომ რეპროდუქციული პერიოდის საერთო ხანგრძლივობა განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში თითქმის თანაბარი იყო (სურ. 1), თუმცა ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა ვარირებდა. გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში გახანგრძლივებული იყო თესლის ფორმირების ფაზა და შემცირებული იყო შევსების ფაზა. შედეგად, გვალვის პირობებში მოზარდი

მცენარეების თესლის მცირე მასა განპირობებულია სწორედ თესლის შევსების ფაზის ხანგრძლივობის შემცირებით. გალივების ტესტმა დაადასტურა ეს მოსაზრება, როდესაც ნაჩვენები იქნა, რომ გვალვის პირობებში ჩამოყალიბებული თესლების გალივების უნარი ჩამორჩება კონტროლს და ტენიან პირობებში მომნიფებული თესლების ანალოგიურ მაჩვენებელს. გალივების უნარის დაქვეითება შესაძლოა გამოწვეული იქნეს გვალვის ნეგატიური ეფექტით, რადგანაც თესლის ხარისხი წარმოადგენს ფიზიოლოგიური მომნიფების შედეგს და მიიღება თესლის შევსების ფაზაში. მოსალოდნელია, რომ ამ პროექტში დაგეგმილი ექსპერიმენტის დროს გამოვლინდეს ვარიაბელობა ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობაში, რასაც გავლენა ექნება თესლის ხარისხზე და მისი გალივების უნარზე.



სურათი 1. *Trigonella caerulea* (L.) Ser.– უცხო სუნელი.

ბოლო დროს მეცნიერთა სულ უფრო დიდ ყურადღებას იპყრობს პოტენციურად სიცოცხლისუნარიანი მოუმნიფებელი თესლების და ნაყოფების აბორტის ფენომენი, რომელსაც ადგილი აქვს დამტვერვისა და თესლის გავრცელების ფაზებს შორის (Stephenson, 1984; Lester et al., 2004). ძირითად კითხვებს, რომელზეც პასუხი დღემდე არ არის გაცემული, წარმოადგენს, ჯერ ერთი, ის, თუ რატომ წარმოქმნის მცენარე იმაზე ბევრად მეტ ყვავილს, ვიდრე მნიფე ნაყოფს და, მეორე, რომელი ნაყოფი და თესლი უნდა მოიცვილოს მცენარემ აბორტის გზით, რათა მაქსიმალურად უზრუნველყოს დედა მცენარის რეპროდუქციული წარმადობა.

არსებობს განსხვავებული მოსაზრებები ყვავილის და თესლის აბორტის მექანიზმების თაობაზე. სხვადასხვა ავტორი ამის მიზეზად ასახელებს: მტვრის მარცვლების დეფიციტს (Diggle et al., 2002); ნაყოფისა და თესლის განვითარებისათვის აუცილებელი რესურსების რაოდენობრივ შეზღუდვას (Lee, Bazzaz, 1982); ბალახისმჭამელი ცხოველების და მწერების ზემოქმედებას (Krupnick, Weis, 1999); პათო-

გენების (Jones, 1976) ან უარყოფითი გარემო ფაქტორების გავლენას (Lee, Bazzaz, 1982; Lester et al., 2004); პოპულაციის სივრცობრივი სტრუქტურის და სიდიდის ეფექტს (Morgan, 1999) და სხვ.

არსებობს სრულიად განსხვავებული მოსაზრებაც, რომლის თანახმად მდედრობითი რეპროდუქციული წარმადობა განისაზღვრება არა გარეგანი გარემო ფაქტორების ზემოქმედებით ან დამტვერვის დეფიციტით, არამედ კონტროლირებულია გენეტიკურად (Casper, Wiens, 1981). აღნიშნული თეორია დადასტურებულია რამდენიმე ექსპერიმენტული სამუშაოთი, რომელთა თანახმად შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობა განისაზღვრება ისეთი შინაგანი ფაქტორებით, როგორცაა განსხვავებული გენეტიკური ხარისხის მქონე გამეტოფიტებს ან ჩანასახებს შორის არსებული კონკურენცია (Härdling, Nilsson, 1999); ბუტკოს დინგზე მიმდინარე მტვრის მარცვლების გადარჩევა; ენდოსპერმსა და ჩანასახს შორის არსებული ურთიერთკავშირი; მდედრობითი გამეტოფიტის ლეტალური მუტაციები (Christensen et al., 1998; Hosoo et al., 2005), ინბრიდინგი (Hull-Sanders et al., 2005) და ბოლოს, მშობელი მცენარის მიერ განხორციელებული პირდაპირი კონტროლი (Grossniklaus et al. 1998). თესლკვირების “ჭარბი პროდუქციის” ასახსნელად მნიშვნელოვანია, აგრეთვე სელექციური აბორტის ჰიპოთეზა (Melser, Klinkhamer, 2001).

ნაჩვენებია (Casper, Wiens, 1981), რომ რესურსების შეზღუდვა გავლენას არ ახდენს თესლწარმოქმნის ხასიათზე მცენარეთა იმ სახეობებში, რომელთა ნაყოფი თესლის კონსტანტურ რიცხვს შეიცავს. ამ მცენარეებში, ნასკვში, თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირების რიცხვი თესლწარმოქმნის პროცესში განხორციელებული აბორტის გზით მცირდება კონსტანტურ რიცხვამდე, რომელიც ამ სახეობის მნიშვნელოვან ნაყოფისათვის არის დამახასიათებელი. ამ ფენომენს თესლკვირების აბორტის ფიქსირებული დონე ეწოდება (Casper, Wiens, 1981). ამ შემთხვევაში, თესლის აბორტს ადგილი აქვს იმისგან დამოუკიდებლად, არის თუ არა საკმარისი რაოდენობით მტვრის მარცვლები ან რამდენად ცვალებადია გარემო ფაქტორები.

მცენარეთა სხვა სახეობებში არსებობს ნათლად გამოხატული კორელაცია თესლის გამონასკვასა და რესურსების და მტვრის მარცვლების რაოდენობას შორის (Stephenson, 1984). უნდა აღინიშნოს, რომ მცენარეთა უმეტეს სახეობებში არ არსებობს თესლკვირების აბორტის ფიქსირებული დონე და, ამდენად, ამ მცენარეებში რესურსების შეზღუდვა განაპირობებს თესლის რიცხვის შემცირებას ნაყოფში. შედეგად, ამ სახეობებში თესლის რაოდენობა ნაყოფში კორელირებს გამოყენებადი რესურსების რაოდენობასთან.

ამ მოსაზრებებიდან გამომდინარე, ერთნაირი პარკოსანი მცენარე *T. caerulea* წარმოადგენს საინტერესო ობიექტს თესლწარმოქმნის ხასიათზე რესურსების შეზღუდვის ეფექტის შესასწავლად. ამ მცენარეში, ჩვეულებრივ, ნასკვში თავდაპირველად ყალიბდება ოთხი თესლკვირტი და მხოლოდ ორი მათგანი ვითარდება მნიშვნელოვანი თესლად, თუმცა არის მნიშვნელოვანი პარკები, სადაც გვხვდება მხოლოდ ერთი ან სამი მნიშვნელოვანი თესლი. ძალიან იშვიათად სიმნიშვნელოვან ალნევეს ოთხივე თესლკვირტი და ნაყოფში ოთხი თესლია. შესაბამისად, თუმცა ორთესლიანობა უფრო ტიპურია *T. caerulea*-სთვის, არ არსებობს თესლკვირების აბორტის ფიქსირებული დონე ამ სახეობისათვის და თესლის რიცხვი ნაყოფში ცვალებადობს, ამიტომ საინტერესოა დადგინდეს, დამოკიდებული იქნება თუ არა მნიშვნელოვანი თესლის რიცხვი რესურსების რაოდენობაზე მოცემულ სახეობაში.

სქესობრივი გამრავლების დროს მცენარეები წარმოქმნილ თესლის მოცულობას არეგულირებენ მათ გარემოში არსებული გამოყენებადი რესურსების შესაბამისად. რეგულაცია შესაძლებელია განხორციელდეს სამი გზით: 1) თავდაპირველად წარმოქმნილი ყვავილების რაოდენობით; 2) თესლწარმოქმნის პროცესში განხორციელებული მოუმნიშვნელებელი ნაყოფების და თესლის აბორტით; 3) თესლის მასის ცვლილებით (Stephenson, 1984).

2.1. მცენარის ზრდა და ყვავილობის ფენოლოგია

მცენარის სიმაღლის საშუალო მაჩვენებელი, მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდა განსხვავებულ პირობებში მოზარდ მცენარეებს შორის ექსპერიმენტული ჯგუფების მიხედვით (ცხრილი 1; სურ. 2ა). ტენიან გარემოში მოზარდი მცენარეები ბევრად უფრო მაღლები იყვნენ, ვიდრე გვაღვის პირობებში.

მცენარე ყვავილობას იწყებდა ივნისის შუა რიცხვებში და იმტვერებოდა მწერების საშუალებით. ბუტკოს დინგზე მტვრის მარცვლების რიცხვი ვარიირებდა ინდივიდებს შორის და არ ამუღავნებდა

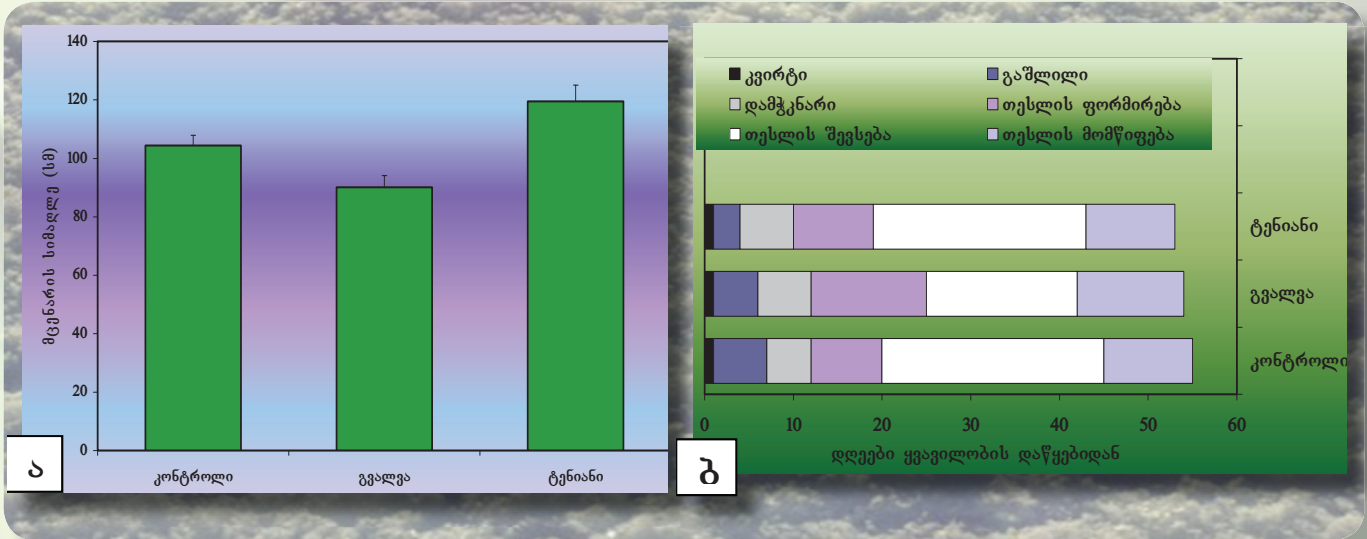
რაიმე სპეციფიურ კორელაციას ექსპერიმენტულ ჯგუფებთან. მტვრის მარცვლების მინიმალური რიცხვი უდრიდა 10-ს და მაქსიმალური იყო ასზე მეტი, საშუალო რიცხვი იყო $47,8 \pm 28$.

რეპროდუქციული პერიოდის (ანუ პირველი ყვავილის გაშლიდან ბოლო ნაყოფის მომწიფებამდე დროის მონაკვეთის) ხანგრძლივობა დაახლოებით თანაბარი იყო ცდის სხვადასხვა ვარიანტში ($52,75 \pm 0,95$ დღე), თუმცა ცალკეული ფენოლოგიური ფაზის ხანგრძლივობა ვარირებდა (სურ. 2ბ). გვალვის პირობებში მცენარეებს გახანგრძლივებული ჰქონდათ თესლის ფორმირების პერიოდი. ამავე დროს, თესლის შეესებისა და მომწიფების პერიოდები ამ უკანასკნელში შემცირებული იყო, ტენიან და საკონტროლო გარემოში მოზარდ მცენარეებთან შედარებით.

ხსრილი №1.

მცენარის სიმაღლისა და რეპროდუქციული მახასიათებლების საშუალო მაჩვენებელი, სტანდარტული გადახრა და ვარიანსას ერთმნკრივიანი ანალიზის მონაცემები *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა: კონტროლი, გვალვის იმიტაცია და ტენიანი პირობები. Df ყველა გაზომვის დროს სამის ტოლია. N არის გაზომვების რიცხვი მცენარეთა თვითოეული ჯგუფისათვის, MS წარმოადგენს რეზიდუალურ საშუალო კვადრატს, F-სიდიდე გვიჩვენებს ჯგუფებს შორის საშუალო ვარიაციას საშუალო მაჩვენებლებს შორის და P არის განსხვავების აღბათობა ჭეშმარიტ საშუალო მაჩვენებლებს შორის.

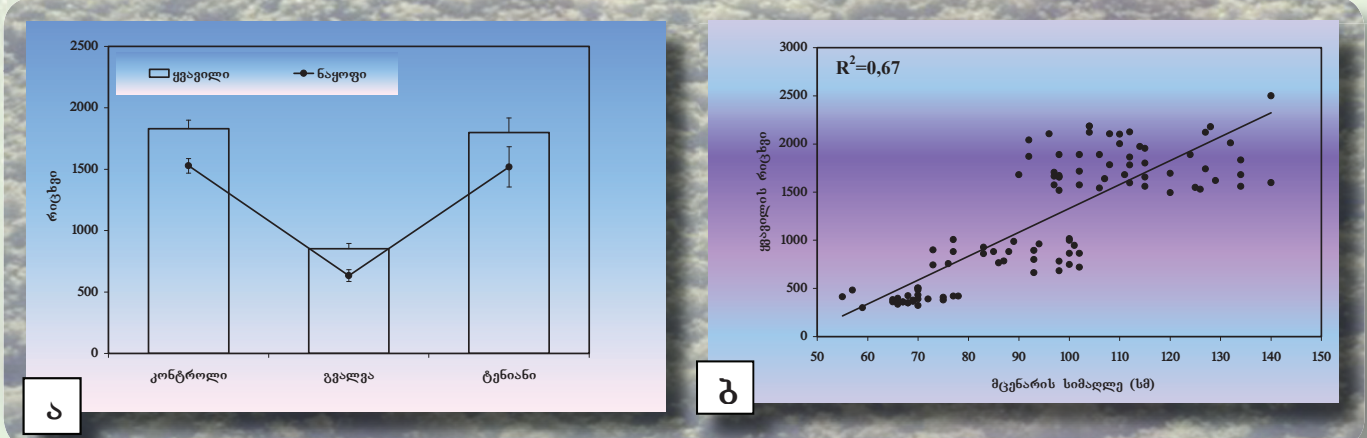
ნიშანთვისება	კონტროლი	გვალვა	ტენიანი	N	MS	F	P
მცენარის სიმაღლე (სმ)	104.4±8.4	90.0±9.5	119.5±13.2	25	0.27	147.0	<0.0001
ყვავილის რიცხვი ყვავილედში	34.8±5.4	23.5±6.7	31.4±6.8	125	845.23	25.5	<0.0001
ყვავილედის რიცხვი ერთ მცენარეზე	53.8±9.4	38.9±10.9	60.8±20.8	25	9191	56.4	<0.0001
ყვავილის რიცხვი ერთ მცენარეზე	1829.9±169.5	844.6±101.9	1800±284.8	25	1.27R	410.3	<0.0001
ნაყოფის რიცხვი ერთ ყვავილედში	30.8±3.1	20.5±4.3	28.8±6.1	125	530.1	28.4	<0.0001
ნაყოფის რიცხვი ერთ მცენარეზე	1528.4±143.2	633.3±117.4	1519.4 ±396.9	25	2.5	380.2	<0.0001
თესლკვირტის რიცხვი ერთ ნასკვში	3.9±0.3	3.9±0.3	4.0±0.3	75	0.03	0.33	0.8
თესლის რიცხვი ერთ ნაყოფში	2.3±0.65	1.9±0.6	2.1±0.6	125	0.56	1.5	0.2
შეფარდება თესლი/თესლკვირტი	55.88±13.1	49.28±15.1	51.9±13.95	25	115.5	0.5	0.7
შეფარდება ნაყოფი/ყვავილი	83.5±5.9	73.1±9.4	83.3±11.3	25	1.76R	9.9	<0.0001
შეფარდებითი რეპროდუქციული	46.8±11.9	35.7±11.3	43.1±13.5	25	554.1	3.3	0.02
წარმადობა თესლის სიგრძე (მმ)	2.05±0.1	2.05±0.13	1.99±0.1	115	0.07	5.3	<0.01
თესლის მშრალი წონა (მგ)	2.16±0.5	1.75±0.36	2.05±0.42	25	0.938	5.1	<0.01
თესლის წონა ერთ მცენარეზე (გრ)	7.7±0.5	2.15±0.4	6.7±0.6	237	1001	25	<0.0001



სურათი 2. ა) მცენარის სიმალღის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n = 25. ბ) ფენოლოგიური ფაზების საშუალო ხანგრძლივობა *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n = 25.

