

ქრისტინ კორნერი

ალკურ მცენარეთა ეკოლოგია

ილუსტრირებულია 218 ნახაზით, 4 ფერადი ჩანართითა და 47 ცხრილით



ილია ჭავჭავაძის სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა

2008

Christian Körner. "Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems".
2nd edition, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003, 349 p.

Professor Dr. Christian Körner
Institute of Botany
University of Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel
Switzerland

ch.koerner@unibas.ch

მთარგმნელები:

დოქტ. თ. გამყრელიძე

დოქტ. მ. გრიგოლავა

დოქტ. მ. უუუუნაძე

პროფ. დოქტ. ო. აბდალაძე

რედაქტორები:

პროფ. დოქტ. ო. აბდალაძე

პროფ. დოქტ. გ. ნახუცრიშვილი

წიგნი გამოცემულია საქართველოსა და ავსტრიის მეცნიერებათა აკადემიების წევრის

გ. ნახუცრიშვილის ინიციატივით, ავტორისა და ილია ჭავჭავაძის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ფინანსური მხარდაჭერით

ფოტო გარეკანზე და დიზაინი: ო. აბდალაძე
კომპიუტერული უზრუნველყოფა: მ. გიგაური

პირველი ქართული გამოცემა 2008

ყველა უფლება დაცულია. დაუშვებელია წიგნის რომელიმე ნაწილის გამოყენება გამომცემლის
ნებართვის გარეშე. საავტორო უფლებების დარღვევა კანონით ისჯება.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1999

© ილია ჭავჭავაძის სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა

ISBN 978-9941-9035-0-2

ქართული გამოცემის შესახებ

მსოფლიოში ცნობილი ფიტოეკოლოგი პროფ. ქრისტინა კიორნერი ინსბრუკის (ავსტრია) ალბური ეკოლოგიური სკოლის თვალსაჩინო წარმომადგენელია. საყოველთაოდ აღიარებულია მისი შრომები მაღალმთის მცენარეთა ფუნქციონალური ეკოლოგიის საკითხების შესახებ. მისი კვლევის ობიექტები იყო ევროპის, ავსტრალიისა და ჰიმალაების მყინვარისპირა, ალპური სარტყლისა და ტყის ზედა საზღვრის მცენარეულობა, სამხრეთ ამერიკის ანდებში გაერცელებული გიგანტური როზეტული მცენარეები და სხვ. მსოფლიოს სხვადასხვა კუთხეში. მათ შორის საქართველოს მაღალმთაში, იგი დღესაც აგრძელებს ინტენსიურ კვლევით საქმიანობას და იმავდროულად ეწევა აქტიურ პედაგოგიურ მოღვაწეობას შვეიცარიისა და ამერიკის უნივერსიტეტებში.

ქ. კიორნერის წიგნის "ალპურ მცენარეთა ეკოლოგიის" ქართულ ენაზე გამოცემა რამდენიმე გარემოებამ განაპირობა:

- ამ დარგში ეს არის ერთ-ერთი ყველაზე რეიტინგული წიგნი, რომელშიც შერწყმულია საგანმანათლებლო და მეცნიერული მხარეები. იგი უკვე ორჯერ (1999, 2003 წწ) გამოცა ინგლისურ ენაზე;

- ეს არის წიგნი, რომელშიც თავმოყრილია მიუღი ეკოფიზიოლოგიური ცოდნა მაღალმთის მცენარეთა და მცენარეული თანასაზოგადოებების შესახებ დაწყებული გასული საუკუნის 30-იანი წლებიდან, ვიდრე 2004 წლამდე. მდიდარი ლიტერატურის ფონზე და კონკრეტული მაგალითების საფუძველზე განხილულია ეკოლოგიური ფაქტორების როლი. მცენარეთა ნივთიერებათა ცვლის პროცესები (ფოტოსინთეზი, სუნთქვა, მინერალური კვება), წყლის რეჟიმი, პროდუქტიულობა, ფიტოცენოზის სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაცია, გამრავლებისა და გაერცელების კანონზომიერებანი, ზრდა-განვითარება, ადაპტაციური მექანიზმები და სხვ. გარდა ამისა, გაანალიზებულია ისეთი აქტუალური ეკოლოგიური პრობლემები, როგორცაა ტყის ზედა საზღვრის ეკოლოგიური ფუნქცია, ანთროპოგენური სტრესული მოვლენები, კლიმატის გლობალური ცვლილება და მისი ეკოლოგიური პერსპექტივები;

- წიგნი გააერცელებულია უამრავი ახალი მეცნიერული იდეითა და ჰიპოთეზით, რაც დამატებითი სტიმული იქნება ახალგაზრდა მკვლევარებისათვის. ეს გარემოება წიგნის კიდევ ერთ ღირსებად მიგვაჩნია;

- წიგნი მაღალმთის მცენარეებსა და ეკოსისტემებს ეხება და უკვე ამიტომ ქართველი მკითხველისთვის განსაკუთრებით საინტერესო უნდა იყოს;

- პროფ. ქ. კიორნერთან ხანგრძლივი სამეცნიერო ურთიერთობა და მეგობრობა გვაკავშირებს. ამ წიგნში ციტირებული ქართველი ფიტოეკოლოგების ნაშრომები საინტერესოააა გაანალიზებული და ფართო ეკოლოგიურ-გეოგრაფიულ ფონზეა განხილული.

- ამ წიგნის გამოცემა მსოფლიოში აღიარებული ეკოლოგიური სახელმძღვანელოების გადმოქართულების უკვე მეორე ცდაა (2006 წ. გამოიცა პროფ. ვ. ლარსერის "მცენარეთა ეკოლოგია"). წიგნი საინტერესო იქნება როგორც მცენარეთა ეკოლოგიითა

და ზოგადად, მაღალმთის ეკოლოგიური პრობლემებით დაინტერესებული მეცნიერებისა და დოქტორანტებისათვის, ასევე უმაღლესი სასწავლებლების საბუნებისმეტყველო ფაკულტეტების სტუდენტებისთვის.

მადლობას ვუხდით ბიოლოგებს: მ. ყუყუნაძეს, მ. გრიგოლაკას და თ. გამყრელიძეს წიგნის თარგმნისათვის, ხოლო მ. გიგაურს – კომპიუტერული უზრუნველყოფისათვის. მადლობას მოვახსენებთ ილია ჭავჭავაძის სახელმწიფო უნივერსიტეტს წიგნის გამოცემისათვის.

თბილისი, 2008 წლის მარტი

გ. ნახუცრიშვილი
ო. აბაღაძე

წინასიტყვაობა მეორე გამოცემისთვის

ბოლო წლებში მაღალმთის მოწყვლადი ბიოტა განსაკუთრებული ინტერესის საგანი გახდა. ამ პროცესში წველილი შეიტანეს ისეთმა მოელქეებმა, როგორიცაა 2002 წლის გამოცხადებამ მაღალმთის საერთაშორისო წლად. მრავალმა საერთაშორისო გარემოს დაცვითმა პროგრამამ და სხვ. იმდენად რამდენადაც დედამიწის მოსახლეობის ნახევარი დამოკიდებულია მთებში წყლის რესურსებზე, მაღალმთის ბიოტის მთლიანობა და ფუნქციონალური მნიშვნელობა გადამწყვეტ როლს თამაშობს კაცობრიობის კეთილდღეობაში, ხოლო წყლის რესურსების შემცირებასთან ერთად, მიხი მნიშვნელობა კიდევ უფრო გაიზრდება. მაღალმთის მცენარეულობა არის დედამიწის მტკნარი წყლის მარაგის უზრუნველყოფის უმნიშვნელოვანესი წყარო და იგი ნამდვილად იმსახურებს საფუძვლიან კვლევასა და ანალიზს. ამ წიგნის ახალი გამოცემა მოიცავს 100-ზე მეტ ახალ ლიტერატურულ წყაროს, ახალ ნახაზებს, გადამუშავებულ და გაფართოებულ თავებს (განსაკუთრებით ეს ეხება მე-7, მე-10, მე-11, მე-12, მე-16 და მე-17 თავებს) და აგრეთვე შემოტანილია გეოგრაფული ინდექსი. დიდი მადლობა მინდა გადავუხადო პირველი გამოცემის ბევრ გულმოდგინე და დაკვირვებულ მკითხველს მათი უმნიშვნელოვანესი შენიშვნების გამო, განსაკუთრებით კი ვისენტე ი. დელტოროს (ვალენსია) და იოჰანა ვაგნერს (ინსბრუკი).

ბაზელი, 2003 წლის აპრილი

ქრისტინა კიორნერი

წინასიტყვაობა პირველი გამოცემისთვის

დედამიწაზე მათაწარმოქმნის პროცესი ალბათ ყველაზე გრანდიოზულ ბუნებრივ ექსპერიმენტად შეგვიძლია მივიჩნიოთ, რომელმაც ცოცხალი ორგანიზმები ძალიან ვიწრო სივრცეში მკაცრ კლიმატურ პირობებში მოაქცია. ეს რომ არა, პოლუსების მიმართულ კლებით კლიმატის გამკაცრება თანდათანობით მოხდებოდა და "გაიწვლებოდა" ათასობით კილომეტრზე. ბოტანიკოსთა და ეკოლოგთა მთელი თაობები იკვლევდა მცენარეებისა და ეკოსისტემების ფუნქციონირებას მაღალმთის გარემოში – ამ ბუნებრივ ლაბორატორიაში. წინამდებარე ნაშრომი წარმოადგენს ამ ცოდნის ერთგვარი სინთეზის მცდელობას.

ეს წიგნი ეფუძნება საუკუნეზე მეტი ხნის განმავლობაში მაღალმთის მცენარეთა ეკოლოგიის საკითხებზე ჩატარებულ კვლევებს ინსბრუკის ბოტანიკის ინსტიტუტში, ავსტრიაში. ანტონ კერნერი, რომელიც XIX საუკუნის მეორე ნახევარში მოღვაწეობდა, იყო ამ დარგის პირველი. არტურ პიზეკმა საფუძველი ჩაუყარა მაღალმთის მცენარეთა შედარებით და ექსპერიმენტულ ეკოლოგიას და იყო პირველი მეცნიერი, რომელმაც კვლევებში "კონტროლირებადი გარემო" გამოიყენა. ვალტერ ლარხერმა შემოიტანა ეკოსისტემური მიდგომა, რომელიც სხვა მასშტაბებში განიხილავს მცენარეულობას. ჩემს სადოქტორო სამუშაოსთან დაკავშირებულ კვლევებში, რომლებსაც მისი ხელმძღვანელობით ვატარებდი, მან მოახერხა ჩემი დაინტერესება იმ კუთხით, რომ შეპოვნა კავშირი მცენარის სტრუქტურასა და ფუნქციას და მისი განვითარების პროცესებს შორის. ჩემმა უფროსმა კოლეგამ ალექსანდრ ჩერნუსკამ შემესწავლა გარემოს ფიზიკური ფაქტორების მოქმედება და მეც აზროვნება დავიწყე "ნაკადებისა" და "ღინამიური რესურსების" კატეგორიებით. ეს წიგნი ვერ დაიწერებოდა ამ ადამიანების ერთობლივი ზეგავლენის გარეშე.

მე მხედარ წილად ბედნიერება დაგვაძებულიყავი მწვანე გარემოში, ხოლო ჩემი მშობლები მთერ მტენარების, რელიეფური მებაღეობის, მსატერობის და ფოტოგრაფიის სიყვარულმა, და ზოგადად ბუნებრივი ესთეტიკისადმი ლტოლვამ, ჩემში გააღვივა ბიოლოგიისადმი ინტერესი. მაღალმთის მცენარეულობა ხშირად ბალს წაგავს - სიღამაზის მოზაიკა, ცვალებად სასიცოცხლო პირობებთან შეგუების მრავალფეროვნება - ყველაფერი ეს კი მიზიდველია როგორც ნატურალისტიკისათვის, ასევე მეცნიერისათვის. შესაძლოა, ამ წიგნის ფურცლებს შორის მკითხველმა ამოიკითხოს ამგვარი "მოჯადოების ემზი".

ამ გამოცემაში დიდი წვლილი მიუძღვის ჩემს მეუღლეს რაინჰარდს უსაზღვრო მოთმინებისა და ნახაზების შექმნაში დახმარების გამო. ლიტერატურისა და ლაბორატორიული მონაცემების მოგროვებაში მაღლობას ეუხედი სიუზანა პელაეს-რიდლს. ხელნაწერის ტექსტის კომპიტირებისათვის მაღლობელი ვარ: ჯ. არნონის, ე. ბეისი, მ. მ. კოლდველის, ტ. კალამანის, ფ. ს. ჩაპინის, მ. დიმერის, მ. პოლმერის, ს. პელაეს-რიდლის, ფ. შვანგერუბერის, გ. შტოკლინის და პ. ეეიტისა. მრავალი კოლეგა, კერძოდ უ. დ. ბოუმანი, ჯ. გონსალესი, ს. პელოი, ვ. ლარხერი, გ. მიე, ჯ. პოულსენი, პ. რაისიგლი, რ.

ზიგვოლფი, მ. სონესონი, რ. ს. სანდრიალი, უ. ტაპაინერი და პ. ფოლკო დამეხმარნენ გამოუქმებელი ინფორმაციის მოწოდებით. რ. გუგენჰაიმმა და მისმა ვაგუფმა შექმნეს მასკანირებული ელექტრონული მიკროგრაფები, რომელთა საშუალებით მიღებული მონაცემები მოყვანილია მე-9 და 16-ე თავებში. პ. შნაიდერი ასისტირებას მიწევდა ფოტოების ელექტრონულ დამუშავებაში. ბაზელის უნივერსიტეტმა შემოქმნა იდეალური სამუშაო პირობები და სტუდენტების სწავლებისთვის საჭირო გარემო, აგრეთვე საშუალება მომცა საჭიროების მიხედვით გამომეყენებინა სამუშაო საათები. მაღლობელი ვარ ჩრდილოეთ შვედეთში არსებული აბისკოს საკვლევი სადგურისა გულითადი მასპინძლობისთვის. სწორედ აქ დავეწრე წინამდებარე წიგნის უმეტესი ნაწილი და დავაბუშავე ლიტერატურა.

აგრეთვე მინდა მაღლობა მოვახსენო "შპრინგერის" გამოცემლობას, რომელთანაც ნაყოფიერად ვთანამშრომლობდი მთელი პროექტის განმავლობაში. განსაკუთრებულ მაღლობას ვუძღვნი ს. ბუნკერს, დ. ჩეშლიკს, ა. შლიცბერგერს, კ. მათიას და კ.-პ. ვინტერს.

ეს წიგნი დაწერილია მკითხველის ფართო აუდიტორიაზე გათვლით. ამიტომ საჭირო გახდა ზოგიერთი თავის დაწყება ზოგადი შესავლით. მეორე მხრივ, შევეცადე მომეწოდებინა ამ დარგში არსებული სამეცნიერო კვლევის მიღწევები. მკითხველისათვის ზოგიერთი საკითხის უფრო დაწვრილებით გაცნობის მიზნით მოყვანილია შესაბამისი ლიტერატურული წყაროები. მეცნიერების ამ დარგის ერთ ცალკეულ წიგნში სრულყოფილად მოქცევა შეუძლებელია. ამდენად, იგი წარმოადგენს გარკვეულ კომპრომისს, რომელიც, იმედია, მისაღები იქნება როგორც სპეციალისტებისთვის. ისე ფართო აუდიტორიისთვისაც.

ბაზელი, 1999 წლის თებერვალი

ქრისტინა კიორნერი

სარჩევი

1	მაღალმთის მცენარეთა ეკოლოგია	13
	შეზღუდვის კონცეფცია	13
	რეგიონალური და ისტორიული შეფასება	15
	სტიმული მაღალმთის მცენარეულობის კლევებისთვის	19
2	მაღალმთის (ალპური) სასიცოცხლო ზონა	21
	სიმაღლის საზღვრები	21
	გლობალური ალპური რაიონი	24
	მაღალმთის მცენარეულობის მრავალფეროვნება	25
	მაღალმთის ფლორების წარმოშობა	27
	მაღალმთის მცენარეთა ზრდის ფორმები	29
3	მაღალმთის კლიმატი	33
	რა არის მაღალმთის კლიმატი?	33
	მაღალმთის კლიმატის საერთო თვისებები	33
	მაღალმთის კლიმატის რეგიონალური თვისებები	38
4	მცენარეზე მოქმედი კლიმატი	43
	რელიეფის, ქარისა და მზის ურთიერთქმედება	43
	როგორ გავლენას ახდენს მაღალმთის მცენარე კლიმატზე?	50
	მაღალმთის კლიმატის გეოგრაფიული ვარიაცია	57
5	სიცოცხლე თოვლქვეშ: დაცვა და შეზღუდვა	59
	ტემპერატურა თოვლის ქვეშ	59
	მზის რადიაცია თოვლის ქვეშ	60
	გაზის კონცენტრაცია თოვლის ქვეშ	64
	მცენარის საპასუხო რეაქციები თოვლის ქვეშ	66
6	მაღალმთის ნიადაგები	75
	ალპური ნიადაგის წარმოქმნის ფიზიკური ასპექტები	75
	ორგანული ნივთიერებები	84
	ორგანული და არაორგანული ნივთიერებების ურთიერთქმედება	87
7	ტყის ზედა საზღვარი	89
	ხეებისა და საზღვრების შესახებ	89

კლიმატური ტყის ზედა საზღვრების თანამედროვე მდებარეობა სიმაღლის მიხედვით	90
დაბოკიდებულება ტყის ზედა საზღვარსა და კლიმატს შორის	93
ინტრაზონალური ვარიაციები და მაღალმთის ტყის ზედა საზღვრის პანტროპიკული ზონები	98
ტყის ზედა საზღვრები წარსულში	100
ტყის ზედა საზღვრის ფუნქციონალური ასპექტის ახსნის მცდელობა	101
ტყის ზედა საზღვარი და კლიმატური სტრესი	103
ნახშირბადის მოპოვება, ნახშირბადის დაგროვება და ზრდა	104
ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნის პიპოთეზები	107
მცენარის ზრდის ტენდენციები ტყის ზედა საზღვართან მონაცემები შთანთქმის შეზღუდვის შესახებ	111
8 კლიმატური სტრესი	115
გადარჩენა დაბალტემპერატურულ ექსტრემალურ პირობებში დაბალტემპერატურული ექსტრემალური პირობების თავიდან აცილება და გამძლეობა	116
სითბური სტრესი მაღალმთის მცენარეებში	121
ულტრაიისფერი რადიაცია - სტრესის ფაქტორი?	125
9 წყლის რეჟიმი	128
ეკოსისტემის წყლის ბალანსი	135
ნიადაგის ტენიანობა მაღალ სიმაღლეებზე	135
მცენარის წყლის რეჟიმი - პრინციპების მოკლე მიმოხილვა	140
მცენარის სასიცოცხლო სტრატეგია და წყლის რეჟიმი	147
წყლის რეჟიმის მცენარეული კონტროლი	147
მეთოდოლოგია	148
მცენარეზე ნიადაგის ტენიანობის პირდაპირი და არაპირდაპირი გავლენა	148
მაღალმთის მცენარეთა წყლის რეჟიმი	148
წყლის კარგვა ფოთლებიდან - სტატიკური ნიშან-თვისება	149
ბაგეების მოქმედება და ფოთლის წყლის პოტენციალი მაღალმთის მცენარეებში	152
მაღალმთის მცენარეთა ოსმოსური პოტენციალი	156
გამოშრობის სტრესი	158
წყლის რეჟიმი მცენარეთა საეციფიკურ ტიპებში	160
10 მინერალური კვება	163
ნიადაგის საკვები ნივთიერებები	163
საკვები ნივთიერებების რეჟიმი მაღალმთის მცენარეებში	167
საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვა და ბიუჯეტი	169
აზოტის ფიქსაცია	174
მიკორიზა	177
მცენარეების საპასუხო რეაქციები საკვები ნივთიერებებით მომარაგების ცვლილებებზე	179

11	ნახშირბადის შთანთქმა და კარგვა	185
	მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზური აქტივობა	185
	ფოტოსინთეზის საპასუხო რეაქციები გარემო პირობებზე	194
	ნახშირბადის დღიური ნამატი ფოთლებში	200
	ნახშირბადის სეზონური ნამატი ფოთლებში	201
	C ₄ და CAM ფოტოსინთეზი მაღალ სიმაღლეებზე	203
	მაღალმთის მცენარეთა სუნთქვა	205
	ეკოსისტემის ნახშირბადის ბალანსი	211
12	ნახშირბადის მარაგი	217
	ლიპიდებისა და ენერჯის შექცევლობა	225
	არასტრუქტურული კარბოჰიდრატები	217
	ფოთლებისა და ფესვების ნახშირბადის მნიშვნელობა	227
	ნახშირბადის განაწილება მთელ მცენარეში	230
13	ზრდის დინამიკა და ფენოლოგია	237
	სეზონური ზრდა-განვითარება	237
	მცენარის ზრდის სეზონის ხანგრძლივობა და ფოტოპერიოდიზმი	237
	მცენარის ზრდის სეზონური დინამიკა	241
	ფოთლის დღიური განვითარება	243
	მცენარეში შშრალი მასის აკუმულირების ინტენსივობა	244
	ფოთლების და ფესვების სიციცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა	247
14	უჯრედის დაყოფა და ქსოვილების ფორმირება	253
	უჯრედის და მცენარის ზომები	253
	მიტოზი და უჯრედის დაყოფის ციკლი	255
	მერისტემალური აქტივობიდან ზრდის რეგულირებამდე	262
15	მცენარეთა ბიომასის პროდუქცია	265
	მაღალმთის მცენარეთა თანასაზოგადოებების სტრუქტურა	265
	მაღალმთის მცენარეულობის პირველადი პროდუქტიულობა	266
	სეზონური ნეტო-პირველადი პროდუქტიულობა	269
	შშრალი წონის დღიური აკუმულირება	269
	მცენარის შშრალი მასის "ფონდები"	273
	ბალახისმჭამელების მიერ გამოწვეული ბიომასის დანაკარგები	275
16	მცენარეთა რეპროდუქცია	279
	მაღალმთის მცენარეთა თანასაზოგადოებების სტრუქტურა	279
	თესლის განვითარება და ზომა	287
	აღმოცენება	292
	მაღალმთის მცენარეების თესლის ბანკი და ბუნებრივი განახლება	295
	ვეგეტატიური გამრავლება	300
	ვეგეტატიური გამრავლების ტიპები მაღალმთაში	304
	მაღალმთის მცენარეთა ვეგეტატიური გამრავლების მაგალითები	307
	მაღალმთის მცენარეთა ასაკი	310

	მცენარეთა თანასაზოგადოებაში მიმდინარე პროცესები	312
17	გლობალური ცვლილებების ზეგავლენა მაღალმთის გარემოზე	313
	მიწათსარგებლობა მაღალმთაში	313
	ატმოსფეროს ქიმიური შემადგენლობის ცვლილებებზე ზეგავლენა	316
	კლიმატის ცვლილება და მაღალმთის რეგიონები	318
	ლიტერატურა	319

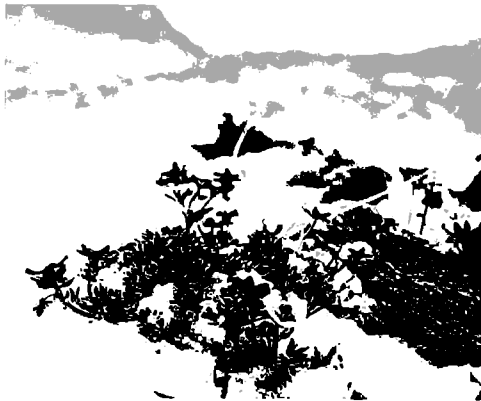
1. მალაღმთის მცენარეთა ეკოლოგია

მალაღმთის მკაცრი გარემო პირობების მიმართ მცენარე რეაგირებს სპეციალიზაციით. რომლის სტრუქტურულ-ფუნქციონალური ასპექტების განხილვა ამ წიგნის მიზანია. პალეობოტანიკური მეთოდების, რომელიც სიცოცხლე დელამინაზე დასწრე მუცლად, თბილ და ტენიან ადგილებში და თანდათანობით გავრცელდა უფრო მკაცრ პირობებში, სადაც წყალი იშვიათობაა, თერმული ენერჯია ან დაბალი, ან ჭარბი, ხოლო მექანიკური განსხვავებანი იდია. 100 მილიონი და მეტი წლის წინ იქ, სადაც ცარცული პერიოდის ვრცელი და ცხელი უდაბნოები წარმოიქმნა, უმაღლესი მცენარეების გადარჩენისთვის მნიშვნელოვანი გახდა გვალვასთან გამკლავება. როგორც გვალვის, ისე სიცივის პირობებში გადარჩენისთვის საჭიროა უფროდ გაანადგურეს ისეთი მემბრანა, რომელიც გაუძლებს დეჰიდრატაციას. მცენარის ქსოვილის გაყინვისას, ყინული პირველად უჯრედ-შრის სტრუქტურას წარმოიქმნება, რომელიც პროტოპლასტებს წყალს ართმევს (იხ. თავი 8). შესაბამისად, მიწიქვეშაა, რომ არსებობს კავშირი ყინვაგამძლეობის ულტრასტრუქტურულ და მოლეკულურ საფუძველსა და ბიომემბრანების დეჰიდრატაციული გამძლეობის ევოლუციას შორის (Larcher, 1981). აშკარად, მცენარეთა გადარჩენას ცივ და ცხელ "უდაბნოებში" - დელამინის ორ ექსტრემალურ თერმულ ზღვარზე - შეიძლება გაანადგურეს საერთო ევოლუციური საფუძველი, თუმც სიცოცხლე ასეთ კონტრასტულ თერმულ პირობებში მოითხოვს მრავალ დამატებით, საკმაოდ განსხვავებულ მეტაბოლურ და ზრდა-განვითარებისთვის საჭირო ადაპტაციურ მექანიზმებს. მალაღმთის პირობებში მცენარეებს განუვითარეს დაბალტემპერატურულ ექსტრემალურ პირობებში გადარჩენის საშუალება. მთის მასივების შესამეულ პერიოდში (და დღესაც მიმდინარე) აზვეცხამ ძალიან დაამჩნია მალაღმთის მცენარეთა ტაქსონების ევოლუცია (Billings, 1974; Agakhanjyan, Breckle, 1995). დელამინის მალაღმთიანი რეგიონები იქცა ფლორების როგორც ძლიერ ფრაგმენტირებულ რეკონგოშებად, ასევე კონტინენტშირისი მიგრაციის დერეფნებად, ხოლო მცენარეთა მრავალფეროვნებით, ისინი ხშირად

უფრო მდიდარია, ვიდრე მათი გარემომცველი დაბლობები (Körner, 1995a; Barthlott et al., 1996; მე-2 თავი და ფურადი 1-3 სურათები წიგნის ბოლოს).

შეზღუდვის კონცეფცია

მალაღმთაში სიცოცხლე შეზღუდულია ძირითადად, გარემოს ფიზიკური კომპონენტებით (სურ. 1.1). მალაღმთის მცენარეებს შეუძლიათ გადარჩენ ასეთ უჩვეულო "ექსტრემალურ გარემოში". ზოგი მათგანი ახერხებს იარსებობს 6000 მ სიმაღლეზე (Webster, 1961; Grabherr et al., 1995; იხ. თავი 2). ბაიოლოგთა მრავალ თაობას იზიდავდა მცენარეთა იმ თავისებულებათა შესწავლა, რომლებიც საშუალებას აძლევთ მათ იცხოვრონ ექსტრემალურ კლიმატურ პირობებში. რა არის ექსტრემალურ გარემო? როგორც კი განვიხილავთ ექსტრემალურ გარემო პირობებთან ბრძოლის უნარი, იგი იქცა "ნორმალური" სასიცოცხლო გარემოს შემადგენელ ნაწილად. თუ გენეტიკურად ადაპტირებულ მცენარეებს გადავიტანთ, ჩვენი თვალსაზრისით ნაკლებად ექსტრემალურ პირობებში, ამ მცენარეთა უპრაკულებლობა ან დაიღუპება, ან დაითრგუნება ახალი პირობების მკვიდრი სახეობების მიერ. ამრიგად, ეკოლოგიურ კონტექსტში, "შეზღუდვის" კონცეფცია ხდება პრობლემატური (Körner, 1998b). ეს ტერმინი შემოტანილია აგრონომიიდან, სადაც შეზღუდვა განსაზღვრული იყო როგორც ბიომასის წარმოქმნის შეზღუდვა რაღაც მაქსიმალურ რაოდენობასთან შედარებით. რომელიც მიიღება ყველა შესაძლებელი შეზღუდვისა და გარემო ფაქტორების გამორიცხვის შემთხვევაში. თუმცა, ბუნებაში ბიომასის წარმოქმნას მხოლოდ მაშინ აქვს მნიშვნელობა, თუ ის მონაწილეობს გადარჩენისა და რეპროდუქციის, შესაბამისად, შევუბნებს პროცესში. ექსტრემალურ გარემოში, "შეზღუდვის" შესაძლებლობების გაფართოებამ ან ფიზიკური შეზღუდვების (სტრესი) მოცილებამ შეიძლება გამოიწვიოს ზრდისა და რეპროდუქციის სტიმულაცია (მოკლე დროის პერიოდში).



სურ. 11. მცენარე შეკრებულია, რათა გადარჩეს და გაზრავდეს მაღალმთის მცენარეუბო პირობებში (*Ranunculus glacialis*, ალპები, 2600 მ).

მაგრამ დროის დიდ შუალედში ორგანიზმი შეიძლება გამოიქვეყნოს იქნეს წინა უფრო "შესლუდული" პაბიტატთან კონკრეტულად გამოდევნის საშუალებით. გარემო პირობები არის ზღვრული მხოლოდ იმ ორგანიზმისთვის, რომელიც ვერ ვეუება ამ პირობებს.

სპეციფიკური გარემო პირობების მოთხოვნებისადმი შეგუების უნარი შეიძლება მიღწეულ იქნეს სამი გზით: (1) ევოლუციური (ფილოგენეტიკური) ადაპტაციით. (2) ინტრენეტიკური მოდიფიკაციებით, რომლებიც შეუქცევადია ორგანიზმს (ან მისი ნაწილებს, როგორცაა ფოთლები ან ყლორტები) სიცოცხლის განმავლობაში მაგრამ მემკვიდრეობით არ გადადის, ან (3) შექცევადი ადაპტაციით, რომელსაც სშირად უწოდებენ "აკლიმატიზაციას" ან მოდულაციას. თუ რომელიმე ამ ადაპტაციური მექანიზმის საშუალებით მცენარე გამოიმუშავებს გარემო პირობებთან გამკლავების უნარს და შეძლებს ნორმალურ რეპროდუქციას, მაშინ ის ეგუება ამ პირობებს, რაც, თავის მხრივ, არ მიუთითებს გამოყენებული ადაპტაციის ხერხზე. ბუნებრივი სელექცია, ჩვეულებრივ, ფილტრავს ინდივიდებს გენოტიპური შეგუებისთვის. სახეობათა პოპულაციებს, სიცოცხლის შეგუების კონკრეტული უნარით, კონკრეტულ გარემო პირობებში, ეწოდებათ "ეკოტიპები" (Turesson, 1925; Clements et al., 1950; Hiesey, Milner, 1965). ეკოტიპის კონცეფციის ისტორია მჭიდროდაა დაკავშირებული მაღალმთის მცენარეთა ეკოლოგიასთან (Billings, 1957). ზუსტი ეკოტიპური დიფერენციატია პირველად ნა-

ვენები იყო მცენარის ერთი და იგივე სახეობის დიდ დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებული წარმომადგენლების მაგალითზე (მაგ., Engler, 1913; Turesson, 1931; Clausen et al., 1948; Clements et al., 1950), ხოლო მონაცემები სიმაღლეთა შესაბამისად ეკოტიპების შესახებ XIX საუკუნეში გვხვდება (იხ. Langlet, 1971).

სიმაღლე-სპეციფიკური ეკოტიპები მხოლოდ სანახევროდ არიან სპეციალიზირებული. თუმცა, ზოგიერთ შემთხვევაში, შიდასახეობრივი ეკოტიპური განსხვავებები დროის დიდ პერიოდში შეიძლება იყოს უფრო დიდი, ვიდრე განსხვავებები გარკვეულ სახეობებს შორის; ის, რაც მაღალმთის და დაბლობის მცენარეთა სახეობებს მკვეთრად განასხვავებს ერთმანეთისგან, არის უფრო მაღალ ტაქსონომიურ, სახეობის ან გვარის დონეზე განსხვავება. მხოლოდ მაღალმთის "სპეციალისტი" მცენარე ავლენს ადაპტაციის უფრო მაღალ ხარისხს და შესაბამისად, მისალოდნელია, რომ ის იქცევა, როგორც უფრო ტიპური "მაღალმთის მცენარე", ვიდრე მცენარე, რომელიც დაბლი სიმაღლეებიდან მაღალი შორისტაბისკენ გადაინაცვლებს (Gjærevoll, 1990). მიუხედავად ამისა, ამ წიგნში ნაჩვენებია იქნება, რომ სიმაღლის ვიწრო საზღვრების მქონე სახეობებიც კი სასიცოცხლო ზონისთვის დამახასიათებელი ქვეყის სუსტი ინდიკატორებია. ამის მიზეზი კი არის მცენარეთა სახეობებში (ყველაზე დიდ სიმაღლეთა სახეობებშიც კი) გამოვლენილი ფართო სტრუქტურული და ფუნქციური მრავალფეროვნება (Körner, 1991). ეს არის სახეობათა მახასიათებლების ფარდობითი სიზშირე. რომლებსაც სასიცოცხლო ზონისთვის სპეციფიკური ადაპტაციური პასუხით შეუძლიათ გაუძლონ ყველაზე მკაცრ გზანინილს (იხ. Billings, 1957). ცალკეული სახეობის წარმომადგენლებს ან ეკოტიპს, რომელიც გავრცელებულია სიმაღლის დიდ ინტერვალში და გვხვდება მისი მაქსიმალური გავრცელების ზონის მიღმა, გააჩნია ასელო ტაქსონომიური მათესაობის უპირატესობა, მაგრამ ის შეიძლება იყოს "ყველა სეზონის სახეობა", და შესაბამისად, ნაკლებად საეარაულოა, რომ მას გააჩნდეს ყველაზე დიდი სიმაღლეების სასიცოცხლო ზონის მცენარეთა დამახასიათებელი თვისებები (სურ. 1.2).

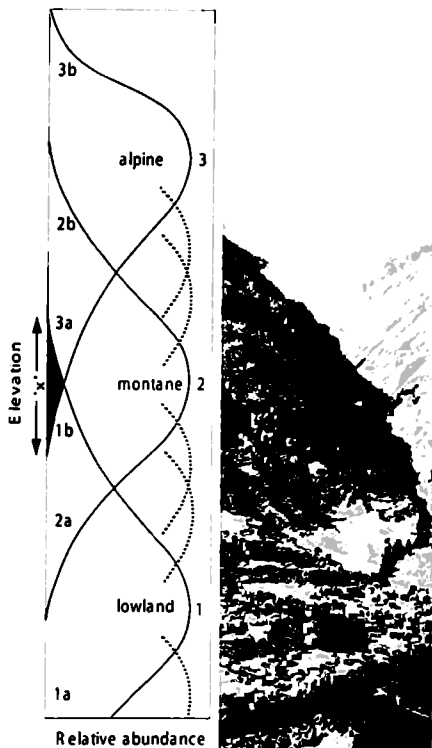
ამ პროცესების ანალიზისთვის, რომლებსაც წარმართავს შეზღუდვის, ადაპტაციის და სასიცოცხლო ზონებისთვის სპეციფიკური საპასუხო რეაქციების ერთობლიობა გამოიყენება გეოგრაფიული და სიმაღლის ურცელი დიაპაზონისა და სახეობების ფართო ჯგუფების შედარებითი მეთოდი. უმჯობესია შესწავლილ იქნეს ნიშან-თვისებათა გავრცელების სიზშირეები სახეობებსა ან თანასაზოგადოებებში, ვიდრე ცალკეული სახეობების თავისებურებები. ალპური სარტყლის ტაქსონომიური და მიკროკლიმატური მრავალფეროვნებით

წარმოდგენილი მონოსახეობრივი კლექვა ასახავს უფრო იშვიათ, ვიდრე ზოგად პრინციპებს, თუკმა ეს შეიძლება იყოს, თანხადა, შეიძლება მცენარეულ ღირებულებას წარმოადგენდეს.

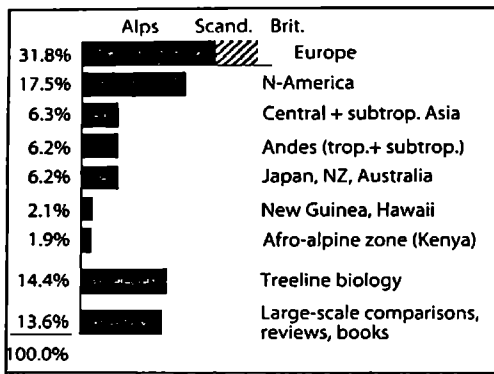
რეგიონალური და ისტორიული შევსება

მაღალმთის მცენარეთა ფუნქციონალურ კლექვა გიურ კლექვის საუკუნოვანი ისტორია აქვს და მისი საფუძვლები მცენარეთა შედარებით გეოგრაფიკულად 1997 წლისთვის მე შევგროვე დაახლოებით 1000 პუბლიკაცია, რომლებიც ესწავიან მაღალმთის მცენარეების სივრცულ და ტყის ზედა საზღვრის პოლიტიკას (ლიტერატურა მაღალმთის მცენარეულობის გეოგრაფიკისა და ტაქსონომიის შესახებ, სულ ცოტა, ორჯერ მეტი). ქვემოთ მოცემული მოკლე და რა თქმა უნდა, არასრული ისტორიული მიმოხილვა შეიძლება დაეხმაროს შეიძველს მისთვის საინტერესო გეოგრაფიული რეგიონის შესახებ ზოგიერთი მნიშვნელოვანი ლიტერატურის მოძიებაში. შედგენილი იქნა შედგენილი არა გეოგრაფიული, არამედ ეკოლოგიური საკითხების მიხედვით. ზოგჯერ მითითებულია უცნობი ახალი ლიტერატურა, რომელიც ადრეული ნაშრომების მიკვლევის საშუალებას იძლევა. სურათი 1.3 აჩვენებს მაღალმთის მცენარეულობის კლექვის გეოგრაფიულ განაწილებას, რომელიც ასახულია პუბლიკაციების რიცხვით.

მეორე მსოფლიო ომამდე მაღალმთის მცენარეთა კლექვა მხოლოდ ევროპის ზომიერ სარტყელში, კერძოდ ალპებში და სამხრეთ სკანდინავიაში, მდინარეებისა, მთიანი რეგიონების შესახებ პირველი მონოგრაფია და სიმბოლის მიხედვით მცენარეულობის ცვლილების შეცნობილი შეიქმნა პირველი მცდელობა კ. გესნერის (K. Gessner) ნაშრომი "Descriptio Montis Fracti" გენერმა 1555 წელს დალაშქრა მთა პილატუსი (შვეიცარია) და დახატა საკმაოდ ზუსტი სურათი, რომელიც დღესაც აქტუალურია (Grabherr, 1997; Zoller, 2000). ნაიჯელის (Naegeli) ნაშრომი ტრანსმეცენარეებზე (XIX საუკუნის შუა წლები, ალპებიდან მიუნჰენამდე) და კერნერის (Kerner, 1869) მიერ ტიროლში, მცირე სამაღლებიდან ალპურამდე, წარჩინებული კლექვა პირველი ექსპერიმენტული ნაშრომებია. საინტერესოა, რომ ეს ექსპერიმენტები არ იყო წარმატებული. ნაიჯელის მაღალმთის მცენარეთა უმრავლესობა "უფრო ხელსაყრელ კლიმატურ პირობებში" – დაბალ სიმაღლეებზე, ილუპობდა; კერნერის დაბლობის მცენარეებს კი, ტყის ზედა საზღვრის პირობებთან შევსება გაუზიარდა, რის



სურ. 1.2. მცენარეთა სახეობების, სახეობათა სხვადასხვა ჯგუფის (1, 2, 3) და ეკოტიპების (1a, b, 2a, b, 3a, b) არაკლი პოლსემპტური გრადიენტის მიხედვით არეალის ცენტრი ყოველივე არ ასახავს ფიზიოლოგიურ რეაქციებს ის მხოლოდ და მხოლოდ გავრცელების ცენტრია. გავრცელების ცენტრებისგან განსხვავებით, 1b-1a, 2b-2a-ს, და 3b-3a-ს შედარებით ანალოგი მონაშენწონილია ტაქსონომიური სათესობის (და შესაძლოა ფუნქციონალურის) შესწავლისათვის, მაგრამ არ გამოდგება არეალის უდიდესი კიდეების შედარებისთვის (სასაზღვრო პიტიტების ეკოტიპები). პირველი, გარემო პირობების მხრივ მკვეთრად განსხვავებული არეალის ცენტრების შედარება (მაგ., 3 და 1), საყარაულოდ, უნდა ასახავდეს სასიცოცხლო არის სპეციფიკურ შიკვრ თვისებებს, მაგრამ ტაქსონომიური და, შესაძლოა, ფუნქციონალური მრავალფეროვნების ანალიზისთვის საჭიროა მიღებული ფიციონომიის მონაცემთა შედარება. წარსულში ორივე მეთოდი გამოიყენებოდა. ვადაფარულ არეში, კერძოდ "ა" ზონაში, შედარებით ანალოგი ვარკვეული საკითხებისათვის დიდი მცენარეული ღირებულება განისა თუქმა, ეს საკითხი ნაკლებადა შესწავლილი.



სურ. 1.3. მაღალმთის მცენარეების ფუნქციონალური ეკოლოგის საკითხების შესახებ გამოქვეყნებული კვლევების გეოგრაფიული განაწილების სტატისტიკური ანალიზი (800 ნაშრომის მიხედვით). აქ ერკლადება მიცემული ნაშრომები ტყის ზედა საზღვრის ბიოლოგიის საკითხებზე. არ არის გაანალიზებული: გეობოტანიკური და ფლორისტიკული ლიტერატურა, დიდი სიმაღლეების მეტეოროლოგიური და კლიმატოლოგიური, ნიადაგის და კონსერვაციის საკითხების ამასველი ნაშრომები, ასევე სამედიცინო და PhD შრომები, ინსტიტუტების შრომათა კრებულები და რეგიონალურ ბეჭდვით მდიაში გამოქვეყნებული პუბლიკაციები.

გამოც მან დაასკვნა, რომ უნდა არსებობდეს მცენარეთა ადაპტაციასთან ასოცირებული მემკვიდრეობითი (გენეტიკური) კომპონენტი. საფრანგეთის ალპებსა და პირინეებში რეკიპროკულ ტრანსმცენარებებზე ჩატარებული ცნობილი ექსპერიმენტების საფუძველზე ბონიემ (Bonnier, 1890a, 1895) დაასკვნა, რომ გარემოს უდიდესი მორფოგენეტიკური გავლენა აქვს. იგი იყო პირველი, ვინც (საოცრად მარტივი ხელსაწყოების გამოყენებით) აჩვენა, რომ მაღალმთის მცენარეების ფორმისინთეზური პოტენციალი შედარებით მაღალია. ეს დასკვნა კარგად ესადაგებოდა იმავე პერიოდში, ქ. ინსბრუკის მახლობელ მთებში მაღალმთის ფართოფოთლოვან მცენარეებზე ვაგნერის (Wagner, 1892) ანატომიურ დაკვირვებებს.

შროტერის (Schröter, 1908, 1926) კვალაკვალ, XX საუკუნის პირველ ნახევარში შეიქცარა და ავსტრიელი მკვლევარების მიერ ჩატარებული მაღალმთის მცენარეთა ეკოლოგიური კვლევა უფრო მეტად ფიზიოლოგიაზე იყო ორიენტირებული. მაღალმთის მცენარეებში ფოტოსინთეზის, აორთქლებისა და ზრდის პარამეტრების პირველი სარწმუნო გაზომვები განხორციელდა სენის (Senn, 1922) და მისი სტუდენტის - პენრიჩის

(Henrici, 1918) მიერ ბაზელში. მოგვიანებით, ინსბრუკის ჯგუფმა პისეკის (Pisek, 1960) ხელმძღვანელობით წარმოადგინა საკმაოდ დიდი მასალა ტემპერატურისა და გავალისადმი მდგრადობისა და ტყის ზედა საზღვართან და მის მაღლა გაერთელებულ მცენარეთა ძირითადი ფუნქციონალური ჯგუფების გაზოთა ცვლის მრავალი ასპექტის შესახებ. ამ კვლევებზე საფუძველი ჩაუყარა ტყის ზედა საზღვრის და სუბალპური კვლევების (მაგ. Pisek, Larcher, 1954; Friedel, 1961; Tranquillini, 1964, 1979), ასევე მაღალმთის მცენარეების ფიზიოლოგიური ეკოლოგიის მრავალი ასპექტის შესწავლის (Cernusca, 1976; Moser et al., 1977; Larcher, 1980, 1994; Körner, Larcher 1988) გავრცელებას. ლარხერის (Larcher, 1977) ჯგუფი ხელმძღვანელობდა ალპურ სარტყელში ეკოსისტემების შესწავლის პროექტს, რომელიც იყო საერთაშორისო ბიოლოგიური პროგრამის ნაწილი, ხოლო შემდგომ განხორციელდა პროექტები ადამიანისა და ბიოსფეროს პროგრამის ფარგლებში (Carnusca, Seeber, 1981; Cernusca, 1989). მაღალმთის მცენარეულობის შესახებ ევროპული ლიტერატურის თითქმის მესამედი უჭირავს სკანდინავიაში, მათ შორის არქტიკულში გარდამავალ, და შოტლანდიაში - ევროპის ყველაზე ტენიან მაღალმთის ფორმალტში, ჩატარებულ კვლევებს (მაგ., Turesson, 1925; Callaghan, 1976; Wielgolaski, 1975; Gauslaa, 1984; Dahl, 1986; Sonesson et al., 1991 - სკანდინავიისთვის; Woodward, 1983; Friend, Woodward, 1990; Grace, 1987 - შოტლანდიისთვის).

კალიფორნიაში მაღალმთის მცენარეებზე ჩატარებული გენეტიკურ-ეკოლოგიური ექსპერიმენტების შემდეგ (Clausen et al., 1948) მაღალმთის მცენარეების ფიზიოლოგიური ეკოლოგია იქცა ჩრდილოეთ ამერიკის ზომიერი სარტყელში ჩატარებულ კვლევათა წამყვან მიმართულებად. დეკერი (Decker, 1959) და ბილინგი (Billings et al., 1961) იყვნენ პირველები, ვინც მაღალმთის მცენარეები CO₂-ის სხვადასხვა კონცენტრაციის პირობებში შეისწავლეს, ხოლო მაღალმთის ეკოტაპების ფიზიოლოგიური დახასიათება (Billings, Mooney 1968) იქცა მცენარეთა ეკოლოგიის კლასიკურ ნაშრომად. შემდგომ წლებში (Billings, 1987, Bliss, 1971, 1985; Campbell, 1997) შესწავლილი იყო მაღალმთის მცენარეთა ეკოლოგიის მრავალი სხვა ფუნქციონალური ასპექტი, მათ შორის რეპროდუქციული ბიოლოგიის საკითხები. მზის რადიაციის, ულტრაიისფერი სხივების ჩათვლით, ზემოქმედების შესწავლის ფუძემდებელი იყო კოლდველი (Caldwell, 1968); წყლის ეფექტი შესწავლილი იყო ელერინგერისა და მილერის მიერ (Ehleringer, Miller 1975); კლდოვანი მთების ტყის ზედა საზღვრის და უფრო მაღალ რაიონებში მცენარეთა კვება და გაზოთა ცვლის საკითხების შესწავლა განხორ-

ციელდა უფრო მოგვიანებით (მაგ., Bowman et al., 1993; Hamerlynck, Smith 1994; Bowman et al., 2001).

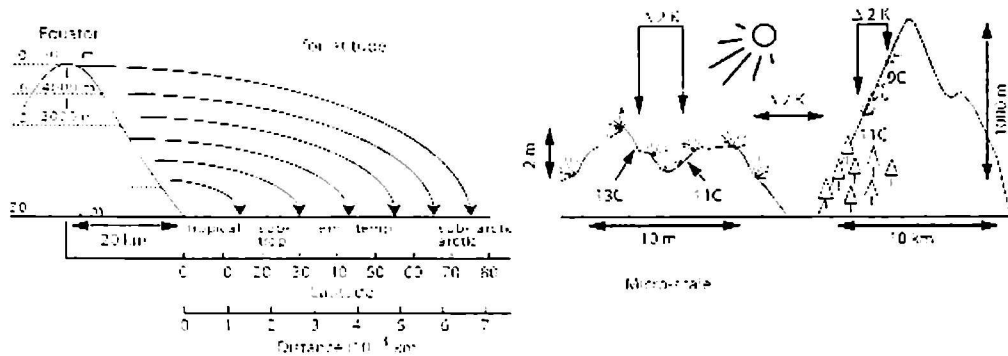
1930-ან წლებში შესწავლილ იქნა ცენტრალური აზიის ზომიერი სარტყლის (პირველად ჰამირში) ალბურ მცენარეებში CO₂-ის ცვლა და წყლის რეჟიმი (Blagovestshenskiy, 1935; Zaleniskij, 1955; Semichatova, 1965; Sveshnikova, 1973; Izmailova, 1977: შრომები ძირითადად გამოქვეყნებულია ყოფილ საბჭოთა კავშირში). შედგომში შეისწავლეს ასიმილაციების განაწილება (ალკაცია), მცენარეთა კვება და განვითარების საკითხები (Agakhanyantz, Lopatin, 1978). მოგვიანებით გამოკვლეულ იქნა C₄-მცენარეები დიდ სიმაღლეებზე (Pyankov et al., 1992). 1970-ან წლებში ცენტრალურ კავკასიაში ჩატარებული იყო ეკოფიზიოლოგიური და ეკოკლიმატოლოგიური სამუშაოები (მაგ., Nakhutsrishvili, 1976; Nakhutsrishvili, Gamzenlidze 1984), რასაც მოჰყვა პროექტი ჩრდილო-დასავლეთ კავკასიაში (Rabotnov, 1987). კავკასიაში განხორციელებული შედარებით ახალი სამუშაოებიდან აღსანიშნავია: Onipchenko, Blinnikov (1994), Tappeiner, Cernusca (1996), Nakhutsrishvili (1999). მონაცემები იაპონიის ალბური სარტყლის შესახებ წარმოდგენილია ნაშრომებში: Shibata (1985), Masuzawa (1987), Shibata, Nishida (1993), Kikuzawa, Kudo (1995). სამხრეთ ნახევარსფეროს ზომიერი სარტყლის ალბური მცენარეების კვლევების მაგალითებია: Mark (1975) - ახალ ზელანდიაში, Costin (1966), Slatyer (1976, 1978) - სამხრეთ-აღმოსავლეთ ავსტრალიის თოვლიან მთებში.

ლიტერატურაში ფართოდაა წარმოდგენილი მონაცემები სუბტროპიკებისა და ტროპიკების მაღალმთის მცენარეების ფუნქციონალური ეკოლოგიის შესახებ (იხ. სურ. 1.3). ტროპიკულ-ალბურ სარტყელში საველე რთული სამუშაო პირობების გამო, კვლევების მონაცემები არასრულია, სამეცნიერო ჟურნალების სტანდარტებს არ შეესაბამება და მათი გამოქვეყნება ვერ მოხერხდა. ამის გარდა, აუცილებელია, რომ ამ რეგიონში მაღალმთის ფლორისა და სასიცოცხლო პირობების მონაცემთა დოკუმენტაცია იყოს სრულყოფილი, რადგანაც მაღლან ხედავად უმარტივესი ინფორმაციული ბაზაც კი არ არის ხელმისაწვდომი. ადრეული დაკვირვებების მონაცემების მაგალითებია: Schimper (1898), Schimper, von Faber (1935); ტროპიკული მაღალმთის მცენარეულობის შესახებ პირველი დეტალური ფუნქციონალური ანალიზი მოცემულია ნაშრომებში: Hedberg (1964), Hedberg, Hedberg (1979). გეობოტანიკური მიდგომა წარმოდგენილია შრომებში: Varesci (1951), Troll, Lauer

(1978), Walter, Breckle (1991-1994 ტომები); აფრიკის შესახებ (კენია, ტანზანია) ახალი შრომების მაგალითებია: Heimr (2002), Beck et al. (2002). თანაგრძობი დონის ექსპერიმენტული ნაშრომები სამი მაღალმთიანი რეგიონისთვის შემდეგია: (1) ვენესუელის პარამოსი - კვლევები გაზთა ცვლის, ყინვაგამსვლიობისა და ზრდის ფორმების შესახებ (მაგ., Larcher, 1975; Baruch, 1979; Goldstein et al., 1985; Meinzer et al., 1985; Rada et al., 1987; Smith, Young, 1987; Monasterio, Sarmiento, 1991). შედარებითი კვლევა ტროპიკულ ჩრდილოეთ ჩილეში (Arroyo et al., 1990; Squeo et al., 1991); (2) აფრო-ალბური მცენარეულობისა კენიის მთა (მაგ., Schulze et al., 1985; Beck, 1994) და (3) ვილქელმის მთის მიდამოების ახალ გვირგვინში (მაგ., Walker, 1968; Inatiuk, 1978; Körner et al., 1983). ტროპიკული მაღალმთის მცენარეულობის ეკოლოგიის შესახებ არსებული მონაცემები ყველა ძირითადი ტროპიკული მაღალმთიანი რეგიონისთვის, გამოქვეყნებულია ნაშრომებში: Vuilleumier, Monasterio (1986) და Rundel et al. (1994).

ძირითადი კვლევები სუბტროპიკებში მოიცავს სამ რეგიონს: ჩრდილო დასავლეთი არგენტინის ანდეზს (მაგ., Ruthsatz, 1977; Halloy, 1982, 1991; Geyger, 1985; Gonzalez et al., 1993), სამხრეთ ჰიმალაის მთებს (Purohit et al., 1988; Pangrey et al., 1990; Sundriyal, Joshi, 1992; Terashima et al., 1993) და ჰავაის კუნძულებს (Ziska et al., 1992; Sullivan et al., 1992; Lipp et al., 1994).

მაღალმთის მცენარეთა ეკოლოგიის შესავალი გლობალური მიდგომებით წარმოდგენილია შრომებში: Ives, Barry (1974), Franz (1979); მცენარეთა ცხოველთა და ნიადაგის ზოგადი მიმოხილვა და Walter, Breckle-ის (1991-1994) სერიების შესაბამის თავებში. მაღალმთის მცენარეულობის შედარებითი მიმოხილვა მოცემულია წიგნებში: Klotz, 1990; Arctihold, 1995. Chapin, Körner-ის (1995) ნაშრომი მიმოხილავს მაღალმთის მცენარეულობის მრავალფეროვნებას და მის მიზეზებს. ტყის ზედა საზღვრის ფუნქციონალური ასპექტები განხილულია ნაშრომებში: Wardle (1974); Tranquillini (1979); Grace (1989), Körner (1998). ბოლინგის, ბლისის, მუნის, ლარხერისა და კორნერის ზემოთ მოხსენიებულ ნაშრომებში მიმოხილულია მაღალმთის მცენარეთა ეკოფიზიოლოგია. ზოგიერთი შრომა (Billings, 1988; Campbell, 1997; Ozenda, 1988) საშუალებას გააძლევს გავეცნოთ ჩრდილო ამერიკის და ალპების ალბურ ფლორებს და ასევე ფუნქციონალურ ასპექტებს. უფრო სპეციფიკური შრომები განხილული იქნება შესაბამის თავებში.



სურ. 14. სიმაღლე-განსივლიბრზე დამოკიდებულება (ა); სიმაღლის მცირე ინტერვალში თერმული გრადიენტი ისევე როგორც ასახვევს კლიმატის განხილვას დიდ ინტერვალში. სივრცე-დროის დამოკიდებულება (ბ); რელიეფის ფორმით გამოწვეული ტემპერატურული სხვაობები "ამეღანებს" ტემპერატურულ განსხვავებებს სიმაღლის გრადიენტის გასწვრივ. შედარებითი ფუნქციონალური ეკოლოგიისთვის ეს ადგილური "მუნიციპალიტეტი" უმნიშვნელოა.



სურ. 15. კლიმატური ხასიციცხელი ზონების მცირე მანძილებზე შეცვრობა იმეებს ბიომრავალფეროვნების "ცხელ წერტილებად" აღიქვს (Bathelt et al., 1996), რაც შედარებითი ეკოლოგიური კვლევისთვის საუკეთესო შესაძლებლობებს იძლევა. ფოტოსურათზე წარმოდგენილია დანეტანის (>7000 მ, სესალი) მუგერვალები, ფართო აღაური სარტყელი (ცენტრში) და მთის ტყე, სადაც დომინირებს *Quercus semecarpifolia* და *Tsuga dumosa*.

სტიმული მაღალმთის მცენარეულობის კვლევისთვის

მოკლე გეოგრაფიული მიმოხილვისათვის შერჩეული ლიტერატურა გვაჩვენებს, თუ როგორ ევლება მცენარე გარემო პირობებს მაღალმთიან რაიონებში. ზოგადად, ის, რომ მაღალმთის მცენარეები მცირე ზომისაა, გამოწვეულია არა მარტო ფიზიოლოგიური სისუსტით, რომელიც დაკავშირებულია სტრესისადმი მდგრადობასთან, ნახშირბადის ასიმილაციასა და საკვების მოპოვებასთან, არამედ უფრო რთული, ნაწილობრივ მექანიკური ფაქტორებით (Larcher, 1983; Körner, Pelaez Menendez-Riedl, 1989). ალპურ მცენარეთა სახეობების სელექცია მოხდა მცირე ზომის მიხედვით, და ამგვარად, ზოგიერთ კლიმატურ სტრესს, რომელიც წარმართავს სიცოცხლეს მაღალმთიან რაიონებში, ისინი სრულად ვერ შეიგრძნობენ (იხ. თავები 4, 8). თუმცა აქ გვხვდება უკიდურესი ფიზიკური ხვედრებიც (სურ. 1.2). ამ სურათზე გამოსახული მრუდების აღმავალი შევიწროვება ასახავს გარემო პირობების შეზღუდვების თანდათანობით მატებას. ამგვარად, როგორც ადაპტაცია, ასევე კლიმატური შეზღუდვების ზრდა, ის ფაქტორებია, რომლებიც მართავს მაღალმთის მცენარეთა სიცოცხლეს. შემდგომ თავებში წარმოდგენილი მასალით ჩვენ შევეცადეთ თავი მოგვეყარა დღეისათვის არსებული ინფორმაციისთვის იმ მექანიზმების შესახებ, რომლებიც მონაწილეობს მაღალმთის მცენარეთა შეგუებაში და რომლებიც განსაზღვრავს გარემოთი განპირობებულ შეზღუდვებს, მიუხედავად მაღალმთის სასიცოცხლო პირობებისადმი მრავალჯერადი შეგუებისა.

მაღალმთის სასიცოცხლო ზონა ერთ-ერთი ყველაზე მიმზიდველი ადგილია სამეცნიერო კვლევებისთვის.

დედამიწაზე ვერსად ვიპოვით გარემო პირობების უფრო მკვეთრ გრადიენტებს, როგორც აქ. რამდენიმე მეტრის დაშორებით შეიძლება შევხვდეთ სველ და ცივ ნიადაგზე თოვლისპირა თანასაზოგადოებებს და კლდოვან გამომსაღებებზე – ცხელი "უდაბნოს" მიკროკლიმატებს სუკულენტებით, რომლებიც იყენებს CAM მეტაბოლიზმს (იხ. ფერდი სურათი 3 წიგნის ბოლოს). აუტომატური ან საბაგიროთი ნახევარ სათიშე შეგვიძლია მივხედოთ ისეთ სასიცოცხლო ზონებში, რომლებიც დაბალ გეოგრაფიულ განედზე 3000 კმ-ით არის დაშორებული (ნახ.1.4). სასიცოცხლო ზონების შეკუმშვა (ნახ. 1.5) და სასიცოცხლო პირობების მცირე მასშტაბი ციცაბო ალპურ რაიონში, წარმოადგენს ბუნებრივ ექსპერიმენტს, რომელიც გეოგრაფიის შედარებითი ეკოლოგიური კვლევისთვის, მცენარეთა ადაპტაციისა და ფიზიკური სტრესისადმი გადარჩენის მექანიზმების შესასწავლად სასურველ შესაძლებლობებს (Larcher, 1967, 1970; Billings, 1979).

ასეთი გრადიენტები საშუალებას იძლევა არა მხოლოდ "სიძალეუგანდი" ცდებისთვის, არაა განვასხვაოთ თერმული ზემოქმედება მთის კლიმატის სხვა ზემოქმედებისგან (Körner et al., 1991; Prock, Körner, 1996). არამედ "სიერცე-დროის" კვლევებისთვისაც გლობალური დათბობის კონტექსტში. ძალიან მცირე თერმული გრადიენტები გვხვდება სხვა მსგავს მაკროკლიმატურ, გეოგრაფიულ და ფლორისტულ გარემოშიც. ხანმოკლე ექსპერიმენტული მანიპულაციებისგან (მაგ., გათბობა) განსხვავებით, მცენარეულობას ასეთი ბუნებრივი ტემპერატურული გრადიენტების პირობებში აქვს შეგუებისთვის საკმარისი დრო, და ამგვარად, ასახავს გრძელვადიანი ტენდენციების უფრო რეალისტურ სურათს.

რას ნიშნავს "ალპური"? მიჩნეულია, რომ ეს ტერმინი წარმოიშვა ლათინურიდან და ნიშნავს "თეთრს" ან "თოვლით-დაფარულს" (სიტყვიდან "albus" = თეთრი, როგორსაც ზედადენენ რომაელები ჩრდილოეთ იტალიის ალპების მწვერვალებს; Lüsç, 1970). თუმცა დღეს ლინგვისტები თვლიან, რომ ეს უბრალო დამოხვევაა და უფრო სავარაუდოა, რომ ამ ტერმინის წარმოშობა პრე-რომანული იყოს: "alp" ან "als"-დან, რაც საერთოდ "მთის" აღნიშვნელია. ბასკების ძველ, არა ინდო-გერმანულ ენაში "alpo" მთის კალთებს ნიშნავს. ალპებში ფერ-მერები ტრადიციულ ტერმინს Alpe/Alpes (რომანულ ენებში), Alp (შვეიცარიასა და სხვა გერმანულენოვან რაიონებში), ან Alim (ავსტრიასა და ბავარიისში), გამოიყენებენ ტყის ზედა საზღვართან, ან მის დაბლა არსებული ზაფხულის საძოვრების აღნიშვნელად. დღეს, ჩვეულებრივ, "ალპური" იხმარება მთიანი რეგიონების, მიძღვარე ვაკეებითა და დასახლებებით, ან ზოგადად მთების აღსანიშნავად. მოცემულ კონტექსტში სიტყვის - "ალპური" ასეთი ხმარება, რა თქმა უნდა, არ ემთხვევა "ალპური ზონის" მნიშვნელობას.

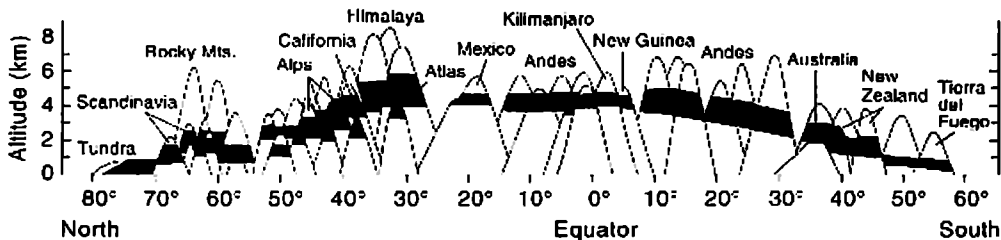
"ალპური" სასიცოცხლო ზონა, წიგნში გამოიყენებული ფიტოგეოგრაფიული თვალსაზრისით, მოიცავს მხოლოდ ტყის ზედა საზღვრის ზევით, ბუნებრივ დიდ სიმაღლეებზე არსებულ მცენარეულობას (იხ. მე-7 თავი). ტერმინი გამოიყენება ნებისმიერ მცირე ზომის მცენარეულობისთვის მსოფლიოს ყველა კლიმატური ტყის ზედა საზღვრის ზევით, და არა მხოლოდ ევროპის ალპებისთვის, საიდანაც ეს სიტყვა იღებს საფუძველს. ანდეისთვის, ალპურის ნაცვლად, ჩვეულებრივ იხმარება "მაღალ-ანდური"; ტერმინი "აფრო-ალპური" კი ხშირად გამოიყენება აფრიკის მთებისთვის.

ამაშინ, როდესაც ალპური სასიცოცხლო ზონა შეიძლება ზუსტად განესაზღვროს (იხ. ქვემოთ), "ალპური სახეობების" ("მაღალმთის სახეობების") განმარტება უფრო რთულია. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ (1-ლი თავი, სურ. 1.2), დაბლობის ზოგიერთი სახეობა გავრ-

ცელებულია ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონამდე, ან უფრო მაღლა (1); ზოგიერთ სახეობას შეუძლია გავრცელებული თავისი მთიანი კაბიტატიდან როგორც დაბალ. ისე უფრო დაიდ სიმაღლეებზე (2); ზოგი შეიძლება თავმოყრილი იყოს ალპურ ზონაში, მაგრამ ისინი ასევე შეიძლება აღმოჩნდეს უფრო დაბალ სიმაღლეებზეც (3); და ბოლოს, არსებობს ისეთებიც, რომლებიც მხოლოდ ალპურ ზონაში გვხვდება (4). ალპურ ზონაში ოთხივე ტიპის სახეობის შედარებით ანალიზის საფუძველზე შეიძლება გამოვლინდეს მაღალმთის მცენარეულობის სასიცოცხლო ადაპტაციური მექანიზმის მრავალი ასპექტი. თუმცა, ევთანხმები იმ თვალსაზრისის (Cjajercvill, 1990), რომ მხოლოდ ბოლო ორი კატეგორია (3 და 4) უნდა იქნეს მიჩნეული "ალპურ მცენარედ", ანუ "მაღალმთის მცენარებად".

სიმაღლის საზღვრები

მაღალმთის (ალპური) სასიცოცხლო ზონის ქვედა საზღვარი, ანუ ტყის ზედა საზღვარი, ხშირად, სიმაღლის მიხედვით რამდენიმე ასეული მეტრზეა ფრაგმენტირებული. იქ, სადაც ტყის ზედა საზღვარი არ არის, როგორც ეს ბევრ არიდულ მთიან რეგიონშია, ან ტყის გამჩხრების გამო, ყველაზე დიდ სიმაღლეებზე მოხარად ცალკეულ ხეთა მდებარეობა ხშირად მიჩნეულია საზღვრად. სუბარქტიკაში ტყის ზედა საზღვარი ზღვის დონიდან რამდენიმე ასეულ მეტრზე მდებარეობს, ხოლო ტროპიკებსა და სუბტროპიკებში ის 4000 მეტრზე გადის (სურ. 2.1). მთის ზედა შეკრულ ტყესა და უკიდურესი საზღვრის ხე-მცენარეთა სახეობებს შორის ზონას ხშირად უწოდებენ "სუბალპურს". თუმცა, ეს საზღვრები ზუსტად არ განსაზღვრავს "სუბალპურ" ზონას, და ამიტომ ტერმინი ფართოდ არ გამოიყენება ევროპის გარეთ. უხერხულობის თავიდან ასაცილებ-



ზურ. 2.1. არქტიკულიდან ანტარქტიკულ განედებამდე ალპური სასიცოცხლო ზონის პოქსიმეტრული განაწილების სქემა.

ბლად. თავს ვიკავებ ამ ტერმინის გამოყენებისგან (იხ. Löve, 1970 და მე-7 თავი), და ტყე-ალპურ გარდამავალ ზონას მოვისხენიებ "ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონად" (ან მარტივად "ტყის ზედა საზღვრად"). უფრო ზუსტი განსაზღვრება არ იქნებოდა მისაღებად.

ზეგების გავრცელების ზედა ზღვარი ერთ-ერთი ყველაზე გასაოცარი ფენომენია მეცნიერებაში მეცნარეების შესახებ. ის ნათლად აღნიშნავს მეცნარეთა სასიცოცხლო ზღვარს, მკვეთრ სხვაობას სასიცოცხლო ფორმებს შორის. ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნის პრობლემის მნიშვნელობიდან გამოდინარე, იმის გასაგებად, თუ როგორია სიცოცხლე ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ, ეს საკითხი დეტალურად იქნება განხილული მე-7 თავში.

რაც უფრო უკანალვადებით პოლუსს, მით უფრო რთულია განვასხვავოთ მეცნარეთა ზრდის "არქტიკული" და "არქტიკულ-ალპური" ზონები. რა თქმა უნდა, ეს ორი სასიცოცხლო ზონა გადადის ერთმანეთში. ასეთ მაღალ განედებზე უფრო მეტი მნიშვნელობა უნდა მიენიჭოს რელიეფს, ვიდრე სიმაღლეს. რაც უფრო დახრილია ფერდობები, მით მეტად სტრუქტურირებულია ტერიტორია, ხშირია ალპური მიკროკლიმატების ტიპური მრავალფეროვანი მონაჰა (Körner, 1995a). არქტიკულ ტუნდრაშიც კი კლდოვანი გამოშუქებების, სამხრეთ ფერდობების, როგორიცაა ე.წ. პინგოსების, მეცნარეულობა (ფიზიონომიის, ტაქსონომიისა და ჰაბიტატის პირობების მიხედვით) უფრო ახლოსაა მაღალმთის, ვიდრე დაბლობის ტუნდრის მეცნარეულობასთან (Walker, 1995). პირიქით, დიდი სიმაღლეების ზოგიერთი "არქტიკულ-ალპური" ვრცელი პლატო ტროფიანი ნიადაგით, მიუხედავად მათი სამხრეთით განლაგებისა, უფრო ტუნდრას შეესაბამება. კიდევ უფრო სამხრეთით, ალპური ზონა მეტად განსხვავდება არქტიკულისგან, რის გამოც უმჯობესია თავი ავარიდოთ ტერმინს "ტუნდრა", როდესაც ვსაუბრობთ მაღალმთის მეცნარეულობაზე (Löve, 1970, Billings,

1973, 1988, Körner, 1995a).

ძლიერ ფრავმენტირებულ მეცნარულ საფარს შეკრული ალპური მეცნარეულობის სარტყლის ზევით (მათ შორის, მთის მწვერვალთა მიდამოები, სადაც მხოლოდ ერთიული მეცნარეებია) ეწოდება "სუბნივალური" ან "ნივალური" (ანუ მეცნარეულობა მუდმივ თოვლის საზღვრის ზევით ან ქვევით. Schröter, 1926; Reisigl, Pitschmann, 1958; Landolt, 1983; Ozenda, 1988). ცენტრალური ევროპისთვის ლიტერატურული მონაცემები ასეთი ზონალური განსხვავების შესახებ მწირია (Reisigl, Pitschmann, 1958), რაც შესაძლებელია გამოწვეული იყოს იმით, რომ ე.წ. თოვლის ზოლი არ არის გამოხატული ლანდშაფტში და რელიეფი ხდება მონაჰური, როგორც შეკრული ალპური საფარის, ასევე ლორღანი ან კლდოვანი ადგილების ღია მეცნარეულობის შემთხვევაში, რაც აწინებს სიმაღლეების მიხედვით სარტყლების გამოყოფას. გლობალური განხილვის შემთხვევაში, ტერმინი "ალპური" უმაღლესი მეცნარეების სასიცოცხლო ზონის ყველაზე მაღალ ფორპოსტებსაც უნდა მოიცავდეს.

რა არის უმაღლესი მეცნარეების სასიცოცხლო ზონის სიმაღლის ზედა ზღვარი? წლების მანძილზე მიმდინარეობდა დავიერებები სხვადასხვა სიმაღლეებზე (Webster, 1961; Grabberr et al., 1995). ქვემოთ აღწერილი ექსპერიმენტი ჩატარდა *Saussurea gnaphalodes*-ზე, რომელიც შპიტონის (E. Slipton) მიერ იყო ნაპოვნი ცენტრალურ ჰიმალაებში, ევერესტის ჩრდილოეთ ლორღიან ფერდობზე, 6400 მ სიმაღლეზე, სუბტროპიკულ განედზე, 1938 წელს (Mielche, 1991; General Herbarium, British Museum, London). ეს არის მრავალწლოვანი მალახოვანი ძალიან კომპაქტური ზრდის ფორმის როზეტისმაგვარი მეცნარე. ის დაფარულია ხშირი თეთრი ბუსუსებით, მიეკუთვნება ოჯახს *Asteraceae*. გვარი *Saussurea* ფართოდაა გავრცელებული ჰიმალაებში დიდ სიმაღლეებზე და ასევე გვხვდება

ცხრილი 2.1. უმაღლეს მცენარეთა გავრცელების პიუსომეტრული საზღვრები (Grabherr et al., 1995 მიხედვით)

	ცალკეული მცენარეები	ფიტოცენოზები	შეკრული მცენარეულობა
ტროპიკული მთები			
(მაქსიმალური სიმაღლე)			
კენიის მთა (5190 მ)	5190 მ		4400 მ
კილიმანჯარო (5896 მ)	5760 მ	5700 მ	4300 მ
რუვენზორი (5119 მ)	5119 მ		4500 მ
ჩიმბორაზო (6310 მ)	5100 მ		4600 მ
სუბტროპიკული მთები			
ჰიმალაები (8846 მ)	6400 მ	5960 მ	5500 მ
ანდეზი (7084 მ)	5800 მ		4600 მ
ზომიერი სარტყლის მთები			
ალპები (4607 მ)	4450 მ	3970 მ	3480 მ

ჩრდილოეთ ზომიერ და სუბარქტიკულ მთებში უმაღლესი მცენარეების სხვა, რამდენიმე მცირე ზომის დაჯგუფება რეგისტრირებული იყო 5800-6200 მ სიმაღლეებზე ანდეზსა და ჰიმალაებში (ცხრილი 2.1). 6000 მეტრზე მაღლა ნაპოვნი გვარებია: *Arenaria*, *Stellaria* და *Ermannia* (ყველა მიეკუთვნება ოჯახ *Caryophyllaceae*-ს).

როგორც ნაჩვენებია იქნება მე-4 თავში, მაღალმთიან რეგიონში სასიცოცხლო პირობების შესაფასებლად სიმაღლე, თავისთავად, საეჭვო კრიტერიუმია, რადგანაც მიკროგარემოს შეუძლია მართოს მაკროკლიმატი დღის მზიან პერიოდში. საერაუდოდ, ასეთი იზოლირებული მცენარეული ინდივიდები სახლობენ მიკროაპიტატებში, რომელთა თერმული რეჟიმი მსგავსია ალპური სიმაღლეებიდან 1000 მ-ით და მეტი დაბლა არსებული ჩვეულებრივი პირობებისა. მიუხედავად ამისა, ამ მცენარეების სიცოცხლისთვის საჭიროა ზღვის დონეზე გაზომილი CO₂-ის პარციალური წნევის დაახლოებით ნახევარი (საკითხი განხილული იქნება თავებში 3 და 11) და, რა თქმა უნდა, ვანილიდან ღამის ძალიან დაბალი ტემპერატურისა და გაყინული ნიადაგის ზეგავლენას თითქმის მთელი წლის განმავლობაში (Rawat, Panicley 1987). საეჭვოა, რომ მათ შეეძლოთ გამრავლება ასეთ ექსტრემალურ სიმაღლეებზე, მაგრამ ისინი შეიძლება განვითარდნენ უფრო დაბალი სიმაღლეებიდან შემოტანილი დისპორებიდან. მცენარეთა თანასაზოგადოებების კერები რეგისტრირებულია დიდ სიმაღლეებზე - 5700-6000 მ-ზე (აღმოსავლეთი აფრიკა, ჰიმალაები), ხოლო შეკრული მცენარეულობის ბალახეული საფრის

ზედა ზღვარი ამ მთებში დაახლოებით 4600 და 5500 მ სიმაღლეებს შორისაა (Miche, 1991).

სიმაღლეების რეგისტრირება განხორციელდა *Saxifraga biflora*-ს საშუალებით (Anchisi, 1985) ღობე ღუ მისაბულში, ვილაიზის კანტონის შევიცარის ალპებში, 4450 მ სიმაღლეზე (47°N განედით). გვარი *Saxifraga*-ს სხვა წარმომადგენლები, აგრეთვე *Androsace*-ს (*Primulaceae*), *Gentiana*-ს, *Achillea*-ს და *Ranunculus*-ის ზოგიერთი სახეობა აღმოჩენილი იყო დასავლეთ ალპების იმავე ნაწილში, ფინსტერჰორნში, 4270 მ სიმაღლეზე (Werner, 1988). აქაც, თანასაზოგადოებისა და შეკრული მცენარეულობის საზღვარი ბევრად დაბალია. მიკროცენოზები ნაპოვნი ცენტრალურ ალპებში (სადაც ტყის ზედა საზღვარი 2100-2300 მ-ზეა), 3800-4000 მ სიმაღლეებზე, ხოლო უმაღლესი მცენარეების შეკრული ბალახოვანი საფარი შეიძლება ვიპოვოთ 3500 მ-ზე (Grabherr et al., 1995). კალიფორნიის სიერა ნევადაში, 40°N განედზე, შეკრული ფიტოცენოზები შეიძლება აღმოვაჩინოთ მწვერვალებზე, დაახლოებით 4000 მ სიმაღლეზე (მაგ., მთა დანა. ტიოგას ულულტეხილზე).

ლიქენებისა და ხავსების კერტიკალური გავრცელების საზღვრები აღემატება ყვავილოვანი მცენარეებისას. ეს კრიტერიუმები მცენარეები, რომლებიც უძლებს სრულ გამოშრობას, ნაპოვნი მთების უმაღლეს მწვერვალებზე, მაგალითად, კილიმანჯაროზე, 5900 მ (Beck, 1988), ანდეზის მწვერვალებზე, 6700 მ (Halloy, 1991), ხოლო რეკორდული მაჩვენებელი ლიქენებისთვის კვლავაც ჰიმალაებშია დაფიქსირებული - 7400 მ (Kunvar, ციტ.