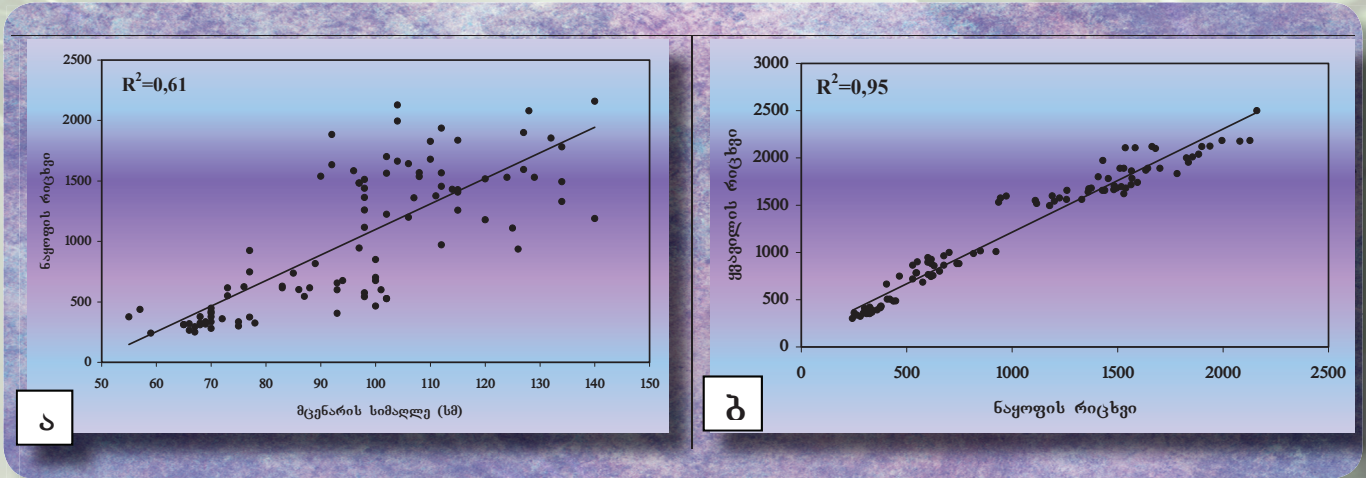
2.2. რეპროდუქციული ნარმალობა

რეპროდუქციის მახასიათებლები განისაზღვრებოდა თვითოეულ ექსპერიმენტულ ჯგუფში (ცხრილი 1). მნიშვნელოვანი სხვაობა იქნა ნანახი თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილებისა და მნიფე ნაყოფების რაოდენობებს შორის, განსხვავებულ ჯგუფებში (ცხრილი 1, სურ. 3ა), თუმცა ბონფერონის ტესტმა აჩვენა, რომ ტენიან გარემოში მოზარდი მცენარეები ამ პარამეტრებით მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა კონტროლისაგან (სურ. 3ა). წრფივი კორელაცია იქნა ნანახი თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების რიცხვსა და მცენარის სიმალღეს შორის (სურ. 3ბ).



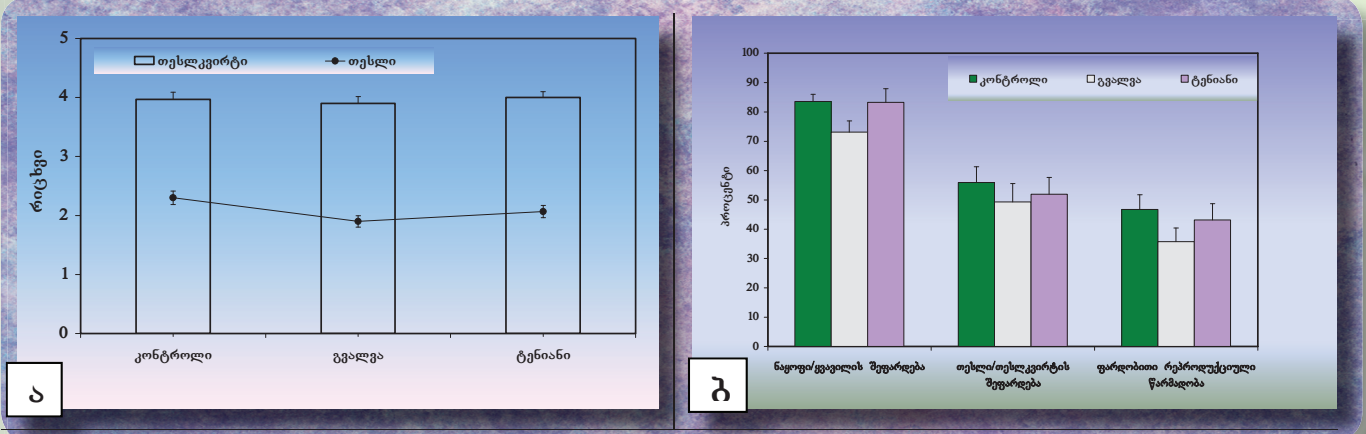
სურათი 3. ა) *T. caerulea*-ს ერთ მცენარეზე ყვავილის და ნაყოფის საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. შემადარებელი ნაზი ვიზუალურად გვიჩვენებს ერთ მცენარეზე ნაყოფის საშუალო რიცხვებს შორის არსებულ განსხვავებას ექსპერიმენტულ ჯგუფებში. n = 25. ბ) კორელაცია მცენარის სიმალღესა და ერთ მცენარეზე ყვავილის რიცხვს შორის. მონაცემები *T. caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. n = 75.

მნიფე ნაყოფების რიცხვი ასევე კორელირებდა მცენარის სიმაღლესთან (სურ. 4ა). მიღებული იქნა ნათელი სტატისტიკური დადასტურება იმისა, რომ მნიფე ნაყოფების რაოდენობა დამოკიდებული იყო თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების რიცხვზე (სურ. 4ბ).



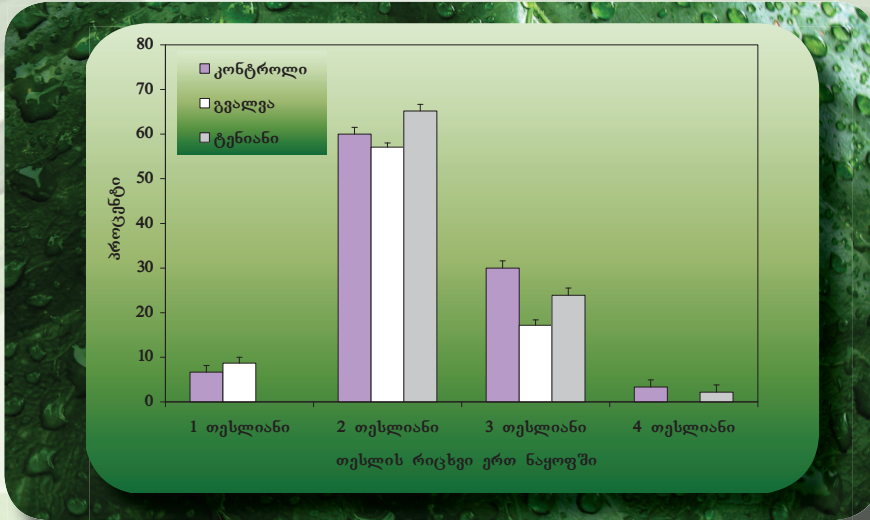
სურათი 4. ა) კორელაცია მცენარის სიმაღლესა და ერთ მცენარეზე ნაყოფის რიცხვს შორის. მონაცემები *T. caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. $n = 75$. ბ) კორელაცია ერთ მცენარეზე ყვავილის და ნაყოფის რიცხვებს შორის. მონაცემები *T. caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. $n = 75$.

ამისგან განსხვავებით, მნიფე თესლების რაოდენობა არ ამჟღავნებდა კორელაციას თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვთან (Pearson $r^2 = 0.0003$, $n = 100$, $P = 0.85$). ექსპერიმენტულ ჯგუფებში თითქმის არ ვარირებდა თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში და მნიფე თესლების რიცხვი ერთ ნაყოფში (ცხრილი 1, სურ. 5ა). ნაყოფისა და ყვავილების რიცხვების შეფარდება უფრო დაბალი იყო გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში (ცხრილი 1, სურ. 5ბ), თუმცა თესლის და თესლკვირტების რიცხვების შეფარდება მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის (ცხრილი 1, სურ. 5ბ). შესაბამისად, ფარდობითი რეპროდუქციული წარმადობა უფრო დაბალი იყო გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში, თუმცა ეს პარამეტრი არ ამჟღავნებდა მნიშვნელოვან სტატისტიკურ სხვაობას ჯგუფებს შორის (ცხრილი 1, სურ. 5ბ).



სურათი 5. ა) ერთ ნასკვში თესლკვირტის და ერთ ნაყოფში თესლის საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. შემაერთებული ხაზი ვიზუალურად გვიჩვენებს ერთ ნაყოფში თესლების საშუალო რიცხვებს შორის არსებულ განსხვავებას ექსპერიმენტულ ჯგუფებში. $n = 25$. ბ) ნაყოფი/ყვავილის და თესლი/თესლკვირტის შეფარდებები და ფარდობითი რეპროდუქციული წარმადობა (საშუალო პროცენტი და სტანდარტული გადახრა) *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. $n = 25$.

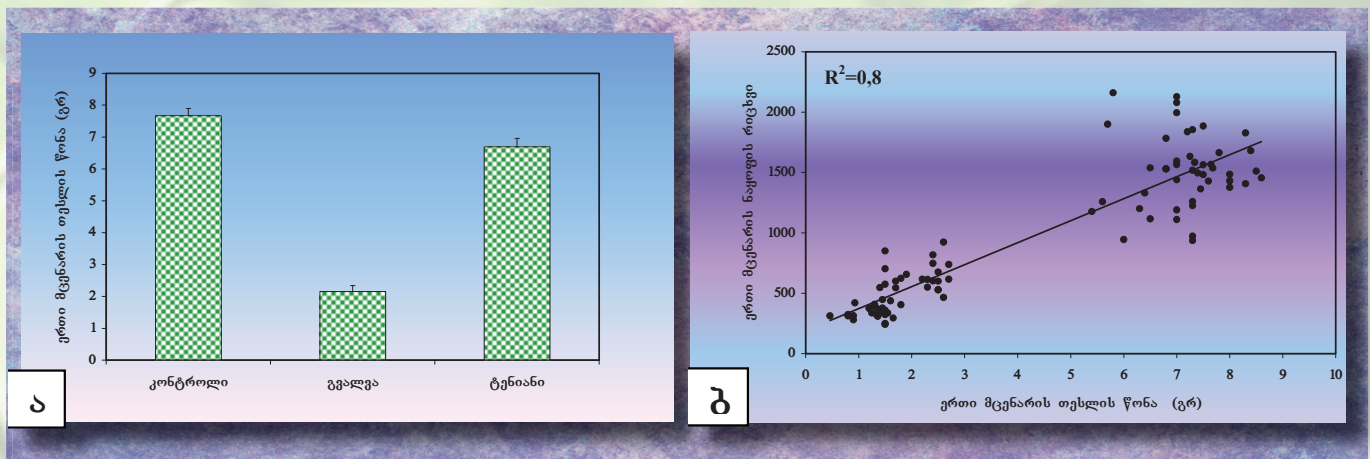
თესლების რიცხვის განსაზღვრამ ერთ ნაყოფში გამოავლინა ერთ, ორ, სამ და ოთხთესლიანი ნაყოფების შეხვედრულობის გარკვეული კანონზომიერება განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში (სურ. 6). ერთთესლიანი ნაყოფები უმთავრესად გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში გვხვდებოდა, ხოლო კონტროლში და ტენიან გარემოში აღინიშნებოდა უფრო მეტი - სამი და იშვიათად ოთხთესლიანი ნაყოფები.



სურათი 6. ნაყოფის პროცენტი, რომელიც განსხვავებული რაოდენობის თესლებს შეიცავს *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდნენ. n = 125.

2.3. თესლის მასა და ზომა

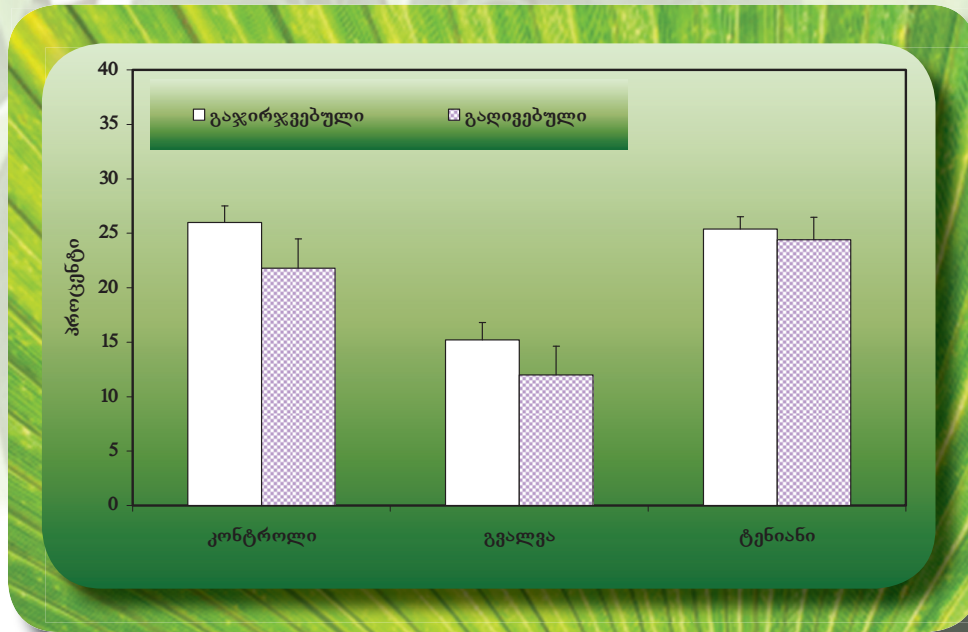
თესლის სიგრძე და მასა სტატისტიკურად მნიშვნელოვან სხვაობას ამჟღავნებდა ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის (ცხრილი 1). თესლის მასა ერთ მცენარეზე ყველაზე მეტი იყო კონტროლში (სურ. 7ა), გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში კი - ყველაზე დაბალი. ტენიანი გარემო არ განაპირობებდა თესლის მასის გაზრდას კონტროლთან შედარებით. თესლის მასა ერთ მცენარეში კორელირებდა ნაყოფების რიცხვთან (სურ. 7ბ), თუმცა იგი გავლენას არ ახდენდა ინდივიდუური თესლის მასაზე და სიგრძეზე. ამასთან, აღსანიშნავია ის ფაქტიც, რომ თესლის სიგრძე არ კორელირებდა თესლის მშრალ წონასთან.