Miehe, 1989, მიხედვით). ლიქენების, სულ ცოტა, 50 სახეობა რეგისტრირებული იყო (Gams, 1963) ალბებში, 4000 მ-ზე მეტ სიმაღლეებზე. თოვლის წყალმცენარეები ნაპოვნია 5100-5700 მ სიმაღლეებზე ლანგტანგზე, ნებალში (Yoshimura, Koshima, 1997). უმაღლესი მცენარეების სასიცოცხლო ზონის საზღვრებს მალა ნაპოვნია პატარა ცხოველები (მაგ., *Salicidae spider*), რომელთა კეების ჯაჭვი დამოკიდებულია ქარით მოტანილი ქვის წყილი ფრაქციის შემცველ მასალაზე (Swan, 1992). ნაქტირებს არ გააჩნია სიმაღლის საზღვრები, რადგანაც ისინი ყველგან მოიპოვებენ საკვებს ორგანულ მტკერსა და წყალში. ევერესტზე, 8400 მ სიმაღლეზე აღებული სუბსტრატებიდან იზოლირებული იყო რამდენიმე ტაქსონი, მათ შორის, Actinomycetales-ის საინტერესო წარმომადგენელი *Geodermatophila obscurus ssp. everestii*, თუმცა ეს სუბსტრატი არ შეიცავდა ციანობაქტირიებს (Swan, 1992). ამ აუტორის აზრით, დედამიწის ამ ადგილის გარემო პირობები ყველაზე მეტად ესადაგება მარსისას.

გლობალური ალბური რაიონი

როგორც ზემოთ აღენიშნეთ, მალაღობის მცენარეულობა წარმოადგენს იმ ბიოგეოგრაფიულ ერთეულს, რომელიც დედამიწაზე გლობალურადაა გავრცელებული. დამოკიდებულია რა სიმაღლეზე, ის შეიძლება აღმოჩნდეს ნებისმიერ განედზე (სურ. 2.1.). პირველად ეს მნიშვნელოვანი ფაქტი მთის შედარებითი ეკოლოგიის კონცეფციის ფუძემდებლის ალექსანდერ ფონ ჰუმბოლტის (Alexander von Humbolt) მიერ იყო აღნიშნული (Troll, 1961).

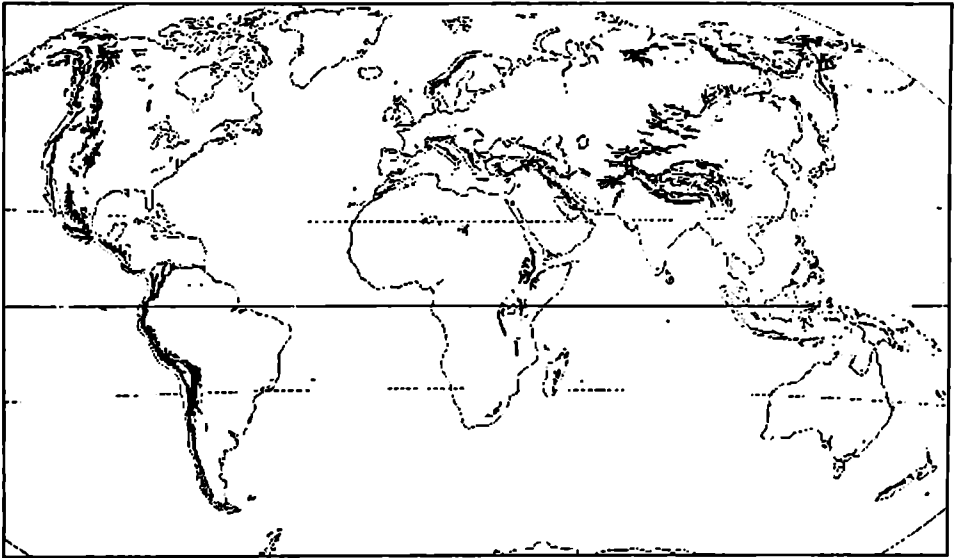
მალაღობის მცენარეულობით დაფარული დედამიწის გლობალური არეალი ფრაგმენტირებულია მრავალ მთიან რაიონად (სურ. 2.2). მალაღობის მცენარეულობის გეოგრაფიულ მონაცემთა ბაზა არ არსებობს. უფრო სწორად, დედამიწის მცენარეული საფარის ეს ტიპი არქტიკულ ტუნდრასთან არის გაერთიანებული, ან მიჩნეულია მთის საოვრად (სადაც დღესაც შესაძლებელია პირუტყვის მოყვება), ან მცენარეულობით დაფარავ, შიშველ სუბსტრატად. ჩვეულებრივ, უფრო ღია, დიდი სიმაღლეების მცენარეულობას მიაკუთვნებენ იგივე კატეგორიას, როგორსაც მიეკუთვნება კლდოვანი და მყინვარების მცენარეულობა (გამოუყენებელი, ანუ "არაპროდუქტიული" მცენარეულობა). ცენტრალური ალპებში არსებულ მცენარეულ საფარსა და სტატისტიკას შორის ცდომილების შეფასებამ (Körner, 1989a) გამოავლინა, რომ დედამიწის 50%, რომელიც მიჩნეულია როგორც შიშველი და გამოუყენებელი, დაფარულია ბიოლოგიუ-

რად ერთ-ერთი ყველაზე მდიდარი ეკოსისტემებით. ალპების მონაცემთა ანალიზის საფუძველზე, მალაღობის სასიცოცხლო ზონის დაახლოებით 30% ხდება ლანდშაფტის აღწერის "მცენარეულობით დაუფარავ" კატეგორიაში. ეს 30%-ანი შეფასება არ ითვალისწინებს ზოგიერთ იზოლირებულ მცენარესა და კოპიტოკამებს.

რამდენად დიდია დედამიწის მალაღობის არეალი? თუ გაითვალისწინებთ ალბური სასიცოცხლო ზონის სიმაღლის საზღვრების შესახებ გამოქვეყნებულ შრომებს (Hermes, 1955; Troll, 1973; Wardle, 1974; იხ. ასევე თავი 7 და სურ. 7.1-ზე წარდგენილი უფრო დეტალური ანალიზი) და დედამიწის მრავალ ადგილას ჩემს მიერ ჩატარებულ დაკვირებებს, და ამას გაეერთიანებთ გლობალურ გეოგრაფიულ საინფორმაციო სისტემასთან (დახმარებისთვის ადგილობას ვუხდით W. Cramer-ის, პოტლსდამი), დაახლოებით, მივიღებთ მალაღობის სასიცოცხლო ზონის არეალს (სურ. 2.3). პირიქით, თუ გამოვიყენებთ "ტუნდრის" აღნიშნულ დედამიწის მცენარეული საფარის ციფრულ რუკებზე (სადაც "ალბური" სზირად არასწორადაა მითითებული) და გამოვიყოფთ სიმაღლის იმ საზღვრებს, რომლებიც სურ. 2.3-ის შესაბამისად ხდება ტყის ზედა საზღვრის დაბლა, მაშინ მივიღებთ ნამდვილი ალბური მცენარეულობის გავრცელების და რეგიონალური განაწილების სრულიად არარეალურ სურათს.

მალაღობის სასიცოცხლო ზონა (სურ. 2.3) მცენარეულობით დაფარულ მალაღობის არეალს ზრდის. ამას რამდენიმე ფაქტორი განაპირობებს: (1) მასში შედის დედამიწის შიშველი ზედაპირები; (2) ოკეანის პირობებში სიმაღლის საზღვრები, განედის დამახასიათებელ გლობალურ მნიშვნელობებთან შედარებით, შეუკმშულია; და (3) სუბტროპიკებთან შედარებით, ეკვატორთან სიმაღლის საზღვრების დაწვევა (Hallou, 1989) არ არის მხედველობაში მიღებული. მეორე უზუსტობა განაპირობებულია ეტელი მთის ჯაჭვებით, ე.წ. მთის ტუნდრით აღმოსავლეთ ციმბირში, რომლის კლასიფიცირება, როგორც ალბური ან არქტიკული, სუბიექტურია (აქ 50%-ის ჩათვლით). თუ გაითვალისწინებთ ალპების მალაღობის სასიცოცხლო ზონაში მცენარეულობისგან თავისუფალ დედამიწის ზედაპირის ნაწილს (მთლიანი ალბური არეალის 30%), რაც საერთოდ არის მიღებული, და ზემოთ აღნიშნულ განმარტებებს, მაშინ მცენარეულობით დაფარული მალაღობის მთლიანი არეალი იქნება 4 მილიონი კმ², ანუ დედამიწის ზედაპირის დაახლოებით 3%.

თუმც ეს არეალი შედარებით მცირეა, იგი დასახლებულია დაახლოებით 10 000 სახეობის უმაღლესი მცენარით (იხ. ქვევით). მათი ერთმანეთისგან დამორეების გამო დიდი სიმაღლეების მრავალმა ეკოსისტემამ



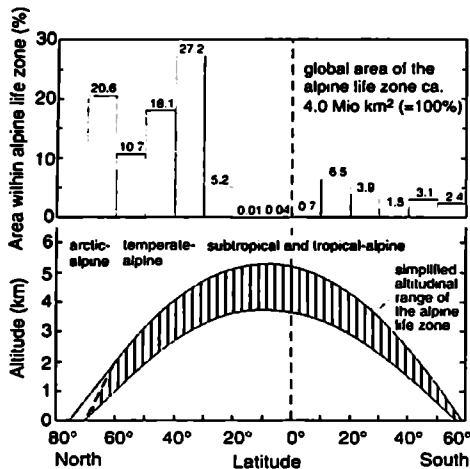
სურ. 2.2. ალპური სასიცოცხლო ზონის გლობალური გავრცელება. დედამიწის ფართობის თითქმის 3% დაფარულია ნამდვილი ალპური მცენარეულობით, რომელიც შეიცავს დაახლოებით 10,000 სახეობას, ანუ ყველა ცნობილ ვასკულარულ (ჭურჭლოვან) მცენარეთა 4%-ს (Körner, 1995a).

შენიშნავენა შედარებით ბუნებრივი მცენარეულობა, და ამგვარად, წარმოადგენს ველური ბუნების ერთ-ერთ უკანასკნელ რეფუგიუმს მსოფლიოს მჭიდროდ დასახლებულ ნაწილში. მთის ფერდობებზე ალპური ეკოსისტემები ძლიერ გავლენას ახდენს სასიცოცხლო გარემოზე (მათ შორის, ადამიანის). მსოფლიო მოსახლეობის დაახლოებით 10% ცხოვრობს მთიან რეგიონებში, და 40%-ზე მეტი, გარკვეულწილად, დამოკიდებულია მთის რესურსებზე, კერძოდ, მაღალმთის აუზებში მოპოვებულ სასმელ და საირიგაციო წყალზე (Messerli, 1983; თავი 17).

მაღალმთის მცენარეულობის მრავალფეროვნება

მსოფლიოს მაღალმთის ფლორის ბევრი სახეობა შეჭრილია რეგიონალურ ფლორებში, რაც, ნაწილობრივ, ხსნის ალპური მცენარეულობის სახეობათა დიდ მრავალფეროვნებას (Körner, Spehn, 2002). ცალკეული მთი-

ანი რეგიონის შიგნითაც კი, მაგალითად, კავკასიასა და ვენესუელას ანდებში, მხოლოდ ალპურ სარტყელში, მცენარეთა სახეობრივი მრავალფეროვნება შეიძლება ისეთივე იყოს, როგორც მიწელ არქტიკულ ტუნდრაში (დედამიწის მთლიანი ფართობის 5%, 1500 სახეობა). გეოგრაფიული იზოლაცია, ტექტონიკური მოძრაობა, კლიმატური ცვლილებები, გამაინჯარება, ძლიერი მიკრო-კაბიტატური დიფერენციაცია და მიგრაციის ცვალებადი ისტორია, დან ევოლუცია - ყველაფერი ეს ხელს უწყობს მაღალი სარისხის ტაქსონომიურ მრავალფეროვნებას (Packer, 1974; Agakhanyan, Breckle 1995; Körner, 1995a). მაღალმთის მრავალი რეგიონი ბიომრავალფეროვნების თვალსაზრისით არის ცხელი წერტილი და დასახლებულია ენდემურ სახეობათა მნიშვნელოვანი წარმომადგენლებით. მაგალითად, ცენტრალური ჰიმალაების დასავლეთ ნაწილში აღწერილი 1500 სახეობიდან 830 სახეობა (Polunin, Stainton, 1988) იზრდება 3900 მ-ის ზევით. ცენტრალური აზიის მაღალმთის ფლორა შესაბამისად 2-3-ჯერ მეტი იყოს იგივე რეგიონის დაბლობის ფლორასთან შედარებით. 1000 სახეობაზე მეტია აღწერილი კავკასიონსა და ვენესუელას



სურ. 2.3. ალპური სასიცოცხლო ზონის განვლილობის განაწილება. ქვედა დიაგრამაზე ნაჩვენებია ალპური სასიცოცხლო ზონის მიმართის საზღვრების საშუალო მნიშვნელობები, წყვეტილი საზღვარს მარცხნივ ასახულია არქტიკ-ალპური და ე.წ. მთის ტუნდრის მცენარეულობის ცვალებადობა (იხ. ტექსტი). ზედა დიაგრამა აჩვენებს განვლის ყოველი 10°-ანი ინტერვალის ფარდობით წილს მთლიან ფართობში, რომელიც ერწყმის ალპურ სასიცოცხლო ზონას (როგორც ქვედა დიაგრამაზე მოცემული). აღსანიშნავია, რომ ალპური სასიცოცხლო ზონის 82% მდებარეობს ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში. არქტიკული და სუბანტარქტიკული ალპური რაიონები მოიცავს გლობალური ალპური ტერიტორიის 23%-ს, ცივი-ზომიერი ალპური - 32%-ს, თბილი-ზომიერი ნემორალური ალპური - 29%-ს და სუბტროპიკული და ტროპიკული ალპური სასიცოცხლო ზონები ერთად - 16%-ს (Kümer, 1995a).

პარამოში (Agakhyanz, Breckle, 1995; Vareschi, 1970). ევროპის ალპების, ახალი ზელანდიის ალპების და სამხრეთის კლდოვანი მთების თითოეული რეგიონის ალპური ფლორა შეიცავს 600-650 ნამდვილ ალპურ სახეობას (Mark, Adams, 1979; Hadley, 1987; Ozenda, 1993).

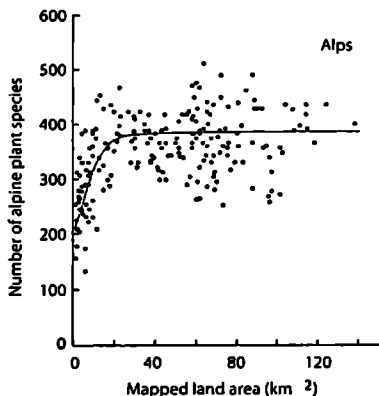
დელამინის მაღალმთის ფლორა მოიცავს უმაღლეს მცენარეების 8000-10000 სახეობას. ისინი განეკუთვნება დაახლოებით 100 ოჯახსა და 2000 გვარს და შეადგენს უმაღლეს მცენარეების ყველა ცნობილი სახეობის 4%-ს. შესაბამისად, უმაღლესი მცენარეების ყველა ოჯახის დაახლოებით 1/4-დან 1/3-მდე არის მა-

ღალმთის წარმომადგენელი. ზოგიერთი ოჯახი ამ მხრივ განსაკუთრებით მდიდარია. ყველაზე მნიშვნელოვანია Asteraceae-სა და Poaceae-ს ოჯახები, ასევე Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Rosaceae, Ranunculaceae და სხვ. დელამინზე ყველაზე არის გაერთიანებული აგრეთვე Gentianaceae, Apiaceae, Lamiaceae, და ნაკლებად - Primulaceae, Campanulaceae და Polygonaceae ოჯახები. მსოფლიოს უმეტეს რეგიონებში ალპურ ბუჩქოვან მცენარეულობაში დომინირებს Ericaceae და Asteraceae, მაგრამ შეიძლება მნიშვნელოვანი როლი ითამაშოს სხვა ოჯახების, მაგალითად, Scrophulariaceae-ს (ახალი ზელანდია), Epacridaceae-ს (ტასმანია), Proteaceae-ს (ავსტრალია), ან Hypericaceae-ს (ანდები) რეგიონალურმა წარმომადგენლებმა. მსოფლიოს მცენარეთა სახეობების ნუსხაში ფართოდ არის წარმოდგენილი ოჯახები, რომელთაც გარკვეულწილად გამორჩეული პოზიცია უკავიათ. ასეთებია, მაგალითად, Fabaceae და Orchidaceae. მიუხედავად იმისა, რომ თითქმის ყველა მაღალმთის ფლორაში გვხვდება, ისინი არ წარმოადგენენ დიდ სიმაღლეთა სახეობებს (აღსანიშნავია გამორჩეული *Astragalus* და *Oxytropis* ცენტრალურ აზიაში, რომელთაც ზოგი ინტენსიურად იზრდება 5000 მ-ზე ზევით, იხ. Miede, 1991). ტიპური ტროპიკული ოჯახები, როგორცაა Areaceae, Araceae, Moraceae და Piperaceae არ არის ნამდვილ მაღალმთის ფლორებში, თუმცა ტენიან ტროპიკებში მრავლად გვხვდება Rubiaceae და Melastomataceae-ს ოჯახების ზოგიერთი ტაქსონი (მაგ., *Coprosma* sp. ავსტრალიის თოვლიან მთებში და *Brachyotum* sp. ეკვადორის ანდებში), ხოლო Cactaceae-სა და Bromeliaceae-ს ზოგიერთი ტაქსონი (მაგ., *Tephrocactus* sp. ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინაში, *Opuntia* sp. პერუში და *Puya* sp. ეკვადორში) - ტენიან ან სემიარიდულ სუბტროპიკებში.

ემპირიულად, მაღალმთის რეგიონალური ფლორები, რომლებიც გაერთიანდება დაახლოებით რამდენიმე ასეულ კმ²-ზე, მოიცავს დაახლოებით 300 სახეობას. ასეთი რეგიონალური ფლორები უნდა წარმოადგენდეს უფრო დიდი მთიანი სისტემების მაღალმთის სახეობათა საერთო რიცხვის დაახლოებით ნახევარს. ეს მონაცემები მიღებულია ალპებში ჩატარებული დაკვირვებების შედეგად (Wohlgemuth, 1993; სურ. 2.4). ანალოგიური რაოდენობა (200-280 სახეობა) რეგისტრირებულია სხვა რეგიონალური მაღალმთის ფლორებისთვის (ცხრ. 2.2). ეს რეგიონალური ფლორები საშუალოდ მოიცავს უმაღლეს მცენარეთა სახეობების დაახლოებით 40 ოჯახს. ეს რიცხვები მთლიანდენ შერჩევის რაოდენობრივ ხარისხზე, რომელიც უნდა იქნეს შედეგელობაში მიღებული მაღალმთის მცენარეთა სახეობების ან ოჯა-

ცხრილი 2.2. უმაღლეს მცენარეთა სახეობების რაოდენობა სხვადასხვა მთიან რეგიონში

რეგიონი	სახეობების (ოჯახების) რიცხვი	ლიტერატურა
აფრო-ალპური (აღმ. აფრიკა)	278 (39)	Hedberg (1957)
ბეათუზის პლატო (მონტანა, აშშ)	210 (-)	Jonson, Billings (1962)
კუმბერეს კალნაქუიესი (ჩრ. დას. არგენტინა)	200 (49)	Halloy (1982)
პოკაილოს მაღალმთიანი ზონა (იაპონია)	225 (42)	Tatewaki (1968)
რუბის ქედი (კოლორადო, აშშ)	220 (35)	Harman, Rottman (1987)
სკანდები (სკანდინავია)	250 (29)	Nilsson (1986)
თოვლიანი მთები (ავსტრალია)	250 (40)	Costin et al. (1979)
ტიტონის ქედი (ვაიომინგი, აშშ)	260 (36)	Spence, Shaw (1981)
ზედა უოკერ რივერი (კალიფორნია, აშშ)	280 (-)	Lavin (1983)
საშუალო	241 (39)	



სურ. 2.4. ევროპის ალპებში ვასკულარულ მცენარეთა სახეობების რაოდენობა რეგიონალური ალპური ფლორის მიერ დაკავებულ ფართის ერთეულზე (Wohlgemuth, 1993).

სების ფუნქციონალური მასხასიათებლების ტაქსონომიის ამსახველი მონაცემთა ნუსხისთვის.

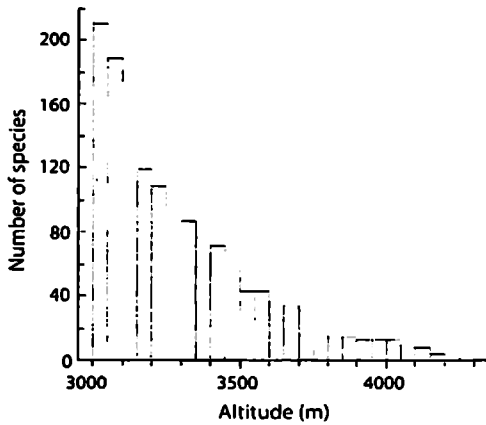
ზშირად თვლიან, რომ მაღალმთის ფლორა მთელი რეგიონალური, მათ შორის, დაბლობის ფლორის, დაახლოებით 1/5-დან 1/4-მდე ნაწილს წარმოადგენს. ეს შედეგი მიღებულია აზიის ათი სხვადასხვა მთიანი რეგიონის შედარებით (ექსტრემალური მნიშვნელობები - 5-35%, საშუალო - $23 \pm 9\%$), (Agakhanyanz, Breckle 1995) და მსგავსია ალპებში მიღებული მონაცემებისა, სადაც დაახლოებით 650 ალპური ტაქსონი

შეადგენს მთელი ფლორის (სანაპირო ზოლის ჩათვლით) 22%-ს (3000 სახეობა).

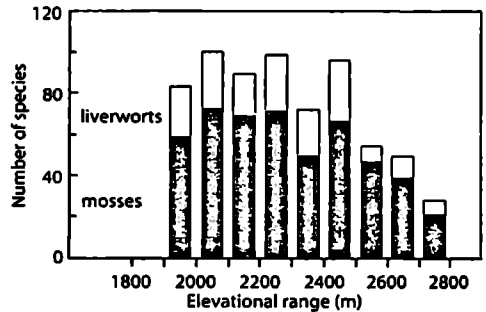
მაღალმთის ფლორის მრავალფეროვნება სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება. ცენტრალურ ალპების აღმოსავლეთ ნაწილში დაკვირვებების შედეგად (Grabherr et al., 1995) აღმოჩნდა, რომ ეს შემცირება ზშირად არა უწყვეტად, არამედ საფეხურებრივად, 200-400 მ სიმაღლეების ინტერვალებში, თითქმის მუდმივი სიდიდით ხდება. სახეობათა სიმრავლის ასეთი ტალღური შემცირება ასახავს ალპური ფლორის ზონალობას. უმაღლესი "ტალღა" მოცემულია სურ. 2.5-ზე, რომელიც გვიჩვენებს სახეობების რიცხვის ექსპონენციონალურ შემცირებას 3000-4450 მ სიმაღლეების შუალედში. სურ. 2.6 და სურ. 2.8 ნაჩვენებია სიმაღლის მიხედვით უმაღლესი მცენარეების და ბრიოფიტების სახეობრივი სიმრავლე ცალკეული ტრანსექტების გასწვრივ. სახეობათა რიცხვი მცირდება ტყის ზედა საზღვრთან, 40/100 მ სიმაღლეზე და ისეთივეა, როგორც დაბლობში (Körner, 2000). მრავალფეროვნება/არეალის თითქმის წრფივი დამოკიდებულება გულისხმობს სახეობათა რიცხვსა და დეკამეტრის მთელ დარჩენილ არეალს შორის უწყვეტ პროპორციულობას, რადგანაც მაღალმთის არქიპელაგი ეიწროვდება სიმაღლის ზრდასთან ერთად.

მაღალმთის ფლორების წარმოშობა

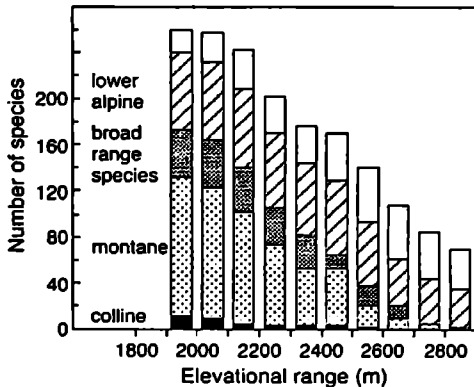
უამრავი ლიტერატურული მონაცემი ადასტურებს, რომ დღევანდელი მაღალმთის ტაქსონების შესაძლო ისტორიული წარმოშობის წყარო არის მემკვიდრეობითი, ძირითადად კანონზოური ერის (მესამეული) ელემენტების, სხვადასხვა საწყისი ფლორებიდან იმიგრანტ-



სურ. 2.5. ევროპის ალპებში მცენარეთა სახეობების რაოდენობის შემცირება სიმაღლის ზრდასთან ერთად 50 მ-ის ინტერვალით. აღსანიშნავია, რომ ტყის ზედა საზღვარი 2000 მეტრზეა, ხოლო შერეული მცენარეულობის ზედა საზღვარი ძირითადად 2800 მ-ზე გვხვდება (Grabherr et al., 1995).



სურ. 2.7. ხავსებისა და ლვილის ხავსების სახეობათა რაოდენობა 100 მ-იანი სიმაღლის ინტერვალის მიხედვით (ბელაბი, შვეიცარიის ცენტრალური ალპები) (Geissler, Vellut, 1996).



სურ. 2.6. ვასკულარულ მცენარეთა სახეობების განაწილება 100 მ-იანი ინტერვალით (ბელაბი, შვეიცარიის ცენტრალური ალპები). დიაგრამაზე სხვადასხვა დომტრისზე აღნიშნავს გაერკვლების სიმაღლის საერთო საზღვრების მქონე სახეობათა ჯგუფებს (Theurillat, Schlusser, 1996).

ბის და ახალი ევოლუციური ზაზების ნარევი (მაგ., Jerosch, 1903; Braun-Blanquet, 1923; Gams, 1933; Marxmuller, 1951-1954; Troll, 1968; Hedberg, 1970; Vuilleumier, 1971; Raven, 1973; Packer, 1974; Billings, 1974, 1978, 1979; Hubl, 1985; Salgado-Labouriau, 1986; Van der Hammen da Cleef, 1986; Dahi, 1990; Simpson, Todzia, 1990; Agakhanyanz, Breckle, 1995). როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, გეოგრაფიული ფრაგმენტაცია, ტექტონიკური მოძრაობის სიჩქარე და გამყინვარება წარმოადგენს კონტინენტური მასშტაბის ძირითად სელექციურ მოვლენებს.

ევრაზიის მთათა ქედების აღმოსავლურ-დასავლური ორიენტაცია, მეტი ფრაგმენტაცია და არქტიკული ფლორებიდან გამოკალკეება, კორდილიერების (ანდეზის) ჩრდილო-სამხრეთული მიმართულებით გაერთიანებასთან შედარებით, იწვევს უფრო ფართო რეგიონალურ ვარიაციას და სახეობათწარმოქმნას (მაგ., Gupta, 1872). ტექტონიკას, "მთათა ბლოკების წარმოქმნის" შემთხვევაში, ანუ მთათა დიდი "ბლოკების" ერთდროულ აზვევებას, მთათა ეულკანური წარმოქმნისგან განსხვავებით, შეუძლია გამოიწვიოს სახეობათა წარმოქმნის პროცესი. არსებობს მონაცემები პაძირისა და კაკასიონის 7-10 მმ-ით (მაქსიმალური 20 მმ) წლოური აწვევების შესახებ (Agakhanyanz, Breckle 1995), რაც წარმოშობს ახალ (უფრო ცივ) პაბიტატებს ისეთი ინტენსივობით, რომელიც შესაბამისობაშია მცენარეთა ევოლუციური ადაპტაციისა და სახეობათა წარმოქმნის ინტენსივობასთან.

გამყინვარება არ იწვევს რეგიონის მაღალმთის ფლორის მთლიან გაქრობას, მაგრამ აწვევებს მას მკეროკლიმატურად ხელსაყრელ დიდი სიმაღლის რე-

ფეუგეუმში, ყინულის ნაკადების შორის ან ზეით. ამ რეფუგეუმებიდან სახეობის შეუქლიათ თავიდან ჩასახლ-
დნენ შაბიტატებში, რომლებიც გამოთავისუფლდა ყინ-
ულოვანი ფარის უკან დახევის გამო (Marxmuller, Poelt,
1954; Gjaerevoll, Ryvarden, 1977; Pignatti, Pignatti; 1983;
Dahl, 1987; Chomes, Kaderit, 1998; Hungere, Kadercit,
1998; Stehlik et al., 2000). გამყინვარების შემდგომი ყვე-
ლაზე ადრეული პერიოდის განმავლობაში სახეობათა
მიგრაციისთვის გაიხსნა დაბალი სიმაღლის ცივი
დერეფნები. სწორედ ასე მოხდა ელევასი, ცენ-
ტრალური აზიის გვირგვინის *Leontopodium*-ის წარმომად-
გენლი, ალპებში, სადაც ის ფლორის შედარებით ახალი
ელემენტია. მეორე მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ
Carlina bibersteinii-ს სრულიად გამოცალკეებული,
მცირე უბნების (რელიქტების) არსებობა ალპებში, ტყის
ზედა საზღვართან; დღეს ამ სახეობის გავრცელების
ძირითადი არეალი ციმბირშია (Körner, Meusel, 1986).
მიგრაციული დერეფნები ძლიერ გაეყინა ახლენს
ფლორისტიკულ სიმდიდრესა და ენდემიზმზე. ნეპალის
ფლორა ნაწილობრივ იმიტომაც ასე მდიდარი, რომ ის
მდებარეობს 1000 კმ-ზე გადაჭიმულ რამდენიმე მთის
რკაიის შუაში, რომლებიც, სულ ცოტა, განედის 20°-ით
არის გაფენილი ადამიანული და დასავლეთ ბოლოებს,
და უკიდურეს სამხრეთის შუა ნაწილს შორის. გამყინ-
ვარების შემდგომი პერიოდის დიდი სიმაღლეების ფლო-
რის შესახებ მონაცემები შეიძლება მოვიძიოთ მაღალ-
მთის მცენარეების წარმომავლობის შესახებ ლიტერა-
ტურაში: ტროპიკული მთებისთვის - Lauer, 1988;
Flenley, 1992; ზომიერი სარტყლის მთებისათვის -
Ammann, 1995. ენდემური სახეობები, ანუ სახეობები,
რომლებიც გარკვეული მთიანი რეგიონის საზღვრებშია,
ჩვეულებრივ, ნაკლები სიხშირით გვხვდება მთის მწვერ-
ვლის ფლორებში, მაგრამ უფრო დაბალ ალპურ სი-
მაღლეებზე მათი სიხშირე დიდია (აზიაში მაღალმთის
ფლორის 10%-ზე ნაკლები, Agakhanyanz, Breckle 1995).
ექსტრემალურ სიმაღლეებზე, ჩვეულებრივ, დომინირებს
სხვა ფართოდ გავრცელებული სახეობები. მაღალმთის
ფლორის ზანგიძოლივი იზოლაცია ყოველთვის არ იწ-
ვევს სახეობები გაღარიბებას, რისი ნათელი მაგალითია
ახალი ზელანდიის მაღალმთის ფლორის სიბიძრე
ავსტრალიის ფლორასთან შედარებით (ცხრ. 2.2),
საიდანაცაა გადასული ახალი ზელანდიის მაღალმთის
მცენარეების უმრავლესობა (Raven, 1973).

მრავალი ავტორი აღნიშნავს სახეობათა მრავალფე-
როვნებასთან ერთად მაღალმთის მცენარეების შიდასა-
ხეობრივ გენეტიკურ მრავალფეროვნებას (Packer, 1974;
Albott et al., 1995; Gugerli et al., 1999; Till-Boittraud,
Gaudeul, 2002). სიმაღლის მიხედვით ცვლილებების
შესახებ კონსენსუსი არ არის მიღწეული, მაგრამ

შეიძლება დავასკვნათ, რომ აპოპტიკურად, ან კონონალუ-
რად გავრცელებული სახეობების მნიშვნელოვანი რაო-
დნობის მიუხედავად, გენეტიკური მრავალფეროვნება,
ზოგადად, მაღალია (ალბათ, რეფუგეუმის სახეობების
გარდა; Dahl, 1990; Bauert et al., 1998). თანამედროვე
დნმ-ანალიზის საშუალებით (Steinger et al., 1996) ნაჩ-
ვენები იყო, რომ იპობიგატორული კლინარული სახეო-
ბა *Carex curvula* ალპური ტორფიანი ჭაობის ბოლო
სუქსეციისას ავლენდა შერეულ კლონებს შორის გე-
ნეტიკური დიფერენციაციის მაღალ ხარისხს. ანალო-
გიურად, იზოგენეტიკების შესწავლის შედეგად (Bauert,
1993), *Polygonum viviparum*-ის ალპების პოპულაციაში
ნაჩვენები იყო მნიშვნელოვანი გენეტიკური ვარიაციები.
საგარეოდ, გაზრდილი პოლიპლოიდა, რომელიც ალ-
პინურიან არტრიკულ ფლორაში, არ ელენდება მა-
ღალმთაში. ნაჩვენები იყო (Favarger, 1961), რომ შესწავ-
ლილი ალპური სახეობების თითქმის ნახევარი პოლი-
პლოიდურია, ზუსტად იმდენი, რამდენიც მეზობელი
დაბლობის ფლორაში. თუმცა არსებობს კვლევები (იხ.
Packer, 1974), სადაც ოდნავ მაღალი პროცენტული მაჩ-
ვენებელი იყო რეგისტრირებული.

სახეობების და მათი ფლორისტიკული და ევოლუ-
ციური კავშირების სიმრავლის მიუხედავად, არსებობს
საერთო მოდელები. მცენარეთა სასიცოცხლო ფორმები
და მორფოტიპები ამჟღავნებენ გასაოცარ კონვერგენ-
ციას მსოფლიოს სხვადასხვა მთიან რეგიონში, რაც
მაღალმთის მცენარეულობის შედარებითი ეკოლოგიის
საფუძველს წამოადგენს (Halloy, 1990).

მაღალმთის მცენარეთა ზრდის ფორმები

ზრდის ფორმა არის "გეგმა", სასიცოცხლო ფორმა
კი ამ გეგმას და გარემოს შორის ურთიერთქმედების
შედეგი (Rauh, 1978). სასიცოცხლო ფორმა შეიძლება
განსხვავებული იყოს ზრდის ფორმისგან. გარემოს
შეუძლია ხის ზრდის ფორმას მისცეს ბუჩქის სასი-
ცოცხლო ფორმა. მიუხედავად ამისა, ეს განსხვავება,
უმეტეს შემთხვევაში, არ არის განსაკუთრებით მნიშვნე-
ლოვანი ხელუხლებელი ბუნებრივი მაღალმთის მცენა-
რეულობისთვის, სადაც სასიცოცხლო ფორმა და რეალ-
იზებული ზრდის ფორმა ერთმანეთს თითქმის ეთხვევა.
ამის კლასიკური მაგალითია ბალიში მცენარეობა. მა-
ღალმთის ბალიში მცენარეები არ ფორმირდება მკაცრი
ალპური გარემოს გავლენით, როგორც ამას ხშირად
მიიჩნევენ, არამედ ისინი "გენეტიკური" ბალიში მცენა-
რეებია, ანუ ინარჩუნებენ ზრდის ფორმას მაშინაც კი,
როდესაც უფრო ზომიერ კლიმატში ხვდებიან (Rauh,

1940; Spomer, 1964). პირიქით, ხმელთაშუაზღვისპირეთის, მშრალი კონტინენტური ან სუბტროპიკული მთიანი რაიონების მცენარეულობის საძოვრებად გამოყენებამ შეიძლება გამოიწვიოს ბალიშა ბუჩქების (ან ხეების) წარმოქმნა, რომლებიც როგორც კი განათვისუფლდება თავისი მომხმარებლისგან, მაშინათვე "უარს ამბობენ" ამ სასიცოცხლო ფორმაზე.

მაღალმთის მცენარეები შედგება ზრდის ფორმის 10 ძირითადი ჯგუფისაგან, რომელთაგან 8-ში გაერთიანებული უმაღლესი მცენარეები და 2-ში კრიპტოგამები, დამოუკიდებლად იმისა, აქვს თუ არა ადგილი ინდივიდების კლონალურ ზრდას (თავი 16). პირველი 4 ჯგუფი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია (იხ. ფერადი სურათი 1 წიგნის ბოლოს):

- 1 - დაბალტანიანი ან გართხმული მერქნიანი ბუჩქები მარცვლოვნები და ისლები (რომლებიც ძირითადად, წარმოქმნიან კორდებს)
- 2 - ბალახოვანი მრავალწლოვანი მცენარეები, ხშირად წარმოქმნიან როზეტისმაგვარ ფორმებს სხვადასხვა ტიპის ბალიშა მცენარეები

ნაკლებად ზოგადი, ან უფრო რეგიონალური მნიშვნელობის ჯგუფები:

- 3 - გიგანტური როზეტისმაგვარი მცენარეები, ტროპიკულ მთიან რეგიონებში გეოფიტები, ძირითადად სეზონურ მთებში სუკულენტები (როგორც სუკულენტურდეროიანი, ისე ისეთები, რომელთაც მხოლოდ ფოთლები აქვთ სუკულენტური ერთწლოვანი (ზოგჯერ ორწლოვანი) მცენარეები, რომლებიც საკმაოდ იშვიათად გვხვდება დიდ სიმაღლეებზე

კრიპტოგამები, ანუ არაყვავილოვანი, გამომშობისადმი მდგრადი მცენარეები:

- 4 - ბრიოფიტები (ხავსები), ზოგ ადგილას ასევე გვიძრა და ლიკოპოდიუმი
- 5 - ლიქენები (ბუჩქისებრი და ქაფისებრი ჯგუფები)

ზრდის ამ ფორმათა მცენარეები, სხვადასხვა სიხშირის კლონალურ და არაკლონალურ ნარეგებში, და რეგიონალურად საკმაოდ განსხვავებული ევოლუციური (ტაქსონომიური) წარმომავლობის მქონენი, შეადგენენ "მაღალმთის ფლორას" (უფრო დეტალური დაყოფა იხ. Billings, 1988). გარდა ამისა, წყალმცენარეები და სოკოებიც მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ, მაგრამ ისინი არ ითვლებიან "მაღალმთის ფლორად". მაგალითისათვის, ცხრ. 2.3-ში წარმოდგენილია პინდუკუმის მთების (ზღვის დონიდან 4000 მ-ზე მაღლა) ზრდის

ცხრილი 2.3. მაღალმთის სახეობების სასიცოცხლო ფორმების საექტრი (% მთელი ადგილობრივი ფლორიდან) პინდუკუმის მთებში, 4000 მ-ზე ზემოთ (Breckle cit. Agakhanyantz, Breckle 1995 მიხედვით)

სიმაღლის ინტერვალი	1	2	3	4	5	6
> 5400 მ		10	70	10	10	
5200-5400		16	74	5	5	-
5000-5200		12	71	4	8	6
4800-5000	-	12	72	4	6	5
4500-4800	2	12	69	7	4	7
4000-4500	3	17	61	7	2	9

- 1 - მცირე ფანეროფიტი (ბუჩქები); 2 - სამეფიტი (ქინდარა ბუჩქები, გელანის ბალიშა მცენარეები); 3 - ჰემიკრიპტოფიტი (მრავალწლიანი ბალახოვანი მცენარეები და მარცვლოვნები); 4 - გეოფიტი (ბოლქვის, ფესვის ან ტუბერის მიხედვით); 5 - ორწლიანი მცენარე (ძირითადად როზეტისმაგვარი); 6 - ერთწლოვანი მცენარე, დამრგვალების შეცდომის გამო ყაბი ყოველთვის არ არის 100%.

ფორმების საექტრი. დომინირება მრავალწლოვანი ბალახოვანი სახეობებისა, მათ შორის, მარცვლოვნებისა, რომლებიც ერთად წარმოადგენს "ჰემიკრიპტოფიტურ" კატეგორიას, აშკარაა და დამახასიათებელი ყველა მაღალმთის ფლორისთვის.

მაღალმთის მცენარეთა მრავალი სახეობა სუკულენტია და ბევრი მათგანი, დროებით მაინც, ამჟღავნებს CAM მეტაბოლიზმს. ისინი მაღალმთის ყველა განედზე, სუბარქტიკული ჩათვლით, ცხოვრობენ მშრალ ადგილებში (მაგ., *Sempervivum montanum* ნაპოვნია 3250 მ-ზე ალპებში, Larcher, Wagner, 1983; *Sedum lanceolatum* - 3730 მ-ზე კლდოვან მთებში, Jolls, Bock 1983; *Echeveria columbiana* - 4100 მ-ზე ვენესუელაში, Medina, Delgado 1976; *Opuntia lagopus* - 4500 მ-ზე პერუში, Troll, 1968; იხ ასევე მე-11 თავი).

ტროპიკული მაღალმთის სასიცოცხლო ზონის დამახასიათებელი ზრდის ფორმაა გიგანტური როზეტისმაგვარები - შემდეგი გვარების: *Espeletia*-ს, *Puya*-ს (ანდებში), *Senecio*-ს, *Lobelia*-ს (აფრიკაში), *Cyathea*-ს (ხე-გვიძრები, ახალ გინეაში) *Argyroxiphium*-ისა (ჰავაი) და *Echium*-ის (ტენერიფზე) სახეობები. აფრიკასა და სამხრეთ ამერიკაში გიგანტური ტროპიკული როზეტისმაგვარები 3 მეტრზე მაღალია და ძალიან განსხვავდება გარემომცველი დაბალი ზომის ბალახოვანი და ბუჩქოვან მცენარეთაგან, რაც მრავალი წლის განმავლობაში იპყრობდა ბიოლოგების ყურადღებას

(Cautrecasas, 1986; Mabberley, 1986; Smith, 1994; Rundel et al., 1994). ზოგი ავტორი (Hedberg, 1964) მიიჩნევს, რომ გიგანტურ როზეტისმაგვარებს ძალიან ცოტა აქვს საერთო ხეებთან, ხოლო მშრალი მასის განაწილების მიხედვით (ბიომასის მთლიანი მშრალი მასის 26% ფოთლებშია) ისინი შეიძლება მიეკუთნოთ ფოთლოვან ბალახოვან მრავალწლოვანებს (ფოთლის მასის ფარდობის (LMR) საშუალო მნიშვნელობაა 21%, ხეებში - >5%; Körner, 1994). გიგანტური როზეტისმაგვარები გვხვდება არა მარტო ტროპიკულ ალპურ სარტყლებში, არამედ თბილ ზომიერ და სუბტროპიკულ ნახევრადუდაბნოებში (*Yucca*-ს, *Xanthorrea*-ს, *Aloe*-ს, *Dracena*-ს, *Aeonium*-ის სახეობები), დაბლობსა და მთიან ტენიან ტროპიკებში (*Arecaceae* და *Pandanaceae*) და ზომიერ კლიმატურ ზონებშიც (*Cordyline australis* და ხე-გვიძრები). 1.5 მეტრზე მაღალი ინდივიდები კერგულის სუბარქტიკულ კუნძულებზეც კი გვხვდება ("კერგულის კომპოსტო", *Pringlea antiscorbutica*, *Brassicaceae*; Rauh, 1978). ერთ-ერთი ყველაზე შთამბეჭდავი გიგანტური როზეტისმაგვარი, რომელიც 3-4 მეტრს აღწევს, ნაპოვნია ტასმანიაში ტყის ზედა საზღვართან (*Richea pandanifolia*, *Epacridaceae*).

ერთწლოვანი მცენარეები მთელი მაღალმთის ფლორის 2%-ზე მეტს არ შეადგენს და სიმაღლის ზრდასთან ერთად ისინი სულ უფრო იშვიათად გვხვდება (Billings, 1974; Jackson, Bliss, 1982; Agakhanyanz, Breckle, 1995). საშუალოდ, ერთწლოვანი 2-3 სახეობა აღწევს ღია ღორღიან ზონას ზომიერი სარტყლის ღიდ სიმაღლეებზე (ხშირად *Brassicaceae* და *Caryophyllaceae*).

მაღალმთის მცენარეულობის სასიცოცხლო ფორმების შესახებ უფრო დეტალური ინფორმაცია მოცემულია შრომებში: Troll (1968), Troll, Lauer (1978), Hedberg, Hedberg (1979), Klotzli (1991a), Smith (1994). კალიომ (Halloy, 1990) იპოვნა მაღალმთის მცენარეების მორფოლოგიის გასაღები (საკმაოდ რთული), რომელსაც იყენებენ კონტინენტშორისი შედარებებისათვის. მე-4 თავში განხილულია მიკროკლიმატთან კავშირში მცენარის სტრუქტურის კვლევის შედეგები. მაღალმთის ფლორების ფიზიონომიური მსგავსების გამო, ისინი წარმოადგენენ ბუნებრივ მსოფლიო ქსელს დაბალტემპერატურული მცენარეულობის შედარებითი კვლევებისთვის და გლობალური სივრცეების მონიტორინგისათვის.

რა არის მაღალმთის კლიმატი?

ეკვატორისკენ მიმართული მთის ციკაბო ფერდობის კლიმატი, თუ კლიმატი დაბლობისკენ ზევაით გაკაფულ გზაზე, ან მაღალმთაში ქართი გადაწმენილ ქედზე, თუ კლიმატი, სადაც ალპური სასიცოცხლო ფორმები, მაგალითად, ბალიშა მცენარეები, გვხვდება? კლიმატი ზამთარში თუ ზაფხულში? მუდმივად მოღრუბლული, თუ ნათელი ცის ქვეშ? ტროპიკებში, თუ ალასკაზე? ნათელია, რომ ალპური კლიმატი არ არსებობს და მეტეოროლოგი თუ ბიოლოგი, ალპინისტი თუ ნიადაგის ნემატოდა განსხვავებულად აღიქვამს ამ მოვლენას. ალპური კლიმატის შესახებ არსებობს ტენდენციური მოსაზრებები, ხოლო რამდენიმე ელასიკური მოსაზრება წარმოადგენილია ქვემოთ:

"შშის რადიაცია იმატებს სიმაღლის ზრდასთან ერთად". თუ თქვენ წაიკითხავთ ორიგინალურ ტექსტებს (მაგ., Sauberer, Dirnhim, 1958), გაკვირვებით აღმოაჩენთ, რომ ეს დასკვნა ეხება მხოლოდ სტანდარტულ ამინდის პირობებს. ამინდის ყველა პირობის გათვალისწინებით, ძალიან ხშირად, ასეთი ტენდენცია არ იკვეთება, რადგანაც სიმაღლის ზრდასთან ერთად იზრდება ღრუბლიანობაც (სურ. 3.1).

"მაღალმთის სასიცოცხლო ზონა ხასიათდება ძლიერი ქარებით". ეს დებულება გამოდგება ტიპური ზომიერი სარტყლისათვის და, ზოგადად, არ არის სწორი. ზოგიერთ იზოლირებულ მთიან რეგიონში ზომიერ და პოლარულ განედებზე არსებობს განედის და ფერდობის ექსპოზიციის ძლიერი ეფექტი და ქარი მართლაც ძლიერია, მაშინ როცა სუბტროპიკებსა და ტროპიკებში უმაღლესი მთების და დიდ მთათა სისტემის შიდა ნაწილებში ამინდი ზოგადად საკმაოდ მშვიდია (Grace, 1977; Barry, 1981).

"ნალექები იზრდება სიმაღლის მატებასთან ერთად". ეს დებულება სწორია ზოგიერთი, ძირითადად ტენიანი ზომიერი სარტყლის მთებისთვის;

ის არ არის სწორი მრავალი სუბტროპიკული და ტროპიკული მთისათვის, სადაც ნალექების მაქსიმუმი ელინდება საშუალო სიმაღლეზე და მცირდება უფრო დიდ სიმაღლეებზე (Flohn, 1974; Lauscher, 1976).

"მაღალმთის სასიცოცხლო ზონა ხასიათდება მცენარის ზრდის მოკლე პერიოდებით". ეს მოსაზრება მართებულია მხოლოდ ექსტრატროპიკული მთებისთვის. ეს რომ მაღალმთის მცენარეულობის განსაზღვრელი მახასიათებლები იყოს, მაშინ ვერ აღმოვაჩენდით მათ ტროპიკულ მთებში. მაგალითად, თუ ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნის ზოგადი მოვლენა დაკავშირებული იქნებოდა მცენარეთა ზრდის სეზონის ხანგრძლივობასთან, ვერ შევხვდებოდით ტყის ზედა საზღვარს ტროპიკების საკმაოდ მუდმივ კლიმატურ პირობებში.

მაღალმთის კლიმატის საერთო თვისებები

მაღალმთის კლიმატის სატეოფიკური თვისებების რაოდენობრივი შეფასება 200 წელზე მეტი ხნის წინ დაიწყო (იხ. Barry, 1978, De Saussure-ის ნაშრომის განხილვა). ამჟამად, მთის კლიმატოლოგიის შესახებ მრავალი ნაშრომი არსებობს (მაგ. Schimper, 1898; Morikhofer, 1932; Sauberer, Dirnhim, 1958; Ives, Barry, 1974; Fliri, 1975; Troll, Lauer, 1978; Franz, 1979; Barry, 1981; Marchand, 1991; Rundel 1994).

იმისთვის, რომ აღვწეროთ მცენარის მახასიათებლები მაღალმთაში, უპირველეს ყოვლისა, უნდა ვუპასუხოთ შეკითხვას: რა არის მაღალმთის კლიმატის საერთო მახასიათებლები? პასუხი ამ კითხვაზე ძალიან მნიშვნელოვანია, რადგანაც სწორედ ამ მახასიათებლებმა უნდა განსაზღვროს მცენარეთა ის თვისებები, რომლებიც საერთოა მსოფლიოს ყველა მაღალმთიანი ზონისათვის, მაშინ როდესაც, ზემოთ მოყვანილი კლიმატის უფრო ცვალებადი ელემენტები პასუხისმგებელი უნდა



სურ. 3.1. მაშინ, როდესაც დაბლობი მზით სრულად განათებულია, მთის მწვერვალები სმირად ღრუბლებითაა დაფარული, რაც ცნობილ მოვლენას – მზის რადიაციის ზრდას სიმაღლის ზრდასთან ერთად მოწმუნდილი ცის პირობებში – ასუსტებს. ან, სულაც, საწინააღმდეგო მოქმედება აქცევს (შეეცარიის ცენტრალური აღბეჭი).

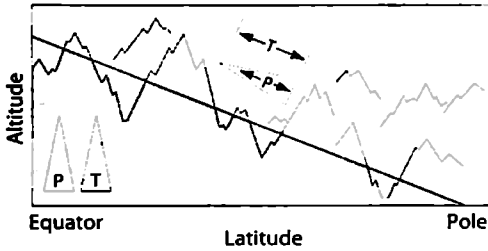
ცხრილი 3.1. სტანდარტული თავისუფალი ატმოსფეროს მახასიათებლები

სიმაღლე (მ)	წნევა (hPa)	საშუალო ტემპერატურა (0°C)	ჰაერის სიმკვრივე (კგ მ ⁻³)	გაჯერებული ორთქლის წნევა (hPa=mbar)
0	1013	15.0	1.2250	17.1
1000	899	8.5	1.1117	11.1
2000	795	2.0	1.0581	7.1
3000	701	-4.5	0.9093	4.1
4000	616	-11.0	0.8194	2.4
5000	541	-17.5	0.7864	1.3
6000	472	-24.0	0.6601	0.7

რიცხვები ასახავს პიკოთეზურ ვითარებას, მახლობულს საშუალო განედებზე საშუალო წლიურ მდგომარეობასთან (Barry, 1981). აღსანიშნავია, რომ ტროპიკულ ატმოსფეროში წნევა 3000 მ სიმაღლეზე დაახლოებით 15 hPa-ით მაღალია, ხოლო 5000 მეტრზე – 20 hPa-ით, ყიდრე საშუალო განედებზე (ანუ ტოლი წნევა 200-300 მეტრით მეტ სიმაღლეებზე ტროპიკებში, ყიდრე ეს ცხრილშია მოცემული)

იყოს მორფოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ განსხვავებებზე, რომლებიც, შესაძლებელია, გამოვლინდეს მაღალ-მთის ფლორებში. მაღალმთის კლიმატის ზოგიერთი თვისების გლობალური ცვალებადობა, და ზოგიერთის მუდმივობა, წარმოადგენს გიგანტურ ბუნებრივ ექსპერი-

მენტს "ლიფერენტიალური რეჟიმებით", რომლებიც იმდენ ხანს მოქმედებს, რომ სელექციონმა პროცესებმა შეძლოს განავითაროს სასიცოცხლო ზონის სპეციფიკური ბიოლოგიური პასუხები. რომლებიც, როგორც მიჩნეულია, უზრუნველყოფენ ბუნებრივი მტენარეულობის



სურ. 3.2. სიმაღლის მიხედვით ატმოსფერული ცვლილებები ყველა მთისთვის საერთოა წნევა (P) და ატმოსფეროს საშუალო ტემპერატურა (T) სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება. ალპური სარტყლის სხვადასხვა განედზე საუკვეტაციო სეზონში ტემპერატურები შესაგავსა (შუვერალი უბნის საზღვარი), მაშინ როდესაც ატმოსფერული წნევა, და უმსაბამისად CO₂-ის (და O₂-ის) პარციალური წნევები – განსხვავებული (Kömer et al., 1991).

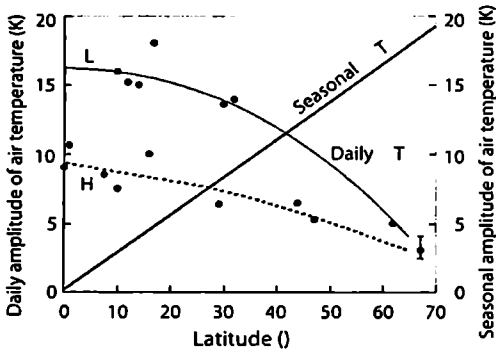
არსებობას. ატმოსფერული წნევა სიმაღლის ზრდასთან ერთად თითქმის წრფივად ეცემა (ცხრ. 3.1, სურ. 3.2). მაგალითად, 2600 მ სიმაღლეზე აბსოლუტური წნევა უტოლდება 750 hPa (= mbar), რაც 26%-ით მცირდება ზღვის დონის წნევაზე (1013 hPa). უმაღლესი მცენარეების სასიცოცხლო ზონის ზედა ზღვარზე (5500-6000 მ კიბლაებსა და ანდეზში) მცენარეები და ცხოველები ცოცხლობენ ზღვის დონეზე არსებული წნევის დაახლოებით ნახევარი მნიშვნელობის პირობებში. CO₂-სა და ჟანგბადის პარციალური წნევები ზუსტად ასეთივე პროპორციულობით მცირდება, რაც გამოწვეულია იმით, რომ ჩვენთვის საინტერესო სიმაღლეების ინტერვალში ატმოსფერული მშრალი გაზების ფარდობა მნიშვნელოვნად არ იცვლება სიმაღლის შეცვლასთან ერთად (მაგ., Zumbunn et al., 1983). სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, CO₂-ის საშუალო კონცენტრაცია, გამოხატული ppm, $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, $\mu\text{bar}\cdot\text{bar}^{-1}$ ან PaMPa⁻¹ ერთეულებში, ყოველთვის ერთი და იგივეა. 1996 წელს ის 360 ppm იყო (დღისთვის გაზრდილია 1.4 ppm⁻¹-ით). ზღვის დონეზე ეს მნიშვნელობა შეესაბამება პარციალურ წნევას - 36 Pa (=360 μbar). შტრევის ფარდობებსა (რომელიც, ჩვენთვის საინტერესო სიმაღლეების ინტერვალში, მნიშვნელოვნად არ იცვლება სიმაღლის ცვლილებისას) და პარციალურ წნევებს (რომელიც იცვლება) შორის სხვაობა ხშირად გაუგებრობის მიზეზი ხდება. ქვემოთ მოყვანილი ორი მაგალითი მოუთხოვს ამ განსხვავების მნიშვნელობაზე დიდი

სიმაღლეების კოორდინატისთვის.

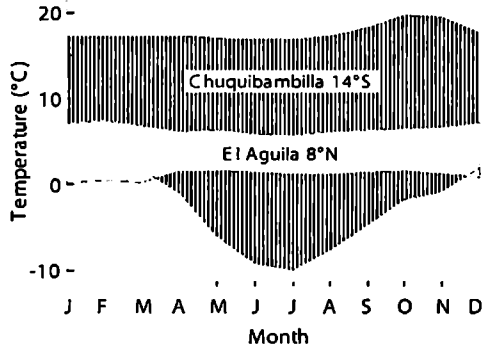
ზემოთ, მაგალითისთვის შეყარით 2600 მ, რადგანაც ამ სიმაღლეზე CO₂-ის პარციალური წნევის შემცირება დაახლოებით შეესაბამება CO₂-ის პარციალური წნევების სხვაობას ზღვის დონეზე 1900 (28.5 Pa) და 1996 (36 Pa) წლებში ეს ნიშნავს, რომ მცენარეები, რომლებიც დღეს ცხოვრობენ 2600 მეტრზე, CO₂-ის პარციალური წნევის ისეთივე ზემოქმედების ქვეშ არან, როგორსაც განიცდიდა დაბლობის მცენარეები ინდუსტრიული რევოლუციის დასაწყისში. შორეული ნათელი მკვლევარები: ცნობილია, რომ შიის ეკვატორისკენ მიმართულ ფერდობზე ცხოვრობდნენ მცენარეები, რომლებიც ყურადღებანი ზღვიდან ამოვიდნენ ბოლო გამყინვარების პერიოდში, როდესაც CO₂-ის პარციალური წნევა იყო 18-19 Pa ზღვის დონეზე (18 000 წლის წინ კონკრეტული ქვების მონაცემების თანახმად). თუ ისინი ისეთივე სიმაღლეებზე ცხოვრობდნენ, როგორზეც დღეს (3000 მ), მაშინ ასეთი მცენარეები უნდა შეგებოდნენ 9.95 Pa საღიდის (ოთხჯერ ნაკლები, ვიდრე დღეს ზღვის დონეზე) CO₂-ის პარციალურ წნევას. იქნებოდა კი, ეს საკმარისი მათი გადარჩენისთვის?

წნევის შემცირება ზღვის ასევე მოლეკულურ დიფუზიურობას (მოლეკულათა დაჯახების ნაკლები ალბათობა), და სასურვი (De Saussure, 1779-1796, იხ. Barry, 1978) მთა ზღაძეზე ექსპერიმენტების საუკუნეებზე ასკენის: "სხვა სიდიდების ტოლობის შემთხვევაში, სურის სიმკვრივის დაახლოებით ერთი მესამედით შემცირება იწვევს აორთქლების რაოდენობის ორჯერ და მეტჯერ გაზრდას" (რაოდენობრივი მონაცემები არ არის მოცემული). იგი ასევე აღნიშნავდა, რომ, "სხვა სიდიდეები" არ არის ტოლი. დიდ სიმაღლეებზე ტემპერატურა ბევრად დაბალია, რაც ამცირებს მოლეკულური დიფუზიის სიჩქარეს, სურის დატენიანების უნარი მეტწილად შემცირებულია (იხ. ცხრ. 3.1 და ქვევით) და ეფექტად მოითხოვს, რომ რომელიმე კონვექციური გადაადგილება (ქარი) არ იქნეს სრულად გამოატული (Gale, 1972; Rahn et al., 1977). ამგვარად, ის დამოკიდებულია ისეთ სიტუაციაზე, თუ რამდენად შუაშუა სხლს წნევის შემცირება აორთქლებას, ან სხვა გაზების დინებას.

ატმოსფერული ტემპერატურის ე.წ. ადიაბატური გრადიენტის საშუალო წლიური მნიშვნელობა სიმაღლის მიხედვით ვარიირებს შემდგენარად: 0.8 გრადუსით/100 მ სიმაღლეზე სანაპირო ან კუნძულოვან მთიან რეგიონებში, და 0.4 გრადუსით/100 მ უფრო კონტინენტალურ რაიონებში, მაგრამ ექსტრემუმი 1 და 0-თან ახლოს და უარყოფითი გრადიენტით კი, ვლინდება



სურ. 3.3. მაღალმთის კლიმატურ სადგურებზე ჰაერის ტემპერატურის დღიურ და სეზონურ ამპლიტუდათა ცვლილებები განხილვის მიხედვით (შედგენილია Lauscher, 1996, Rundel, 1994 და ჩრდილოეთ შედევთის აბისკოს სადგურის მონაცემების მიხედვით). დღიური ამპლიტუდები გამოთვლილია წლიური საშუალო მნიშვნელობების მიხედვით, სეზონური ამპლიტუდები - საშუალო თვიურის მიხედვით. *L* - დაბალი ტენიანობა (მცირე ღრუბლიანობა), *H* - მაღალი ტენიანობა (დიდი ღრუბლიანობა).



სურ. 3.4. ჰაერის მინიმალური და მაქსიმალური საშუალო თვიური ტემპერატურების (ამპლიტუდა და მტრისხელია) სეზონური ცვალებადობა ანდეზის კონტინენტურობის ხარისხის მიხედვით განსხვავებული ორი სადგურისთვის. კონტინენტურ ჩუკუიბამბილასთან (Chuquibambilla) (3910 მ) შედარებით უღაგულაზე (El Aguila) ღრუბლიანობა ხშირია (4120 მ). აღსანიშნავია, რომ რეგიონალური კლიმატური ეფექტები შეიძლება აღმტატბოლეს განვლობიერ ეფექტებს (Sarmiento, 1986).

ვაკეებზე ზამთრის ტემპერატურული ინვერსიების პრობებში წლის გარკვეული პერიოდების განმავლობაში. ზომიერი სარტყლის მთებში მცენარეთა ზრდის სეზონის განმავლობაში გრადიენტი ჩვეულებრივ უფრო მკვეთრია ვიდრე ზამთრის პერიოდში. ალბათ, როგორც ზომიერი კლიმატის ზაფხულისთვის (მაგ. ცენტრალურ ალპები), ასევე მთელი წლის განმავლობაში ტროპიკებში გრადიენტის საკეთესო მნიშვნელობა საგარაუდოდ არის 0.60 გრადუსი /100 მეტრზე. საშუალო წლიური მნიშვნელობები 2400-2500 მ სიმაღლეზე ახალ გვიანში (ეუსტრემალურად ტენიანი) და 2700-4800 მეტრზე ტროპიკულ ჩილეში (არიდული) თითქმის იდენტურია: 0.61 და 0.60 გრადუსი 100 მეტრზე (მონაცემები შედგენილია Kömer et al., 1983; Lauscher, 1976, 1977 მიხედვით). სხვადასხვა ტროპიკული რაიონების მონაცემთა საშუალებით (Rundel, 1994) მიღებულია იგივე საშუალო მნიშვნელობა - 0.60 გრადუსი / 100 მ.

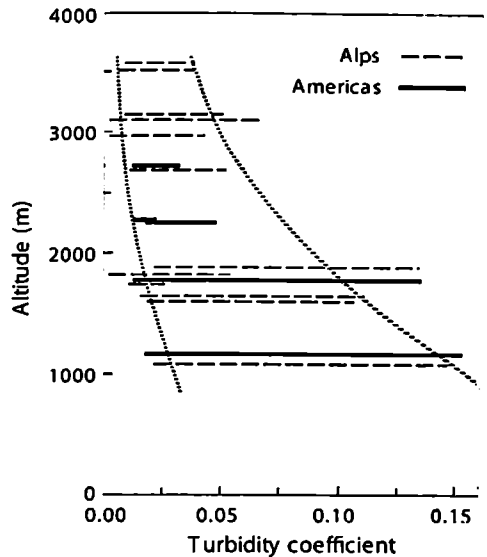
სიმაღლის ტემპერატურული გრადიენტი განიცდის ასევე მნიშვნელოვან დღიურ ფლუქტუაციებს, რადგანაც ჰაერის ტემპერატურის დღიური ამპლიტუდა დაბალ სიმაღლეებზე უფრო მაღალია, ვიდრე დიდ სიმაღლეზე (Lauscher, 1966; Barry, 1981; სურ. 3.3). თუმცა ჰაერის ტემპერატურის დღიური ამპლიტუდები ტროპიკულ

მთიან რეგიონებში ყოველთვის არ არის ბევრად მეტი, ვიდრე ზომიერ სარტყელში, როგორც ეს ხშირად აღინიშნებოდა ("ზამთარი და ზაფხული ყოველდღე"; სურ. 3.4). ეს აზრი გაჩნდა შედარებით მშრალი ტროპიკული და სუბტროპიკული რეგიონებზე დაკვირვების შედეგად, სადაც ალპურ სიმაღლეებზე შეინიშნება 15 გრადუსზე მეტი ამპლიტუდები (Rundel, 1994). ტენიან ტროპიკულ მთებში (და ევლკანურ კუნძულებზე) ამპლიტუდები შედარებით მცირედ განსხვავდება უფრო მაღალი განედების მთიანი რეგიონების ამპლიტუდებისგან. უფრო მეტიც, ზომიერი სარტყლის მონაცემები ძირითადად, მიღებულია მთიანი მწვერვალების სადგურებზე, როგორცაა ევგამპიკი გერმანიაში და სონბლენი ავსტრიაში, მაშინ როდესაც ტროპიკების მონაცემები ჩვეულებრივ მიღებულია ნაკლებად "განიავებად" მაღალ ვაკეებზე (Lauscher, 1966). საბოლოოდ, მცენარეთა ბიოლოგიისათვის პრაქტიკულად რელევანტური პერიოდები, რომლებსაც იყენებენ საშუალო მნიშვნელობების მისაღებად, დიდ გავლენას ახდენს ასეთ შედარებებზე. მაშინ, როდესაც ზომიერი სარტყლის მთიან რეგიონებში თვიური ამპლიტუდები თავისუფალი ატმოსფეროსათვის 3000 მ სიმაღლეზე, მთელი წლის განმავლობაში დაახლოებით 5 გრადუსის ტოლია (Lauscher, 1966), ამპლიტუდები

შუა სავეეტიაციო სეზონში შეიძლება საკმაოდ მსგავსი იყოს ზოგიერთ ტროპიკულ მთიან რეგიონებში აღრიცხული სიდიდეებისა. ზომიერი სარტყლის მთიანი რეგიონებში ამპლიტუდები შეიძლება 15 გრადუსზე მეტი იყოს, მაგრამ ასეთი პირობები არ არის ხშირი; თუმცა ეს არაა ძალიან მნიშვნელოვანი, თუ გათვალისწინებულ იქნება მთის მკენარეთა ძირითადი ბიოლოგიური თავისებურებები. ასეთი სივანელები იხშობა იმ საშუალო მნიშვნელობებამდე, რომლებიც ცუდი ამინდის პირობებში ხშირია მაღალი განედის სადგურებზე. რა თქმა უნდა, ჰაერის საშუალო თვიური ტემპერატურის სეზონური ამპლიტუდა განედის ზრდასთან ერთად თითქმის წრფივად იზრდება (სურ 3.3).

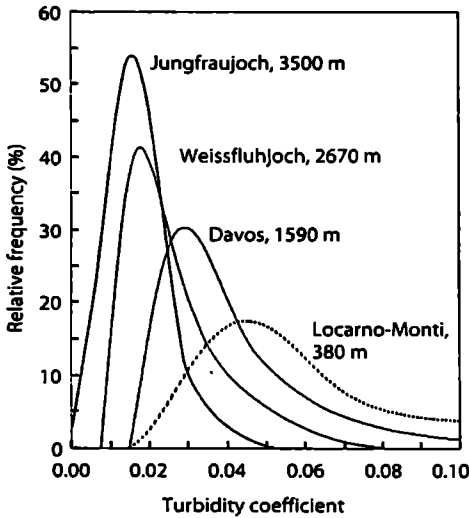
ატმოსფერული ტემპერატურის შემცირება ავტომატურად ამცირებს ორთქლით გაჯერებულ ჰაერში ტენის შემცველობას (გაჯერებული ორთქლის წნევა იხ. ცხრ. 3.1) და შესაბამისად, ამცირებს ორთქლის წნევის დეფიციტს ნებისმიერი მოცემული ფარდობითი ტენიანობის შემთხვევაში. შედეგად, დედამიწის მთლიანი ატმოსფერული ტენის ნახევარი ატმოსფეროს ქვედა, 2000 მ შრეშია. თუ აორთქლებადი ზედაპირები ძლიერი რადიაციის პერიოდებში არ თბება (იხ. თავი 4), ან არ არის უფრო თბილი, ვიდრე ჰაერი სხვა სეზონებში, მაშინ წყლის აორთქლების გამოწვევები ძალბები დიდ სიმაღლეებზე მცირდება, მიუხედავად გაზრდილი დიფუზიურობისა.

მაღალმთიან რაიონებში ჰაერის ტენიანობის ზოგადი მახასიათებლის ფარდობითი ტენიანობის ცნება (მოცემულ ტემპერატურაზე ჰაერის ფაქტიური ორთქლის წნევის გაჯერებულ ორთქლის წნევასთან ფარდობა, გამრავლებული 100-ზე) ხშირად იწვევს გაუგებრობას. გაზომვის ამ ერთეულის საფუძველზე, მიჩნეული იყო, რომ "დაბალი ტენიანობა დიდ სიმაღლეებზე" (ამინდის გარკვეულ პირობებში, ან სემიარიდულ მთიან რაიონებში) ზრდის აორთქლებას. თუმცა, დაბალ ტემპერატურებზე გაჯერებული ორთქლის წნევა დაბალია (იხ. ზეით) და ფარდობითი ტენიანობა შეიძლება იყოს ძალიან დაბალი, მაგალითად, 10%, მაშინ როდესაც ორთქლის წნევის ფაქტობრივი დეფიციტი (ანუ ჰაერის უნარი მეტად დატენიანდეს) შეიძლება უმნიშვნელო იყოს. პირიქით, "მაღალი ტენიანობა მაღალმთიან რაიონებში" (რასაც აჩვენებს მეტეოროლოგიური სტატისტიკა) მიუთითებს აბსოლუტური ტენიანობის სიმცირეზე დაბალ სიმაღლეებთან შედარებით, იგივე მიზეზით. როგორც შემდეგ იქნება განხილული, ალპურ ზონაში აორთქლების საეციფიკური მოიხონება შეიძლება იქნეს განსაზღვრული მხოლოდ მზის რადიაციით გამოწვეული ზედაპირული გათბობის გათვალისწინებით (იხ. თავი 4).



სურ. 3.5. ატმოსფერული ღრუბლიანობის სიმაღლის საზღვრების გლობალური შედარება. წყვეტილი საზღვრები აჩვენებს საერთო ტენდენციას (Volko, 1971).

რადიაციული კლიმატი ვველა მთიანი რაიონისათვის ავლენს ზოგიერთ მსგავს თვისებას (Sauberer, Dimhirm, 1958; Dimhirm, 1964; Barry, 1981): მზის რადიაციის ნაკადები, და ასევე მაღალრადიაციული ექსტრემუმი, იზრდება სიმაღლესთან ერთად, როგორც ნათელ (შემცირებული ატმოსფერული ღრუბლიანობა), ისე მთლურბულულ (ღრუბლის თხელი ფენა) ამინდში, მაგრამ ღრუბლის საფრის ფარდობითი სიხშირე, აფერხებს რა ამ კლიმატურ ტრენდებს, და ასევე იზრდება სიმაღლესთან ერთად (სურ. 3.6) (იხ. ქვემოთ). ნებისმიერი გლობალური რადიაციის მისი ულტრაიისფერი (UV) გამოსხივების წილი დიდ სიმაღლეებზე იზრდება (Caldwell, 1968; Caldwell et al., 1989; Blumthaler et al., 1993) ისეთი გრადიენტი, რომელიც ამოკიდებულია რეგიონზე, სეზონსა და მზის სხივის კუთხეზე, და რომელიც იცვლება თითქმის ორჯერ უფრო დიდ დიაპაზონში, ვიდრე გლობალური რადიაცია. თუ დიდ სიმაღლეებზე ღრუბლიანობის მატებას გაითვალისწინებთ, მაშინ UV-გამოსხივების წლიური სეზონური დოზა შეიძლება ნაკლებად გაიზარდოს სიმაღლის

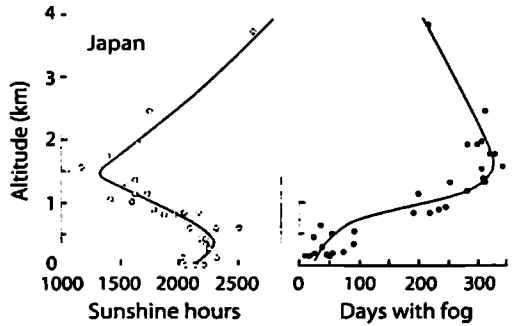


სურ. 3.6. ვერპის ალპებში სხვადასხვა სიმაღლეზე ატმოსფერული ღრუბლიანობის ფარდობითი სიხშირე (გამოხატული შთანქმის კოეფიციენტით 500 მმ-ზე) (Volko, 1971).

ზრდასთან ერთად, დიდ სიმაღლეებზე რადიაციული კლიმატის მეორე საერთო თვისებაა დიფუზიური რადიაციის სიმკვრივის შემცირება ნათელ ამინდში, რაც ზრდის კონტრასტულობას მზის და დარდილულ ზედაირებს შორის (Sauberer, Dimhirn, 1958). პირიქით, დიდ სიმაღლეებზე ღრუბლის უფრო თხელი ფენა ზრდის დიფუზურ რადიაციას ღრუბლიან ამინდში. დაბალი ღრუბლიანობა ასევე ზრდის რადიაციული სითბოს დანაკარგებს ნათელ დამებებში, რამაც მნიშვნელოვანი გავლენა შეიძლება იქონიოს მცენარეებზე (იხ. თავი 8). ყველა ექსტრატროპიკული ალპური რეგიონისთვის საერთოა თოვლის ძლიერი ზემოქმედება მცენარეებზე მოქმედ მზის რადიაციაზე თოვლის საფრის (შემცირების) ან არეკვლის (გაზრდის, იხ. თავი 6) საშუალებით.

მაღალბთის კლიმატის რეგიონალური თვისებები

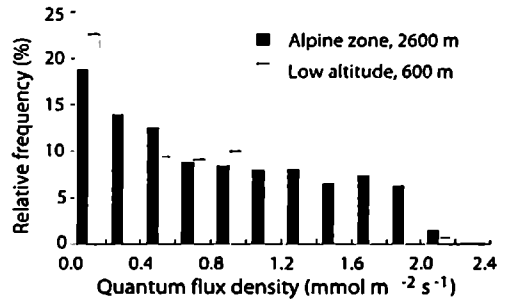
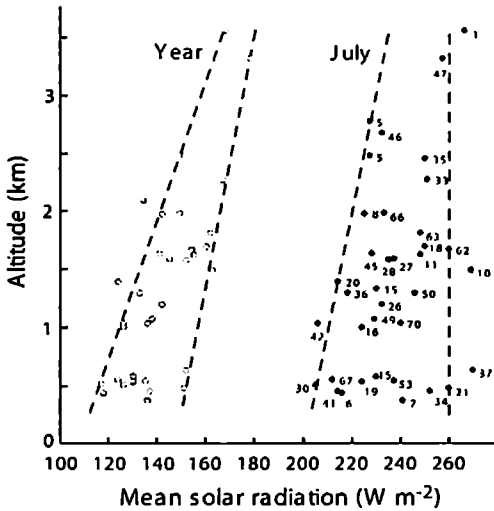
მაღალბთაში მრავალი კლიმატური მახასიათებელი ასახავს უფრო რეგიონალურ, კიდრე გლობალურ მოდ-



სურ. 3.7. მსოფლიოს მთათა სისტემების გლობალური რადიაციის ხანგრძლივი პერიოდის ვაშური მნიშვნელობა, ან მზიანი საათების რაოდენობა სიმაღლის გრადიენტთა გასწვრივ არ იძლევა საერთო სურათს. სიმაღლესთან ერთად ის შეიძლება გაიზარდოს ან შემცირდეს, ან როგორც აქ ნაჩვენებია იაპონიის მთების მაგალითზე, დაეცეს პირველ 2 კმ-ზე და შემდეგ ისევ გაიზარდოს, რაც დამოკიდებულია ღრუბლიანობაზე და ნისლიანობაზე (Yoshino, 1975).

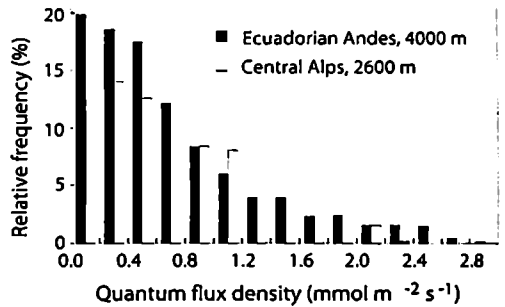
ელებს, რაც ართულებს მაღალბთის მცენარეულობის მახასიათებლების ფუნქციონალურ აღწერას. განედების მიხედვით აშკარა სეზონური განსხვავებების გარდა, მზის რადიაციის, ნალექების და ქარის გრძელვადიანი ინტეგრალები მნიშვნელოვანდ იცვლება სიმაღლეების მიხედვით მთის სხვადასხვა სისტემებში. მაგალითად, რადიაციის საშუალო მნიშვნელობები სიმაღლის მიხედვით შეიძლება არ შეიცვალოს, ან შეიძლება შემცირდეს კიდევ. ბოლო შემთხვევა აშკარადაა გამოხატული, მაგალითად, შოტლანდიის მთებში (Barry, 1981, გვ. 265), იაპონიის მთებში (სურ. 3.7) და განსაკუთრებით ახალი გვირგვინის ტენიან ტროპიკულ მთებში (ასევე, შესაძლებელია, რუვენზორის მთებში, აფრიკაში), სადაც ალპური სარტყელი, თითქმის მუდმივი ღრუბლიანი ამინდის გამო, დაბალ სიმაღლეებზე გაზომილი რადიაციის მხოლოდ ერთ მესამედს იღებს (Körner et al., 1983).