სურათი 7. ა) ერთ მცენარეზე თესლის წონის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n = 25. ბ) კორელაცია ერთი მცენარის ნაყოფის რიცხვსა და თესლის წონას შორის. მონაცემები *T. caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. n = 75.

2.4. თესლის გალივების უნარი

თესლის გალივების ტესტმა აჩვენა, რომ გაჯირჯევებული თესლების რიცხვი, ყველა ექსპერიმენტულ ჯგუფში, ქარბობდა გალივებული თესლების რიცხვს (სურ. 8). ყველაზე დაბალი გალივების პროცენტი გააჩნდათ გვალვის პირობებში მოზარდი მცენარეების თესლებს.



სურათი 8. გაჯირჯევებული და გალივებული თესლების საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა *T. caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. $n = 5$.

2.5. წყლის დაფიციტის უწყატი რეპროდუქციული ბიომასის დაბრუნებაზე

T. caerulea-ს მაგალითზე ჩატარებული კვლევის შედეგები ნათლად მოწმობენ, რომ რეპროდუქციული ბიომასა ვარირებდა განსხვავებული ტენიანობის პირობებში მოზარდ მცენარეებში. წყლის დეფიციტი მნიშვნელოვნად ამცირებდა მცენარის სიმაღლეს და მნიფე ნაყოფების საშუალო რაოდენობას ერთ მცენარეზე, თუმცა ეს გავლენას არ ახდენდა თესლნარმოქმნის რაოდენობრივ ხასიათზე ნაყოფის შიგნით. თესლების საშუალო რიცხვი ერთ ნაყოფში არ ამჟღავნებდა სტატისტიკურად მნიშვნელოვან სხვაობას ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის. შესაძლებელია დავასკვნათ, რომ წყლის ლიმიტაცია უფრო დიდ გავლენას ახდენდა ერთ მცენარეში მომწიფებული ნაყოფების საშუალო რიცხვზე, ვიდრე ერთ ნაყოფში განვითარებული თესლების რაოდენობაზე.

თესლის აბორტი *T. caerulea*-ში არ იყო განპირობებული გარემო პირობებით. ნაჩვენებია (Stephenson, 1984), რომ *Phaseolus coccineus*-ს შეუძლია განახორციელოს პოტენციურად სიცოცხლისუნარიანი თესლების აბორტი. ცნობილია, აგრეთვე, რომ მოუმწიფებელი თესლების აბორტი *Melilotus officinalis*-ში არ არის დამოკიდებული თესლკვირტის სტრუქტურულ ანომალიებთან და მტვრის მარცვლების დეფიციტთან, არამედ კონტროლირებულია დედა მცენარის მიერ (Akhalkatsi et al., 1999).

ატამში მეორე თესლკვირტის დეგენერაცია ხორციელდება პირველი თესლკვირტის განაყოფიერე-

ბამდე და წარმოადგენს განვითარების მარეგულირებელი პროცესის, ე.წ. თესლკვირტის პროგრამირებული სელექციის შედეგს და არ არის დამოკიდებული დამტვერვაზე (Rodrigo, Herrero, 1998). ეს მონაცემები იმაზე მიუთითებს, რომ თესლკვირტების აბორტი და ნაყოფში განვითარებული თესლების საბოლოო რიცხვი შესაძლოა განპირობებული იყოს შინაგანი ფაქტორებით, რაც არ უკავშირდება რესურსების ან მტვრის მარცვლების ლიმიტაციას.

ჩვენს მიერ მიღებული შედეგები, აგრეთვე მიუთითებს, რომ *T. caerulea*-ში რესურსების ლიმიტაცია იწვევს თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ ცვლილებას ნაყოფების რიცხვის შემცირებით და არა ნაყოფის შიგნით განვითარებული თესლების რიცხვის ცვლილებით.

ერთნლოვანი მცენარეების რეაქცია რესურსების დროებით ლიმიტაციაზე და მისი კომპენსაციის მექანიზმები რეპროდუქციის წარმატებით განსახორციელებლად ძირითადად ორ კატეგორიად შეიძლება დაიყოს. პირველი, როცა რესურსების ლიმიტაცია იმდენად მნიშვნელოვანია, რომ ის იწვევს ნორმალური თესლწარმოქმნის პროცესის შეზღუდვას. ამ შემთხვევაში, რეპროდუქციული ორგანოების მერისტემების განვითარების პროცესი ჩერდება ან ისინი გარდაიქმნება ვეგეტაციური ორგანოების მერისტემებად. მეორე შემთხვევაში, როდესაც რესურსების ლიმიტაციის ეფექტი უფრო უმნიშვნელოა, მცენარის რეაქცია გამოხატულია თესლის მასის და რიცხვის შემცირებით, ყვავილების და ნაყოფების აბორტის გზით (Stephenson, 1984).

ჩვენს მიერ ჩატარებულმა კვლევამ ცხადჰყო, რომ წყლის დეფიციტის პირობებში მოზარდი მცენარეები ინვითარებენ ყვავილების უფრო ნაკლებ რიცხვს, ვიდრე ეს ტენიან გარემოში მოზარდ და საკონტროლო ჯგუფებში გვხვდება. უნდა ვიფიქროთ, რომ პერმანენტული გვალვის პირობებში მცენარე აჩერებს რეპროდუქციული მერისტემების განვითარების პროცესს.

უნდა აღინიშნოს, რომ თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების რიცხვის შემცირება, რესურსების ლიმიტაციის ფონზე, ფარულთესლოვანი მცენარეებისათვის არ წარმოადგენს ერთადერთ სტრატეგიას. მაგალითად, განათების ლიმიტაციას არანაირი ეფექტი არა აქვს ყვავილების ინიციაციაზე, მაგრამ განაპირობებს ნაყოფების აბსციზს *Styrax obassia*-ში (Kato, Hiura, 1999). მსგავსი შემთხვევა აღწერილია *Brassica napus*-ში, სადაც მაღალი ტემპერატურის ზემოქმედება ამცირებს მომნიშვნელოვან თესლების რაოდენობას, მაგრამ არ მოქმედებს თავდაპირველად წარმოქმნილი ყვავილების რიცხვზე (Lester et al., 2004). ჩვენს მიერ შესწავლილ შემთხვევაში, გვალვის დროს, აგრეთვე მატულობდა ყვავილების აბორტი.

მცენარის ბევრ სახეობაში, განსაკუთრებით ერთნლოვანებში, რომელთა არსებობა მთლიანად დამოკიდებულია თესლით გამრავლებაზე, დიდი ზომის ინდივიდები წარმოქმნიან მეტ თესლს, ვიდრე მცირე ზომის მცენარეები. მცენარის ზომა შესაძლოა განსაზღვრული იყოს როგორც გარემო პირობებით, ასევე წარმოადგენდეს გენეტიკურ ნიშანს. იზოენზიმების ანალიზმა *Stephanomeria exigua* subsp. *coronaria*-ში (Compositae) აჩვენა (Gottlieb, 1977), რომ დიდი და მცირე ზომის მცენარეების გენოტიპები მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ერთმანეთისაგან და, რომ პროგენების ზომები და ზრდის ხასიათი მსგავსი იყო. ასეთი გენეტიკური მსგავსება იმის ნიშანია, რომ მცენარის ზომა და გამრავლების უნარი ისეთი მაღალი პლასტიურობის მქონე მცენარეებში, როგორსაც ერთნლოვანები წარმოადგენენ, პირველ რიგში განპირობებულია გარემო ფაქტორებით და არ წარმოადგენს ევოლუციური ცვალებადობის საფუძველს. მეორეს მხრივ, როდესაც მცენარის ზომის ცვლილება გენეტიკური განსხვავებით არის გამოწვეული, ამ შემთხვევაში შეიძლება დიდი და პატარა ზომის მცენარეები არ განსხვავდებოდეს რეპროდუქციის ხასიათით.

ჩვენს მიერ ჩატარებულ გამოკვლევაში რეპროდუქციული ბიომასის ცვლილება, განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში, დამოკიდებული უნდა იყოს მცენარის ზომებთან, რაც, თავის მხრივ, განპირობებულია წყლის დეფიციტით და, შესაბამისად, განსხვავებული რაოდენობის რესურსების არსებობით.

2.6. წყლის ღეფიციტის ეფექტი რეპროდუქციულ ფენოლოგიაზე

რეპროდუქციული პერიოდის საერთო ხანგრძლივობა განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში თითქმის თანაბარი იყო, თუმცა ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა ვარირებდა. გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში გახანგრძლივებული იყო თესლის ფორმირების ფაზა. ეს შესაძლოა გამოწვეული იყოს იგივე მიზეზით, რომელიც აღწერილია სიმინდისათვის, როცა წყლის დეფიციტი იწვევდა ენდოსპერმის განვითარების ადრეული სტადიების ინჰიბირებას უჯრედების დაყოფის ფაზის გახანგრძლივების გამო. ეს, თავის მხრივ, განპირობებული იყო ენდოსპერმში აბსციზის მჟავის რაოდენობის შემცირებით. ყვავილობის ხანგრძლივობაზე ფიზიოლოგიური კონტროლის არსებობა ნანახია *Arabidopsis thaliana*-შიც (Welch et al., 2003).

მეორე მხრივ, გვალვა, კონტროლთან შედარებით, იწვევდა თესლის შევსების ფაზის დაჩქარებას *T. caerulea*-ში. ნაჩვენებია (Ober et al., 1991), რომ სიმინდში თესლის შევსების ფაზის შემოკლება განპირობებს თესლის საბოლოო მასის შემცირებას, რადგან წყლის დეფიციტი ამცირებს სახამებლის აკუმულაციის დონეს, ADP-გლუკოზის სახამებლად გარდაქმნის აქტივობის დათრგუნვის გზით. შესაძლოა, რომ *T. caerulea*-ში გვალვის პირობებში მოზარდი მცენარეების თესლის მცირე მასა განპირობებულია სწორედ თესლის შევსების ფაზის ხანგრძლივობის შემცირებით.

2.7. წყლის ღეფიციტის ეფექტი თესლის მასაზე და გალივების უნარზე

ცნობილია, რომ მშრალი წონის დაგროვება თესლში შესაძლოა ლიმიტირებული იყოს ისეთი გარეგანი ფაქტორებით, როგორცაა მაღალი ტემპერატურა, სინათლისა და წყლის დეფიციტი (Stephenson, 1984). *T. caerulea*-ს მნიფე თესლი, ბევრი პარკოსნისაგან განსხვავებით, შეიცავს ენდოსპერმს. ეს დამახასიათებელია ამ გვარის სხვა წარმომადგენლებისათვისაც (Stephenson, 1984), თუმცა ლებნებს უკავია მნიფე თესლის მნიშვნელოვანი მოცულობა. ამდენად, თესლის მასა ძირითადად განპირობებულია ლებნების სიდიდით, რაც გალივების ადრეულ სტადიებზე მნიშვნელოვანია მცენარის წარმატებული განვითარებისათვის. გვალვის შედეგად წარმოქმნილ მსუბუქ თესლებს, რასაკვირველია, შემცირებული უნდა ჰქონდეს გალივების უნარი და აღმონაცენის დამკვიდრების პერსპექტივა.

გალივების ტესტმა დაადასტურა ეს მოსაზრება, როდესაც ნაჩვენები იქნა, რომ გვალვის პირობებში ჩამოყალიბებული თესლების გალივების უნარი ჩამორჩება კონტროლს და ტენიან პირობებში მომწიფებული თესლების ანალოგიურ მაჩვენებელს. გალივების უნარის დაქვეითება შესაძლოა გამოწვეული იქნეს გვალვის ნეგატიური ეფექტით, რადგანაც თესლის ხარისხი წარმოადგენს ფიზიოლოგიური მომწიფების შედეგს და მიიღება თესლის შევსების ფაზაში (Sinniah et al., 1998).

წყლის დეფიციტმა თესლის განვითარების ტერმინალურ ფაზაში შესაძლოა გამოიწვიოს ტენის ზედმეტი დაკარგვა, როდესაც თესლში მიმდინარეობს ე.წ. „მომწიფების გამოშრობა“ (maturation drying) და, შესაბამისად, შეამციროს თესლის ხარისხის მაჩვენებელი. ეს, თავის მხრივ, გამოიწვევს თესლის გალივების უნარის შემცირებას. ამგვარად, უნდა ვივარაუდოდ, რომ წყლის დეფიციტს მნიშვნელოვანი უარყოფითი ეფექტი აქვს *T. caerulea*-ს თესლის შევსების და მომწიფების ფაზებზე, რადგანაც იგი მოქმედებს თესლის დესიკაციის დროს მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებზე და განაპირობებს დაბალი ხარისხის თესლის წარმოქმნას.

მიღებული შედეგები მიუთითებს, რომ წყლის დეფიციტი ამცირებს თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების და ნაყოფების რიცხვს *T. caerulea*-ში და ზრდის ყვავილების აბორტის დონეს. უფრო მეტი, მნიფე თესლის საერთო რიცხვი ერთ მცენარეზე, მათი მასა და გალივების უნარი მნიშვნელოვნად მცირდება. უნდა ვივარაუდოთ, რომ *T. caerulea*-ს არ გააჩნია ეფექტური ადაპტაციის მექანიზმი, რომელიც გვალვის პირობებში მისი წარმატებული რეპროდუქციის გარანტი იქნებოდა. რაც შეეხება ტენიანობის მომატებას კონტროლთან შედარებით, იგი არ იწვევდა თესლის რაოდენობრივი და ხარისხობრივი მაჩვენებლების მატებას. ეს კი იმაზე მიუთითებს, რომ რესურსების შეთვისების დონე მცენარეში შეზღუდულია და შეესატყვისება მის ბუნებრივ საარსებო გარემოს.

3. წყლის რაქიმი და ზრდის თაქსონობა ტესლის გალივებისა და აღმონაცენის განვითარებისას *TRIGONELLA CAERULEA* (L.) SER. (FABACEAE)-ში

წყალი, სხვა ფიზიკურ გარემო ფაქტორებთან ერთად, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ტესლის გალივების პროცესის ინიციაციისა და აღმონაცენის განვითარებისათვის. ტესლის მიერ წყლის შეწოვა გალივების საწყისი საფეხურია და განპირობებულია ტესლისა და ნიადაგის წყლის პოტენციალებს შორის არსებული სხვაობით. აქედან გამომდინარე, აღმონაცენის დამკვიდრება კონკრეტულ ადგილზე შესაძლოა შეზღუდული იყოს სუსტრატის წყლის პოტენციალით, რომელიც მნიშვნელოვნად უნდა განსხვავდებოდეს ტესლის წყლის პოტენციალისაგან და განსაზღვრავდეს წყლის შეთვისების ინტენსივობას გალივების პროცესში. *T. caerulea*-ს ტესლის გალივების ხანგრძლივობა, კონტროლთან შედარებით, მნიშვნელოვნად იზრდებოდა, როდესაც სუსტრატის წყლის პოტენციალი მცირდებოდა -0.5 მეგაპასკალამდე (Akhalkatsi, Lösch, 2001). შენელებას განიცდიდა არა მარტო რადიკულას გამოსვლის დრო, არამედ აღმონაცენის ზრდის ტემპი. ამ ცვლილებებმა შესაძლოა საკმაოდ დრამატული როლი შეასრულოს ბუნებაში აღმონაცენის დამკვიდრებისას, რადგანაც მოკლე რადიკულა სტრესულ პირობებში აღმონაცენს ნიადაგის ზედაპირის სწრაფად გამოშრობისას წყლის დეფიციტის დროს. ამ პროექტში ჩვენ შევამოწმებთ ლაბორატორიულ პირობებში შესასწავლი სახეობების მოთხოვნილებას სუსტრატის წყლის პოტენციალზე და განვსაზღვრავთ ზღვრულ მაჩვენებელს, რომელიც აუცილებელია მათი ტესლის გალივებისათვის. ეს კი საშუალებას მოგვცემს მოვახდინოთ სახეობის გადარჩენის ბედის პროგნოზირება, კლიმატის ცვლილებით გამოწვეული ნიადაგის ტენიანობის შეცვლის შემთხვევაში.