საეკვლავო სეზონში მზის რადიაციის საშუალო სიდიდის მნიშვნელოვანი ცვლილებები სიმაღლის მიხედვით არ აღინიშნება ალპებში (Tranquillini, 1960; სურ. 3.8 და 3.9), კლდოვან მთებში (Caldwell, 1968) და ახალი ზელანდიის მთებში (ცხრ. 3.2). მზის რადიაციის მომატება სიმაღლის მიხედვით დადგენილია არიდულ რეგიონებში. ჩილეს უდაბნოს მთებისა და არგენტინის ჩრდილო-დასავლეთში (21-22°S) 2-5 კმ სიმაღლის ინტერვალში რეგისტრირებულია ზრდა



ზურ. 3.9. სავეგეტაციო პერიოდში კვანტური ნაკადის სიმკვრივის (QFD) განაწილების სიხშირე (400-700 ნმ, მხოლოდ იმ საათებში, როცა QFD > 30) 2600 და 600 მ სიმაღლეებზე (ავსტრიის ცენტრალურ ალპებში, ქ. ინსბრუკთან ახლოს); ანუ დაბალ სიმაღლეზე – აპრილიდან შუა ივნისამდე და ღიდ სიმაღლეზე – შუა ივნისიდან აგვისტომდე. როგორც განაწილების სიხშირე, ისე ჯამური QFD (არ არის ნაჩვენები) მსგავსია, მაგრამ QFD-ის მაქსიმუმი აღინიშნება ღიდ სიმაღლეზე (Körner, Diemer, 1987).

ზურ. 3.8. შვეიცარიის ალპების 37 სადგურზე, 273-3580 მ სიმაღლეთა ინტერვალში (47° N) გაზომილი შზის რადიაცია. მთიან რეგიონში ეს სადგურების ყველაზე ხშირი ქსელია, სადაც იზომება შზის რადიაცია (შვეიცარიის "A-net"). გამოყენებული იყო ალპების როგორც ჩრდილოეთი, ისე სამხრეთი და ცენტრალური ქედების სადგურთა მონაცემები. მარცხნივ – საშუალო წლიური მნიშვნელობები; მარჯვნივ – ივლისის საშუალო მონაცემები (გამოთვლილი 1983-1992 წლების დღიური მონაცემების მიხედვით; შეფერილი არე მოიცავს მონაცემთა 90%-ს). აღსანიშნავია, რომ ივლისის მონაცემებში არ ვლინდება სიმაღლის მიხედვით ცვლილებები, მაგრამ საშუალო წლიურში შეიმჩნევა ყოველ 1000 მ-ზე 10%-იანი ზრდა, რაც გამოწვეულია ზამთრის განმავლობაში დაბალ სიმაღლეებზე ხშირი ნისლიანობით და შზის რადიაციის გაბნევის უფრო ღივი ინტენსივობით (Meteotest, 1995).



6%/1000 მეტრზე (Lauscher, 1976, 1977). რადიაციის მნიშვნელობა განდის მიხედვით არ იცვლება მეტად, კიდრე შუადღის მაქსიმუმი (შზის სხივის კუთხესთან დამოკიდებულებით), რადგან ღლის ხანგრძლივობა იზრდება განედთან ერთად. კვანტური ნაკადის სიმკვრივის (QFD) სპექტრის ფოტოსინთეზურად აქტიურ ნაწილში (400-700 ნმ) მცენარეთა ზრდის მთელი სეზონის განმავლობაში მისი შედარებითი გაზომვები აჩვენებს მხოლოდ მცირე განსხვავებებს ალპებსა და სკანდინავიის პოლარული წრის არქტიკულ-ალპურ მხარეებს შორის (Prock, Körner,

ზურ. 3.10. ეკვადორის ანდებში (0° განვი) და ვეროის ცენტრალურ ალპებში (47° N) კვანტური ნაკადის სიმკვრივის (QFD) განაწილების სიხშირე (400-700 ნმ); 5 თვის გაზომვების შედეგები გუაგუა პიჩინჩას (Guagua Pichincha) (4600 მ), პარამო დე ლა ვირენზე (Paramo de la Virgen) (4000 მ) და მცენარეთა ზრდის სეზონის მონაცემები (შუა ივნისიდან აგვისტოს ბოლომდე) ვეროის ცენტრალურ ალპებში, გლუნგერეზე (Glungezer) (2600 მ) (Diemer, 1996).

1996). ჩრდილოეთში უფრო დიდი ხანს მოქმედი რადიაციის სუსტი ინტენსივობა ნაწილობრივ აჭარბებს

ცხრილი 3.2. დაბლობსა და მაღალმთაში ზაფხულში გლობალური რადიაციის საშუალო დღიური მნიშვნელობები ახალ ზელანდიასა (დეკემბერი-თებერვალი, 43°S) და ალპებში (იენისი-აგვისტო, 47°N). შედგენილია Körner et al. (1986) მიერ სხვადასხვა წყაროების გამოყენებით

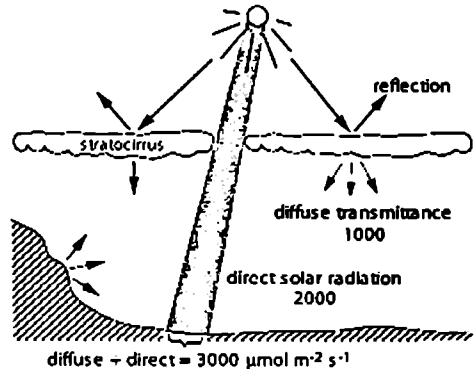
რაიონი	სიმაღლე (მ)	გლობალური დღიური რადიაციის საშუალო მნიშვნელობა (MJm ⁻² d ⁻¹)	დაკვირვების პერიოდი
ინვერკარგილი	0	20.1	1977-1980
ქრისტჩერჩი	30	22.0	1977-1980
მაუნტ ჯონი	1027	23.1	1977-1980
ოლდ მენის ქედი	1220	21.5	1976-1977
კრეიგებურნის ქედი	1550	20.7	1969-1974
ცენტრალური ალპები (ტიროლი)	2000	20.0	სანგრძლოვითი პერიოდი

შენიშვნა: ახალ ზელანდიაში ტყის ზედა საზღვარი მდებარეობს 1200 მეტრზე, ხოლო ცენტრალურ ალპებში (ტიროლი) - 2000 მეტრზე.

მის უფრო ძლიერ ინტენსიობას საშრეტოში. ეკვატორული ანდების (უფრო მშრალი, და შესაბამისად ნაკლებად ღრუბლიანი, ვიდრე ტენიანი ტროპიკული მთები) 4000 - 4600 მეტრებზე გაზომილ QFD-ს და ევროპის ცენტრალურ ალპების ბიოლოგიურად შესაბამისი სიმაღლეების (2600 მ, სურ. 3.10) QFD-ს შორის მცირე განსხვავება აღინიშნება.

მაშინ, როდესაც შზის რადიაციის ინტეგრალური სიდიდეები მნიშვნელოვანია ფოტოსინთეზური CO₂-ის ფოქსაციისათვის, მაქსიმალურ სიდიდეებს ან მოკლეთალოვან მაღალ ინტენსივობებს შეუძლია ძალიან დიდი გავლენა მოახდინოს მორფოგენეზსა და სხვა სასიცოცხლო პროცესებზე. გარკვეული კლიმატური პირობებისას მაღალმთის მცენარეულობის მიერ მიღებული შზის რადიაცია შეიძლება აღემატებოდეს "შზის კონსტანტას". ანუ შზის მიმართულებით ატმოსფეროს გარეთ გაზომილ ინტენსიობას (1360 ეტმ², Barry, 1981). ასეთი რამ მაშინ ხდება, როდესაც ღრუბლების თხელი ფენა (სტრატოციურისი) ტოვებს ზერელს შეადლის შზის მიმართულებით (სურ. 3.11). ამ შემთხვევაში ბრტყელი ზედაპირი იღებს მაგ. 1000 ეტმ² შზის რადიაციას, ან 2000 მკ მოლი ევანტი მ² წმ⁻¹ QFD-ს, აქუს ინტენსიური დიფუზური რადიაცია ზერელის გარეშე მყოფი ღრუბლების თხელი ფენიდან, მაგ., 500 ეტმ² ან 1000 მკ მოლი მ² წმ⁻¹, ჯამში 1500 ეტმ², ან 3000 მკ მოლი მ² წმ⁻¹, რაც ფაქტიურად ჩემს მიერ იყო გაზომილი შუა ზაფხულში 2600 მ სიმაღლეზე, ინსბრუკის მახლობლად. ტერენისი (Turner, 1958a) მიერ გაზომილი რადიაცია 18%-ით მეტი იყო, ვიდრე ანალოგიურ პირობებში მაქსიმალურად ნათელი ცის რადიაცია ტყის ზედა საზღვართან. გარეშე მყოფი თოვლიდან არეკლამ შემდგომში შეიძლება გაზარდოს

რადიაციის სიდიდე გარკვეულ ტერიტორიებზე. მაღალმთის მცენარეები უნდა გაუმკლავდეს ასეთ ზანმოკლე ექსტრემუმებს, რომელთა არსებობა დაბალ სიმაღლეებზე ნაკლებად საეარაულოა.



სურ. 3.11. მაღალმთის მცენარეთა ფოთლებსა და ყვავილებს შეუძლიათ მიიღონ შზის რადიაციის ექსტრემალური რაოდენობები ზანმოკლე დროში. რადიაციის ეს ღონა შესაძლებელია აღემატებოდეს დედამიწის გარეთ შზის კონსტანტას. ეს ხდება მაშინ, როდესაც შზის პირდაპირი სხივები და მაღალი ინტენსივობის დიფუზური რადიაცია ერთმანეთს ერწყმის. მაგალითად, მაშინ, როდესაც შზის სხივები ღრუბლების თხელი ფენის ზერელში გადის (ავტორის მიერ QFD-ს გაზომვების გამოყვეყნებული მონაცემები ევროპის ალპებში). ახლომდებარე თოვლები რადიაცია შეიძლება გააძლიეროს.

სიმაღლის მიხედვით ნალექების რაოდენობის ცვლილებები ზოგადი სურათი, როგორც შვის რადიაციის შემთხვევაში, არ არსებობს. თუმცა, დაბალ სიმაღლეებზე, ჩვეულებრივ, სიმაღლის ზრდასთან ერთად აღინიშნება ნალექების ზრდა. ზომიერი სარტყლის უმეტეს რაიონებში, მაგალითად, შოტლანდიის მთებში, ალპებში, ასევე ცენტრალური აზიის, იაპონიის, ახალი ზელანდიის მაღალმთიან რაიონებში, ეს ტენდენცია ძალიან დიდ სიმაღლეებამდე არის შენარჩუნებული (Floh, 1974). მრავალ სუბტროპიკულ და ტროპიკულ მთიან რაიონში საშუალო სიმაღლის ზეით ნალექების რაოდენობა მცირდება (Lauscher, 1976, Rundel, 1994; Hemp, Beck 2001). ინტუიციურად მოსალოდნელია, რომ დიდ სიმაღლეებზე შემცირებული ატმოსფერული ტენიანობა (იხ. ზემოთ) შეამცირებს ნალექებს, როგორც ეს მრავალ ტროპიკულ მთებში ხდება. ნალექების რაოდენობებს შორის სხვაობა განედის მიხედვით შეიძლება აისხნას

(Floh, 1974) გაბატონებული ადეკტური ნალექებით უფრო ჭარბან მაღალ განედებზე, ეკვატორულ განედებთან შედარებით, სადაც ტენის ლოკალური კონვექციური ტრანსპორტი მეტადაა გამოხატული. თუმცა, გამოწვევები დასაშვებია (იხ. Lauscher, 1976). ახალი გენიის ტროპიკული კორდილიერები ჩვეულება ტენში, რომელიც პასატების გადაიტანება უმაღლეს მწვერვალებამდე (Körner et al., 1983). ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინის ანდების ზოგიერთ მწვერვალზე ტენის მნიშვნელოვანი რაოდენობა აღინიშნება მხოლოდ 4500 მეტრს ზევით. ეს განსხვავები მცენარის წყლით მომარაგებისათვის (პირდაპირი მნიშვნელობით). ჭეშმარიტად არიდული მთების გარდა, ნაკლებად მნიშვნელოვანია, რადგანაც მაღალმთაში, მათ შორის სუბტროპიკულ მთებშიც კი, სადაც წლიური ნალექის ისეთი დაბალი მაჩვენებელია, როგორცაა 300 მმ, ჩვეულებრივ, ტენის ჭარბი რაოდენობაა (იხ. თავი 9). ნალექების ამ სხვა-

ცხრილი 3.3. არქტიკული, ზომიერი და ტროპიკული მაღალმთიანი რაიონების (სადაც მსგავსი დაბალტენიანი ალპური მცენარეები იზრდება) კლიმატური პირობების შედარება

რეგიონი	არქტიკული		ზომიერი		ტროპიკული	
	ოკეანური	ნახევრადოკეანური	კონტინენტური	ტენიანი	ზომიერად ტენიანი	მშრალი
	A	B	C	D	E	F
განედი	71°N	44°N	47°N	40°N	0°/5°S	8°N/10°S
სიმაღლე (მ)	5	1600	2600	3500	4400	4100
ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლე (მ)(4100)		1200	2000	3400	3500	3200
საევეტაციო პერიოდის საშუალო ხანგრძლიობა (დღეები)	70	70-100	70-80	80	365	365
დღიური გლობალური რადიაციის საშუალო მნიშვნელობა იელისში (A,B,C,D)						
და მთელი წლის განმავლობაში (E,F) (10 ⁶ Jm ²)	18.1	ca. 20	20.0	20.2	ca. 15	ca. 21.
საევეტაციო სეზონის ფოტოპერიოდი (კვ ⁻¹)	24	16	15.5	15	ca. 12	ca. 12
ყველაზე თბილი თვის ჯერის საშუალო ტემპერატურა (°C)	+4	+4	+5	+8.5	+3	+3/+4
ყველაზე თბილი თვის ნიადაგის საშუალო ტემპერატურა (°C, 10-25 სმ სიღრმე)	+2.4	+8/+10	+7	+13	ca. +5	ca. +5

*A - ალასკა (ბაროუ); B - ახალი ზელანდიის სამხრეთის მაღალმთიანეთი; C - ავსტრიის ცენტრალური ალპები; D - კლდეანი მთები (ნიუოტის ქედი); E - ვილკემპის მთა, პაპუა ახალი გინეა ან იზობამბა (3050 მ. მხოლოდ რადიაცია), ეკვატორი; F - ანდები პერუსა და ვენესუელაში.

დასხვა სურათებისთვის თოვლის საფრის და მისი ხანგრძლიობის, კეპითი ციკლის (რომელიც ნიადაგის ზედაპირული შრის დაბალი ტენიანობის გამო ძალიან ირღვევა) და ღრუბლებით, ან ნისლით გამოწვეული რადიაციის დეფიციტის გავლენა ბიოლოგიურად შესაძლოა უფრო მნიშვნელოვანი იყოს.

ქართ მანპირობებულის კლიმატის შესახებ მეთხველმა ინფორმაცია შეიძლება მიიღოს გრეისისა (Grace, 1977) და ბარის (Barty, 1981) შრომებიდან. უკანასკნელ ნაშრომში ნათლადაა ნაჩვენები: აღიარებული აზრი, რომ მალაშობიანი გარემო განსაკუთრებით ქარიანია, არ შეესაბამება მონაცემებს. ბარი ამბობს: "შობში ქარის სიჩქარის ყველაზე მნიშვნელოვანი მახასიათებლები დაკავშირებულია მთის ტოპოგრაფიასთან, და არა სიმაღლის ეფექტთან". რა თქმა უნდა, მთის იზოლირებული მწვერვალის ზოგიერთ სადგურზე ქარის სიჩქარე აღწევს 200 კმ/სთ¹, და ზოგიერთ მთიან რეგიონში გამოშვებულ ქედებზე მოზარდი მცენარეები განიცდის ქარის ძლიერ მექანიკურ ზეწოლას (წნევას), ისევე როგორც ოკეანისა და ზღვების სანაპირო რაიონების ბევრი მცენარე. მიუხედავად ამისა, მთის ტოპოგრაფიით გამოწვეული ზახუნის ძალა მოქმედებს ქარის მასების ნაკადზე, რის გამოც მთიანი რეგიონების კლიმატი, ეაკის კლიმატთან შედარებით, ნაკლებქარიანია (მონაცემები აღმებისთვის - Fliri, 1975; ანდებისთვის - Lauscher, 1976, 1977), ხოლო უფრო პატარა უბნებში რელიეფი ქნის დამატებით თავშესაფარს მალაშობის მცენარეების უმრავლესობისათვის. უისაც კი უნახავს ვრცელი მალაშობიანი რაიონები კონტინენტურ ტროპიკებსა და სუბტროპიკებში, აუცილებლად შეამჩნევდა შედარებით წყნარ სიტუაციას. როუდინგ ფორტისის (Roaring Forties) მთიანი რაიონი არ არის ტიპიური მალაშობიანი ტერიტორია, მაგრამ ის მსოფლიოს მრავალ-

რიცხოვან "მალაშობის კლიმატებთან" ერთად, წარმოადგენს ექსტრემალური სიტუაციის საინტერესო მაგალითს.

ალპური კლიმატის სხვა ასპექტები, და განსაკუთრებით, რომლებიც დაკავშირებულია თოვლის განაწილებასთან, ბიოლოგიურად ეფექტურ ტემპერატურასთან, რადიაციულ ვატივებასა ან გათბობასთან და აორთქლების ფორსირებასთან, საჭიროა განხილულ იქნეს მიკროკლიმატურ კონტექსტში (თავები: 4, 6, 7 და 9), რადგანაც მალაშობაში მცენარეულობის გავრცელების ზონის ზევით და ზონაში გაზომილი ატმოსფერული პირობები საკმაოდ განსხვავებულია.

ამგვარად, მცენარეულობის გავრცელების ზევით არსებული მალაშობის (მაკრო-) კლიმატი ავლენს რამდენიმე როგორც საერთო, ასევე განსხვავებულ თვისებას. ყველაზე მნიშვნელოვანი საერთო კომპონენტებია შემცირებული წნევა და ატმოსფერული ტემპერატურა მასთან დაკავშირებული ორთქლის წნევის დეფიციტის შემცირებით. სხვა საერთო მახასიათებლებია მზის რადიაციის მაღალი მაქსიმუმი და მოკლე ტალღების მეტი წილი, და ასევე საკმაოდ მსგავსი სხვა რადიაციული დონები სიმაღლეების და განედების მიხედვით (რამდენიმე გამონაკლისის გარდა). გლობალურ პერსპექტივაში არც ნალექები და არც ქარი არ ასახავს სიმაღლეზე დამოკიდებულ სურათს, რომელსაც შეიძლება ეწოდოს ტიპიური მალაშობის. ცხრ. 3.3-ში შევამებულება ზოგიერთი ძირითადი ატმოსფერული ცვლადის მახასიათებელი სიდიდეები ნიადაგის ტემპერატურულ მონაცემებთან ერთად (იხ. შემდეგი თავი), მიღებული ძირითადი კლიმატური ზონების ისეთ სიმაღლეებზე, რომელთა მალაშობის მცენარეულობის შედარება შესაძლებელია.

მზიან ამინდში მაღალმთის ქვიან ფერდობზე სეირნობისას შეამჩნევთ, რომ იქ ცივა, ქარი ქრის და "შშრალი" ჰაერი კანს აშრობს, რაც დასტურდება ახლომდებარე მეტეოროლოგიური სადგურის მონაცემებით: +40°C ჰაერის ტემპერატურა, 5 მ წმ-ი ქარის სიჩქარე, 40% ფარდობითი ტენიანობა. მაშინ როდესაც, ადამიანი შეიგრძნობს მთების მკაცრ ბუნებას, იმ ცოცხალი ორგანიზმებისათვის, რომლებიც მიწასთან ახლოსაა, სასიცოცხლო პირობები განსხვავებულია. ალაპური მცენარეულობის მიკრომეტეოროლოგიურმა კვლევამ აჩვენა, რომ ზემოთ აღწერილ კლიმატურ პირობებში, ფოთლის კომპაქტურ საბურველში, მიწიდან 1-2 სმ-ზე, მაგალითად, ბალიშა მცენარეების ქვეშ, ტემპერატურა შეიძლება იყოს +27°C, ფარდობითი ტენიანობა - 98% და არ ქონდეს ადგილი ჰაერის კონვექციურ მოძრაობას. არის ეს ტენიანი ტროპიკული ტყის სასიცოცხლო პირობები? შექ ნიადაგებზე მზის სხივებისგან დაუცველი მაღალმთის მცენარეები შეიძლება გახურდეს 80°C ტემპერატურამდე (ტიროლის ალპები, Turner, 1958b; ავსტრალიის თოვლიანი მთები, Körner, Cochrane 1983). ასეთი ტემპერატურა ნიადაგის ზედაპირულ ფენას სტერილურს ხდის. არის ეს ცხელი უდაბნოს სასიცოცხლო პირობები? რამდენად ცივია მაღალმთის მცენარეების ცივი კლიმატი?

ეს ყველაფერი დამოკიდებულია შემდეგ სამ კომპონენტზე:

- მზის რადიაციაზე
- ფერდობსა და ექსპოზიციაზე
- მცენარის ზომაზე

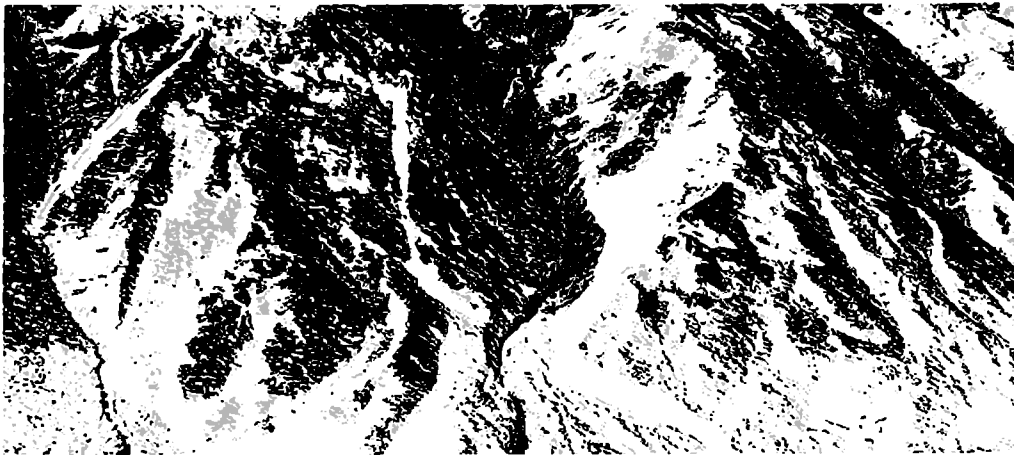
დამატებითი კომპონენტები, რომლებიც არეგულირებს ამ სამი ძირითადი კომპონენტის ურთიერთქმედებას არის: ქარის სიჩქარე, ჰაერის ტემპერატურა მცენარეული საფარის ზევით და ნიადაგის თვისებები, მაგ., ზედაპირის სტრუქტურა, ტენი და თერმული გამტარობა.

როგორც ზემოთ იყო განხილული, მაღალმთაში მზის რადიაცია მაღალია როგორც ნათელ, ისე მორიდულ ამინდში, მაგრამ ზმირი ღრუბლიანი ამინდის შემთხვევაში რადიაციის მთლიანი დოზა შეიძლება

მნიშვნელოვნად შემცირდეს (თავი 3). ზემოთ მოყვანილი მაგალითები ნიადაგის გათბობის შესახებ ასახავს მოწმენდილ ამინდში შექმნილ სიტუაციას. შუადღის მზის მთლიანი ინტენსივობის 20%-ზე ნაკლები ინტენსივობის შემთხვევაში, რასაც ადგილი აქვს საშუალო სქელი ფენის ღრუბლების არსებობისას, გათბობის ეფექტი მცირეა, ხოლო 10%-ზე ნაკლები რადიაციის შემთხვევაში რადიაციული გათბობის ეფექტი ქრება (ღრუბლების მკერძი ფენის შემთხვევაში, ან დილაადრიან და საღამოს საათებში). კემერი ჰაერის ტემპერატურასა და თოვლის ქვეშ ტემპერატურას შორის თითქმის არ არსებობს. მოწმენდილ დამებში რადიაციული სითბური დანაკარგების გამო მცენარის ზედაპირი შეიძლება გააცივდეს ჰაერის ტემპერატურაზე რამდენიმე გრადუსით დაბალ ტემპერატურამდე. მცენარის ტემპერატურის "მეტეოროლოგიური სადგურის" ტემპერატურისგან გადახრის სპექტრი იცვლება ექსტრემალური დადებითიდან მნიშვნელოვან უარყოფით მარჯვენამდე. მიუხედავად ამისა, მაღალმთის მცენარეების ტემპერატურა სიცოცხლის უმეტესი დროის განმავლობაში თითქმის ტოლია ჰაერის ტემპერატურის წვიმის, ნისლის, ღრუბლების მკერძი ფენისა და ღრუბლიანი დამებების პირობებში. შესაბამისად, მცენარის ტემპერატურას და ჰაერის ტემპერატურას შორის სხვაობა, ამინდის გარდა, დამოკიდებულია წელიწადის დროზე, დღის პერიოდზე, მცენარის ორგანოსა და მცენარის კონკრეტულ ფუნქციაზე.

რელიეფის, ძარისა და მზის ურთიერთქმედება

როგორ ტრივიალურადაც არ უნდა ჟღერდეს, მთის ფერდობი მაღალმთის მცენარეულობის ერთ-ერთი საკვანძო სასიცოცხლო ელემენტია, რომელიც დღეამიწის ნებისმიერ ადგილას განაპირობებს მზის სხივის დაცემის კუთხეს, ან მუდმივ ჩრდილს, ყველა შესაძლო შეუადგილური მზე-ზედაპირის კუთხითა და მათი



სურ. 4.1. რკალეფი ტკას სეფა სასუაფრის სეფოთ, ანუ ძარიოად ფერდობი და მისა ექსპოზიცია განსაზღვრავს მცენარის კლიმატურ პარობებს.

სეზონური და დღიური ვარიაციით (სურ. 4.1). მრავალრიცხოვან შესაძლებლობებს ემატება ფერდობის ექსპოზიციის მიმართულება, რამაც შეიძლება გააძლიეროს დღიური სურათი (Geiger, 1965; Barry, 1981). თუმცა მზის სხივი არ არის ერთადერთი ვექტორი, რომელიც ურთიერთქმედებს ფერდობსა თუ ექსპოზიციასთან. ასეთი ფაქტორებია ქარი და გრავიტაცია. გრავიტაციის ეფექტი მნიშვნელოვანია ნიადაგში მიმდინარე პროცესებისათვის, მიკროკლიმატზე კი პირდაპირ გავლენას ახდენს ქარი, რომელიც რელიეფთან ურთიერთქმედებით მოქმედებს აეროდინამიკურ სასაზღვრო ფენაზე, და შესაბამისად, კონვექციურ სითბოს დანაკარგებზე. აორთქლებით გაციებასა და ნალექების განსაკუთრებით თოვლის, განაწილებაზე. რა თქმა უნდა, ეს ტოპოგრაფიული ეფექტები არა მხოლოდ მთიან რაიონებში გვხვდება, მაგრამ მათი გავლენა აქ უფრო აშკარაა, რადგანაც ფერდობები უფრო ციცაბოა, კლიმატური ვექტორები უფრო ძლიერი, და რაც ყველაზე მნიშვნელოვანია, მცენარეთა სიცოცხლე შეტადა და მოკიდებული სიმაღლის ზრდასთან ერთად "მტრულ" ატმოსფეროსთან კავშირების გაწყვეტაზე. ქვემოთ მოკლედ განვიხილავთ ორ ტოპოგრაფიულ ეფექტს: (1) ექსპოზიციის პირდაპირ გავლენას მიკროკლიმატზე ვეგეტაციის სეზონის განმავლობაში, და (2) რელიეფის უფრო კომპლექსურ, არაპირდაპირ ეფექტს თოვლის

განაწილებისა და ფერდობისთვის დამახასიათებელი რადიაციის დაჭერის კომბინაციაზე.

ნაშრომთა უმრავლესობაში აქცენტი გაკეთებულია მიკროკლიმატისთვის ფერდობის ექსპოზიციის მნიშვნელობაზე (მაგ., Geiger, 1965; Isard, 1986). მაგრამ მონაცემები მაღალმთისთვის მწირია. ეს სიტუაცია შესაძლებელია შეიცვალოს ახალი თაობის მონაცემთა მიკროლოგერების ფართო გამოყენებით (სურ. 4.3). როდესაც ამ ტექსტს ვწერდი, ალპურ სარტყელში სეზონური მცენარე-ტემპერატურული გაზომვების შესახებ მხოლოდ ერთ პუბლიკაციას ვიხსენებდი (Moser et al., 1977), რომლის მონაცემები შეგროვებული იყო ერთსა და იმავე სიმაღლის, მაგრამ საპირისპირო ორიენტაციის ციცაბო ფერდობებზე. მელისინ ბოუს მთების მონაცემებში (Bliss, 1956) ფერდობის ექსპოზიცია წარმოდგენილია როგორც ცვლადი, მაგრამ ეს ფერდობები არაა ციცაბო და გამოხატულ კლიმატოლოგიურ დიფერენციაციას არ იძლეოდა. მიუხედავად ამისა, ამ მონაცემებში ექსპოზიციასა და ლოკალურ ამინდს შორის საკმაოდ მნიშვნელოვანი ურთიერთკავშირი გამოავლინა. ჩრდილოეთის ფერდობის ნიადაგის ტემპერატურა ოდნავ მაღალი აღმოჩნდა, ვიდრე სამხრეთისა. ეს მოულოდნელი ფენომენი გამოწვეულია ჩვეულებრივ ნათელი დილისა და ღრუბლიანი შუადღის პირობებით მრავალ მთიან რეგიონში, რის გამოც ჩრდილოეთი ფერ-

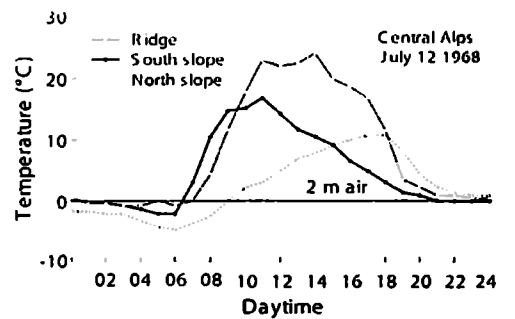
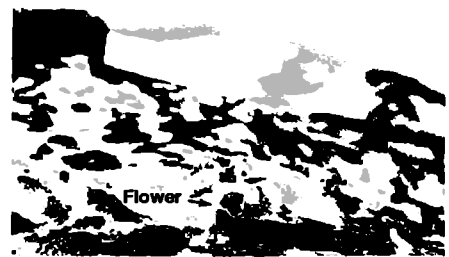
დობი სარკებლობს ადრეული მზის სხივებით, სამხრეთი კი, შუადღის სხივებით.

მოზერის და თანაგებორთა მონაცემები (Moser et al., 1977), შეგროვებული ალპებში 3184 მ სიმაღლეზე, აჩვენებს მცენარეთა სიცოცხლის ზედა ზღვართან არსებულ სურათის (ზედაპირიდან 2 მეტრზე გაზომილი ჰაერის საშუალო ტემპერატურა ყველაზე თბილ თვეში იყო 20°C). მნიშვნელოვანია, რომ ის ტემპერატურას საზღვრავდა ერთი და იგივე სახეობის (*Ranunculus glacialis*) მცენარის ფოთლებზე. მაგრამ სხვადასხვა მიმართულების ფერდობებზე. 1968-1972 წლებში სავეგეტაციო სეზონის პერიოდში ფოთლის ტემპერატურა იცვლებოდა აბსოლუტურ ექსტრემუმებს შორის 12°C-დან 44°C-მდე. 1968 წლის სამი ყველაზე თბილი თვის სამხრეთ და ჩრდილოეთ ფერდობების და ქედის საკმაოდ სრული მონაცემები (ცხრ. 4.1) აჩვენებს, რომ სამხრეთ ფერდობის და ქედის მცენარეები 60%-ით მეტ ხანს იმყოფება 0-15°C ტემპერატურულ რეჟიმში ჩრდილოეთ ფერდობის მცენარეებთან შედარებით, რომლებიც 75%-ით მეტი დრო -5 - 0°C ინტერვალშია. თუ ქედსა და სამხრეთ ფერდობზე მთელი დროის დაახლოებით 3% 15-30°C ინტერვალში ხდება (მთელი დროის 0.5% > 30°C), ჩრდილოეთ ფერდობზე ასეთი ტემპერატურება არასოდეს შეიძინეს. ყინვით დაზანებისთვის კრიტიკული ტემპერატურა (-6°C) ზაფხულის პერიოდის აქტიურ ფოთლებში (იხ. თავი 8) რამდენიმეჯერ იყო გაზომილი ჩრდილოეთ ფერდობსა და ქედზე (რადიაციული გაყინვა), მაგრამ არასოდეს აღრიცხულა სამხრეთ ფერდობზე. აღსანიშნავია, რომ "ქედი" ფაქტიურად იყო ვიწრო კლდეანი პლატო, სადაც მცენარეები იზრდება ქვეს შორის არსებულ ქვიშიან უბნებზე. ჩრდილოეთ და სამხრეთ ფერდობებზე შესწავლილ მცენარეთა შორის ჰორიზონტალური მანძილი 10-15 მ იყო.

ზაფხულის ნათელი დღეები საკმაოდ იშვიათობაა ალპებში, და მის მწვერვალებზე. განსაკუთრებით ჰოპერ ნებელკოგელზე (Hoher Nebelkogel). რადგანაც სუსტი რადიაციის პერიოდებში (დღის საათების 70%-ის რადიაცია ნათელი ცის შუადღის რადიაციის 1/3-ზე ნაკლებია) ტემპერატურები ძალიან დაბალია, ფერდობის ეფექტი განსაკუთრებულად მნიშვნელოვანი ხდება მაღალი რადიაციის დარჩენილი მოკლე პერიოდების განმავლობაში. სურ. 4.2 გვიჩვენებს *Ranunculus glacialis*-ის ფოთლის ტემპერატურას ივლისის (ყველაზე თბილი თვე) ნათელი დღის განმავლობაში - ჩრდილოეთ ფერდობზე თერმული დევიაციტი აშკარაა. ფერდობის დახრილობას ან მიმართულებასა და მზის რადიაციის დაჭერას შორის კავშირი ისე აშკარაა.

ცხრილი 4.1. მიკროკლიმატის ექსპოზიციის გელენა *Ranunculus glacialis*-ის ფოთლის ტემპერატურაზე (ჰოპერ ნებელკოგელი, 3184 მ, ტაროლის ალპები) რიცხვით აღნიშნულია საათების ფარდობითი სიხშირე (%) (100% დაახლოებით 1800 სმ) ხუთ ექსტრემალურ ჯგუფში 1968 წლის ზაფხულის განმავლობაში (Moser et al., 1977)

ფოთლის ტემპერატურული ჯგუფები (°C)	<-5	-5	0	15	15	30	>30
ჩრ. ფერდობი	3.1	57.9	38.5	0.5	0		
ქედი	1.2	30.4	63.9	3.5	0.5		
სამხ. ფერდობი	0	35.4	61.5	2.9	0		



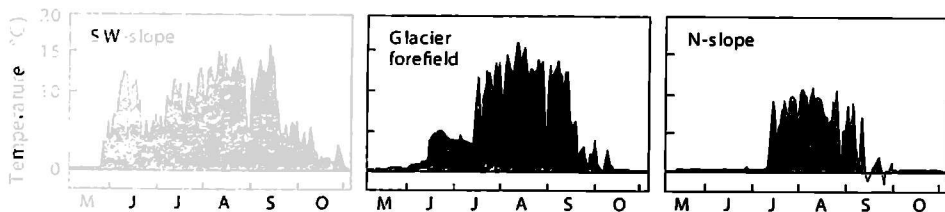
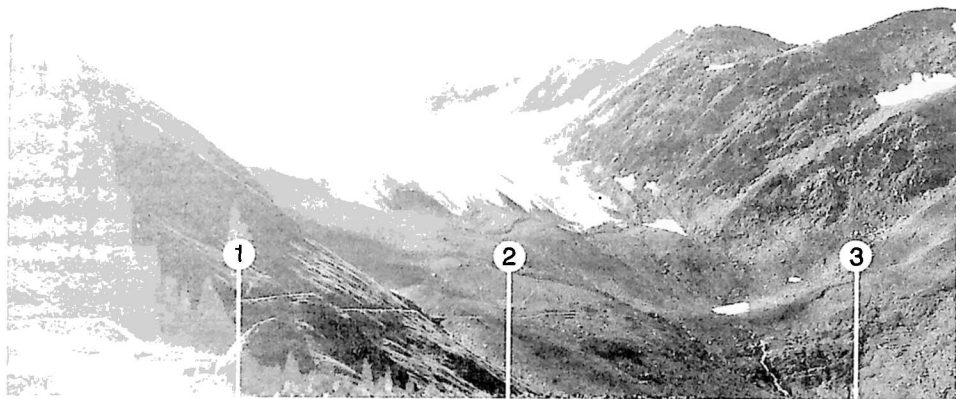
სურ. 4.2. *Ranunculus glacialis*-ის სასიცოცხლო პრობები 3184 მ სიმაღლეზე ტაროლის ალპებში (Hoher Nebelkogel). ზემოთ თოვლი შუა ზაფხულში; ქვემოთ - მოწმენდილი დღის განმავლობაში ფოთლის ტემპერატურა მიკროკლიმატებში, რომლებიც განსხვავდება ფერდობის ორიენტაციის მიხედვით (12 ივლისი, 1968; Moser et al., 1977).

რომ ტოპოგრაფიული რუკები გამოიყენებოდა ნიადაგის ფართის ერთეულზე შემოსული რადიაციის პროგნოზ-

ზარბაზნაშვილის და "რადიაციული რუკების" შესაძენად (ს. Garnier, Ohnuma, 1968) განხილულია პრინციპები; ხეგლე მანეტისა (მც., Williams et al., 1972, ახალ გაიზამი მთა ვილმელმის მწვერვლის რაი.ნი. და Isard 1983, კლდოვანი შობი, მნიველთა მთა). მთიანი რეგიონის საკმაოდ ზუსტი ციფრული ტოპოგრაფიული კუთხის შესაძენა გადაყვანილი იქნეს რადიაციული რუკების საშუალებით სოკოვეს შეფასებით (მც., Williams et al., 1972, ახალ გაიზამი მთა ვილმელმის მწვერვლის რაი.ნი. და Isard 1983, კლდოვანი შობი, მნიველთა მთა). მთიანი რეგიონის საკმაოდ ზუსტი ციფრული ტოპოგრაფიული კუთხის შესაძენა გადაყვანილი იქნეს რადიაციული რუკების საშუალებით სოკოვეს შეფასებით (მც., Williams et al., 1972, ახალ გაიზამი მთა ვილმელმის მწვერვლის რაი.ნი. და Isard 1983, კლდოვანი შობი, მნიველთა მთა). მთიანი რეგიონის საკმაოდ ზუსტი ციფრული ტოპოგრაფიული კუთხის შესაძენა გადაყვანილი იქნეს რადიაციული რუკების საშუალებით სოკოვეს შეფასებით (მც., Williams et al., 1972, ახალ გაიზამი მთა ვილმელმის მწვერვლის რაი.ნი. და Isard 1983, კლდოვანი შობი, მნიველთა მთა).

ლება მივიღოთ ზედაპირულ ტემპერატურაზე ტოპოგრაფიული ეფექტი ლანდშაფტის სკალაზე. "ლანდსატის" კარტოგრაფის (Landsat Thematic Mapper) გამოყენებით შედგენილი იქნა კლდოვანი მთების ნიუტის ქედის ენერგეტიკული ბალანსის რუკები (Duguay, 1994), რომლებმაც ჩრდილოეთ და სამხრეთ ფერდობებს შორის დიდი სხვაობა აჩვენა. სურ. 4.3-ზე წარმოდგენილი ნიადაგის მონაცემები მიუთითებს ერთი და იგივე სიმაღლის, მაგრამ განსხვავებული ექსპოზიციის ფერდობებზე გაერკვლებულ მცენარეთა შორის არსებულ დიდ თერმულ განსხვავებებზე

სტრუქტურირებულ მაღალმთის ტერიტორიაზე თოვლის განაწილების სურათი რელიეფის კლიმატურ ექსპოზიციას ურთიერთქმედების ყველაზე თვალსაჩინო



სურ. 4.3. ყველა პარიზონის ტემპერატურის წლიური დინამიკა (ზედაპირიდან 10 სმ სიღრმეზე) ზუსტად 2500 მ სიმაღლეზე, მცენარეული ფერდობის განსხვავებულ ექსპოზიციებზე. 1 - სამხრეთ-დასავლეთის ექსპოზიციის ფერდობი მაღალი ალპური ბალახოვანი მცენარეობით; 2 - მანვარისპირა თოვლის პარიზონტალური რელიეფი მუხურის მცენარეულობით; 3 - ჩრდილოეთის ექსპოზიციის ციფრული ფერდობი "ქვიანი უდაბნოს" მცენარეულობით (შვეიცარიის ალპები, ფურკას უკიდურესიანი, კლდოვანი ტყის ზედა საზღვრიდან 300 მეტრით ზემოთ, 1996/1997 წლების გამოუქვეყნებელი მონაცემები).



სურ. 4.4. მაღალმთაში თოვლის დნობა განპირობებულია რელიეფის ფორმით და განსაზღვრავს მცენარეთა განაწილებას (4.3 სურათზე მოცემული რაიონები).

შედგება. კერძოდ, გაზაფხულზე ფერდობზე თოვლის დნობის სურათი ადასტურებს ამ სურათების კონსერვატულ ბუნებას (სურ. 4.4). თუ დნობის სურათები, განსაკუთრებით ბოლო ეტაპებზე, საკმაოდ მდგრადია წლების განმავლობაში, ზამთრის თოვლის სიღრმე ცვალებადია, ასევე იცვლება დნობის დაწყების დრო წლიდან წლამდე და ტოპოგრაფიული კრილების გასწვრივ, რაც დამოკიდებულია ქარის მიმართულებაზე გეიანი თოვლის პერიოდში მრავალრიცხოვანი ლიტერატურული მონაცემი ადასტურებს თოვლის განაწილების სურათის მნიშვნელოვან გაყვანას მაღალმთის მცენარეულობაზე (მაგ., Gjaerevoll, 1956, Billings, Bliss, 1959; Nageli, 1971; Douglas, Bliss, 1977; Helm, 1982; Williams, 1987; Ozenda, 1988; Barbour et al., 1991; Holtmeier, Broil, 1992; Kudo, Ito, 1992; Komarkova, 1993; Walker et al., 1993; Stanton et al., 1994). ერთ-ერთი ეყვლაზე დეტალური ანალიზი წარმოდგენილია ფრიდელის მიერ (Friedel, 1961). მან ამოაყალიბა დებულება – "სიერციით სურათის მუდმივობა დროებითი სურათის ცვალებადობის მიუხედავად" (იმ დებულების გავრცობით, რასაც ადრე მკვლევარები უწოდებდნენ "თოვლის განაწილების კონსერვატიულობას"; Gjaerevoll, 1956). ხოლო მისი კლასიკური ნაშრომი კარტოგრაფირებისა

ლა მონიტორინგის შესახებ ამ დარგში უდაოდ პიონირული იყო, ეს ისეთი კვლევაა, სადაც შედეგები თითქოსდა არ საჭიროებს დამტკიცებას, მაგრამ მისი ძალიან დეტალური ანალიზის საფუძველზე თქვენი ვარაუდი, ინტუიციური აზრი ან ზოგადი რწმენა, შესაძლებელია, შეიცვალოს მყარი მტკიცებულებებით. სამწუხაროდ, ეს ნაშრომი არ იყო გამოქვეყნებული ცნობილ ჟურნალში და არ მიიყირო სათანადო ყურადღება. ნახევარი საუკუნის შემდეგ ფრიდელის მიერ ტიროლის ერთ-ერთი სეზონში (ოცტალი) აღწერილი რაიონის ხელახალი შესწავლის შედეგად შეიძლება მივიღოთ ხანგრძლივი პერიოდის ამსახველი მნიშვნელოვანი მონაცემები.

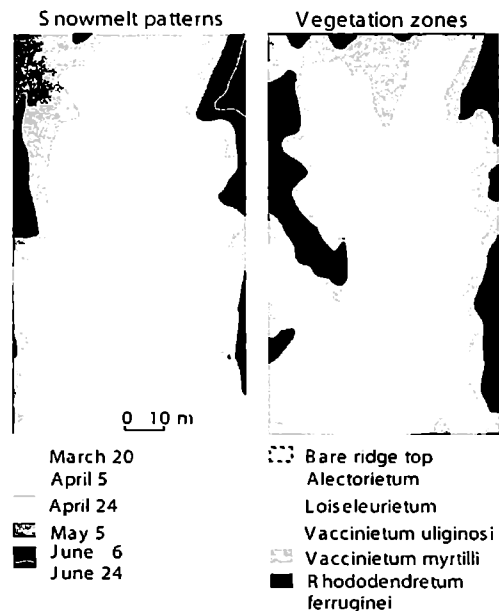
ფრიდელმა რუკაზე დიდი სიზუსტით განათავსა მკაცრად სტრუქტურირებულ მაღალმთის ტერიტორიაზე არსებული მცენარეული მონაცეა, თოვლის სიღრმე და თოვლის დნობის სიერციითი დინამიკა. ეს რაიონი დაფარული იყო სხვადასხვა ალპური მცენარეულობით, ძირითადად ქონდარა ბუნქების ასოციაციებით. მან აღმოაჩინა, რომ მცენარეულ საზღვრებსა და თოვლის დნობის საშუალო თარიღების კონტურულ ხაზებს შორის მჭიდრო კორელაცია იყო (სურ. 4.5). კონტურული ხაზების ეს სურათი წლების განმავლობაში არ შეცვლილა, მაგრამ თარიღები, როდესაც ისინი მიღწევა – შეიცვალა

ფრიდელის ნაშრომიდან მიღებულია რამდენიმე დასკვნა, რომლებიც ოროგრაფიულად სტრუქტურირებული ალპური ტერიტორიისთვის ზოგადად გამოიყენება და რომლებიც ადასტურებს იმას, რასაც მეცნიერები ადრე ინტუიციურად ხვდებოდნენ. იგი აღნიშნავდა:

დაბალი ტანის მაღალმთის მცენარეთა დაჯგუფებებს შორის საზღვრები ძირითადად მკვეთრია. და არა თანდათანობით ვარდამავალი, და შეიძლება განსაზღვრულ იქნას ნახევარ მეტრზე მეტი სიზუსტით;

როდესაც რელიეფი იწყებს მოძრაობას, კლიმატური იზოზონები და მცენარეულობის სხვადასხვა ჯგუფებს შორის სასაზღვრო ხაზები ვიწროვდება; თოვლის განაწილებამ, რომელიც რეგულირდება ქართა და რელიეფით, შეიძლება გამოიწვიოს გაზაფხულზე თოვლის დნობის თარიღის ცვლილება 4 თვით, ხოლო ამ თარიღის ვარიაცია სხვადასხვა წელს შეიძლება იყოს ერთი თვე.

შენიშვნა: ფრიდელი მუშაობდა ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონთან, სადაც ევგეტაციის სეზონი 6 თვეა; უფრო დიდი, ან ეკოლოგიურად უფრო მნიშვნელოვანი დროებითი ვარიაციები შეიძლება გამოვლინდეს უფრო დიდ სიმაღლეებზე, სადაც ზოგიერთმა მცენარემ შეიძლება გამოტოვოს ერთი ან ორი სრული ზაფხული თოვლის საფარის გამო (Mosser et al., 1977).



სურ. 4.5. ტიროლის ალპებში (ოცტალი) გაზაფხულზე მცენარული მოზაიკის კონვერგენცია და თოვლის დნობის კონტრული ხაზები (Freidel, 1961, მიხედვით).

სხვადასხვა წელს, ზოგიერთი ფლუქტუაციის მიუხედავად, ალპურ მცენარულ საფარში თოვლის განაწილების მთლიანი სურათი მდგრადია; იგი ხაზს უსვამდა, რომ დიდ სიმაღლეზე სასიცოცხლო პირობების სივრცული ცვალებადობა უფრო მნიშვნელოვანი ხდება, ვიდრე დროებითი ცვალებადობა (ჩვეულებრივ, ეს უკანასკნელი არის კლიმატოლოგიის ინტერესის სფერო); სიმაღლის ზრდასთან ერთად სასიცოცხლო პირობების პროვოზირებისთვის სიმაღლის გამოყენება *per se* ხდება გამოუსადეგი.

უკანასკნელი ორი, და ყველაზე მნიშვნელოვანი დებულება ფრიდელის ანალიზამდე იყო გამოთქმული, ხოლო შემდგომი კვლევებით ისინი მრავალჯერ იქნა დადასტურებული (იხ. ზემოთ მითითებული ლიტერატურა, მათ შორის ყველაზე მნიშვნელოვანია Gottfried et al., 1998). ეს დებულებები ასევე მთლიანად ეთანხმება მოზერისა და თანავეტორების (Moser et al., 1977)

მონაცემებს უმჯობესი მცენარეების სიციცხლის ზედა ზღერის შესახებ.

მცენარეები ავლენს მიკროგარემოსადმი საკმაოდ სპეციფიკურ მოთხოვნებს, რომლებზეც ზემოქმედებს რელიეფი, და რაც ყველაზე მნიშვნელოვანია, თოვლის საფარის ხანგრძლიობა. გვიანი თოვლის ქვეშ ყოფნა ზოგიერთი სახეობისთვის მომგებიანია, ზოგიერთისთვის კი არა, და ეს მოთხოვნები განსაზღვრავს სახეობების სივრცით განაწილებას, მათ ზრდის უნარს თოვლის დნობის შემდეგ და რეპროდუქციულ ქცევას (მაგ., Billings, Bliss, 1959; Eddelman, Ward, 1984; Galen, Stanton, 1995 და ამ შრომებში მითითებული ლიტერატურა). თოვლსა და მცენარეთა განაწილებას შორის კავშირის ზოგიერთი მექანიზმი განხილული იქნება მე-5 თავში. ჩერნუსკას (Cernusca, 1976) მიკრომეტეოროლოგიური კვლევა, რომელიც შესაძლოა იყოს მაღალმთის მცენარეულობის ყველაზე დეტალური ანალიზი, უშუალოდა დაკავშირებული ფრიდელის ნაშრომთან, რადგანაც იგი ეხება უფრო დაბალ ალპურ ზონაში მანანასებრთა ოჯახის ქონდარა ბურჭოვანი ფიტოცენოზების ტოპოლოგიური მიმდევრობის იგივე ტიპს.

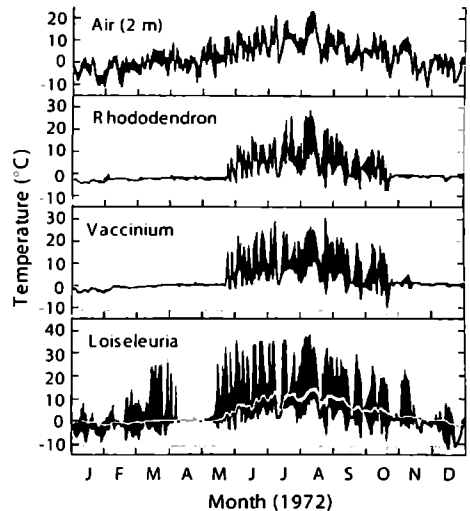
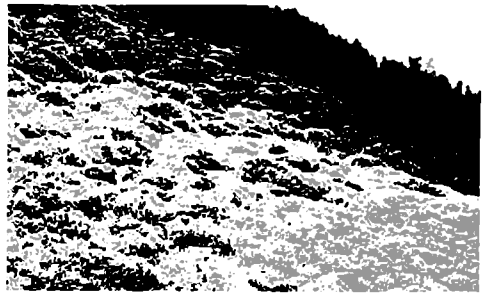
ჩერნუსკა მუშაობდა 70 მ სიგარის მონაკვეთზე (ტყის ზედა საზღვართან ცენტრალურ ალპებში, ქ. ინსბრუკთან), რომელიც იწყებოდა ხეიდან, სადაც *Rhododendron ferrugineum* 3 მეტრამდე იყო ჩაფლული ზამთრის თოვლში, და მთავრდებოდა ქართი გამოშვებული ქვილი, სადაც *Loiseleuria procumbens*-ი იშვიათად თუ იფარებოდა თოვლით. მოზერისგან განსხვავებით, ჩერნუსკა ერთი და იგივე ფერდობზე, მაგრამ ქარის მოქმედების მიმართ განსხვავებულ პოზიციებზე, ძალიან განსხვავებულ მცენარეულ (მაღალ და განფენილ) საფარში საზღვრავდა ტემპერატურებს (და სხვა პარამეტრებს). ალპური სარტყლის ზედა და ქვედა საზღვრების ამსახველი ეს ორი ნაშრომი ერთად აჩვენებს მცენარის ტემპერატურის პაერის ტემპერატურიდან ტოპოგრაფიით გამოწვეული გადახრის აპლიტუდას ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ.

სურ. 4.6-ზე წარმოდგენილი მონაცემები (სურ. 4.3-ის მონაცემების მსგავსი) აჩვენებს თოვლის დამკველ ეფექტს ზამთარში (Sakai, Larcher, 1987; იხ. თავი 5). 0°C ტემპერატურა თითქმის მუდმივად შენარჩუნებულია 7 თვის განმავლობაში ყველაზე მაღალი სახეობა, მარადმწვანე *Rhododendron ferrugineum*, რომელიც, როგორც ცნობილია, ვერ გადაჩნება ასეთი დაცვის გარეშე (Larcher, Siegwolf, 1985). ზაფხულმწვანე *Vaccinium myrtilloides*-ის (ორჯერ დაბალი) დაკავშირებით გაყინვის წერტილზე 8 თვის განმავლობაში ცოცხლობს, ხოლო მთის ქარან მზარეს, სადაც ნიადაგი მარადმწ-

ვანე *Loiseleuria*-თია დაფარული, მხოლოდ ერთი თვით ნაკლებ ხანს, თოვლის საფარის სიმცირისა, და შესაბამისად, დღის განმავლობაში მზის რადიაციის ზემოქმედებისა და ღამის საათებში გაცივების შედეგად *Loiseleuria*-ს საფრის ქვე ტემპერატურაა -10°C -დან 30°C -მდე ინვარი-მარტის განმავლობაში, რაც ძალიან განსხვავდება 2 მეტრზე ჰაერის ტემპერატურისაგან, რომელიც ამ პერიოდში არასოდეს აღსატება 6°C -ს. დრმა ფიზიოლოგიური მოსვენების შენარუნებით *Loiseleuria* კარგადაა შეკუებული ცხოვრების ასეთ პირობებს (Körner, 1976; Grabherr, 1976; Larcher, 1977). ნათელია, რომ ქარის ზემოქმედება და რელიეფი ძლიერ გავლენას ახდენს ცხოვრების პირობებზე, რასაც ბუნება პასუხობს მცენარეული ტიპების საფეხურებრივი ჩანაცვლებით, როგორც ეს უჩინდელის მიერ იყარვისტრიბრებული (Friedel, 1961; სურ. 4.5).

სურ. 4.6-ზე წარმოდგენილი სავევეტაციო სეზონის მონაცემები მოულოდნელია: ათიოქოსდა უნდა ეელოდოთ, რომ მზიან ამინდში ქარისაგან (ტრანკვირაციულ) თავდასაცავად უფროებია მცენარეული საფრის გათბობა, რაც ქარის ზემოქმედებით მცირდება. თუმცა, რევისტრიბრებული იყო საპრისპირო, *Rhododendron*-ს ზაფხულში ბეგრად ციე პირობებში უხდება ცხოვრება, ვიდრე *Loiseleuria*-ს, მაშინაც კი, როდესაც ორივე იზრდება ერთნაირ სიმაღლეზე და მზის მიმართ ფერდობის ერთნაირი ორიენტაციის პირობებში, (2 მეტრზე ჰაერის საშუალო ტემპერატურა ყველაზე თბილ თვეში არის 7.5°C). ამ შემთხვევაში რელიეფი აღარ ასახავს ბიკროკლიმატს. ეს მონაცემები წარმოაჩენს მცენარის ზომისა და მცენარეული საფრის სტრუქტურის მნიშვნელოვან გავლენას (ეს საკითხი, დეტალურად იქნება განხილული ამ თავში მოგვიანებით).

მცენარებზე მაღალმთის კლიმატის ზემოქმედების მრავალი სხვა საკითხი განპირობებულია რელიეფით. ქარის მექანიკურმა ეფექტმა მცენარის ზრდის პრაქტიკულად ყველა ასპექტზე შეიძლება იქნისო გავლენა (Grace, 1977; Bell, Bliss, 1979; Biddington, 1985). ქარის აბრაზიული და ფორმაცარმოქმნის ეფექტი, აღწერილი ზომიერი სარტყლის ზოგიერთი მთიანი რაიონის ტყის ზედა საზღვრის ან კუნძულების ხეებისათვის, კარგადაა ცნობილი (Tranquillini, 1979; Marchand, 1991). მაგრამ უფრო დაბალი მცენარეები, რომლებიც იზრდება ქარიან ფერდობზე ასევე განიცდიან ზემოქმედებას (Caldwell, 1970). ქედებსა და ვაკეებს შორის მცენარეების უროიერტანლაგების გამო, ისინი განიცდიან ლოკალური ქარის სხვადასხვა სისტემების ზემოქმედებას (Franz, 1979; Barry, 1981), რაც მნიშვნელოვანად ცვლის მცენარის ტემპერატურას. რელიეფი, პირდაპირ ან თოვლის საფრის საშუალებით, ასევე ძლიერად



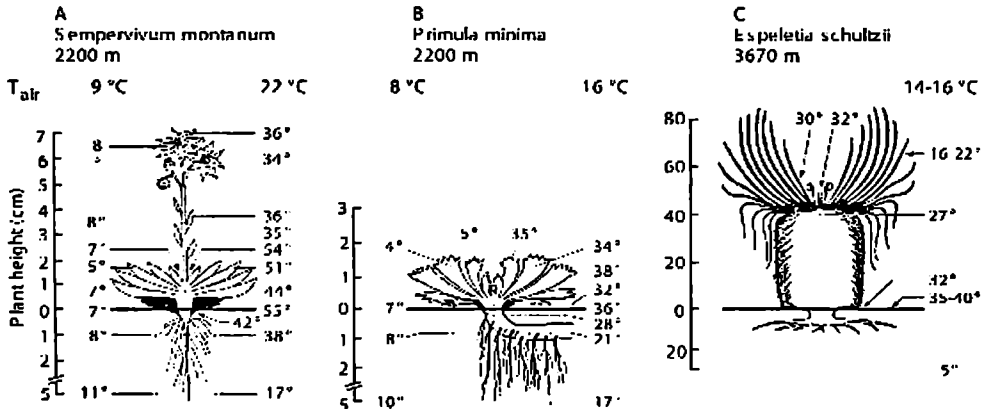
სურ. 4.6. ევროპის ცენტრალური ალპების ტყის ზედა საზღვართან (ტიროლში) მცენარეული საფრის ტემპერატურა ქარის ვრადიციის გასწვრივ *Rhododendron*-ის ჰაბიტატი დაეული და ზამთარში ითვლით დაფარულდა. *Loiseleuria* ვეხვდება ტრანსექტის ქარიან ბოლო ნაწილში. *Vaccinium*-ს შუალედური მდებარეობა უჭირავს. შვეი უბანი აჩვენებს ამპლიტუდას მინიმალურ და მაქსიმალურ დღიურ ტემპერატურებს შორის. თეთრი სოლი ბოლო დიაგრამაზე — 10 სმ სისქის ნიადავის ტემპერატურის ამპლიტუდას. ნაერისფერი ზოლები აღნიშნავს თოვლის საფრის ხანგრძლიობას (დეტალბა ის ტექსტში). ფოტო-ორაობე (ზემოთ) ეს ტერიტორია წარმოდგენილია შემოდგომით. აღსანიშნავია *Rhododendron*-ის მუქი უბნები ქარისგან დაეულ ნიადავის ჩაღრმავებებში (Cernusca, 1976).

მოქმედებს ნიადაგის კლიმატზე. ნიადაგის სითბური ნაკადი, ფესვისა ზონის ტემპერატურა, გრუნტის ამობურცვა ყინვისაგან, ან თოვის (ნიადაგის ფორებში არსებული წულის გაყინვა) წარმოქმნა - ყველა ეს მოვლენა იცვლება ექსპოზიციასთან ერთად. და ბოლოს, გამძვარი თოვლი მოქმედებს ტენიანობასა და საკვები ნივთიერებებით მომარაგებაზე (მაგ., Stanton et al., 1994), რაც ზეგავლენას ახდენს ზრდაზე, ფოთლის ფართის ინდექსზე, ნარჩენების აკუმულაციაზე, მცენარეული საფარის სტრუქტურასა და ტრანსპირაციაზე, რაც, თავის მხრივ, მოქმედებს მიკროკლიმატის კლიმატზე.

მიკროკლიმატებისა და "სტრუქტურის" მცირემასშტაბური სიმრავლე, რელიეფით ფორმირებულ უდაფურ სურათებთან ერთად, ხსნის მაღალმთის სასიცოცხლო ზონის ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებას (Aullitzky, 1963, "ქარი-თოვლის ეკორამა"; Fox, 1981; Kürner, 1995a). ალპური მცენარეულობის სასიცოცხლო პირობების შესახებ დასკვნის გაკეთება შეუძლებელია ზოგადი მეტეოროლოგიური მონაცემების საფუძველზე. მიზეზი იმისა, რომ *Saussurea gnaphalodes* იზრდება 6400 მ სიმაღლეზე კიბლაებში (იხ. თავი 2), არის ის, რომ მისი მიკროკლიმატური ექსპოზიცია (და მისი ზომა) წარმოქმნის ისეთ თერმულ პირობებს, როგორც შეიძლება იყოს 4000 მ სიმაღლეზე. სიმაღლის ეკოლოგიური მნიშვნელობა იზღუდება, თუ ციკაბო ფერდობი, მზის რადიაცია და ქარი მოქმედებს დაბალ ალპურ მცენარეებზე.

როგორ გავლენას ახდენს მაღალმთის მცენარე კლიმატზე?

ზემოთ განხილულ მზის რადიაციისა და რელიეფის ეფექტებთან ერთად მაღალმთის მცენარის კლიმატის შესამე მნიშვნელოვანი განმსაზღვრელი ფაქტორია თვით მცენარე. ზომა, ფოთლოთა წყობა, სიმაღლე დედამიწის ზედაპირიდან და მცენარეული საფარის ზედაპირის არაერთგვაროვნება ძლიერ გავლენას ახდენს აეროდინამიკურ კავშირზე თავისუფალ ატმოსფეროსთან (Huber, 1956; Geiger, 1965). სურ. 4.6-ზე წარმოდგენილი მონაცემები აჩვენებს მცენარეული საფარის სტრუქტურის გავლენას მცენარის კლიმატზე. ატმოსფერული ტემპერატურის ერთნაირ პირობებში, გართხმული ვუჯა ბუჩქის ფოთლის ტემპერატურა, მიუხედავად მასზე ქარის ძლიერი ზემოქმედებისა, ყველაზე მაღალია. ის, რომ მცირე ზომის ან განფენილი ალპური მცენარეებისთვის ყველაზე ხელსაყრელი თერმული კლიმატი მზიანი ამინდია, მეცნიერები ჯერ კიდევ წინა საუკუნეში აღნიშნავდნენ. ამ დროის განმავლობაში დაგროვდა მრავალი რიცხოვანი ლიტერატურა, რომლის აქ სრულად წარმოდგენა შეუძლებელია (ლიტერატურისთვის იხ. Kürner, Cochran, 1983; Gauslaa, 1984; ტრაიკების შესახებ უახლესი მიმოხილვა - Meinzer et al., 1994). ფოთლის საფარში სითბოს აკუმულაციის გარდა (საყ-






სურ. 4.7. სხვადასხვა ზომის ალპურ როგორც მცენარეთა ტემპერატურები; ისინი განიკადან მზის სრული სინათლის ზემოქმედებას (A და B - მინიმალური ტემპერატურები გაზომილია ადრე დილით, როცხვები მოცემულია მარცხნივ). A, B - ცენტრალური ალპები; C - ენესულას ანდები. გამოყენებული ლიტერატურა: A-სათვის - Larcher (1977); Larcher, Franz-ის (1979) მიხედვით; B და C-სათვის - Larcher (1980); Fetene et al. (1998).

მარისი რადიაციული ენერგია) მაღალმთის მცენარეები განიცდიან ექსტრემალურად მკვეთრი თერმული გრადიენტის მოქმედებას სხეულის შიგნით. მაშინ როდესაც, ფოთოლს შეუძლია გათბეს 30°C-მდე, ფესვები ნიადაგის გაყინულ ფენებში რჩება (Billings et al., 1976). სურ. 4.7-ზე წარმოდგენილია ზომიერი და ტროპიკულ-ალპური საბითუმების სხვადასხვა ზომის მცენარეთა ტემპერატურული რეჟიმის მაგალითები.

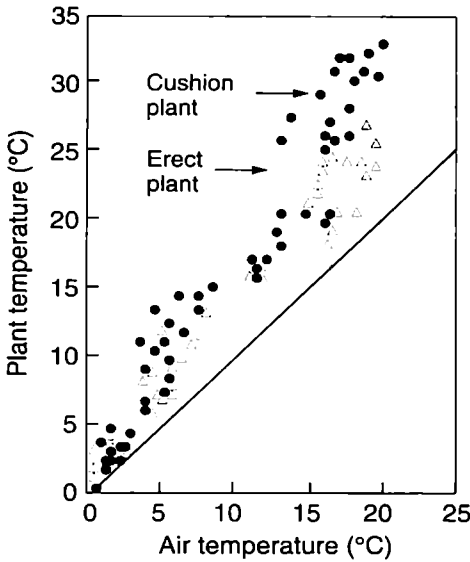
ასეა, რომ ბუნებრივ პირობებში მცენარის ერთგვაროვანი ტემპერატურა არ არსებობს, და მოსალოდნელია, რომ ადგილი ჰქონდეს ქსოვილის სპეციფიკურ თერმული შეგუებას და ან აუცილებელი პირობების არსებობას (იხ. თავი 11). ფაქტობრივად კი, ექსპერიმენტულად გაზრდილი მცენარის, რომლის ყველა ნაწილი ერთნაირ კლიმატურ პირობებშია, მიწისზედა და მიწისქვეშა ორგანოები განიცდიან ფუნქციონალურად საკმაოდ განსხვავებულ ზემოქმედებას. მაღალმთის მცენარეთა სხვადასხვა ნაწილების ბუნებრივი "კლიმატი" 5 სმ მანძილის დაშორებით შეიძლება ისეთივე განსხვავებული იყოს, როგორც განსხვავდება დაბლობისა და ტყის ზედა საზღვრის ზეგის კლიმატი, ან უფრო დიდი კლიმატური გრადიენტიც კი. სურ. 4.8 და 4.9 აჩვენებენ მცენარის სასიცოცხლო ფორმის გავლენას ფოთლის ტემპერატურაზე. შედარებისთვის, სურ. 4.8-ზე მოცემულია მონაცემები მსგავსი სასიცოცხლო ფორმებისთვის დაბალ სიმაღლეზე რაიონებში.

რაც მეტად ეხება მცენარე მიწას, მით მეტად ირლევკა კავშირი კლიმატსა და გარემოს შორის, და მით მეტია სითბოს აკუმულაცია ფოთლის საფარში. აორთქლების გარეშე გაციების (მშრალი ზაფხუ ან მშრალი ნიადაგი ზედაპირი) ტემპერატურა შეიძლება ლუტალური ამორჩნდეს აქტიური ქსოვილისთვის დიდ სიმაღლეებზეც კი. ალპური ტყის ზედა საზღვრის მომიშვებულ რაიონებში რეგისტრირებული იყო ნიადაგის ზედაპირის ისეთი მაღალი ტემპერატურა, როგორცაა 80°C (Turner, 1958b; Körner, Cochran, 1983). ბალახოვან მცენარეებში ულინდება დიდი განსხვავებები იმისა მიხედვით, აქვს თუ არა ფოთლებს ყუნწები, თუ ფოთლები მჯდომარეა; ეს უკანასკნელი მეტად თბება (სურ. 4.7). მაღალმთაში ერთ-ერთი ყველაზე დამახასიათებელი ზრდის ფორმა კომპაქტური ბალახი მცენარე, რომელიც, როგორც ცნობილია, სითბოს ეფექტური დამჭერია. ასეთი მცენარეების საფრის მკერვი სტრუქტურა გენეტიკურადაა დეტერმინირებული და არ წარმოადგენს მარტივ ფენოტიპურ პასუხს გარემო პირობებისადმი (Rauh, 1939, 1940). ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში ერთ-ერთი ყველაზე ფართოდ გავრცელებული გუმბათის ფორმის ბალახი მცენარის *Silene acaulis*-ის ზედაპირული ტემპერატურის დღიური დინამიკა მზიანი

Life form	Temperature (C)		DT (K)
	900 m	2050 m	
2 m air	33.7	20.0	-13.7
	37.3	—	—
	—	40.8	—
	46.8	31.2	-15.6
	47.7	44.0	-3.7
	48.8	44.0	-4.8
	—	49.6	—
	68.0	61.9	-6.1
	81.0	81.9	+0.9

სურ. 4.8. ავსტრალიის თოვლიან მთებში განსხვავებული სასიცოცხლო ფორმის ან განსხვავებულ ნიადაგზე გავრცელებულ მცენარეთა შიშთ ანათებული ფოთლების მაქსიმალური ტემპერატურა მოქმედებდა აინდში. შედარებისთვის მოყვანილია მაღალ (პერიშერის მთა, ტყის ზედა საზღვრის ზეგით, 2040 მ) და დაბალ სიმაღლეზე (ჯინდერბინესის ტბა, 940 მ) მონაცემები. აღსანიშნავია სხვადასხვა სიმაღლეების ტემპერატურების დაახლოება (განსხვავება ალპურ და დაბლობის ტემპერატურებს შორის) მცენარეთა ზომის შემცირებასა და ნიადაგის გამაქმებასთან ერთად. 1 — *Eucalyptus*-ის ხე, 2 — 50 სმ ზომის ბუჩქი, 3 — 5 სმ ქონდარა ბუჩქი, 4, 5 — ყუნწიანი და უყუნწო როზეტული ფოთლები, 6 — კარდანი ბალახი, 7 — ბალიშა მშრალი ზაფხუ. 8 — მშრალი ნაცრისფერი ქვიშა, 9 — მშრალი ბუჩქი პუშუსიანი ზედაპირი (Körner, Cochran, 1983)

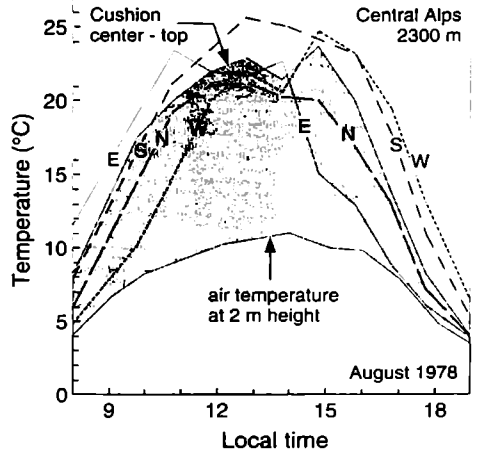
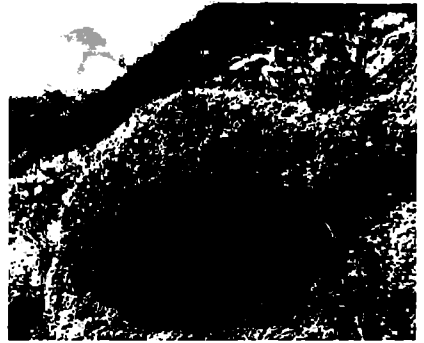
დღის განმავლობაში ბალიშის სხვადასხვა პოზიციებზე, რეგისტრირებული იყო ზეღის ინფრაწითელი თერმომეტრის საშუალებით (სურ. 4.10). ტემპერატურა კაერის ტემპერატურითან მუდმივად 15 გრადუსით იყო გადახარბილი. ცენტრალურ ნორვეგიაში ბალახი მცენარე *Silene acaulis*-ისათვის დაფიქსირებული იყო ფოთოლ/კაერი მაქსიმალური ტემპერატურული გრადიენტი 24.5 გრადუსი (45.5°C ფოთლისა და 21°C — კაერის)



სურ. 4.9. მცენარის ტემპერატურის ცვლილება მისი სასიცოცხლო ფორმის მიხედვით 3800 მ სიმაღლეზე. კოლორადოს კლდეანი მთები (Salisbury, Spomer, 1964)

(Gauslaa, 1984). დალის (Dahl, 1951) მონაცემებზე დაყრდნობით, გაუსლაა მიიჩნევდა, რომ ატმოსფერულ ტემპერატურულ პირობებთან კავშირის დარღვევის გამოკვეთილი ეფექტების გამო, ასეთი გართხმული მცენარეები უფრო დაბალ სიმაღლეებზე ვერ გადარჩება.

თუმცა ყველა ეს მონაცემი მიღებულია ზომიერ სარტყელში მზიან და წლის ყველაზე თბილ პერიოდში. და შესაბამისად, წარმოადგენს მცენარის სიცოცხლის დანარჩენი პერიოდების ნაკლებად გამოხატულ ტენდენციას. პიკეპროლიზაციას ამ სიმაღლეებზე. საეჭვოა, რომ მზიან ამინდში ასეთი მაღალი ტემპერატურა სასარგებლო იყოს. მცენარეთა გაზთა ცვლისთვის საფრის ექსტრემალურ ტემპერატურას, საგარაულოდ უარყოფითი ეფექტი აქვს, რადგანაც ასეთი პირობები რესპირატორულ დანაკარგებს უფრო უწყობს ხელს, ვიდრე ფოტოსინთეზურ ზრდას, განსაკუთრებით თუ ეს ტემპერატურები მოსვენების პერიოდშია. მაღალმთის გართხმული მცენარეების შესაბამისად სითბური დაზიანებაც (Larcher, Wagner, 1976; Gauslaa, 1984; იხ. თავი 8).



სურ. 4.10. გუმბათის ფორმის ბაღში მცენარის *Silene acaulis* ssp. *excapa* ზედაპირის ტემპერატურის დღიური ცვლილება (ზემოთ), გაზომილი მოქმენდილ ამინდში 2300 მ-ზე, ევრაის ალპებში. ასობი მართობის გაზომვის წერტილების გეოგრაფულ ორიენტაციაზე. აღსანიშნავია დიდი სხვაობა (შეფერხი უბანი) ბაღში მცენარის (ზედა ცენტრალური ნაწილი) და პაერის ტემპერატურას შორის (Körner, DeMoraes, 1979)

ამგვარად, როდესაც აღეწერთ მაღალმთაში მზიან ამინდის პირობებში კომპაქტურ სასიცოცხლო ფორმათა სიმრავლეს, საფრის გათბობის გარდა, საჭიროა გაეითვალისწინოთ სხვა ხელშემწყობი პირობებიც. მათგან შემდეგი სამი შესაძლოა იყოს ყველაზე მნიშვნელოვანი: ღრუბლიან ამინდში, როდესაც დაბალი ტემპერა-

ტურის გამო ფოტოსინთეზი შეზღუდულია, პერის ტემპერატურაზე ოდნე თბილ. 2-3 გრადუსით მაღალ ტემპერატურას შუქლია საგრძობლად გააუმჯობესოს ნახშირბადის ბალანსი;

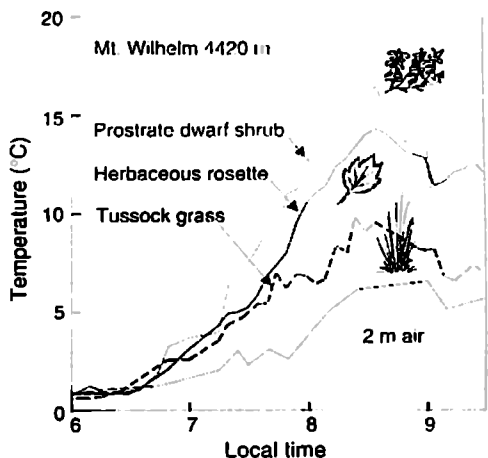
ღაგრვილი სითბო შეიძლება სასარგებლო იყოს ზრდისა და განვითარებისათვის. განსაკუთრებით რეპროდუქციული პროცესებისთვის, რომლებიც ბევრად მეტადაა დამოკიდებული სითბოზე, ვიდრე ნახშირბადის ფიქსაცია;

ასეთი კომპაქტური ზრდის ფორმების სარგებლიანობა შეიძლება არ იყოს, აკვირში თერმულ ეფექტებთან, მაგრამ, საფრის პერიოდულ გადახურებასთან ერთად, მოქმედებებს მცენარის კვებაზე და გამოიწვიოს უკუფეხტა. კომპაქტური ბალიშ მცენარეების შეხვედრიანობა მით მეტია, რაც უფრო ქარიანია გარემო, და მაქსიმალურია კუნძულებზე ზომიერად ცივ და ანტარქტიკულ სარტყლებში ბალიშ მცენარეები ღიბას ცივხლოს და ჩვეულებრივ, მწირ ნიადაგზე სახლდება, მათთვის საკვების მოპოვება და შესახვა პრობლემატურია, როდესაც ფოთლების ნარჩენებს ქარი ფანტავს, რითაც ირღვევა ლოკალური კვებითი ციკლი ანგვარად, ზრდის ბალიშ ფორმა უნდა განვიხილოთ აგრეთვე, როგორც ნარჩენების ეფექტური "ხაფანგი", რომელიც ამთავრებს მიკროკლიმატის კვებით ციკლს (Körner 1993, მე-10 თავი).

მაღალმთაში ალბათ სამივე კომპონენტს თავისი წვლილი შეაქვს კომპაქტური სასიცოცხლო ფორმის სარგებლიანობაში. ასეთი, პერიოდულად თბილი, ტენიანი (Rauh, 1939; Körner, DeMoraes 1979) და ყოველთვის დეტრიტი მდიდარი რაიონები სასარგებლოა როგორც ნიადაგის მიკრობებისათვის, ასევე ფაუნისათვის ცივ და ქვიან რეგიონებში (Franz, 1979; Schinner, 1982).

კორდი ალბათ, ყველაზე გავრცელებული სასიცოცხლო ფორმაა ალპური სარტყლის საშუალო სიმაღლების მდგრად, ნაკლებად ციკაბო ტერიტორიაზე. კორდის მიკროკლიმატი მკედარი ფოთლების საშუალებით თავისებურად მოდიფიცირდება. ყველაზე ახალგაზრდა ფოთლოთა ვეგუვის გარდა, განამარა ფოთლების დიდი ნაწილი მკვდარია, რაც ქმნის საკმაოდ ეფექტურ ფარს ქარისათვის და იწვევს საფრის ქვედა ნაწილების გათბობას. გახრწნილი, მაგრამ ვერ კიდევ სწორმდგომი ფოთლები დროთა განმავლობაში ემატება კორდეანთა გარემოს. თუმცა, ტენიან მთებში, სადაც ასეთი მცენარეები განსაკუთრებით მრავალადაა, მათი საფარი, ჩვეულებრივ, ბევრად ნაკლებად თბება, ვიდრე უფრო გართხმული სასიცოცხლო ფორმების შემთხვევაში, როგორც ეს ნაჩვენებია სურ. 4.11-ზე. ფოტო-

სინთეზის უწყველად დაბალტემპერატურული რტრეში, როგორც აღმოჩენილი იყო ახალი ზედაწილის ალპურ კორდეინ ტემპერატურა, ქვესამება ამ სურათის (10°C-ზე ქვემოთ, Mark, 1975). პარტიკულურად იყო, რომ ნაკლებად ტენიან მთებში, სადაც ვრძელი მზიანი პერიოდებია, კორდეანთა ცენტრალურა ნაწილი ობება პარის ტემპერატურაზე 15-20 გრადუსით მეტად, რაც საშუალებს აძლევს მათ ცენტრს გამოიშვს, მაგ., უფრო-ალპური *Festuca pileata*-ში (Reck, 1991). სანათლის შთანთქმის კლება და შევარე (!) ფოთლის ფართის მბალი ინტეგრა არას ის საყვარელი, რომელსაც იხდის ბალიშ მცენარე და კარიბი, პირველი - ფოთლოთა თხელ ფენამდე კომპენსაციის და შევარე მექანიზმის კლასტრების წარმოქმნის საშუალებით. ბალიშ მცენარეების ფოთლს ზედაპირს ინტეგრა (LAI) დაახლოებით არის 1-2 მ² ფოთლს ზედაპირი / მ² ნიადაგის ზედაპირზე (Körner, DeMoraes, 1979). ტროპიკული და სუბტროპიკული (Hnatid 1987) ალპურ

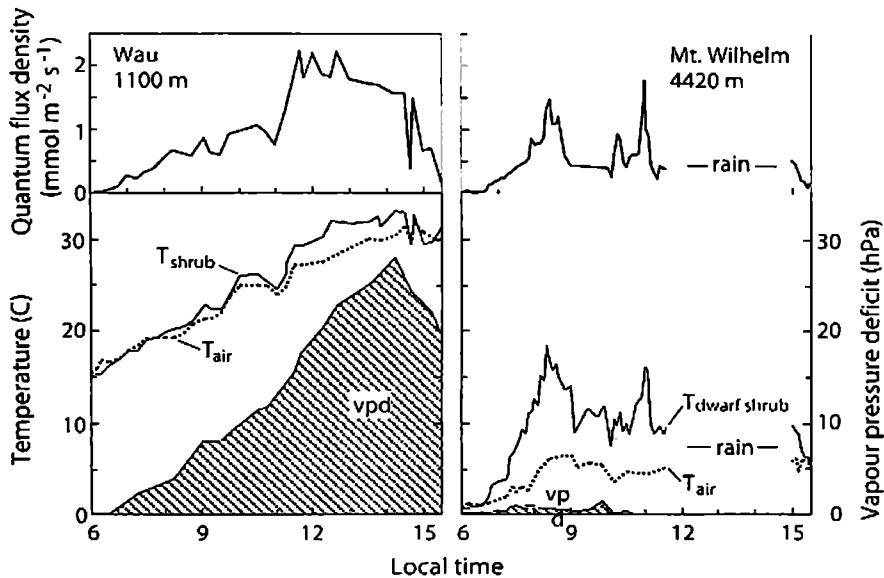


სურ. 4.11. ტენიანი ტროპიკულ-ალპური მცენარეების ზრდის ფორმის გავლენა ფოთლის ტემპერატურაზე: 4420 მ. მთა ვილჰელმი, ახალი გვინეა. ძლიერი რადიაციის შემოქმედების გართხმული ქარდარა ბუჩქი *Styphelia succulenta* (Epacridaceae) ყველაზე მეტად თბება (მაქს. 13°C), მაშინ როდესაც კორდეანი *De-champsia lousii* (Poaceae) გარემოცული პარის ტემპერატურიდან ყველაზე მეტად გათბობას აწვდენს (მაქს. 5°C). ბალახოვანი როზეტული მცენარე *Ranunculus sarinagedicus* თერმულ უწყვეტად მთანთავს ოდნე ნაკლებად, ვიდრე ქარდარა ბუჩქი (Körner et al., 1983).

ბის (Cernusca, 1977) კორდოვანთათვის ეს სიდიდე არის 2-3. ასეთი სასიცოცხლო ფორმების არსებობისათვის კვების ციკლზე კონტროლი, და შესაძლებელია ფართის ხანგრძლივად შენარჩუნება ან ყინვა- და სიციხისადმი მდგრადობა (Beck, 1994) შეიძლება იყოს ისეთივე, ან უფრო მნიშვნელოვანი სელექციური ფაქტორები, ვიდრე საბურვლის გათბობა, რაც მზიან პერიოდებში აღინიშნება.

საბურვლის გათბობა დაბალ ან კომპაქტურ (მაგ., გიგანტური როზეტები) მაღალმთის მცენარეებში ძლიერ მოქმედებს ტენიანობის გრადიენტებზე ატმოსფეროს, და შესაბამისად ფოთლის ტრანსპირაციის და მთელი ეკოსისტემის აორთქლებით გამოწვეული დანაკარგების მიმართ (Smith, Geller 1979). ტემპერატურული გრადიენტების ფიზიკური გავლენის შედეგად და გარემოს დაბალი ტემპერატურისა და ტენით თითქმის გაჯერებული ჰაერის მიუხედავად, მცენარის თბილ ფენებს, ზუსტად ისევე, როგორც ადამიანის კანს, დიდ

სიმაღლეებზე შეუძლია დაკარგოს იმდენივე, ან მეტი ტენი, როგორც დაბალ სიმაღლეებზე. სურ. 4.12 აჩვენებს ამ მოვლენას 3300 მეტრით განსხვავებულ სიმაღლეებზე ტროპიკებში. მზიან ამინდში ბუჩქების ღომინანტურ სახეობათა ფოთლებსა და თავისუფალ ჰაერს შორის ტემპერატურული სხვაობები იცვლება 3.5 გრადუსიდან (ძირითადად, 1 გრადუსი) დაბალ სიმაღლეებზე, 13 გრადუსამდე (ძირითადად, 10 გრადუსი) დიდ სიმაღლეებზე. შუადღის ორთქლის წნევის დეფიციტი (vpd) დაბალ სიმაღლეებზე იცვლება 20-დან 25 hPa-მდე და არასოდეს აღემატება 1 hPa-ს დიდ სიმაღლეებზე. დაბალ სიმაღლეებზე ფოთლის ორთქლის წნევის ჰაერის ორთქლის წნევის მიმართ გრადიენტი ისეთივეა, როგორც vpd-ის მიმართ, რადგანაც მნიშვნელოვანი განსხვავება ფოთლისა და ჰაერის ტემპერატურებს შორის დროის უმეტეს პერიოდებში არ აღინიშნება. დიდ სიმაღლეებზე, თითქმის გაჯერებულ ჰაერში, მცენარეული საფარის 15-17°C ტემპერატურა,



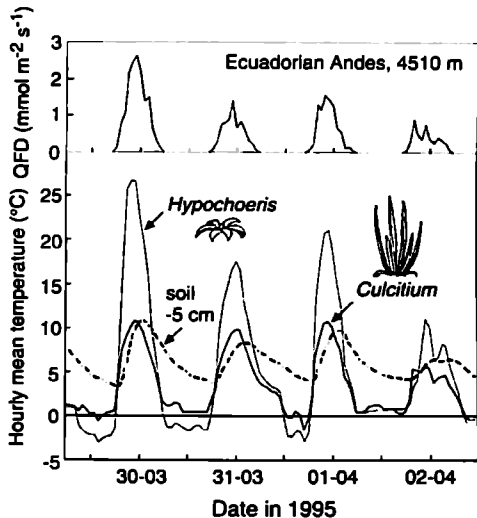
სურ. 4.12. ბუჩქის ფოთლი/ჰაერის ტემპერატურული განსხვავებების შედარება (შეფერილი არე) 3300 მ სიმაღლის გრადიენტის გასწვრივ ახალი ვეინის ტენიან ტროპიკებში, *Vaccinium albicans*, 1-2 მ სიმაღლის ბუჩქი 1100 მეტრზე და *Syphelia saraveolens*, 3-4 მ-ის გართხმული ქონდრა ბუჩქი 4420 მ სიმაღლეზე მთა ვილაკლემის მწვერვალთან. განხილვა იხ. ტექსტში (Körner et al., 1983).

ჰაერის 5-7°C ტემპერატურის მიმართ, წარმოქმნის 12 hPa ორთქლის წნევის გრადიენტს (ტემპერატურის სუსტი შედეგი), ანუ დაბალი სიმაღლეების ცხელი ტროპიკული შუადღის 20-30°C ტემპერატურის მქონე რაიონების გრადიენტის ნახევარს, რადგანაც ფოთლის ზაგებები ორჯერ მეტად იხსნება დიდ სიმაღლეებზე, დაბალ სიმაღლეებთან შედარებით. გამოთვლილი წყლის დანაკარგი ორივე რაიონში ერთნაირია (Körner et al., 1983). ეს არის ექსპერიმენტატორისთვის ძარბოვაც გასაკვირი შედეგი, თუ გაითვალისწინებთ მასზე მკვეთრად განსხვავებული ამინდის პირობების მოქმედებას. მშრალ ტროპიკულ მთებში შეიძლება იქნეს მიღებული ფოთლო-ჰაერის უფრო მაღალი ტენიანობის გრადიენტები (Schulze et al., 1985).

მცენარის მორფოლოგია ძლიერ გავლენას ახდენს ღამის ტემპერატურაზე. მიწმდელი ცის პირობებში, განსაკუთრებით დიდ სიმაღლეებზე, პირობონტალური ზედაპირები თერმული რადიაციით მეტ სითბოს კარგავს, ვიდრე ევრტიკალური. ამას გარდა, ევრტიკალური სტრუქტურის მცენარეები, სითბოს გაზრდილი კონვექციის გამო, ჩვეულებრივ უკეთ ეგუება ატმოსფერულ ტემპერატურას (სურ. 4.8 და 4.9) ამ მოვლენის ილუსტრაცია კეკალორის ანდეზში, 4510 მ სიმაღლეზე მოცემულია სურ. 4.13-ზე. საჭიროა აღვნიშნოთ, რომ ორივე სახეობის მცენარის აბიკალური ნაწილი 2-3 სმ-ზეა ჩასული ნიადაგში, და შესაბამისად, მერიტემის ტემპერატურები შეიძლება არ იყოს ასე განსხვავებული.

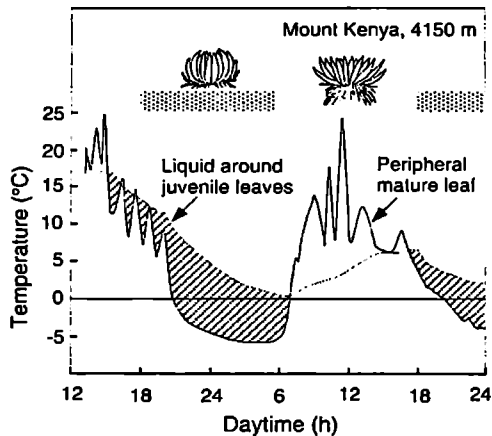
მიკროკლიმატზე მცენარის სტრუქტურის ამგვარ ასისურ ეფექტებთან ერთად, მაღალმთის მცენარე აქტიურ ზეგავლენას ახდენს თავის მიკროკლიმატზე ფოთლების მოძრაობის საშუალებით მოვლენა, რომელიც კარგადაა ცნობილი ცხელი უდაბნოს პირობებში ამის კვლევაზე თვალსაჩინო მაგალითია ტროპიკულ-ალპურ სარტყელში გიგანტური როზეტების დახურვა ღამის საათებში (სურ. 4.14). ასეთი დავის გარდა როზეტისმაგვარი მცენარეების ზოგიერთი სახეობა თავის კვლევაზე აქტიურად მზარდ ცენტრალურ ნაწილს ასეველებს ექსუვალტში, რომლის სითბოტეკადობა ასუსტებს ბოლქვის ტემპერატურის ვარდნას ღამის პერიოდში (Beck et al., 1982).

ფესვის ზონის ტემპერატურული მონაცემები იშვიათად გვხვდება ლიტერატურაში, თუმცა ისინი არაა ნაკლებად მნიშვნელოვანი, ვიდრე მცენარის მიწისზედა ნაწილია ტემპერატურები (იხ. თავი 7). საერთოდ, ტემპერატურა მეტ გავლენას ახდენს მიტოქონდრიულ სუნთქვაზე, ვიდრე ფოტოსინთეზზე, ხოლო ალპურ მცენარეთა უმრავლესობის რესპირატორული მცენარეული მასის ნახევარზე მეტი მიწისქვეშაა (მე-12 თავი).



სურ. 4.13. მრავალწლოვანი მცენარეების (*Cuscutum myale* და *Hypochaeris sonchoides*), ნიადაგისა და ფოთლის ტემპერატურების დღიური დინამიკა 4510 მეტრზე, ეკვატორი, გუაგუა პინჩინა (Guagua Pichincha) (ზუგოთ). *Hypochaeris*-ს წარმოქმნის ბრტყელ მუქი ფერის როზეტები, *Cuscutum*-ს ვერცხლისფრად შეზუსილი და კერტიკულურად ორიენტირებული ფოთლები აქვს. ზედა დიაგრამა აჩვენებს კვანტური ნაკადის სამკერძებს (Dicmer, 1996).

თუმცა, ტენიან მთიან რეგიონებში ფესვა დიდი ნაწილი თავმოყრილია ნიადაგის ზედა ფენებში, მცენარეებს, როგორც ტენიან, ასევე მშრალ მთებში, ძალიან ღრმა ფესვები აქვს, რომლებიც მუდმივად განიცდიან



სურ. 4.14. გეოანტი ტროპიკული როზეტული მცენარის *Lobelia keniensis*-ის (4150 მ, კენიის მთა) განვითარებული გარეთა და ახალგაზრდა შიდა ნაწილების ტემპერატურების დღიური ცვალებადობა, რომელიც აჩვენებს "კვირტის" ღამით დახურვას. აღსანიშნავია, რომ როზეტის ცენტრალური ნაწილის ტემპერატურა არის ტემპერატურა თხევადი "ჭურჭლისა", რომელიც წარმოიქმნება ყველაზე აქტიურად მზარდ ნაწილში (Beck et al., 1982).

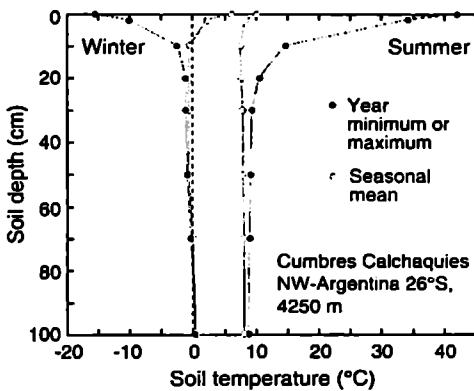
შედარებით დაბალი ტემპერატურის ზემოქმედებას, როგორც არ უნდა იყოს ტემპერატურის ცვალებადობა ფოთლის საბურველში. მეორე მხრივ, ნიადაგის ზედა ფენები შეიძლება უფრო თბილი იყოს, ვიდრე პაერის ტემპერატურა ნათელ ამინდში, რაზეც ძლიერ გავლენას ახდენს მცენარეული საფრის ტიპი.

მაგალითად, ცენტრალურ ალპებში, შუა ზაფხულის ნათელ დღეს, ტყის ზედა საზღვრის ზეით სამ სხვადასხვა სიმაღლეზე, 2 და 10 სმ სიღრმეზე სინქრონულად გაზომილი ნიადაგის ტემპერატურები იქნა შედარებული (Ludi, 1938). მაშინ როცა, საშუალო დღიური ტემპერატურა იკლებს 0.57 გრადუსი/100 მ-ზე, 2 სმ სიღრმეზე ნიადაგის ტემპერატურა იზრდება 1 გრადუსი/100 მ-ზე, ხოლო 10 სმ სიღრმეზე - 2.5 გრადუსი/100მ-ზე. ეს ნაწილობრივ გამოწვეულია მცენარეული საფრის სიხშირის შემცირებით ტყის ზედა საზღვრთან გაერკვლებული მანანსებთან ოჯახის ქონდრა ბუჩქების სჭირი თანასაზოგადოებებიდან ყველაზე დიდ სიმაღლეებზე გაერკვლებული ისლის ღია ფიტოცენოზებამდე. 2 სმ სიღრმეზე ნაკლებად მკვეთრი საშუალო

დღიური გრადიენტი, რომელიც გამოწვეულია დიდ სიმაღლეებზე ღამის პერიოდში სიბოის აშკარა დაკარგვით, ასევე მცენარის თხელი საფრის შედეგია. დღიური ამპლიტუდა ყველაზე დაბალ (Ludi, 1938 მიხედვით, 2140 მ, პაერის საშუალო ტემპერატურა 13.5°C) და ყველაზე მაღალ (2740 მ, 9.5°C) ადგილებში იყო 9 და 7.5 გრადუსი პაერის ტემპერატურისთვის, 5.5 და 11.5 გრადუსი - 2 სმ სიღრმისთვის, და 0.5 და 3.5 გრადუსი - 10 სმ სიღრმისთვის, შესაბამის სიმაღლეებზე. აღსანიშნავია, რომ პაერის ტემპერატურის ამპლიტუდის შემცირების საწინააღმდეგოდ, ნიადაგის ტემპერატურის ამპლიტუდა იზრდება მცენარის საფრის ტემპერატურის მსგავსად, როგორც ეს უკვე განვიხილეთ ამ თავში. მაღალმთის ნიადაგის საშუალო ტემპერატურა 2 სმ სიღრმეზე, წრფივ დამოკიდებულებაშია სრული რადიაციის დღიურ მნიშვნელობასთან (Mahringer, 1964), მაგრამ უფრო დიდი სიღრმეებზე ტემპერატურა შეიძლება მნიშვნელოვნად ჩამორჩეს ატმოსფეროს ტემპერატურას. მაგალითად, არსებობს მონაცემები 10 სმ სიღრმეზე ტემპერატურის მაქსიმალური, 4-6 საათით, ჩამორჩენის შესახებ (Bliss, 1956).

მოზერის (Moser et al., 1977) მონაცემებში წარმოდგენილია სასიცოცხლო პირობები, როდესაც ფესვებს შეუძლია ფუნქციონირება უმაღლესი მცენარეების სასიცოცხლო ზონის ზედა ზღვართან ახლოს. ალპებში 3184 მ სიმაღლეზე *Ranunculus glacialis*-ის ფესვთა ზონის საშუალო თვიური ტემპერატურა ნიადაგში 10 სმ სიღრმეზე აღემატება 0°C მხოლოდ 3 თვე წელიწადში, და აღწევს 2.8 °C ივლისში (0.7 და 0.6°C აგვისტოსა და სექტემბერში). ფესვთა ზონის ტემპერატურის საშუალო მაქსიმუმი ივლისის განმავლობაში იყო 6.1°C, რომელიც მკვეთრად განსხვავდება სურ. 4.1-ზე წარმოდგენილი ფოთლის ზედაპირის მაქსიმუმისგან. წელიწადის დანარჩენ დროს ნიადაგი გაყინულია -12.5°C ტემპერატურამდე. იენისში, მცენარეების ინტენსიური ყვავილობის დროს, ნიადაგი ტემპერატურის საშუალო მაქსიმუმი 0.7°C. ამგვარად, მცენარეების აქტიური ცხოვრების უმეტესი დროის განმავლობაში მათი ფესვები ფუნქციონირებს ნიადაგის წყლის გაყინვის წერტილთან ახლო ტემპერატურაზე, ასეივე სიტუაცია აღწერილია არქტიკაში, მუდმივად გაყინულ გრუნტში (Billings et al., 1976).

სუბტროპიკულ ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინაში დიდ სიმაღლეებზე ზანტრძილი დროის განმავლობაში გაზომილი იყო განსხვავებული დაფარულობის მქონე ნიადაგების ტემპერატურა, (Hallou, 1982 და გამოუქვეყნებელი ნაშრომი). სურ. 4.15-ზე წარმოდგენილია 4250 მ სიმაღლეზე რიზოსფეროს ზაფხულის და ზამთრის



სურ. 4.15. სუბტროპიკული მაღალი მცენარის ფესვთა ზონის ტემპერატურა ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინაში (კუმბრეს კალჩაკუისი), 4250 მ, 26° S, იხ. აგრეთვე სურ. 9.10). ზამთარს და ზაფხულს შესაბამის საშუალო ტემპერატურა, რომელიც გაზომილია ყველაზე ცივ (ოქტომბერი, 1985 წ) და ყველაზე თბილი (აგვისტო, 1984 წ) თვეების რამდენიმე დღის განმავლობაში. ავტორის თანახმად, ეს სურათები შესაბამისაა 1977-1990 წლებში ნიადაგის ერთი ან ორი პარიზონტის გაზომვათა მონაცემებს. აღსანიშნავია 0 - +5°C ინტერვალის საშუალო მნიშვნელობების ვიწრო წლიური ამპლიტუდა (S. Halloy, პერსონალური ინფორმაცია).

ტემპერატურული რეჟიმები. ნ-თიანი სეზონის 3 ყველაზე თბილი თვის განმავლობაში საშუალო ტემპერატურა 30 სმ სიღრმეზე იყო 8.1°C (Halloy, Mark, 1996). ნიადაგის ზედა ფენის ტემპერატურის წლიური ამპლიტუდა ასეთ, ზამთრობით მშრალ კლიმატში ახლოსაა 60 გრადუსთან და 1 მ სიღრმეზე მცირდება 8 გრადუსამდე. ნიადაგის გაყინვა იწყება 70 სმ-ის ქვემოთ, მაგრამ მშრალი ზედა ფენა მუდმივად, შუა ზამთარშიც კი, ღვდება, რაც უზრუნველყოფს საკმაოდ თავისებურ სასიცოცხლო პირობებს მცენარეთა ფესვებისთვის. სურ. 4.2 აჩვენებს, რომ ზომიერი სარტყლის მაღალმთის მცენარეების ზამთრის პერიოდის ფესვთა შრის ტემპერატურა, თოვლის საფრის წყალობით, ბევრად მაღალია.

მაღალმთის კლიმატის გეოგრაფიული ვარიაცია

ზოგადად, "მაღალმთის" მცენარეებად მიიჩნევენ

მცენარეებს სასიცოცხლო ფორმების მსგავსების საფუძველზე, მაგრამ გათვალისწინებულია, თუ არა კლიმატის მსგავსება? ევროპის მასშტაბით ალპური რაიონების ტემპერატურული შეფასება მართლაც ასე ხდება (სურ. 4.16). ტემპერატურული განსხვავებები შორეული ჩრდილოეთის, ექსტრემალურ ოკეანურ (შოტლანდია) და სხელთაშუაზღვისპირა რაიონებს შორის არსებობს, მაგრამ სეზონური საშუალო ტემპერატურები საკმაოდ მსგავსია, ხოლო ტემპერატურულ მინიმუმზე, რომელიც ფეხებსა და მიწისქვეშა აპიკალურ მერისტემებზე მოქმედებს ზამთარში, უფრო ღირს გაუგებნას ახდენს თოვლის ლოკალური განაწილება, ვიდრე განვიღო.

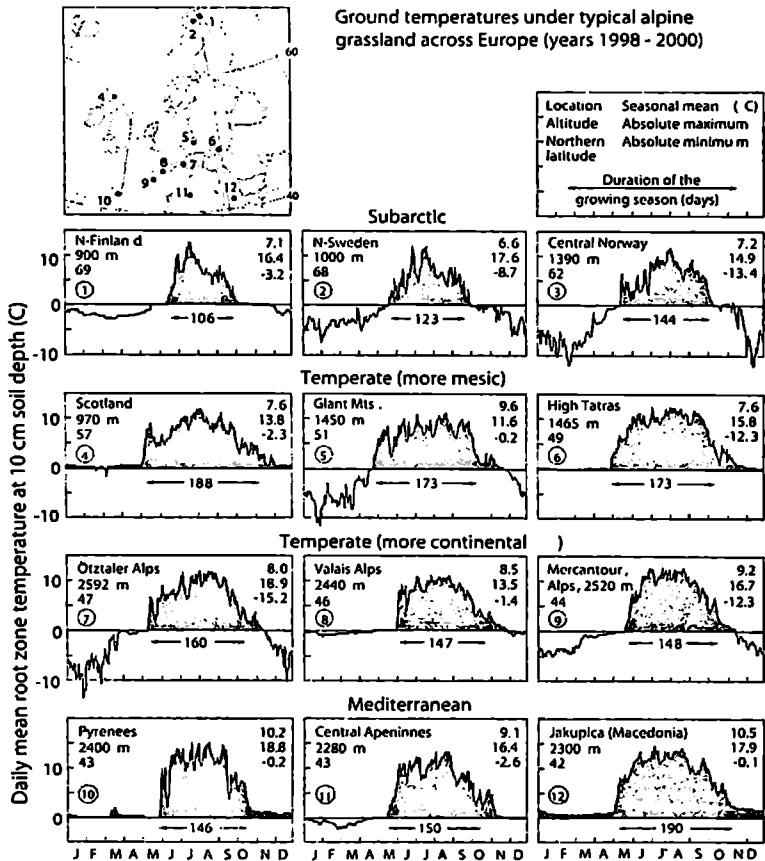
ამგვარად, მაღალმთის მცენარეულობის ტემპერატურის ძირითადი დეტერმინანტებია მცენარის ზომა და მცენარეული საფრის სტრუქტურა. ხეებისა და შედარებით მოზრდილი ბუჩქებისაგან განსხვავებით, დაბალი მცენარეები, როგორც ეს აღმოჩნდა მაღალმთის სასიცოცხლო ზონაში, ეფექტურად წყვეტს კაემზის ატმოსფერულ პირობებთან, რაც იწყებს სითბოს დაგროვებას მცენარეულ საფარსა და ნიადაგის ზედა ფენაში საშუალო და მაღალი რადიაციის პერიოდების განმავლობაში. კაემზის გაწყვეტის ხარისხი მცირდება შემდეგი თანმიმდევრობით: ბალახი მცენარე - გარიხბული ქონდარა ბუჩქი - ბალახოვანი როზეტისმსგავარი მცენარე - კორდოვანი მცენარე - იზოლაციური უფრო მაღალი ბუჩქები ან მაღალი ბალახი - "კრუმპოლიცი" (ტანბრეცილი ტყე) - ტყის ზედა საზღვრის ხეები. მცენარეთა სასიცოცხლო პირობებისთვის სტანდარტული მეტეოროლოგიური მონაცემების რელევანტურობა იზრდება ამ მიმდევრობით (Baig, Tranquillini, 1980; Smith, Carter, 1988). ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონთან ნიადაგის ტემპერატურა მნიშვნელოვნად მაღალია დაბალი მცენარეების ქვეშ, ვიდრე ხეებისა (მაგალითად, როგორც იყო რეგისტრირებული ტყე-დელო სიმალეების ჭრილობა ახალ ზელანდიაში, Körner et al., 1986; Körner et al., 2003; იხ. მე 7 თავი). ღრმად განლაგებული ფესვები, უმეტესი დროის განმავლობაში, მნიშვნელოვნად დაბალ ტემპერატურებზე ფუნქციონირებს, ვიდრე ამონაკარი.

მცენარეთა ზომის სასიცოცხლო ფორმებთან დაკავშირებულ ზემოთ აღნიშნულ მიმდევრობაში გამოიკვლინა ფართოეკოლოგიური მაღალი ბალახები - უცნაურობა, რომელიც ნაპოვნია დედამიწის თითქმის ყველა მთიან რეგიონში (*Senecio*-ს სხვადასხვა სახეობები ანდეში, *Rumex alpinus* ალპებში, *Rheum nobile* პიმალაებში, *Ranunculus anemoneus* ავსტრალიის ალპებში) ან გვიანტური როზეტები აფრო-ალპურ სარტყელსა და ეკვატორულ არხებში. ასეთ მცენარეებში ფოთლოვანი/პაეის მნიშვნელოვანი ტემპერატურული გან-

სხვაეგები გამოწვეულია ფოთლის დიდი ზომით და ქარის დაბალი და საშუალო სიჩქარეებით (Grace, 1977).

და ბოლოს, მაღალბთის ცივი კლიმატი მცენარისათვის ყოველთვის არ არის ცივი, განსაკუთრებით ფოთლებისთვის, როდესაც ფოტოსინთეზისთვის საკმარისია შხის რადაცაა. ზრდის სეზონის ფესთა ზონის ტემპერატურა ნიადაგის ზედა ფენაში შეიძლება იყოს უფრო მაღალი, ხოლო ღრმად განლაგებულ ფესვების

ზონაში, უფრო დაბალი, ვიდრე ტემპერატურა ხეების ქვეშ ტყის ზედა საზღვართან (იხ. მე-7 თავი). მკვეთრი სივრცული ტემპერატურული გრადიენტებითი მცენარის შიგნით და ძლიერი დროებითი ცვალებადობა ართულებს მაღალბთის მცენარის მიკროკლიმატის მოდელირებას. მაღალბთის მცენარის სხეულის სხვადასხვა ნაწილების ტემპერატურა არასდროსა ერთგვაროვანი.



ზურ. 4.16. ევროპის სხვადასხვა რაიონის მაღალბთის კლიმატი: ფესთა ზონის (10 სმ სიღრმეზე) ტემპერატურის სეზონური ცვალებადობა შეკრული ალაური მდლოს პორიზონტალურ უბნებში, რეგიონალური კლიმატური ტყის ზედა საზღვრიდან 250 მ ზემოთ (Körner et al., 2003).

მაღალმთაში წელიწადის ნებისმიერ დროს და ყველა განედზე შეიძლება მოთოვოს და მცენარეები თოვლით დაიფაროს. უმაღლეს მცენარეთა კაბიტატებში თოვლის საფრის საშუალო ხანგრძლივობა წელიწადში იცვლება 330-დან რამდენიმე დღემდე (ტროპიკებში). ზოგიერთ შემთხვევაში, მაღალ განედებზე, მაღალმთის მცენარე თოვლის მუდმივი საფრის ქვეშ შეიძლება იმყოფებოდეს ერთი ან ორი წელი და გადარჩეს (Moser et al., 1977). თოვლის საფარი მკაცრად განსაზღვრავს მთაში მცენარეთა სახეობების განაწილებას (მე-4 თავი), რაც ერთი სახეობისათვის შეიძლება სასარგებლო იყოს, ხოლო მეორისათვის – არა. ამ თავში განხილულია დიდ სიმაღლეებზე სასიცოცხლო პირობები და თოვლის ქვეშ მყოფ მცენარეთა საპასუხო რეაქციები. თოვლის ფიზიკური ასპექტების და თოვლის საფრის ქვეშ კლიმატის უფრო დეტალური განხილვა მოცემულია შემდეგ ნაშრომებში: Geiger (1965), Gray, Male (1981) და Marchand (1991).

თოვლის საფრის დამკაეი ასპექტები შემდეგია: თოვლი იცავს მცენარეს დაბალტემპერატურული ექსტრემუმების ზემოქმედებისგან, ზამთრის გამოშრობისგან, ყინულოვანი ქარისა და შუის რადიაციისაგან მაღალმთიან ტროპიკებში ცივი სეზონის ან ცივი დღეების განმავლობაში. თოვლის საფრის არასასურველი ეფექტები ნაკლებად გამოხატულია. ერთადერთი აშკარა მაღალი-ტირბეული ეფექტორია სპეკტაციო პერიოდის შემცირება. უფრო რთულია ისეთი ეფექტების შეფასება, როგორცაა: ზამთარში ნიადაგის ტემპერატურის ზრდის გაკლება მცენარის სუნთქვაზე, მიკრობული აქტივობა, კვების ციკლი, დამდნარი თოვლის შეწოვა და წყლით გაფლნოვა, ნიადაგის გაყინვა და შესაძლო ანოქსია (ჟანგბადის ნაკლებობა) ნიადაგში და მის ზემოთ, ფერდობებზე მეტანიკური წნეის შემოქმედება და გადაადგილება, "თოვლის ობი" და სხვა ათოვანური ეფექტორები, მღრღნელთა აქტივობა თოვლის საფრის ქვეშ, დნობა-გაყინვის ციკლების ნიადაგზე ზემოქმედება და სხვ.

ტიმპერატურა თოვლის ქვეშ

თერბული იზოლაციის მეშვეობით თოვლის საფარი ამცირებს ტემპერატურულ ცვალებადობას მის ქვეშ მყოფ მცენარეებში და, ჩვეულებრივ, ზამთრის ან უღრუბლო დამეების განმავლობაში ნიადაგში ინაჩუნებს თოვლის საფრის ზეით არსებულზე უფრო მაღალ ტემპერატურას (სურ. 4.3, 4.6). ასე, მაგალითად, მხოლოდ 35 სმ სისქის თოვლის ფენა საქარისია იმისათვის, რომ ნიადაგის ზედა ფენის ტემპერატურა 0°C-თან ახლოს ყოფილიყო, იმ დროს, როცა ჰაერის ტემპერატურა -33°C იყო და რასაც წინ უღლოდ რამდენიმე დღიანი -20°C-იანი ყინვები (1937 წლის დეკემბერი, შვეიცარია, ქ. დავოსთან ახლოს) (Eckel, Thams, 1939). მსოფლიოს ერთ-ერთ ყველაზე ცივ რაიონში, აღმოსავლეთ ციმბირში, თოვლის 20 სმ-იანი ფენა აფერხებდა ნიადაგის გაყინვას ორი თვით, მაშინ როცა გარემოს ტემპერატურა -40°C-მდე ეცემოდა (Zimov et al., 1993).

თერბული იზოლაციის ხარისხი იზრდება თოვლის სიმკვრივის შემცირებასთან ერთად. მსუბუქი ახალი და მკერივი ძველი თოვლის თერბული გამტარობა იცვლება 0.3-დან 4 mWsm⁻¹K⁻¹-მდე, შესაბამისად. შედარებისთვის: მინა-მაშის გამტარობაა 0.4, ხოლო ბეტონისა - 12 (Marchand, 1991). ამგვარად, როდესაც ახალი, 0.1 გ·სმ⁻³ სიმკვრივის თოვლი იწნებება 0.4 გ·სმ⁻³ სიმკვრივის "ძველ თოვალზე", მაშინ თერბული გამტარობა 10-ჯერ იზრდება. დნობა-გაყინვის პროცესების საშუალებით თოვლის ქერქის წარმოქმნა (0.8 გ·სმ⁻³ სიმკვრივის) იწვევს სპეციფიკურ თერბულ გამტარობას, რომელიც კიდევ 4-ჯერ იზრდება (Geiger, 1965). ცივ პერიოდებში მცენარის და ნიადაგის ტემპერატურების ყველაზე მნიშვნელოვანი დეტერმინანტები, თოვლის რაოდენობის გარდა, არის თოვლის სიღრმე და თოვლის საფრის ხანგრძლივობა. მრავალი კვლევა ადასტურებს თითქმის წრფივ, უარყოფით კორელაციას თოვლის საფრის სისქესა და ნიადაგის გაყინვის სიღრმეს შორის (Sakai, Larcher, 1987). როდესაც აღრუულ ზამთარში

მაღალმთის ნიადაგი იყრება თოვლის ნაკლებობის გამო. კვიან თავულს შეუძლია გამოიწვიოს ნიადაგის ტემპერატურის გაწრაფვა და გაღვლიაჟ კი, ჰაერის ტემპერატურის ქლების მიუსყრდავდ (Larcher, 1957). გარდა ძალიან ქრანანი ადგილებისა, შეიძლება დავუშვათ, რომ სომიერი სარტყლის მაღალმთის შედარებით დაბალი სიმაღლეების ნიადაგები უმეტესი დროის, თუ არა მთელს წლის განმავლობაში, არ იყინება, თუ შემოდგომაზე თოვლის მოსვლა არაა ძალიან დევიანებული. დიდ სიმაღლეებზე დიან მაღალ განედებზე იმისათვის, რომ ზამთარში ნიადაგი არ გაიყინოს, საჭიროა საკმაოდ სქელი და ადვილადი თოვლის საფარი (იხ. აგრეთვე მენოაქი).

ზამთარში კოლოლიბამ შეიძლება გამოიწვიოს ნიადაგის გაყინვა დიდ სფერებზე, რის შედეგადაც მცენარეებს აღმოჩნდებათ მკაცრ ფიზიკურ და ფიზიოლოგიურ სტრესში. გამინაკლითა ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინაში სემარადული სუბტროპიკული რაიონები, სადაც ძალიან ზრდადარი მაღალმთის ფლორის მცენარეებს ციციკლოპენ რ-იეთიან ზამთრის, თოვლისგან ძირითადად დაეცეკულ პირობებში, 4000-5000 მ სიმაღლეებზე (სურ. 9.10).

ექსტრემული ტროპიკების მაღალმთაში თოვლი ასევე ასრულებს დამცველ ფუნქციას, როდესაც ქარიშხლის შედეგ დეგრატიული ღამებში. ყველაზე დაბალტემპერატურული ზემოქმედება, რომელიც განუცდია აქტიურად მიზარდ მცენარეს (მაგ., არა ზამთრის პოსუქების). არის ტემპერატურა, რომელიც გამოწვეულია რადიაციული გაცივებით, ცივი ფრონტის გასვლის შემდეგ პირველი უდროებლო დამის განმავლობაში (იხ. მე-8 თავი 8). ასეთ პირობებში შეიძლება თოვლის საფარის თხელი ფენასაც კი ჰქონდეს გადამწყვეტი მნიშვნელობა მრავალი სახეობის მიწისზედა ნაწილების გადარჩენისთვის.

თოვლის საფარის ქვეშ შედარებით მაღალი ტემპერატურები ამცირებს მცენარეთა მოთხოვნილებას გამოიყენოს კრომოპრტექტორული საშუალებები, და მართლაც, თოვლით კარგად დაცულ მაბიტატებში გავრცელებული სახეობები ნაკლებად რუხისტებულნი არიან, ვიდრე თოვლით დაცეკული სახეობები (Larcher, 1980, იხ. მე-8 თავი და სურ. 5.7). მეორე მხრივ, "თბილი" ნიადაგი, რომლის დაცეკობის პერიოდი 9 თვე გრძელდება, შეიძლება ყოველთვის არ იყოს "სასურველი" მცენარეისთვის, რადგანაც ის ხელს უწყობს მეტაბოლურ ხარვეზის უწყვეტი რესპირაციის გზით, მაშინ, როცა ზრიაა შექერბულია. ცივი კლიმატის ყველა მცენარის სენესცენს ინტენსიუობა დადებითია 0°C-ზეც კი და მის ნულთან მისაღწევად საჭიროა -5 - -10°C ტემპერატურა. თუ ამაც ირის, თოვლიში შეღწეული მზის რადიაცია

აადვილებს CO₂-ის ფოტოსინთეზურ ფიქსაციას, მაშინ, თოვლის საფრით მიღებული ზოგიერთი ასეთი "დანახარჯი" თეორიულად შეიძლება ანაზღაურდეს. ხდება კი ეს ასე?

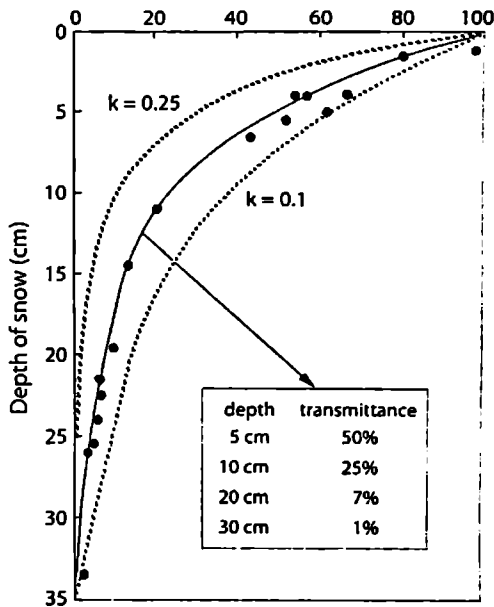
მზის რადიაციის თოვლის ქვეშ

მაღალმთის მრავალი მცენარე, და არა მხოლოდ ეწ. მარადმწვანე, ზამთარში ინარჩუნებს მიწისზედა მწვანე სტრუქტურებს. გამოზამთრებული ფოთლები საკმაოდ მწვანეა ნაირბალახონებში (მაგ., გვარები *Geum* და *Potentilla* Rosaceae-დან) და ისეთ მარცვლოვანშიც კი, როგორცაა *Nardus stricta*. ფოტოსინთეზურად აქტიურია ასევე ქინდრა ბუჩქების, მაგ., *Vaccinium myrtillus*-ის ახალგაზრდა ყლორტების ქერქი. ხავსები და ლიქენები ინარჩუნებს ფოტოსინთეზურ სტრუქტურებს ზამთრის განმავლობაში. ისმება ორი კითხვა: აღწევს თოვლში საკმარისი, ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია? შეუძლია ფოტოსინთეზურ აპარატს იმუშაოს გაყინვის წერტილთან ახლოს მყოფ ტემპერატურაზე? პრინციპში, ნებისმიერ მაღალმთის მცენარეს შეუძლია ფოტოსინთეზი 0-დან -6°C-მდე ტემპერატურულ ინტერვალში. ზრდის პერიოდში ზოგიერთ მცენარეს შეუძლია მაღლივს თავისი ფოტოსინთეზის მაქსიმალური სინქარის 20-30%-ს, როდესაც ტემპერატურა დასაბლოებით 0°C-ია (Pisek et al., 1967; იხ. თავი 11). თუმცა, ზამთრის განმავლობაში უმაღლეს მცენარეებში ფოტოსინთეზის უნარი ძალიან მცირდება (ყოველთვის მთლიანად არ წყდება), მაშინ როდესაც ის შენარჩუნებულია ლიქენებში (Sonesson, 1989; Kappen et al., 1995).

თოვლის ქვეშ რადიაციულ კლიმატს განსაზღვრავს ორი პროცესი: არეკვლა ზედაპირიდან, და ჩანსობა თოვლის შიგნით. ეს პროცესები მარტივად არ მიმდინარეობს და ლიტერატურული მონაცემებიც მათ შესახებ არაკონზისტენტულია. მეტეოროლოგი, ჩვეულებრივ, ზომავს გლობალური რადიაციის - "ალბედოს" (0.3-3 μმ) არეკვლას. ბიოლოგი "კვანტური ან ფოტონების" ნაკადის არეკვლის განსაზღვრისას გამოიყენებს 700 ნმ-ზე გრძელ ტალღებს, ანუ მთელი რადიაციული ენერჯიის ნახევარს. მზის რადიაციის არეკვლა მით მეტია, რაც უფრო მოკლე ტალღები. 1.5 μმ-ზე გრძელი ტალღებისთვის თოვლი წარმოადგენს თითქმის იდეალურ შავ სხეულს. ამგვარად, კვანტური ნაკადის არეკვლა 400-700 ნმ-ის ინტერვალში ყოველთვის მეტია (სუფთა ახალ თოვლზე ძირითადად 90%-ზე მეტი), ვიდრე ალბედო (60-80%), რაც ბიოლოგიური თვალსაზრისით მნიშვნელოვანია. მეორე პრობლემა

არის ის, რომ თოვლის საფარი, როგორც ბუნებრივი ზედაპირი, არ არის იდეალურად ბრტყელი, და არა მართი კუთხით დაცემული (არა-90°-ანი) მზის სხივებისათვის კოსინუს-კორექტორი არ შეიძლება იქნეს პირდაპირ გამოყენებული. ეს მნიშვნელოვანია დიდ სიმაღლეებზე მზის სხივების მცირე კუთხეებისა და უღრუბლო ცის შემთხვევაში, როდესაც ახალი თოვლის მიერ ხილული რადიაციის არეკვლა (გაბნეული რადიაციის ჩათვლით) შემომავალი კვანტური ნაკადის სიმკვრივის (QFD) თითქმის 100%-ს აღწევს, რომელიც გაზომილია პორიზონტალურად ორიენტირებული სენსორით. როდესაც შემომავალი QFD გაზომილია მზის სხივის მიმართულებით, პორიზონტალურად ორიენტირებული სენსორით გაზომილი რეზულტატური "არეკვლა" მით ნაკლებია, რაც უფრო მცირეა მზის სხივის კუთხე. თოვლის წითელი წყალმტენარის არეკვლის (რაც ძალიან მცირე აღმოჩნდა) შესწავლისას, გაზომილი იყო (სიერა ნეკადა, კალიფორნია; Thomas, Duval, 1995) "თეთრი" თოვლის არეკვლის QFD და მზის მიმართულებით (იენისის შუადღეს) გაზომილი QFD, რომლებიც შესაბამისად აღმოჩნდა 58% და 65%. პორიზონტალურად ორიენტირებული სენსორით გაზომილი როგორც შემომავალი, ისე არეკვლილი QFD-ის საფუძველზე და შესაბამისი განედის კოსინუს-ფუნქტის გათვალისწინებით არეკვლა იქნება 75%. ამრიგად, გაზომვის წესი განსაზღვრავს თოვლში ფაქტორულად შეღწეული QFD-ის სიღრმეს.

პირველი მიახლოებით, დარჩენილი "მთლიანი QFD" არის შთანთქავი შრის სისქის გაზრდასთან ერთად ექსპონენციალურად შთანთქმული QFD (Geiger, 1965; სურ. 5.1). თუმცა, რადიაცია, რომელიც აღწევს თოვლში, წარმოქმნის უკუგანგებას. დაეკარად, მაშინაც კი, როდესაც განიხილება იდეალური, მთლიანად პომოგენური ზედაპირი, თოვლი არ აკმაყოფილებს ბერ-ლამბერტის (Beer-Lambert) შთანთქმის კანონის გამოყენების კრიტერიუმებს. "გამტარობის" ორი საკმაოდ განსხვავებული სიდიდე შეიძლება იქნეს მიღებული 10 სმ თოვლის ფენის ქვეშ ორი სენსორის საშუალებით, რომელთაგან ერთი მოთავსებულია ნიადაგის ზედაპირზე (უკუგანგევა თითქმის არ არის), და მეორე - სხვა, უფრო სქელი თოვლის ფენის ზედაპირიდან 10 სმ სიღრმეზე. უკანასკნელი სენსორის მონაცემები შეიძლება იყოს დასაზოგბებით ორჯერ დიდი, ვიდრე პირველისა, იმ შემთხვევაშიც კი, თუ თოვლის შთანთქმავი ფენები სენსორის ზეით იდენტური სისქის და ხარისხისაა. ამგვარად, თოვლის მოცემული პროფილის სხვადასხვა სიღრმეზე მოთავსებული პორიზონტალური "წერტილის" სენსორის (სტანდარტული QFD სენსორი) გაზომვის მონაცემები არ იძლევა ერთი და იგივე გამტარობა/სისქის დამოკიდებულებას, ისევე როგორც ერთი და



სურ. 5.1. მზის რადიაცია თოვლის ქვეშ. წყვეტილი ზაზი - Beer-Lambert-ის შთანთქმის კანონის მიხედვით გამოთვლილი რადიაციის გამტარობა შთანთქმის ორი განსხვავებული კოეფიციენტისთვის (0.25 და 0.1 მ⁻¹). უწყვეტი ზაზი - ფაქტობრივი გამტარობა, რომელიც გაზომილია ჩრდილოეთ შეედგენში (ახისკო) გაზაფხულზე სველი თოვლისთვის (k=0.14). იმ პირობებში, როდესაც თოვლის ზემოთ QFD=1000 მკ მოლი მ⁻² წმ⁻¹ და კვანტური ნაკადის არეკვლა 80%-ია, ფაქტობრივი QFD, გაზომილი 10 სანტიმეტრიანი თოვლის საფრის ქვეშ, ბუნებრივად იქნება (ანუ ნიადაგის ზედაპირზე), უნდა იყოს 50 მკ მოლი მ⁻² წმ⁻¹.

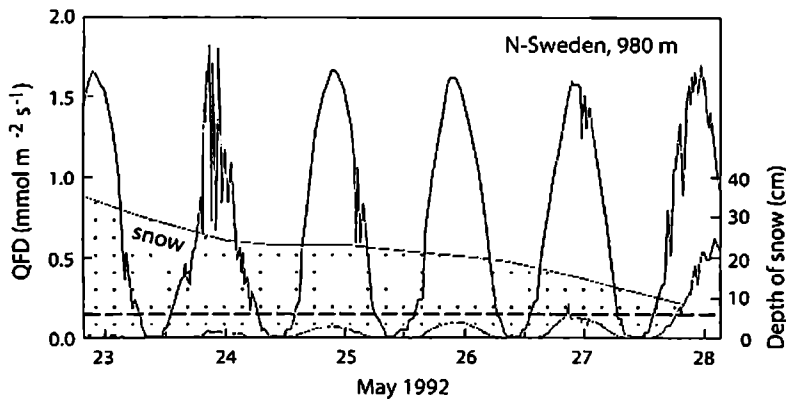
იგივე სენსორი, მოთავსებული სხვადასხვა სისქის თოვლის ფენების ქვეშ ნიადაგის ზედაპირზე. ეს არ ნიშნავს, რომ გამტარობის ან შთანთქმის გაზომვის ორი ზერზიდან ერთი არასწორია, მათ უბრალოდ სხვადასხვა მნიშვნელობა აქვს. შთანთქმის ერთი კოეფიციენტი შეიცავს, მეორე კი გამოირიცხავს უკუგანგების ეფექტს. ეს იმიტომ განმარტეთ, რომ ნათელი იყოს თოვლის ზედაპირიდან ტოლი მანძილით დაშორებული, მაგრამ მიწის ზედაპირზე მყოფი ზაზის ან ლიქენის თალუსის და თოვლით გარშემორტყმული ვერტიკალურად მდგომი მტენარის ტოტების ან ფოთლების სინათლის

რეიუმებს შორის განსხვავების ბიოლოგიური მნიშვნელობა. QFD-ის გაზომვისას, თოვლში უკუგაბნევის ეფექტის გაუთვალისწინებლობა იწვევს მნიშვნელოვან გაუგებრობას.

საერთოდ, QFD-ს 10%-ზე ნაკლები აღწევს დედამიწას, როდესაც თოვლის სიღრმე 10 სმ-ია (თოვლის ხარისხზე დამოკიდებულებით). QFD-ს მხოლოდ 2-3% შეიძლება დარჩეს მას შემდეგ, რაც რადიაცია გაივლის 20 სმ სისქის თოვლის საფარს. თოვლის ზედაპირიდან ერთი და იგივე სიღრმეზე თოვლში ჩაფლული მცენარის სტრუქტურების მიერ QFD-ს შთანთქმა შეიძლება იყოს ორჯერ მაღალი უკუგაბნევის ეფექტის გამო (იხ. ზემოთ). გარკვეულ ფოტოსინთეზისთვის თოვლის საფარიდან 30 სმ-ით ქვეით ძირითადად "ზნელია", რადგანაც ზაფხულში შუადღის QFD-ის 1% არის ის მინიმუმი, რაც ფოთლების საერთო ნახშირბადის ზრდისთვისაა საჭირო. შუა ზამთარში, ღრუბლიან ამინდში, ან დღის ადრიან ან გვიან საათებში, მხოლოდ 5-15 სმ სისქის თოვლის ფენამ შეიძლება მოგვეცეს მსგავსი "შავი საბინი" ეფექტი.

ახალი, მცირე სიმკვრივის თოვლი არა მარტო მეტად არეკლავს, არამედ შთანთქმავს მეტ გამაგულ სინათლეს 1 სმ სიღრმეზე, ვიდრე ძველი, ან დნობადი

თოვლი. თუმცა თოვლის ხარისხსა და გამტარობას შორის დამოკიდებულება არ არის სწორხაზოვანი. დიდი სიმკვრივის თოვლი, რომელიც მიიღება მექანიკური დატყენით, ან დნობის პროცესების შედეგად, საწინააღმდეგოდ მოქმედებს გამტარობაზე, ხოლო მშრალ, ცივ პირობებში თოვლის დადგმა ამცირებს გამტარობას 1 სმ სიღრმეზე. სხვადასხვა ხარისხის თოვლში მზის რადიაციის შესახებ დეტალური ანალიზის გასაცნობად მკითხველს შეუძლია გაეცნოს მარჩანდის (Marchand, 1991) ნაშრომს. თოვლის საფრის ქვეშ მოზამთრე მცენარეებისათვის მნიშვნელოვანია ის ფაქტი, რომ დნობის დროს მეტი რადიაცია აღწევს თოვლში, რადგანაც არეკლავა შემცირებულია და გამტარობა გაზრდილი, და ამავე დროს, დასველებისას და დნობის პროცესები ერთად იწვევს თოვლის ფენის სისქის სწრაფ შეკუმშვას (სურ. 5.2). ზომიერ და სუბპოლარულ განედებზე ეს მოვლენები მამინ ხდება, როდესაც მზის რადიაცია ახლოსაა თავის წლიურ პიკთან — გვიან მაისში ან ივნისში, რაც შემდგომში ზრდის დედამიწაზე მიღწეულ რადიაციას თოვლის საბოლოო დადნობამდე. ეს არის პერიოდი, როდესაც თოვლის თხელ საფარში გამაგულ სინათლეს ფოტოსინთეზისათვის ყველაზე მეტი სარგებლის მოტანა შეუძლია.



სურ. 5.2. კვანტური ნაკადის სიმკვრივე (QFD) დნობადი თოვლის ზემოთ და ქვემოთ (დამტრისული უბანი) არქტო-ალპური გაზაფხულის პირობებში მზიან ამინდში, ლატნა ოუარე, ჩრდილოეთ შვედეთი, აბისკოსთან ახლოს (68°N, 980 მ; M. Somnerkom, პირადი ინფორმაცია); უკუგაბნევის ეფექტის გამო თოვლის ქვეშ QFD იზრდება, რადგანაც სენსორის დიფუზორის სარკველი მოთავსებული იყო თოვლით გარემორტყულ ადგილას, ნიადაგიდან დაახლოებით 5 სმ-ით მაღლა; ხიტუაცია ლიქნებზე მოქმედი პირობების მსგავსაა). დაკვირვების პერიოდში აქტიურად მაფოტოსინთეზობრივები ლიქნების ნიადაგის ზედაპირის ტემპერატურა დაახლოებით +0.5°C იყო, მაშინ როცა გარემოს ტემპერატურა იცვლებოდა +13-დან -3°C-მდე. ასეთ ტემპერატურაზე ლიქნების ფოტოსინთეზის კვანტური ნაკადით გააჩერება (წყვეტილი ხაზი) 160 მკ მოლი მ⁻² წმ⁻¹-ის ტოლია (Kappen et al., 1995).

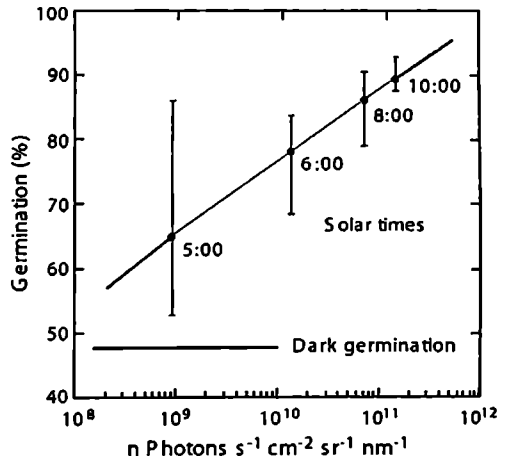
სპექტრის ფოტოსინთეზურად აქტიურ ნაწილში (400-700 ნმ) თოვლი შედარებით მცირედ ცვლის მზის რადიაციის შემადგენლობას, მაგრამ ფოტოსინთეზისათვის ნაკლებად გამოსადეგ, სპექტრის 480-580 ნმ ინტერვალში შედარებით უკეთესი გამჭარობა რეისისტორიკული (Richardson, Salisbury, 1977; Kappen et al., 1995), მაშინ როდესაც სხვა ავტორები უარყოფენ ამკარა სპექტრული ტრენდების არსებობას (Geiger, 1965). თუმცა შესაძლებელია, რომ ისინი იკვლევდნენ თოვლის არასაკმარისად ღრმა ფენებს. რაც უფრო ღრმა თოვლი, მით მეტად იხრება სპექტრი ლუჯი-შენე ტალღებისკენ, ხოლო ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი წითელი ფრაქცია სულ უფრო მცირდება. სპექტრის ინფრა-წითელ ნაწილში (>700 ნმ) შთანთქმა, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, სწრაფად იზრდება (Curl et al., 1972).

ამგვარად, რადიაციის როგორც ინტენსივობა, ისე სპექტრული შემადგენლობა საშუალებას იძლევა, რომ მცენარემ მიაღწიოს ფოტოსინთეზური ნახშირბადის მატებას თოვლქვეშ, თუ თოვლის საფარი არ არის ღრმა, გარემოს რადიაცია მაღალია და მცენარე ფიზიოლოგიურად აქტიურია. სურ. 5.2-ზე წარმოდგენილია თოვლის ღრობის მდგომარეობა ჩრდილოეთ შედელთში, სადაც ლიქენებში აღინიშნება ნახშირბადის მნიშვნელოვანი მატება, სანამ ისინი დაფარულია 10-25 სმ სისქის გასაფხულის სველი თოვლით (Kappen et al., 1995). 250 მკ მოლი ფოტონი \cdot მ $^{-2}$ \cdot წმ $^{-1}$ აღწევს ლიქენების ფენას შუადღის განმავლობაში, რაც მნიშვნელოვნად აღემატება ფოტოსინთეზის სინათლით გაჯერებას თოვლის ღრობის ტემპერატურაზე, როდესაც თოვლის სიღრმე 5 სმ-ზე ნაკლები იყო, ეს სიდიდე თოვლის საფრის საზღვარზე აღწევდა 500 მკ მოლი \cdot მ $^{-2}$ \cdot წმ $^{-1}$ -ს (Hammerlynek, Smith, 1994).

მცენარის სიცოცხლისათვის რადიაციას სამი განსხვავებული ფუნქცია აქვს. მიკროკლიმატზე ზემოქმედების, სითბური ბალანსის და ფოტოქიმიური ეფექტის გარდა, მზის რადიაციას მესამე მნიშვნელოვანი როლიც აქვს: ის აწვდის მცენარეს ინფორმაციას სპექტრული შემადგენლობის, ან ფოტოპერიოდის საშუალებით. მცენარეებს შეუძლია შეივარძოს წუთობრივი რადიაცია და გაიგოს დღის დრო, წლის დრო, და არის, თუ არა ეს დრო ადეკვატური (ეკოლუციური გამოცდილებით) განვითარების გარკვეული სასიცოცხლო ფაზის დაწყებისათვის, როგორც არ უნდა იყოს თოვლით გამავალი რადიაციის ფოტოქიმიური ნამატი, რადიაცია, თითქმის ყოველთვის, საკმარისი იქნება ასეთი ინფორმაციის შენახვისათვის, არ აქვს მნიშვნელობა თუ რამდენად ღრმაა თოვლი, როგორც ეს იყო ნაჩვენები იუტას შტატის მთებში თოვლის გვირაბის ცნობილ ექსპერიმენტზე (Richardson, Salisbury, 1977). ფოტომამ-

რავლით ჩატარებული კვლევებისა და ბიოლოგიური ცდების კომბინაციით ავტორებმა აჩვენეს, რომ სიგნალები, რომლებიც აღწევს თოვლში 2 მ სიღრმეზე, საკმარისად ძლიერია იმისათვის, რომ გამოიწვიოს საცდელი მცენარის თესლის გაღივება, ყვორტივს გამოტანა და მორფოლოგიური საპასუხო რეაქციები. ამ შედეგების ამსახველი სურ. 5.3 აჩვენებს, რომ სალათის თოვრტებს (თესლები ინახებოდა სრულ სინჯელში მხოლოდ 10 წუთით სხივებოდა სინათლით) შეუძლიათ 77 სმ სისქის თოვლში გასვლა. გაღივების სინქარული კორელაციაშია ექსპოზიციის დროსთან და/ან ტალღის სიგრძესთან. ამ ავტორებმა დაასკენეს, რომ ეს საპასუხო რეაქცია განპირობებული იყო თოვლის ქვეშ დღიური სპექტრული გადახრებით (რაც მათ დააფიქსირეს). უნდა ველოდეთ, თუ არა, რომ სხვა მცენარეები უპასუხებენ ასეთ სიგნალებს, რამდენადაა დამოკიდებული დადებითი შედეგი ასეთ სიგნალებზე?

აღბურ მცენარეებში ასეთი რადიაციული სიგნალები, გამდნარი თოვლი და გაზრდილი ტემპერატურა,



სურ. 5.3. 77 სმ სისქის თოვლში გამავალი, სპექტრულად ცვალებადი მზის რადიაციის მაღიან დაბალი, თანდათანობით გაზრდილი დოზების ზემოქმედება სალათის თესლის გაღივებაზე, რომელზეც ეს რადიაცია მოქმედება მხოლოდ 10 წთ სპეციალურ თოვლის გვირაბში; დაჯერების დრო - 11 მისი, 1974წ. სურათზე მითითებულია ექსპოზიციის დრო. აღსანიშნავია, რომ მზე ამოვიდა 5.30 სთ-ზე (Richardson, Salisbury, 1977).

ერთად, იწვევს ყვავილობის დაწყებას, თოვლის სრულ გადნობამდე ყლორტის გამოტანას ან გალიებას (ფერადი სურ. 3). თუმცა, საეკოფიზიკური მექანიზმები ჯერ კიდევ გასარკვევია, ხშირად, რეპროდუქციისა და ნახშირბადის ზრდისათვის, ძალიან მოკლე უთოვლო პერიოდების ეფექტური გამოყენების უპირობესობა აშკარაა.

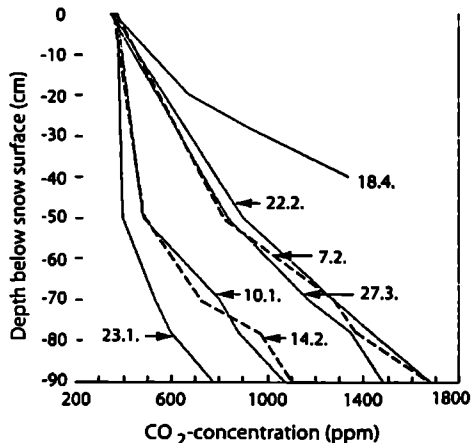
გაზის კონცენტრაცია თოვლის ძველ

როგორც ზემოთ განვიხილეთ, თოვლი ასუსტებს სითბოს დიფუზიას და ამგვარად, წარმოშობს განსაკუთრებით ხელსაყრელ პირობებს მეცნარის გადარჩენისა და მეტაბოლიზმისათვის ზამთრის განმავლობაში, რაც, თავის მხრივ, დამოკიდებულია გაზის დიფუზიაზე. რადგანაც რეაქტიულ გაზთა დინებები და წყაროები ატმოსფეროსგან გამოიწველია თოვლის, როგორც რეზისტორის, საშუალებით, თოვლის ქვეშ კონცენტრაციები ყოველთვის განსხვავებული იქნება გარემო კონცენტრაციებისაგან. თოვლის ფენის სისქე და ზარისხი და ბიოლოგიური აქტივობა ნიადაგში (ნიადაგის ტემპერატურა) ერთად განსაზღვრავს ასეთი განსხვავებების სიდიდეს. თოვლში გაზთა დიფუზია მიმდინარეობს ფიკის (Fick) დიფუზიის კანონის მიხედვით. 50-60% ფორიანობის თოვლის შემთხვევაში, CO₂-ის თავისუფალი მოლეკულური დიფუზიის კოეფიციენტი 0°C და ზღვის დონის წნევის პირობებში მცირდება 0.135 სმ²წმ⁻¹-დან დაახლოებით 0.052 სმ²წმ⁻¹ სიდიდემდე (Mariko et al., 1994). სიმაღლის ზრდასთან ერთად დიფუზიურობა იზრდება და, შემცირებული ატმოსფერული წნევის შედეგად, 3000 მ სიმაღლეზე ის 30%-ით მეტია (იხ. თავი 3).

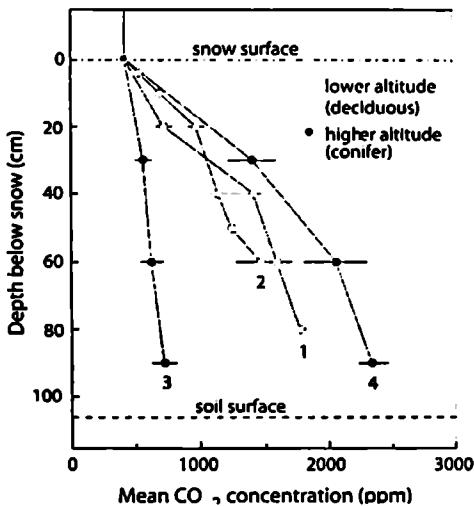
სუბარქტიკულ, ციმბირის ექსტრემალურად ცივი ზამთრის კლიმატურ პირობებში (Zimov et al., 1993), მშრალი, ფაფუკი, 20 სმ სისქის თოვლით დაფარულ მიწის ზედაპირთან, ხანგრძლივი დაკვირვებების შედეგად ნაჩვენებია იყო CO₂-ის 12-36 ppm-ით გაზრდა. მსგავსი შედეგები (< 30 ppm) მიღებულია ალასკაზე (Kelley et al., 1968). ორივე კვლევაში CO₂-ის გაზრდის ყველაზე მაღალი მაჩვენებელი აღინიშნა ზამთრის დასაწყისში და თოვლის სრულ გადნობამდე რამდენიმე კვირით ადრე. არქტიკულ-ალპურ რაიონში იგივე სისქის სველი თოვლის ქვეშ ეს მაჩვენებელი არის +70 ppm (Kappen et al., 1995), მაგრამ მოკლე პერიოდის განმავლობაში აღნიშნული იყო CO₂-ს კონცენტრაციასა და გარემოს კონცენტრაციას შორის 200 ppm-ის ტოლი გადახრა. თოვლის ქვეშ CO₂-ის კონცენტრაციის დროებით გა-

რაციებას და სიღრმეზე დამოკიდებულებას ჩრდილოეთ შედეთის ტუნდრაში ილუსტრირებულია სურ. 5.4-ზე ნაჩვენებია იყო, რომ თოვლის 50 სმ სიღრმეზე CO₂-ის კონცენტრაცია გარემოს კონცენტრაციისგან განსხვავდება 400-900 ppm-ით; უფრო მაღალი კონცენტრაციები იყო რევისტრირებული 90 სმ სისქის თოვლით დაფარულ ნიადაგის ზედაპირთან (800-1700 ppm). ღრმა თოვლის ქვეშ (1 მ) და ბიოლოგიურად ძალიან აქტიურ ნიადაგში, როგორცაა მთის ტყეების ნიადაგი, რევისტრირებული იყო CO₂-ის კონცენტრაცია - 2000 ppm (სურ. 5.5) (Mariko et al., 1994).

რადგანაც CO₂-ის კონცენტრაციები ნიადაგში ჩვეულებრივ, აღემატება 1000 ppm-ს, თოვლის ქვეშ მისი მნიშვნელობის შემდგომი ზრდა წარმოადგენს მხოლოდ ნიადაგი-პერის საზღვრის ნიადაგი-თოვლის საზღვარში მცირე სივრცულ გადახრას. სინათლის სიმციროს გამო, და რადგანაც კონცენტრაციების ამ დიაპაზონში დაბალი



სურ. 5.4. CO₂-ის კონცენტრაცია სუბარქტიკული ტუნდრის არქარში (აბისკო, ჩრდილოეთ შედეთი); ისრები მიუთითებს თარიღებს. რადგანაც თოვლის სიღრმე იცვლება, ის იზომებოდა თოვლის ზედაპირიდან. თოვლის დნობის შედეგად, 18 აპრილისთვის მისი სისქე 40 სმ იყო. აღსანიშნავია, რომ ჭროლის გასწვრივ თოვლის რაოდენობა იცვლება, რის გამოც CO₂-ის გრადიენტი არაწრფივია. ნიადაგისპირა მცენარეულობა წარმოადგენს კონდრია ბუჩქებითა და ხავსებით; გაზომვის პერიოდის განმავლობაში პერის ტემპერატურა იცვლებოდა +5-დან -20°C-მდე (ძირითადად -8°C-ს ახლოს) (M.Sonesson, M. Tjuz, გამოუქვეყნებელი მონაცემები, 1989 წ)



სურ. 5.5. CO₂-ის კონცენტრაცია >0.8 მ სიღრმის თოვლში, გაზომილი ააბინის მონაწილეობის რეგიონის ტყეებში 1320 (1), 1500 (2), 1980 (3) და 2200 (4) მეტრ სიმაღლეებზე, მარტი-მაისის პერიოდში. 0-10 სმ სიღრმეზე ნიადაგის ტემპერატურა ყველა რაიონში იყო 0 - +2°C. 1, 2, და 4 ნაკვეთებში თოვლის სიღრმე იყო 82-98 სმ, 3-ში კი - 190 სმ. გრაფიკებში თითქმის წრფეფია. ზამთრის პერიოდში ნიადაგში CO₂-ის წარმოქმნა იცვლებოდა 20-დან 75 მგ CO₂ მ⁻² ს⁻¹ ფარგლებში (Mariko et al., 1994).

ტემპერატურა მკვეთრად ამცირებს ფოტოსინთეზის CO₂-ის მგრძობილობას, ნაკლებად საგარაუდოა, რომ ფოტოსინთეზისთვის თოვლის ქვეშ CO₂-ის ზრდას რაიმე მნიშვნელოვანი სარგებელი (აბსოლუტური მნიშვნელობით) ჰქონდეს.

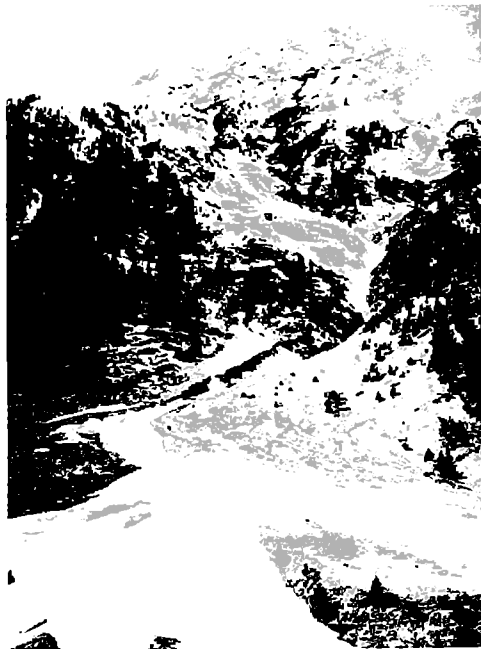
ძლიერ დატკეპნილი თოვლი და მყარი ყინული იმდენად ამცირებს დიფუზიას, რომ ჟანგბადის მოხმარებამ შეიძლება გამოიწვიოს პერიოდული ანოქსია, პეტეროტრაფიული სუნთქვის (CO₂-ის წარმოქმნა) გამო (Andrews, 1996). არსებობს ჟანგბადის უკმარისობის რეალური შესაძლებლობა თოვლის ქვეშ ჟანგბადის შემცირება მნიშვნელოვნად არ მოქმედებს მცენარის მიტოქონდრიულ სუნთქვაზე, სანამ კონცენტრაცია არ გასვლდება 5%-ზე ნაკლები (თავისუფალი ატმოსფეროში - 21%), მაგრამ ნიადაგის ზოგადი მიკროორგანიზმი შეიძლება უფრო მგრძობიარე იყოს. კარგად განვითა-

რებულ ნიადაგზე არსებული ყინულის ქერქის ქვეშ გაზომილი იქნა ჟანგბადის კონცენტრაციის შტეკირება (Newesely et al., 1994) 5%-მდე და ნაკლებ მნიშვნელობამდე. ნიადაგის ასეთი გამოყოფა არ იყო რეკონსტრუირებული დაბალი აქტივობის დეგრადაციული სტრატეგიაში იგივე პირობებში. სიტუაცია უფრო რთულდება, თუ ნიადაგიც წყლით გაჯერდება თოვლის დნობის პერიოდში. განსაკუთრებით მაშინ, როცა ნიადაგის ღრმა ფენებში დრენაჟი შეუვრცხებელია ყინულის შრით. ასეთ განმეორებად ანოქსიას ნიადაგი პასუხობს კარგად გამოშრალ მალაჩიის მგელოზე მიკროფრომონადირიფრო ფენების წარმოქმნით (Burger, Franz 1969, იხ. მე-8 თავი). ასეთი სტრუქტურული სიტუაცია განსაკუთრებით მოქმედებს "თოვლის ფიტოცენოზებზე", ვერ-ვერობით არ არის ცნობილი, თუ რამდენად მგრძობიარეა მალაჩიის "თოვლის მცენარეთა" სახეობები ჟანგბადის ნაკლებობის მიმართ, მაგრამ აღმინდა, რომ ზოგიერთი არქაიკული მცენარის ჩრდილოეთის პოპულაციები (სამხრეთის პოპულაციებისგან განსხვავებით) ძალიან გამძლეა (Crawford et al., 1994). დაბალ ტემპერატურაზე მცენარეები, ჩვეულებრივ, უძლებენ ანოქსიას (Crawford, 1992). თუ გაითვალისწინებთ იმ ფაქტს, რომ ცველაზე მაღალი მიკრობული აქტივობა შეინიშნება უშუალოდ თოვლის დნობის შემდეგ (Schinner, 1981), ნიადაგის მიკროორგანიზმები ძირითადად უძლებენ ასეთ პირობებს, (მაგრამ მიკრობთა გარკვეულმა წევრებმა შეიძლება ვერ გაძლოს).

თოვლის საფარი, გარდა თოვლის საფარის ქვეშ მყოფ გარემოზე ასეთი პირდაპირი, მიკროკლიმატური და ატმოსფერული ზემოქმედებისა, მექანიკური ძალე-ბითაც მოქმედებს მცენარეულ საფარზე (Larcher, 1985a; Marchand, 1991). ის აზიანებს ან ამტვერებს კიდევ ვერტიკალურად მდგომ მცენარეებს, და მხოლოდ იმ ბიჭებსა და ტანბრელილ ხეებს ("კრემპოლი") შეუძლია გადარჩება, რომლებიც იტანს სხვადასხვა გარეო მალის ზემოქმედებას ელასტიური ლეივანისა და მძლევი ტოტების მუშეობით (სურ. 5.6). გაზაფხულზე, ამინდის გარკვეულ პირობებში, მცენარეებზე მიყინულ თოვლს ციკაბო ფერდობიდან წამსვლისას შეუძლია მიწიდან ამოღადილოს კორდის საფარი. ეს ზიანს აყენებს მოტოვებულ ალაურ საძოვრებს, რომლებიც ზამთარში მაღალი, მკვდარი ბალახითაა დაფარული. მცოცავი თოვლის ან ზევის, და თანხლები ტალახის ან ქვის მასალის გადაადგილებას მიძობარაში მოჰყავს ქვების და ფხვიერი მიწის დიდი მექანიკური მასა (სურ. 5.7). გარდა ამისა, თოვლი სხვადასხვა გზით მოქმედებს ნიადაგის ეროზიას და ფერდობის სტაბილურობაზე (Billings, 1973; Franz, 1979; Newinger, 1980; Fox, 1981; Stanton et al., 1994; ასევე იხ. მე-9 თავი).



სურ. 5.6. ყინულოვან ქარს, თოვლვარცხვას და ყინვას შეუძლია გადატეხოს ღეროები და ტოტები და დაზიანოს გამოზამთრებული ფოთლები. განსაკუთრებით სახიფათოა ხეებზე დიდი რაოდენობით სველი თოვლის დაგროვება. თუკი ამას მოჰყვება ყინვები, ტოტები მასობრივად იმტერება. იმისთვის, რომ ხეები მრავალწლიანი ბუჩქად გადაიქცეს საცმარისია, რომ ასეთ მოვლენას ადვილი ჰქონდეს ყოველი 20-50 წლის პერიოდულობით. ავსტრალიის ყველაზე მაღალმთიან რაიონში გაერტყელებული ერთ-ერთი ხე — *Eucalyptus pauciflora*, თოვლიანი მთები, პერიშერის მთა, 2050 მ, 1989 წლის ივნისის ბოლო.



სურ. 5.7. ზეავეები წარმოქმნის განსაკუთრებულ აღბურ კაბიტატებს. სადაც ადვილი აქვს რეველარულ მექანიკურ სტრესს, ხანგრძლივ თოვლის საფარს, ნაშალის, ქვიანი მასალისა და წერილი სუბსტრატის დიდი რაოდენობით დაგროვებას. ზეავეები ასევე იწვევს ტყის ზედა საზღვრის ქვემოთ მაღალმთის ფლორის ელემენტების ჩამოტანას და გაერტყელებას (სულრაინი, ტროლი, ავსტრია).

მცენარის საპასუხო რეაქციაში თოვლის საფარის მიმართ

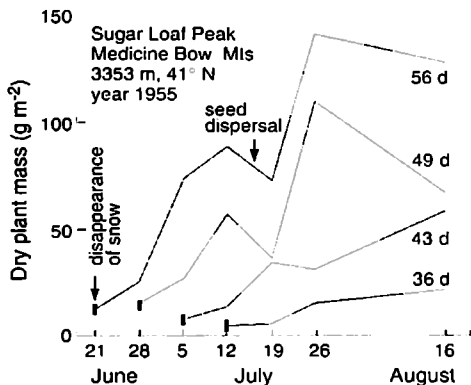
როგორც განხილული იყო მე-4 თავში, მაღალმთაში თოვლის განაწილების სურათი და თოვლის ხანგრძლივობა წარმოქმნის მცენარეულობის ტიპების საკმაოდ სტაბილურ მოზაიკას, რომელიც შეესაბამება თოვლის ღნობის იზოხაზებს, თუმცა ძირითადი მექანიზმები ყოველთვის არ არის ნათელი. თოვლის ხანგრძლივობას, მცენარეულ საფარსა და მცენარის პროდუქტიულობას შორის მჭიდრო კავშირია (Billings, Bliss, 1959; Kluge-Pumpel, 1982; Ostler et al., 1982; Galen, Stanton, 1995; სურ. 5.8). რაც უფრო ხანგრძლივია თოვლის საფარი, მით მეტადაა გამოკვეთილი ეფექტი და მით ნაკლებ მცენარეს შეუძლია გადარჩეს ამ პირობებში. ამიტომ, შეზღვევთ თოვლის საფარის პრობლემის განხილვისას, განსაკუთრებული აქცენტი გაკეთდება თოვლის საფარის ხანგრძლივობაზე.