საქართველოს არიდული რეგიონების უმეტესობა – შირაქი, ივრის ზეგანი, შიდა და ქვემო ქართლის ნახევრად უდაბნოს ბიომები, მესხეთის ქსეროფიტული ჰაბიტატები და სხვ. წყლის შეზღუდულ მარაგს შეიცავს (Nakhutsrishvili, 2013), ამიტომ ნალექის რაოდენობის მცირე ცვლილებამაც შეიძლება გავლენა მოახდინოს მათ ბიოლოგიურ კომპონენტზე, რომელიც განაპირობებს საკვების და წყლის ციკლს და ენერჯის ბრუნვას ამ ბიომებში. იმისათვის, რომ შეიქმნას კლიმატის ცვლილების გავლენის მოდელი მცენარის რეპროდუქციაზე და ამ ეკოსისტემის წყლით მომარაგებაზე, მნიშვნელოვანია ბუნებრივი ბალანსის დადგენა, რომელიც არსებობს წყლის ლიმიტაციასა და სახეობის გამრავლებას შორის. მიუხედავად იმისა, რომ არიდულ და ნახევრად არიდულ რეგიონებს ხმელეთის მთლიანი ფართობის მესამედი უკავია, ამ სისტემაში ძალიან ცოტა კვლევაა ჩატარებული გლობალური დათბობის ეფექტის ასახვასთან და, შესაბამისად, ეს ნაშრომი დიდ წვლილს შეიტანს ამ მნიშვნელოვანი პრობლემის გადაჭრაში.

T. caerulea ერთწლოვანი სახეობელი პარკოსანი მცენარეა (Nakhutsrishvili, 2013). მას ტესლის გალივებისათვის ძალიან მოკლე დრო სჭირდება, ამიტომ იგი მოხერხებული ობიექტია, ლაბორატორიულ პირობებში, ტესლის გალივებისა და აღმონაცენის განვითარების თავისებურებების შესასწავლად. აღსანიშნავია, რომ ეს პროცესები ამ სახეობაში დღემდე არ ყოფილა გამოკვლეული. წინასწარი მონაცემებით, *T. caerulea*-ს ორთოდოქსული მნიფე ტესლი შეიცავს ენდოსპერმს, რაც პარკოსნებისათვის უჩვეულოა, მაგრამ დამახასიათებელია ამ გვარის სხვა წარმომადგენლებისათვის.

ორთოდოქსული ტესლი მომნიფებისას განიცდის დეჰიდრატაციას და გამოშრობისადმი ტოლერანტული ხდება (Farrant et al., 1997), რაც წარმატებული ადაპტაციის შედეგს წარმოადგენს. იგი განაპირობებს მცენარის გადარჩენას არახელსაყრელ გარემო პირობებში და შესაძლებელს ხდის ზრდის პროცესის დაწყებას ახალი ინდივიდის დამკვიდრებისათვის ხელსაყრელ დროს. რეკალციტრანტული ტესლებისაგან განსხვავებით, ორთოდოქსულ ტესლში სამარაგო ნივთიერების რაოდენობა ძალიან მცირეა და აღმონაცენი განვითარების ადრეულ ფაზაშივე იწყებს მინერალების, ნახშირბადისა და წყლის გარედან შეთვისებას.

ტესლის გალივებისათვის წყლის რეჟიმის მნიშვნელობის შესახებ არსებული გამოკვლევები ძირითადად ფოკუსირებულია გარემოს ტენიანობის გავლენაზე, გალივების პროცესში მყოფი ტესლის განვითარების თავისებურებებზე (Bradford, 1995). განსაკუთრებით დიდი ყურადღება ეთმობოდა ტესლისა და ნიადაგის წყლის რეჟიმების ურთიერთკავშირსა (Whalley et al., 1998) და ნიადაგის ტენიანობის მნიშვნელობის შესწავლას ტესლის გალივებისათვის (Larcher et al., 2010).

თესლის მიერ წყლის შენოვა გაღივების საწყისი საფეხურია და განპირობებულია თესლისა და ნიადაგის წყლის პოტენციალებს შორის არსებული სხვაობით. შესაბამისად, მშრალი თესლის წყლის პოტენციალი ძალიან დაბალი უნდა იყოს, რათა მან შეძლოს ნიადაგიდან წყლის შენოვა (Roberts, Ellis, 1989). აქედან გამომდინარე, აღმონაცენის დამკვიდრება კონკრეტულ ადგილზე შესაძლოა შეზღუდული იყოს სუსტრატის წყლის პოტენციალით, რომელიც მნიშვნელოვნად უნდა განსხვავდებოდეს თესლის წყლის პოტენციალისაგან და განსაზღვრავდეს წყლის შეთვისების ინტენსივობას გაღივების პროცესში (Swagel et al., 1997).

არსებობს გაღივების პროცესის ინიციაციისათვის აუცილებელი სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონე, რომელიც მცენარის სხვადასხვა სახეობებისათვის განსხვავებულია და დამოკიდებულია თვითონ თესლში არსებული წყლის პოტენციალის სიდიდეზე (Larcher et al., 2010). წინამდებარე თავში აღწერილია *T. caerulea*-ს თესლების გაღივების თავისებურებები მანიტოლის განსხვავებული წყლის პოტენციალის მქონე ხსნარების გამოყენებით. ჩვენ გვსურდა დაგვედგინა სუბსტრატის წყლის პოტენციალის სიდიდით გამოწვეული შეზღუდვების ხასიათი თესლის გაღივებასა და აღმონაცენის ზრდაზე.

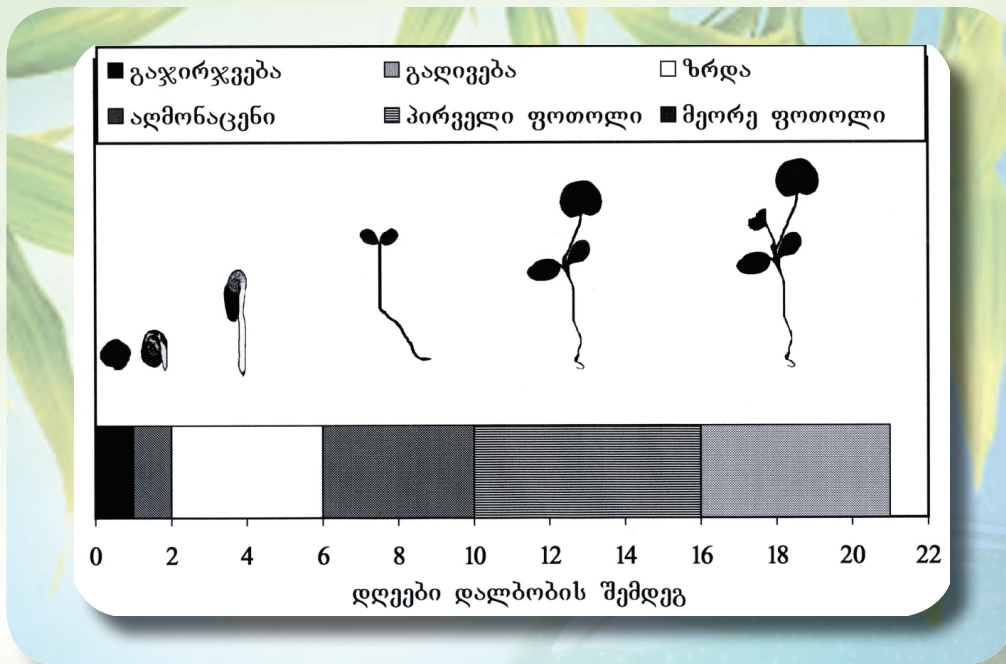
მონაცემები, ფარულთესლოვანი მცენარეების თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის ქსოვილების ზრდის პროცესში არსებული წყლის რეჟიმის შესახებ, ძირითადად შეეხება ჰიდრატაციის შედეგად სტიმულირებული მეტაბოლიზმის თავისებურებებს (Lösch, 1993, 1995). წყლის რეჟიმის შესწავლისას განსაკუთრებული ყურადღება ეთმობოდა უჯრედის სიგრძეში ზრდის პროცესის კვლევას მოზარდ აღმონაცენში (Larcher et al., 2010).

ავტორის მიერ შესწავლილი იქნა გარემოს სტრესული ფაქტორების გავლენა აღმონაცენის წყლის რეჟიმზე (Johnson et al., 1996). ნაჩვენები იქნა მცენარის სხვადასხვა სახეობის თესლში წყლის შემცველობის რაოდენობრივი ცვალებადობა, მაგრამ შედარებით მცირე ყურადღება დაეთმო წყლის რეჟიმის პარამეტრების ცვალებადობის შესწავლას თესლის გაჯირჯვების, გაღივებისა და აღმონაცენის ჩამოყალიბების თანამიმდევრულ სტადიებზე. წინამდებარე ნაშრომი წარმოადგენს იმის მცდელობას, რომ კონსტანტურ ექსპერიმენტულ პირობებში *T. caerulea*-ს თესლისა და აღმონაცენის ქსოვილებში განსაზღვრული იქნეს წყლის რეჟიმის ცვალებადობის დინამიკა, გაჯირჯვების, გაღივების და აღმონაცენის ზრდის პროცესებში მიმდინარე მორფოგენეზის დროს.

გაჯირჯვების ადრეულ სტადიაზე ადგილი აქვს თესლის ქსოვილებიდან გარემომცველ სივრცეში სითხის ექსუდაციას (Bradford, 1995). ნავარაუდებია, რომ გაღივების პროცესში მყოფი თესლიდან, მემბრანების დარღვევის შედეგად, გამოიყოფა განსხვავებული ქიმიური ნივთიერებები (Dell'Aquila, Daturi, 1995). განსხვავებული მოსაზრებაა გამოთქმული ზოგიერთი პარკოსანის თესლიდან გამოყოფილი ფენოლური ნივთიერებების როლზე, რომელთა გამოყოფა ხდება აქტიურად, ძირითადად ჩანასახის უჯრედებიდან (Bekara et al., 1998). ისინი მოქმედებენ როგორც ქემოატრაქტანტები, ინვევენ კოჟრის ფორმირების გენების ტრანსკრიპციის ინდუცირებას და სტიმულირებენ *Rhizobium*-სა და პარკოსან მცენარეს შორის სიმბიოზისა და მიკორიზული ასოციაციის წარმოქმნას (Phillips et al., 1995), თუმცა არ არის ცნობილი, აქვს თუ არა გავლენა სითხის ექსუდაციას წყლის შემცველობაზე თესლის ქსოვილებში. ჩვენ გავზომეთ წყლის შემცველობა და მშრალი მასა გაღივების პროცესში მყოფ *T. caerulea*-ს თესლებში, რათა განგვესაზღვრა ქსოვილებში წყლის შემცველობის შესაძლო ცვლილება სითხის გამოყოფის დროს.

დასახული მიზნის მისაღწევად, თესლის გაჯირჯვების, გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარების თანამიმდევრულ ფაზებზე *T. caerulea*-ში ვსაზღვრავდით წყლის რეჟიმის დინამიკას, წყლის შემცველობას და მშრალ მასას კონსტანტურ გარემო პირობებში. განსაკუთრებული ყურადღება ექცეოდა გაღივების პროცესში სითხის ექსუდაციასა და წყლის შემცველობას შორის შესაძლო ურთიერთკავშირის გამოვლენას. შესწავლილია გარემომცველი სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ცვალებადობის გავლენა თესლის გაღივების პროცენტულობაზე მცენარის ამ სახეობაში.

T. caerulea-ში პირობითად განისაზღვრა თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარების შემდეგი ფენოლოგიური სტადიები: გაჯირჯვება, გაღივება, ზრდა, აღმონაცენი, პირველი ფოთოლი და მეორე ფოთოლი (სურ. 9).

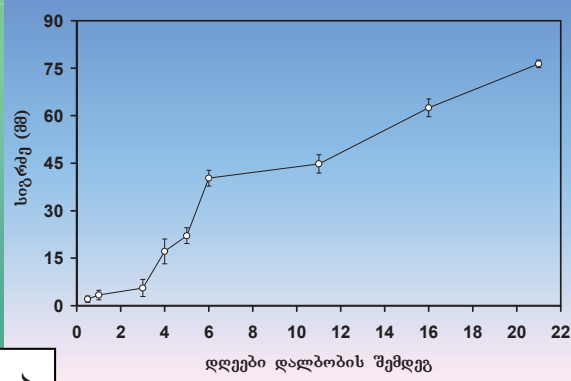


სურათი 9. *T. caerulea*-ს ჩანასახის და აღმონაცენის განვითარების სტადიების - გაჯირჯევა, გალივება და აღმონაცენის განვითარება, საშუალო ხანგრძლივობა. მცენარის დიგიტალური გამოსახულებები წარმოსახავს ძირითად მორფოლოგიურ ნიშნებს, რომელიც მცენარეს შესაბამისი განვითარების სტადიაზე გააჩნია. $n = 20$.

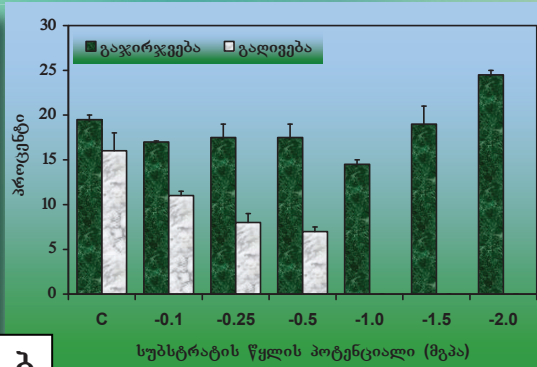
თითოეული ფენოლოგიური სტადიის ხანგრძლივობა განისაზღვრა, როგორც ინდივიდური თესლის ან აღმონაცენის საშუალო მაჩვენებელი (სურ. 9). დალბობისთანავე თესლი იწყებს წყლის შეწოვას. 48 სთ-ის შემდეგ თესლის გარსი სკდება და გამოდის რადიკულა. აღმონაცენი სწრაფად იზრდება პირველი კვირის განმავლობაში (სურ. 10ა). ზრდის სტადიის დასრულების შემდეგ მოყვითალო ლეზნები და ჰიპოკოტილი განიცდიან ფოტომორფოგენუზს, იძენენ მწვანე შეფერილობას და ფოტოსინთეზურად აქტიურნი ხდებიან. დალბობიდან მე-6 დღეს ლეზნები გადაიხსნებიან და იწყებენ ზრდას. ისინი სრულიად განვითარებულია დალბობიდან მე-8 დღეს.

განსხვავებულ სუბსტრატის წყლის პოტენციალზე ჩატარებულმა გალივების ტესტმა ყველაზე მაღალი გალივების პროცენტი ($16 \pm 2\%$) აჩვენა კონტროლში, როდესაც თესლები თავსდებოდა დეიონიზირებულ წყალში დასველებულ ფილტრის ქაღალდზე (სურ. 10ბ). სუბსტრატის წყლის პოტენციალის შემცირებასთან ერთად 0-დან -2.0 მგპა-მდე, რაც მიიღწეოდა განსხვავებული კონცენტრაციის მქონე მანიტოლის ხსნარებით, მცირდებოდა გალივების პროცენტი. გალივება მთლიანად ითრგუნებოდა, როდესაც გარემოს წყლის პოტენციალი მცირდებოდა -1.0 მგპა-მდე (სურ. 10ბ).

გაჯირჯეებული თესლების საშუალო პროცენტი უმნიშვნელოდ განსხვავდებოდა ($P > 0.05$) კონტროლისაგან ჩატარებული ცდის შვიდივე ვარიანტში და ყოველთვის ჭარბობდა იმავე ცდის გალივების პროცენტს (სურ. 10ბ). დრო თესლის დალბობიდან გალივებამდე კონტროლში შეადგენდა 48 სთ-ს, -0.5 მგპა-ზე იგი იზრდებოდა 96 სთ-მდე. საერთოდ, ამ სახეობაში აღინიშნა დაბალი გალივების პროცენტი, რაც მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი თესლების დიდი რაოდენობით არის განპირობებული. ასეთი თესლების საშუალო პროცენტი ცდის ყველა ვარიანტში შეადგენდა $58 \pm 12.4\%$.



ა



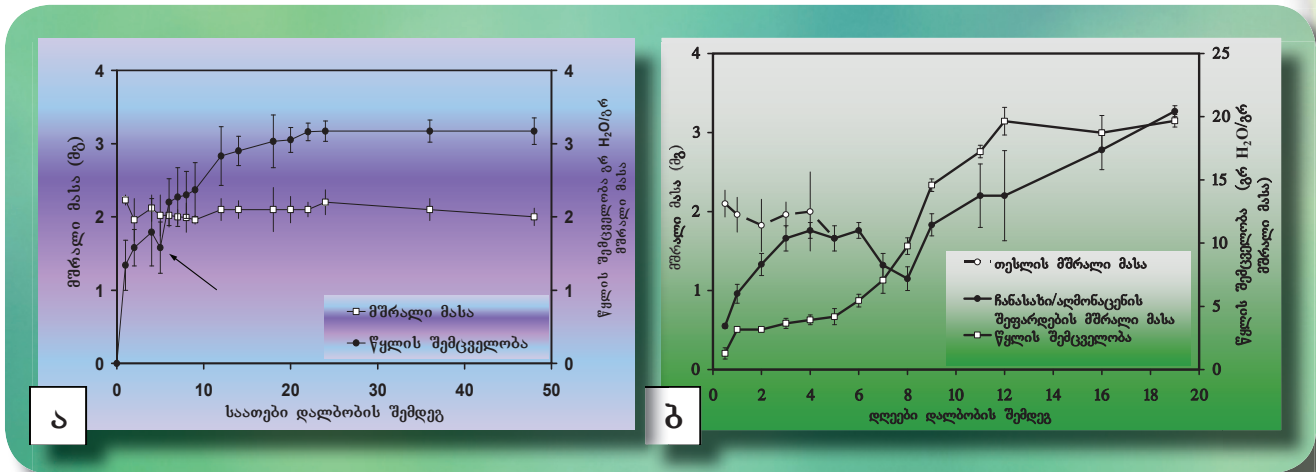
ბ

სურათი 10. ა) *T. caerulea*-ს გალივებული თესლისა და მზარდი აღმონაცენის საშუალო სიგრძე და სტანდარტული გადახრა განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე გაჯირჯვებიდან მეორე ფოთლის წარმოქმნამდე. $n = 20$. ბ) *T. caerulea*-ს გაჯირჯვებული და გალივებული თესლის საშუალო პროცენტი და სტანდარტული გადახრა წყლის განსხვავებული პოტენციალის მქონე სუბსტრატზე გალივებისას. წყლის განსხვავებული პოტენციალი წარმოქმნილი იყო D-მანიტოლის განსხვავებული კონცენტრაციის მქონე ხსნარით. გაჯირჯვებული და გალივებული თესლის პროცენტის დათვლა ხდებოდა დალბობიდან მე-7 დღეს, რომლის შემდეგაც გალივების ახალი შემთხვევები აღარ ვლინდებოდა. $n = 4$.

გალივების პროცესის დროს მთლიანი თესლის მშრალი მასა არ ამჟღავნებდა მნიშვნელოვან ცვლილებებს გაჯირჯვებიდან რადიკულას გამოსვლამდე (სურ. 11ა). იგი საგრძნობლად იკლებდა ზრდის ფაზაზე და აგრძელებდა კლებას გარკვეული პერიოდის მანძილზე მას შემდეგაც, რაც აღმონაცენი ფოტოავტოტროფული ზრდის ფაზაზე გადადიოდა (სურ. 11ბ). აღმონაცენის მშრალი მასის თანდათანობითი მატება იწყებოდა დალბობიდან მე-8 დღეს (სურ. 11ბ).

იზოლირებული ჩანასახების და მთლიანი გალივებული თესლის მშრალი მასების შედარებამ აჩვენა, რომ ჩანასახის მშრალი მასა თავდაპირველად მნიშვნელოვნად ჩამორჩებოდა თესლის მასას (სურ. 11ბ). იგი იზრდებოდა მე-5 დღიდან, სანამ თესლის გარსი არ დაჭკნებოდა და მთლიანად არ მოსცილდებოდა მას. მას შემდეგ, რაც თესლის გარსი ქრებოდა, ჩანასახის მშრალი მასა იკლებდა განვითარების მე-8 დღემდე, როდესაც ლეზნები სრულად ვითარდებოდა და იწყებდა ფუნქციონირებას (სურ. 11ბ).

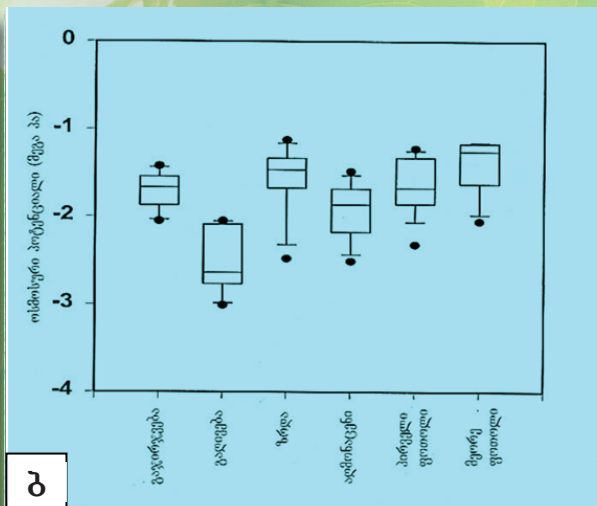
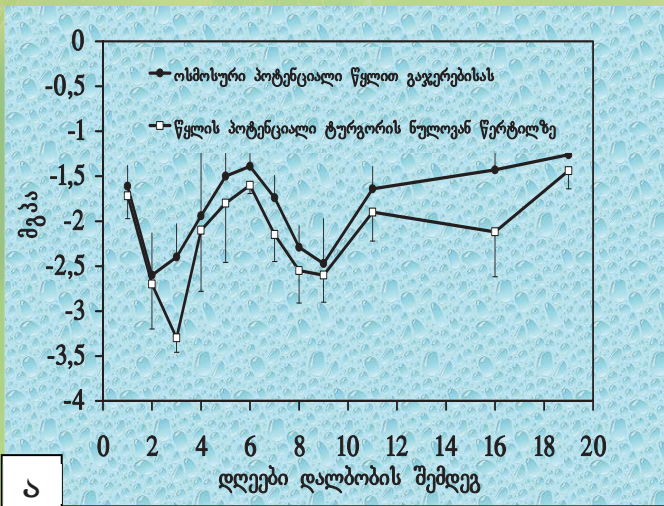
გალივების პროცესში თესლში წყლის შემცველობა სწრაფად მატულობდა პირველი დღის განმავლობაში და აღწევდა პლატოს დონეს დალბობიდან 24 სთ-ის შემდეგ (სურ. 11ა). წყლის შემცველობის მატებას ძირითადად წრფივი ხასიათი ჰქონდა. გამონაკლისს წარმოადგენდა დალბობიდან მე-5 სთ, როდესაც წყლის საშუალო შემცველობა მცირედ იკლებდა (სურ. 11ა). მასალაზე დაკვირვებამ აჩვენა, რომ ამ დროისათვის ადგილი ჰქონდა თესლიდან მოყვითალო ფერის ნივთიერების ექსუდაციას, რომელიც ფილტრის ქალაღზე ლაქას წარმოქმნიდა. მხოლოდ ის თესლები, რომლებიც გამოყოფენ სითხეს, აგრძელებენ გალივების პროცესს. იმ გაჯირჯვებულ თესლში, რომლის გარშემოც არ წარმოიქმნებოდა მოყვითალო ლაქა, არ შეინიშნებოდა რადიკულას გამოსვლა და გალივება. ტეტრაზოლიუმის ტესტმა აჩვენა, რომ ამ თესლების უმეტესობა სიცოცხლისუნარიანია, რაც ვლინდებოდა მათი ლეზნების დისტალური კიდეების და რადიკულას ვარდისფრად შეფერვით. ექსუდაციის შემდეგ წყლის შემცველობის ზრდას კვლავ წრფივი ხასიათი ჰქონდა (სურ. 11ბ).



სურათი 11. ა) *T. caerulea*-ს თესლის მშრალი მასის და წყლის შემცველობის (გრამი წყალი გრამ მშრალ მასაზე) საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა გაჯირჯეებიდან რადიკულას გამოსვლამდე. ისარი მიუთითებს თესლიდან სითხის პირველად გამოსვლის დროს. n = 50. ბ) *T. caerulea*-ს თესლის მშრალი მასის და წყლის შემცველობის (გრამი წყალი გრამ მშრალ მასაზე) საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა გაჯირჯეებიდან აღმონაცენის მეორე ფოთლის განვითარებამდე. პირველი 5 დღის განმავლობაში, სანამ თესლის გარსი შენარჩუნებულია, მშრალი მასა იზომებოდა ცალ-ცალკე მთლიანი თესლისათვის, რომელიც შეიცავს ჩანასახს, ენდოსპერმს და თესლის გარსს და გამოცალკევებული ჩანასახისათვის. n = 50.

გალივების პროცესში მყოფი თესლის ქსოვილების ოსმოსური და წყლის პოტენციალები მკვეთრად მცირდებოდა გაჯირჯეების ფაზაში (სურ. 12ა). ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას იყო -1.6 ± 0.2 მგპა, გაჯირჯეების პლატოს ფაზაზე და ყველაზე ნეგატიურ მაჩვენებელს -2.6 ± 0.35 მგპა-ს აღწევდა რადიკულას გამოსვლის დროს. წყლის პოტენციალი ნულოვანი ტურგორის წერტილზე მნიშვნელოვნად მცირდებოდა რადიკულას გამოსვლის ფაზაზე და მინიმალურ მაჩვენებელს -3.3 ± 0.15 მგპა-ს აღწევდა შემდეგი გაზომვის დროს, როდესაც რადიკულა მთლიანად გამოსულია, ხოლო შიშველი ჩანასახი სწრაფად შრებოდა მიკროვოლტმეტრის კამერაში. ამ დროისათვის წყლის ფარდობითი შემცველობა, ტურგორის დაკარგვის შედეგად, აღწევდა მინიმალურ სიდიდეს — $76 \pm 1,6$ %. ოსმოსური და წყლის პოტენციალის შემდგომი კლება ხდებოდა ზრდის ფაზის ბოლოს, როდესაც იწყებოდა აღმონაცენის ფოტომორფოგენეზი (სურ. 12ა).

მკვეთრი სხვაობა აღინიშნა ცალკეულ გალივებულ თესლებსა და აღმონაცენებში განსაზღვრულ ოსმოსური პოტენციალის მაჩვენებლებს შორის, რომელიც ძლიერ ვარირებდა მინიმალურ და მაქსიმალურ მაჩვენებლებს შორის, განვითარების ერთსა და იმავე სტადიაზე, სხვადასხვა ინდივიდებში (სურ. 12ბ). მაგალითად, ცალკეულ თესლში ოსმოსური პოტენციალი გალივების სტადიაზე ვარირებს მინიმალური -3 მგპა-დან მაქსიმალურ -2 მგპა-მდე. საშუალო სიდიდეების განვითარების სტადიების მიხედვით ჩატარებულმა სტატისტიკურმა შედარებამ აჩვენა, რომ ოსმოსური პოტენციალის საშუალო სიდიდეები გაჯირჯეების და გალივების სტადიებზე მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდა ($P < 0.001$) იგივე სიდიდის საშუალო მაჩვენებლებისაგან განვითარების გვიან სტადიებზე, ხოლო ოსმოსური პოტენციალის საშუალო სიდიდე ზრდის, აღმონაცენის, პირველი და მეორე ფოთლის სტადიაზე არ ამულავნებდა მნიშვნელოვან სხვაობას ($P > 0.05$).



სურათი 12. ა) *T. caerulea*-ს თესლის გაღებვის პროცესში მყოფი თესლის ქსოვილების ოსმოსური და წყლის პოტენციალების საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა. n = 6, 12. ბ) ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას *T. caerulea*-ს თესლის გაღებვისა და აღმონაცენის ზრდის სხვადასხვა სტადიაზე. ბოქლოტის ტიპის გრაფიკის თვითოეული უჯრა გვიჩვენებს მონაცემთა განაწილების ხასიათს რიცხვთა მწკრივში. შუა ხაზი წარმოადგენს მედიანს, უჯრის ზედა და ქვედა ხაზი არის 25-ე და 75-ე პროცენტილა, მაქსიმუმი და მინიმუმი ნაჩვენებია ხაზებით, შავი რგოლები წარმოადგენენ ექსტრემალურ რიცხვით მონაცემებს, რომლებიც აჭარბებენ უჯრის სიგრძის 1,5-ს. n = 12, 15.

თესლში და ექსუდატში ფენოლური ნაერთების შემცველობის გამოსავლენად, მთლიანი თესლების სპირტიანი ექსტრაქტი, იზოლირებული ჩანასახები, თესლის გარსი და ფილტრის ქალაღის ნაკუნები, რომლებიც გაჟღერებული იყო ექსუდატით, შეისწავლებოდა თხელშრიანი ქრომატოგრაფიის გამოყენებით. ჩანასახისა და თესლის გარსის ექსტრაქტში გამოვლენილი იქნა ფლავონოიდური ნაერთების განსხვავებული რაოდენობის ლაქები მაშინ, როცა მთლიანი თესლი და თესლის ექსუდატი ამ ლაქების უმეტესობას შეიცავდა. გაძნელებული იყო ლაქების იდენტიფიცირება მათი R_f მაჩვენებლის და შეფერილობის ინტენსივობის აუტოტენტურ სტანდარტთან შედარებისას, რადგანაც ლაქების უმეტესობა ფარავდა ერთმანეთს. მიუხედავად ამისა, მოხერხდა ორი მათგანის სავარაუდო იდენტიფიცირება. ესენია: ვიტექსინი და ორიენტინი, რომლებიც აღმოჩნდნენ თესლის გარსში და ექსუდატში. იგივე ფირფიტებზე, $AlCl_3$ -ით დანამვის შედეგად, გამოვლინდა მოყვითალო ფლურესცენტული ლაქა, რომელიც სავარაუდოდ იდენტიფიცირებულია, როგორც 5-ჰიდროქსი-ფლავონოიდი. ჩანასახის ექსტრაქტში, ფირფიტის დეაზოტირებული სულფანილის მჟავით დანამვის შედეგად, გამოვლინდა წითელი ფერის ლაქები, რომლებიც დამახასიათებელია თავისუფალი ფენოლური ჰიდროქსილის ჯგუფის შემცველი ნაერთებისათვის. ნიტროზული რაქციით დადგინდა კონდენსირებული ტანიინების შემცველობა თესლის გარსში და ექსუდატში, რომელიც პირდაპირ ფილტრის ქალაღზე შეიღება. ტანიინების შემცველობა დადასტურდა ლურჯი ფერის შეფერილობის წარმოქმნით.

სუბსტრატის წყლის პოტენციალი ასრულებს გადამწყვეტ როლს აღმონაცენის დამკვიდრებისათვის, განაპირობებს რა ხელსაყრელი ჰაბიტატის შერჩევას და ზოგადად სახეობის გავრცელებას (Swagel et al., 1997). თესლის გაღებვაზე სუბსტრატის წყლის პოტენციალის გავლენის შესწავლამ *T. caerulea*-ში, მანიტოლის ხსნარების გამოყენებით, გამოავლინა, რომ გაღებვის პროცენტი მცირდებოდა წყლის პოტენციალის შემცირებასთან ერთად და მთლიანად ითრგუნებოდა, როცა გარემოს წყლის პოტენციალი -1.0 მგპა-მდე მცირდებოდა. სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონე, რომელიც გამოვლინდა *T. caerulea*-სათვის, ძალიან ახლოს არის იმ მაჩვენებლებთან, რომლებიც სხვა მეზოფიტური კულტურული მცენარეებისათვის არის დადგენილი (Akhalkatsi, Lösch, 2005).