ხანგრძლივი თოვლის საფარის ქვეშ სიცოცხლისათვის სამი ფუნდამენტური წინაპირობა არსებობს:

ფიზიკურ-ქიმიური სტრესისადმი და თოვლზე მცხ-

ოვრები პათოგენების მიმართ მდგრადობა; მცენარის ფენორიტმიკა უნდა თანხვედროდეს გარემოს თოვლით დაფარვის პერიოდს; ნახშირბადის წლიური ნამატი საკმარისი უნდა იყოს სასიცოცხლო ციკლის დასრულებისათვის და ხელი შეუწყოს მის მდგრადობას სათადარიგო სტრუქტურებითა და კლონალური ან რეპროდუქციული გამრავლებით (ეს უკანასკნელი შეიძლება არ იყოს მნიშვნელოვანი, როდესაც დიასპორები შემოიტანება "უკეთესი" კაბიტატებიდან).

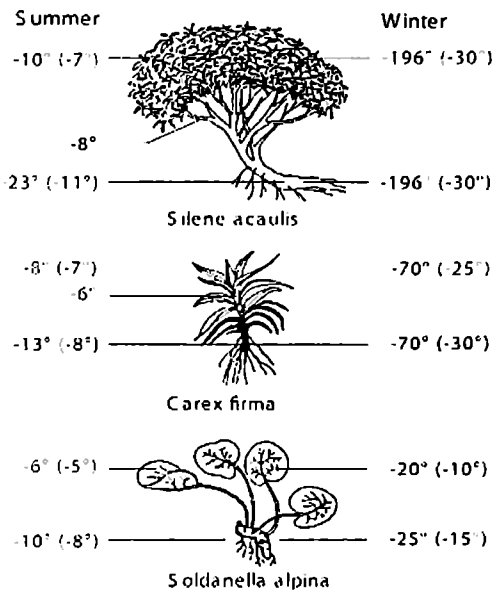
პირველი პირობა უფრო თოვლის დაფარვის პერიოდსა და თოვლის ღნობისას ღნობა-გაყინვის ციკლის ხანგრძლივობასა და ბუნებაზეა დამოკიდებული; ორი



სურ. 5.8. კლდოვან მთებში (აშშ) მცენარის შრალი მასის წარმოქმნა თოვლის დნობის გრადიენტის გასწვრივ მიწისზედა ცოცხალი მლლიანი ბიომასა რამდენიმეჯერ იყო განსაზღვრული ნაკვეთებში, რომლებიც განლაგებულია თოვლის დნობის თარიღების იზონაზებზე. ბიომასის შესწავლა იმ ნაკვეთებში, რომლებიც ყველაზე ადრე თავისუფლდება თოვლისაგან (56 დ იზონაზის თარიღი), გამოწვეულია თესვების გაბნევათა და ივლისის ბოლოს ასაკოვანი ფოთლების დაბერებით (ნახაზი შედგენილია Billings, Bliss, 1959 მიხედვით).

უკანასკნელის დამოკიდებულება უთოვლო პერიოდის ხანგრძლივობაზე კი, კრიტიკულია. სავეგეტაციო პერიოდში ნახშირბადის ნამატს განსაზღვრავს ამინდი, ნიადაგის ტენიანობა, საკვების ხელმისაწვდომობა და ბალახის მჭამელობა, ხოლო სეზონურ კლიმატურ პირობებში – მაღალმთის მცენარის ყველა ზოგადი სასიცოცხლო ასპექტი, რომლებსაც მომდევნო თავებში შევხებით. შემდეგ განხილული იქნება საკითხები, რომლებიც თოვლის საფართან უშუალო კავშირშია, თუმცა, თემატური გამიჯნვა უფრო პრაქტიკული, ეიღრე მეცნიერული ხასიათისაა.

უპირველეს ყოვლისა, გადალახული უნდა იქნეს სასიცოცხლო "ფილტვები". რა სტრეს-ფიზიოლოგიური ბარიერები უნდა გადალახოს მცენარემ, რომ გადაარჩეს ხანგრძლივი თოვლის საფრის პირობებში? ალპური სარტყლის ვერც ერთ სხვა ადგილას, გარდა ზამთრის თოვლის საფრის შემდეგი ადგილებისა, ვერ აღმოვაჩინებ მცენარეს, რომელიც ასე კარგადაა დატული ყინვისაგან, და შესაბამისად, რომელსაც ესაჭიროება ასე დაბალი მდგრადობა (Larcher, 1980; იხ. ასევე Kärner, Larcher, 1988; სურ. 5.9). თუმცა, თოვლის დნობისას გაყინვადნობის მდგომარეობას შეუძლია გარკვეული, გაყინვით



სურ. 5.9. სამხრეთ ვეროპაში გავრცელებული ალპური თოვლის სახეობის – *Soldanella alpina*-ის ყინვაგამძლეობა უფრო დაუცველ (თოვლის მცირე საფრით) პატიტატებში გამოზამორებულ სახეობებთან შედარებით არქტო-ალპური *Silene acaulis* ხშირად იზრდება ქარიან ქედებზე, თოვლის საფართან დამოკიდებულებაში *Carex firma*-ს შუალედური პოზიცია უკავია. რიცხვები მიუთითებს ყინვაგამძლეობის მაქსიმუმს, ხოლო ფრჩხილებში მოცემულია მდგრადობის თბილი ტემპერატურის ზემოქმედებიდან 3-5 დღის შემდეგ, რაც მიუთითებს მდგრადობის პოტენციურ შემცირებაზე თბილი პერიოდების განმავლობაში (Larcher, 1980).

გამოწვეული ზიანი მიაყენოს ჩვეულებრივ, ნაკლებად მდგრად ან ნაკლებად შეგუებულ მცენარებს (Larcher, 1985b). თუ სავეგეტაციო პერიოდის პიკს განმავლობაში ნიადაგის ტენიანობა მაღალია (მაგ., Billings, Bliss, 1959), ნაკლებ სავარაუდოა, რომ გათბობის ან გეალვის ეფექტებმა იმოქმედოს "თოვლის მცენარეებზე".

გეალვისგან გამოწვეული სტრესი შეიძლება გამოვლინდეს ორი არააბორდაბიო გზით. პირველი, საკვების ხელმისაწვდომობის შემცირებით ნიადაგის ზედა ფენის გამოშრობის პერიოდში (არ არის აუცილებელი ტურგორზე ზემოქმედება უფრო ღრმა ფენებში საკმარისი

ტენას არსებობის გამო). განსაკუთრებით გვიან დნობადი "თოვლის მცენარეებს" ემუქრებათ გაქრობის საშიშროება, რადგან წყლის შენახვის უნარი სუსტია ჰუმუსის მცირე შემცველობის გამო (Billings, Bliss, 1959). მეორე, "თოვლის მცენარეებისათვის" ზამთარში გვალვა სახიფათოა მაშინ, როდესაც თოვლი უცერად "უნეველი" მიმარიულებით გადაინაცვლებს, რაც გამოწვეულია ზვებით. ასეთ პირობებში ზამთრის გვალვას შეუძლია დაღუბოს მცენარე რამდენიმე დღეში, როგორც ეს იყო ნაჩვენებია ექსპერიმენტებში (Larcher, Siegwoll, 1985; სურ. 5.10). ამ ავტორებმა აჩვენეს, რომ ალპებში, მარადმწვანე ქინძარა ბუჩქი, *Rhododendron ferrugineum*, რომელსაც საჭიროებს მზგრად თოვლის საფარს (Fiedel, 1961), როდესაც მას თოვლი შორდება და ღეროები იყინება, ფოთლების გამოშრობის გამო კვდება



სურ. 5.10. მცენარეთა სახეობები, რომლებსაც გადარჩენისთვის სქელ თოვლის საფარს საჭიროებს, ზამთარის ნებისმიერ პერიოდში შიის ზემოქედების პირობებში, შეიძლება ვახდეს აქტიური, რაც მათთვის, იწვევს სიკვდილს. სურათზე ნაჩვენებია *Rhododendron ferrugineum*-ის ფოტოსინთეზზე *in situ* დაკვირვება ქ. ინსბრუკის მახლობლად შთა პატშერ-ოფელზე (ავსტრია).

3 დღეში. ქარინ ფერდობზე გავრცელებული სახეობის, *Loiseleuria procumbens*-ისაგან განსხვავებით (Körner, 1976, Grabherr, 1976), *Rhododendron*-ს თოვლის მოშორებიდან 2 საათის განმავლობაში შეუძლია აქტიური ფოტოსინთეზი და ბაგეების მიერ წლის ორთქლის გამტარება იზრდება, რაც, ზამთარში თოვლის საფრის მოშორების შემდეგ, იწვევს მის სიკვდილს.

"თოვლის მცენარის" მეორე კრიტიკული სასიცოცხლო ფაქტორია რადიაციული სტრესის თოვლიდან გამოსვლისას. თოვლის სწრაფად დნობისას, ერთი ან ორი დღის, ან რამდენიმე საათის განმავლობაშიც კი, მცენარის ქსოვილი შეიძლება აღმოჩნდეს დედამიწაზე გაზომილი მზის რადიაციის ეფლავზე მაღალი ინტენსიობის ზემოქედების ქვეშ (იხ. სურ. 3.11), კერძოდ, როდესაც მის ვარშემო ამრეკლავი თოვლიანი უბნებია. მაშინ, როდესაც ალპური მცენარეებისა და თოვლის წყალმცენარეების მათოტონინთეზირებელი სტრუქტურები კარგად ირეკლავს დამახინებელ რადიაციას (Caldwell, 1968; Robbrecht et al., 1980; Bergweiler, 1987; Caldwell et al., 1989; Thomas, Duval, 1995; Wildi, Lutz, 1996), თოვლიდან მოულოდნელად გამოსული, მოსვენების ფაზაში მყოფი ან განუფითარებელი ქსოვილი საფრთხის ქვეშაა. თოვლის საფრის საზღვარზე ზშირია ახლად ამოსული მოყვითალო ან მოწითალო ფერის ყლორტები ან ფოთლები (ფერადი სურ. 3). ტროპიკულ ზეთა ამონაზარდების მსგავსად, ამ ფაზის განმავლობაში მწვანე ქლოროპლასტების არარსებობა, ამცირებს მოკლევალდოვან შთანთქმას და საშუალებას აძლევს უჯრედებს გაიზარდოს. წარმოქმნას ვაკუოლები და დამცავი ეკრანი, სანამ ფოტოსინთეზის მექანიზმი სრულად ჩამოყალიბდება. ზოგიერთ, კერძოდ, ძალიან სწრაფად მზარდ სახეობას ამისთვის რამდენიმე დღე სჭირდება. ამ დროს ყინვამ შეიძლება შეწყვიტოს ან სულაც შეაჩეროს განვითარების ეს პროცესი, და ფოთოლს მთელი სიცოცხლის განმავლობაში დარჩეს ქლოროზული დარი (ლუტზი, პირადი ინფორმაცია). დნობადი თოვლის საფრის კიდევ მეოფი *Ranunculus adoneus*-ის ღეროს ექსტრაქტში აღმოჩენილი იყო UV-სხივების გამტარობის სწრაფი შემცირება (იხ. სურ. 8).

სხვა მცენარეებს თოვლიდან გამოსვლისას სრულიად აქტიური, მწვანე ფოთლები აქვს (მაგ., *Soldanella alpina*), რომლებიც მაშინათვე ამყაიანებს ფოტოსინთეზში ელექტრონული ტრანსპორტირების მაღალ უნარს (Bergweiler, 1987), და შესაბამისად, მზის ენერჯიის ბიოქიმიურ ენერჯიად გარდაქმნის შესაძლებლობას თოვლის მთლიანად გაქრობამდეც კი. მკვლევარებისთვის მოულოდნელად, პოკაიდოში მძიმე თოვლის საფრის ქვეშ გამოზამთრებული სახეობა *Aucuba japonica*, ყინულში 110 დღის განმავლობაში ინარჩუნებდა

მეცნანე პიემენტაციას და ფოტოსინთეზურ აქტივობას (Kume, Ino, 1993). აგრეთვე, ნაოხნი იყო თოვლის ხავსი "Anthelia sp., რომელიც ყინულში 9 თვე ინარჩუნებდა ფოტოსინთეზის უნარს (Loach et al., 1983); ასეთ პირობებს ვერ უძლებდა მთიერ თოვლის ხავსი "Polytrichum sp. მარადმწვანე Eriacaceae-ს წარმომადგენლების (მაგრამ არა ყველა სახეობის, მაგალითად, *Rhododendron ferrugineum*) ფოტოსინთეზური აქტივობა თოვლის ქვეშ მოსვენების მდგომარეობაში კვლეულობს ან წყდება, და 2 კვირა, ან მეტი დროა საჭირო, რომ ხელსაყრელ პირობებში მან სრულად აღდგინოს ეს უნარი (Grabherr, 1976; Karlsson, 1985). თოვლით დაფარული ფოთლებისაგან განსხვავებით, თოვლით დეკევილი მწვანე ფოთლები ხშირად კარგავს ფერს, რაც ჭარბი რადიაციული ენერჯის წინააღმდეგ დამცავ მექანიზმად მინუელი (იხ. წიგნის ბოლოს ფერადი სურ. 3). ამრიგად, მაღალი რადიაცია, თოვლის საფარიდან მოულოდნელად გამოსული, მილიანად მწვანე, მაგრამ ფიზიოლოგიურად დეზაქტივირებული ფოთლებისათვის შეიძლება უფრო დამოზიანებელი იყოს (Larcher, 1985b).

თოვლის საფრის მეცნარეები, ამ კრიტიკულ სასიცოცხლო ფაზის გასაყვლად გადარჩენის სხვადასხვა გზის მიხედვით (ყვითელი - კვირტის გამლისას, კარდისფერი ამონაზარდი, აქტიური მწვანე, პასიური მწვანე, ამ გაუფერულებული სასიცოცხლო ფორმები), შეიძლება დაეაჯგუფოთ "სტრატეგიის", სულ ცოტა, ექვს სხვადასხვა ტიპად (ზოგიერთი მაგალითი შემდგომში იქნება განხილული):

1. მეცნარე რჩება მწვანე და სრულად ინარჩუნებს ფოტოსინთეზურ აქტივობას (მაგ. *Soldanella*);
2. რჩება მწვანე, მაგრამ ფოტოსინთეზი დეზაქტივირებულია, და თოვლის გადნობის შემდეგ ესაჭიროება დაახლოებით 2 კვირა, რათა სრულად აღდგინოს ეს უნარი (მარადმწვანე Eriacaceae-ს ზოგიერთი სახეობა - *Vaccinium vitis idaeae*, *Loiseleuria procumbens*);
3. "პირობითი" წარმონაქმნი, ანუ თოვლის გადნობის შემდეგ გაშლილი ახალი მწვანე ფოთლები (მაგ., კრძმალევი სახეობები - *Alnus* sp. ან *Betula* sp., ფოთლოვანი ალპური ქონდარა ბუჩქები, *Carex* sp.);
4. ფოთლების გამწლა დაწყებულია თოვლის გადნობამდე და გაწვანება და ფოტოსინთეზის აქტივაცია იწყება გაშლისთანავე (*Erythronium grandiflorum*, *Ranunculus glacialis*);
5. ფოთლების გამწლა დაწყებულია თოვლის დნობისას ან დნობამდე, მაგრამ გაწვანება და ფოტოსინთეზის აქტივაცია შეჩერებულია (სწრაფად მზარდი, მდლოს მაღალი ბალახოვანი სახ-

ეობები, მაგალითად, *Geranium*-ის, *Rumex*-ის, *Angelica*-ის, *Luzula*-ის ვეარების სახეობები);

6. გადარჩენილია თესლი, რომელიც ღვიძება თოვლის დნობისას ან შერდე, და ამკარად, თოვლიდან უკუარი გამოსვლის შედეგად წარმოქმნილ ზოგიერთ პირობებს თავს არიდებს (თოვლის საფრის რამდენიმე იშვიათი ერთწლოვანი მეცნარე).

2, 3, 5 და 6 სტრატეგიები, ჩვეულებრივ, გვხვდება დაბალ სიმაღლეებზე, ტყის ზედა საზღვართან, სადაც თოვლიანი პერიოდი მოკლეა. 1 და 4 სტრატეგიები დომინირებს ღიდ სიმაღლეებზე თოვლის ყველაზე ხანგრძლივი პერიოდის მქონე ადგილებში, თუმცა, ასეთ ადგილებში ექსტრემ ტიპი შეიძლება არსებობდეს. საჭიროა ჩატარდეს თოვლიდან გამოსვლისას ამ ფუნქციონალური ტიპების შედარებითი, სისტემატური ფიზიოლოგიური ანალიზი, თუმცა, ალბათ, ამ პრობლემის გადაწყვეტის სხვადასხვა გზა არსებობს. სოველ შეთხვევაში, სახასუხო რეაქციების ეს ტიპები მჭიდროდაა დაკავშირებული სახეობების სპეციფიკურ ფენორიტმისთან (იხ. ქვემოთ).

ზემოთ აღნიშნულ პოტენციურად სამიშ, თოვლის საფართან დეკემბრულ ფიზიკურ-ქიმიური სტრუქტურის ფაქტორების გარდა, თოვლის საფრის მეცნარის მდგრადობის ყველაზე მნიშვნელოვანი კომპონენტი ბიოლოგიური ბუნებისაა: მიკრობული მათემატიკის, კერძოდ, "თოვლის ობის" ზემოქმედება. 0°C ახლოს ტემპერატურა ხანგრძლივი დროის განმავლობაში და სისხვეულ უზრუნველყოფს იდეალურ სასიცოცხლო პირობებს ზოგიერთი სოკოსათვის (მაგ., *Herpotrichia* sp., *Phacidium* sp.), და გაზაფხულზე, ხანგრძლივი თოვლის საფრის შემდეგ, მათ მიერ მიყრებული ზიანი ყოველთვის შესამჩნევია (მაგ., Watson et al., 1966; Smith, 1975; Frey, 1977; Aulitzky, 1984; Larcher, 1985b; Sturges, 1989). ეს შეიძლება ყველაზე კრიტიკული ფაქტორი იყოს ტყის ზედა საზღვრის მაღლა არსებული ხეების რვეენარაციისთვის, და შესაძლებელია ხსნიდეს მეცნარეოსიეთი სახეობების სიჭარბეს, რომლებიც გვიანი თოვლის საფრის ქვეშ მიწაში იზამთრებს. ასეთი პატიტატები თოვლის დნობისას თითქმის მიშველია. ხანგრძლივი თოვლის საფარს ზოგიერთი ლიქენი კი ვერ უძლებს (Benedict, 1990). თუ სახეობა არ იქნეს "თოვლის ობის" მიმართ ნამდვილ მდგრადობას, მაშინ მიზისქვეშა რვეენარაციული ბოლქვები ინვაზიას გადაურჩება. შესაძლებელია არსებობდეს "თოვლის ობის" მგრძობილობასა და გამოზამთრებულ ფოთლების კვებით ხარისხს შორის ურთიერთკავშირი. ადრე ზაფხულში მცირე რაოდენობის მინერალური ხასუქის დამატება მარადმწვანე ჯეუჯა ბუჩქებზე 5 წლის შემდეგ მთავრდება კატასტროფით: განოციერებული უბნები ამორჩევითად ნადგურ-

დება "თოვლის ობით" (Körner, 1984).

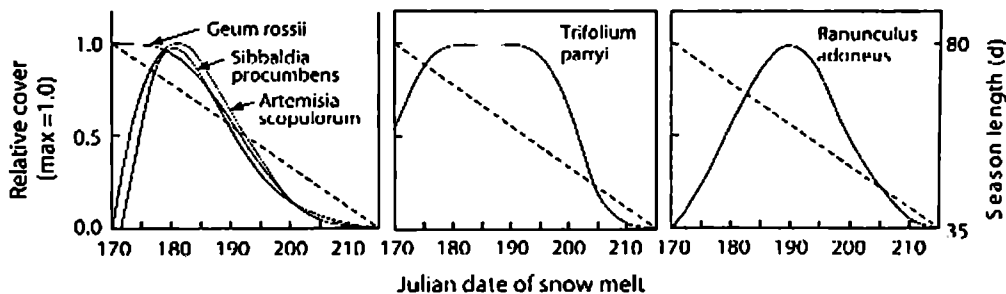
ჩვენ უკვე შევეხეთ თოვლის საფრის პრობლემის განვითარებასთან დაკავშირებულ ასპექტებს. ხანგრძლივ თოვლის საფართან და ზრდის მოკლე სეზონთან მტენარების შეუვების კლასიკური მაგალითია ფოთლის და საყვავილე კვირტის პრეფორმაცია წინა სეზონში (Larcher, 1980; იხ. ასევე თავები 13, 16; სურ. 16.1). ზოგიერთ სახეობაში შეიძლება წლიურად განხორციელდეს საყვავილე კვირტის ორი სრული პრეფორმაცია. მათი აქტიურობა შეიძლება მოხდეს ერთ სეზონში, თუ მტენარები უფრო თბილ კლიმატში იქნება გადატანილი (Prock, Körner, 1996). მაგრამ ყველა სახეობა არ იყენებს საყვავილე კვირტის პრეფორმაციის იმ გზას, რომელიც აღინიშნება სახეობებში, რომლებშიც ყვავილობის თოვლის დნობისას, ან მალევე დნობის შემდეგ. სხვა მტენარები, როგორცაა მაღალმთის მრავალი (aryophyllaceae (მაგ., *Cerastium* sp.)), ახლად ამოსულ ყლორტებზე წარმოქმნის ყვავილობა და ამგვარად გვიან ყვავილობს. მაგრამ ისინი ტიპიური თოვლის საფრის მტენარები არაა. ამომქმნისისა და ვივიპაროის მაღალი სიხშირე იყო რევისტრირებული (Molau, 1993) გვიანი დნობის თოვლის საფრის სახეობებში, რომლებიც ასევე აკლენს უფრო მაღალ პლოიდურობას. ვიდრე ადრეულად მოყვავილე მდელოს სახეობები, რომლებსაც, თავის მხრივ, აუტბრინდინგის (არანათესაური შეგვარება) უფრო მაღალი ხარისხი და თესლი-კვერცხუჯრედის შეფარების დაბალი მაჩვენებელი აქვს. შესაძლებს, თუ არა აღმოჩნდება ადაპტაციას, დამოკიდებულება განსაკუთრებით ხანგრძლივი ზრდის სეზონის სერიების სიხშირესა და დარღვევების სპეციფიკურ რეგიონებში (Chambers et al., 1990), მაშინ როდესაც დარჩენილ დროში (რაც შეიძლება საუკუნეები იყოს) კლონალური გამრავლება უფრო ხშირია (Bell, Bliss, 1979; Stenger et al., 1996).

განსხვავებული ფენოლოგიის მტენარებმა შეიძლება განსხვავებულად უახსუროს ხანგრძლივი თოვლის პირობებს. მაგალითად, ნაწილები იყო (Kudo, 1992), რომ ხანგრძლივი უთოვლო პერიოდები იწვევდა მარადმწვანე მტენარების ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლიობის შემცირებას (ფოთლოთა ამორტიზაცია უფრო სწრაფად ხდება). მაშინ როდესაც ფოთლოვანი ბუჩქები ფოთლებს უფრო დიდხანს ინარჩუნებდა. ნაწილებია (Inouye, McGuire, 1991), რომ *Delphinium nelsonii*-ის ყვავილობა დაგვიანებული იყო ნაკლებთოვლიან წლებში, რასაც ეს ატვორები უკავშირებდნენ ზამთარში ნიადაგის დაბალ ტემპერატურას, მაგრამ ეს შეიძლება ასევე მიუთითებდეს გარკვეულ ფოტოპერიოდულ კონტროლზეც. მრავალი სხვა მტენარების მსგავსად, ულტრაი და თანავეტორები (Walker et al., 1995) აღნიშნავენ, რომ კლდოვან მთებში ორ მდელოზე ძირითადი ფენოლო-

გიური შემთხვევები, როგორცაა ფოთლის მაქსიმალური სიგრძის ან ყვავილების რიცხვის პერიოდი მჭიდროდაა დაკავშირებული თოვლის დნობის პერიოდთან. ისინი დაკვირვებულნი ვაუგებარ მოვლენას – იმ წელს, როდესაც თოვლი გვიან დნებოდა, ფოთლები უფრო გრძელი იყო, რაც ასხვებს იმით, რომ დიდიოვლობა დადებითად მოქმედებდა ნიადაგზე. მათ დაასკვნეს, რომ "თოვლის მტენარებისათვის" კვებისა და ტენინაობის პირობები შესაძლოა უფრო მნიშვნელოვანი იყოს, ვიდრე უთოვლო პერიოდების (გარკვეულ ფარგლებში) ხანგრძლივობა.

მრავალი ფაქტით დასტურდება მტენარის შეგუებითი საპასუხო რეაქციის არსებობა მაღალმთის სეზონის დასაწყისში (Prock, Körner, 1996; მე-13 თავი). ნაწილებია, რომ ხანგრძლივი პერიოდის თოვლის განაწილების სიერეული სურათი ფიქსირებულია (Friedel, 1961; Stanton et al., 1994), ხოლო მოკლე პერიოდისა – არა, და რომ თოვლის დნობა აკონტროლებს მაღალმთაში სავეგეტაციო სეზონის დაწყებას პაბიტატებში, სადაც თოვლი გვიან მოდის ზოლზე. განვითარების ნეპისმიერი დაგვიანება (მაგ., ფოტოპერიოდული კონტროლით) ამკირებს ნახშირბადის დადებითი წლიური ბალანსის და დარჩენილი მოკლე სეზონის განმავლობაში თესლწარმოქმნის მიღწევის შესაძლებლობას. მტენარე მგრძობობარეა თოვლის დნობის ფიზიკური წინაპირობების მიმართ და მრავალი სახეობა იწყებს ზრდას და განვითარებას თოვლის გადნობამდეც კი (როგორც ზევით განვიხილეთ). ცენტრალურ პიმალაებში მაღალმთის უმაღლესი მტენარების 184 სახეობის ფენოტიპიკის გამოკვლევამ (Pangley et al., 1990) აჩვენა განვითარების კარგი სინქრონიზაცია თოვლის დნობასთან.

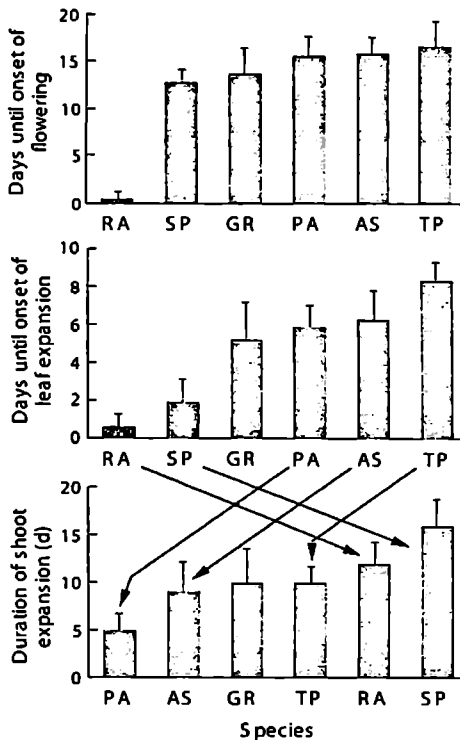
როგორც კი ვიწყებთ არა ერთი, არამედ რამდენიმე სახეობის განხილვას, ანალიზი საკმაოდ რთულდება. მაღალმთის მტენარები საერთო წესიდან არაა გამონაკლისი, რაც მრავალჯერ იქნება ილუსტრირებული ამ წიგნში. ამის ნათელი მაგალითია გალენისა და სტანტონის მიერ (Galen, Stanton, 1995) თოვლის საფრის მტენარების კვლევა კლდოვან მთებში. მათ პირველად რუკაზე აღრიცხეს თოვლის საფრის მდელოს სახეობების განაწილება წლიურად უთოვლო პერიოდის 80-დან 35 დღემდე გრადიენტის მიხედვით, და შემდეგ შეიტანეს ამ გრადიენტის ორივე ბოლოზე თოვლის დეპის ხანგრძლივობის მონაცემები. როგორც სურ. 5.11-ზე ნაჩვენებია, სახეობები, რომელთა განაწილების ასსულურტური საზღვრები მსგავსია, თოვლის დნობის გრადიენტის მიხედვით შეიძლება დავყოთ მიკროპაბიტატის უპირატესობის, სულ ცოტა, სამ კატეგორიად: *Geum rossii*, *Artemisia scopulorum* და *Sibbaldia procumbens* – უფრო ხშირად გვხვდება თოვლის საფრის საზღვრებთან, *Ranunculus aloneus* – ცენტრამდე შუა მანძილზე, და



სურ. 5.11. მცენარეთა გავრცელება თოვლის საფრის ხანგრძლიობის ზრდის გრადიენტის გასწვრივ (კლონანი მთები, აშშ). მარცხენა - სახეობები, რომელთა გავრცელების სიხშირე მტკნა თოვლის საფრის კიდეებზე; ცენტრში - სახეობები, რომელთა გავრცელება შედარებით მუდმივია თოვლის საფრის ფართო რაიონში (როგორც ცენტრში, ასევე კიდეებზე); მარჯვენა - სახეობები, რომლებიც ყველაზე დიდი სიხშირით გავრცელებულია თოვლის საფრის შუაში (Galen, Stanton, 1995) მონაცემების მიხედვით).

Trifolium parryi – ყველგან. თოვლის საფრის ხუთივე სახეობა შეიძლება გაიზარდოს ცენტრში, თუმცა აქ არ გვხვდება უმაღლესი მცენარეთა სახეობები ცივი, 35-დღიანი ზრდის სეზონის "უპირატესობით" (ყველაზე მაღალი ფარდობითი შეხვედრილობის თვალსაზრისით). ამ სახეობების ზრდის სიჩქარე და განვითარება თოვლის დნობის შემდეგ განსხვავდება (სურ. 5.12). *Ranunculus* პირველია, რომელიც იწყებს ყვავილობას და ივითარებს ფოთოლს, *Trifolium* - ბოლო; მათ შორისაა სახეობები, რომელთა მახასიათებლები შუალედურია. აქტიური ვეგეტაციური პერიოდი ხანმოკლეა იმ სახეობებისათვის, რომლებიც გვიან იწყებს ზრდას, და გრძელია იმათთვის, რომლებიც ადრე იწყებს ზრდას, *Geum*-ის ერთ სახეობას უკაცია შუალედური პოზიცია ყველა შემთხვევაში. აღსანიშნავია, რომ ფოთლის ზრდა იწყება თოვლის დნობის შემდეგ 1-8 დღის ინტერვალში. ბოლო ამონაზარდის გაზრდას სჭირდება 5-16 დღე - ამ დროის განმავლობაში თოვლის საფარი თბება 3 გრადუსით. თოვლზე ნებისმიერი მანიპულაცია სამი წლის განმავლობაში (ანუ თოვლის დნობის რეგულირება) (Galen, Stanton, 1995) უშუალოდ მოქმედებს "სწრაფი" ინიციაციის სახეობათა საფრის ცვლილებებზე, ანუ სახეობებზე, რომელთა განვითარება თოვლის დნობას მინიმალური დაგვიანებით მოსდევს. მაშინ როდესაც "ნელ" სახეობები უფრო მეტად მიიგრებიან. თოვლის ადრე დნობა "სწრაფი" სახეობებისათვის შეიძლება სასარგებლო იყოს, რადგანაც ისინი თოვლის ქვეშ ინარჩუნებენ მეტაბოლური მზადყოფნის მაღალ ხარისხს, რაც მოით-

ხოვს ენერგეტიკულ ცვლასა და განვითარებასთან დაკავშირებულ "მზადყოფნას" კვირტის პრეფორმაციის საშუალებით. ხანგრძლივი თოვლის საფრის ქვეშ შეიძლება განჩნდეს ის ზღვარი, როდესაც მზადყოფნის უწყვეტი შენარჩუნება უარყოფითი შედეგის მომტანი ხდება, მაგალითად, როგორც ეს ილუსტრირებულია *Ranunculus adoneus*-ის შემთხვევაში - სასურველი შედეგი შესუსტებულია თოვლის საფრის ცენტრში. დეტალურად აღეწერეთ ეს ექსპერიმენტი, რადგან ის აჩვენებს ხანგრძლივი თოვლის საფრის მიმართ მცენარის განვითარების სასასუხო რეაქციების მრავალ მნიშვნელოვან ასპექტს. მცენარეთა გეოლოგიისათვის კარგად ცნობილია, რომ: (1) სახეობა "უპირატესობას" ანიჭებს თოვლის ხანგრძლიობის გრადიენტის გარკვეულ დიაპაზონს, მაგრამ ასეთი "უპირატესი" დიაპაზონის სიდიდე განსხვავებულია სხვადასხვა სახეობისათვის ("უპირატესი" ნიშნავს მაქსიმალურ სიხშირეს, და არ გამოიყენება როგორც ოპტიმუმი ზრდის ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით); (2) ზონალური ადგილმდებარეობისგან დამოუკიდებლად, სახეობები განსხვავდება ერთმანეთისაგან განვითარების დინამიკით თოვლის საფრის პატიტატის ერთი ტიპის შეგნითაც კი; (3) თოვლის ხანგრძლიობის ცვლილების მიმართ რეაგირების სისწრაფისთვის საჭირო განვითარებასთან დაკავშირებული თვისებების პროფანოზული სიდიდე შეიძლება იყოს მტკნა, ვიდრე თოვლის დნობის გრადიენტის მიხედვით; (4) ზამთრამდე მეტაბოლიზმის სიდიდე განსაზღვრავს თოვლის დნობის შემდეგ განვითარებას.



სურ. 5.12. თოვლის მცენარეთა განვითარების სიჩქარე (სახეობები, რომლებიც წარმოდგენილია სურ. 5.11-ზე კლიუს *Sibbaldia procumbens* და *Poa alpina*). აღსანიშნავია, რომ სახეობების დახარისხება თოვლის დნობიდან ფოთლის გამოსვლასა და ყვავილობას შორის დროის ინტერვალის მიხედვით ერთნაირია, მაგრამ ყლორტის გამოსვლის ხანგრძლივობა (ქუდა დაიკრამა) გვინ მოყვავილე სახეობებში უფრო მოკლეა, ვიდრე ადრე მოყვავილებში. ნიადაგისპირა ჰერის ტემპერატურა იზრდება 3°C-ით (15.5-დან 18.5°C-მდე) დაეკორექციონს პერიოდის, 3-17 ივლისის, განმელობაში (Galen, Stanton, 1995).

გერეკრობით ზუსტად არ არის ცნობილი, ხდება თუ არა მაღალმთაში თოვლის საფრის სახეობათა ეკოტიპების განვითარება. არქტიკული თოვლის საფრის სახეობების მონაცემების მიხედვით ნაჩვენებია, რომ მოკლე მანძილებზე თოვლის საფრის და მდუღოს პოპულაციებს შორის არსებობს ნახშირბადის დაგროვების

ეკოტიპური, ანუ გენეტიკური დიფერენციაცია. ლაბორატორიულ პირობებში ნაჩვენებია იყო (McGraw, 1985a, 1995), რომ *Dryas octopetala*-ს თოვლის საფრის ეკოტიპები ძალიან კონკურენტუნარიანია და ეს ბიომასის ალოკაციით ხორციელდებოდა.

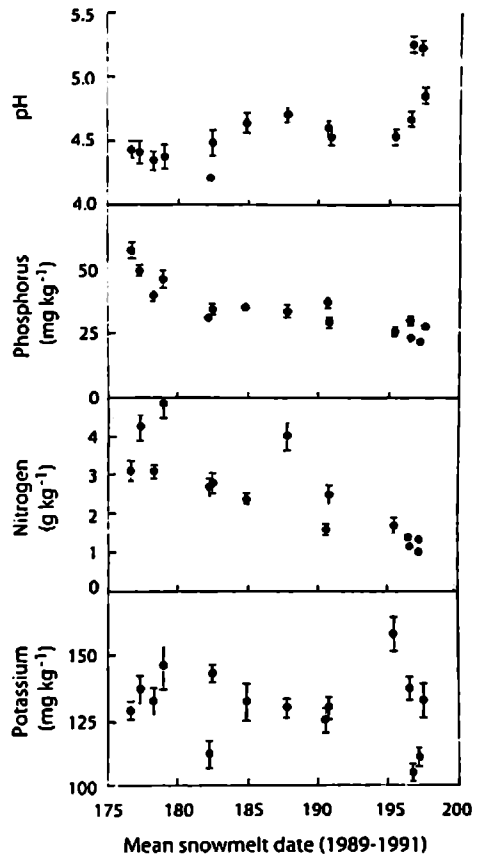
ზრდა და ფოტოსინთეზი. საჯვოა, რომ ფოტოსინთეზი მნიშვნელოვან როლს თამაშობდეს ხანგრძლივი თოვლის საფრის ქვეშ მყოფი უზღვევის მცენარეების ნახშირბადის წლიურ ბალანსში. სეზონის ერთი, მაქსიმალურად მზიანი დღის ნახშირბადის ნამატი საკარგოდ მეტია, ვიდრე მთელი ზამთრის განმავლობაში თოვლის ქვეშ ფოტოსინთეზის შედეგად მიღებული რაოდენობა. გაზომილი იქნა CO₂-ის ცვლა თოვლის საფრის გეოფიტში, *Eriophorum grandiflorum*-ში თოვლის დნობამდე და ერთი დღის შემდეგ (Hamerlynck, Smith, 1994). აღმოჩნდა, რომ ორივე შემთხვევაში მიიღება უარყოფითი სიდიდეები, მიუხედავად QFD-ის მაღალი მნიშვნელობისა თოვლის ქვეშ. მაგრამ თოვლის დნობიდან 2 დღის შემდეგ ფოთლებმა ფოტოსინთეზად მდგრად მდგომარეობას მიაღწია და მალე გამოაღწინეს ფოტოსინთეზის სრული უნარი. ავტორებმა დაასკვნეს (რაც ეთანხმება გალენისა და სტანტონის მონაცემებს), რომ ეს უფრო თოვლის დნობის შემდეგ განვითარების სიჩქარისა და მოკლე სეზონის უფექტური გამოყენების შედეგია, ვიდრე ფოტოსინთეზური აქტივობა თოვლის ქვეშ. დნობის სხვადასხვა პერიოდის თოვლის საფრის სახეობების შედარების შედეგად ამ ავტორებმა ასევე აჩვენეს, რომ თოვლის საფრის მცენარეები ყოველთვის უფრო დიდი ზომის იყო თოვლიდან გამოსვლისას ადრეული დნობის პირობებში, რაც წინა წლებში ორგანული ნივთიერებების მიწისქვეშა დიდი მარაგის წარმოიქმნის შედეგად იყოს. მოკლე გარდამავალი პერიოდის გამოკლებით, თოვლის დნობის პერიოდში ან თოვლის თხელი საფრის ქვეშ, ფოტოსინთეზი თოვლქვეშ მნიშვნელოვან როლს ითვს უნდა თამაშობდეს აგრეთვე ლიქენების ნახშირბადის ბალანსში (Sonesson, 1989; Kappen et al., 1995). ალბათ პირიქით, ხანგრძლივი თოვლის, ზომიერი ტემპერატურისა და მაღალი ტენიანობის პირობები ლიქენებსა და ზოგიერთ ხავსზე უარყოფით გავლენას ახდენს და ხელს უწყობს რესპირატორულ დანაკარგებს (იხ. მაგ., Benedict, 1990-ლიქენებისთვის; Losch et al., 1983 - ხავსებისთვის).

ფოთლის სტრუქტურა ზრდის მნიშვნელოვანი პარამეტრია. თოვლის ზოგიერთი ბალახოვანი სახეობისა და ჩრდილის მცენარის ფოთლების ზოგიერთი მასისათვის ბუფერი, მაგალითად, ნაზი ქსოვილი, ან ქლოროფოლის შემცველობა ფოთლის მწრად მასაში ერთნაირია, რაც ადრე იყო აღწერილი (Henrici, 1918). კონკურენციის ამსახველი ექსპერიმენტებით ნაჩვენებია იყო (McGraw,

1985b), რომ *Dryas octopetala*-ს ეკოტიპები უფრო ჩრდილის ამტანია, ვიდრე მდუღოს ეკოტიპები. თოვლის მრავალი ფოთლოვანი მცენარის ნახ ფოთლებს შეუძლია არეკლა (მაგ., Kudo, 1992), რაც ნაწილობრივ იყო მაღალმთის მცენარეებზე განედის დიდ ინტერვალში. კერძოდ, ფოთლის სპეციფიკური ფართი (SLA, ფოთლის ფართობი/შრალი მასა) იზრდება მაღალმთის საეკოტაპი სეზონის პოლუსის მიმართულებით შემცირებასთან ერთად, მაქსიმუმით – არქტო-ალპურ და მინიმუმით – ტროპიკულ-ალპურ მცენარეებში (Körner, 1989; Prock, Körner 1996). კონვანამდე მცენარეების ფუნქციონალური ზრდის ანალიზიდან ასევე ცნობილია, რომ მაღალი SLA სწრაფი ზრდის ძირითადი მახასიათებელია (Atkin, Cummins, 1994), რაც შესაძლებელია, თუ გავითვალისწინებთ, რომ ასეთ კაბიტატებში ზრდის პერიოდი ძალიან მოკლეა. ნაკლებად საეარაუდია, რომ სულ რაღაც 6-კვირის ასაკის ფოთლის ზედაპირზე მოხდეს ნახშირბადის დიდი მარაგის მოხმარება.

თოვლის მცენარეებში ნიადაგის ნაყოფიერება, სხვა ფაქტორებთან ერთად, განსაზღვრავს მოკლე სეზონის განმავლობაში ბიომასის სწრაფი წარმოქმნის შესაძლებლობას. კლდოვანი მიწების ალპურ სარტყლის კვლევის შედეგად ნაწილობრივ იყო (Walker et al., 1995), რომ სახეობების საპასუხო რეაქციებისათვის თოვლის დნობის კვებითი ეფექტები კრიტიკულია. ანალოგიური შედეგი მიიღეს ჩილეში (4000 მ, 30° S) ალპური სარტყლის სახეობების შემთხვევაშიც (Squeo et al., 1993). როგორც წესი, თოვლის ადრეული დნობის ზონათა ნიადაგები უფრო მდიდარია, ვიდრე გვიანი დნობის (სურ. 5.13), კერძოდ, მათ ჰუმუსის უფრო მაღალი შემცველობა აქვთ, რაც, როგორც აღმოჩნდა, დადებით კორელაციაშია მცენარის ზრდასთან დაკავშირებულ სხვადასხვა პარამეტრებთან (Scott, Billings 1964; Stanton et al., 1994). სურ. 5.8 აჩვენებს, რომ ზრდის პირველ კვირაში, თოვლის გვიანი დნობის უბნებზე ბიომასის ფარდობითი ზრდა ბევრად ნაკლებია (+22%) თოვლის ადრე დნობის უბნებთან შედარებით (+71, +80, 104%). ადრე დამდნარი თოვლის საფარი უფრო მდიდარია სახეობებით, ვიდრე რაიონები, სადაც თოვლი გვიან დნება (Stanton et al., 1994). თოვლის განაწილება ასევე გავლენას ახდენს ნიადაგის კრიოგენულ პროცესებზე (Johnson, Billings, 1962), ნარჩენების დაშლასა (O’Lear, Seastedt, 1994) და მიკრობულ აქტივობაზე (Schinner, 1981). ნიადაგი, თავის მხრივ, ხსნადი საკვები ნივთიერებების მნიშვნელოვანი წყაროა, რომლებიც გროვდება ზამთრის განმავლობაში და თოვლის დნობასთან ერთად გამოთავისუფლდება (Haselwandter et al., 1983; Bowman, 1992; Maupetit et al., 1995).

ამგვარად, თოვლის გარემო, მიკროგარემოს თავისე-



სურ. 5.13. ნიადაგის საკვები ნივთიერებებისა და pH-ის ცვლილება თოვლის დნობის განსხვავებული თარიღის (ივლისში) მქონე 15 მიკრორაიონის გრადიენტის მიხედვით ღრმა თოვლის საფრის ქვეშ (2 მმ ნიადაგის ფრაქცია, მოსკოტოს ქვლი, კოლორადო, 3650 მ). აღსანიშნავია, რომ pH-სა და P-ს (ექსტრაქცია ამონიუმის აცეტატით) ცვლილებები საწინააღმდეგოა, ხოლო თოვლის ხანგრძლივობის ზრდასთან ერთად ადგილი აქვს N-ის მუდმივ შემცირებას. K, Ca (ექსტრაგირებული, როგორც P) და ნიადაგის ტენიანობა არ იცვლება (ბოლო ორი არ არის წარმოდგენილი). გამუქებული არეები მოიცავს მონაცემთა 90%-ს (Stanton et al., 1994).

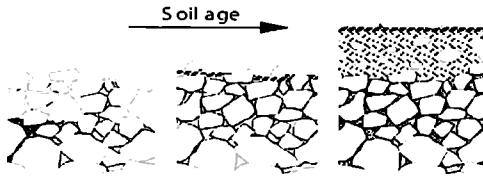
მაღალმთის მცენარეები წყალსა და მინერალურ ნივთიერებებს იღებენ სუბსტრატიდან, რომელიც მრავალი თვალსაზრისით განსხვავდება დაბალი სიმაღლეების სუბსტრატისგან. ძალიან მცირე მანძილებზე შეიძლება აღმოვაჩინოთ მაღალმთის ნიადაგის მრავალი სხვადასხვა ტიპი: ალპური ქვიშიანი ნიადაგები და ტორფიანი ჭაობები, მცირე სიძლიერის (A/C) ნიადაგები და ზოგიერთი ალპური მდელოს ღრმად გამოფიტული შრეებიანი ნიადაგები. მცენარეული მოზაიკა ნათლად ასახავს ნიადაგის ტიპს (Braun-Blanquet, Jenny, 1926). მრავალი შემდგომი კვლევით დადასტურებულ იქნა მაღალმთაში ნიადაგსა და მცენარეთა განაწილებას შორის მჭიდრო კავშირი (Neuwing, 1970, 1980; Gracani, 1972; Retzer, 1974; Franz, 1979). აქ არ შეეცხებით მაღალმთის ნიადაგის ტიპოლოგიის რთულ ბუნებას (იხ. ზემოთ მითითებული ლიტერატურა), მაგრამ შეეცდებით შეაჯამოთ ნიადაგის წარმოქმნისა და მისი ფუნქციის ზოგიერთი მნიშვნელოვანი ასპექტი. მაღალმთის ნიადაგის წარმოქმნის გეომორფოლოგიური მახასიათებლების გასაცნობად, შეიძლება იხელმძღვანელოთ შემდეგი ლიტერატურით: Troll (1944) (კლასიკური ნაშრომი), Caine (1974), Franz (1979), Harris (1981) და French (1996). თვალდაპირველად განვიხილოთ ზოგიერთი ფიზიკური ფაქტორის გავლენას ნიადაგის წარმოქმნაზე. შემდეგ კი გავცენობით ნიადაგის ორგანულ ნივთიერებებს და მოკლედ მიმოვიხილოთ ნიადაგის ორგანიზმებს და მათ აქტივობას. მაღალმთის მცენარეთა კვებითი ასპექტები წარმოდგენილი იქნება მე-10 თავში.

ალპური ნიადაგის წარმოქმნის ფიზიკური ასპექტები

არსებობს ოთხი პრინციპული წყარო ან ვექტორი, რომლებიც ხელს უწყობს მაღალმთაში წერილი მინერალური სუბსტრატის აკუმულაციას: (1) დედაქანების ეროზია, (2) მიზიდულობა (ფერდობზე და მის ქვევით). (3) სელიმენტაცია წყლით ან თოვლით (ზეაგები და

ა.შ.) და (4) სელიმენტაცია ქარის საშუალებით (ეოლური სელიმენტაცია). კრიოგენული პროცესები ოთხივე შემთხვევაში თავის როლს თამაშობს. ალპური ვაკეებზე გარდა სელიმენტაციისა, მეწყერის, ყინულის ნალექების, ღორღის აკუმულაციის ან დედაქანების გამოფიტვის და ზოგიერთ რაიონში ეულკანური ფერფლისა და ნაყრის საშუალებით წარმოიქმნება უხეში მატრიქსი, რომელსაც საწყის ეტაპზე წერილმარცვლოვანი ნალექები აესებს ან უერთდება. ასეთი უხეში ნივთიერებისგან შემდგარ მატრიქსში წერილი სუბსტრატი აკუმულირდება ძირში და შეიძლება ძალიან დიდ ხანს ვერ მიღწიოს ზედა ნაწილს. ეს ხსნის მცენარეთა მრავალფეროვნებას უხეშ, ქვიან მდელოზე. სადაც წერილი სუბსტრატი ჩაფლულია ქვიანი ნამსხვრევების ქვეშ (სურ. 6.1). ვიზუალური დაკვირვების შედეგად ხშირად მიჩნევიდნენ, რომ მაღალმთის ღორღიანი და ქვიანი მდელოების გარეშე ძალიან მშრალია მცენარეთა ზრდისთვის. ალპებში, ასეთ "ცხელ", ეკვატორული სახის ცარცულ ღორღიან ფერდობებზე უხეში ნივთიერების ზედა ფენების მოშორებამდე და მოშორების შემდეგ მცენარეთა ზრდის წყლის რეჟიმის შესწავლა (Pisek, 1956) აჩვენებს, რომ ეს მოსაზრება მცდარია. ნიადაგის ტენიანობა, ჩვეულებრივ, დიდია, რადგანაც სუბსტრატი კარგად ირეკლავს ატმოსფერულ ზემოქმედებას. თუმცე, ეს სუბსტრატები, მზიანი ფერდობების ან დაბალი განედების გარდა, მცენარეებისთვის, როგორც წესი, საკმაოდ ცივია, რადგანაც ფესვები ღრმადაა ჩაზრდილი და ნიადაგის რადიაციული გათბობა ძალიან შესუსტებულია.

წერილი სუბსტრატის აკუმულაცია ეოლური სელიმენტაციის სახით განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ალპური ნიადაგის წარმოქმნისთვის (იხ. Jenny, 1926; Franz, 1979; Litaor, 1988). ჩვეულებრივ, მშრალ დაბლობთან ასოცირებული მინერალური მტკრის ნალექები მომატებულია მაღალმთაში, განსაკუთრებით გეოლოგიურად "ახალგაზრდა" მთებში (ფაქტობრივად ყველა დიდი მთის ქედები) რამდენიმე მიზეზის გამო. მათგან ყველაზე მნიშვნელოვანია ახლად ეროზირებული ლანდშაფტი.



სურ. 6.1. რადგანაც უსუსი სუბსტრატის წერილი მასალით შესება იწყება ტეპოდან, "ნიადაგები" ბევრად ადრე წარმოიქმნება, ვიდრე ისინი გამოწინდება ზედაპირზე. ჩამარხული სუბსტრატი საერთოდ საკმაოდ ტენიანია და ცივდება მშრალი გარემო პირობებშიც. მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს ქარიზი მოტანილი მტერის ნალექები.

ლოკალური რეგულარული ქარები ("მთის ქარები") ხელს უწყობს რელიეფსა და მცენარეულობაზე მტერის დანალექების განაწილებას და ზრდას.

ეოლური სელიმენტაციის ინტენსივობის შესახებ საინტერესო მონაცემები იყო მიღებული გრუბერის (Gruber, 1980) მიერ. ცენტრალურ ალპებში შვედრეუბული იყო მტერის დანალექები 7-8 თვის ხანგრძლივობის თოვლიან ადგილზე 20 ალპურ და 2 მაღალმთიან რაიონში და ასევე, უთოვლო პერიოდის განმავლობაში იგივე რაიონის 6 უბანში 2 წლის განმავლობაში. ერთი რაიონის გამოკლებით აღინიშნა დალეუქის ძალიან მაღალი ხარისხი; მინერალური მტერის მნიშვნელობები თოვლიან და უთოვლო პერიოდებში აღმოჩნდა 70-80 გ მ⁻² და 15-30 გ მ⁻². შესაბამისად, რაც იძლევა საერთო მნიშვნელობას, დაახლოებით 1 ტ კა⁻¹ წელი⁻¹. ნიადაგის მოცუბული სიმკვრივის - 2.55 გ სმ⁻³, და ფორაინობის ზოგადი მაჩვენებლის - 50%-ის საშუალებით, გამოანგარიშებულ იქნა დალეუქის რაიონებში ნიადაგის ჭრილის საშუალო წლიური ზრდა - 0.08 მმ (80 მმ 1000 წელში). გრუბერის მიერ მიღებული მონაცემები იცვლებოდა 0.01-1.45 მმ წელი⁻¹ ინტერვალში. დალეუქის მინიმალური ხარისხი საკმარისია იმისათვის, რომ გამყინვარების შემდგომ პერიოდში მომხდარიყო წერილი სუბსტრატის 10 სმ სისქის ფენის აკუმულაცია. ექსტრემალური მნიშვნელობა, 1.45 მმ წელი⁻¹ რეგისტრირებული იყო ალპების ჰოპე ტაუერნის (Hohe Tauern) რეგიონის ცენტრში, გამიშვლებულ ფილიტურ ღორღზე და მცოცავი ყინულის საზღვრებზე ქარის მიმართულებით. ამ საკმაოდ ტენიან რაიონში ქვიშის მცირე "დიონებში" კი იყო შემჩნეული, არაა გასაკვირი, რომ ქვიშისა და მტერის



სურ. 6.2. უსუსი ქვიშა ან ღორღიანი მასალა სწორად მცენარეების დასახლებისთვის პირველადი ნიადაგი. *Viola cheiranthifolia*, ტეიდეის მთა, 3600 მ; კუნძ. ტენერიფე (ესპანეთი).

გავრცელება უფრო ძლიერია მშრალ მთიან რეგიონებში (Franz, 1979).

რეგისტრირებული იყო განსხვავებული გეოლოგიის ალპური სელიმენტაციის ზონებში მტერის დიდ მანძილზე გადაადგილება (Retzer, 1974; Franz, 1979), რაც ხსნის კალკიუმით გამდიდრებული კაჟოვანი ნიადაგების და სილიკატური მტერით - სუფთა კირიანი ნიადაგების არსებობას, ეს კი, თავის მხრივ, ხსნის ზოგიერთ ფიტოფიზიოლოგიურ თავისებურებას. ცენტრალურ ალპებში გამოვლინდა გასაოცარი შედეგი (Gruber, 1980): არაკირიანი ნიადაგის მცენარეულობით CaCO₃-ს მტერის წლიური ნამატი იცვლებოდა 12-დან 1100 კგ კა⁻¹-მდე ეს უკანასკნელი მნიშვნელობა მიღწეულია ახლომდებარე რაიონებიდან მტერის გაღმობის შედეგად, მაგრამ საკმაოდ მაღალი ნამატის (100 კგ კა⁻¹), წყარო ნაპოვნი იყო, სულ ცოტა, 5 კმ-ის დაშორებაზე ქარის მიმართულებით.

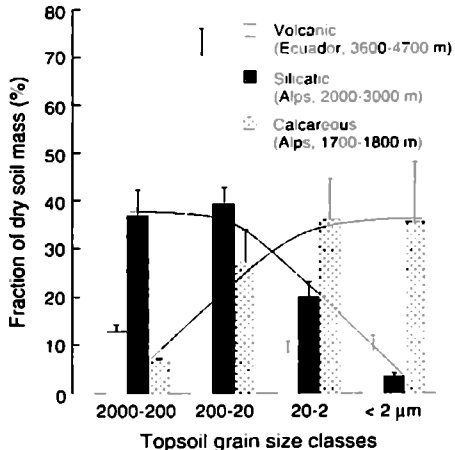
წერილი მინერალური სუბსტრატის ქართ გავრცელების შედეგად, მაღალმთის ნიადაგები ხშირად ძალიან წერილი. მარცვლის ზომის ნაწილაკების დიდ ფრაქციას შეიცავს. პლატოზე შეკრული მდლოს ნიადაგის ზედა ფენა, რომელიც არ არის მდიდარი რაიმე დანალექით, შეიძლება შეიცავდეს ძალიან წერილი ქვიშის, ან ლამის რამდენიმე დეციმეტრის სისქის შრეს. ნაჩვენები იყო (Holtmeier, Broll, 1992) რელიეფისა და მცენარეული საფრის ძლიერი გავლენა ნიადაგის ასეთ წარმონაქმნებზე. კლდოვან მთებში, ტყის ზედა საზღვრის ზევიან, დაზიანებულ წიწვოვანი ხეების დაჯგუფებების ქარის-

აგან დაცული რაიონში აღმოჩენილი იქნა ლიოსური ნალექები მინიკოსიტება, რომელსაც, ბენდიქტის (Benedict, 1984) თანახმად, მაღალბინაში შეუძლია გადაადვილება 2 სმ წელი სინქროთ. მრავალი სხვა მითანი რეგიონისათვის აღბური ლიოსის შესახებ მონაცემები აღწერილია ფრანცის მიერ (Franz, 1979).

აღბურ ნიადაგებში წვრილმარცვლოვანი ნაწილაკების განაწილება ძლიერადაა დამოკიდებული აგრეთვე დედაქანებზე (სურ. 6.3). სილიკატური ქანი (ფიქალი და განსაკუთრებით გრანიტი და გნეისი) წარმოქმნის უფრო მსხვილ საწყის მარცვლოვან სტრუქტურას, ვიდრე კირიანი ქანი, რაც მნიშვნელოვანია ქუჩის შემტველობისა და წყლის შენახვის უნარისთვის. მტერის სახით სუბსტრატის გავრცელებასთან დამოკიდებულად, მარცვლის ზომის სუბსტრატის გავრცელება იზრდება სიმაღლის ზრდასთან ერთად, რადგანაც

შედარებით ახლად გამოფიქვლი ნიადაგის მასალა უფრო მსხვილია და მაღალბინის ნიადაგზე უფრო ახალგაზრდა. უახლესი ვულკანური ნალექებიდან წარმოქმნილი მაღალბინის ნიადაგების მარცვლის ზომის უფრო მცირე, ვიდრე უფრო ძველი ნალექებისა. მაღალბინის ნიადაგის წარმოქმნაზე მკაცრ ფიზიკურ პიექტებს შორის შთაყარია **გაყინვის მუდგუნა** (Troll, 1944; Johnson, Billings, 1967; Smith, 1987). ხანმოკლე პერიოდში ნიადაგის ყველაზე ზედა ფენა შეიძლება გაიყინოს დღიური ციკლების მსხვერპლად, რაც ხშირად ასოცირებულია თოშის წარმოქმნასთან. ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში, ნიადაგის უფრო ღრმა ფენის გაყინვა შეიძლება მაშინაცხადდეს სუბსონური ციკლების მსხვერპლად. იბრეე შეზონურ ნიადაგი და მცენარეული საფარი იბრეეცა და სუბსონური პერიოდულად ფხეუბი ხდება. ასეთი, ყველაზე გამოწვეული, მოძრაობები, გაზაფხულზე ტენის მარტებასთან ერთად, ფერლობებზე, მორად პროცესებს აწეოს, როგორცაა ნიადაგის გაყვნივა (სოლოფუქცა). ამის შედეგად გაეკრები შეიძლება გაიყინოსიის ყინულის ღრმა ფენებით, ნიადაგის ყინული ამბეკცის დასარისებისა და ფორმწარმოქმნის პიექტება კარგადაა ცნობილი. ეს პიექტები ვეხდება, როგორც არქტიკულ, ისე მაღალბინის ღრმადებებზე (Troll, 1944; Rieger, 1974). მაღალბინის სახიციციხლო ზონაში ასეთი კრიოპელოგენური (ან "გაყინვისთან ახლო") პიექტების შესახებ მონაცემები მოიპოვებულია დედაბინის ყველა ნაწილში. ტროპიკული მითის ჩათვლით, შეიძლება მიუწინით, რომ გაყინვის სეზონური ციკლები უფრო ნაკლებად მნიშვნელოვანია ნიადაგის მოცულებისათვის, ვიდრე დღიური ციკლები. თუცა, მცენარეებისათვის ყინვისმიერი ამბურციის დღიური ციკლები შეიძლება კრიტიკული აღმწინდეს.

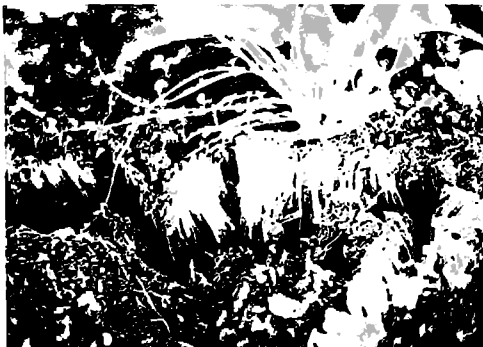
დღიური ყინვა-ღნობის ციკლები, განსაკუთრებით უთლოვ პერიოდში მაღალ განდებზე და წლის წესის ღრის ტროპიკებში, ნიადაგში მხოლოდ რამდენიმე სანტიმეტრზე აღწევს, მაშინ როცა სეზონური ციკლები მაღალ განდებზე შეუძლია შეაღწიოს ეტი მეტრზე, რაც მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული თოვლის საფარზე წყლის თხევად-მყარ მდგომარეობებს შორის გადასვლისას მოცულობითი ზრდის როლი შედარებით ნაკლებია ამბურციის პროცესში. ამბურციის პროცესი უზაფრესად გამოწვეულია თოშების ან ყინულის ლინების ზრდით თხევად ფორმებზე, რომელიც წყლის ზევით გადაადვილებას უწყობს ზედს. საჭიროა ნიადაგის სპეციალური ტექსტურა და გაციების სინქარისა და ნიადაგის ტენინობის გარკვეული კომბინაცია, რომ მცენარის ამონზარდისთვის, ნიადაგის ზედა ფენის გაყინვის ყველაზე საშიში ფორმა - ჯაგრისებური



სურ. 6.3. ნიადაგის ზედა შრის მარცვლოვანი სტრუქტურა 3 სხვადასხვა მითან რეგიონში (ზედა 3-15 სმ შრის საშუალო მნიშვნელობები). აღსანიშნავია, რომ უხუში მარცვლის ზომის დიდი ფრაციკა ევროპის ალპების ცენტრალურ, კრისტალური სტრუქტურის მქონე ნაწილში ვეხდება (9 განსხვავებული რაიონი და ნიადაგის ტიპი პოპე ტაუერნში - Hohe Tauern). წვრილი მარცვლის ზომის მასალის განსაკუთრებით მაღალი შემტველობაა ალპების ჩრდილოეთ კორტიკან რაიონებში (3 რაიონი და ნიადაგის ტიპი რაქს ალპზე - Rax Alpe), ხოლო ციწრო სპექტრი და შედარებით უხუში მარცვლის ზომის მასალა ნაპოვია ევკალიფორის მითის ახალგაზრდა უკლანურ ნიადაგებში (4 რაიონი კოტაქსისზე, ჩიმბორაზოსა და სხე. მდგომობები) (Franz, 1979).

თოში წარმოიქმნას, რომელსაც შეუძლია ნიადაგის ზედა, რამდენიმე მილიმეტრი ან სანტიმეტრის სისქის ფენა დანარჩენისგან 10 სანტიმეტრიანი შრით განაცალკევოს. ნიადაგის 1-3 სმ-ით ამობურცვა საკმაოდ ჩვეულებრივი მოვლენაა, როდესაც მცენარის ამონაზარდები და ფოთლები დანაწევრებული სახით ნაზი ნიადაგის ზედაპირზე ამოდის დნობის შემდეგ (სურ. 6.4). ამობურცული გრუნტის შეღებვის შედეგად ნაჩვენები იყო (Johnson, Billings, 1962), რომ ზედაპირის ნაწილაკების 10%, მიწის გაყინვიდან სამი ღამის შემდეგ ისევე ნიადაგში ჩატრიალდა. მცენარეთა ახლონათესაურმა სახეობებმაც კი შეიძლება საკმაოდ განსხვავებული საპასუხო რეაქციები გამოავლინონ ასეთი ფიზიკური დღიური ცვლელადობის მიმართ. როგორც ეს იყო დემონსტრირებული *Draba*-ს ორი სახეობისათვის 4250 მ სიმაღლეზე ვენესუელას პარამოში (Pfiffisch, 1988). ერთი სახეობა აღმოჩენილი იყო ყინვისმიერი ამობურცვის ადგილებში. მეორე კი მიკროპაბილატებში – ამობურცვის გარეშე, თუმცა იქვე ახლოს.

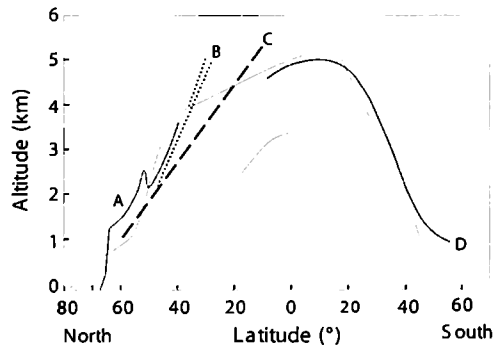
ნიადაგის დღიური მსუბუქი ყინვისმიერი ამობურცვისას თოშები შეიძლება არც წამოიქმნას. წელიწადში დაახლოებით 20 დღიური ყინვისმიერი ამობურცვის შემთხვევა (საშუალოდ 10 მმ) აღრიცხული იყო კანადის კლდოვან მთებში სეზონური პიკით ზრდის სეზონის დასასრულს (ოქტომბერში) (Smith, 1987). თოშის ფენომენის გავრცელების მსოფლიო რუკა და სიმაღლეების ინტერვალების მონაცემები წარმოდგენილია



სურ. 6.4. ნიადაგის ყველაზე ზედა ფენის გაყინვამ (ძირითადად უღრუბლო ღამების დროს) შეიძლება გამოიწვიოს მცენარეთა ამობურცვა. ფოტოსურათი გადაღებულია დილის 6 საათზე, 4600 მ სიმაღლეზე, კაიამბეს მთა (Cayambe), ეკვატორი.

ლოულერის (Lawler, 1988) მიმოხილვით სტატიაში (სურ. 6.5). ქვედა საზღვარი იწყება ზღვის დონეზე ზომიერ სარტყელში და მთავრდება 3500 მ სიმაღლეზე ტროპიკებში, ამგვარად, ის, თითქმის ყოველთვის, ტყის ზედა საზღვარზე ბევრად დაბლაა. ზედა საზღვარი მეტწილად გასდევს მაღალმთის მუდმივი გამყინვარების (თხელ) საზღვარს, რომელიც დაახლოებით აღნიშნავს უმაღლესი მცენარეების სასიცოცხლო ზონის სიმაღლის ზედა ზღვარს. ეს ნიშნავს, რომ თოშის წარმონაქმნები მაღალმთის სასიცოცხლო ზონაში შეიძლება აღმოჩნდეს, დედამიწის ყველა ადგილას. ის გვხვდება უთოვლო პერიოდებში უფრო მაღალ განედებზე და პიკს აღწევს სეზონის დასაწყისსა და ბოლოს.

მაღალ განედებზე ცივი სეზონის განმავლობაში გაყინვის ტემპერატურის ნიადაგში უფრო ღრმად შეღწევა იწვევს ნიადაგის მასიურ ამობურცვას (Troll, 1944; Johnson, Billings, 1962). კოლორადოში რეგისტრირებული იყო კლდოვანი მთების ნიადაგის 30 სმ-მდე ვერტიკალურად აწევა (Fahey, 1974). კანადის კლდოვანი მთებში, 2400 მ სიმაღლეზე, 2 წლის განმავლობაში, ნიადაგის ღრის მუდმივად გაზომვის შედეგად, პირველ და მეორე ზამთარში დაფიქსირებული იყო შესაბამისად, 23 და 45 მმ პიკები (Smith, 1987). მატუოკამ (Matsuoka, 1994) აღწერა უფრო მცირე გადაადგილებები იაპონიის აკისის ქედზე, 2900 მ სიმაღლეზე, მცენარეულობით ღარიბ ნაყარ ნიადაგზე. მან გაზომა 20 მმ-ის ამობურცვა 1 მ, და მეტ სიღრმეზე გაყინულ



სურ. 6.5. ნიადაგის ზედა ფენის გაყინვის გლობალური გავრცელება 113 გამოქვეყნებული შრომის მიხედვით. აღსანიშნავია, რომ ზედა ზღვარი მჭიდრო კავშირშია სხვადასხვა განედისთვის მითითებულ მუდმივი ყინვის საზღვრებთან (A-D) (Lawler, 1988).

ნიადაგში. ასეთ, შედარებით მცირე ამობურცვას ის ხსნდა გაყინვის ძალიან მაღალი სიჩქარით, რომელიც ხელს უშლიდა წყლის მიგრაციას ყინულის ფრონტისკენ. ლიტერატურული მონაცემების თანახმად (Smith, 1987), ნებისმიერი გაყინვა 2.5 სმ სიღრმის ქვევით არ იწვევს ნიადაგის დამატებით ამობურცვას. ამგვარად, იწვეა ნიადაგის ყველაზე ზედა ფენა. ორივე ავტორმა შესძლო თავიანთი დაკვირვებები რაოდენობრივად დაეკავშირებინა დნობის შემდგომ ნიადაგის გაყინვისასთან ფერდობის დახრის მიხედვით, რაც აღმოჩნდა დაახლოებით 3 სმ წელიწადში, ჭრილის ყველაზე ზედა 10 სმ შრისთვის იაპონიის მთებში (დახრა 29.0), და 0.5-0.8 სმ წელიწადში კანადის მთებში (დახრა 15-20.0). ახალ ზელანდიაში გაზომილი იყო (Mark, 1994) ოლე მუნის ქედის მხოლოდ 3-7^o დახრილობის ფერდობზე ბალიშა მცენარეებით დაფარული ნიადაგის ნაპრალებსა და ტოროსებში ნიადაგის დაღმავალი მოძრაობის სიჩქარე - 0.35 სმ წელიწადში, რაც მიუთითებს დახრის კუთხის ძლიერ გავლენაზე. შევიცარიის ცენტრალური ალპების დასავლეთის ციკაბო ფერდობზე, 2400 მ სიმაღლეზე, მოძრაი ნიადაგის ღარების გადაადგილების სიჩქარე აღმოჩნდა 3.7 სმ წელიწადში (Gamber, 1981). ამ დაკვირვებების თანახმად, მცენარეული საფარი უარყოფით კორელაციაშია ალბური ნიადაგის ნაპრალების მოძრაობასთან, მაგრამ გაურკვეველია საფარი იზრდება თუ არა მათი ინაქტივაციის გამო (რაც უფრო საყარაულოა), თუ ხშირი მცენარეული საფარი ახდენს მათ სტაბილიზაციას.

წლიური მინაცემების საფუძველზე შეუძლებელია, რომ ნიადაგის ასეთი მოძრაობები აეხსნათ მხოლოდ გაყინვის მოვლენით. ნიადაგის დახრილ ზედა ფენაში ტენის დაგროვება დამატებით, ბევრ შემთხვევაში, უფრო მნიშვნელოვან როლს თამაშობს. ავსტრიის ცენტრალურ ალპებში რეგისტრირებული იყო წელიწადში რამდენიმე დეციმეტრით ნიადაგის ამობურცვის შემთხვევები, რაც უმთავრესად გამოწვეული იყო გაზაფხულზე ტენიანობის გაზრდით (Veit, Holner, 1993; Veit et al., 1995; და სხვ.).

ასეთი გადაადგილებების სიდიდე მნიშვნელოვანია როგორც ნიადაგის პროცესების დინამიკის გასაგებად, ასევე მობილურ სუბსტრატზე გავრცელებულ მცენარეებზე მოქმედი ძალების შესაფასებლად. შესაძლებელია არსებობდეს რამდენიმე ვარიანტი, თუ რა გავლენას მოახდენს ფესვებზე ნიადაგის სეზონური ყინვით გამოწვეული ამობურცვა. კონუსის ფორმის ფესვები შეიძლება ამოგლეჯილი იყოს ნიადაგიდან (Perfect et al., 1988). თუ გაყინული ნიადაგი დაიმსხვრევა, ცილინდრული ფესვები უფრო ღრმად ჩამაგრდება ნიადაგში, როგორც არ უნდა იყოს აწვევის ხარისხი ფესვის

ყელთან. შეტრიალებული კონუსური ფესვები შეიძლება ჩამარხული იყოს წლების განმავლობაში. ამ პრობლემების თავიდან ასაცილებლად მცენარეებმა შესაძლოა ზოგიერთი კომპრომისული მორფოლოგიური თვისება შეიძინოს, როგორც ის ილუსტრირებულია სურ. 6.6-ზე. სურათზე მოყვანილია ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინის სუბტროპიკული ანდების მაგალითი (4250 მ), სადაც მცენარეულობაზე მოქმედებს ყველაზე მკაცრი ყინვები, და ის თითქმის მთელი ზამთარი თოვლის საფრის გარეშეა. ამ რაიონში მთავარდერძიანი ფეხა სისტემის მქონე სახეობების უმრავლესობას აქვს შეკუმშვადი პიპიკოტილი - ფესვის ზედა ზონა, რომელიც მონაწილეობს ამინაზრდის წარმოქმნის შემდეგ აპიკალური კვრტის რამდენიმე სანტიმეტრით უკან მიწაში ჩაწევაში. ფესვები ძირითადად, ცილინდრულია,

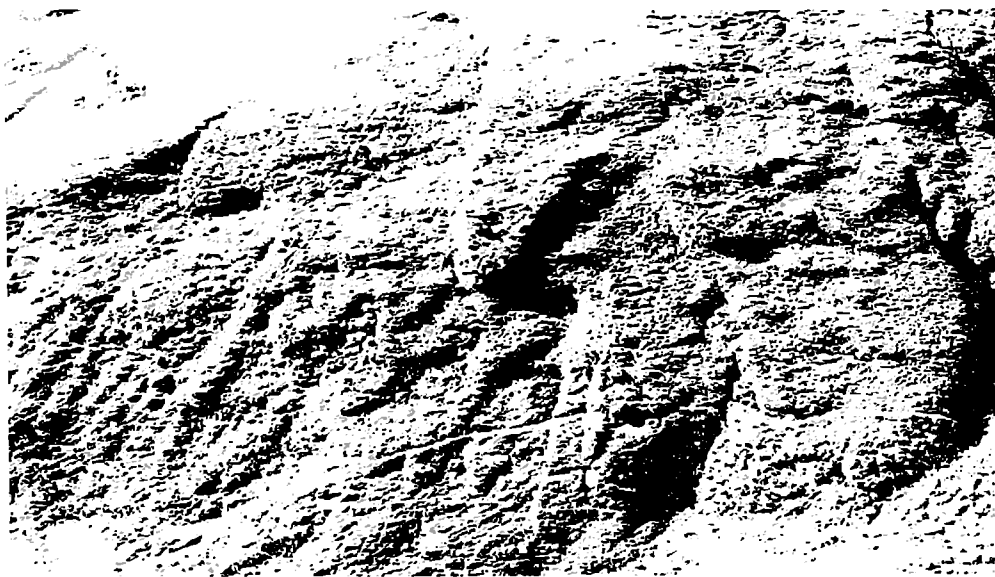


სურ. 6.6. მცენარეებს სჭირდებათ სქელი ფესვები, რათა გაუძლონ ვერტიკალურ ძალებს, რომლებიც წარმოიქმნება დიდ სიმაღლეებზე თოვლის დამკვიც საფრის გადნობის შემდეგ ნიადაგის გაყინვისას (ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინის ანდები, 4250 მ, *Lepidium* sp.). ასეთი, შეკუმშვის უნარის მქონე ფესვები ახალგაზრდა მცენარეებს თანდათანობით ექაჩება ნიადაგის ზედაპირიდან რამდენიმე სანტიმეტრით ქვემოთ (იხ. ასევე სურ. 12.16).

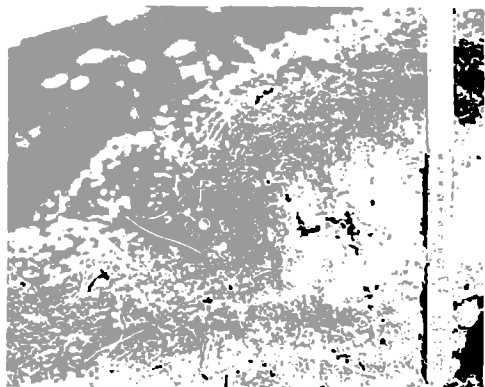
ზოგჯერ ბოილის ფორმისაც კი. რიდესაც ნიადაგის ზედა ფენა ამბურცელთა, ფესვი რომ არ გადატყდეს, ის არ უნდა გაიყნას. ეს როგორც მექანიკური, ასევე ფიზიოლოგიური საკითხია, რაც საჭიროებს შემდგომ კვლევას არქეოალბურ ტერიტორიაზე ყინვით ამბურცელ ნიადაგში აღმოჩენილი იყო მცენარეები, რომლებსაც ჰერად ხესტი ფესვები აქვთ, ვიდრე ნაკლებად დარღვეულ ნიადაგებზე მოზარდ მცენარეებს (Jonasson, Callaghan, 1992), რაც შეესაბამება ამ ავტორების დაკვირვებებს ფესვის დიამეტრის შემცირების შესახებ ნიადაგის დარღვევის ხარისხის ზრდის მიხედვით (იხ. ასევე Callaghan et al., 1991).

თუ მცენარე ნიადაგის ზამორის ამბურცვას გადაიონა, მან უნდა შეძლოს ფერდობზე პორიზონტალური გადაადგილება დნობის შემდეგ. ყოველ შემთხვევაში, თუ მცენარე აქტიურია და შეუძლია ამ მოვლენას უპასუხის კომპენსატორული ზრდით, ასეთი გადაადგილება ხდება. ეს არის ფუნქციონალური მორფოლოგიის საინტერესო ასპექტი, რამდენც დაკავშირებულია ზოგადად ციციბო და მიძრავ ნიადაგზე მცენარის სიცოცხლესთან.