T. caerulea-ს თესლის გაღვივების ხანგრძლივობა, კონტროლთან შედარებით, მნიშვნელოვნად იზრდება, როდესაც სუბსტრატის წყლის პოტენციალი მცირდება -0.5 მგპა-მდე. შენელებას განიცდიდა არა მარტო რადიკულას გამოსვლის დრო, არამედ აღმონაცენის ზრდის ტემპი. აღმონაცენის სიგრძეში ზრდის შენელება განიხილება, როგორც უჯრედების ზრდის ინჰიბირების, ან წყლის ნაკლებობით გამოწვეული ძლიერი სტრესის დროს უჯრედების პროლიფერაციის შემცირების შედეგი (Akhalkatsi, Lösch, 2005).

ამ ცვლილებებმა შესაძლოა საკმაოდ დრამატული როლი შეასრულოს ბუნებაში აღმონაცენის დამკვიდრებისას, რადგანაც მოკლე რადიკულა სტრესულ პირობებში აღმოჩნდება ნიადაგის ზედაპირის სწრაფად გამოშრობისას, წყლის დეფიციტის დროს (Whalley et al., 1998). მით უმეტეს, რომ აღმონაცენის ფაზაში მცენარე ძალიან მგრძნობიარეა გამოშრობისადმი. გაღვივების ფაზაში იგი მეტი ტოლერანტობით ხასიათდება (Swagel et al., 1997). შედეგად, მცენარის წარმატებულ დამკვიდრებას ჰაბიტატში ხელს შეუწყობს სწრაფი გაღვივების პროცესი და აღმონაცენის განვითარება. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია მცენარის იმ სახეობებისათვის, რომლებიც გავრცელებული არიან სემი-არიდულ გარემოში, როგორც, მაგალითად, *Trigonella*–ს გვარის ბევრი სახეობა (Nakhutsrishvili, 2013).

ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ თესლის სწრაფი გაღვივება *T. caerulea*-ში, რომელიც მხოლოდ ორ დღეს საჭიროებს, მისი წინაპრის მშრალი გარემოსათვის დამახასიათებელი ხანმოკლე წვიმებისადმი ეფექტური ადაპტაციის შედეგია, რომელიც ტიპურია ამ სახეობის გავრცელების ბუნებრივი არეალისათვის.

კონსტანტურ გარემო პირობებში *T. caerulea*-ს გაღვივების პროცესში მყოფი თესლის და აღმონაცენის წყლის რეჟიმის პარამეტრები ვარიირებდა როგორც განვითარების განსხვავებულ სტადიებზე, ასევე ერთი და იგივე სტადიაზე მყოფ სხვადასხვა ინდივიდებში. ორივე პარამეტრი, ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას და წყლის პოტენციალი ნულოვანი ტურგორის დროს, მინიმალურ მაჩვენებელს ამჟღავნებდა რადიკულას გამოსვლის მომენტში. საშუალო ოსმოსური პოტენციალი განვითარების ამ სტადიაზე -2.6 ± 0.35 მგპა მნიშვნელოვნად ნაკლები იყო, ვიდრე სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონე -1.0 მგპა, რომელიც გაღვივების ინჰიბირებას იწვევდა. ამავე დროს სუბსტრატის წყლის პოტენციალის კლებას 0 მგპა-დან -2.0 მგპა-მდე უმნიშვნელო ეფექტი ჰქონდა გაჯირჯეებული თესლების რაოდენობაზე, ცდის ყველა ვარიანტში.

წყლის თავდაპირველი შეთვისება თესლის მიერ განპირობებულია წყლის პოტენციალებს შორის არსებული სხვაობით თესლსა და სუბსტრატს შორის. შესაბამისად, გაჯირჯეება ამ მეტრული ძალების მოქმედების შედეგს წარმოადგენს (Roberts, Ellis, 1989), ამიტომ თესლში წყლის შესვლა ხორციელდება იმის მიუხედავად, თესლი მოსვენების მდგომარეობაშია თუ არა (Albrecht, McCarthy, 2006).

ჩვენს ექსპერიმენტში გაჯირჯეებული თესლების უმეტესობა, რომელშიც გაღვივების პროცესი არ განხორციელდა, სიცოცხლისუნარიანი იყო. ეს გამოვლინდა ტეტრაზოლიუმის ტესტით, მაგრამ ჰიდრატაცია ამ თესლებში არ განაპირობებდა რადიკულას გამოსვლას, რადგან ისინი მოსვენების მდგომარეობაში იმყოფებოდნენ.

საერთოდ, მოსვენების მდგომარეობიდან აქტიურ ფაზაში გადასვლის ფიზიოლოგიური მექანიზმი ცნობილი არ არის და მოსვენების მდგომარეობის განსაზღვრა საკმაო სირთულესთან არის დაკავშირებული (Albrecht, McCarthy, 2006). ცნობილია, რომ რადიკულას ზრდის ინიციაცია ტენიანობისადმი მგრძნობიარე ბარიერს წარმოადგენს გაღვივების მსვლელობისას და ის მდგომარეობა, როდესაც თესლის წყლის პოტენციალი აღწევს უფრო ნეგატიურ მაჩვენებელს, ვიდრე სუბსტრატის წყლის პოტენციალია, უნდა შესრულდეს რადიკულას გამოსვლამდე.

არსებულ გარეგან და შინაგან წყლის პოტენციალებს შორის განსხვავების მიღწევა ფოტოავტოტროფულ აღმონაცენს შეუძლია ოსმორეგულაციის გზით, როდესაც ხდება ოსმოსური პოტენციალის დასაწევად საკმარისი ნაერთების აკუმულაცია იმ შემთხვევაში, როდესაც ფესვის გარეთ წყლის დეფიციტი იქმნება (Larcher et al., 2010). გაღვივების ფაზაში მყოფ თესლში კი ოსმორეგულაცია ლიმიტირებულია სამარაგო ნივთიერებების რაოდენობით, რომელიც განსაზღვრავს ოსმორეგულაციას თესლის გაჯირჯეების დროს.

მეორე მხრივ, გარემოს ოსმოსურ სტრესს, რომელიც წარმოქმნილია ოსმოსური აგენტებით ლაბორატორიულ პირობებში ან ნიადაგის გამოშრობით ბუნებაში, დამთრგუნველი გავლენა უნდა ჰქონდეს რადიკულას გამოსვლის პროცესზე, უკვე თესლის და სუბსტრატის პოტენციალებს შორის არსებული სხვაობის გარკვეულ სიდიდემდე შემცირებისას და არა მათი გათანაბრების შემთხვევაში. ეს კრიტი-

კული სხვაობა, თესლისა და სუბსტრატის წყლის პოტენციალებს შორის, რომლის არსებობა აუცილებელია გალივების ინიციაციისათვის, ზოგადად, სახეობასპეციფიურ ნიშანს უნდა წარმოადგენდეს.

ამ ნაშრომში ნანახია წყლის სტატუსის პარამეტრების გარკვეული ცვალებადობა ინდივიდუალურ თესლებს შორის. *T. caerulea*-ში ოსმოსური პოტენციალი რადიკულას გამოსვლის მომენტში ვარირება და შესწავლილ ინდივიდებში მინიმალური -3 მგპა-დან მაქსიმალურ -2 მგპა-მდე. ამ ცვალებადობის შედეგად, თესლისა და არსებულ სუბსტრატის წყლის პოტენციალებს შორის განსხვავება ვარირებს *T. caerulea*-ს ინდივიდუალური გენოტიპებისათვის. ამ მოვლენას შეუძლია შეასრულოს დრამატული როლი თესლის წარმატებული გალივებისა და აღმონაცენის დამკვიდრების პროცესებში, ცვლად ბუნებრივ გარემო პირობებში.

გალივების პროცესში მყოფი თესლის ჩანასახის მშრალი მასა უფრო ნაკლებია, ვიდრე მთლიანი თესლის მშრალი მასა. მისი მკვეთრი მატება შეინიშნებოდა დალბობიდან პირველი 5 დღის განმავლობაში. *T. caerulea*-ს თესლში სამარაგო ნივთიერებები ლებნების გარდა მოთავსებულია თესლის გარსში და ენდოსპერმის თხელ შრეში, რომელიც გარს ერტყმის ჩანასახს. ენდოსპერმი პარკოსანთა უმეტესობაში არ გვხვდება, მაგრამ იგი დამახასიათებელია ზოგიერთი სახეობისათვის, მათ შორის, *Trigonella*-ს გვარის წარმომადგენლებისათვისაც (Akhalkatsi, Lösch, 2005). სამარაგო ნახშირწყლები *T. foenum-graecum*-ის მშრალ თესლში ძირითადად წარმოდგენილია გალაქტომანანით, რომელიც ენდოსპერმის უჯრედის გარსშია ლოკალიზებული (Akhalkatsi, Lösch, 2001). ნაჩვენები იქნა, რომ მცენარის ამ სახეობაში ენდოსპერმული გალაქტომანანის დაშლა და მობილიზაცია, ჰიპოკოტილისა და ლებნების მიერ, იწყება დალბობიდან 24 სთ-ის შემდეგ და გრძელდება 120 სთ-ის განმავლობაში, რაც გამოიხატება ამ ქსოვილის ცოცხალი წონის შემცირებაში. *T. caerulea*-ში სამარაგო ნივთიერებების მობილიზაცია თესლის გარსიდან და ენდოსპერმიდან იგივე დროს უნდა მოითხოვდეს, რაც დასტურდება ჩანასახში მშრალი წონის აკუმულაციის დინამიკით. 5 დღის შემდეგ, როდესაც თესლის გარსი ჭკნება და სცილდება ჩანასახს, ამ უკანასკნელის მშრალი მასა იწყებს კლებას.

აღმონაცენის მიერ მშრალი მასის მატება იწყება თესლის დალბობიდან მხოლოდ 8 დღის შემდეგ, თუმცა ლებნების გადახსნა და გამწვანება ორი დღით ადრე ხორციელდება. ნავარაუდებია, რომ აღმონაცენის ფოტომორფოგენები წარმოადგენს განვითარების იმ ფორმას, რომელიც ახალგაზრდა მცენარეს მაშინვე გარდაქმნის ფოტოავტოტროფულ ორგანიზმად, მაგრამ მზესუმზირის აღმონაცენებისათვის ნაჩვენებია (Heupel, Kutschera, 1996), რომ ისინი კარგავდნენ მშრალ მასას მიუხედავად იმისა, რომ ლებნები უკვე ფოტოსინთეზურად აქტიურნი იყვნენ. ამდენად, ჰეტეროტროფულიდან ავტოტროფულ ზრდაზე გადასვლას, რომელიც ბიომასის დაგროვებაში უნდა გამოიხატებოდეს, ადგილი აქვს მცენარის განვითარების უფრო გვიან სტადიაზე, როდესაც ლებნები ამთავრებენ ზრდას.

სოიოს აღმონაცენზე ჩატარებულმა ექსპერიმენტმა გამოავლინა (Marek, Stewart, 1992), რომ ლებნების ფოტოსინთეზი თითქმის სიბნელის ფაზაში განხორციელებული სუნთქვის პროცესის ტოლია. ამდენად, სოიოს ლებნების მიერ განხორციელებული ფოტოსინთეზი არ იწვევს აღმონაცენის მშრალი მასის მატებას და ფოტოავტოტროფული ზრდა იწყება მხოლოდ მას შემდეგ, რაც პირველი ფოთოლი დაიწყებს ფოტოსინთეზს. *T. caerulea*-ში აღმონაცენის მშრალი მასის ზრდა იწყება მას შემდეგ, რაც ლებნები ამთავრებენ ზრდას, თუმცა ოსმოსური ცვლილება, რაც გამოიხატა ოსმოსური პოტენციალის შემცირებაში დალბობიდან მე-6 დღეს, როდესაც ლებნები იწყებენ ფოტოსინთეზს, გამონვეული უნდა იყოს ლებნებში წარმოქმნილი ნაერთების აკუმულაციით. ფოტოსინთეზის მოცულობა ამ ნაშრომში არ იყო შესწავლილი.

T. caerulea-ს გაჯირჯვებული თესლების ექსტრაქტის ანალიზმა დაადასტურა ფლავონოიდების და კონდენსირებული ტანინების არსებობა, რომლებიც ნაპოვნი იყო სხვა პარკოსნების თესლის ექსტრაქტშიც (Bekkara et al., 1998). მცენარის სხვადასხვა სახეობის თესლიდან გამოიყოფა განსხვავებული ფლავონოიდები, რომლებიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს სახეობასპეციფიური სიმბიოზური ურთიერთობების დამყარებაში, ერთი მხრივ, მასპინძელ მცენარეს, ხოლო, მეორე მხრივ, აზოტფიქსატორ სიმბიონტებს, მიკორიზულ სოკოებს, პარაზიტული მცენარის ფესვებსა და პათოგენურ მიკრობებს შორის (Cooper-Driver, Bhattacharya, 1998).

ჩვენს მიერ *T. caerulea*-ს თესლის ექსტრაქტში, სავარაუდოდ, დადგენილი იქნა ვიტექსინის და ორიენტინის შემცველობა, მაგრამ ჩვენ ვერ ვნახეთ ქვერცეტინი და კამფეროლი, რომელიც აღმოჩენილია *T. caerulea*-ს ყვავილის ექსტრაქტში (Akhalkatsi, Lösch, 2001). საჭიროა უფრო დეტალური კვლევის ჩა-

ტარება, *T. caerulea*-ს გაჯირჯვებული თესლიდან გამოყოფილი ფენოლური ნაერთების იდენტიფიცირებისათვის.

T. caerulea-ს თესლის გარსში და ექსუდატში ნანახი კონდენსირებული ტანიინების როლი უნდა მდგომარეობდეს სოკოსგან და მიკრობული ინფექციებისაგან გაღივებული თესლის დაცვაში, როგორც ეს აღწერილია მცენარის სხვა სახეობებისათვის (Kantar et al., 1996). ჩვენს დაკვირვებებში სითხის გამოყოფის დანახვა შეიძლებოდა ვიზუალურად, რადგანაც ფილტრის ქალაქზე გაჯირჯვებული თესლის გარშემო წარმოიქმნებოდა მოყვითალო ლაქა. აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ მხოლოდ ის თესლი აგრძელებდა გაღივების პროცესს, რომლის გარშემოც ასეთი ლაქა წარმოიქმნებოდა. გაჯირჯვებული თესლების უმეტესობა, რომელიც არ ახდენდა ექსუდაციას და არ ღივებოდა, ტეტრაზოლიუმის ტესტით შემონმებისას ამჟღავნებდა სიცოცხლისუნარიანობას.

უნდა ვივარაუდოთ, რომ ეს თესლები მოსვენების მდგომარეობაში იმყოფებიან, მაგრამ მოსვენების მდგომარეობა მათში განსხვავებულად უნდა მიმდინარეობდეს, ვიდრე ამას ადგილი აქვს ნყალგაუმტარი გარსის მქონე თესლებში, სადაც ჰიდრატაციის პროცესი საერთოდ არ ხორციელდება (Baskin et al., 2003). ამ უკანასკნელი ტიპის მოსვენების მდგომარეობა ნანახი იქნა ჩვენს ცდებშიც და თესლები, რომლებიც არ განიცდიდნენ ჰიდრატაციას და გაჯირჯვებას, შეადგენდნენ საერთო რაოდენობის თითქმის ნახევარს. ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ გაჯირჯვებულ თესლებში, სადაც ადგილი არა აქვს ექსუდაციას, გაღივებისათვის აუცილებელი გენების მხოლოდ ნაწილია გააქტიურებული და განვითარების პროგრამა სრულად არ ხორციელდება. ფენოლური ნივთიერებების გამოყოფა შესაძლოა წარმოადგენდეს გენური ექსპრესიის პროგრამის ნაწილს, რომელიც უშუალოდ ასოცირებულია გაღივების პროცესთან.

გაღივების პროცესში მყოფ თესლში წყლის შემცველობის განსაზღვრამ აჩვენა, რომ დაღობიდან მე-5 სთ-ზე ადგილი ჰქონდა ამ მაჩვენებლის მცირეოდენ კლებას. ეს დრო ზუსტად ემთხვევა თესლიდან სითხის გამოსვლის მომენტს. ამის შემდეგ აღარ შეინიშნებოდა წყლის შემცველობის კლება გაჯირჯვების, რადიკულას გამოსვლის და აღმონაცენის განვითარების გვიან სტადიებზე, თუმცა ცნობილია, რომ ნაერთების ექსუდაცია ხდება აღმონაცენის განვითარების მთელი პერიოდის განმავლობაში და ფენოლური ნაერთების გამოყოფა ყველაზე ინტენსიურად ხდება ფესვის გამოსვლიდან პირველი ორი დღის მანძილზე (Bekkara et al., 1998).

ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ წყლის შემცველობის მკვეთრი შემცირება, პირველი ექსუდაციის დროს, შესაძლოა განპირობებული იყოს მემბრანების დაზიანებით, რადგანაც გაჯირჯვების დროს ადგილი აქვს მათ ტრანსფორმაციას გელის მდგომარეობიდან თხევად-კრისტალურ ფაზად, რასაც შესაძლოა თან სდევდეს სითხის დაკარგვა უჯრედიდან მაშინ, როდესაც შემდგომი ექსუდაცია მხოლოდ მემბრანების სტაბილიზაციის შემდეგ ხორციელდება (Mansour et al., 1998).

ჩატარებულმა კვლევებმა აჩვენა, რომ წყლის რეჟიმის პარამეტრები, *T. caerulea*-ს თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარების დროს, ამჟღავნებდნენ სხვაობას როგორც განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე, ისე ერთ სტადიაზე მყოფ სხვადასხვა ინდივიდებს შორის. წყლის რეჟიმის, წყლის შემცველობის და მშრალი მასის ცვლილებების დინამიკა განვითარების პროცესში შესაძლოა დამოკიდებული იყოს მორფოგენეზისა და იმ ფიზიოლოგიურ პროცესებზე, რომლებსაც ადგილი აქვთ ახალი ორგანიზმის ჩამოყალიბების პროცესში. განვითარების ერთსა და იმავე სტადიაზე გაზომილი ოსმოსური და წყლის პოტენციალის ინდივიდურად მაღალი ან დაბალი მაჩვენებლები შესაძლოა განსაზღვრავდნენ ინდივიდური გენოტიპის განხვავებულ რეაქციას გარემოზე, რასაც მნიშვნელოვანი როლი ექნება აღმონაცენის გადარჩენის და წარმატებული დამკვიდრებისათვის კონკრეტულ ჰაბიტატში.

4. ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე იშვიათი მერქნიანი მცენარეების გადაშენების საფრთხე არიდულ ეკოსისტემაში შეიძლება გამოწვეული იყოს წყლის ლიმიტაციით. წყლის დეფიციტის ეფექტი შესწავლილი იქნება მათი გამრავლების თავისებურებებზე, როგორცაა რეპროდუქციული ფენოლოგია, თესლის განვითარება და აღმონაცენის დამკვიდრება. შემუშავდება მოდელი და გაკეთდება პროგნოზი, თუ რა გავლენას მოახდენს კლიმატის დათბობით გამოწვეული ნალექების ფლუქტუაცია ამ მცენარეთა გამრავლების ხასიათზე და გაკეთდება რეკომენდაციები მათი კონსერვაციისა და შენარჩუნებისათვის.

ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე იშვიათი მერქნიანი მცენარეების გადაშენების საფრთხე არიდულ ეკოსისტემაში შეიძლება გამოწვეული იყოს წყლის ლიმიტაციით. წყლის დეფიციტის ეფექტი შესწავლილი იქნება მათი გამრავლების თავისებურებებზე, როგორცაა რეპროდუქციული ფენოლოგია, თესლის განვითარება და აღმონაცენის დამკვიდრება. შემუშავდება მოდელი და გაკეთდება პროგნოზი, თუ რა გავლენას მოახდენს კლიმატის დათბობით გამოწვეული ნალექების ფლუქტუაცია ამ მცენარეთა გამრავლების ხასიათზე და გაკეთდება რეკომენდაციები მათი კონსერვაციისა და შენარჩუნებისათვის.

კავკასია ენდემიზმის მაღალი მაჩვენებლით ხასიათდება. საქართველოს ფლორა მდიდარია ეკონომიკური ღირებულების მქონე მცენარეთა სახეობებით, რომელთაგან ბევრი წარმოადგენს ენდემურ, საფრთხის წინაშე ან გადაშენების პირას მყოფ სახეობას. ადამიანების სასოფლო-სამეურნეო აქტივობა დიდად არის დამოკიდებული გენეტიკურ რესურსებზე, მათ შორის, ბუნებაში ველურად არსებულ ან ნახევრადკულტივირებულ წყაროებზე. არსებობს მწვავე აუცილებლობა, გადაიხედოს შეხედულება, რომლის თანახმადაც ბიომრავალფეროვნების დაცვა დაცული ტერიტორიების პროგნოზირებაა. რა თქმა უნდა, დაცული ტერიტორიები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ამ მიმართულებით, მაგრამ ბიომრავალფეროვნება ყველა გარემოში გვხვდება, მათ შორის, ურბანულშიც და ის ყველგან მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ამდენად, ბიომრავალფეროვნების პრობლემების მენეჯმენტი უნდა განხორციელდეს ყველგან, განსაკუთრებით კი იმ გარემოში, სადაც ადამიანის ჩარევა ყველაზე ინტენსიურია. შესაძლებელია შერჩეული იქნეს არიდული რეგიონების ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე იშვიათ მერქნიანი მცენარეთა ზოგიერთი სახეობები:

I. საკვებად გამოყენებული ხე-მცენარე:

1. *Pyrus salicifolia* var. *serrulata* Brow. (Rosaceae) – ბერყენა, IUCN- LR/nt, (IUCN, 1994);
2. *P. sachokiana* Kuthatheladze (Rosaceae) – სახოკიას ბერყენა, საქ. წითელი წიგნი, IUCN-ის კატეგორია EN B1ab (GTSC, 2005), ჩვენი მონაცემებით გადაშენებულია ველურ ბუნებაში;
3. *P. demetrii* Kuthatheladze (Rosaceae) – დემეტრის ბერყენა, საქ. წითელი წიგნი, IUCN-ის კატეგორია EN B1ab (GTSC, 2005);

II. კულტურული მცენარის ველური წინაპარი:

4. *Vitis sylvestris* C. C. Gmel. (Vitaceae) - უსურვაზი, კრიკინა, საქ. წითელი წიგნი;
5. *Pistacia mutica* Fisch. & C. A. Mey. (Anacardiaceae) – კევის ხე, საქ. წითელი წიგნი;

III. დეკორატიული მცენარე:

6. *Amygdalus georgica* Desf. (Rosaceae) – ქართული ნუში, საქ. წითელი წიგნი, IUCN-ის კატეგორია EN B2ab (GTSC, 2005);
7. *Sambucus tigranii* Troitzk. (Caprifoliaceae) – ტიგრანის დიდგულა, IUCN- VU D2 B1ab(iii) (IUCN, 1994, GTSC, 2005), საქართველოში წარმოდგენილია ერთი პოპულაციით მესხეთში;
8. *Populus euphratica* Olivier (Salicaceae) – ტურანგი, საქ. წითელი წიგნი, საქართველოში წარმოდგენილია ერთი პოპულაციით შირაქში;
9. *Acer ibericum* Bieb. (Aceraceae) – ქართული ნეკერჩხალი, საქ. წითელი წიგნი;
10. *Juniperus foetidissima* Willd. (Cupressaceae) – შავი ღვია, საქ. წითელი წიგნი.

მცენარეთა დაცვის მიზნის მისაღწევად შესაძლოა შემდეგი ამოცანების განხორციელება:

- 1) ბუნებრივი პოპულაციების ანალიზი. დადგინდება მცენარეთა თანასაზოგადოების სახეობრივი შემადგენლობა; შესასწავლი სახეობისთვის განისაზღვრება სიმჭიდროვე, ვიტალურობა და ფერტილურობა; განხორციელდება ეკოსისტემის/თანასაზოგადოების რეაგირების ტესტირება კლიმატის ცვლილებაზე და ანთროპოგენური ზემოქმედების ფაქტორებზე და ნაჩვენები

იქნება შესასწავლი ტაქონების ეკოლოგიური რეაქცია, მათი სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებების გათვალისწინებით.

- 2) კლიმატის მონიტორინგი ჩატარდება მთელი კვლევის განმავლობაში, ტემპერატურის და ნიადაგის ტენიანობის განმსაზღვრელი ლოგერების გამოყენებით;
- 3) დადგინდება კლიმატის ცვლილებით გამოწვეული ნალექების ფლუქტუაციის გავლენა შესასწავლი სახეობების რეპროდუქციულ ფენოლოგიაზე და მისი გავლენა წარმოქმნილი თესლის რაოდენობასა და ხარისხზე;
- 4) განისაზღვრება წყლის ლიმიტაციის ეფექტი თესლის გაღვივებაზე და დადგინდება ცალკეული სახეობის თესლის გაღვივებისათვის აუცილებელი სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული მაჩვენებელი, რის საფუძველზეც გაკეთდება პროგნოზი სახეობის გამრავლების ბედზე ცვლად გარემოში;
- 5) დადგინდება, რა გავლენას მოახდენს წყლის ლიმიტაცია შესასწავლი სახეობების აღმონაცენის დამკვიდრებაზე ბუნებრივ ჰაბიტატში და ექსპერიმენტულად მართვად გვალვის, ტენიან და კონტროლის პირობებში;
- 6) დადგინდება მიკორიზას კომპლექსების სახეობასპეციფიურობა და გაღვივებული თესლიდან გამოყოფილი ნაერთების როლი სოკოებთან მიკორიზული ურთიერთობების დამყარებაში და მათი მნიშვნელობა აღმონაცენის დამკვიდრებისა და ჩამოყალიბებისათვის;
- 7) შემუშავდება რეკომენდაციები ბუნებრივი პოპულაციების *in situ* კონსერვაციისათვის და მიენოდება შესაბამის სახელმწიფო ორგანიზაციებს, რათა შეიქმნას აღკვეთილები, თესლის და ცოცხალ მცენარეთა კოლექციები და განხორციელდეს მათი გამრავლება და რეინტროდუქცია ბუნებაში;
- 8) შეიქმნება მონაცემთა ბაზა და ინფორმაცია მიენოდება შესაბამის სპეციალისტებს, საქართველოში და უცხოეთში, შესასწავლი სახეობების გავრცელებაზე, ბიოლოგიაზე, ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე თვისებებზე და სხვ.
- 9) შემუშავდება შესასწავლი სახეობების თესლით გამრავლების ტექნოლოგია და მიენოდება კერძო ფერმერებს და შესაბამის სახელმწიფო ორგანიზაციებს, რათა განხორციელდეს ამ მცენარეთა კულტივაცია კერძო ნაკვეთებზე, შეიქმნას ტყე-ბალები და გამწვანების ზონები.

ეს კვლევები იმის საშუალებას მოგვცემს, რომ დავადგინოთ კლიმატის ცვლილების ეფექტი იქნება თუ არა საკმარისად დიდი შესასწავლი პოპულაციების სახეობრივი სიმდიდრის ცვლილების გამოსავლენად. კვლევის შედეგები დაგვეხმარება ფართო გეოგრაფიული მასშტაბით გამოვავლინოთ კლიმატის ცვლილების ეფექტი აღმონაცენის დამკვიდრების სტადიაზე და განვსაზღვროთ, ახდენს თუ არა ეს ფაქტორი გავლენას ტყის ეკოსისტემის მრავალფეროვნების ვარიაციის პოტენციურ შედეგებზე. შემუშავდება შესასწავლი მცენარეების კონსერვაციის განხორციელების მეთოდი და მათი გამრავლების ტექნოლოგია.

კვლევა მნიშვნელოვნად გაამდიდრებს ჩვენს ცოდნას, გლობალური კლიმატური ცვლილების გავლენის შესახებ, მერქიანი მცენარეების მრავალფეროვნებაზე.

1. პოპულაციური ეკოლოგია – გამოყენებული იქნება მცენარის თანასაზოგადოების აღწერის მიღებული მეთოდები (Braun-Blanquet, 1964). განსაზღვრული იქნება შემდეგი მახასიათებლები: პოპულაციის სივრცობრივი და ასაკობრივი სტრუქტურა, სოციალურობა, ვიტალურობა, ფერტილურობა, სახეობის სიმდიდრე და სხვ.
2. ემბრიოლოგია, რეპროდუქციული ეკოლოგია და თესლის გაღვივება ემთხვევა რეპროდუქციული ფენოლოგიის ფაზების ხანგრძლივობას და განისაზღვრება საველე დაკვირვების დროს. განისაზღვრება რეპროდუქციული წარმადობის მაჩვენებლები (Akhalkatsi, Wagner, 1996); თესლის გაღვივების ექსპერიმენტის დროს გამოყენებული იქნება მანიტოლის განსხვავებული

წყლის პოტენციალის მქონე ხსნარები (Akhalkatsi, Lösch, 2001). შესწავლილი იქნება მიკორიზული ასოციაციები და დადგინდება მიკორიზული სოკოების სახეობები, რომლებიც სახეობასპეციფიურად არიან ასოცირებული შესასწავლ სახეობებთან.

- კლიმატის მონიტორინგი მიუთითებს სახეობის შენარჩუნების შესაძლებლობას დროის მანძილზე. თუ არ მოვამატებთ მონაცემებს კლიმატის ცვლილების შედეგებს, სახეობების შენარჩუნება ვერ მოხერხდება.

5. მხანარეთა ღაფის მოსალოდნელი შედეგები და მათი მნიშვნელობა მდინარეების, ეკონომიკის და/ან სოციალური სფეროსათვის

მცენარეთა დაცვის აქტიურობა გადაწყვეტს სემიარიდული ეკოსისტემის შენარჩუნებას და აღდგენას სივრცობრივი და ტემპორალური განზომილების მიმართულებით როგორც თეორიულ, ისე პრაქტიკულ საკითხებზე. მისი ძირითადი არსია, მოახდინოს ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე მერქნიანი მცენარეების აღდგენა და კონსერვაცია; ცალკეული ხის გამრავლების გზით შეიქმნას ერთგვარი ბირთვი, ხეების კორომი, რომლის გარშემო მოხდება ტყის ბუნებრივი ეკოსისტემის აღდგენა და არსებული ტყის ფრაგმენტების გაერთიანება. კვლევის შედეგები წარმოდგენს არიდული ჰაბიტატის იშვიათი ხემცენარეების პოპულაციების თანამედროვე მდგომარეობას და განსაზღვრავს მათი გადარჩენის შანსს ცვლად გარემოში. თესლნარმოქმნის პროდუქტიულობის და აღმონაცენთა გადარჩენის მოდელირება, განსხვავებული ტენიანობის პირობებში, საშუალებას მოგვცემს განვსაზღვროთ იშვიათი სახეობების ბედი მოსალოდნელი კლიმატის ცვლილების პირობებში და წვლილი შევიტანოთ მათ კონსერვაციაში.

მცენარეთა თესლნარმოქმნის და რეპროდუქციული წარმადობის განსაზღვრა ფუნდამენტურ წვლილს შეიტანს კლიმატის ცვლილების ფონზე, რასაც დღემდე ძალიან ნაკლები ყურადღება ექცევა. თესლის გავრცელების და აღმონაცენთა დამკვიდრების კრიტიკული საკითხები შესასწავლ სახეობებში ნაკლებად არის გამოკვლეული. ჩვენს მიერ განხორციელებული წინასწარი კვლევა, რომელიც მოიცავს თესლის მორფოლოგიის და რეპროდუქციული ფენოლოგიის შესწავლას, ამტკიცებს, რომ შესასწავლი სახეობები ძირითადად თესლით მრავლდება, რაც მათი გადარჩენისათვის სქესობრივი რეპროდუქციის დიდ როლზე მიუთითებს. ამ კვლევის შედეგები შეავსებს არსებულ ინფორმაციულ ვაკუუმს და მოგვცემს მეცნიერულად ღირებულ მონაცემებს მენეჯმენტის წარმატებული განხორციელებისათვის.