ფერდობებზე ასეთი ვერტიკალური გაყინვა-დნობით მიძრაობებისა და ნიადაგის დატენიანების ხანგრძლივი მოქმედების შედეგი არის ფერდობის გაყუნთვა, რომელსაც სოლიფლუქცია ეწოდება. გაყუნთვის ხარისხი იცვლება სიმაღლის, ნიადაგის სტრუქტურისა და ტენის შემცველობის ცვლილებასთან ერთად, ხოლო ნიადაგის წარმოქმნილი ტიპები დამოკიდებულია იმაზე, ნიადაგის მიძრაობა ყველაზე ზედა ფენით შემოიფარგლება, თუ მთელ ჭრილს მოიცავს. საზოგადოდ, ზედა ფენების გადაადგილება წინ უსწრებს ქვედა ფენებისას, რაც მკერძივი ტორფის საფრის შემთხვევაში იწვევს „საპერო ვიბის“ წარმოქმნას და გაყუნთვის ფონტის გარდაქმნას სოლიფლუქციის განსაკუთრებით გამოხატულ ფორმას (სურ. 6.7, 6.8 და 6.9). სოლიფლუქციის ეს ტიპი იწვევს ნიადაგის შრეების სისტემატურ შერევას და წარმოქმნის დაფარულ პორიზონტალურ შრეებს. ამ პროცესმა შეიძლება გამოიწვიოს ტერასის (საფეხურის) წარმოქმნა, რომელიც ეწინააღმდეგება ფერდობის ზედაპირის ეროზიას, ისევე, როგორც ბალახისმჭამელი ჩლიქოსნების (როგორც



სურ. 6.7. სოლიფლუქცია იწვევს ნიადაგის ჩამოცობას ფერდობზე (ფურკას უღელტეხილი, შეიციარია, 2500 მ). ნიადაგი უფრო დნა შრეებად იყინება, ხოლო წყლით გაყუნთვა, განსაკუთრებით თოვლის დნობის პერიოდში, ასქარებს ამ პროცესს.

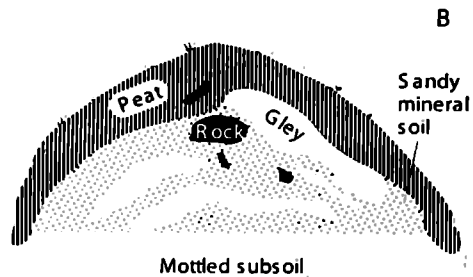
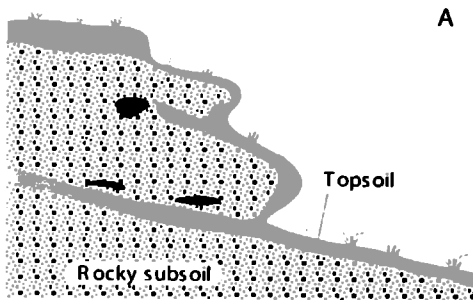


სურ. 6.8. 6.7. სურათზე ნაჩვენებია სოლიფლუქციის ვასკუ-
კვთი. ისრები აჩვენებს ნამარხულ, მუქი ქუბუხის ფენას (სურ.
6.9A).

გარეული, ისე შინაური) მიერ ტერასის წარმოქმნის
ფაქტი. ტერასისა და მისი ფრონტის (წინა ნაწილის)
მცენარეული საფარი განსხვავდება, რაც ზრდის მიკრო-
კაპიტატების მრავალფეროვნებას.

ფერდობებზე, სადაც ნაკლებად ხშირი მცენარეუ-
ლობაა, ყინვისმიერი ამობურცული გაფხვიერებული სუბ-
სტრატის გაყენება შეიძლება უფრო მაღალი ხა-
რისხითაც კი მიმდინარეობდეს (იხ. ზემოთ, იაპონიაში
აღწერილი შემთხვევა) და მხოლოდ "სკეიალისტ"
მცენარეებს მიეცეს მექანიკური ზეწოლისაგან გადარ-
ჩენის შესაძლებლობა. ჩვეულებრივ, ესაა მცენარეები
ძალიან წერილი ელასტიური ფესვებით თუ ბოლქვით
და რეგენერაციის მაღალი უნარის მქონე სხვა მიწის-
ქვეშა ორგანიზმით. ასეთ ფერდობებზე ზოგიერთი მომ-
კრო პიონერი მცენარის ფესვების კვალი შეიძლება
ვიპოვოთ მათი დღევანდელი მდებარეობიდან რამდენიმე
მეტრით მაღლა. აქ მცენარეთა ჩამარხვა ქვის ნამსხრე-
ვევითა და მტოცაივი ლოდებით ჩვეულებრივი მოვლენაა.

ყინვისმიერი ამობურცისთან ასოცირებული სხვა
კრიოპედოგენური მოვლენება პოლიგონალური ნია-
დაგები, გორღანდებისა და ნაპარაღების წარმონაქმნები,
ყინვის ტოროსები (სურ. 6.9) და სხვა, რომლებიც
მოქმედებს თოვლის სიღრმეზე, მიკროკლიმატზე, ნია-
დაგის ტენიანობაზე, კვებით შესაძლებლობებსა და მცე-
ნარეზე მოქმედ მექანიკური ძალებზე ყველაფერი ეს კი
გავლენას ახდენს მცენარეთა სახეობრივ განაწილებაზე.
ლიტერატურაში მოიპოვება მრავალი მაგალითი, რომ-



სურ. 6.9. სოლიფლუქცია (A) და ყინულის ტოროსის (ხორ-
ვის) წარმოქმნა (B) - ორი ტიპური კრიოპედოგენური მოვ-
ლენა დიდი სიმაღლების ან განედების ალპურ რაიონში
(Jonson, Billings, 1962).

ლებიც აღწერს ნიადაგის ასეთ სურათებთან მცე-
ნარეულობის შესაბამისობას. მაგალითად, ჩრდილოეთ
სკანდინავიაში (Jonasson, Sokid, 1983) ნაპოვნი იყო ბა-
ზოფილური ჭურჭლოვანი მცენარის სახეობები და
კრიპტოგამები ყინვით ამობურცულ პოლიგონალურ
ნიადაგზე, რომლებიც მეზობელ, ბუჩქოვან (მანანიან)
საკეებით ღარიბ ნიადაგზე არ აღმოჩნდა. ეს მოვლენა
ახსნილი იყო ამობურცული, და შესაბამისად, რეგულა-
რულად დარღვეული პოლიგონალურ ნიადაგში საკეების
უფრო მაღალი შემცველობით.

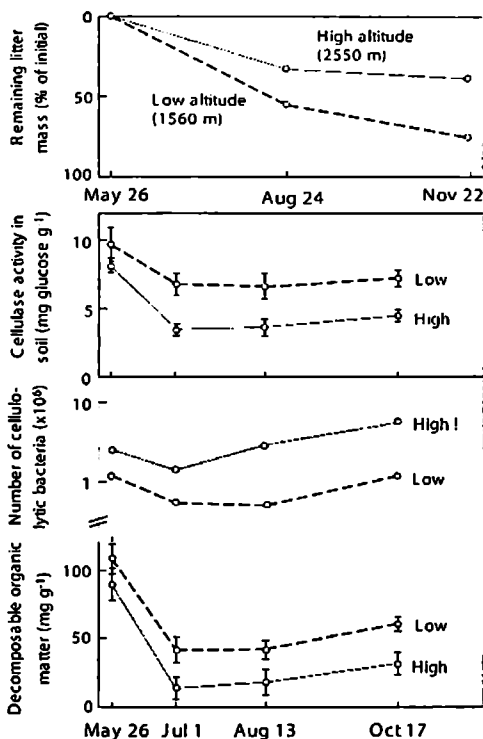
ასეთი კრიოპედოგენური აქტივობები სიმაღლის,
განედისა და ნალექი/ აორთქლება ფარდობის მატე-
ბასთან ერთად იზრდება, და შესაბამისად, რაც უფრო
დახრილია ტერიტორია, მით მეტად იზრდება მისი
მნიშვნელობა. ეს მოვლენა, თუ არ ჩათვლით ნიადაგის

6. მალაქთის ნიადაგები

ცხრილი ნ.1. ზომიერი სარტყლის მთების* დაბალ და საშუალო სიმაღლეებზე ნიადაგის ნახშირბადის მარაგის რაოდენობა ნიადაგის ფართის ერთეულზე

რაიონი	ნიადაგის ორგანული ნეოთერება (SOM) A- ფენაში (%)	ნიადაგის ფენის სისქე (სმ)		სულ (კგ C მ ⁻²)	ნახშირბადი C-ფენაში (მთელის %)
		(O+)+A+B	C-ფენა		
A. კლდეანი მთები (>3500 მ)					
ბახალტი	14	36	58	22	24
კრისტალური ფიქალი	15	25	67	15	14
გრანიტი	4	46	14	4	10
კვარციტი	10	56	26	10	6
ფიქალი	7	23	53	7	29
კორქა	8	46	30	8	14
B. ალაბები (ტიროლი) (ქარსოვანი ფიქალი)					
მანანასებრთა ქონდარა ბუჩქები 1980 მ	49	63	35	51	10
მანანას გართხმული ბუჩქები 2000 მ	13-81	51	25	31	18
2180 მ	30	30	22	18	9
C. ალაბები (შვეიცარია) (ქარსოვანი ფიქალი)					
ისლის კორდი, 2470 მ	5-14	30	30	9	32
D. დაბალი სიმაღლის ნიადაგები					
მოხსნული ნიადაგი	1-3			5-20	
საძოვრები	2-7		1 მ ჭრილი	10-30	
დაბლობის ტყეები	2-5			10-30	

* გამოთვლები ეფუძნება ნიადაგის სხვადასხვა ფენების სისქეს, ფორების მოცულობას, მოცულობით სიმკვრივეს და SOM-ის % მარეზებულს, მიჩნეულია რომ SOM-ის 50% ნახშირბადია. სადაც ფორების მოცულობა და/ან სიმკვრივის სიდიდეები არ არის მოცემული (A, ნაწილობრივ B), ფორების მოცულობებზე A, B და C ფენებისთვის შესაბამისად მიჩნეულია სიდიდეები 65, 50 და 40%, ხოლო მინერალური სუბსტრატის სიმკვრივედ - 2.5 გ სმ⁻³. C-ს გარდა ქვიანი მასალის მოცულობები უცნობია და არაა მხედველობაში მიღებული. ასეთი უზუსტობების გამო აუცილებელი ხდება ექსტრაპოლირება, ამიტომ ეს სიდიდეები მიახლოებითია და ცდომილება შეიძლება 30 იყოს. A-სთვის მცენარეულობის ტიპი და სიმაღლე არ არის განსაზღვრული (Retzer 1974 გვ. 779). B. ქონდარა ბუჩქები: *Vaccinium myrtillus* ტყის ზედა საზღვართან; გართხმული ბუჩქები: *Loiseleuria procumbens*; ქარის გაელენა მკვეთრად იზრდება სიმაღლის ზრდასთან ერთად (Larcher, 1977 გვ. 312). C, *Carex curvula*-ს შეკრული კორდები (Kürmer et al. 1996, შვეიცარიის ალაბები; Danneberg et al. 1980, ავსტრიის ალაბები - ორივე შრომაში მოცემული სიდიდეები მსგავსია). D, დაბლობის ნიადაგების რაიონების მონაცემები Schachtschabel et al. 1982 მიხედვით.



სურ. 6.10. ევროპის ალპებში სხვადასხვა სიმაღლეზე ფოთლის ქსოვილის დაშლა და მასთან დაკავშირებული სუბსტრატის და ზოგიერთი მიკრობიოლოგიური მახასიათებელი. ფოთლების ნიშნები თავსდება ბაღე-ტომრებში და იღებოდა ნიადაგის ზედაპირიდან 2-3 სმ-ით ქვემოთ. აღსანიშნავია ცელულოზურ აქტიუობასა და ცელულაზურ ბაქტერიების შორის უკუკავშირი (Schinner, 1982b).

ზედაპირის გაყინვას, იშვიათად გვხვდება მშრალ სუბტროპიკულ მთიან უბნებში (მსგავსი ლოკალური სურათები შეიძლება წარმოიქმნას ღივ სიმაღლეებზე ანდებში; ვეიტი, პირადი ინფორმაცია), მაგრამ გვხვდება უფრო ღირ სიმაღლეებზე, ტენიან ტროპიკულ-ალპურ პირობებში, მაგალითად, მთა ვილჰელმზე ახალ გვირაბში (4050-4500 მ). ეს მოვლენა ასევე რეგისტრირებულია აფრო-ალპურ სასიცოცხლო ზონაში, 3500 მ ზემოთ (Löffler, 1975 და ამ შრომაში მოყვანილი ლიტერატურა

რა) და ანდებში, 4300 მ ზემოთ (Furrer, Graf, 1978).

მუდმივი გამყინვარება არა მხოლოდ არქტიკული, არამედ მაღალმთიანი რეგიონებისთვისაც საკმარის წვეულებრივი მოვლენაა. ზოგიერთი მყინვარი შეიძლება იყოს განამარხებული, როგორც პასიური ყინულოვანი ქანის შემთხვევაში, რომლის დნობამ, შეიძლება სერიოზული გავლენა მოახდინოს შედარებით თბილი კლიმატის პირობებში დიდი სიმაღლეების ეკოსისტემებზე ფერდობის დესტაბილიზაციის საშუალებით; სხვა შემთხვევებში ის ასახავს დედამიწის ზედაპირის მიმდინარე თერმულ ბალანსს და შეიძლება იყოს უწყვეტიც და წვეტილიც (იხ. Pewe, 1983; VanTatenhove, Dikau 1990). მაღალმთიან მუდმივი ყინულის საზღვარი, ჩვეულებრივ, თანხდება უძველესი მყინვარების გავრცელების ზედა ზღვარს (Lawler, 1988). დიდი სიმაღლეების მყინვართა ფორმის შეიძლება განთავსებული იყოს მწირ სუბსტრატზე, ზუსტად მუდმივად გაყინული ნიადაგის კვალდაკვალ, რაც მკაცრად ზღუდავს მათი ფესვების აქტიუობას და ტენის შთანთქმის უნარს, როგორც ეს აღწერილია (Rawat, Pangley, 1987) ცენტრალურ ჰიმალაებში, 5600 მ სიმაღლეზე გავრცელებული მყინვარებისათვის. ზომიერი სარტყლის განედებზე მუდმივად გაყინული ნიადაგი შეიძლება ლოკალურად (ძირითადად პოლუსისკენ მიმართულ ფერდობებზე) ჩამოვიდეს ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეებამდე, მაგრამ ნიადაგი გაყინულია ისეთ დონემდე, რომელიც, ძირითადად, ხელს უშლის მყინვარის ზრდაში პირდაპირ ჩაჩვენას (>4 მ, მაგ., VanTatenhove, Dikau, 1990; ასევე Farey, 1974, რომელმაც აღწერა ნაკლებად ღრმა ყინულის შრეების არსებობა მაღალმთის მდელოებზე კოლორადოში). ზედა ალპურ სარტყელში ნიადაგი შეიძლება დარჩეს ლოკალურად გაყინული 0.5-1 მ სიღრმეებზე, როგორც ეს არის კლდეანი მთების პლატოზე, 3300 მ სიმაღლეზე (450 N) (Johnson, Billings, 1962). უფრო მაღალ განედებზე ალპური მუდმივი ყინული ახლოსაა დედამიწის ზედაპირთან, ისევე, როგორც ამას ადგილი აქვს არქტიკაში, ნიადაგის პროცესებთან და წყლის რეჟიმთან დაკავშირებული ყველა თანხმობი ეფექტით (Jonsson, 1986), და ის შეიძლება ტყიან ადგილებამდე კი გავრცელდეს (Kullman, 1989). მნიშვნელოვანია, რომ დღევანდელი მაღალმთის ნიადაგები ისტორიულ პერსპექტივაში ჩანს. ნიადაგის მრავალი თვისება შეიძლება დაკავშირებული იყოს რამდენიმე ათასი წლის წინანდელ კლიმატურ სიტუაციასთან (მაგ., ტენიანი პერიოდები უკანასკნელი გამყინვარების განმავლობაში, ან პოლოცენი ალპებსა და ანდებში; Veit, 1993, 1996).

ორბანული ნივთიერებები

ზემოთ აღნიშნული ფიზიკური პროცესები მცენარეთა ფესვებისთვის წარმოქმნის წყრილ, შელწვევად სუბსტრატს, რომელიც ბევრ შემთხვევაში შემდგომ აღარ ეითარდება. მაღალმთის ვრცელი რაიონები დაფარულია ასეთი განუყოფარებელი და არასტრუქტურირებული "ნიადაგებით", რომლებიც რეგულარულად ირთვეა გაყინვით, ეროზიით და გადაადგილებით, ამ ნიადაგებზე ვერ კიდევ სახლავს პიონერ მცენარეთა სახეობებისა და ნიადაგის ორგანიზმების დიდი რაოდენობა. ზრდის კომპაქტური ფორმები, როგორცაა ბალიშა მცენარეები და კროპტეაგები (ძირითადად ხეხეხები), ასევე მრავალი სპეციალიზებული ბალახოვანი მცენარე, მათ შორის, მარცვლოვანი ნაყოფინა ასეთ ვანუკითარებელ ნიადაგებზე. მათ მკერვი დაღარულ სისტემაში აკუმულირებული ნარევის ("კომპოსტის") საშუალებით, ხანგრძლივი სიცოცხლისუნარიანი ბალიშა მცენარეები ნაწილობრივ შორდება სუბსტრატს, და თავიანთ "საკუთარ" კვებით ციკლს უკავშირებს მდიდარ მიკროფლორას სხვა არასასურველ ნიადაგურ გარემო პირობებში (Schinner, 1982a, Körner, 1993).

როგორც კი სუბსტრატი უფრო სტაბილური ხდება და უზრუნველყოფს მცენარეთა უფრო ინტენსიურ და მდგრად ზრდას, მკედარი მცენარეული მასა იწყებს დაგროვებას, რაც იწყებს ბიოლოგიური ფაქტორებით განპირობებულ ნიადაგის წარმოქმნის ეტაპების მიმდევრობას. ამან შეიძლება მოიცავს ფართო რაიონები ან ქართი გამოფიტული ქვიანი ნაპრალები. ორი მნიშვნელოვანი კომპონენტი, რომელიც ხელს უშლის არაორგანულ სუბსტრატს, არის ნახშირბადშემცველი ორგანული ნერთების აკუმულაცია და პროტონების მუდმივი მიწოდება, როგორც CO₂-ის მთლიანი ფოტოსინთეზური კლების შედეგი. ნიადაგის მრავალრიცხოვანი ტიპი წარმოიქმნება ათასეული წლების განმავლობაში, რაც დამოკიდებულია როგორც სუბსტრატის სტრუქტურასა და ქიმიურ შემადგენლობაზე, წყლის რეჟიმსა და ტემპერატურაზე, მცენარის პროდუქტიულობაზე, ასევე სელიმენტაციითა და გაყინვის მოვლენით გამოწვეულ ისტორიულ ზეგავლენაზე (Jonson, Billings, 1962; Newinger, 1970; Reizer, 1974; Franz, 1979; Veit, 1993). საჭიროა ეუქასუხოთ ორ შეკითხვას: რატომ და რა პირობებში გროვდება ორგანული ნივთიერებები და რა მნიშვნელობა აქვს მას ნიადაგის არაორგანული მატერიისთვის?

ნიადაგის ორგანული ნივთიერება (SOM) ფართის ერთეულზე იზრდება სიმაღლესთან ერთად, და, ჩვეულებრივ, ჰქვს აღწევს მთის ტყის ზონაში, ზოგჯერ კი ვრცელდება უფრო დაბალ სიმაღლეებზე. დიდ სი-

მაღლეებზე SOM-ი მცირდება და უმცენარო სუბსტრატებზე ნულს უახლოვდება. ნიადაგის ზედა ფენის მშრალი მასის (A-შრე) ერთეულზე SOM-ის კონცენტრაცია ასევე იზრდება სიმაღლესთან ერთად, მაგრამ დიდ სიმაღლეებზე ის მტკლ იცვლება ექსპოზიციის ასაკის და დეკლანების მიხედვით. ეილერ სიმაღლის მიხედვით (ნიადაგის მშრალი მასის ნახშირბადის დაახლოებით 5-50%; Rehder, 1970), თითქმის სუფთა ორგანული სუბსტრატი შეიძლება ვიპოვოთ ზოგიერთი მთის მწვერვალზე, ისევე როგორც ნეშომალა კარბონატულ ქანებზე. მთელი ნიადაგისა და მისი ცალკეული შრეებისთვის სპეციფიკურ კონცენტრაციებს შორის მნიშვნელოვანი განსხვავებაა.

ზედა ალპურ სარტყელში SOM-ის სრული შემცირება, თუ მხედველობაში არ მივიღებთ განსაკუთრებულ შემთხვევებს, განაპირობებს სხვადასხვა ფაქტორები, კერძოდ, შემცირებული მცენარეული საფარი, ფესვებიანი ნიადაგის სიღრმე, მცენარეთა შემცირებული პროდუქტიულობა, და ზოგადად, ნიადაგის ასახვარდა ასაკი. ფაქტორებიდან, ეს ასახავს მაღალ განედებზე თოვლის ხანგრძლივობის გრადიენტს, რაც წინა თავეში იყო განხილული, როდესაც SOM-ი მცირდებათ თოვლის საფარის დიდი პერიოდის საშუალო მნიშვნელობების ინტერვალთა ვარდასთან ერთად (Johnson, Billings, 1962; Stanton et al., 1994). SOM-ის კონცენტრაცია ასევე მცირდება თოვლის საფარის ცენტრის მიმართულებით.

სამწუხაროდ, SOM-ის მნიშვნელობები იშვიათად არის დადგენილი მაღალმთის რაიონებისთვის, და ჩვეულებრივ, წარმოდგენილი კონცენტრაციების შესახებ მონაცემთა გამოყენება, ფიზიკური ასპექტის დეტალების ცოდნის გარეშე, ამ შემთხვევაში არ იქნება სწორი. ცხ. 6.1-ში მოცემულია ზომიერი სარტყლის მაღალმთის ნიადაგის ჭრილების ზოგიერთი მნიშვნელობა. ამ მწირი მონაცემების თანახმად, ნიადაგის ნახშირბადის მარაგი შეკრული მცენარეულობის ქვემ არსებულ განვითარებულ ნიადაგში, დაბალ და საშუალო ალპურ სარტყლებში, შეიძლება იყოს 5-დან 51 კგ^{მ²}-მდე (50-510 ტკ^{მ⁻¹}), მისი უდიდესი მნიშვნელობები (31-51 კგ^{მ²}) ჰუმუსურ ნიადაგებშია, მანანასებრთა უცუკა ბუჩქების ქვეშ ყველაზე დაბალ სიმაღლეებზე, 4-22 კგ^{მ²} (5-15 კგ^{მ²} 1977 წლის მისი; Webber, Ebert-ის მიხედვით) ნახშირბადის მნიშვნელობა უფრო დამახასიათებელია შეკრული ალპური მცენარეულობისთვის საშუალო სიმაღლეებზე (8 ადგილის მიხედვით საშუალო - 12 ± 6 კგC^{მ²}), რაც ასევე აღინიშნება სახანავ-სათვის მდებარეებზე, სამოვირებასა და ტყეებში დაბალ სიმაღლეებზე. ასეთ განვითარებულ ალპურ ნიადაგში მთლიანი ნახშირბადის მნიშვნელოვანი ფრაქცია, 6-29%, მოთავსებულია C-შირეში 0.3-1 მ-მდე სიღრმეებში.

სქელი ტორფიანი ფენები ძალიან ხშირია ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონებში, სადაც ნახშირბადის მარაგმა შესაძლოა გადააჭარბოს ცხრ. 6.1-ში მოცემულ მნიშვნელობებს.

აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ შეკრული მაღალმთის მცენარეულობის ნიადაგის ნახშირბადის მარაგის მნიშვნელობები ისეთივეა, როგორც დაბლობის ეკოსისტემისა, თუ გავითვალისწინებთ, რომ მთლიანი წლიური პირველადი პროდუქტი ალპურ სარტყელში 5-10-ჯერ ნაკლებია დაბლობის ეკოსისტემებთან შედარებით (იხ. ქვევით). ეკოსისტემის ნახშირბადის მთლიანი მარაგის მხოლოდ 3-5% არის დაკავშირებული ცოცხალ ბიომასასთან, 2-3% – მკვდარ მცენარეულ მასასთან და ნარჩენებთან, და დანარჩენი 92% მუქი კი, SOM-ის შემადგენლობაშია. შედარებისთვის, განვითარებულ ტყეებში ბიომასის SOM-თან ფარდობა ჩვეულებრივ არის 1:1. თითქმის მსგავსი თანაფარდობით ხასიათდება მდელოს ბალახოვანი ნიადაგი, მაგრამ იმ მნიშვნელოვანი განსხვავებით, რომ დაბალ სიმაღლეებზე SOM-ის კონცენტრაცია, ჩვეულებრივ, უფრო განზავებულია ღრმა პროფილებში. ცხრ. 6.1-ის თანახმად, ზომიერი სარტყლის ალპური ნიადაგების A-შირებში SOM-ის კონცენტრაცია საშუალოდ 2-5-ჯერ აღემატება დაბლო-

ბის საშუალო მნიშვნელობებს, თუ არ ჩავთვლით თითქმის სულთად ორგანული ტორფის ზოგიერთ ექსტრემალურ მნიშვნელობას. SOM-ის მსგავსი მაღალი კონცენტრაცია რეგისტრირებულია ტენიანი სუბტროპიკული და ტროპიკული ნიადაგებისთვის. ეილჰელმის მთაზე (ახალი გვინეა) 3450 მეტრზე მაღალ ალპურ სარტყელში ეს მნიშვნელობა აღმოჩნდა 12-19% (Hopp, 1976), ხოლო კენის მთაზე – 4150 მეტრზე, ნიადაგის ზედა 15 სანტიმეტრის შრეში – 6-13% (Rehder, 1994). სხვადასხვა ასაკის ლაეური ნაკადების ნიადაგების შესწავლამ (Vitousek et al., 1992) შესაძლებლობა მოგვცა გავვეყო SOM-ის ხანგრძლივი პერიოდის დინამიკა დიდ სიმაღლეებზე. ნიადაგის ნახშირბადის მარაგების შედარებამ ასაკი X სიმაღლე მატრიცის მიხედვით გამოავლინა, რომ ნახშირბადის აკუმულაცია თავდაპირველად უფრო სწრაფად მიმდინარეობდა დაბალ სიმაღლეებზე (უფრო ახალგაზრდა ლაეურ ნაკადებში), მაგრამ უფრო ასაკოვან ლაეურ ნაკადებში ნახშირბადის მაქსიმალური მარაგი ელირდება დიდ სიმაღლეებზე, რაც მიუთითებს SOM-ის აკუმულაციასა და მცენარის პროდუქტიულობას შორის უარყოფით კორელაციაზე ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში.

რატომ აკუმულირდება SOM-ი ასეთი მაღალი კონ-

ცხრილი 6.2.
ალპებში ნიადაგის სოკოების დომინანტური სახეობების გავრცელება სიმაღლის მიხედვით. აღსანიშნავია, რომ სიმაღლის ზრდასთან ერთად მრავალფეროვნება კლებულობს; 1000 მ ტრანსექტის გასწვრივ 18 გვარიდან მხოლოდ 1 გვარი გვხვდება (Schinner, Gstraunthaler, 1981)

სიმაღლე მცენარეულობა	1560 მ	1920 მ	2300 მ	2550 მ
	მდელო	საძოვარი	ალპური	ქვიანი
			დაკორდებული	კაპიტატი
			მდელო	
ნიადაგის pH	6.3	6.3	3.4	3.5
სოკოს სახეობები				**
<i>Cheatomium homopilatum</i>				**
<i>Cladosporium herbarum</i>				**
<i>Chrysosporium pannorum</i>				
<i>Monascus sp., Fusarium sp.</i>				
<i>Trichocladium opacum</i>				
<i>Trichoderma inflatum</i>				
<i>Aspergillus versicolor</i>				
<i>Aspergillus fumigatus</i>	*			
<i>Cylindrocarpon sp.</i>	*			
<i>Pseudogymnoascus sp.</i>	**			
<i>Volutella sp.</i>	*			
<i>Monilia sp.</i>	*			
<i>Penicillium sp.</i>	**			
<i>Mucor racemosus</i>	*			
<i>Mucor parvisporus</i>	*	**		
<i>Mortierella sp.</i>	*	*		

ცენტრაციით ნიადაგის შედარებით ვიწრო ფენაში, როდესაც ახალი ბიომასის წლიური წარმოქმნა ასე მცირეა დიდ სიმაღლეებზე? ახალგაზრდა "განვითარებად" ნიადაგში SOM-ი აკუმულირდება, ეინაიდან მასში ნახშირბადის არსებობის საშუალო დრო ცოცხალ ბიომასასთან შედარებით ბევრად დიდია. ფოთლის სიციცხლის ხანგრძლივობა შეიძლება იყოს ერთი სეზონი, მაგ., 60 დღე. მისი ნარჩენების სრულ სტრუქტურულ დაშლას შეიძლება დასჭირდეს 2 წელი მაღალ ალპურ ნაირბალახებში, ისლის ფოთლებში — 5 წელი, და გუჯგა ბუჩქების მარადმწვანე ფოთლებში 10 წელი ან მეტი. დროის ეს ინტერვალები საგრძნობლად მეტია, ვიდრე დაბალ სიმაღლეებზე, სადაც ფოთლების ნარჩენების უმეტესი ნაწილი ისევე ერთებას ახალ ციკლში მათი წარმოქმნის მიუღი წლის განმავლობაში. სტაბილურ სიტუაციაში, როდესაც ნახშირბადის წლიური ნამატი ტოლია წლიური ხარჯვისა, SOM-ის სრული წარმოება წელიწადში უახლოვდება ნულს.

შეიცარიის ალპებში, 2470 მ სიმაღლეზე ნიადაგის ზედაპირზე ბუნებრივად დაბერებული *Carex curvula*-ს წინა სეზონის ნარჩენები 10-კვირიანი სეზონის განმავლობაში თავისი საწვინი მასის მხოლოდ 10%-ს კარგავს, მაშინ როცა დაბალ სიმაღლეზე შეგროვებული და 570 მ სიმაღლის მდელოზე დატოვებული ნიმუშები 7 თვის განმავლობაში თითქმის ქრება (Amonie, Hirschel, 1997). ამკარაა, რომ ნახშირბადის ახალ ციკლში ჩართვის ეს პირველი საფეხურიც კი, მნიშვნელოვან დაგვიანებულია დიდ სიმაღლეებზე.

თუმცა, მაღალმთაში ნარჩენების დაშლას არა მხოლოდ მოკლე უთოვლო პერიოდები განაპირობებს. ავსტრიის ალპებში (47° N) 1000 მ ტრანსექტის გასწვრივ (1560-2550 მ), უთოვლო პერიოდში, ნარჩენების დაშლის ხარისხისა და მასთან დაკავშირებული მიკრობული პარამეტრების შედარების შედეგად (Schinner, 1982b) აღმოჩენილი იქნა მნიშვნელოვანი განსხვავებები (სურ. 6.5). მაღალმთიან რაიონში ნიადაგის 2-3 სმ სიღრმეში ბაღე-ტომორებში მოთავსებული ბალახოვანი ფოთლების მხოლოდ 46% დაიშალა მისიდან ოქტომბრამდე, ხოლო დაბალ რაიონებში, იგივე პერიოდში 86%. ცელულოზური აქტივობა მხოლოდ ნახევარჯერ იყო მაღალი, მაგრამ ცელულოზური ბაქტერიების რიცხვი რამდენიმეჯერ მეტია მაღალმთაში. ნიადაგის ზედაპირულ შრეში დაშლადი ორგანული ნივთიერების წილი ბევრად ნაკლები იყო ალპურ სარტყელში. ამგვარად, მიკრობული აქტივობა, როგორც ჩანს, მცირდება მაღალმთის მდელოს პირობებში, მაგრამ მიკრობთა რაოდენობა საკმაოდ გაზრდილია, რაც მიანიშნებს ბაქტერიული ცელის ბევრად ნაკლებ სინქარზე. ეს ფაქტები ადასტურებს დაკვირვებებს, რომ ნიადაგის CO₂-ს გარ-

დაქმნა მცირდება სიმაღლესთან ერთად, როდესაც ნიადაგის გაფილტრული ნიმუშები თავსებობდა ინკუბატორში ერთნაირ ტემპერატურებზე (Schinner, Gstraunthaler, 1981; Schinner, 1982b; Davis et al., 1991).

შემდეგ ეტაპზე ნახშირბადი თანდათანობით შედის SOM-ის მარაგში შემგვობი მიკრობული აქტივობის საშუალებით და წარმოქმნის კომპლექსურ ნაერთებს, რომელთაგან ზოგიერთს მრავალი ათასი წელი სჭირდება, რომ ნაერთის ხელახლად ციკლში და დატოვოს SOM-ის მარაგში CO₂-ს, CH₄-ს ან სხვა აირის ან ხსნადი ნაერთის სახით. მაგალითად, ჭობიანი ნიადაგების ჰუმუსის მყაეებში ("ჰუმუსოვანი" ნაერთების ერთ-ერთი ყველაზე მდგრადი ჯგუფი) ნახშირბადის საშუალო ასაკი განისაზღვრა 5400 წლით (იხ. Schachtschabel et al., 1982), სხვა ნაერთებს, როგორცა ფულვონის მყაეები, "მხოლოდ" 2000 ან 3000 წელი სჭირდება განახლებისთვის, ხოლო ნახშირბადის ზოგიერთ დაბალ-მოლეკულურ ნაერთს შეუძლია მაშინათვე ჩაერთოს ახალ ციკლში. ავსტრიის ალპებში 2300 მ სიმაღლეზე ალპური ტორფიანი ნიადაგების ჰუმუსის ფრაქციის ანალიზის შედეგებმა (Danneberg et al., 1980) აჩვენა, რომ 1 მ² ნიადაგზე იდენტიფიცირებული 12 კგ ნახშირბადი დიდი რაოდენობით შეიცავს კოლონურ მაღალ-მოლეკულურ, სტაბილურ, აცისიფერი ჰუმუსის მყაეის ნაერთებს (7 კგ C მ⁻² მხოლოდ B-შრეში), რომელიც დომინირებს A-შრის ქვევით (ყველა "ჰუმუსოვანი ნაერთის" 40%).

დაკვირვება თუ არა SOM-ი და როგორი სინქარიტი, ასეთ განვითარებულ ნიადაგებში დამოკიდებულია დაშლილი ნივთიერებების მეტაბოლურ აქტივობაზე. უმთავრესი დროის განმავლობაში ალპური ნიადაგის ტემპერატურა 5 °C-ზე ნაკლებია, თუ არ ჩავთვლით ერთ-ორ თბილ კვირას სავეგეტაციო სეზონში, როდესაც ნიადაგის რადიაციულ გათბობას აქვს ადგილი (იხ, თავი 4). ერთი და იმავე სუბსტრატს დაშლისთვის მეტი დრო სჭირდება მაღალმთაში, ვიდრე დაბალ სიმაღლეებზე. ნიადაგის გაფილტრულ ნიმუშებში 4-18°C ინტერვალში აღმოჩენილი იყო CO₂-ს გამოთავისუფლების ოთხჯერადი ზრდა (Schinner, Gstraunthaler, 1981). ერთი და იმავე ტემპერატურაზე მაღალმთის ნიმუშები ყოველთვის აჩვენებდა დაშლის უფრო დაბალ სინქარეს, ვიდრე დაბლობის ნიმუშები. ამგვარად, როგორც სუბსტრატის თვისებები, ასევე კლიმატი ახანგრძლივებს ნახშირბადის არსებობის საშუალო დროს ალპურ ნიადაგებში. სისტემა მაშინ აღწევს წონასწორობას, როდესაც ერთნაირი სახის ახალი ნაერთების მოცემული მუდმივი ხარჯის პირობებში, ყველაზე ძველი ნაერთის საშუალო სიციცხლის ხანგრძლივობა (სტა-

ტისტიკურად) სრულდება. SOM-ის საშუალო "სი-
ციცხლის ხანგრძლიობა" განსაზღვრავს იმ დროს, რო-
მელიც საჭიროა ასეთი წინასწარობის დასამყარებლად.
ორგანული ნივთიერებების ხარვეის ხარისხს განა-
პირობებს მცენარის ზრდის ხარისხი. თუ სუბსტრატის
პირობები უფრო არახელსაყრელი ხდება ზრდისთვის
და/ან SOM-ის აკუმულაციით გამოწვეული ახალ კე-
ვით ციკლში ჩართვისთვის, საქმე ვეგეტს კლასიკურ
უეუკაემირის ციკლთან, რასაც, ჩვეულებრივ, ადგილი
აქვს ალპური სარტყლის ნიადაგის განვითარებასას.
რაც უფრო ტენიანი და ცივია რაიონი, მით უფრო
გამოხატული იქნება ეს უეუკაემირი.

კოლოვანი მიების ნიადაგებს 30 სმ სიხის ფენის
წარმოქმნისათვის დაახლოებით 10 000 წელი დასჭირდა
(1000 წელი პირველი 20 სმ-თვის), ხოლო სტრუქ-
ტურირებული სამშრინი ნიადაგები, ყველაზე მცირე,
2000 წლისაა - ეს არის პერიოდი, რომლის განმავლო-
ბაში pH ეცემება ორი მნიშვნელობით, მაშინ როცა
ნიადაგის ორგანული ნივთიერებები იზრდებოდა ნია-
დაგის მშრალი მასის 0%-დან დაახლოებით 6%-მდე
(100-200 ტ Cაჰ⁻¹, მხოლოდ 5-10 გCაჰ⁻²წელი⁻¹
სრული საშუალო ნამატის შედეგად) (Mahaney-
ის მიხედვით, ციტირებული: Reizer, 1974). ავსტრიის ალ-
პებში კარგად განვითარებული ალპური ეწერი ნიადაგე-
ბის ასაკი იკეთება ადრეულ პოლოცენში (Veit, 1993).
ამგვარად, ნიადაგის წარმოქმნა დიდ სიმაღლეებზე
მათან ნელი პროცესია, რაც ხაზს უსვამს ალპურ
სარტყელში ნიადაგის კონსერვაციის უდიდეს მნიშ-
ვნელობას. იმ შემთხვევაში, თუ ალპური ნიადაგი ერთ-
ხელ გადაადგილდა, მისი განმეორება დროის ისტორი-
ულ პერიოდში არ აღინიშნება. რადგანაც ნიადაგი-
მცენარეულობის კომპლექსი ახდენს ფერდობების სტა-
ბილიზაციას, მითან ტერიტორიაზე მისი დაშლა წარ-
მოადგენს დიდ საფრთხეს ადამიანის არსებობისათვის.

ორგანული და არაორგანული ნივთიერებების ურთიერთქმედება

ქიმიური თვალსაზრისით მცენარის სიციცხლე არის
დაშლის პროცესი. იქ, სადაც მცენარეული პროდუქტე-
ბი აკუმულირდება, პროტონებიც გროვდება. მცენარეუ-
ლი ნარჩენები ზრდის ნიადაგის მჟავიანობას. სხვადასხ-
ვა გარემო პირობებში, სადაც მცენარეული პროდუქტე-
ბის ახალ ციკლში ჩართვა დაგვიანებულია, მჟავიანობის
ზრდა (აცილირება) ყველაზე ძლიერად გამოხატულია
ცივ და ტენიან გარემოში. ალპური ნიადაგების ღინამი-
ცა უპირველეს ყოვლისა აცილირების ძლიერი პრო-

ცესით იმართება (pH<3.5, ჩვეულებრივ). მკავეს მოძ-
რაობაში მოჰყავს კათიონები, რომლებიც ურთიერ-
ქმედებს საწყის მასალასთან, რომელიც მიღებულია ნია-
დაგის წარმოქმნის ფიზიკური პროცესებისას. მაღალ-
მთის ტორფიან ნიადაგებში ჰუმუსის მკავის დადამავალი
გაერეკლები რაოდენობრივი მარეკნებლების (Dannberg
et al., 1980) შესწავლის შედეგად ჰიკი გამოვლინდა
სეზონის დასაწყისში. ნიადაგის ქვედა ფენებში მკაების
გაფრენის შედეგად გამოთავისუფლდება, მაგალითად, მან-
განუმის და ალუმინის თავისუფალი იონები, რომელთა
კონცენტრაციები ნიადაგის ხსნარში დაბლობის მარ-
ეკნებლების სტანდარტების მიხედვით შეიძლება ჩაით-
ვალოს ტოქსიკურად (Poesch, 1980). ასეთ პროცესებს
ძირითადად განსაზღვრავს მაღალი ტენიანობა. კო-
ლორადოში ნოლტის ქედის ნიადაგის ხსნარების ქიმი-
ის 5-წლიანი შესწავლის შედეგად (Litaor, 1988) და-
ასკენეს, რომ მაღალმთის მკავე ნიადაგებში ნალექების
რეეკტები, per se, ასუსტებს მკავე წვიმის ნალექების
ნებისმიერ რეეკტს ნიადაგის წყალხსნარის ონორ
შემადგენლობაზე. ამ ცდებით, აგრეთვე, გამოვლინდა ნია-
დაგის ხსნარში თავისუფალი ალუმინისა და რკინის
კონცენტრაციების კორელაცია ნიადაგში გახსნილი ორ-
განული ნაერთების მილიან რაოდენობასთან.

გადააქვს თუ არა, და როგორი სიჩქარით, მკაების
ზვევიან ქვეით ღინებას მნიშვნელოვანი მინერალური
საკვები ნივთიერებები ფესვების ზონიდან, დამოკიდებუ-
ლება არაორგანული მატრიქსის ქიმიურ ბუნებასა და
სტრუქტურაზე. ამ ორი უკანასკნელის ურთიერთქმე-
დება განსაზღვრავს მცენარეების კვებით რეეკტს, რო-
მელიც წარმართავს მთელ ციკლს. ეოლოური ნალექების
ან ეროზიის საშუალებით ძირითადი კათიონების მოხ-
მარებამ და ყინვით გამოწვეულმა დარღვევებმა, როგორ-
ცაა სოლიფლუქტაცია, ნიადაგის შრეების ერთმანეთში
შერევაბ, საკვები ნივთიერებების ცალმხრივ მიმართულ
ნაკალს შეიძლება ნაწილობრივ შეუცვალოს მიმარ-
თება. მცენარის კვებისთვის ეს პროცესები ბევრად
მნიშვნელოვანია ზღვის დონიდან დიდ სიმაღლეებზე,
ვიდრე დაბალზე, რადგანაც ნიადაგის რეეკნრაციის
ისათვის საჭირო სხვა ფაქტორები, და განსაკუთრებით
ჭოყვეულები, აქ იშვიათობაა.

რაც უფრო დიდ სიმაღლეზეა ტყის ზედა საზღვარი,
მით ნაკლებია ცხოველების როლი ნიადაგის ფორმი-
რებაში. ფრანცი (Franz, 1980) აღნიშნავდა მკავეთა ალ-
პურ ნიადაგებში ჭოყველებზე ნიადაგის გაფრთხილ და
კალციუმის დეფიციტით გამოწვეულ უარყოფით რეე-
ქტს; ალპური მდელოს სარტყელში ჭოყველის მხოლოდ
რამდენიმე სასეობა გვხვდება (*Octolasion* და
Dentrobena sp.-ს ერთეული შემთხვევები ალპებში;
Franz, 1979, გვ. 257). თუმცა, სხვადასხვა ზომის საყ-

რის შერჩევის საშუალებით, ნიადაგის ფაუნის არსებობის, ან არარსებობის შემთხვევებში, ნარჩენების დაშლის პროდუქტების შემადგენლობაში სხვაობა არ აღინიშნებოდა (Schinner, 1982b). სიმალის ზრდასთან ერთად ნიადაგის სოკოების მრავალფეროვნება მცირდება, ხოლო სახეობრივი შემადგენლობა იცვლება (ცხრ. 6.2). დიდ სიმალეებზე მიკორიზაცია იშვიათად გვხვდება (Haselwandter, 1987; იხ. თავი 10). მეორე მხრივ, ბაქტერიათა მრავალფეროვნება და სიხშირე მალაღობა დასაყვეთ და აღმოსავლეთ ალპების გარეშე პირობებში მიკოროგანიზმების 130 სხვადასხვა შტამი იყო იზოლირებული (Schinner et al., 1992), რომლებსაც შეეხოთ გამრავლება 0°C-ზე. აქედან 77% იყო ბაქტერია, 20% – სოკო, და 3% – პიოზომიცეტი. ბაქტერიული შტამების თითქმის ნახევარი, 10°C ტემპერატურზე ზრდისას საკვებ არეში გამოყოფდა პროტეაზებს. ბაქტერიული შტამების უმრავლესობა მიეკუთვნება *Pseudomonas*-ის გვარს. კოლორადოში ნიუოტის ქედზე ჩატარებული ბაქტერიების მრავალფეროვნების დეტალური ანალიზის საფუძველზე (Mancinelli, 1984) აღმოჩნდა, რომ *Pseudomonas* და *Bacillus* ყველაზე ფართოდ გავრცელებული შტამებია. ასევე რეგისტრირებული იყო მალაღობის პროტეაზური აქტივობა, დამახასიათებელი სეზონური ფლუქტუაციით. როგორც ანოტ-ფიქსაციის, ასევე ნიტრიფიკაციის და დენიტრიფიკაციის ბაქტერიები მალაღობაში მრავალადაა (Wojciechowski, Heimbrook, 1984; Mancinelli, 1984; იხ. მე-10 თავი).

ამგვარად, ალპურ ნიადაგებში ორგანული ნივთიერებების მალაღობის კონცენტრაცია არის როგორც ორგანული ნივთიერების ცელაზე კლიმატის პირდაპირი უარყოფითი ეფექტის, ასევე აცილირების საშუალებით ნიადაგში SOM-ის აკუმულაციის უარყოფითი უკუკავშირის შედეგი. აცილირება, დაღვევა/აორთქლების მალაღობის ფარდობასთან ერთად, მოქმედებს მინერალური საკვების ნივთიერებების ბალანსზე, და შესაბამისად მცენარის კვებით შესაძლებლობაზე (იხ. მე-10 თავი). მიუხედავად ალპურ ნიადაგებზე ასეთი "არასასურველი" ზემოქმედე-

ბისა, ენახეთ, რომ აქ იზრდება (თუმცა ზრდის შედარებით დაბალი ხარისხით) მცენარის მრავალი სახეობა. როდესაც ვხვდებით სრულიად გაუფერულ ალპურ ტორფს, pH < 4 (ფერადი სურ. 2), ან მინდვრის ჭრულ ფიტოცენოზს მცენარის პირას, ჩვენ გეინინდება ეჭვი "შეზღუდვის" კონცეფციისა და დაბლობის პარამეტრებზე დაფუძნებული "კარგი ნიადაგის" შესახებ.

ამ ნაწილში, საკმაოდ ზოგადად, განვიხილოთ ის ასპექტები, რომლებიც შეიძლება იქნეს გამოყენებული უმრავლესი მთიანი ტენიანი რეგიონისათვის, და ყურადღება გაუამახვილოთ იმ რაიონებზე, რომლებიც ხასიათდება შეკრული მცენარეულობით საკმაოდ კარგად განვითარებულ ნიადაგებზე. არსებობს სამი შემთხვევა, როდესაც მალაღობის მცენარეებს შეუძლია გაიზარდოს და ფართოდ გავრცელდეს ისეთ სუბსტრატებზე, სადაც ეს ტენდენციები არ ელინდება: (1) არამდგრადი სუბსტრატები, სადაც ნიადაგის წარმოქმნა არ მიმდინარეობს, (2) არიდულ მთებში, სადაც ტენის ნაკლებობა მალმიტირებული ფაქტორია ბიომასის წარმოქმნისთვის, ნიადაგის ორგანული ნივთიერებების მნიშვნელოვანი აკუმულაციისა და ჰუმუსის მკაფის დინამიკისთვის, როგორც ზევით იყო აღწერილი, და (3) ახალგაზრდა კირქვიანი ან ვულკანური სუბსტრატები.

სამივე შემთხვევაში ჩვენ ვხვდებით მალაღობის საკმაოდ მრავალფეროვან ფლორას; სუბსტრატის მინერალური საკვების სტატუსი ისეთი ხელსაყრელია, რომ შეზღუდვები მცენარეებზე არ მოქმედებს. უფრო მეტიც, უმაღლესი მცენარეების სასიცოცხლო ზონა ფართოდება "ნიადაგების" არსებობის საზღვრის ბევრად მაღლა. ქვიშისა და ნამსხვერვეი მასალის ზონები 4000 მ სიმაღლეზე ზევით ზომიერ განედებზე და 5000 მეტრზე ზევით ტროპიკულ განედებზე ხელს უწყობს იმ მცენარეების არსებობას, რომელთა ფესვთა გარეშე დიდწილად არაორგანულია. ნიადაგის პროცესები, კლასიკური თვალსაზრისით, არ აუფერობებს მალაღობითანი რეგიონების "სპეცილისტების" კეთილსასურველ მდგომარეობას.

ტყის ზედა საზღვართან გველის, კვებითი, თუ მინერალური სტრესული გრადიენტის პირობებში, ყოველთვის ადგილი აქვს დომინანტური სასიცოცხლო ფორმების მკვეთრ ცვლილებას; ამ საზღვრის ზევით მასიური ღეროსა და მაღალი ეარჯის განვითარება შეუძლებელი და არახელსაყრელია (სურ. 7.1). რატომ არ გვხვდება ზეები გარკვეული სიმაღლეების ზემოთ, რა არის მიზეზი იმისა, რომ ალპურ სარტყელში ზეები არ არის, ანუ რატომ ხდება ეს სარტყელი "ალპური"? პასუხი ამ შეკითხვაზე ახსნის აგრეთვე, თუ როგორი ფუნქციონალური თვისებები უნდა ჰქონდეს მაღალმთის მცენარეებს იქ, სადაც ზეებს არ შეუძლიათ არსებობა. ამგვარად, ეს საკითხი წარმოადგენს, როგორც ტყის ეკოლოგიის, ასევე მაღალმთის ეკოლოგიის ინტერესთა სფეროს.

ზეების გავრცელების საზღვრებს შორის ტყის ზედა საზღვარი, ალბათ, ყველაზე კარგადაა შესწავლილი, თუმცა ფუნქციონალური ანალიზი, რომელიც გამოსადეგი იწება დედამიწის ყველა არა-არიდული მთიანი რეგიონისთვის, ჯერ არ ჩატარებულა. ამ თავში ჩვენ ჯერ განვიხილავთ ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობის გლობალურ სურათებს და მათ კლიმატურ კავშირებს, და შემდეგ, ტყის ზედა საზღვრის ინტერპრეტაციის სხვადასხვა გზებს თანამედროვე თეოსაზრისზე დაყრდნობით (Körner, 1998). ჩვენი ინტერესის სფეროა მხოლოდ საერთო სურათი, და არა რეგიონალური თუ ლოკალური თავისებურებები.

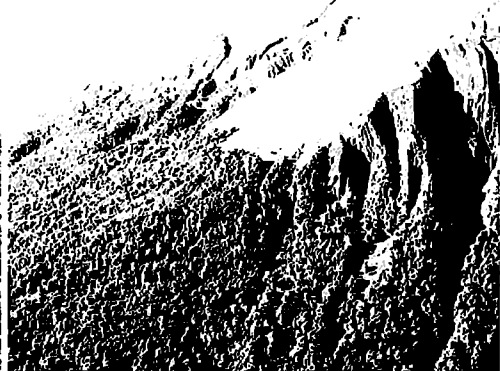
ხეებისა და საზღვრების შესახებ

რა არის "ზე"? რა არის მცენარის გავრცელების "საზღვარი"? რაც არ უნდა ტრივიალურად უღრღეს, ამ შეკითხვებზე არაერთგვაროვანი პასუხების არსებობამ ხელი შეუწყო ტყის ზედა საზღვრის საკითხის ერთ-საუკუნოვან კვლევას. შეეცდებით მოკლედ მიმოვიხილოთ ეს საკითხი. პრაქტიკული მოსაზრებით, "ზე", მოცემულ კონტექსტში აღნიშნავს ვერტიკალურ, ჰორიზონალ მცენარეს, დომინანტური მიწისზედა ღეროთი, რომლის

სიმაღლე სულ ცოტა 3 მეტრს აღწევს, დამოუკიდებლად იმისა, ადგილი აქვს, თუ არა რესტრუქციას. ასეთი სიმაღლე უზრუნველყოფს ხის ეარჯის შესაბამისობას არსებულ კლიმატურ პირობებთან (დაბალი ტანის მცენარეებისგან განსხვავებით, რომლებიც ძლიერ ცვლის მიკროკლიმატს, როგორც ეს ნაჩვენებია იყო მე-4 თავში) და დატული იყოს ფოთოლჭამია ცხოველებისგან. ტროპიკულ-ალპური მრავალწლოვანი მაღალტანინი მცენარეები, როგორცაა ბამბუკი, კატუსი ან გიგანტური როზეტისმაგვარი მცენარეები, რომლებიც ასევე გვხვდება დიდ სიმაღლეებზე, მინეულია სპეციალურ სასიცოცხლო ფორმებად, და არ მიეკუთვნება "ზეებს". ჯერ კიდევ გასარკვევია, იზრდება თუ არა კლიმატური ტყის ზედა საზღვრის მაღლა ტროპიკულ-ალპური გიგანტური როზეტისმაგვარი მცენარეების ზოგოვანი სახეობა (იხ. ქვევით).

"საზღვრის" განსაზღვრება უფრო მეტ სიზუსტეს მოითხოვს, რადგანაც "ზეებისმიერი ბუნებრივი საზღვარი, სინამდვილეში არის გარდამავალი ზონა, რომელსაც თავისი ორი საზღვარი აქვს. ისინი, თავის მხრივ, ასევე წარმოადგენს გარდამავალ ზონას თავისი საზღვრებით, და ა.შ. უსასრულოდ. ასე რომ, ბუნებრივი საზღვრის მდებარეობა, პრინციპში, არაზუსტია და შესაბამისად, განისაზღვრება შეთანხმების საფუძველზე" (Armand, 1992).

რავ უნდა შევთანხმდეთ? პირველი, მეტრულ ტყის ზედა "საზღვარს" ეწოდება "ტყის საზღვარი", მაგრამ მისი მკვეთრი "ღამთავრება" იშვიათია, მეორე ტყის წარმოსაქმნელად ყოველთვის არაა საჭირო "ტყის" ზომის ზეები. ხის ზომების თანდათანობითი შემცირება და საბურელის გახსნა უფრო ხშირი მოვლენაა. ხის სახეობათა გავრცელების ზედა ზღვარი, ანუ ცალკეულ ზედა ყველაზე ზედა ფორპოსტები იქნ. "კამპეზონაში" ("პრობოლის სარტყელი", რედ...) ასევე შეიძლება გამოვიყენოთ "საზღვრის" განსაზღვრისთვის, მაგრამ "ხის სახეობების საზღვარი" შეიძლება წინააღმდეგობაში იყოს "ხის" ზეეთი მოყვანილ განმარტებასთან, ან დიდი მნიშვნელობა მანიჭოს მიკროკლიმატის გარემო პირობებს



სურ. 71. ალპური სასიცოცხლო ხინის ქვედა საზღვარი: ტყის ზედა საზღვარი, მარცხნივ — ჰიუ დი ორიზაბა (Paco di Orizaba, მექსიკა), 4000 მ (*Pinus hartwegii*; მარჯვნივ — ჯასტის უღელტეხილი (Haast, სამსრების კუნძული, ახალი ზელანდია), 1200 მ (*Nothofagus menziesii*). *Nothofagus*-ის ტყის ზედა საზღვარი ასახავს პალეოკაინის ადღენის პრობლემას: ძლიერი ჩრდილი ტყეში და ძალიან მაკარი პირობები ტყის გარეთ (Wardle, 1998).

(იზოლირებული ხეთა ფორპოსტების შემთხვევაში). "ტყის ზედა საზღვარს" (ან ტყის ზოლს) შუალედური მნიშვნელობა აქვს, და უხეშად აღნიშნავს ზოლს, რომელიც აერთიანებს ტყის ყველაზე მაღლა განლაგებულ უბნებს მოცემული ფერდობის ფარგლებში, ან ერთნაირი ექსპოზიციის რამდენიმე ფერდობზე. ეს განსაზღვრება გამოყენებულია მაღალმთის ტყის ზედა საზღვრის ბიოლოგიის შესახებ ბროკმან-იეროშისა (Brockmann-Jerosch, 1919) და დანიკერის (Daniker, 1923) კლასიკურ მონოგრაფიებში და დედამიწის მასშტაბით განხორციელებული კვლევების ამსახველ ჰერმესის (Hermes, 1955) ნაშრომში (იხ. ქვემოთ). რადგანაც "ტყის ზოლი" და "ტყის ზედა საზღვარი" ერთმანეთს დაკავშირებული საზღვრებია, მათი მდებარეობის გამსაზღვრელი ფუნდამენტური მექანიზმები მსგავსი უნდა იყოს. მიუხედავად იმისა, რომ "ტყის ზოლი", როგორც ტერმინი, უფრო ადგეკატორია, მე მაინც ვიხმარ "ტყის ზედა საზღვარს". რადგანაც ის ფართოდ გამოიყენება და კარგად აღწერს თავის არსს.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ მე-2 თავში, აქ არ გამოვიყენებთ ტერმინ "სუბალპურს", რათა თავიდან ავიცილოთ ის გაუგებრობა, რაზეც მიუთითებს ლოვე (Love, 1979): "სინანულით უნდა აღვნიშნოთ, რომ სრული ქაოსი და გაუგებრობა სუფევს, აუცილებელია იცოდეთ

რომელი გეოგრაფიული რაიონიდანაა ავტორი, და რომელი "სკოლის" მიმდევარია". მთიანი რაიონის შეკრული ტყის ზედა საზღვარსა (ტყის ზოლს?) და ხის სახეობების საზღვარს (ანუ, უტყეო ალპური სარტყელის დასაწყისს) შორის სარტყელს შეიძლება ეწოდოთ როგორც გარდამავალი ზონა ("ეკოკლინი", ანუ "ეკოტონი"), ასევე, სუბალპური რაიონი (Rochefort et al., 1994). შეკრულ ტყეებს, ტყის ზედა საზღვრიდან რამდენიმე მეტრით დაბლა, ხშირად უწოდებენ სუბალპურს ცენტრალურ ვერობაში, რაც უნდა შეესაბამებოდეს რაიონს, რომელსაც დედამიწის სხვა ნაწილებში უწოდებენ "მთიანი რეგიონის ზედა ტყეს".

კლიმატური ტყის ზედა საზღვრების თანამედროვე მდებარეობა სიბალღის მიხედვით

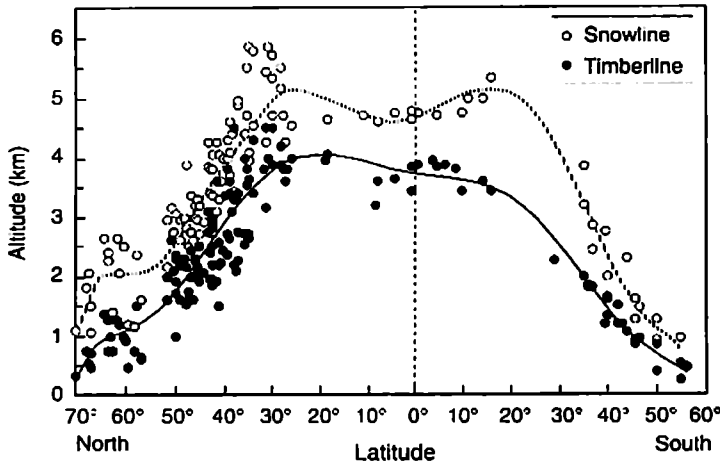
უპირველეს ყოვლისა, საჭიროა განვსაზღვროთ ტყის ზედა საზღვრის გავრცელების სურათი. რომელ სიმაღლეზეა კლიმატური ტყის ზედა საზღვარი დედამიწის სხვადასხვა რეგიონში? გარდა ზემოთ აღნიშნული კლასიკური ნაშრომებისა ალპების შესახებ, მრავალი ავტორის მიერ აღწერილია ტყის ზედა საზღვრის მდებარე-

ობა დედამიწის სხვადასხვა რაიონში (Troll, 1973; Wardle, 1974, 1993; Franz, 1979, Baumgartner, 1980; Arno, 1984). ისტორიული ასპექტები განხილულია ნაშრომში Rochefort et al. (1994). ტროპიკული და სუბტროპიკული მთების მიმოხილვა Ohasawa (1990), Mlehe, Mlehe (1994) და Leuschner (1996). დღემდე, ყველაზე დეტალური რაოდენობრივი ანალიზი განხორციელებული იყო ჰერმესის (Hermes, 1955) მიერ. მიღებული შედეგები მან გამოაქვეყნა გერმანიის ერთ-ერთ ადგილობრივ გეოგრაფიულ გამოცემაში, რის გამოც ამ ნაშრომმა შესაბამისი ყურადღება ვერ მიიპყრო. შემდგომი განხილვა ძირითადად ეყრდნობა ჰერმესის მონაცემებს, აგრეთვე გამოყენებულია 26 რაიონის მონაცემები უარდლის (Wardle, 1974), რამდენიმე არნოს (Arno, 1984) მიხედვით, და საკუთარი (იხ. Körner, 1998a) მონაცემები. ასევე გამოიყენეთ ფიზიკური ხასიათის მონაცემები თოვლის საზღვრის შესახებ (Troll, 1961); ეს არის თერმული საზღვრი, რომელიც აერთებს რაიონებს, რომლის ზეით ნიადაგი მთელი წლის განმავლობაში თოვლითაა დაფარული და ნალექები მხოლოდ თოვლის სახით მოდის (ყველაზე თბილი თვის 0°C იზოთერმასთან მიახლოება). სურ. 7.2-ზე გამოსახული პოლინომიური რეგრესიული ანალიზისთვის გამოყენებული იყო ტყის ზედა საზღვრის და თოვლის საზღვრის მონაცემთა 120 წველი, და 30 სხვადასხვა სიმაღლის

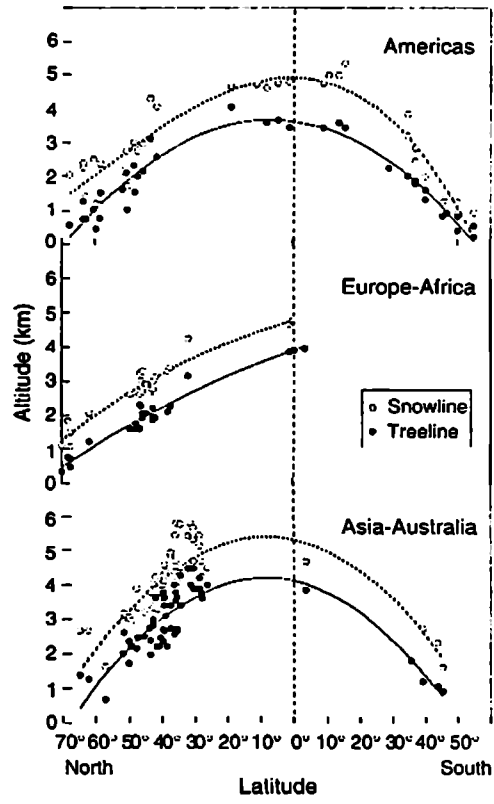
ტყის ზედა საზღვრის მონაცემები. ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ განედის მიხედვით სამი ჭრილის მონაცემები წარმოდგენილია სურ. 7.3-ზე.

სურ. 7.2-ზე და 7.3-ზე წარმოდგენილია ლიტერატურაში აღწერილი (იხ. Troll, 1973; Mlehe, Mlehe 1994) კლიმატური ტრენდების რაოდენობრივი შეფასება. ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში სიმაღლე/განედის დამოკიდებულების წრფივი რეგრესია 70 და 45 0 შორის წარმოქმნის ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის 75 მ/გრადუსზე ცვლილებას. ზომიერი სარტყლიდან სუბტროპიკულ სარტყელზე გადასვლისას (50-დან 30 °N) ფერდობის ცვლილებაა 130 მ გრადუსზე მაღალ განედებზე ფერდობის მცირე დახრა რეკონსტრუირებული იყო ასევე ჩრდილოეთ აზიაში. სხვადასხვა ჭრილისთვის ის აღმოჩნდა 70-90 მ/გრადუსზე (Malishev, 1993). სურათები მსოფლიოს მასშტაბით საშუალებას გვაძლევს დავასკვნათ:

1. ტყის ზედა საზღვარსა და განედს შორის მკაცრი კორელაცია არ არსებობს იმ შემთხვევაშიც კი, თუ თერმული ეკვატორი მიღებული იქნება გეოგრაფიულ ეკვატორზე 6-7-ით ჩრდილოეთით. ზომიერ სარტყელში შეინიშნება ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის მიხედვით მკვეთრი, თითქმის წრფივი ზრდა, მაქსიმალური სიმაღლე მიიღწევა სუბ-



სურ. 7.2. ტყის ზედა საზღვრისა და თოვლის საზღვრის მდებარეობა განედების მიხედვით ჰერმესის (Hermes, 1955) და სხვა წყაროების მიხედვით.



სურ. 7.3. 7.2 სურათზე წარმოდგენილი მონაცემებიდან მოღებული სამი განედობრივი ტრანსექტი. ზემოთ: ეს ტრანსექტი ჩრდილოეთ და სამხრეთ ამერიკის კორდილიერების (ანდეზის) მაგალითზე ყველაზე სრულყოფილად ასახავს ტყის ზედა საზღვრის დამოკიდებულებას თოვლის საზღვარზე. შუაში: ევროპის ყველა მთათა სისტემის, ატლასის მთებისა და აფრიკის ეკვატორული მთების მონაცემები. ქვემოთ: აზიის მთების (კავკასიიდან იაპონიამდე), ინდონეზიის, აუსტრალიისა და ახალი ზელანდიის მთათა სისტემების მონაცემები.

ტროპიკებში 32°N და 20°S განედებზე. ეკვატორის გასწვრივ დაახლოებით 50°-ან ინტერვალში განედის მიხედვით ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობა მნიშვნელოვნად არ იცვლება.

- სამხრეთ ნახევარსფეროში (სამხრეთ ამერიკის ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ განფენილი კორდილიერები, ინდონეზიის მთები, ახალი ზელანდია და ა.შ.) განედის მიხედვით ცვლილება მცირეა, ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში კი, სადაც მთის ძირითადი მასივები კონტინენტალურ რაიონებშია, - დიდი. მაგალითად, 40°N განედზე ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეები იცვლება 2100-დან 3700 მეტრამდე. ალპებში 47°N განედზე ეს ინტერვალი მცირეა, 1600-2300 მ. კლიმატური ფაქტორები, რომლებიც განედთან არაა უშუალო კავშირში, დიდ გავლენას უნდა ახდენდეს ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნაზე. პერმესი ვერ ანსხვავებდა სანაპიროს ტენიან ფერდობებს (ჩვეულებრივ უფრო დაბალი საზღვრებით) შშრალი კონტინენტური ფერდობებისგან (უფრო მაღალი საზღვრებით) (ალასკას გარდა), რაც იწვევს სიმაღლის მიხედვით დიდ გადახრებს (სურ. 7.2).
- ზემოთ განხილული ბიოლოგიური ფაქტორების ცვლილება შესაბამისობაშია ფიზიკური ფაქტორების ცვლილებასთან, რაც გამოხატულია თოვლის საზღვრით. თოვლის საზღვარი, ტყის ზედა საზღვრის მსგავსად, მნიშვნელოვნად არ იცვლება დაბალი განედების 500°-ან ინტერვალში. შეინიშნება მხოლოდ თოვლის საზღვრის სიმაღლის შემცირება თერმული ეკვატორის მახლობლად, 0-10°N-ს შორის, რაც ტყის ზედა საზღვრისთვისაც შეიძლება გამოვლინდეს, თუ მეტი მონაცემები იქნება გამოყენებული. ამ მონაცემების საფუძველზე შეიძლება მივიჩნიოთ, რომ დედამიწის ნებისმიერ რაიონში თოვლის საზღვარსა და ტყის ზედა საზღვარზე საერთო ფიზიკური ფაქტორი მოქმედებს.
- ტყის ზედა საზღვარსა და თოვლის საზღვარს შორის მანძილი, რომელიც დაახლოებით მაღალმთის სასიცოცხლო ზონის სიმაღლეების ინტერვალის ტოლია (თუ არ ჩავთვლით მკენარეებს, რომლებიც თოვლის საზღვრის ზეით ცოცხლობს), იცვლება 800-დან 1600 მეტრამდე (სუბანტარქტიკული ჩოლესა და არგენტინას გარდა, სადაც ეს ინტერვალი მცირდება 300 მ-მდე). სუბტროპიკებში ის მაქსიმუმს აღწევს, ხოლო ზომიერ სარტყელსა და ეკვატორულ ტროპიკებში ეს მანძილები მცირეა. მნიშვნელოვანია აღვნიშნოთ, რომ დაბალ განედებზე შევიწროვების ტენდენცია იწყება სუბტროპიკებში და გრძელდება ტენიან ტროპიკებამდე.

დამოკიდებულება ტყის ზედა საზღვარსა და კლიმატს შორის

მცენარეულობასა და კლიმატს შორის კავშირის ანალიზს ხელს უშლის სამი ძირითადი ფაქტორი: (1) სხვადასხვა კლიმატურ ფაქტორებს შორის თვითკორელაცია, (2) საშუალო პარამეტრების მიღების პროცედურა, და (3) განუსაზღვრელობა იმისა, თუ რას ასახვს არსებული სურათი, დღევანდელ თუ წარსულის კლიმატს (იხ. ქვემოთ ნაწილი ქალეო-ტყის ზედა საზღვრის შესახებ). შემდეგ განხილული იქნება ორი საკითხი: მისდევს თუ არა ტყის ზედა საზღვრის გავრცელება თერმულ საზღვრებს დედამიწის სხვადასხვა რაიონში, და თუ მისდევს, რომელი? როგორ შეიძლება აიხსნას შიდაზონალური ვარიაცია და ტყის ზედა საზღვრის პან-ტროპიკულ პლატოდ ქვეყნა?

ავტოკორელაცია: ერთნაირ სიმაღლეებზე დაბალი განედი ასოცირებულია მაღალ საშუალო ტემპერატურასთან. ტემპერატურის ცვალებადობის დაბალ სეზონურ ამპლიტუდასთან, სვეტეტაციო პერიოდის ტემპერატურის დიდ დღიურ მერყეობასთან (სურ. 3.2), მზის სხივების დიდ კუთხეებსა და მაღალ რადიაციულ ბიომასა და სპირად მცირე ღრუბლიანობასა და ფარდობის - ნალექებისაბრუნებლად შეცვრებასთან. მაღალბინის ტყის ზედა საზღვრის შემთხვევაში ყველა ეს კლიმატური კომპონენტი შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს, თუ ერთი მათგანი მაინც, მაგალითად, საშუალო ტემპერატურა, გარკვეულ კორელაციაშია ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობასთან.

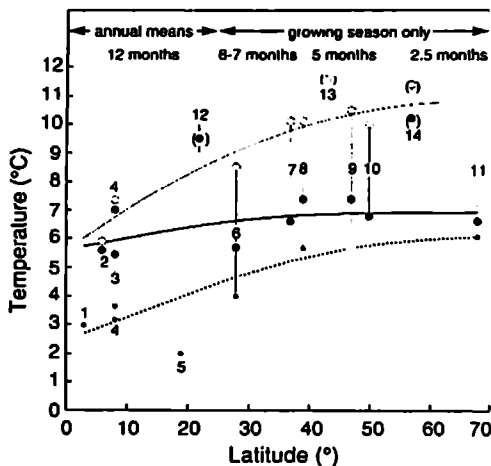
საშუალო მნიშვნელობები ჩვეულებრივ პრობლემებთანაა დაკავშირებული, თუმცა, ეს ერთადერთი ხელმისაწვდომი ინფორმაციაა. ისინი ტყის ზედა საზღვრის მოუღების ანალიზისთვის არ გამოადგება. განმარტებები, რომ "ყველაფერი შესაძლებელია", რომ ყველა კლიმატური ფაქტორი უნდა იყოს გათვალისწინებული, რომ საშუალო კლიმატური მნიშვნელობები არ შეიძლება გამოყენებოდა და ა.შ., პრობლემებს გადასაწყვეტად არ გამოადგება. ყველა არსებული მონაცემის გაზრებულად გამოყენება საშუალებას გვაძლევს დავახარისხოთ გარემო ფაქტორები და, მათ შორის, პირველი მიხსნაობებით უნესტად განსაზღვრული უზოთარესი ფაქტორები. ამავე დროს, საჭიროა განვასხვავოთ თანდათანობითი (მაგ., ტემპერატურის ეფექტი ზრდაზე) და ზღვრული ფაქტორების ზეგავლენა (ექსტრემალური ტემპერატურის ეფექტი ორგანიზმის გადარჩენაზე).

წარსული პერიოდების და არა დღევანდელ კლიმატებს შუქობლით, გარკვეულწილად, განსაზღვრონ ტყის ზედა საზღვრის თანამდგომარეობა. ტყის ზედა საზღვრის მრავალი სახეობის სიცოცხლის ხანგრძლი-

ობისა და ტყის ფიტოცენოზების გარემო პირობების ცვლილებების მიმართ მდგრადობის გამო; კლიმატსა და ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობას შორის მოსალოდნელია ფაზების მნიშვნელოვანი აცდენა. აივსი (Ives, 1978) ამბობდა: "თუ დავაკვირებთ კოლორადოში ბუნებრივი ტყის საზღვარს მე-20 საუკუნის კლიმატურ პარამეტრებთან, მივიღებთ არარეალურ სურათს, მოუხედავად იმისა, რომ ხეები უძლებს რამდენიმე ათასწლეულს". ტყის ზედა საზღვრის ხეების ხანგრძლივი სიცოცხლე (რაზეც აივსი მიუთითებს) საკმაოდ იშვიათია (Klotzli, 1991), თუმცა დღევანდელი ტყის ზედა საზღვრებში რამდენიმე ასეულ წელს შენარჩუნებული კლიმატური ფაქტორების გავლენა მნიშვნელოვანია.

ეს სისტოლეები მკაცრად ზღუდავენ კლიმატური ტყის ზედა საზღვრების ლოკალური ადგილის ანალიზს, მაგრამ დედამიწის მასშტაბით, კიდევ უფრო გაუგებარი ხდება საზღვრის ყოველმხრივი დამოკიდებულება გარემო ძალებზე, რამაც შესაძლოა წარმოაჩინოს ზოგი სისტემური "შეცდომა" (ფაზების ჩამორჩენა) გლობალურ კლიმატურ ტრენდებთან დაკავშირებით. არსებობს აგრეთვე პრაქტიკული ხასიათის პრობლემა: ჩვეულებრივ, კლიმატური სადგურები არ მდებარეობს ბუნებრივ ტყის ზედა საზღვართან, რის გამოც ადეკვატური კლიმატური მონაცემები (მაგალითად, მზის რადიაციის შესახებ) ტყის ზედა საზღვრისთვის იშვიათია. საბედნიეროდ, ხის ვარჯების ტემპერატურა ტყის ზედა საზღვართან ახლოსაა ჰაერის საშუალო ტემპერატურასთან (Grace, 1977; Goldstein et al., 1994). ნიადაგის ტემპერატურა ხეების ქვეშ, განსხვავებით უტყეო მცენარეულობით დაფარული ნიადაგის ტემპერატურისგან, ასევე ჰაერის საშუალო ტემპერატურის მსგავსია (Winiger, 1981; Körner et al., 1986; Mische, Mische 1994). დაბლობის ტყეებთან შედარებით, ტყის ზედა საზღვარის ხეების მკვირივი საბერველი ატმოსფეროსთან ჩვეულებრივ უფრო მჭიდრო კავშირში იმყოფება, და შეიძლება ჰაერის ტემპერატურაზე 1-2 გრადუსით მეტად გათბეს (ხანგრძლივი პერიოდის საშუალო მნიშვნელობები), ზოგჯერ კი, უფრო დიდი ვადახრაც არის რეგისტრირებული (იხ. Körner, 1998a). ეს მოვლენა არა მხოლოდ ტყის ზედა საზღვარისთვისაა დამახასიათებელი. და ბოლოს, მაღალ განედებზე ტემპერატურასთან კორელაცია (რაზეც აქ გაგამახილებთ ყურადღებას) არ იძლევა საშუალებას განვასხვავოთ ტემპერატურის პირდაპირი ეფექტები ზრდის პერიოდის ცვალებადი ხანგრძლივობით გამოწვეულ ეფექტებისგან, რადგანაც ორივე ერთნაირ ცვლილებებს იწვევს.

ადრე მიჩნეული იყო, რომ ტემპერატურა ალბური ტყის ზედა საზღვართან ემთხვევა ყველაზე თბილი თვის ჰაერის საშუალო ტემპერატურას, რომელიც დაახ-



ზურ. 7.4. ტყის ზედა საზღვრის ტემპერატურები სხვადასხვა განედის მიხედვით (მოცემულია მხოლოდ ის რაიონები, რომელთა ტემპერატურის სეზონური დინამიკის მონაცემები ხელმისაწვდომია). ზედა ზაზი - ყველაზე თბილი თვის საშუალო ტემპერატურა. შუა ზაზი - მცენარეთა ზრდის სეზონის საშუალო ტემპერატურა, 28⁰ განედის ჩრდილოეთით მყოფი რაიონებისთვის, რომელიც გამოთვლილია მაისის, ივნისის, ივლისის, აგვისტოს და სექტემბრის საშუალო თვიური მონაცემების მიხედვით. ქვედა ზაზი - ყველაზე მაღალ სიმაღლეებზე ტყის უნების ტემპერატურები. სადაც აუცილებელი იყო ინტერპოლაცია, გამოყენებულ იქნა კლიმატური სეზონური ადიაბატური გრადიენტი (0.45-0.6/100 მ-ზე). ტყის ზედა საზღვრის ადგილმდებარეობა და სიმაღლე (მეტრში): 1 - კლიმანჯარო, 3950 მ, 2 - მთა ვილკელში, ახალი ვენიკა, 3850 მ (4100 მ), 3 - ბელის მთა, უთოპია, 4000 მ, 4 - ვენსუელას ანდეები, 3300 მ (4200 მ), 5 - ჩრდილოეთ ჩილე, 4900 მ, 6 - ზემო ჰიმალაიში, ევერესტის რაიონი, 4200 მ (4420 მ) (ორივე სიმაღლე მოცემულია შიშის ფერდობებისთვის; დანრდილულ ფერდობებზე - 200 მეტრით დაბლა), 7 - თეთრი მთები, კალფორნია 3600 მ, 8 - კლდეანი მთების წინა ქედი, კოლორადო, 3550 მ (3900 მ), 9 - ცენტრალური ალპები 2100 მ (2500 მ), 10 - კლდეანი მთები, ალპერტა, 2400 მ, 11 - ჩრდილოეთი სკანდინავია, აბისკო, შვედეთი 680 მ (750 მ). კენჭულთა მთები არ არის შევსებულაში მიღებული შემდეგ მონაცემებში: 12 - მუნა ჟა, კავია, 3000 მ, 13 - კრეფიბურნის ქედი, ახალი ზელანდია, 1300 მ, 14 - კიანგაროში, შოტლანდია, 600 მ. სიეტლის მასლობლად რეინირის მთის მონაცემები, როგორც შუალედური კენჭულის და მატერიკის მონაცემებს შორის გამოიკვებულა. გამოყენებული ლიტერატურა: Arno (1984), Aulitzky (1961), Goldstein et al. (1994), Grace (1977), Hermes (1955), Hnajak et al. (1976), Lauer (1988), Lauscher (1977), Mische (1989), Mische, Mische (1994), Rundel (1994), Sonesson, Hoogesteyer (1983), Troll (1973), Wardle (1971, 1974).

ლოებით 10⁰C-ს ტოლია (Brockmann-Jerosch, 1919; Daubenmire, 1954; Holtmeier, 1974; Grace, 1977). სურ. 7.4-ზე წარმოდგენილი (ყველაზე ზედა ზაზი), სხვადასხვა წყაროებიდან შეგროვებული მონაცემების თანახმად, ეს ტენდენცია დამახასიათებელია ზომიერი სარტყლისთვის. მაგალითად, ახალ ვენიკაში, მთა ვილკელში, 3850 მ (50⁰S) სიმაღლეზე, ტყის ზედა საზღვრის ტემპერატურის თანხვედრა ჰაერის ტემპერატურასთან მხოლოდ 5.6⁰C-ზე აღინიშნება (აქ "სეზონური" ვარიაცია მხოლოდ 0.3 გრადუსის ტოლია). ანალოგიურად, დაბალი საშუალო ტემპერატურები აღინიშნება აფრო-ალპურ და ტროპიკულ-ანდურ კლიმატურ პირობებში (Mische, Mische, 1994; კლიმატური მონაცემები Rundel, 1994; Hoch, Korner 2003 მიხედვით). უარლის (Wardle, 1971; ცხრ. 1) მიხედვით, ახალ ზელანდიაში კრაიობურნის ქედის ტყის ზედა საზღვრის ტემპერატურა (1300 მ, 43⁰S) ემთხვევა ყველაზე თბილი თვის 11.6⁰C იზოთერმას, ანუ ორჯერ მეტია, ვიდრე ახალი ვენიკის მარევენებელი. ალპების ცენტრალურ, უფრო კონტინენტურ ნაწილში, ტყის ზედა საზღვართან (2100 მ, 47⁰N) ყველაზე თბილი თვის ჰაერის საშუალო ტემპერატურა, რომელიც იზომებოდა 6 წლის განმავლობაში, 9.5⁰C-ის ტოლი იყო (Aulitzky, 1961), რაც დუბენმირის მიერ კლიოვან მთებში გაზომილი სიდიდევს მის შესავსია. შოტლანდიის კიანგაროშზე (58⁰N), სადაც იველისის საშუალო ტემპერატურა 1.4⁰C, *Pinus sylvestris* იზრდება 600 მ სიმაღლეზე (Grace, 1977). ჰოკაიდოზე (იაპონია) ტყის ზედა საზღვართან, 1600 მ სიმაღლეზე ყველაზე თბილი თვის საშუალო ტემპერატურა 12.4⁰C (Ohsawa, 1990), პიდას მთების არყის ტყის ზედა საზღვარზე, 2350 მ სიმაღლეზე რეგისტრირებულია მსგავსი ტემპერატურა - 13⁰C (Takahashi, 1944). და ბოლოს, სუბარქტიკული რაიონები: ჩრდილოეთ შვედეთში 680 მ სიმაღლეზე (68⁰N) არყის ტყის ზედა საზღვრის (არა "კრუმპოლცის" ფორმის) ტემპერატურა ემთხვევა ყველაზე თბილი თვის ჰაერის საშუალო ტემპერატურას 10.5⁰C-ს. ციმბირში არქტიკული ტყის ზედა საზღვრის საშუალო ტემპერატურა 11.2⁰C (Malishev, 1993).

მაღალ განედებზე მცენარეთა ზრდის სეზონის განმავლობაში "ყველაზე თბილი თვის" წესის გამოყენება იწვევს ფაქტობრივ ტემპერატურების სისტემატურ გადაფასებას. რადგან ზრდა უფრო მეტად მგრძობობარე ტემპერატურის მიმართ, ვიდრე ფოტოსინთეზი (ის. ქვევით), და რადგანაც დედაბინის ამ ნაწილში ინტენსიური ზრდა ხდება სეზონის დასაწყისში, როდესაც ტემპერატურა უკერ კიდევ დაბალია, ეს ტემპერატურა ფიზიოლოგიურადაცაა ლიმიტირებული. ჩრდილოეთ

აზიაში ტყის ზედა საზღვრის განედობრივი ვარიაციის დეტალური ანალიზის შედეგად (Malyshev, 1993) ნაჩვენებია იყო, რომ ტემპერატურები, რომლებიც აღემატება 0°C ან 50°C-ს, უფრო ეფექტურია ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობის კონტროლისთვის. ვიდრე ტემპერატურები, რომლებიც აღემატება 10°C-ს. 50°C-ზე მაღალი პერიოდის საშუალო ტემპერატურების მქონე დღეების დათვლის შედეგად (Ellenberg, 1963) გამოვლინდა იქნა, რომ ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობას 100 დღის ტემპერატურული მონაცემები უკეთესად შეესაბამება, ვიდრე ყველაზე თბილი თვის საშუალო მონაცემები. ტროპიკში ცენტრალური ალპური ტყის ზედა საზღვარის ნიადაგის ტემპერატურა 6 სმ სიღრმეზე 128 დღე აღემატებოდა 50°C-ს. მაგრამ მსგავსი ანალიზისთვის საჭირო კლიმატური მონაცემები ბევრი მოსაპოვებელია სხვა რეგიონებში.

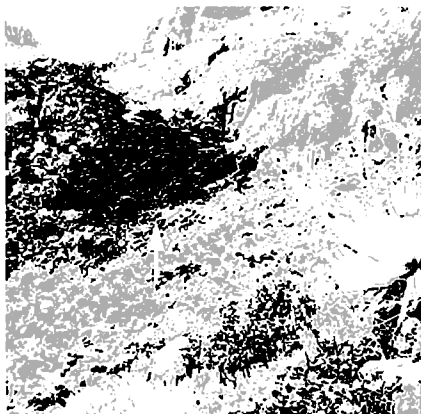
ზოგიერთი ტყის ზედა საზღვრის მიელი საეკვტაციო პერიოდის ტემპერატურული მონაცემები (რისი მოპოვებაც იყო შესაძლებელი) აჩვენებს, რომ განედების მიხედვით ამ ეკოტონის ტემპერატურებს შორის გადახრები ბევრად ნაკლებია (ქვედა სქელი საზი სურ. 7.4-ზე). მაშინ როდესაც, ზომიერ და ტროპიკულ ტყის ზედა საზღვრებს შორის ყველაზე თბილი თვის ტემპერატურები განსხვავდება 5 გრადუსით (მაქსიმუმ 8 გრადუსით), სეზონური საშუალო მაჩვენებლები კი - მხოლოდ 1 გრადუსით. დღიური დინამიკის საშუალო მნიშვნელობების დათვლისთვის უფრო დეტალური ინფორმაციის არსებობის შემთხვევაში, შესაძლებელი იქნებოდა გვეჩვენებინა, რომ ეს სხვაობა განპირობებულია ტროპიკულ ტყის ზედა საზღვარზე ღამის ტემპერატურების დიდი წილით, მაღალ განედებთან შედარებით, სადაც დამები უფრო მოკლე საეკვტაციო პერიოდის განმავლობაში. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, საშუალო ტემპერატურული მნიშვნელობები ტროპიკებში ოდნავ შემცირებულია ზომიერი სარტყლის მნიშვნელობებთან შედარებით 12 სთ სანდრძლიობის ტროპიკული ღამის გამო. მხოლოდ დღის პერიოდის მონაცემების გამოყენების შემთხვევაში ეს განედობრივი სხვაობა ალბათ გაქრება.

და ბოლოს, მაღალ განედებზე სეზონური საშუალო ტემპერატურების დიდი მნიშვნელობები შესაძლებელია საშუალო მნიშვნელობის გამოთვლის შედეგი იყოს. მცენარის საპასუხო რეაქციების დიდი ნაწილის დამოკიდებულება ტემპერატურასთან არაა წრფივი; ამის გამო საშუალო მნიშვნელობები, გამოთვლილი თითქმის მუდმივი ტემპერატურებით, როგორც ეს არქტო-ალპური ტყის ზედა საზღვრის შემთხვევაშია, თავისი ბიოლოგიური აზრით განსხვავდება ტროპიკებში, დიდი ტემპერატურული ამპლიტუდის პირობებში, მიღებული, რაოდენ-

ნობრივად იდენტური მნიშვნელობებისგან. თუ მეტაბოლური პროცესები, მაგალითად, მიტოქონდრიული სუნთქვა, ტყის ზედა საზღვრის ფენომენთან ექსპონენციალური ტემპერატურული პასუხებით არის დაკავშირებული (როგორც მიიჩნევა Dahl, 1986), მაშინ მაღალ განედებზე ტყის ზედა საზღვართან მოსალოდნელია მაღალი საშუალო არითმეტიკული ტემპერატურები. ეს განხილვა აჩვენებს საშუალო მნიშვნელობების გამოყენების სირთულეებს, როდესაც საქმე გვაქვს ბიოლოგიურ პროცესებთან. ტყის ზედა საზღვრის კლიმატების დეტალური შედარება, რომელიც დაფუძნებულია საათობრივ საშუალო ტემპერატურული მნიშვნელობების განაწილების სიზშირეზე, ან გარკვეულ ზღვრულზე მაღალ საშუალო თერმულ მნიშვნელობებზე, უფრო ნათელს გახდის სიტუაციას. წლიური ტემპერატურული ამპლიტუდების მოდელის საშუალებით (Jobbagy, Jackson, 2000) შეიძლება ავსნათ სამხრეთ ნახევარსფეროში ფართოფოთლოვან, რეალურ ტყის ზედა საზღვარსა და ტყის პოტენციურ საზღვარს შორის განსხვავება (ახალ ზელანდიაში *Pinus contorta* კარგად გრძობის თავს *Nothofagus*-ის ტყის ზედა საზღვრიდან რამდენიმე ასეულ მეტრით მაღლა, Ledgard, Becker, 1988; ბევრად მეტივე ასეთი სხვაობა სამხრეთ ჩილეში; Wardle, 1998).

კუნძულებზე, სანაპირო რაიონების ტყის ზედა საზღვრის და ტყის ფორმისთვის სურათი განსხვავებულია საერთო სურათისგან. შოტლანდიაში კაირონგოზე და კავაიში მაუნა-კეაზე ტყის ზედა საზღვრის სეზონური საშუალო მნიშვნელობები სულ ცოტა 3 გრადუსით მაღალია იმ მატერიკული მიწების ტემპერატურულ მნიშვნელობებზე, რომლებიც შეიძლება მივაკუთვნოთ ზღვიურ კლიმატს (Wardle, 1974; Leuschner, 1996); მაგრამ უფრო საეარუდოა, რომ ეს განსხვავება ასახადეს შესაბამის ტაქსონების გავრცელების თავისებურებებს; 25 მ სიმაღლის *Picea abies*, *Pinus strobus* და *Eucalyptus* sp., კარგად ხარობს *Metrosideros*-ის ტყის ზედა საზღვრიდან რამდენიმე ასეულ მეტრს მაღლა, მაუნა-კეას სადგურის მახლობლად. ქარის მაღალი სიჩქარე (ატმოსფეროსთან უფრო მჭიდრო კავშირი; Grace, 1977, 1988) და დიდი დრუბლიანობა შეიძლება ეფექტური აღმოჩნდეს ლოკალურად, ხოლო ცვალებადი კლიმატების მნიშვნელობებთან შედარებით საკმაოდ ბუფერიზებული სანაპირო კლიმატის საშუალო მნიშვნელობების გამოყენება კი, ამ მოვლენას სხვაგვარად ხსნის.

ტყის იმ უბნების გავრცელების ახსნა, რომლებიც ჩვეულებრივ მიჩნეული "ნაღვლილი" კლიმატური ტყის ზედა საზღვრის სვეითაა, უფრო რთულია (ქვედა საზი სურ. 7.4-ზე). ისინი გვხვდება დედამიწის ნებისმიერ



სურ. 7.5. *Polylepis sericea*-ით შექმნილი ტყის "ფორპოსტები" (ნაჩვენება ისრით), დღევანდელი ტყის ზედა საზღვრიდან 400 მ-ით ზემოთ, 4100 მ. მუნიციპალიტეტის ტყის ასეთი ფრაგმენტების ნიადაგი, მეზობლად მდებარე დიდი ლივანების დაფარული მგელის ნიადაგთან შედარებით. 1-2°C-ით ცივია (Kessler, Hohnwald, 1998).

ნაწილში, სადაც პაერის ტემპერატურა 5°C, ან უფრო დაბალია. მაგალითად, შვეიცარიის ალპებში "ნამდილი" *Pinus cembra* შეიძლება შეგვხვდეს გამომწვანებულ კლდოვან ქანებზე (არა დაცულ ტყეებში) 2500 მ სიმაღლეზე. "ტყის ზედა საზღვრიდან" 200-300 მეტრს ზევით, კლდოვან მთებში ნაპოვანია ტყეთა კუნძულები 400 მ ზევით ტყის ზედა საზღვრიდან (Holtmeier, Broll, 1992). ცენტრალურ ჰიმალაებში, ევერესტზე, 4420 მ სიმაღლეზე, ხეების უწყვეტი გავრცელების ზოლიდან რამდენიმე ასეული მეტრით მაღლა ნაპოვნი იყო 20 სმ დიამეტრისა და 3.5 მ სიმაღლის *Juniperus recurva*-ს ხეები (Miehe, 1989). აღმოსავლეთ ტიბეტში 4600 მ სიმაღლეზე ნაპოვანია წიწვოვანი ტყის უბნები (Troll, 1973), ხოლო ჩილეში, 4800-4900 მ სიმაღლეზე *Polylepis tomentella*-ს ხეები (Hermes, 1955; Troll, 1973). ვენესუელაში 4200 მ სიმაღლეზე, ანუ "ოფიციალური" ტყის ზედა საზღვრიდან 900 მ ზევით აღმოჩენილია *Polylepis sericea*-ს ხეობა ვეგეტაციაში, რომლებიც 4100 მეტრზე ტყეების საკმაოდ დიდ უბნებს წარმოქმნიან (სურ. 7.5).

Polylepis-ის პრობლემა. მნიშვნელოვანი ფაქტების საფუძველზე ნაჩვენები იყო (Miehe, Miehe, 1994; Kessler, Hohnwald, 1998), რომ "თბილი ფერდობის კლასიკური ჰიპოთეზა (Troll, 1959) არ არის გამყარებული საკმარისი მონაცემებით. დადგენილია, რომ ტყის შეკრული საბურველი ოდნავ მეტად თბება, ვიდრე ღია

ადგილი (Goldstein et al., 1994), რაც არ არის საკმარისი იმისთვის, რომ აეხსნათ ტყის ზედა საზღვრის და ტყის ფორპოსტების სიმაღლეებს შორის განსხვავება მხოლოდ თერმული თავისებურებების საფუძველზე (სურ. 7.5). ამას გარდა, ამ აუტოროების მიერ წარმოდგენილი იყო არნალის მიერ ვენესუელაში *Polylepis*-ის 256 ხისგან შექმნილ კორომზე ჩატარებული კვლევის მონაცემების ანალიზი, სადაც ფერდობის ორიენტაციის მიმართ არ გამოიკვეთა რაიმე უპირატესობა, რაც ეწინააღმდეგება ფართოდ გავრცელებულ მოსაზრებას. მექსიკაში ასევე არ იქნა აღმოჩენილი ჩრდილოეთის და სამხრეთის ფერდობების მიხედვით ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის დიფერენცია (Beaman, 1962). მეორე მხრივ, ნაჩვენები იყო (Smith, 1977, Goldstein et al., 1994-ის მიხედვით) დიდი ლოდების დადებითი დამტკიცე ფეფქტი, სადაც, ჩვეულებრივ, გავრცელებულია *Polylepis*-ის ხეები. მაღალი ფოტოსინთეზური აქტიუობა და ყინვაგამძლეობა, ამასთან ერთად, თესლისთვის ხელსაყრელი პირობები წარმოადგენს *Polylepis*-ის ფენომენის ფიზიოლოგიურ ახსნას, რასაც ემხრობოდნენ გოლდშტეინი და თანააუტორები (Goldstein et al., 1994).

"ფორპოსტის პრობლემაში" გლობალური მიდგომა (Miehe, Miehe, 1994) ამყარებს ელენბერგის (Ellenberg, 1958, 1996) ჰიპოთეზას, რომ ასეთი ტყეები წარმოადგენს ადამიანის მიერ საუკუნეების ან ათასწლეულის განმავლობაში საძოვრებად და შემოსთვის

ტერიტორიის გამოყენების შედეგად გამჟღავნებული ლანდშაფტის ნარჩენებს, ანუ ეს არ არის განსაკუთრებით შეკრული, თბილი კაბიტატის შედეგი. ანდებში დიდი სიმაღლის ტბის ნალექების პალეოკოლოგიური მონაცემები (მტკვრის სპექტრი) აჩვენებს, რომ გამყინვარების შემდგომი ყველაზე თბილი პერიოდის განმავლობაში ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობის საშუალო სიმაღლე დაახლოებით 200 მეტრით მაღლა იყო, ვიდრე დღესაა, და ის *Polylepis*-ით იყო წარმოქმნილი (Lauer, 1988). როგორც ეს ავტორი ასახულებს, *Polylepis*-მა, საყარაულოდ, ზემოთ აღნიშნული სასარგებლო ფაქტორების ხელშეწყობით, შეინარჩუნა თავისი პიფსომეტრული მდებარეობა. ასეთ შემთხვევაში *Polylepis*-ის ტყის ზედა საზღვარი "ციცხალი ნამარხია" და არა პოტენციური ტყის ზედა საზღვრის ნარჩენი დღევანდელ კლიმატურ პირობებში. კაბიტატის განსაკუთრებული პირობები შეიძლება ტყის ამ უბნების, როგორც "ნარჩენის", ასევე "ნამარხის" თვალსაზრისით იყოს სასურველი. აღსანიშნავია, რომ ახლონათესაური ტაქსონები, რომელიც ასევე მიეკუთვნება *Rosaceae*-ს ოჯახის *Sanguisorbeae*-ის ტრიბას, გავრცელების მსგავს სურათს ავლენს აფრიკაში (იხ. Troll, 1978), რაც უნდა აიხსნას როგორც ტაქსონომიურ-ნათესაობრივი სელექცია მაღალ ტროპიკულ სიმაღლეებზე სიცოცხლისთვის.

Polylepis-ის ხეების შემთხვევაში (1) "თავშესაფრის" (განსაკუთრებული კაბიტატი), (2) "ნარჩენის" ან (3) "ნამარხის" ჰიპოთეზებს შეიძლება საერთო მახასიათებელი აღმოაჩინდეს ნიადაგის სტრუქტურაში: დიდი სიმაღლეებზე ლოდინი ველი, სადაც *Polylepis*-ია გავრცელებული, და სადაც არ გვხვდება მშრალი ბალახის უწყვეტი საფარი, ხელს უშლის ცეცხლის გავრცელებას. ასეთი ლოდინი ველები საძირად გამოუსადეგარია. თუმცა ლოდინი უზრუნველყოფს ახალგაზრდა ხეების დაცვას გაყინვისა და ნიადაგის ამოზრცვისგან ცივი უღრუბლო ღამეების განმავლობაში. ტყის ასეთი კუნძულები ნარჩენები ან ნამარხები, ჩამოყალიბებისთანავე, წარმოქმნის შიდა კლიმატს, რომელიც კლიმატური ექსტრემუმების მიმართ ბუფერის როლს თამაშობს (Slatyer, Noble, 1992) და უძლებს ზომიერ კლიმატურ ვარიაციებს. იმისდა მიზედით, თუ რომელ ჰიპოთეზას ამოვირჩევთ, "ნამარხისა" თუ "თავშესაფრის კაბიტატი-სა", ტყის ზედა საზღვარი, რომელიც ასახავს დღევანდელ კლიმატს, განსაკუთრებით ტროპიკებსა და სუბტროპიკებში, შეიძლება იყოს (ან არა) რამდენიმე ასეული მეტრით მაღლა, ვიდრე ამას ფაქტიურად ვხვდავთ (ქვედა ხაზი სურ. 7.4-ზე). დაშვება, რომ "ნამდვილი" ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობა დღევანდელი ტყის შემორჩენილი ფრაგმენტების მდებარეობას ემთხვევა, შეიძლება აიხსნას მხოლოდ ფორპოსტთა ტყეების, და

არა იზოლირებული ხეების შემთხვევაში (იხ. ქვემოთ). შესაძლოა სხვა არგუმენტებაცაა საჭირო, რომ გავიგოთ ადრეული პერიოდის დიდი სიმაღლეების ტყის ფორპოსტების მდებარეობა. მნიშვნელოვანია აღვნიშნოთ, რომ ნიადაგის ან ძაერის საშუალო სეზონური ტემპერატურა - 2.5-6°C, საყარაულოდ ხელს არ უშლის ხეების ზრდას.

"ყველაზე თბილი თვის" მოივლი ტყის ზედა საზღვრის პროგნოზირებისთვის დედამიწის მასშტაბით არაადეკვატურია. სხვადასხვა განვლებზე ზრდის სეზონის საშუალო მნიშვნელობები (ან ინტეგრირებული ბიო-ტემპერატურის რაიმე უკეთესი განმსაზღვრელი) ტყის ზედა საზღვის სიმაღლეებთან კარგ კორელაცი-შია და იცვლება 5.5-დან 7.5°C-მდე, რაც ახლოსაა ნიადაგის ტემპერატურის საშუალო მნიშვნელობასთან,



სურ. 7.6. მაღალმთის ვიკანტური როზეტული სქენარეების (ძირითადად *Espicetia hartwegiana*) მიერ შექმნილი "ტყე", კლანჯელი, ჩრდილოეთ ეკვატორი, 3600 მ

კერძოდ 70C-სთან. რომელიც ზოგიერთი ავტორის აზრით (Walter, Medina, 1969; Walter, 1973) ემთხვევა ტყის ზედა საზღვრის ტემპერატურას (იხ. Michle, Miehle, 1994). უინგერის (Wingger, 1981) გაზომვებით, ეს ინტერვალი აღმონდა 8-9°C ტროპიკულ მთებში, მაგრამ რამდენიმე მიის შემთხვევაში ტყის ზედა საზღვრის დაწვეა ახსნილი იყო არაკლიმატური ფაქტორებით (ვულკანური მთები აღმოსავლეთ აფრიკაში, კინაბალუ კუნძულ ბორნეოზე). თუ ტყეთა კუნძულები უმაღლეს რაიონებში მიუთითებს ბუნებრივ კლიმატურ ტყეების ზედა საზღვარზე, მაშინ ტროპიკული და სუბტროპიკული ტყის ზედა საზღვრისთვის კრიტიკული ტემპერატურა უნდა იყოს 2.5-5°C, რაც ნაკლებია მსგავსი ფორმის ტემპერატურულ მნიშვნელობებზე უფრო მაღალ განედებზე (5.5-6°C). ბალახოვანი და ბუჩქოვანი მცენარეების უმრავლესობა გამოშრალ ნიადაგებზე, რომელიც ამ იზოთერმების ქვეით შეიძლება აღმოაჩინოთ (მაგ., "პარამოთა" უმრავლესობა ანდებში), არ უნდა იყოს ნამდვილი ალპური. უმშვენიერესი *Espeletia*-ს "ტყე", 3600 მ სიმაღლეზე, კოლუმბიისა და ეკვადორის საზღვარზე შეიძლება მივიჩნიოთ ასეთ "ფსევდოალპურ" ლანდშაფტად (სურ. 7.6).

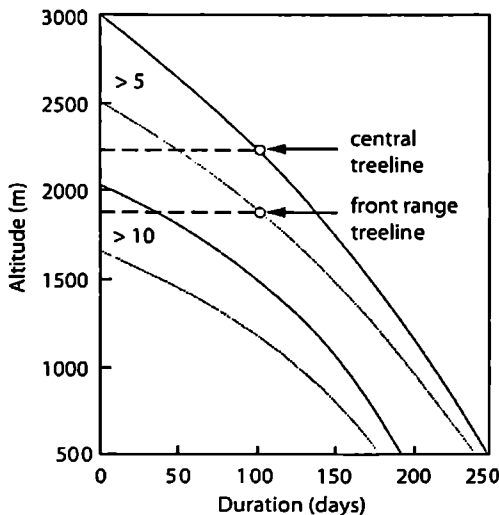
შედარებით მჭიდრო ურთიერთკავშირი განედების გასწვრივ დღევანდელი ტყის ზედა საზღვრების უმრავლესობის სიმაღლეებსა და საშუალო სეზონურ ტემპერატურებს შორის (ლოკალური წლიური ტემპერატურების ექსტრემალური მნიშვნელობებისაგან დამოუკიდებლად), ყველაზე სავარაუდო განპირობებული იყოს უშუალო თერმული და არა სხვა რომელიმე ფაქტორით. შვეიცარიის ალპებში ტყის ზედა საზღვრების კლიმატური დამოკიდებულების ძალიან დეტალური შესწავლის შედეგად ასეთ დასკვნამდე მივიდა აგრეთვე ბროკმან-იეროში (Brockmann-Jerosch, 1919). ზღვრული ტემპერატურის - 5.5-7.5°C ფიზიოლოგიური მიზეზები საჭიროებს შემდგომ კვლევას. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, განედების მიხედვით საშუალო მნიშვნელობების საკმაოდ შეზღუდული მონაცემები საშუალებას არ გვაძლევს დავასკვნათ, რომ სეზონის ხანგრძლიობა დედამიწის მასშტაბით თამაშობდეს განსაკუთრებულ როლს დიდი სიმაღლეების ტყიდან ალპურ სასიცოცხლო ზონაში გადასვლის განსასაზღვრავად.

მხოლოდ ხანგრძლივი პერიოდის მიკრომეტეოროლოგიური კვლევა სუბტროპიკულ და ტროპიკულ ტყეების ზედა საზღვართან (მზის რადიაციისა და ფესვთა ზონის ტემპერატურის ჩათვლით), რაც ხელმისაწვდომია ზომიერი სარტყლის ზოგიერთი მთიანი რეგიონისათვის, საშუალებას მოგვცემს დავასაბუთოთ დედამიწის მასშტაბით ტყის ზედა საზღვრების კავშირი ტემ-

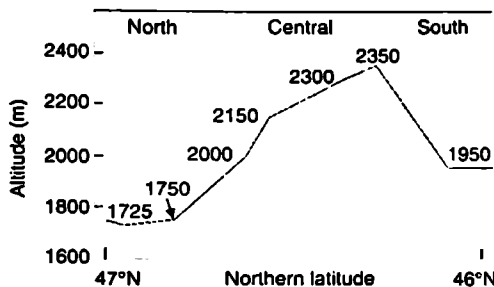
პერატურასთან. კერძოდ, დღევანდელი ტყის ზედა საზღვრებს ზევით არსებული ტყის ცალკეული უბნების შესახებ მონაცემები უნდა იქნეს მოპოვებული. დედამიწის ნებისმიერი რაიონის ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონის სასიცოცხლო პირობების ფიტოგეოგრაფიული და ნაწილობრივ ფიზიოლოგიური შესწავლა მომავალში უნდა გაგრძელდეს და გაფართოვდეს.

ინტრაზონალური მარიატივები და მაღალმთის ტყის ზედა საზღვრის პანტროპიკული ზონები

სურ. 7.2ზე წარმოდგენილი ვარიაციების უმრავლესობა ეხება რეგიონალურ კლიმატურ გრადიენტებს სანაპირო და მისგან დაშორებულ მთებს, ან წინა და ცენტრალურ ქედებს შორის. მაგალითად, ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთში (47°N) ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლე იზრდება 2000 მეტრიდან 2500 მეტრამდე



სურ. 7.7. დღეთა რაოდენობა, როდესაც პერიოდის საშუალო დღური ტემპერატურა მეტია 5-10°C-ზე. უწყვეტი ხაზი - ცენტრალური ალპები; წყვეტილი ხაზი - ჩრდილოეთით მდებარე ქედები; გამოთვლილია 1864-1900 წლების თვიური საშუალო მნიშვნელობების ინტერპოლაციით. ისრები აჩვენებს ტყის ზედა საზღვრის თანამედროვე სიმაღლეს < 5°C მრუდზე (Ellenberg, 1963).



სურ. 7.8. შვეიცარიის ალპებში ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის ვარაიაცია ჩრდილოეთ-სამხრეთის გრადიენტზე (Brockmann-Jerosch, 1919).

დასავლეთიდან აღმოსავლეთით (Arno, 1984). მსგავსი გრადიენტი აღინიშნება ალპების ჩრდილოეთის წინა ქედსა და ცენტრალურ ქედს შორის. წინა ქედზე ნალექების რაოდენობა ორჯერ მეტია, ასევე მეტია ღრუბლიანობა და ქარიც უფრო ძლიერია (ამ შემთხვევაში ჩრდილო-დასავლეთის). ნაკლები ტენიანობა და მზიანი ამინდი განაპირობებს უფრო მაღალ ტემპერატურას ცენტრალურ ქედზე და ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლე იზრდება. ამ ფენობენს ეწოდება "Massenerhebungseffekt" ("მთის საერთო ამაღლების ეფექტი"; Schroter, 1908/1926; Brockmann-Jerosch, 1919). სურ. 7.7-ზე წარმოდგენილია წლის განმავლობაში კლიმატური ცვლილებების შედეგები იმ დღეების სისხრივზე დამოკიდებულებით, როდესაც ტემპერატურული სხვაობა 5 ან 10°C-ს აღემატება. ტყის ზედა საზღვართან ჰერის საშუალო დღიური ტემპერატურა აღემატება 5°C-ს დაახლოებით 100 დღის და 10°C-ზე მეტია 35 დღის განმავლობაში. ასეთი თერმული პირობები აღინიშნება 1850-დან 2200 მეტრამდე სიმაღლეებზე, ალპების ჩრდილოეთი ქედიდან ცენტრალური ქედის მიმართულებით (Ellenberg, 1963). "ველაზე თბილი თვის" საშუალო მნიშვნელობები ნაკლებად იზრდება, ვიდრე ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეები, რაც პროკან-იერო-მისათვის გაუგებარი იყო, და რისი ახსნაც შეიძლება ელენბერგის ინტეგრირებული მეთოდის საშუალებით. სურ. 7.8 აჩვენებს ვარაიაციას შვეიცარიის ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის მიხედვით, რომელიც დაფუძნებულია პროკან-იერო-მის შეფასებაზე. აქ ამჟამად იცნობება თერმული გრადიენტის შესაბამისი ზონალური გავრცელება ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ.

ამგვარად, ელინდება შედარებით მჭიდრო კორელა-

ცია ტემპერატურასა და ტყის ზედა საზღვარს შორის, როგორც რეგიონალური, ასევე გლობალური მასშტაბით. ტემპერატურა კარგ კორელაციაშია მზიანი საათების რაოდენობასთან ან მზის ჯამურ რადიაციასთან, რაც მეტ გავლენას ახდენს ხეების ფოტოსინთეზზე, ვიდრე ზრდის სეზონის ტემპერატურაზე (Tranquillini, 1979), რაც გაუგებარია, თუ გაითვალისწინებთ, რომ ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნისთვის ყველაზე კრიტიკული ფაქტორი ნახშირბადის ასიმილაციაა. შესაძლოა, რომ განვითარებისა და ზრდის პროცესები ტემპერატურის მიმართ უფრო მეტად მგრძობიარე იყოს (იხ. ქვემოთ). შესაბამისად, მთის დიდი სისტემების ცენტრში ტყის ზედა საზღვრის აწევლა შეიძლება იწვევედეს ან უფრო მაღალი ტემპერატურა, ან გაზრდილი რადიაცია, ან ორივე ერთად. არიდული მთიანი რაიონების გარდა, ნალექების ზრდა იწვევს მაღალმთის ტყის ზედა საზღვრის დაწევას, რასაც შეიძლება განაპირობებდეს მაღალი ღრუბლიანობის, ცივი ამინდისა და უფრო ხანგრძლივი თოვლიანი პერიოდის კომბინაცია. თოვლით დაფარული ნიადაგი, და შესაბამისად, ნიადაგის დაბალი ტემპერატურა ასუსტებს ფოთლის გაზოთა ცვლას და თოვლის რეჟიმ მყოფი ტოტების განვითარებას თბილ ატმოსფერულ პირობებში კი, რასაც შემდეგ თავში განვიხილავთ.

არ არსებობს დამაჯერებელი ახსნა იმ საკითხისაც, თუ რატომბა ტყის ზედა საზღვრის პიკი შედარებით დაბალ სიმაღლეებზე ტენიან ეკვატორულ ტროპიკებში, ვიდრე სუბტროპიკებში, მაგრამ, პრინციპში, ზემოთ განხილული ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის შიდაზონალური ვარაიაციის არგუმენტები ამ შემთხვევაშიც გამოდგება. გაზრდილი ნალექები და ღრუბლიანობა ქვემოთ სწევს ტყის ზედა საზღვარს. რადგანაც ეს ფაქტორები ასევე იწვევს თოვლის საზღვრის ქვემოთ დაწევას, უნდა არსებობდეს სურ. 7.2-ზე ნაჩვენები განხილვის მიხედვით ტყის ზედა საზღვრის და თოვლის საზღვრის მრუდების პარალელური დახლოების საერთო კლიმატოლოგიური მიზეზი. ტყის ზედა საზღვარზე დაბალი და საშუალო ტენიანობის დადებითი ეფექტის საუკეთესო მაგალითია აღმოსავლეთ ტიბეტსა და ჩრდილოეთ ჩილეში რეგარული სიმაღლეები. სადაც, საკმაოდ შშრალ პირობებში, ხეები თითქმის 5000 მ სიმაღლეზე იზრდება, მაშინ, როცა ტენიან ტროპიკებში ტყის ზედა საზღვარი უპირატესად 4000 მეტრზე ან საგრძობლად დაბლა ვგებულობ. ამ შემთხვევაში არ არის სათვლი, ფოტოსინთეზისთვის მზის შემციობელი რადიაცია თუ გაზრდილი ღრუბლიანობის გამო დაბალი ტემპერატურის პირდაპირი ეფექტი წარმოადგენს განმსაზღვრელ ფაქტორს. ჩვენი აზრით, პირდაპირი ტემპერატურული ეფექტი არის ძირითადი ფაქტორი, რაც შემ-

დგომში იქნება განხილული.

როგორც სუბტროპიკულ, ასევე ტროპიკულ ტყის ზედა საზღვართან რეგულარულად აღინიშნება ნულს ქვევით ტემპერატურები, თუმცა ასეთი ტემპერატურები უფრო მოსალოდნელია სუბტროპიკულ კლიმატურ პირობებში, ვიდრე არასუბტროპიკულ კლიმატში. შესაბამისად, გაყინვით გამოწვეული დაზიანების რისკი უფრო დიდია შედარებით "ზომიერ" ეკვატორულ ტყის ზედა საზღვართან, ვიდრე სუბტროპიკულთან, სადაც უმჯობესია დაბალტემპერატურული რეჟიმი ცივ სუბზონშია, რომლის განმავლობაში მცენარის აქტიურობა მცირდება. ვაზრდილი ღრუბლიანობით გამოწვეული ზრდის მაღლიმიტრები დაბალი ტემპერატურების არსებობა (სურ. 7.4) და შედარებით დაბალ სიმაღლეებზე ლამის პერიოდის გაყინვით გამოწვეული მუდმივი რისკი შესაძლებელია იყოს ორი, ყველაზე მნიშვნელოვანი მიზეზი იმისა, თუ რატომ ვერ აღწევს ეკვატორული ტყის ზედა საზღვარი უფრო დიდ სიმაღლეებს, როგორც სუბტროპიკებშია (იხ. თავი 8).

ტყის ზედა საზღვრები წარსულში

ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეები, მცენარეულობის სიმაღლის მიხედვით ზონალური გავრცელების მსგავსად, პლეისტოცენისა და პოლოცენის განმავლობაში განიცდიდა დიდ ცვლილებებს, და რასაც ჩვენ დღეს ვაკვირდებით, განხილვებ უნდა იქნეს პალეოეკოლოგიური კრილიში. გამყინვარების პერიოდების განმავლობაში ზომიერი სარტყლის მთიან რაიონებში მაღალმთის სასიცოცხლო ზონა დაბლობებამდე იყო ჩამოსული, ტროპიკებში კი ტყის ზედა სარტყელი 1000-1600 მეტრით იყო დაკვეთებული (ლიტერატურისთვის იხ. Wijmstra, 1978; Lauer, 1988; Flenley, 1979; Elias, 2001). გამყინვარების პიკის პერიოდში დედამიწის დიდ მთიან სისტემებში, უფრო მშრალი კლიმატური პირობების გამო, თოვლის საზღვარი ნაკლებად იყო დაწვეული. ლაურის (Lauer, 1988) და ვიიმსტრას (Wijmstra, 1978) თანახმად, ეკვატორულ ანდებში ტყის ზედა საზღვარი 2000 მეტრზე იყო. შეიძლება დავუშვათ, რომ ტროპიკულ-ალპური სასიცოცხლო ზონა სიმაღლეების უფრო ფართო ინტერვალს და დედამიწის ბევრად დიდ ტერიტორიას მოიცავდა, ვიდრე დღეს. თუმცა უფრო დაბალ სიმაღლეებზე.

თანამედროვე ტყის ზედა საზღვრები, გამყინვარების შემდგომ მაქსიმალურ საზღვართან შედარებით, მცირედაა დაწვეული, რაც მიუთითებს, რომ მაღალმთის სასიცოცხლო ზონით დაფარული დღევანდელი ტერიტორია თითქმის ემთხვევა გამყინვარების შემდგომ მინი-

მალურ დონეს (Elias, 2001). ნამარხი ხეებისა და მცენარის მტერის მონაცემები საშუალებას გვაძლევს ვთავაზოთ, რომ ზომიერი სარტყლის ტყის ზედა საზღვრები სიმაღლის მიხედვით იცვლებოდა არა უმეტეს 100-200 მეტრით. მაშინ როდესაც ტემპერატურა იცვლებოდა რამდენიმე გრადუსით (მაგ., LaMarche, Mooney, 1972; Zukrigl, 1975; Bortenschlager, 1977; Ives, Hansen-Bristov, 1983; Burga, 1988; Rochefort et al., 1994; Graumlich, Brubaker, 1995). მაგალითად, ალმოსავლით ეკვტრალურ ალპებში, 2700 მ სიმაღლეზე ყველაზე მაღალ დატბორილ ადგილას რეგისტრირებული მცენარის მტერის მონაცემები აჩვენებს, რომ ბოლო 8000 წლის განმავლობაში თითქმის მუდმივად იყო გავრცელებული იმ ხე-მცენარეთა სახეობების მტერი, რომლებიც დღეს დომინირებს (Bortenschlager, 1993). თუმცა ჩრდილოეთის კორქიან ალპებში რეგისტრირებული იყო თანდათანობით გადახრები სუბდომინანტური სახეობებისკენ (გახშირად *Larix*-ი), რაც გამოწვეულია ბოლო 5000 წლის განმავლობაში აფაიონის ბუნებაში აქტიური ჩარევით (Zukrigl, 1975). ეკვატორულ და გარეტროპიკულ ანდებში ტბის ნალექებში მტერის არსებობის ფაქტები საშუალებას გვაძლევს მივიჩნიოთ, რომ ტყის ზედა საზღვარი არასოდეს ყოფილა 200 მეტრზე მეტად მაღლა, ვიდრე დღესა (Lauer, 1988).

ამგვარად, როგორც თეორიულად მოსალოდნელი იყო, ტყის ზედა საზღვრები მთლიანობაში წარმოადგენს მცენარეულობის თვითმასტაბილიზებულ საზღვრებს (Alatyer, Noble, 1992; Armand, 1992), რომლებიც კლიმატურ ცვლილებებზე სწრაფად არ რეაგირებს. მათი დღევანდელი მდებარეობა საჭიროა მივიჩნიოთ, როგორც რამდენიმე ასეული წლის განმავლობაში გარემო პირობების ინტეგრალური ასახვა, ისევე, როგორც ტყის ზედა საზღვრის ფუნქციონალური ინტერპრეტაციის შემთხვევაში. შესაძლოა არსებობდეს კლიმატური ფაზები, რომელთა განმარტებით ტყის ზედა საზღვრის ხეები ინარჩუნებს მდგრად არსებობას თავიანთი ფიზიოლოგიური ზღვრის ახლოს ან ქვევით და ამასთან, ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობა რჩება თითქმის უცვლელი. თელსწარმოქმნა და აღმონაცემების განვითარება უნდა პასუხობდეს ასეთ კლიმატურ ცვლილებებს (მაგ., Szeicz, McDonald, 1993; Holmeier, 1994; Cuevas, 2000), მაგრამ ეს არ უნდა იწვევდეს ტყის ზედა საზღვრის დიდ გადახრებს. ტყის ზედა საზღვარის მნიშვნელოვანი გადასაცვლად რომ მოხდეს, ცვლილების გარკვეული ზღვრები უნდა გაიზარდოს, ან ძირითადად დამაზიანებელმა (ქარი, ხანძარი) ცვლილებებმა დაიწყოს მოქმედება. ამგვარად, მიჩნეულია, რომ ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლის მიხედვით მდებარეობა არ წარმოადგენს

პრაქტიკულად გამოსადევ კრიტერიუმს კლიმატის სწრაფი ცვლილების ეფექტის შეფასებისთვის (Slater, Noble, 1992; Noble, 1993). თუმცა, მაღალმთის ტყის ზედა საზღვართან, ან მის ქვემოთ არსებული ტყის ხეების ზრდასთან დაკავშირებული დასასწავლი რეაქციები მგრანობიარე ინდიკატორია, რაც დადასტურებული იყო ვრცელი ღებდრო-კოლოგიური კვლევებით (მაგ., Schweingruber, 1987; Villalba et al., 1990; Nicolussi et al., 1995; Paulsen et al., 2000).

პალეობოლოგიური დაკვირვებები ასევე ადასტურებს, რომ მაღალმთიანი რეგიონები, ალპური ტყის ზედა საზღვრის ჩათვლით, რამდენიმე ათასი წლის განმავლობაში განიცდიდა ადამიანის ზემოქმედებას, როგორც ზომიერ სარტყელში (Eijgenraam, Anderson, 1991; Bortenschlager, 1993; Hollmeier, 1994), ასევე ტროპიკებში (Flenley, 1979). კლიმატური ტყის ზედა საზღვართან, ან დაბლა, მრავალი მაღალმთის მღვლეო დღესაც განიცდის სხვადასხვა სახის ანთროპოგენურ ზემოქმედებას. არსებობს უტყუარი მონაცემები, რომ აფრიკის ტრიპიკულ (Hedberg, 1964; Beck et al., 1986; Smith, Young 1994; Wesche, 2000), და აგრეთვე სხვა ტროპიკულ მთებში (Deshmukh, 1986), ტყის ზედა საზღვრების დაწვეის მიზეზი ხანძარი იყო. ხანძრები ასევე შეიძლება ყოფილიყო ზომიერი სარტყლის ტყის ზედა საზღვრის ტყეებში, რაზეც მიუთითებს ქვედა ალპური სარტყლის ნიადაგში მერქნის ნახშირის ფენები, რომლებსაც ასაკი 700-3700 წელია (Neuinger, 1970) და დღევანდელი ტყის ზედა საზღვრის დაბლა, რომლის ასაკია 4700 წელი (Markgraf, 1969; Zoller, 1987).

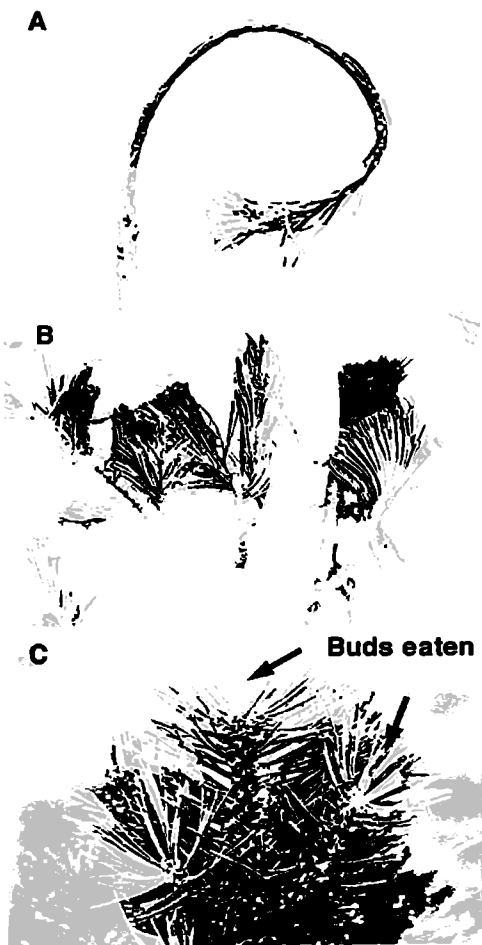
ტყის ზედა საზღვრის ფუნქციონალური ასპექტის ახსნის მკვლელობა

ჩვენ განვიხილეთ ტყის ზედა საზღვარსა და კლიმატს შორის კორელაცია, მაგრამ კლიმატით განპირობებულ მექანიზმებს, რომლებიც იწვევს ტყის ალპურ სასიცოცხლო ზონაში გადასვლას, ჯერ არ გავცნობივართ. ნაჩვენებია იყო, რომ დედამიწის მასშტაბით დიდი სიმაღლეების კლიმატური ტყის ზედა საზღვართა სუბეგეტაციო სეზონის ტემპერატურები მსგავსია (საშუალო მნიშვნელობები 5.5-7.5°C), მაშინ როდესაც სეზონის ხანგრძლივობა იცვლება 2.5-დან 12 თვემდე, და კლიმატის მალიმიტრებიელი მრავალი სხვა ფაქტორი, რომლებიც მონაწილეობას იღებს ალპური ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნაში, აელენს ფართო რეგიონალურ

ვარიაციას. იმისთვის, რომ გადაწყვეტილ იქნეს ეს აშკარა შეუსაბამობა, ჩემი აზრით, საჭიროა გაიმოძიროს "მოდულაციური" (რეგიონალური) ფაქტორები "ფუნდამენტალურისგან" (გლობალური). ლიტერატურაში, ძირითადად, წარმოდგენილია ტყის ზედა საზღვარზე მოქმედი მოდულაციური ძალები. შევეცდებით გავანალიზოთ, რა უნდა იყოს შესაძლო გლობალური დეტერმინანტი (რეგიონალურ დონეზე ნაკლები სიზუსტის პროგნოზის შესაძლებლობით). მასშტაბისგან დამოუკიდებლად, მექანიზმის ხუთი, ნაწილობრივ ურთიერთდამოკიდებული ჯგუფი შეიძლება გამოვიყოს:

1. სტრესის ჰიპოთეზა: განმეორებადი დაზიანება, რომელიც გამოწვეულია გაყინვით, ყინვით გამოწვეული გამოშრობით, ან ფოტოტოქსიკური ეფექტებით, მას შემდეგ, რაც ყინვა შეასუსტებს ხის ზრდას;
2. დამაზიანებელი ეფექტის ჰიპოთეზა: ქართ, ყინულით, პირველი თოვლით, ზეაით, ბალახის-მჭამელი ცხოველებითა თუ სოკოვანი პათოგენებით (ხშირად თოვლის საფართან დაკავშირებული) გამოწვეულმა მექანიკურმა დაზიანებამ მცენარეს შეიძლება დააკარგეინოს ისეთივე რაოდენობის, ან მეტი ბიომასა ან მერქნის ტან, როგორც ტემპერატურის თანდათანობითი დაწვეის შემთხვევაში (იხ. მე-4 პუნქტი);
3. რეპროდუქციის ჰიპოთეზა: დამტვერვა, მტერის მილის ხანრდა, თესლის განვითარება, თესლის გაფანტვა, გაიკვება და ამონაზარდების წარმოქმნა შეიძლება ლიმიტირებული იყოს და ხელი შეუშალოს ხეების რიცხოვნობის ზრდას დიდ სიმაღლეებზე;
4. ნახშირბადის ბალანსის ჰიპოთეზა: ნახშირბადის შთანთქმა, ან შთანთქმასა და წვას შორის ბალანსის დარღვევა, როცა ის არასამკარისთა ხეების მინიმალური ზრდის შესანარჩუნებლად;
5. ზრდის შეზღუდვის ჰიპოთეზა: სინთეზის პროცესები, რომლებიც შაქრებსა და ამინომჟავებს გარდაქმნის მცენარის რთულ სხეულად, შეიძლება არ შეესაბამებოდეს ზრდისა და ქსოვილის განახლებისთვის საჭირო მინიმალურ სიქარეს, მიზმარებული ნივთიერებებისგან დამოუკიდებლად (მაგ., ფოტოსინთეზატები).

მე-4 და მე-5 ტიპის მექანიზმებს, ცალ-ცალკე აერთად, შეიძლება გამოიწვიოს ქსოვილის არასამკარისო ჩამოყალიბება, როდესაც ზრდის სეზონი მოკლეა, ხოლო სეზონურ კლიმატურ პირობებში კი, მცენარე გახადოს მგრანობიარე 1-ლი და მე-2 ტიპის დაზიანებების მიმართ, ან ხელი შეუშალოს რეპროდუქციას. ტყის ზედა საზღვრის შესახებ ამ განმარტებების უმრავლეს



ზურ. 7.9. ახალგაზრდა ხეების დაზიანება ტყის ზედა საზღვარზე: A - ადრული შემოდგომის ყინვამ მოკლა *Larix decidua*-ს არამდგრადი, განუითარებელი მიაჯარი ცლორტი (წიწვების დატენიანდე), რომლებიც ზამთრის პერიოდში გამოშრა (ფოტო გადაღებულია გაზაფხულზე 2200 მეტრზე, ცენტრალურ ალპებში); B - გვიანი თოვლის საფრის ქვეშ ფიჭვის ქვედა ტოტების დაზიანება „თოვლის ობით“ (შესამდლოა *Herporichiu* sp.) (კლდოვანი მთები, იუტა, აშშ); C - ტყის ქაბის მიერ დაზიანებული *Pinus mugo* spp. *uncinata*-ს კენწული კვირტები (იგივე რაიონი, რაც A-ში).

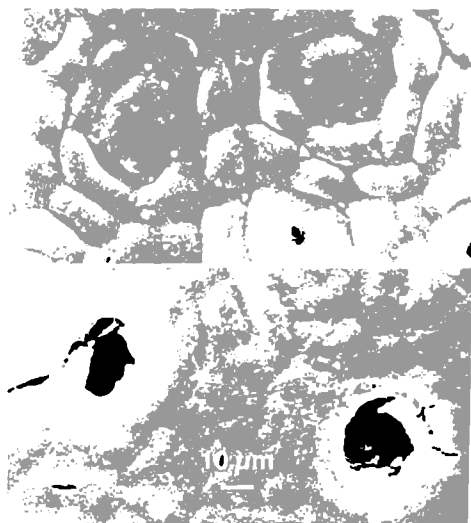
სობა ეყრდნობა ზომიერი სარტყლის მაღალმთიანი რეგიონთა მონაცემებს (ალპები, კლდოვანი მთები). ისმება შეითხება მაღალმთის ტყის ზედა საზღვარზე კონტროლის რა მექანიზმები მოქმედებს დედამიწის მასშტაბით 70°N და 55°S განედებს შორის, ყველა კლიმატური სარტყლის ჩათვლით, სეზონით და სეზონის გარეშე. და ისეთი განსხვავებული ფილოგენეტიკური ჯგუფების ჩათვლით. როგორცაა, მაგალითად, Pinaceae, Podocarpaceae, Fagaceae, Rosaceae და Ericaceae (იხ. Wardle, 1993)? ზომიერი სარტყლის წიწვოვანთათვის ზემოთ ჩამოყალიბებული რომელი განმარტება კარგავს ძალას, და რომელი მტკიცდება დედამიწის მასშტაბით განხილვისას?

როგორც არ უნდა იყოს ზოგადი ძირითადი მექანიზმი, რომელიც იწვევს მასიური ხეების დაუგუფების და მაღალი შეკრულსაბურველანი ტყეების გარკვეულ სიმაღლეზე გაერყელებას, ის არ უნდა იყოს ასოცირებული სეზონურობასთან, რადგანაც ტყის ზედა საზღვრები ასევე წარმოიქმნება არასეზონურ კლიმატურ პირობებში. და როგორც ზევით ვასვენეთ, გასაოცრად მსგავსი ტემპერატურული რეჟიმის პირობებში. უფრო მეტიც, ტყის ზედა საზღვრები წარმოიქმნება ზღვიერ კლიმატურ რაიონებში, გაყინვის უმნიშვნელო რისკით, და ასევე, თითქმის უქარო რაიონებში და ყინულითა და თოვლით გამოწვეული დაზიანების არარსებობის პირობებშიც. შემდეგ განვიხილავ ზემოთ აღნიშნულ ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნის შესაძლო მიზეზებს დედამიწის მასშტაბით.

ისტორიულად უპირატესობა ენიჭებოდა ზრდის შეზღუდვის პიპოთეზას (Daniker, 1923), მაგრამ ის დაიწრიდა ნახშირბადის ბალანსის პიპოთეზით, კერძოდ, ფოტოსინთეზური CO₂-ის ფიქსაციით, როგორც კი კვლევის ამ მიმართულებაში ახალი ტექნოლოგიები დაინერგა. მე-20 საუკუნის 60-ან და 70-ან წლებში უპირატესობა მიენიჭა ძველ, 30-ან წლებში ჩამოყალიბებულ და ომისშემდგომ პერიოდში განვითარებულ თეალსაზრისის ზამთრის გამოშრობის შესახებ. ეს თეალსაზრისი მოგვიანებით გამყარებული იყო მონაცემებით, რომლებიც მწიფობის ქსოვილის არასაკმარისი განვითარების მიწმუნებლობაზე. ყინვა, "თოვლის ობი" ან ყინვა სოკო (*Chrysomyxa*) და მექანიკური დაზიანება, როგორც წესი, იმეზათად იყო მიჩნეული კრიტიკულ ფაქტორებად ჩამოყალიბებული ხეებისათვის და განიხილებოდა როგორც საეჭვო ფაქტორები, "კამფუნონაში" ან "კრუმპოლცის" სარტყელში ტყის აღდგენის მოდულაციური ფაქტორებისგან განსხვავებით (Daniker, 1923; Schroter, 1908/1926; Turner, 1968; Holtmeier, 1974; Frey, 1977; Tranquillini, 1979; Larcher, 1985a; Oberhuber et al., 1999; იხ. ჭეჭოთ; ზურ. 7.9).

ტყის ზედა საზღვარი და კლიმატური სტრესი

ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნაში ყინვით მიყრდნობა ზიანმა შესაძლოა გარკვეული როლი ითამაშოს. სეზონური კლიმატის პირობებში, როდესაც ტყის ზედა საზღვრის ყინვაგამძლეობა აღემატება გარემო პირობების მოთხოვნებს, წლის ყველაზე ცივი პერიოდი არაა საშიში. შესაბამისად, მაღალმთაში წლიურ აბსოლუტურ მინიმალურ ტემპერატურასა და ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობას შორის კორელაცია არ იყო ნაპოვნი (Brockmann-Jerosch, 1919), და თუ გაითვალისწინებთ ტყის ზედა საზღვრების გლობალურ გავრცელებას, ასეთი კორელაცია დედამიწის მასშტაბითაც არ უნდა არსებობდეს. წიწვოვანი ტაქსონებისთვის ნაჩვენებია იყო (Sakai, Larcher, 1987, გვ. 215), რომ ტყის ზედა საზღვრის ხეთა კვირტებში დაბალტემპერატურული გამძლეობის გლობალური ცელილება -70°C -დან -5°C -მდე ფარგლებშია და შეესაბამება ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეებზე მინიმალურ ტემპერატურათა განედობრივ ცელილებებს. დიდ განედებზე სწრაფი გაყინვისას კრიტიკული სიტუაცია იქმნება შემოდგომაზე, არასრული მდგრადობის პერიოდში, ან გვიან ზამთარს და აღრეულ გაზაფხულზე, როდესაც განვითარებული ქსოვილი შეიძლება დაზიანდეს -6°C -დან -10°C -მდე ტემპერატურულ პირობებში (იხ. Tranquillini, 1979; Sakai, Larcher, 1987; Gross, 1989; Perkins, Adams, 1995). ტემპერატურული ინვერსიის გამო, არ არის აუცილებელი, რომ დიდ სიმაღლეებზე გავრცელებული ხეები, დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ ხეებთან შედარებით, უფრო მცირე ტემპერატურის ზემოქმედებას განიცდიდეს და არ იყენებ უფრო მგრამობიარე (მაგ., Sundblad, Andersson, 1995). ტრანკვილინიმ (Tranquillini, 1979) და ლარხერმა (Larcher, 1985a) დაასკვნეს, რომ ყინვა საფრთხეს არ უქმნის ზომიერი სარტყლის ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონთა ხეებს, თუცა შეიძლება გარკვეული ზიანი მიყენოს მათ ზრდას (Daniker, 1923). ტრაპიკულ ტყის ზედა საზღვრებთან ყინვით მიყენებულ ზიანს თეორიულად შეიძლება ადგილი ჰქონდეს წლის ნებისმიერ პერიოდში ნათელი დამებების დროს, თუმცა, ახალ გვირგვინს (Sakai, Larcher, 1987) და ვენსუელაში (Larcher, 1975, Goldstein et al., 1994, გვ. 142) ჩატარებული გამოკვლევები მიუთითებს, რომ ყინვით მიყენებული ზიანი არ უნდა თამაშობდეს გადამწყვეტ როლს ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნაში. რადგანაც მინიმალური ტემპერატურა ღამის საათებშია, მნიშვნელოვანია აღვნიშნოთ, რომ უღრუბლო ცის პირობებში ჰაერის ტემპერატურის ქვევით რადიაციული



ნახ. 7.10 ზამთრის სტრესი თივლიანი მთების (ავსტრალია) ტყის ზედა საზღვარზე, კერძოდ *Eucalyptus pauciflora*-ს დაზიანება. მსკანინრებული ელექტრონული მიკროსკოპით გადაღებული სქრიატი (x800); ფოთლები ზამთარში (ზემოთ) და გამოზამთრებული ფოთლები (ქვემოთ). აღსანიშნავია, რომ ტყის ზედა საზღვარიან *E. pauciflora*-ს ფოთლები ცივია თითქმის მთელი წინა სეზონის განმავლობაში, და ცვენა იწყება მაშინვე, როგორც თუ გაზაფხულზე ახალი თაობის ფოთლები იწყებს გამოსვლას.

გაციების მაჩვენებელი ნაკლები უნდა იყოს ატმოსფეროსთან კარგი კონვექციური კავშირის მქონე ვიწრო-ფოთლოვანი ხეთა ვარჯების შემთხვევაში, ვიდრე სუსტი განძევის უნარისა და დაბალი კონვექციური ცელის მქონე დაბალი ტანის მცენარეების შემთხვევაში (Grace, 1988; Squeo et al., 1991; Germino, Smith, 2000).

მიხედავია, რომ ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნის ერთ-ერთი მიზეზი მცენარის ზამთრის გამოშრობაა. წიწვებისა და ტოტების დაზიანება გამოწვეულია გვიან ზამთარში წყლის დაკარგვით, როდესაც მათ წყალი ევლარ მიწროდება, რადგანაც ნიადაგი გაყინულია (მაგ., Michaelis, 1934; Larcher, 1963a, 1985a; Tranquillini, 1979, 1982; Sowell et al., 1982; Sakai, Larcher, 1987; Hadley, Smith 1990). ღეროს გაყინვამ შეიძლება გამოიწვიოს ქსილემაში ღრუს წარმოქმნა (კავიტაცია) (Tyree, Sperry, 1989), რაც ასუსტებს წყლის ნაკადს შემდგომი

თბილი პერიოდების დროს. ნათელია, რომ აღნიშნული "ზამთარი" არ არის მიზეზი ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნისთვის საერთოდ (Troll, 1961; Dahl, 1986), მაგრამ შესაძლოა, რომ ეს იყოს ზომიერი სარტყლის ზოგიერთ მაღალმთიან რეგიონში ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობის "ზუსტი განსაზღვრის" ერთ-ერთი კომპონენტი. ზამთრის გამოშრობის შემთხვევაში პრობლემა ის არის, რომ თუ დაზიანება ხდება, ის ბევრად გვიან ელინდება, და მიზეზობრივი ინტერაქტაცია რთულია (Larcher, 1963a; Wardle, 1981b). ასე, რომ ზამთრის გამოშრობის ან ყინვით გამოშრობის შესახებ მხოლოდ ის ვიცით, რომ საქმოდ გვიან ელინდება ფოთლის ასიმეტრიული (შხის მხარეს) გაშუქება. ზომიერი სარტყლის ტყის ზედა საზღვართან მერქნაირი მცენარეების ფოთლოვანი წყლის კრიტიკულად დაბალი პოტენციალი გვიან ზამთარში კარგადაა გამოუქველვილი ლიტერატურაში (იხ. ზვეით მითითებული ლიტერატურა). როგორც კერნერი (Körner, 1989, გვ. 41) მიიჩნევდა, მაფხულის წინაპირობები, მაგალითად, ფოთლის ზედაპირის ან კვირტების არასაკმარისი განვითარება, კორელაციაშია ზამთრის გამოშრობის ხარისხთან (Baig, Tranquillini, 1980; Tranquillini, Platter, 1983; Wardle, 1981b). ასევე მიიჩნევდნენ რომ, ზამთრის პირობებში წიწვის ზედაპირის უშუალო დაზიანება, როგორცაა ზედაპირის (კუტიკულის) აბრაზა, განაპირობებულა ტენის ზედმეტი დაკარგვით (Holzmeier, 1974; Hardley, Smith 1983; Grace, 1989; სურ. 7.10).

მიუხედავად ამისა, ალპურ ტყის ზედა საზღვრებთან ზამთრის გამოშრობა არ უნდა იყოს ზოგადი მოვლენა ზომიერი სარტყლის ფარგლებშიც კი. ზამთრის გამოშრობის არავითარი ნიშანი არ იყო გამოვლენილი *Pinus sylvestris*-ისა და *Pinus banksiana*-ს (Sakai, Larcher, 1987), *Eucalyptus pauciflora*-ს (Slatyer, 1976), *Abies balsamea*-სა და *Picea mariana*-ს (Marchand, Chabot, 1978), *Nothofagus solandri*-ს (McCracken et al., 1985) და *Pinus sylvestris*-ის (Grace, 1990) შემთხვევებში. თუმცა ახალგაზრდა უფოთლო ღეროები მიდრეკილია გამოშრობისკენ, ფოთლოვან ტყეებზე სერიოზული ზემოქმედების საფრთხე ნაკლებია (Barclay, Crawford, 1982; Richards, 1985; Tranquillini, Plank, 1989) და შესაძლოა ამის გამოა, რომ ტყის ზედა საზღვრები ჭარბობს ჩრდილოეთით (მაგ., *Betula*-სა და *Larix*-ის სახეობები).

აუცილებელია გავარკვიოთ, აღმატება თუ არა წყლის დანაკარგები ტოტებსა და ღეროში შენახულ ტენს გვიანი ზამთრის პირობებში. გამოთვლებმა აჩვენა, რომ შოტლანდიის ტყის ზედა საზღვრის შემთხვევაში, ეს ფიზიკურად შეუძლებელია (Grace, 1990). დადგენილია (Larcher, 1963a), რომ წიწვების გამოშრობა დადასტურებული ტოტის მიცულობაზე (რო-

მელზეც წიწვები მიმაგრებული, და რომელიც ზოგჯერ მაინც არაა გაყინული), ჩამოცვენით წიწვებში წყლის კრიტიკული დეფიციტი ორჯერ სწრაფად მიღწევა, ვიდრე სრულიად იზოლირებულ ტოტებზე არსებულ წიწვებში, რომლებიც განიცდიდა გვიანი ზამთრის კლიმატის ზემოქმედებას. კლოვანი მთების ტყის ზედა საზღვრის მაგალითზე ნაჩვენებია იყო (Hardley, Smith, 1990), რომ წიწვებმა სულ რაღაც 5-18 დღეში შეიძლება დაკარგოს თავიანი ტენის 40%, თუ მათ წყალი არ მიეწოდებათ ტოტებიდან. რაც უფრო დიდია ხე, მით ნაკლებად საგარაუდოა, რომ წიწვებში წყლის კრიტიკულ დეფიციტს ქონდეს ადგილი. ეს ხსნის იმ შეკეტს, რომ ზამთრის გამოშრობით მიყენებული ზიანი შეესაბამება მოწვევებს ეხება მხოლოდ შედარებით ახალგაზრდა ხეებს, ძირითადად "კამფზონის" სახეობებს. მოჭრილი და მოუჭრელი (საკონტროლო) ხეების შედარების საფუძველზე ნაჩვენებია იყო (Marchand, 1991), რომ ფესვის ზონიდან წყლის მომარაგებას ადგილი აქვს გვიან ზამთარში. თოვლის ქვეშ ტოტები წყლით თითქმის გაჯერებულია.

ამგვარად, ზომიერი სარტყლის ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ ზამთრის გამოშრობამ შეიძლება ზიანი მიყენოს ახალგაზრდა ხეებს (ტრანკვილინის - Tranquillini, 1979, თანახმად. ეს განსაზღვრავს კრემპოლციის საზღვარს ალპებში), მაგრამ მსოფლიო მასშტაბით ვერ ხსნის ალპური ტყის ზედა საზღვრის მოვლენას. რადგანაც სუბეკვატორი სეზონის სანგრძლივობა წიწვიანი ტყის ზედა საზღვრებთან, სუბარქტიკული სარტყლიდან სუბტროპიკულამდე, იცვლება 3 თვიდან 7-8 თვემდე (ზოგიერთი წიწვიანი სახეობა იზრდება ეკვატორული ტყის ზედა საზღვართანაც), სეზონის სანგრძლივობა არ არის ტყის ზედა საზღვრის ზოგადი განმსაზღვრელი იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც მაღალი განედის ზოგიერთ მთიან რაიონში აღმოცენების პოპულაციის ზვეით გადაადგილება ლიმიტირებულია მოწიფების პრობლემებით.

ნახშირბადის მოპოვება, ნახშირბადის დაბრუნება და ზრდა

ორმოცწლიანი შესწავლის საფუძველზე რაიმე არახელსაყრელი პირობა ტყის ზედა საზღვართან ხეების ფოთლის გაზოთა ცვლილების, დაბალ სიმაღლეებთან შედარებით, არ არის გამოვლენილი, თუ არ ჩათვლით ექსტრატროპიკული რაიონებში აქტიური პერიოდის სანგრძლივობის შემცირებას. მრავალი კვლევის შედეგად ნაჩვენებია იყო ტყის ზედა საზღვრის ხეების ფოტოსინთეზის შედარებით დაბალი მერძნობელობა ტემ-

პერატურის მიმართ იმ ტემპერატურულ ინტერვალში, რომელსაც უპირატესად აქვს ადგილი დღის საათებში, რაც გამოწვეულია თერმული აკლიმატიზაციისა და ფოტოსინთეზური ტემპერატურული სასასუხო რეაქციების ფართო სერათით (Pisek, Winkler, 1958, 1959; Slatyer, Ferrar, 1977; Hasler, 1982; Goldstein et al., 1994; Rada et al., 1996). ფოტოსინთეზის მნიშვნელოვანი ინტენსივობა რეგისტრირებული იყო 0°C-ზე, ხოლო მაქსიმალური ინტენსივობის ერთი მეთხუთედლიდან ნახევარამდე +50°C-ზე. თუ ფოტოსინთეზის სისქივრ გამოსახულია არა მშრალი მასის, არამედ ფოთლის ფართობის ერთეულებში, მაშინ სიმაღლის მიხედვით ფოტოსინთეზის უნარის შემცირება არ ელინდება, რადგანაც მშრალი მასა ასახავს არა უჯრედის მუტაბოლური აქტივობის შემცირებას, არამედ ფოთლის სპეციფიკური ფართობის სიმაღლის მიხედვით შემცირებას (უჯრედის გარსის მუტი წილი). მარადმწვანე მცენარეებში ფოთლის სპეციფიკური ფართობის შემცირება დაბალანსებულია ფოთლის სიციცხლის ხანგრძლივობის ზრდით. შესაბამისად, სიციცხლის ხანგრძლივობის შეფასებისას ფოთლის ნახშირბადის ბალანსის ფუნქციონალური მნიშვნელობა უნდა იყოს გათვალისწინებული. როდესაც ქსოვილის ფაქტიური ტემპერატურა შესაბამის პერიოდებში (ფოტოსინთეზის - დამის ტემპერატურა, რადგანაც დღის პერიოდის დანაკარგები ფოტოსინთეზისთვის ისედაცაა გათვალისწინებული) მხდევლობაში მიღებული, მაშინ სიმაღლეების მიხედვით სუნთქვის ცვლილებების შესახებ ლიტერატურული მონაცემები ერთმანეთისგან განსხვავებულია. მაღალ და დაბალ სიმაღლეებზე, ერთნაირ ტემპერატურაზე გაზომილი ინტენსივობების შედარებას ეკოლოგიური თვალსაზრისით არ აქვს აზრი.

დაბალ სიმაღლეებთან შედარებით, ტყის ზედა სახეობის ხეების ფოტოსინთეზის უნარი (განგარიშებული ფოთლის ფართობის ერთეულის მიმართ) შედარებით მაღალია. ფოტოსინთეზის თერმული აკლიმატიზაცია ნახშირბადის სეზონურ ნამატს ოპტიმალურს ზღის. წყლის მიწოდება ნაკლებად ზღუდავს გაზთა ცვლას, ხოლო ცივი ღამეების შემდეგ ფოტოსინთეზის უნარი გასაოცრად სწრაფად აღდგება. ამავე დროს, კაბიტატის ტემპერატურულ პირობებში რესპირატორული დანაკარგები ზამთრის პერიოდში და ღამით უფრო დაბალი ტემპერატურის გამო, არ აღემატება დანაკარგებს დაბალ სიმაღლეებზე. ამგვარად, ფოთლის მიერ ნახშირბადის წლიური შთანთქმა სეზონის ხანგრძლივობისა (ექსტრატროპიკულ მთებში) და მზის რადიაციის დონის ფუნქცია (ზომიერი სარტყლის მონაცემები იხ. Tranquillini, 1979; ტროპიკული - Goldstein et al., 1994). ამ თვალსაზრისით, ტყის ზედა სახეობის ხეები

არ განსხვავდება ალპური მცენარეებისგან, რომელთა მიერ CO₂-ის შთანთქმა ძირითადად შეზღუდულია (მოცემული სეზონის ფარგლებში) კვანტური ენერჯის მიწოდებით, და არა დღის საათების ტემპერატურით (Scott et al., 1970; Körner, 1982; Körner, Larcher, 1988; იხ. თავი 11). სეზონის ხანგრძლივობას მხოლოდ ექსტრატროპიკულ მთებში შეიძლება აქირდეს მნიშვნელობა. ვინაიდან: (1) მოსვენების პერიოდის განმავლობაში რესპირატორული დანაკარგები აუარესებს ნახშირბადის წლიურ ბალანსს, და (2) რადგანაც არსებობს გარკვეული კრიტიკული წერტილი, როდესაც ზრდის ან ქსოვილის ადღგენის საჭირო ინტენსივობა არ არის უზრუნველყოფილი.

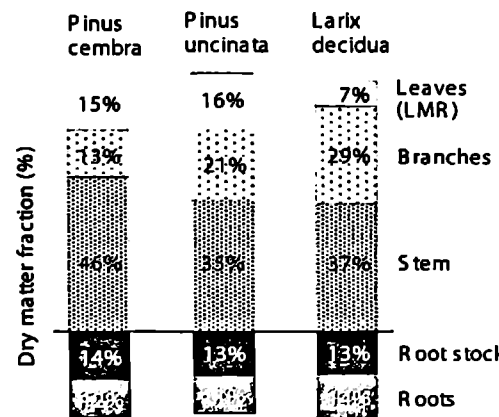
აქ არ შევედებით ტყის ზედა სახეობის ხეების, როგორც ერთიანი ორგანიზმების, ნახშირბადული კავშირების დეტალურ ანალიზს. მაგრამ მოვიყენოთ ტრანკვილინის (Tranquillini, 1979) მიერ ზომიერი სარტყლისთვის მიღებული მონაცემები, რომლებიც ზოგიერთ მნიშვნელოვან ასპექტს აუღებს. ცენტრალურ ალპებში ზამთრის თოვლის საფრის ქვეშ 5-თიანი მოსვენების პერიოდის შედეგად *Pinus cembra*-ს ადონანტენების სუნთქვითი დანაკარგი შეადგენს ნახშირბადის სეზონური შთანთქმის 7%-ს. *Pinus cembra*-ს ადონანტენების რესპირატორული დანაკარგები ზამთრის 3 ყველაზე ცივი თვის განმავლობაში შეიძლება ანაზღაურდეს სავეგეტაციო სეზონის ერთი დღის განმავლობაში ნახშირბადის ნამატი (Wiener, 1997). ასე რომ, მოსვენების (ანუ ცივი) პერიოდი ბევრად ნაკლებ ზიანს აყენებს, ვიდრე ეს შეიძლება გვეყარაუდა მისი ხანგრძლივობიდან გამომდინარე. მიუხედავად იმისა, რომ ნახშირბადის ბალანსს სუნთქვითი დანაკარგების შემცირების გამო გარკვეული დამატებითი წელიწადი მიუძღვის ენერჯამბლეობაში, იგი ცივ ზამთარში უფრო ეფექტურია. რაინებში, ხანგრძლივი და თბილი შემოდგომითა და გაზაფხულით, ბევრად დიდ დანაკარგებს აქვს ადგილი (Schulze et al., 1967). დიდ სიმაღლეებზე, ტროპიკებთან შედარებით 15-25%-ით ხანგრძლივი დღის საათების პირობები, ზრდის სეზონის განმავლობაში ნახშირბადის ნამატი აწონასწორებს მოსვენების პერიოდის სუნთქვითი დანაკარგებს. ნაწენები იყო, რომ ტყის ზედა სახეობის 7 მ სიმაღლის ხეები (მთელი წლის განმავლობაში შენარჩუნებული ღეროთი) მიიხმარდა წლიური მთელი ფოტოსინთეზური ნახშირბადის ნამატის 17%-დან (*Larix*) 23%-მდე (*Pinus*), მაგრამ ცივი კლიმატის გამო ეს მანქანებში დაბალი სიმაღლეების ხეების დანაკარგების მხოლოდ 60-70% შეადგენს (Tranquillini, 1979). და ბოლოს, ფესვების სუნთქვის შესახებ ტრანკვილინის მიერ მიღებული მონაცემები მუთითებს ძალიან მცირე დანაკარგებზე, რაც განპირობებულია

ფესვი/ფოთლის მასის ძალიან მცირე ფარდობით და ნიადაგის დაბალი ტემპერატურით, მაგრამ ექტო-მიკორიზაში (რაც მინწეული იყო, რომ ძალიან მნიშვნელოვანია ტყის ზედა საზღვრის ხეებისთვის) ექსპორტის შესახებ არაფერია ცნობილი. შესაბამისად, არ არის აუცილებელი, რომ ტყის ზედა საზღვრის ხეები უფრო დიდი რესპირატორული წნეხის ქვეშ იმყოფებოდეს, ვიდრე დაბალი სიმაღლეების ხეები, პირიქით კი შესაძლებელია.

გაზთა ცვლის შემთხვევაში განხილული მონაცემების საფუძველზე ზომიერი სარტყლის ტყის ზედა საზღვარი არ შეიძლება ახსნილი იქნეს მოცემული საეკოლოგიური სეზონის განმავლობაში არასაკმარისი ფოტოსინთეზური აქტივობით, ან ჭარბი რესპირატორული დანაკარგებითა და ზღვრული ნახშირბადის წლიური ბალანსით. როგორც ზრდის სეზონის ტენიანობის რეჟიმი, ასევე კვებითი მდგომარეობა უფრო ხელსაყრელია ტყის ზედა საზღვრის ხეებისთვის, ვიდრე დაბალი სიმაღლეების ხეებისთვის (Tranquillini, 1989, გვ. 52, 80; Körner, Mayr, 1981; Körner, Cochrane, 1985; Körner, 1989b; იხ. თავები 9, 10). შედარებითი კვლევების შედეგები ალპებში (Benecke et al., 1981), კალიფორნიაში (Mooney et al., 1964), აესტრალიასა (Slatyer, 1978) და ახალ

ზელანდიაში (Benecke, Havranek, 1980) შეესაბამება ტრანკვილინის მონაცემებს. ტროპიკული მაღალბოთის *Polylepis*-ის, რომლის დღის პერიოდის ფოთლის ტემპერატურა 3-17°C (ძირითადად 5-10°C), ფოტოსინთეზის სიჩქარე მთელი წლის განმავლობაში ტოლია 7-8 მკ მოლიო-მ²-წმ⁻¹. ფოტოსინთეზის ასეთი ინტენსივობა აბალანსებს ღამის პერიოდის ფოთლის სუნთქვით დანაკარგებს (R = 0.2-0.3 მკ მოლიო-მ²-წმ⁻¹, რომელიც მიღებულია ღამის უპირატესი ტემპერატურის (0-2°C) ექსტრაპოლირების შედეგად (Golstein et al., 1994). ამ შემთხვევაში ფარდობა შთანთქმ/სარკვევა 30-ის ტოლია, და შესაბამისად, 2-3-ჯერ უკეთესი, ვიდრე დაბალი სიმაღლეების ხეების მაჩვენებელი, რაც მიუთითებს იმაზე (ყოველ შემთხვევაში *Polylepis*-ისათვის), რომ ტროპიკული ტყის ზედა საზღვრის ხეებისთვისაც მალიმიტირებელი ფაქტორია არა ნახშირბადის ბალანსი, არამედ სხვა ფაქტორები.