ხეების მრავალფეროვნება დიდწილად არის განპირობებული აღმონაცენის და იუვენილურ ფაზაში მყოფი მცენარეების გვალვით გამონვეული სტრესით. მშრალ ადგილებში ხეების მხოლოდ ზოგიერთ სახეობას შეუძლია წარმატებულად განხორციელოს აღმონაცენის ფაზაში ფესვის ნორმალური განვითარება და გადაურჩეს გვალვის ნეგატიურ გავლენას. ჩვენ შევამოწმეთ ეს ჰიპოთეზა ლაბორატორიულ პირობებში, განსხვავებული ტენიანობის დროს, აღმონაცენთა ექსპერიმენტული ტესტირების გზით. ეს ექსპერიმენტი გვიჩვენებს, გაზრდის თუ არა ტენიანობის ექსპერიმენტული მატება აღმონაცენთა გადარჩენის პროცენტს, გვალვის პირობებში მოზარდ აღმონაცენებთან შედარებით.

შესწავლილია წყლის დეფიციტის ეფექტი, რომელიც განსაზღვრავს ცვლილებებს რეპროდუქციულ ფენოლოგიაში თესლნარმოქმნის და აღმონაცენის დამკვიდრების სტადიებზე იშვიათ სახეობებში, როგორც მათი გავრცელების ბუნებრივ ჰაბიტატში, ასევე კონტროლირებად ლაბორატორიულ პირობებში.

ბუნებრივ ჰაბიტატში შესასწავლი სახეობების პოპულაციების აღწერა მოგვანოდებს ინფორმაციას მათი სიმჭიდროვის, ვიტალურობის და ფერტილურობის შესახებ. ჩვენს მიერ განსაზღვრულია შესასწავლი სახეობების სენსიტიურობა და რეაქცია გარემოს ფიზიკურ, ქიმიურ და ბიოლოგიურ ფაქტორე-

ბზე კონკრეტულ ჰაბიტატში, რომლებიც განსხვავებული იქნება ერთმანეთისაგან ნიადაგის ტიპის, ნალექების რაოდენობის, ჰაერის და ნიადაგის ტემპერატურებით, რომელთა მონიტორინგი განხორციელდება მონაცემთა ლოგერების საშუალებით.

ბიომრავალფეროვნების შემცირების პრობლემა შესაძლებელია ეფექტურად იქნეს გადაწყვეტილი, თუ მცირე ფერმერული მეურნეობები ხელს მიჰყოფდნენ ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე მცენარეების კულტივაციას საკუთარ მიწაზე და მოამარაგებდნენ ბაზარს. ეს შეამცირებს ბევრი გადაშენების საფრთხეში მყოფი მცენარის სახეობის უკონტროლო შეგროვებას ბუნებაში და წვლილს შეიტანს ბიომრავალფეროვნების დაცვაში.

იშვიათი არიდული მცენარეების გერმპლაზმა და გამრავლების ტექნოლოგია შეიძლება გამოყენებული იქნეს ადგილობრივი ფერმერების მიერ, ეკონომიკური მნიშვნელობის მქონე მცენარეების პლანტაციების გასაშენებლად. სატყეო მეურნეობებმა და გამწვანების სამსახურებმა შეიძლება ამ მონაცემების საფუძველზე გააშენონ ტყე-ბალები და გამწვანების ზონები. უცხოური სასელექციო დანესებულებები შეიძენენ გერმპლაზმას, რადგანაც ეს მცენარეები გამოიყენება გენურ ინჟინერიაში, გვალვაგამძლეობისა და დაავადებებისადმი რეზისტენტულობის გაზრდისათვის. მაგალითად, ბერყენები რეზისტენტულია როგორც ჟანგა სოკოს მიმართ, ისე საძირედ, ხილის კულტურული ჯიშების დასამყნობად. ველური ვაზი განსაკუთრებულ ინტერესს წარმოადგენს ყურძნის ჯიშების სასელექციო სამუშაოებისათვის.

დღეისათვის არსებობს მსოფლიოს მრავალი ქვეყნის, როგორცაა მაგ. აშშ-ს სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტი (USDA), აგრეთვე სხვა ქვეყნების სასელექციო დანესებულებების დიდი ინტერესი გერმპლაზმის შეგროვებასა და სასელექციო მიზნით გამოყენებასთან დაკავშირებით.

ამრიგად, წარმოდგენილი მასალა *T. caerulea*, გარდა მათი იშვიათობისა და მაღალი კონსერვაციული ღირებულებისა, გამოირჩევა გვალვაგამძლეობით და დაავადებებისადმი რეზისტენტულობით, რაც განსაზღვრავს მათ მაღალ სასელექციო მნიშვნელობას, ამიტომ დიდი ინტერესი არსებობს მათი გერმპლაზმის შესაძენად. განსაკუთრებული მნიშვნელობა ექნება აგრეთვე იმ ფაქტს, რომ კვლევის შედეგები მიაწოდებენ დაინტერესებულ მხარეს სრულ ტექნოლოგიას ამ მცენარეთა თესლით გამრავლების თაობაზე.

სპეციალური რეკომენდაციები მომზადდება და გადაეცემა შესაბამის სახელმწიფო უწყებებს შესასწავლი სახეობების *in situ* კონსერვაციის მიზნით, ადკვეთილების შესაქმნელად. თესლით გამრავლების ტექნოლოგია მიენოდება სოფლის მეურნეობის სამინისტროსა და ფერმერულ მეურნეობებს და გაენევათ კონსულტაციები მათი მოყვანის ტექნოლოგიების შესახებ. მიღებული ფუნდამენტური შედეგები მიენოდება კლიმატის ცვლილების შემსწავლელ საერთაშორისო ორგანიზაციებს.

მაია ახალკაცი

ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი

მარიამ ქიმერიძე

ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი

ლიტერატურა

1. Akhalkatsi, M. 2015. Forest habitat restoration in Georgia, Caucasus Ecoregion. Mtsignobari, Tbilisi.
2. Akhalkatsi, M., Lösch, R. 2005. Water limitation effect on seed development and germination in *Trigonella caerulea* (Fabaceae). *Flora* 200 (6): 493-501.
3. Akhalkatsi, M., Lösch, R. 2001. Changes in Water Relations, Solute Leakage and Growth Characters During Seed Germination and Seedling Development in *Trigonella caerulea* (Fabaceae). *J. Appl. Bot.* 75 (3-4) : 144-151.
4. Akhalkatsi, M., Pfauth, M., Calvin, C.L. 1999. Structural aspects of ovule and seed development and non-random abortion in *Melilotus officinalis* (Fabaceae). *Protoplasma*, 208: 211-223.
5. Akhalkatsi, M., Wagner, J. 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora*, 191: 161-168.
6. Albrecht, M. A., McCarthy, B. C. 2006. Seed germination and dormancy in the medicinal woodland herbs *Collinsonia canadensis* L. (Lamiaceae) and *Dioscorea villosa* L. (Dioscoreaceae). *Flora* 201:24–31.
7. Baskin, C. C., Baskin, J. M., Chester, E. W., Smith, M. 2003. Ethylene as a possible cue for seed germination of *Schoenoplectus hallii* (Cyperaceae), a rare summer annual of occasionally flooded sites. *Amer. J Bot.* 90 (4): 620–627.
8. Bekkara, F., Jay, M., Viricel, M.R., Rome, S. 1998. Distribution of phenolic compounds within seed and seedling of two *Vicia faba* cvs differing in their seed tannin content, and study of their seed and root phenolic exudations. *Plant and Soil* 203: 27-36.
9. Bradford, K.J. 1995. Water Relations in seed germination. In: Kigel J, Galili G, eds. *Seed development and germination*. New York: Marcel Dekker, Inc.
10. Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Ed. 3. Springer, Wien.
11. Casper, B.B., Wiens, D. 1981. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62: 866-869.
12. Christensen, C.A., Subramanian, S., Drews, G.N. 1998. Identification of gametophytic mutations affecting female gametophyte development in *Arabidopsis*. *Develop. Biol.* 202: 136-151.
13. Cooper-Driver, G.A., Bhattacharya, M. 1998. Role of phenolics in plant evolution. *Phytochemistry* 49: 1165-1174.
14. Dell'Aquila, A., Dituri, M. 1995. Deterioration of wheat seeds under subfreezing temperatures and related protein-synthesis in germinating embryos. *Seed Sci. Tech.* 23: 551-561.
15. Diggle, P. K., Meixner, M. A., Carroll, A. B., Aschwanden, C. F. 2002. Barriers to sexual reproduction in *Polygonum viviparum*: A comparative developmental analysis of *P. viviparum* and *P. bistortoides*. *Ann. Bot.*, 89 (2): 145 - 156.
16. Erasmus, B. F. N., Jaarsveld, A. S. Van, Chown, S. L. Kshatriya, M., Wessels K. J. 2002. Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology*, 8 (7): 679-693.
17. Farrant, J.M., Pammenter, N.W., Berjak, P., Walters, C. 1997. Subcellular organization and metabolic activity during the development of seeds that attain different levels of desiccation tolerance. *Seed Sci. Res.* 7: 135-144.
18. Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., et al., 2012. An early warning signal for a continental-scale response to ongoing climate change. *Nature Climate Change* 2: 111–115.

19. Gottlieb, L.D. 1977. Genotypic similarity of large and small individuals in a natural population of the annual plant *Stephanomeria exigua* subsp. *coronaria* (Compositae). J. Ecol. 65: 127-134.
20. Grossniklaus, U., Schneitz, K. 1998. The molecular and genetic basis of ovule and megagametophyte development. Cell & Developmental Biology 9: 227-238.
21. GTSG report. Globally Threatened Trees of the Caucasus. 2005. A report on the Caucasus regional tree Red Listing workshop (Tbilisi, Georgia, 26-28 September 2005).
22. Härdling, R., Nilsson, P. 1999. Parent-offspring and sexual conflicts in the evolution of angiosperm seeds. Oikos 84: 27-34.
23. Heupel, T., Kutschera, U. 1996. Pigment accumulation, dark respiration and photosynthesis during the greening of sunflower cotyledons. J Plant Phys. 147: 567-572.
24. Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Nougier, M., van der Linden, P.J., Dai, X., Maskell, K., Johnson, C.A., eds. 2001. The scientific basis. Intergovernmental Panel on Climate Change, Working group I. Cambridge University Press, Cambridge.
25. Hull-Sanders, H. M., Eubanks, M. D., Carr, D. E. 2005. Inbreeding depression and selfing rate of *Ipomoea hederacea* var. *integriuscula* Convolvulaceae). Amer. J Bot. 92 (11): 1871-1877.
26. IPCC. 2001. Climate change 2001. The regional impacts of climate change. [<http://www.ipcc.ch>].
27. IUCN. 1994. IUCN Red List Categories. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland.
28. Johnson, J.M., Pritchard, J., Gorham, J., Tomos, A.D. 1996. Growth, water relations and solute accumulation in osmotically stressed seedlings of the tropical tree *Colophospermum mopane*. Tree Physiology 16: 713-718.
29. Jones, A.L. 1976. Diseases of tree fruits. Cooperative extension service of the Northeastern States, New Brunswick, New Jersey, USA, p. 265.
30. Joshi, P. K., Rawat, A., Narula Sh., Sinha V. 2012. Assessing impact of climate change on forest cover type shifts in Western Himalayan Eco-region. Journal of Forestry Research 23 (1): 75-80.
31. Kantar, F., Hebblethwaite, P.D., Pilbeam, C.J. 1996. Factors influencing disease resistance in high and low tannin *Vicia faba*. J Agricult. Sci. 127: 83-88.
32. Kato, E., Hiura, T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): The effect of light availability, display size, and local floral density. Amer. J. Bot. 86: 495-501.
33. Kimeridze, M., Akhalkatsi, M., Herbst, P. 2006. Gefährdung und Schutzmaßnahmen für Georgiens Wälder. Forstzeitung 117: 4:32-33.
34. Körner, Ch. 2008. Winter crop growth at low temperature may hold the answer for alpine treeline formation. Plant Ecol Divers 1: 3-11.
35. Krupnick, G.A., Weis, A.E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. Ecology 80: 135-149.
36. Larcher, W., Kainmuller, C., Wagner, J. 2010. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. Flora 205: 3-18.
37. Lee, T.D., Bazzaz, F.A. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume *Cassia fasciculata*. Ecology 63:1363-1373.
38. Lester, W., Young, R, Wilen, W., Bonham-Smith, P.C. 2004. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. J Exp. Bot., 55 (396): 485-495.
39. Lösch, R. 1993. Plant water relations. Progress in Botany 54: 102-133.
40. Lösch, R. 1995. Plant water relations. Progress in Botany 56: 56-96.

41. Mansour, M.M.F., van Hasselt, P.R., Kuiper, P.J.C. 1998. Ca^{2+} and Mg^{2+} ATPase activities in winter wheat root plasma membranes as affected by NaCl stress during growth. *J Plant Phys.* 153: 181-187.
42. Marek, L.F., Stewart, C.R. 1992. Photosynthesis and photorespiration in presenescent, senescent, and rejuvenated soybean cotyledons. *Plant Physiology* 98: 694-699.
43. Mason, S.J., Joubert, A.M. 1997. Simulated changes in extreme rainfall over southern Africa. *International Journal of Climatology*, 17: 291-301.
44. McCarthy, J.J., Canziani, O.F., Leary, N.A., Dokken, D.J. & White, K.S., eds. 2001. *Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*. Intergovernmental Panel on Climate Change, Working group II. Cambridge University Press, Cambridge.
45. Melsner, Ch., Klinkhamer, P.G.L. 2001. Selective seed abortion increases offspring survival in *Cynoglossum Officinale* (Boraginaceae). *Amer J Bot* 88 (6): 1033-1040.
46. Morgan, J.W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13: 266-273
47. Nakhustrishvili, G. 2013. *The Vegetation of Georgia. (South Caucasus)*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
48. Ober, E.S., Setter, T.L., Madison, T., Thompson, F., Shapiro, S. 1991. Influence of water deficit on maize endosperm development. *Plant physiol.* 97: 154-164.
49. Phillips, D.A., Wery, J., Joseph, C.M., Jones, A.D., Teuber, L.R. 1995. Release of flavonoids and betaines from seeds of 7 *Medicago* species. *Crop Science* 35: 805-808.
50. Roberts, E.H., Ellis, R.H. 1989. Water and seed survival. *Ann. Bot.* 63: 39-52.
51. Rodrigo, J., Herrero, M. 1998. Influence of intraovular reserves on ovule fate in apricot (*Prunus armeniaca* L.). *Sex. Plant Reprod.* 11, 86-93.
52. Sinniah, U.R., Ellis, R.H., John, P. 1998. Irrigation and seed quality development in rapid-cycling *Brassica*: Seed germination and longevity. *Ann. Bot.* 82, 309-314.
53. Stephenson, A.G. 1984. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecology* 65, 113-121.
54. Swagel, E.N., Bernhard Van, A.H., Ellmore, S. 1997. Substrate water potential constraints on germination of the strangler fig *Ficus aurea* (Moraceae). *Amer. J Bot.* 84: 716-722.
55. Wang, G.M., Hobbs, N.T., Singer, F.J., Ojima, D.S., Lubow, B.C.. 2002. Impacts of climate changes on elk population dynamics in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Climatic Change* 54: 205-223.
56. Welch, S.M., Roe, J.L., Dong, Z. 2003. A genetic neural network model of flowering time control in *Arabidopsis thaliana*. *Agronomy Journal* 95: 71-81.
57. Whalley, W.R., Bengough, A.G., Dexter, A.R. 1998. Water stress induced by PEG decreases the maximum growth pressure of the roots of pea seedlings. *J Exp. Bot.* 49: 1689-1694.



სარედაქციო კოლეგია:

მარიამ ქიმერიძე
ნამი ზუბაშვილი
მანანა გიქოშვილი
თამარ ტყაბლაძე

დიზაინი:

www.cleanup.ge
www.orkisi.ge





პროექტი „დავასუფთავოთ საქართველო“ (ფაზა III)

ხორციელდება შვედეთის მთავრობის ფინანსური უზრუნველყოფით და საქართველოს მყარი ნარჩენების მართვის კომპანიის მხარდაჭერით