საჭიროა აგრეთვე განვიხილოთ მაღალბოთის ხეების მიერ ასიმილაციების დაგროვება ბუჩქებსა და ბალახეულობასთან შედარებით. სამწუხაროდ, ტყის ზედა საზღვრის ხეების მშრალი მასის განაწილების შესახებ ძალიან მწირი მონაცემები არსებობს, მოხუცდავად იმისა, რომ ეს შეიძლება უფრო მნიშვნელოვანი იყოს, ვიდრე ფოთლის ფოტოსინთეზის სიჩქარე, როგორც ნახშირბადის ბალანსის განმსაზღვრელი (Körner, 1991). ეს ფაქტი აჩვენებს, რომ მეცნიერებს უფრო თანამედროვე ელექტრონული ზელსაწყობები იზიდავს, ვიდრე ნიაბი. ცალკეული მონაცემი ასაღვარდა ხეების ფოთლის, ღეროსა და ფესვის მშრალი მასის შესახებ სიმაღლის მიხედვით განაწილების ცვლილების კონკრეტულ სურათს არ ავლენს. ტყის ზედა საზღვართან მშრალი ასაღვარდა (მაგრამ 20 წელზე მეტის) *Pinus cembra*-ს მონაცემების (Larcher, 1963a; Oswald, 1963; Tranquillini, 1979) მიხედვით, ფოთლის მასის ფარდობა (LMR) 13-25%-ის ტოლია (ფოთლის მასა მცენარის მიერ მასთან; როდესაც ფესვების მონაცემები არ იყო წარმოდგენილი, ჩათვალეთ, რომ ფესვების მასის წილი მთელ მასაში შეადგენდა 25%-ს). ყველაზე ზედა ტყესა (წიწვი-ღერო-ფესვი ფრაქციები შეადგენს შესაბამისად 24-49-27%-ს) და ტყის ზედა საზღვრის 200 მეტრს ხეით "კამფონაში" (25-50-25%) 20-დან 52 წლამდე *P. cembra*-ს მონაცემები არ ავლენს ეკოტონის მიხედვით რაიმე ცვლილებას (Oswald, 1963). თუ ოსვალდის მონაცემების გამოყენებით მოვახდენთ გამზმარი ხეების LMR-ის ექსტრაპოლირებას ხეების ასაკის ზრდის მიხედვით, მაშინ 100-150 წლის ხეების შემთხვევაში მივიღებთ 10% მნიშვნელობას (სიმაღლისგან დამოუკიდებლად). ნაჩვენებია იყო (Benecke, 1972), რომ მაღალბოთის ოპტიმალური პირობებიდან ტყის ზედა



ზურ. 7.11. ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონში 23 წლის ასაკის ხეებში (n=24 ხე/სახეობაზე) მშრალი მასის განაწილება (2040-2180 მ², დავოსი, შვეიცარია). ფოთლის მასის ფარდობა (LMR) არის ფოთლის მშრალი მასის რაოდენობა (%-ში) ხის მთლიან (მათ შორის ფესვების) მშრალ მასაში (Bernoulli, Körner, 1999).

საზღვრისკენ გადაადგილებისას ახალგაზრდა ხეების ფოთლო/ფესვის მასის ფარდობა იზრდება 1-დან 3-მდე *Picea abies*-ისთვის, და 1.5-დან 2.5-მდე *Pinus mugos*-ისთვის. შედარებისთვის ვიტყვი, რომ ახალგაზრდა ხეებისთვის ზემოთ მოცემული LMR-ის სიდიდეები ბევრად მეტია, ვიდრე დაბლობის მონარდული წიწვოვანი ხეებისთვის (ჩვეულებრივ 3-4%), და შეესაბამება ბალახეული მცენარეების LMR-ს, როგორც მაღალი, ასევე დაბალი სიმაღლეებისათვის, რომლის საშუალო მნიშვნელობა 21%-ის ტოლია (სიმაღლის მიხედვით LMR-ის ცვლილება არ არის რეგისტრირებული; Körner, 1994; სურ. 12.15). ზემოთ მოცემული ფოთლო/ფესვის ფარდობები მეტია მრავალწლიანი ნაირბალახების შესაბამის ფარდობებზეც (0.5-1; Körner, 1994). შევეცადოთ ტყის ზედა საზღვრის ახალი მონაცემები მნიშვნელოვნად არ ცვლის ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონის გასწვრივ მშრალი მასის განაწილების სურათს. ყოველ შემთხვევაში, ახალგაზრდა ხეებისათვის აუტოროფული/პეტეროტროფული ქსოვილის ფარდობა საკმაოდ მაღალია და ალბათ, არ არის არახელსაყრილი.

რა მნიშვნელობა აქვს ტყის ზედა საზღვრის მოზარდი ხეების ნახშირბადის ბალანსში ღეროს დიდ წილს (>70%) მთლიან ბიომასაში? დაბალი ტანის ალპურ მცენარეთა ფიტოცენოზების მშრალი მასის განაწილების მონაცემებთან შედარებისას, შეიძლება აღმოვაჩინოთ, რომ ასეთი მაღალი პეტეროტროფული ფრაქციები არ არის უჩვეულო. LMR-ის ზემოთ აღნიშნული საშუალო მნიშვნელობა - 21%, მრავალი სახეობისა და რაიონისათვის იყო გამოთვლილი, მათ შორის ყველაზე ფართო სპექტრის სახეობებისთვისაც კი, როგორცაა *Ranunculus glacialis*, რომელიც ევექტურად ფუნქციონირებს, როდესაც მწვანე ფოთლებში მშრალი მასა 10%-ა (10 კვირის, მაგრამ ფოტოსინთეზის უფრო მაღალი სიჩქარით) და არამწვანე ქსოვილში - 90% (იხ. თავი 11), რაც მსგავსია სურ. 7.11-ზე წარმოდგენილ *Larix*-ის LMR-ისა. ეს პეტეროტროფული შემადგენელი ნაწილი აქტიურია და სუნთქავს, მაშინ, როცა ხეების ღეროს დიდი ნაწილი მეტაბოლურად არააქტიურია და ის შეიძლება შეედაროთ ტროპიკული გვიანტური როზეტისმაგვარი მცენარეების ფოთლის მკვდარი საფრის მშრალი მასის ფრაქციას (მცენარის მთელი მასის დაახლოებით 2/3; Monasterio, 1986).

ხეებზე ამ ცალკეული დაკვირვებათა შედეგად და ზოგიერთ "წარმატებულ" მაღალმთის სახეობისათვის (კერძოდ, ბუნჩები მერქნის მასიური სტრუქტურებით) შედარების საფუძველზე, შეიძლება ვიყარაულოთ, რომ მხოლოდ მერქნიანი ღერო არ არის გადაწყვეტი ფაქტორი ნახშირბადის ბალანსისათვის ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეებზე. მაგრამ, რა თქმა უნდა, ღეროს

ჩამოყალიბების პროცესს თავისი წვლილი შეაქვს ნახშირბადის ბალანსში, მით უფრო, რაც უფრო ემატება ხეს ასაკი. მცენარის ღეროსა და ნახშირბადის ბალანსის შორის კავშირის დასადგენად საჭიროა აღნიშნოთ, რომ ღეროს საშუალო წილი საფეხურებრივად მცირდება ერთი სასიცოცხლო ფორმიდან მეორეზე, შემდეგი თანმიმდევრობით: ხეობიანი-მრავალწლიანი ბალახოვანი მცენარე; ეს უკანასკნელი დომინანტური სასიცოცხლო ფორმაა ყველაზე მაღალ სიმაღლეებზე (Körner, 1994). ტენიანი ტროპიკული ტყის ზედა საზღვრის კლიმატის "დაუსრულებელი" სეზონის (მუდმივი ევექტაციის) პირობებში ღეროს მნიშვნელობა ნაკლები უნდა იყოს, და მოსალოდნელია, რომ ტყის ზედა საზღვარი დაბალი იხოთერმებისკენ გადაადგილდეს. თუ მისი მდებარეობა ზომიერ სარტყელში "დაქუთუბლდა" იყო ღეროს მიერ ნახშირბადის ხარვეთით, რისი რეგისტრაციაც არსებული მონაცემების საფუძველზე, არ შეეძლება.

ტყის ზედა საზღვრის ხეების ნახშირბადის ბალანსის საბოლოო სურათის მიღება შეიძლება მხოლოდ წლიური და ზანგრძლივი პერიოდის ნახშირბადის ბალანსის მონაცემების მოდელირებით, რომლის დროსაც ყველაზე დიდი უზუსტობა განაჩინობულია მერისტემული აქტივობის, მკვდარ და ცოცხალ ქსოვილთა ფრაქციების, ქსოვილის დამახასიათებელი სუნთქვის, და მიწისქვეშა მშთანთქავი უცნობი სტრუქტურების მალი-მითრირებული ფაქტორებით. როგორც კეუბით იქნება ნაჩვენები, ამ საკითხში გასარკვევად ფოთლის გაზთა ცვლის მონაცემების გამოყენება შედეგს არ მოგვიტანს, რადგანაც CO₂-ის ასიმილაცია არ უნდა იყოს ზრდის კრიტიკული პარამეტრი ტყის ზედა საზღვართან, თუმცა გარკვეული კორელაცია შეიძლება ვიპოვოთ (Scuderi et al., 1993). მცენარის ზრდის ანალიზის არსებული მონაცემები (Tranquillini, 1979) არ მეტყველებს ნახშირბადის მალიმითრირებული პიპოთეზის სასარგებლოდ. თუმცა ნახშირბადის ბალანსის შეუძლია განსაზღვროს ხეების გავრცელების საზღვრები სინთაოსა და სიმ-შრალის გრადიენტების მიხედვით (Boysen-Jensen, 1949). ტყის ზედა საზღვრის შემთხვევაში ის, სავარაუდოდ, არაა გადაწყვეტი ფაქტორი (Tranquillini, 1979, გვ. 80).

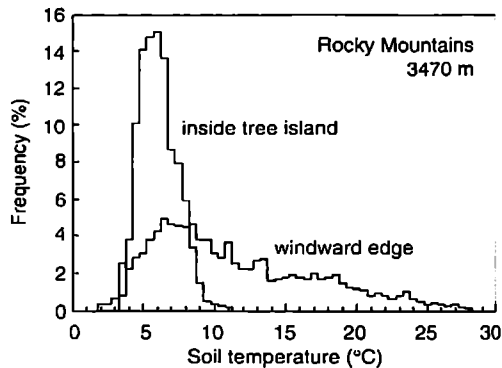
ტყის ზედა საზღვრის წარმოქმნის პიპოთეზები

გლობალური ანალიზი იძლევა ტყის ზედა

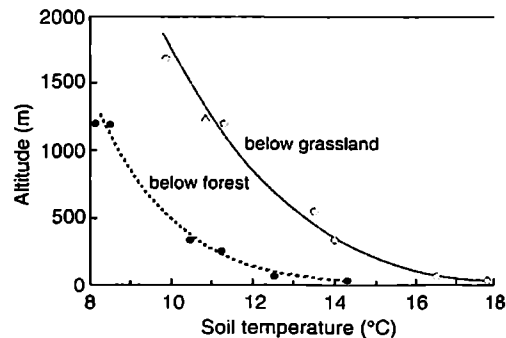
საზღვრის განმსაზღვრელი შესაძლო პარამეტრების გამორიცხვის შესაძლებლობას, მიუხედავად იმისა, რომ ამ პარამეტრებს შეიძლება გარკვეული წვლილი მიუძღოდეს ტყის ზედა საზღვრის მდებარეობის განსაზღვრაში ზომიერი სარტყლის ზოგიერთ რაიონში. როგორც სტრესის, ისე სხვა რომელიმე ჰიპოთეზა, რომელიც დაკავშირებულია სეზონურობასთან ან მექანიკურ დამაზიანებელ ფაქტორებთან, ეერ ხსნის ტყის ზედა საზღვრის არსებობას განსხვავებულ კლიმატურ, მაგრამ საეკოტაქსიო სეზონის მსგავსი საშუალო ტემპერატურული პირობების მქონე რაიონებში. ტრანკვილინი (Tranquillini, 1979, გვ. 80) ამბობდა: "...შეიძლება დაეასკნათ, რომ არც ხეების სიმაღლეში სწრაფი კლებები, და არც მერქნიანი მცენარეების სრული გაქრობის პირველადი მიზეზი არაა მშრალი მასის არაადეკვატური წარმოქმნა" ("ნახშირბადის ასიმილაციის" თვალსაზრისით).

მკითხველს შეუძლია გაეცნოს რებროლუქციის, როგორც მალიმიტირებული ფაქტორის განხილვას (Körner, 1998). ნათელია, თუ რატომ შეუძლია მაღალმთის მცენარეების, მათ შორის, მერქნიანი ბუჩქების ამონაყარს განვითარება. ხოლო ხეებისას - არა, რადგანაც რეგულარულად შეინიშნება ტყის ზედა საზღვრის ქვედა რაიონიდან დიასპორის გახსნეა და ეფექტური გაღივება (მაგ., Hantschwiler, Smith, 1999; Cuevas, 2000), ადღვენა ასწლიანი ინტერვალით (Klotzli, 1991) შესაძლებელია მაშინაც კი, თუ ტყის ზედა საზღვრის ხეები არ წარმოქმნის სიცოცხლისუნარიან თესვს. ისმება შეკითხვა, რატომ არ წარმოქმნის ტყის ზედა საზღვრის ზევით ახალგაზრდა ხეების პოპულაცია ტყეს, და რჩება ნიადაგის მარცვლოვან ან ბუჩქოვან საფარში, ანდა წარმოქმნის მოლუნულელოიან ჯუჯა ფორმის ბუჩქს?

მაღალმთის ტყის ზედა სარტყლის უნიფიცირებული თეორიის შემუშავებისას საჭიროა გათვალისწინებულ იქნეს ისეთი განსხვავებები, როგორიცაა ტყის ზედა საზღვრებთან კანტური ნაკადის დღიური დონის ორ-ან სამჯერადი განსხვავება ცენტრალურ ალპებსა და სუბტროპიკულ ანდებში ახალ გენეასთან შედარებით, რომელიც თითქმის მუდმივად ღრუბლებითა დაფარული (Körner et al., 1983). აგრეთვე, უნდა გაეთვალისწინოთ სეზონის ხანგრძლიობის ცვლილება რეგიონების მიხედვით, რომელიც შეიძლება გრძელდებოდეს 2.5 თვე არქტო-ალპურ არეის ტყის ზედა საზღვართან, და 12 თვე - ეკვატორულ ტროპიკებში, და რომელიც განსხვავდება ათორიან და უთოელო რეგიონებში. ყველა პირობებში ტყის ზედა საზღვრის ჰაერის საშუალო სეზონური ტემპერატურა იცვლება 5.5-დან 7.5°C-მდე. ბუნებრივ კლიმატურ ტყის ზედა საზღვართან თერმული პირობები მოითხოვს შემდგომ კვლევას, მაგრამ



სურ. 7.12. ხეების საბურველის ქვეშ წარმოიქმნება ე.წ. ფესვთა ცივი ზონა. ტყის ზედა საზღვართან (კლდეანი მთები, ნიუტის ქედი (Niwot Ridge), 3470 მ, 19.07-4.09) დაბალტანინი, დაახლოებით 4 მ-იანი დიამეტრის ხეების კორომის ქარიანი მხრის ნიადაგის ტემპერატურა. აღსანიშნავია ენრო, ანუ ბუფერული და უფრო დაბალი ტემპერატურული ინტერვალი ზედა საბურველის ქვეშ (საშუალოდ 6°C), ხოლო დაბალი ბუჩქების ქვეშ კი აღინიშნება ფართო ინტერვალი (მაქსიმუმ 7-8°C, საშუალო 8-9°C) (Holtmeier, Broll, 1992).



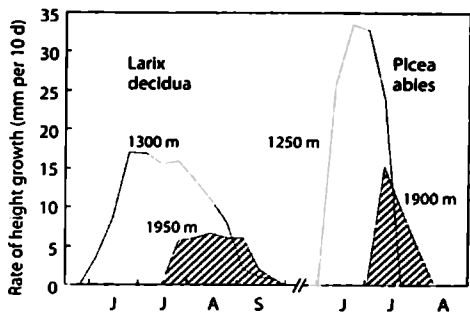
სურ. 7.13. ტყის (*Nothofagus menziesii*) და მუზობლი მდელოს ნიადაგის შუა ზაფხულის ტემპერატურის ცვლილება სიმაღლის მიხედვით (ჩრდილოეთის კუნძული, ახალი ზელანდია, 1981 წლის თებერვალი). ტემპერატურა იზომებოდა შუაღღეს, 20 სმ სიღრმეზე (Körner et al., 1986; Greer, 1978).



ზურ. 7.14. ტყის ზედა საზღვრის ხეების ქვემოთოვლის გვიანდობის გამო მცენარეთა ზრდის სეზონი ხშირად უფრო მოკლეა, ვიდრე მეზობელ მდელოზე (სიერა ნევედა, კალიფორნია, ტიოგას უელეტეხილი, შუა იელისი, 1983)

ტემპერატურული მონაცემების მუდმივობა იმდენად აშკარაა, რომ ის უნდა მივიჩნიოთ მნიშვნელოვან ფაქტორად.

ზემოთ მოცემული განხილვის საფუძველზე გამოითქვამს პიპოთეზას, რომ არსებობს საშუალო მინიმალური ტემპერატურა, რომელიც საკმარისია უმაღლესი მცენარეების ახალი უჯრედების წარმოქმნისა და ფუნქციონალური ქსოვილის განვითარებისა და დიფერენცირებისათვის, და რაც არ არის დაკავშირებული ნახშირბადის ბალანსთან. შემდეგ მოვიყვანოთ ზოგიერთ ფაქტს, რომელიც მეტყველებს, როგორც ზრდის შეზღუდვის პიპოთეზის, ასევე მისი სასიცოცხლო ფორმა-მიკროკლიმატი ურთიერთკავშირისთვის გამოყენების სასარგებლოდ. მარტივად რომ ვთქვათ, თუ მოზარდ ხეს წარმოვიდგენთ როგორც მშენებარე სახლს, სამშენებლო ხსნარისა და აგურების ხელმისაწვდომობა არ განსაზღვრავს "ზრდის" შეზღუდვას, არამედ ის დამოკიდებულია ადამიანზე, რომელიც აშენებს კედლებს.

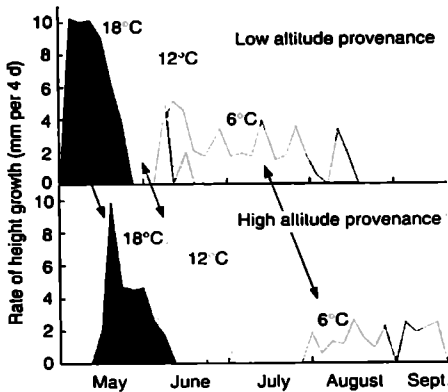


ზურ. 7.15 *Larix decidua*-ს და *Picea abies*-ის სიმაღლეში ზრდის დინამიკა მთიანი რეგიონისა და ტყის ზედა საზღვრის ძლიერი პრობლემის (Oberarzbacher, 1977, ციტ. Tranquillini (1977) მიხედვით).

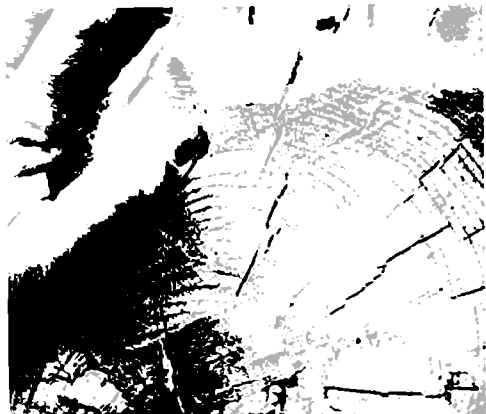
მათ შეუძლიათ შეანერონ მუშაობა, თუ ძალიან ცივა, მიუხედავად სამშენებლო მასალის სიუხვისა. მიმწოდებელს შეუძლია შეანელოს, ან გაანეროს კიდევ მასალის მიწოდება (Hoch et al., 2002).

აქ არ განვიხილავთ ფაქტებს, რომლებიც გარკვეული კლიმატური რეგიონებისთვის 1 და 2 პიპოთეზის (და შედეგობრივად 3-ის) სასარგებლოდ მეტყველებს, მაგრამ ზემოთ წარმოდგენილი გლობალური სურათის და იმ მექანიზმების, რომლებზეც ქვემოთ ვიმსჯელებთ, განხილვა გვიბიძგებს იმისკენ, რომ ეს მალიმიტირებელი ფაქტორები ჩათვალათ "რეგიონალურად" და "მოდულაციურად", რომლებიც დაგვეხმარება უფრო ფუნდამენტური შეზღუდვების ანალიზის დროს. ზომიერი სარტყლისათვის დამახასიათებელი მოდულაციური ზემოქმედების მოპოვება მცირე გაყვანას მოახდენს ტყის ზედა სარტყლის მდებარეობაზე მოცემული ეკოტონის ფარგლებში, მაგრამ შესაძლებელს ხდის ხის ზრდის ფორმის ბუნების ზრდის ფორმამი თანდათანობით გადასვლას.

ხეების ზრდისთვის საშუალო მინიმალური ტემპერატურის კონცეფცია, როდესაც ნახშირბადის მშთანთქმელი, და არა ნახშირბადის წყარო, განსაზღვრავს წარმოქმნის პროცესს, არის ზოგადი წესის ცალკეული შემთხვევა. მიზეზი იმისა, თუ რატომ მოქმედებს ზრდის მალიმიტირებელი ფაქტორები ჯერ ხეებზე, და შემდეგ ბუნებზე და ბალახოვან მცენარეებზე მხოლოდ დიდ სიმაღლეებზე, მდგომარეობს მიკროკლიმატზე სასიცოცხლო ფორმების სატყეოეურო გაყვანაში. ხეების ელორტთა აპიკალური მერისტემებისთვის საბურვლის



სურ. 7.16. კონტროლირებულ ვარგებო პირობებში მაღალ და დაბალ სიმაღლეებზე გაერცლებული *Picea abies*-ის ზრდის საასესო რეაქციების დამოკიდებულება ტემპერატურაზე. აღსანიშნავია ზრდის მაქსიმალური ინტენსივობის ძლიერი შემცირება 12-დან 6°C-მდე ინტერვალში (2-ჯერ და 3.4-ჯერ). ეს ტენდენცია უფრო გამოხატულია ღარი სიმაღლიდან გამოტანილ მცენარეებში, რაც შეიძლება დაკავშირებული იყოს გენოტიპურ პროცესებთან (იხ. 1-ლი თავი); მონაცემები იფიქსირებულია, რაც სურ. 7.15.

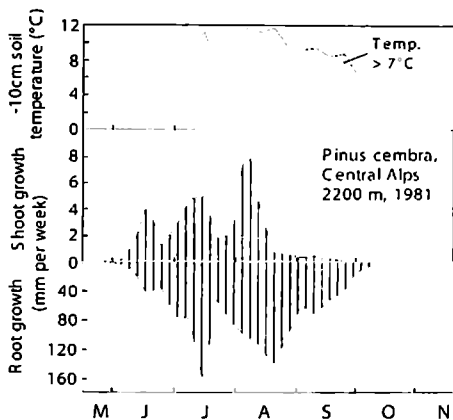


სურ. 7.17. ტყის ზედა საზღვარზე შეინიშნება ხის ძისიწვე-ლოვანი რადიალური ზრდა (2-5 მმ/წ). ფოტოზე ნაჩვენებია მუქსიკაში, 3850 მ-ზე (რაიონი მოცემულია სურ. 7.1-ზე) *Pinus hartwegii*-ის ღეროს გადანაჭერი, რომელიც იზრდებოდა მხოლოდ 150 მეტრით დაბლა ტყის ზედა საზღვრიდან (რაც შეესაბამება ტყის ზედა საზღვართან შედარებით 0.9°C-ით მაღალ ჰაერის საშუალო ტემპერატურას).

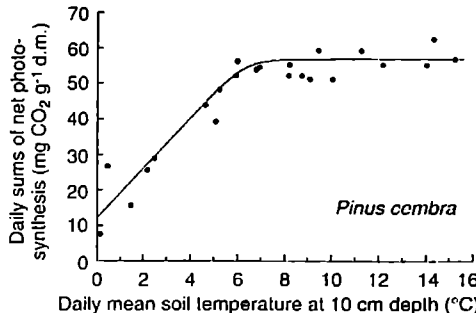
რადიაციული გათბობა დღის განმავლობაში, ან ნიადაგის ზედა ფენაში ღამის განმავლობაში შენახული სითბო, არ არის ისეთივე სასარგებლო, როგორც მრავალი მაღალმთის მარცვლოვანის და როზეტული ნაირბალახების. ან ჯერჯერ ბუნების ნიადაგის ქვეშ მყოფი ფოთლის მერიტებისთვის (მაგ., Körner, Cocharane, 1983; Grace, Norton 1990); ატმოსფეროსთან შვიდრო კავშირის შედეგად ისინი განიცდიან კონვექციურ გაცივებას. შესაბამისად, ქსოვილის ზრდა შეიძლება პერიოდულად დაიბლოკოს და ხეები "კარგავს" სეზონის და უმეტესი დამეების (სხვა, თბილი პერიოდების განმავლობაში) მნიშვნელოვან ნაწილს სტრუქტურული ზრდისთვის.

გარდა ამისა, ხეები, განსაკუთრებით მაშინ, როცა ხშირ საბურველს წარმოქმნის, ეფექტურად იცავს თავის ფესვთა ზონას ნიადაგის სითბური ნაკადებისა და რადიაციული გათბობისგან. ხის, როგორც სასიცოცხლო ფორმის, ევოლუცია მოხდა სინათლისათვის ბრძოლის გზით თბილი ნიადაგის პირობებში (Slatyer, Noble, 1992). ტყის ზედა საზღვართან ხეების შეკრული საბურველი წარმოქმნის ცივ ნიადაგებს, რაც ასუსტებს ფესვთა აქტივობას (მაგ., Daniker, 1923; Shanks, 1956;

Wardle, 1968; Ballard, 1972; Munn et al., 1978; Körner et al., 1986; Holmeier, Broll, 1992; Kessler, Hohnwald, 1998; სურ. 7.12 და 7.13); ეს თვალსაზრისი, ტყის ზედა საზღვრის ანალიზის დღემდე სერიოზულად არ განიხილებოდა. მაგალითად, მონტანაში (2300 მ) ზაფხულის განმავლობაში, 50 სმ სიღრმის ნიადაგის ტემპერატურა დაახლოებით 5°C-ით დაბალი იყო ტყეში, ვიდრე მეზობელ მდელოზე (Munn et al., 1978). შედეგად, თოვლის საფარი უფრო ხანგრძლივია მაღალმთის ტყეებში, ვიდრე მეზობელ უტყეო ტერიტორიაზე (Tranquillini, 1979, გვ. 55; სურ. 7.14). როგორც წესი, ტყის ზედა საზღვრიდან რამდენიმე ასეული მეტრით ზემოთ, იგივე ექსპოზიციის მდგომარეობის ფესვთა ზონის ნიადაგის ტემპერატურა უფრო მაღალია, ვიდრე შეკრული ტყის ზედა საზღვრის ფესვთა ზონის ნიადაგის ტემპერატურა (Körner et al., 2003). 46, 26 და 0° განედებზე, ტყის ზედა საზღვრის ზვეთი, ფიტოგეოგრაფიულად შესაბამისი რაიონების ველაზე თბილი სამი თვის საშუალო ტემპერატურები აღმოჩნდა 5.9-8.1°C ინტერვალში (Halloy, Mark 1996). დარღვივის შედეგად ტყის ზედა საზღვართან ნიადაგის ტემპერატურა ხეების საბურველის ქვეშ არ იცვლება ფერდობის ექსპოზიციის მიხედვით (გამოუქვეყნებელი მონაცემები, მთა კატ-



სურ. 7.18. შვეიცარიის ცენტრალურ ალპებში, 2200 მ სიმაღლეზე *Pinus cembra*-ს ფესვების ზრდის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე (Turner, Streule, 1983; ციტ. Schonenberger, Frey (1988) მიხედვით; იხ. აგრეთვე Turner et al., 1982).



სურ. 7.19. ტყის ზედა საზღვარზე (ცენტრალური ალპები) *Pinus cembra*-ს ფოტოსინთეზის დღიური ჯამური შნიშვნელობების დამოკიდებულება რიზოსფეროს ტემპერატურაზე 0-7°C ინტერვალში (Havranek, 1972).

ტროპიკულ მიწებში ხეების შეხვედრის ყველაზე მაღალ საზღვართან (კლება მთლიანად არაა გაწონასწორებული გაზრდილი დიფუზიურობით, იხ. თავები: 3, 9, 10), კიდევ უფრო ამყარებს იმ აზრს, რომ ნახშირბადის მარაგი არ არის გადამწყვეტი ფაქტორი.

შერკოფელის მიდამოები, ქ. ინსბრუკი, ავსტრია), რაც შესაძლოა ასევე ხსნიდეს, თუ რატომ არ იცვლება ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეები ტენიან რეგიონებში ფერდობის ექსპოზიციის მიხედვით, რაც გამოვლენილ იქნა მთელი შვეიცარიის ალპებისთვის (Paulsen, Körner, 2001) და მექსიკის ეულკანური მთებისათვის (Beaman, 1962) GIS-ანალიზის საშუალებით.

სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, წევნ მივიჩნევთ, რომ ხე, როგორც სასიცოცხლო ფორმა, ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეებზე ლიმიტირებულია ასიმილაციების დაგროვების და არა წარმოქმნის შესაძლებლობებით. ეს პიპოთეზა დაფუძნებულია იმ მოსაზრებაზე, რომ ტყის ზედა საზღვარის ფორმირებას განაპირობებს არა ნახშირბადის უკმარისობა, არამედ დაბალი ტემპერატორული გამოწვეული შთანთქმის ინჰიბირება. დალი (Dahl, 1986) მიიჩნევდა, რომ ატფუ-ის მარაგი (მიტოქონდიალური სუნთქვა) გადაწყვეტი ფაქტორია, მაგრამ ქსოვილის წარმოქმნაში მონაწილე მრავალი სხვა პროცესი (მაგალითად, ცილების სინთეზი) შეიძლება ლიმიტირებულ იყოს დაბალი ტემპერატორით. ის ფაქტი, რომ ტყის ზედა საზღვარებთან საშუალო სეზონური ტემპერატურები მსგავსია, ხოლო CO_2 -ის პარციალური წნევა კი იცვლება ზეგის დონეზე არსებული შნიშვნელობის 94%-დან - სუბარქტიკულ ტყის ზედა საზღვართან, მხოლოდ 55%-მდე - ზოგიერთ სუბ-

მცენარის ზრდის ტენდენციები ტყის ზედა საზღვართან

ხეების ქსოვილებში ასალი უჯრედების კრიტიკული მასის წარმოქმნისა და დიფერენცირებისთვის ზღვრული ტემპერატურის შესახებ რაიმე პირდაპირი მონაცემები არ არსებობს. თუმცა, მოიპოვება მნიშვნელოვანი ინფორმაცია ტემპერატურის მიმართ ზრდის საპასუხო რეაქციების შესახებ ტყის ზედა საზღვრის ხეებისთვის, რომელიც აშკარად ეწინააღმდეგება იმ თვალსაზრისს, რომ ნახშირბადის დაგროვება ხის ზრდის მკაცრ მალიმიტირებულ ფაქტორს წარმოადგენდეს. ტრანკვილინის (Tranquillini, 1979) ნაშრომი, რომელშიც თავმოყრილია მრავალი მონაცემი, იმდენად თვალნათლივ ადასტურებს ზრდის პიპოთეზას, გამიკვირდა კიდევ, რომ ამ მიმართულებით არ იყო გამოთქმული ჩამოყალიბებული აზრი.

ტრანკვილინი აღწერს 10 მაგალითს (ორი მათგანი წარმოდგენილია სურ.-ზე 7.15 და 7.16), სადაც ხის ზრდის სიმაღლის მიხედვით ვარაუდვა შესწავლილია ზომიერი სარტყლის სხვადასხვა რეგიონში სხვადასხვა ასაკის ხეებში. აღმონაცენიდან მოზრდილ ხეებამდე

შედგები შეფასებულია როგორც მოკლე პერიოდის (დღიური), ასევე ინტეგრალური ზრდის პარამეტრებით. ყველა შემთხვევაში, აღმოჩენილი იყო ზრდის ინტენსივობის მეტეორი შემცირება (2-4-ჯერ) ტყის ზედა საზღვრის სიმაღლეებზე, სიმაღლის მცირე, 200-300 მ, გრადიენტებშიც (იხ. ასევე Oll, 1978). ზომიერ სარტყელში შშის რადიაცია ასეთი გრადიენტების მიხედვით მნიშვნელოვნად არ იცვლება, 20°C ტემპერატურული სხვაობაც კი არ იწვევს ფოტოსინთეზის დიდ ცვლილებებს, როგორც ეს გაზთა ცვლის შესახებ შესაბამის ლიტერატურაშია წარმოდგენილი. სეზონის ხანგრძლივობის ცვლილება შეიძლება იყოს 2-3 კვირა, რაც სრულიად განსხვავდება იმ ცვლილებებისგან, რომლებიც ელანდება დედამიწის მასშტაბით ტყის ზედა საზღვრის განედობურ გრადიენტებში. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ზრდისა და ფოტოსინთეზურ გაზთა ცვლის სიმაღლის მიხედვით ტენდენციებში გასაოცარი განსხვავებაა (სურ. 7.17).

საკუთარ მონაცემებზე დაყრდნობით, ტრანკვილინიმ (Tranquillini, 1979) აჩვენა, რომ ნიადაგის 40°C ტემპერატურის პირობებში *Larix*-ი არ წარმოქმნის ახალ ფესვებს. ნაწენები იყო (Turner, Streule, 1983; Schenberger, Fray, 1988 მიხედვით), რომ ტყის ზედა საზღვართან, 3-50°C-ზე ნაკლებ ტემპერატურებზე ფესვთა ზრდა არ აღინიშნებოდა, ხოლო მაქსიმალური ინტენსივობის 5% მიღწეოდა მხოლოდ ნიადაგის 60°C-ზე მაღალი ტემპერატურის პირობებში (სურ. 7.18). *Pinus cembra*-ს ფესვების ტემპერატურასა და ფოტოსინთეზის შორის 0-70°C ინტერვალში დაფიქსირდა წრფივი კორელაცია (სურ. 7.19), მაგრამ არა უფრო მაღალ ტემპერატურებზე (Havranek, 1972). ცივი დაბები აგრეთვე შეიძლება იწვევდეს ფოტოსინთეზის ფოტონიმიტირებას მოძვენო დღეს (Gemmino, Smith 1999). საეარაულოდ, ზრდის დაბალტემპერატურული ინჰიბირების გამო (საბოლოო პროდუქტის ინჰიბირება). *In situ* ზრდასრული ხეების ფესვთა ზონის ტემპერატურა ახდენს პირდაპირ გაეღწენს ბაგეების გამტარობასა და ფოტოსინთეზზე (თუ გადაღახული იქნება დაბალი ზღვარი, 1-40°C ფარგლებში), და არაფერი მითითებს იმაზე, რომ ეს საბასუსო რეაქცია დაკავშირებულია ცივ ნიადაგთან, რომელიც წინვებში წყლის დეფიციტს იწვევს (Day et al., 1989; Komer et al., 1995). მსგავსად ფოტოსინთეზისათვის საკმარის ხელსაყრელი ატმოსფერული ტემპერატურისა და ტენიანობის პირობებში სუბტროპიკული *Pinus taeda*-სთვის აღმოჩნდა წრფივი კორელაცია ($r=0.95$) კუბულაყოფრ ფესვთა ზონის ტემპერატურასა და ყლორტის წარმოქმნას შორის, რაც აგრეთვე მითითებს, რომ ყლორტების აქტივობა

დამოკიდებულია ნიადაგიდან წამოსულ სივრცეებზე (Scott et al., 1987). *Pinus taeda*-სთვის ნაწენები იყო (Bilan, 1967) ფესვთა ზრდის ზღვრული ტემპერატურების არსებობა შეუიღწერა ტემპერატურული რეჟიმების პირობებში - 10/17.0°C და 10/6.44°C (დღიური საშუალო ტემპერატურები 6-70°C). ქოთანში *Picea engelmannii*-ს აღმონაცენების ზრდა შეჩერებული იყო, მათი დღის - 15, 19, 23, 27 ან 35°C, და ღამის - მხოლოდ 3°C, ტემპერატურულ პირობებში მოთავსებით (Hellmers et al., 1970). შესაძინევი ზრდა (ოპტიმალური მნიშვნელობის 10% და მეტი) რეგისტრირებული იყო დღის 17-23°C ტემპერატურულ ინტერვალში, დღის უფრო დაბალ ან მაღალ, და ღამის 70°C ტემპერატურულ პირობებში ზრდის ინტენსივობა ძალიან მცირდებოდა. 15/23°C ტემპერატურული რეჟიმი პირობებში აღმონაცენები 28-ჯერ დიდია, ვიდრე 15/11°C რეჟიმისას. ჩრდილოეთი შედეგის ტყის ზედა საზღვართან 5°C-ზე, სუბსტრატის ტიპისა და საკვების მარაგისგან დამოკიდებულად, *Betula pubescence* ssp. *tortuosa*-ს აღმონაცენებში არ აღინიშნებოდა არც ზრდა და არც საკვები ნივთიერების დაგროვება (Karisson, Nordell, 1996). ალბებში ელექტრონული ხელსაწყობის საშუალებით 2 წლის განმავლობაში აკვირდებოდნენ *Pinus cembra*-ს რადიალურ სისქეს. ზრდის სეზონში კამბიუმის რადიალური ზრდა წყვეტებოდა, როგორც კი ტემპერატურა ეცემოდა 50°C-ზე დაბლა, ამ ტემპერატურაზე ღრუბლიან ამინდში წიწვების ასიმბლაციის ინტენსივობა შეადგენს მაქსიმალური მნიშვნელობის 60%-ს, ხოლო მოწმენდილი ამინდის პირობებში - 25%-ს (Pisek, Winkler 1959). შოტლანდიაში ტყის ზედა საზღვართან *Pinus sylvestris*-ის აღმონაცენის ზრდაზე დაკვირვების შედეგად, ბუნებრივი ხეების მერიტების ქვედა ზღვრული ტემპერატურა აღმოჩნდა 5-6°C-ს ინვარტებში, ხოლო ქოთანში აღმონაცენებისათვის ეს ინტერვალი 6.5-7.5°C იყო (Grace, 1989; James et al., 1994). *In situ* ვაზობილი იყო *Larix deciduas*-ის ფესვებისა და ყლორტების ზრდის 50°C-ის ტოლი ზღვრული ტემპერატურა (Hasler et al., 1999). დაბალი ტემპერატურა მოცემულ სეზონში აგრეთვე ახდენს მნიშვნელოვან გავლენას ზრდაზე შემდეგ სეზონში. სხვადასხვა ავტორების მიერ ნაწენები იყო (Mikola, 1961; Roberts, Waring, 1975; Junttila, 1986 და სხვა), რომ მრავალი მცენარის ფოთლის ჩანასახოვან კვირტზე ასევე მოქმედებს წინა სეზონის ტემპერატურა, რომელიც განსაზღვრავს ყლორტის დაგროვებას შემდეგ წელს, რაც არის განვითარების პროცესებით, და არა რესურსებით განპირობებული ზრდის კონტროლის მექანიზმი.

ეს ექსპერიმენტები მთლიანობაში ნათლად წარ-

მოაჩენს კრიტიკული ტემპერატურის მნიშვნელობას ზრდისათვის ფოტოსინთეზისათვის ხელსაყრელ პირობებში.

ზრდისა და განვითარების ზღვრული ტემპერატურა უნდა იყოს 30°C-ზე მეტი და 100°C-ზე ნაკლები, ხოლო ტყის ზედა საზღვრისთვის, სურ. 7.4-ის თანახმად, ეს ტემპერატურული ინტერვალი უნდა იყოს 5.5 - 7.5°C.

მონაცემები შთანთქმის შეზღუდვის შესახებ

ხეების წლიური რგოლების ანალიზის საშუალებით გამოვლენილია ტყის ზედა საზღვარზე უმნიშვნელო ტემპერატურული ცვლილებები (მაგ., Mikola, 1961; Schweingruber et al., 1988; Grace, Norton, 1990; Paulsen et al., 2000). გაზთა ცვლასთან დაკავშირებული მონაცემების საფუძველზე ვერ აეხსნით რგოლის სისქის გაორმაგებას 2-3 გრადუსით თბილი სეზონის პირობებში (ან 300-500 მეტრით დაბალ სიმაღლეზე), მზის ნათების ხანგრძლივობის თვითკორელაციის შემთხვევაშიც კი.

სამ სხვადასხვა რეგიონში ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონის ფიქვენარში თავისუფალი ნახშირბადის სხვადასხვა წყაროს (ნახშირწყლებისა და ლიპიდების) მრავალზრივი კვლევის შედეგად გამოვლინდა სიმაღლის მიხედვით ზრდა, მაქსიმუმით ტყის საზღვართან (სურ. 17.20). ასეთი სურათი ასახავდა არა ოსმოსური ფაქტორების, არამედ სასაშებლისა და ლიპიდური ფრაქციის მონაწილეობას; ქსოვილის მასის გამოყენების შემთხვევაში სურათი კიდევ უფრო ძლიერდება, ვიდრე მშრალი მასის გამოყენებისას (ქსოვილის გაზრდილი სიმკვრივე სიმაღლის ზრდასთან ერთად). წინა წელს მთლიანად ფოთოლეგაციონილი ტყის ზედა საზღვრის ხეები იკეთებს ყლორტებს და სეზონის ბოლოს თითქმის ანახლებს ნახშირბადის მარაგს (Li et al., 2002). შევიცარიის ტყის ზედა საზღვართან CO₂-ის კონცენტრაციის საფუძველზე ზრდა, თავისუფალი CO₂-ით გამოვლენის საშუალებით (Hattenschwiler et al., 2002), იწყებდა თავისუფალი ნახშირბადის მარაგის შემდგომ ზრდას როგორც წიწვებში, ასევე ტოტებში. ეს

მონაცემები ეწინააღმდეგება ნახშირბადის შეზღუდვის ჰიპოთეზას. ჯერ ადრეა ზრდის სასასუხო რეაქციების ანალიზი, მაგრამ, ზევით მოცემული მონაცემების თანახმად, ნებისმიერი საწყისი სტიმული ბუნებაში ალბათ დროებითია.

წინა საუკუნის დასაწყისში დანიკერი (Daniker, 1923) მიიჩნევდა, რომ ტყის ჩრდილში ნადავი საკმარისად ვერ თბება, ხოლო ტყის ზედა საზღვართან ხეების ზომის სწრაფი შემცირების საფუძველზე მან დაასკვნა, რომ "სასიცოცხლო აქტიუობისათვის" საჭიროა მინიმალური "სითბოს რაოდენობა". ნაშრომის გამოქვეყნებდან 80 წელზე მეტი გაივლიდა და ამ თვალსაზრისს ახალს ვერაუფერს დაეუბნებდა, იგი მხოლოდ ახალი მონაცემებითაა გამყარებული. დანიკერის სწავლობდა ქსოვილის წარმოქმნას, უჯრედის ზომას და უჯრედის გარსის თვისებებს სინათლის მარტივი მიკროსკოპით, იცოდა რა, რომ იმას, რასაც დღეს ჩვენ უწოდებთ უჯრედის განვითარების ბიოლოგიას, ძალიან დიდი პოტენციალი გააჩნია ტყის ზედა საზღვრის მოვლენის ახსნისთვის, ისევე როგორც ხეების ზრდისთვის – დაბალტემპერატურულ ზღვარს. უჯრედში მიმდინარე პროცესები კვლევებს წარმართავს ახალი მიმართულებით, სადაც მოლეკულური ფიზიოლოგია და მცენარეთა ეკოლოგია უნდა გაერთიანდეს (იხ. მე-13 თავი). დღეისთვის ხელმისაწვდომი ემპირიული მონაცემები მრავალმხრივ ამყარებს თვალსაზრისს, რომ ტყის ზედა საზღვარი ზრდისა და ფორმირების პროცესების თერმული ზღვარია.

ხეები, თავისი მაღალი საბურველით უარყოფით გავლენას ახდენს თავისი აღმონაცნისა და ფესვთა ზონის ტემპერატურაზე და ამგვარად, განსაზღვრავს თავისივე გაერეულების საზღვარს დიდ სიმაღლეებზე. მაღალმთის დაბალტანინანი მცენარეები კი, პირიქით, ქსოვილისათვის უფრო მაღალ ტემპერატურულ პირობებს ქმნიან (მე-14 თავი), რაც საშუალებას აძლევს მათ გაიზარდონ ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ, ისეთ ტემპერატურაზე, რომელიც უფრო მაღალია, ვიდრე ტემპერატურა, რომელიც მოქმედებს ტყის ზედა საზღვრის ხეებზე. ეს არის მცენარის ბიოეკოლოგიისა და კლიმატის ურთიერთქმედების შედეგი.

მაღალბოთის, ისევე როგორც უდაბნოს, სასიცოცხლო პირობები მიეკუთვნება ისეთ გარემოს, სადაც დომინირებს კლიმატური სტრესი (სურ. 8.1). ექსტრემალურ კლიმატურ პირობებს წამყვანი როლი აქვს მაღალბოთის ტაქსონების სელექციასა და ევოლუციაში. განიციდის, თუ არა "სტრესს" ის სახეობები და ეკოტიპები, რომლებმაც თავიანთი ბუდი ასეთ "სტრესულ" გარემოს დაუკავშირეს, დამოკიდებულია იმაზე, როგორია სტრესი განსაზღვრული - როგორც ბიომასის წარმოქმნის, თუ როგორც მდგრადი არსებობისა და გამრავლების მაღალიტირებული ფაქტორი (იხ. 1-ლი თავი). ეს ორი ფაქტორი არაა აუცილებლად ერთმანეთთან დაკავშირებული. პირველი განსაზღვრებით მაღალბოთის მცენარეები მიეკუთვნება კატეგორიას, რომელიც ძლიერი სტრესის ზემოქმედების ქვეშ იმყოფება. მეორე განსაზღვრებით, პასუხი არაა ცალსახა, და შეიძლება "უარყოფითი" იყოს, ვინაიდან მაღალბოთაში ბევრია მაღალსპეციალიზირებული სახეობა. მიუხედავად იმისა, თუ რომელ კატეგორიას ავირჩევთ, ყოველდღიური სასიცოცხლო პირობები ალპურ სარტყელში მოითხოვს ისეთი პროცესებისა და სტრუქტურების არსებობას, რომლებიც ცივ კლიმატში ჩვეულებრივ სტრესულად მიჩნეულ კლიმატური ფაქტორების ზემოქმედებას მინიმუმამდე დაიყვანს. მათი თავიდან აცილებისა ან შეეუების საშუალებით.

ლიტერატურაში მოიპოვება სტრესის მრავალი განმარტება, მაგრამ არც ერთი არაა სრულყოფილი (Larcher, 1987; Osmond et al., 1987; Jones et al., 1989). კონკრეტული, ისევე, როგორც ზოგადი განმარტებები, არ გამოდგება მცენარეებზე მოქმედი სტრესის ცვალებადი ბუნების ანალიზისთვის. ჩვენი აზრით, სტრესი არ უნდა იყოს მიწნეული, როგორც ორგანიზმისთვის აუცილებლად უარყოფითი მოვლენა. გარკვეულ დონემდე სტრესი მცენარის, და არა მხოლოდ მცენარის, სიცოცხლის მნიშვნელოვანი კომპონენტია. ლარჩერის (Larcher, 1987) სიტყვებით "სტრესი შეიცავს როგორც დესტრუქციულ ისე კონსტრუქციულ ელემენტებს, ის არის როგორც სელექციური ფაქტორი, ასევე მამობრავებელი

ძალა გაუმჯობესებული მდგრადობისა და ადაპტაციური ევოლუციისთვის". "სტრესი" არ უნდა იქნეს გამოყენებული, როგორც ყველა სახის შეზღუდვის სინონიმი, რომლებიც ზღუდავს ზრდას გენეტიკურ პოტენციალის ხარისხზე დაბლა, რადგანაც ამ თვალსაზრისით ყველა მცენარე, გარდა იმ მცენარეებისა, რომლებიც იზრდება ფიზიოლოგიურად "ოპტიმალურ" პირობებში, იქნება მუდმივად "სტრესის ქვეშ" და "სტრესი" გახდება სინონიმი "ნორმალური" სასიცოცხლო პირობების (იხ. 1-ლი თავი).

ამ თავში, სტრესის მიმოხილვისას შემოვიფარგლებით მხოლოდ ისეთი თერმული ზემოქმედებით, რომელიც იწვევს არსებული ქსოვილის დაზიანებას (დესტრუქციული სტრესი), და არა ახალი ქსოვილის წარმოქმნის შეზღუდვას. ამგვარად, ზრდის ყველა თანდათანობითი შეზღუდვა, რომელიც "სუბოპტიმალურ" კატეგორიას განეკუთვნება, ისევე, როგორც ბიოტური ურთიერთქმედება, როგორცაა სინათლისა და ნიადაგის რესურსებისთვის კონკურენცია, არ იქნება მიკუთვნებული "სტრესის გამოწვევით" კატეგორიისადმი. მკაცრი კლიმატური სტრესის პირობებში თანდათანობითი ზრდის ბევრი მაღალიტირებული ფაქტორი მნიშვნელოვანია გადარჩენისთვის. ყოველ შემთხვევაში, სტრეს-ლომინანტურ გარემოში სწრაფი და შეუზღუდავი ზრდა იწვევს სუსტი, არაგამძლე მცენარეების წარმოქმნას, რაც ხაზს უსვამს კონსერვაციის ეკოლოგიურ შეუსაბამობას, როდესაც სტრესის და მაღალიტირებული ფაქტორის ცნებები ჩვეულებრივ არეულია.

ალპური სარტყლის დაბალტემპერატურული სტრესის პირობებში მცენარეების გადარჩენა ამომწურავადაა შესწავლილი (Larcher, 1985b; Sakai, Larcher, 1987; Beck, 1994), რის გამოც ამ საკითხს შედარებით მოკლედ მიმოვიხილავთ. მნიშვნელოვან, პოტენციურ კლიმატურ სტრესებს შორის განხილული იქნება ექსტრემალური სითბური და ულტრაბიოსფერული რადიაციის ზემოქმედება. მე-5, მე-6 და მე-7 თავებში მიმოვიხილავთ მექანიკური სტრესი. გვაღვთ გამოწვეული სტრესი, რომელიც ალპურ სარტყელში იშვიათია, განხილული იქნება მე-9



სურ. 8.1. შვეიცარიის ალპებში 2450 მ სიმაღლეზე *Rumex alpinus*-ის ფოთლების გვიანი გაზაფხულის ყინვით დაზიანება (8 ივლისი, 1998; იხ. ასევე წიგნის ბოლოში ფურადი სურ. 3d).

თავში. ამ საკითხების ფუნდამენტური ანალიზი იქნება წარმოდგენილი ვრცლად, ხოლო უჯრედული და მოლეკულური მექანიზმის საკითხებით დაინტერესებული მკითხველისთვის მითითებული იქნება შესაბამისი ლიტერატურა.

გადარჩენა დაბალტემპერატურულ ექსტრემალურ პირობებში

გაყინვის სტრესს ვადაშფვეტი მნიშვნელობა აქვს მცენარეთა გავრცელებისათვის (მაგ., Larcher, Bauer, 1981; Sakai, Larcher, 1987; Woodward, 1987) და წარმოადგენს გარემოს პირველ "ფილტრს", რომელიც უნდა გადალახოს მცენარემ, რომ გახდეს "მალაშმის". რადგანაც ეს სელექციური ფილტრი ძალიან ხანგრძლივი დროის ინტერვალებში მოქმედებს, შეიძლება ჩაითვალოს, რომ რეგიონის ბუნებრივი მცენარეულობა შეგუებულია ასეთ ექსტრემალურ დაბალტემპერატურულ პირობებს. სახეობის ან პოპულაციის დონეზე გადარჩენა არ გულისხმობს, რომ ყველა ინდივიდი ან ქსოვილის ყველა ტიპი უცვლელი რჩება. შესაბამისად, შესაძლე-

ბელია დაბალი ტემპერატურით გამოწვეული შემთხვევითი დაზიანებები; ისინი, თავის მხრივ, ცვლის იმ სახეობების წილს მცენარეულ საფარს და ბიომასის წარმოქმნაში, რომლებმაც შემოქმედება განიცადეს (Körner, Larcher 1988). გაყინვის წერტილზე დაბალ ტემპერატურაზე დაზიანება დამოკიდებულია ექსტრემალურ კლიმატურ და შეგუების ზღვრულ ტემპერატურებს შორის შესაძლო გადასრებზე წლის გარკვეული პერიოდების განმავლობაში.

როგორც წინა თავში იყო განხილული, ცივი ამინდის (ზამთრის) მოსალოდნელი პერიოდები არ უნდა იყოს კრიტიკული, რადგანაც ყინვაგამძლეობა უზრუნველყოფს საკმარის დაცვას, თუ არ იქნება დარღვეული "ნორმალური" გარემო პირობები (მაგ., თუ თოვლის საფარი მოშორდება სახეობებს, რომლებსაც ის იცავს; იხ. მე-5 თავი). ზოგიერთი მალაშმის სახეობა იძენდა ყინვაგამძლეა, რომ ის არ კვდება თხევად აზოტში მოთავსებითაც კი (Larcher, 1980. Sakai, Larcher 1987). სიტუაცია განსხვავებულია, როდესაც გაყინვის წერტილზე დაბალი ტემპერატურა მოულოდნელად დგება გაზაფხულზე ან შემოდგომაზე გაყინვა-დნობის ციკლების სახით, ან როგორც გაყინვის ეპიზოდები სვეფ-

ეტაციო სეზონის განმავლობაში, ხოლო ტროპიკულ-ალპურ სარტყელში – უღრუბლო დამებების განმავლობაში წლის ნებისმიერ პერიოდში. ასეთ პირობებში ალპური მცენარეების მიწისზედა ქსოვილის მნიშვნელოვანი ნაწილი შეიძლება დაზიანდეს, მაგრამ ნაკლებად სავარაუდოა, რომ მცენარე დაიღუპოს (Larcher, 1985b, Sakai, Larcher 1987).

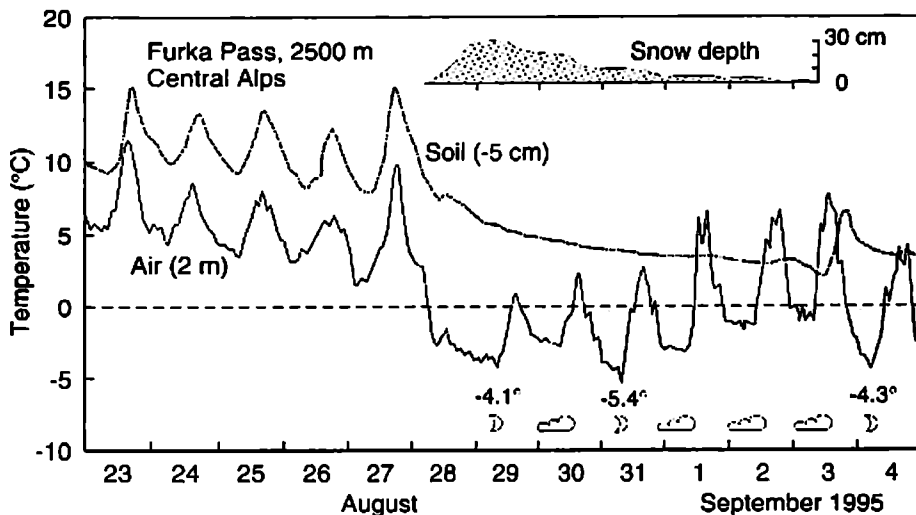
გვიანი ყინვის ტიპური სიტუაცია ალპების (ტიროლი) ალპურ სარტყელში შემდეგნაირად იქნა აღწერილი (Kerner, 1869):

"იენისის მეორე ნახევარში დიდი თოვლი მოვიდა, რომელმაც დაფარა ალპური სარტყელი, სამხრეთ-ექსპოზიციის ფერდობების ჩათვლით, სადაც 8000 ფუტ სიმაღლემდე თოვლი უკვე გამდნარი იყო. ტყის ზედა საზღვრის ქვეით თოვლი 7 დღის განმავლობაში იღო. ამ განსაკუთრებით ცივ პერიოდში არც ერთი დაბალტანიანი მცენარე არ დაზიანდა. მაგრამ უფრო მაღალმა პრაველწლოვანმა ნაირბალახებმა და ბუჩქებმა, რომლებსაც უკვე დაწყებული ჰქონდა ზრდა და ნაწილობრივ ამოსული იყო თოვლიდან, ძლიერი ზიანი განიცადეს. მომდევნო თბილ პერიოდში ახალგაზრდა ფოთლების უმრავლესობა დაზიანდა, ან გამოშრა. დაბალ ალპურ

სარტყელში მარადმწვანე *Rhododendron ferrugineum*-ის ყველაზე ახალგაზრდა ფოთლები, რომლებიც ცოტა ადრე იყო გამოსული, მილიანად დაიღუპა. ყინვისას კრუმპოლის (ტანბრეცილი ტყის) სარტყელში ნაძვის ნორჩი წიწვებიც კი დაიღუპა. თუმცა, უფრო მაღლა, სადაც *Rhododendron*-ს ჯერ არ ჰქონდა დაწყებული ზრდა, ყინვის ის არ დაუზიანებია".

ეს დაკვირვება შეიცავს სამ მნიშვნელოვან საითხს: (1) სასიცოცხლო ფორმა (სიმაღლე ნიადაგის ზედაპირიდან), (2) განვითარების ფაზა (დრო) და (3) თოვლის საფარი, სამივე ერთად რისკ-ფაქტორია. წლიური აბსოლუტური მინიმუმის მეტეოროლოგიური მონაცემები ვერ ავლენს ასეთ დეტალებს.

საქვეტაციო სეზონის შესაძლებლობები მცირდება არა მხოლოდ გვიანი, არამედ ადრეული, შემოდგომის ყინვისას. ბუნებრივ დაბერებამდე ფოთლის დაზიანება მოულოდნელად წყვეტს ფოტოსინთეზს და იწყებს არასტრუქტურირებას ასიმილაციის მარაგის, როგორცაა შექრები, სახამებელი, ლიპიდები, ცილები (რაც შეიძლება იყოს ფოთლის მშრალი მასის ერთი მესამედი), და ფოთლის მინერალური საკვები ნივთიერებების დახსობით ნახვერის დაკარგვას,



სურ. 8.2. ადრეული ყინვის მოვლენა ცენტრალურ ალპებში 1995 წლის გვიან ზაფხულში. ახსნა იხ. ტექსტში. თოვლის გადნობისას გართბნული მცენარეების ფოთლის ტემპერატურა შესაძლოა 2-3 გრადუსით დაბალი იყოს 2 მ-ზე მაკრის ტემპერატურასთან შედარებით (გამოუყვანებელი მონაცემები).

რომელთაგან უმრავლესობის აღდგენა შესაძლებელი იქნებოდა ფიზიოლოგიური დაბერების შემთხვევაში. გარდა ამისა, იღუპება გვიან მოყვავილე სახეობების ასალგაზრდა ყლორტებიც.

მეორე მაგალითი: შვეიცარიის ცენტრალურ ალპებს 1995 წლის 27/28 აგვისტოს ღამეს ჩრდილო-დასავლეთის ციემა ფრონტმა გადაურა, მოვიდა დიდი თოვლი, რასაც მოჰყვა მოწმენდილი ამინდი. პირველი ღამის განმავლობაში, მინიმუმ 2 მეტრზე ჰაერის ტემპერატურა დაეცა -4.1°C-მდე, 2 დღის შემდეგ ტემპერატურა იყო -5.4°C (თოვლის დიდი ნაწილი გამდნარი იყო იმ დროისთვის), და თოვლის მთლიანი გადნობის შემდეგ აღირიცხა -4.3°C (სურ. 8.2). ნიადაგის ტემპერატურა, რადიკული გაცივების გამო, დაეცა 2-3 გრადუსზე დაბლა. მცენარეების დაზიანებას დააკვირდნენ აგრეთვე ფურკას უღელტეხილის მახლობლად, 2500 მ სიმაღლეზე (300 მეტრით ზევით ტყის ზედა საზღვრიდან), სადაც მდიდარი ალპური ფლორაა, და სადაც ზემოთ აღნიშნული ტემპერატურები იყო რეგისტრირებული: *Asteraceae*-ს და *Campanulaceae*-ს წვლა სახეობის და ზოგიერთი სხვა გვიან მოყვავილე სახეობის ყველა აღმონაცენი დაიღუპა. მაღალმთის მრავალი სახეობის, მაგალითად, *Oxyria digyna*-ს აქტიური ფოთლების მნიშვნელოვანი ნაწილი დაიღუპა (ფერადი სურ. 3). 10-15 სმ-ზე მაღალი (დარჩენილი თოვლის სიღრმე შესაძლებელია, როდესაც ჰაერის ტემპერატურამ მაღალმა აბსოლუტურ მინიმუმს) ყველა ნაირბალახი, რომელიც არ იყო მიწისქვეშა დახრილი, ყინვისგან გადატყდა (მაგ., *Apiaceae* - *Ligusticum mutellina*, *Asteraceae* - *Doronicum chusii*). მაშინ, როდესაც აგვისტოში ზოგიერთ სახეობაში უკვე დაწყებული იყო ფიზიოლოგიური დაბერების პროცესი, ბევრი დარჩა აქტიური გვიან სექტემბრამდე ან ოქტომბრამდე (მაგ., *Achillea* sp.). ამგვარად, ამ სახეობებისთვის დაზიანების პერიოდი 2-5 კვირა გრძელდებოდა.

დღეამიწის ყველა რაიონის მაღალმთის მცენარეების ყინვაგამძლეობის შედარება საკმაოდ რთულია, რადგან "მდგრადობის" მრავალი განმარტება, სხვადასხვა მეთოდი და ანალიზის სხვადასხვა ხერხია გამოყენებული. მოცემული ამოცანისთვის შევარჩიეთ მონაცემები, როდესაც კრიტიკული ტემპერატურა იცვლება პირველი გამოვლენილი დაზიანებიდან 50%-მდე დაზიანების ინტერვალში (ცხრ. 8.1-8.3).

ცხრ. 8.1-8.3-ში წარმოდგენილი აქტიური ქსოვილის ყინვაგამძლეობის მონაცემები აჩვენებს სახეობის და ორგანოს შიგნით სპეციფიკურობას, ხოლო ფიტოცენოზებში გამძლეობის საზღვრები ასახავს ლოკალურ ტემპერატურულ რეჟიმებს. დაბალტანინ მცენარეებში ყინვაგამძლეობა არ არის დაკავშირებული ზრდის ფორ-

ცხრილი 8.1. აქტიურად მოზარდი ალპური ბალახოვანი მცენარეების ყინვაგამძლეობა მსოფლიოს მასშტაბით (იხ. აგრეთვე ცხრ. 8.2 და სურ. 8.3)

სახეობები	ტემპერატურა (°C)
ალპები (ციე ზომიერი)^a	
<i>Primula minima</i>	-3
<i>Senecio incanus</i>	-4
<i>Geum reptans</i>	-4
<i>Soldanella pusilla</i>	-4
<i>Oxyria digyna</i>	-6
<i>Ranunculus glacialis</i>	-7
პამირი, ცენტრალური აზია (თბილი ზომიერი)^b	
<i>Carex melanantha</i>	-14.5
<i>Dracocephalum discolor</i>	-13.0
<i>Potentilla pamirolaica</i>	-13.0
<i>Sausurea pamirica</i>	-12.0
<i>Aster heterochaeta</i>	-11.5
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	-11.0
<i>Ranunculus glacialis</i>	-11.0
<i>Primula pamirica</i>	-10.0
<i>Leontopodium ochroleucum</i>	-10.0
ჩრდილოეთ ჩილეს ანდეზი (სუბტროპიკული)^c	
<i>Adesmia echinus</i>	-14.2
<i>Adesmia subterranean</i>	-12.3
<i>Clecolaria pinifolia</i>	-20.0
<i>Chaetanthera acerosa</i>	-19.0
<i>Gymnophyton spinissimum</i>	-12.0
<i>Menonvillea cuneata</i>	-16.3
<i>Viola chrysantha</i>	-20.0
ყინის მთა (ტროპიკული)^d	
<i>Happlocarpha rueppellii</i>	-13
<i>Ranunculus oreophytus</i>	-14
<i>Senecio purtschelleri</i>	-14
<i>Carduus chamaecephalus</i>	-14
<i>Carduus chamaecephalus</i> (4500 m)	-15

^a პირველად გამოვლენილი ფოთლის დაზიანება ბალახოვან სახეობებში. ავტორების თანახმად, პირველად გამოვლენილი დაზიანების და 100%-ან, და შესაბამისად 50%-ან დაზიანების ტემპერატურების შორის სხვაობა მცირეა (შედგენილია სხვადასხვა წყაროებზე დაყრდნობით Larcher, Wagner (1976) მიერ).

^b გადაჩრჩინისთვის საჭირო კრიტერიუმში არ არის განსაზღვრული, შერჩეული მონაცემები შეესაბამება მცენარეებს, რომლებმაც განიცადა ყინვის ზემოქმედება 12 სთ-ის განმავლობაში 4300-4800 მ სიმაღლეზე (Tyurina 1957, Sakai, Larcher 1987, გვ. 221 მიხედვით).

^c ტეტრაზოლიუმით დამუშავებული ნიმუშების ფიანოლის ექსტრაქტების ფოტომეტრიული შიანოქმის 50%-ანი შემცირება; მშნალი იყო შავი ულტი, ჩრდილოეთ ჩილე (29° S, 3700 მ); 6-8 სახეობისთვის სტანდარტული გადახრა ერთ სახიობაზე არის ±1^o (Siqueo et al., 1996).

^d ყინვის ზემოქმედების შემდეგ ნიმუშების მაქსიმალური გამტარობის 50% (Beck, 1994).

ცხრილი 8.2. ზომიერი სარტყლის (ალპების) ქანდარა ბუჩქების (მონაცემები მოყვანილია Larcher, Bauer, 1981 მიხედვით) და სომპატური ბალღმა მცენარეების (Larcher, 1980; Kainmuller, 1975) ორგანოსტეციოფიკური ყმვაგამბელობა. რიცხვები მოუთითებს ტემპერატურას (°C), როდესაც ნიმუშების 50% დაზიანებული იყო, რიცხვები ფრჩხილებში აჩვენებს მაქსიმალურ მდგრადობას ზამთარში

სახეობა	ორგანო			
	ფოთლოლი	კვირტი	ღერო	ფესვი
ქანდარა ბუჩქები				
<i>Empetrum nigrum</i>	-8 (-70)		- (-30)	- (-30)
<i>Loiseleuria procumbens</i>	-6 (-70)	- (-40)	-10 (-60)	- (-30)
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	-5 (-80)	- (-30)	-8 (-30)	- (-20)
<i>Calluna vulgaris</i>	-5 (-35)	- (-30)	-5 (-30)	- (-20)
ბალღმა სასიცოცხლო ფორმის მცენარეები				
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	-10 (-196)		-19 (-196)	-25 (-196)
<i>Seline acaulisa</i>	-7 (-196)		-8 (-)	-11 (-196)
<i>Carex firma</i>	-7 (-70)	-	-6 (-)	-8 (-70)

† Juntilla, Robbrecht (1993) მოუთითებენ -9 (-30) °C სუბარქტიკულალური *S. acallin*-სთვის.

ცხრილი 8.3. ვენესუელის პარამოში 4200 მ სიმაღლეზე ტროპიკულ-ალპური მცენარეების ყმვაგამბელობა (°C, გადარჩენის კრიტერიუმები ისეთივეა, როგორც ცხრილ 8.2). აღსანიშნავია, რომ *Hinterhubera*-ს და *Hypericum*-ის შედარებით მაღალი ბუჩქები ამ ზღვარს აღწევს გადაციების საშუალებით, მაშინ როცა სხვა დაბალი მცენარეები უძლებს გაყინვას (Squeo et al., 1991).

სახეობა	ორგანო		
	ფოთლოლი	ღერო	ფესვი
<i>Hinterhubera lanuginosa</i>	-12.3	-13.8	
<i>Hypericum laricifolium</i>	-10.9	-11.2	-
<i>Senecio formosus</i>	-9.3	-7.9	-3.7
<i>Castilleja fissifolia</i>	-14.8	-11.7	-
<i>Arenaria jahonii</i>	-18.8	-19.1	-
<i>Azorella julianii</i>	-10.6	-9.2	-4.0
<i>Draba chionophila</i>	-14.8a	-12.0	-14.0
<i>Lucilla venezuelensis</i>	-14.3	-11.7	-9.8

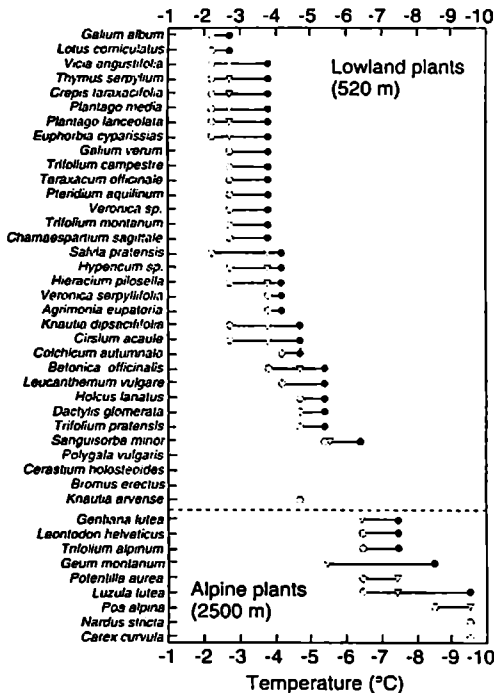
† 4700 მეტრზე -14 °C, Azocar et al. (1988).

მასთან, ფოთლის სკლეროფილურობასთან ან მცენარის ოჯახთან. ეს ინტერვალი უკვეა ბუჩქებისთვის, ბალღმა მცენარეებისთვის, ბალახოვანი როზეტებისმაგვარი მცენარეებისა და ისლისთვის საერთოა და ყველაზე დაბალია ზომიერ სარტყელში (-4°C - -8°C - ალპებში), სადაც ეს ზღვრული მნიშვნელობები ასევე ემთხვევა საერთო ფოტოსინთეზის დაბალტემპერატურულ ზღვარს (Pisek et al., 1967; Larcher, Wagner 1976). ისეთ ადრემოციფიკულ სახეობათა ყვავილები, როგორცა *Saxifraga oppositifolia*,

უძლებს უფრო დაბალ ტემპერატურას, ვიდრე ფოთლები (-10°C ან ნაკლები, კაინმულერის (Kainmuller) მონაცემები Moser et al., 1977 მიხედვით). მაღალბოის მცენარეთა აღმონაცენები ძლებს ისეთივე დაბალ ტემპერატურაზე, როგორც მოზრიდო მცენარეთა ფოთლები (Sakai, Larcher 1987; გვ. 2.2.3), მაგრამ მათი ჩამოყალიბება შეიძლება დამატებით შეიზღუდოს ნიადაგის ყინულით ამპორტის გამო (იხ. თავი 6).

ვენესუელასა და აღმოსავლეთ აფრიკაში შესაბამისი ტროპიკულ-ალპური სახეობები უძლებს ორჯერ უფრო დაბალ ტემპერატურებს (-9°C - -19°C). ჰეიას ალპური სარტყელში (20°N) ბუჩქები ძლებს -11.8°C - -15°C ტემპერატურებზე (Lipp et al., 1994). კონტინენტურ თბილ-ზომიერ ან ზაფხულში შშრალ სუბტროპიკულ მიწებში, მაგალითად, აღმოსავლეთ ამერიკა და ჩილეის ანდებში, აქტიური სეზონების ტემპერატურული ინტერვალები ერთნაირია: -10°C - -20°C. ტროპიკებსა და სუბტროპიკებში დაბალი ექსტრემალური ტემპერატურული პირობების მეტი არაპროგნოზირებადობა ზომიერი სარტყლის მიზეზთან შედარებით, მოითხოვს უფრო დიდ ყმვაგამბელობას.

სურ. 8.3-ზე გამოსახული ბალახოვანი მცენარეების მონაცემები, რომლებიც გაზომილია ერთნაირი მეთოდით საექსპერტაციო სეზონის პიკის განმავლობაში, იძლევა ერთი რეგიონის მაღალბოის და დაბლობის სახეობების ყმვაგამბელობის პირდაპირი შედარების საშუალებას. დაბლობის 33 სახეობის ტემპერატურული ინტერვალი, პირველი დაზიანებიდან სრულ დაზიანებამდე, არის -2.2°C - -6.5°C (4 სახეობა არ არის შესწავლილი საქმარისად დაბალ ტემპერატურაზე). მაღალბოის ბალახოვანი 9 სახეობისთვის 2000 მეტრზე მაღალ სიმაღლეებზე ეს ინტერვალი არის -5.5°C - -9.6°C, სადაც



სურ. 8.3. მაღალმთის და დაბლობის ბალახოვანი მცენარეების ცინეკამპილუმის შედარება სავეეეტაციო სეზონის პიკის დროს, ანუ ივლისის მთავარ ნახევარში, ღივ სიმაღლეზე (2470 მ. ფურკას უღელტეხილი, შვეიცარიის ალპები) და მაისის შუა რიცხვებში დაბალ სიმაღლეზე (350 მ, კორკიან სუბსტრატზე განვითარებული მდელო ქ. ბაზელის მახლობლად). ინტერვალები მიუთითებს დაზიანების დასაწყისს (თეთრი რგოლები), ნახევრად დაზიანებას (საშუაოელები) და სრულ დაზიანებას (მუქი რგოლები) (გამოუქვეყნებელი მონაცემები).

Nardus და *Carex* თითქმის არ იყო დაზიანებული ცველაზე დაბალ ტემპერატურაზე. 3 გრადუსის ტოლი საშუალო სხვაობა მცირეა, თუ გაითვალისწინებთ, რომ ადიაბატურ გრადიენტს შესაბამება 11 გრადუსი სხვაობა (იხ. თავი 3), და რომ რადიაციული გაციება ნათელი დამებლის განმავლობაში უფრო გამოხატულია ღივ სიმაღლეებზე. დაბალ ტემპერატურაზე მარცვლოვნები მეტ მდგრადობას ამჟღავნებს, ვიდრე ფართოფოთლოვანი სახეობები. ლარჩერის (Larcher, 1985b) თანახმად დაბალი სიმაღლეების საძოვრების ბალახოვნები

ცხრილი 8.4. ვენესუელის ანდების (G: Goldstein et al., 1985; S: სსკლასხვა წყაროები Squeo et al., 1991 მიხედვით), კენის მთის (Beck, 1994) და პავის (Lipp et al., 1994) ტროპიკული გიგანტური როზეტული სახეობების ზრდასრული ფოთლების ცინეკამპილუმის გადარჩენის კრიტიკული ტემპერატურა (50%-ანი დაზიანება)

სახეობა	ტემპერატურა (°C)
ვენესუელა, 4200 მ	
<i>Espeletia schultzei</i>	-11.2 (G), -12.0 (S)
<i>E. moritziana</i>	-11.3 (G), -10.6 (S)
<i>E. spicata</i>	-9.5 (G), -11.3 (S)
<i>E. lutescens</i>	-10.2 (G)
<i>E. timotensis</i>	-11.9 (S)
კენის მთა, 4100-4200 მ	
<i>Senecio kenyoendron</i>	-5 - -14
<i>S. keniensis</i>	-5 - -10
<i>Lobelia telekii</i>	-14.5 - <-20
<i>L. keniensis</i>	-10 - <-20
პალეაქალა, პავი, 2740 მ	
<i>Argyroxiphium sandwicense</i>	-14.8

და მაღალმთის მარცვლოვნები იღუპება დაახლოებით -70°C. სავეეეტაციო სეზონის განმავლობაში ზრდა და ფოტოსინთეზი აშკარად შეუთავსებელია უფრო ღივ ცინეკამპილუმისთან, ხოლო ზღვრული ტემპერატურები მცირედ იცვლება სიმაღლის მიხედვით.

ტროპიკულ-ალპურ გარემო პირობებში გიგანტურ როზეტისმაგვარ მცენარეებს განსაკუთრებული ადგილი უკავია. ცხრ. 8.4-ში მოცემულია ამ შესანიშნავი სასიცოცხლო ფორმის მცენარეების ანდების, აღმოსავლეთ აფრიკისა და წყნარი ოკეანის რაიონების წარმომადგენელთა ეკოლოგიური დახასიათება. ბეკის (Beck, 1994) მონაცემები, რომელიც მოიცავს 3 სხვადასხვა წლის გარკვეული პერიოდების განმეორებად გაზომვებს, აჩვენებს ღივ დროებით ცვლილებებს ეკატორულ გარემო პირობებშიც კი (აქ დეტალურად არ არის წარმოდგენილი). ეს ცვალებადობა, შესაძლოა, ასახავდეს ამინდის პრეისტორიას და/ან ფენოლოგიურ რიტმებს. აქ მოყვანილი მონაცემები (Goldstein et al., 1985) მცირედ განსხვავდება იმავე ადგილი და სხვა წლებში სხვა ავტორების მიერ ჩატარებული გაზომვებისგან (Squeo et al., 1991). არსებული მონაცემების თანახმად, ანდების *Espeletias*-ს შეუძლია გაუძლოს (-9°C - -11°C) ტემპერატურულ მინიმუმს, მაშინ, როდესაც აფრიკული სახეობებისთვის ეს ტემპერატურა აღმოჩნდა -16°C, რომელიც კრიტიკულ ინტერვალშია (-5°C - -20°C, დამოკიდებული ამინდის პრეისტორიაზე). ბეკის (Beck,

1994) მონაცემები აჩვენებს განმეორებულ გაზომვების აუცილებლობას, რაშიც ვატიკალისწინაშე იქნეს ასეთი ექსტრემალური კლიმატური პირობები.

დაბალტემპერატურული ექსტრემალური პირობების თავიდან აცილება და გამძლეობა

მექანიზმები, რისი საშუალებითაც მაღალმთის მცენარეები ასერებენ შეებრძოლონ ნულს ქვემოთ ტემპერატურულ პირობებს, იყოფა ოთხ კატეგორიად. მცენარეებს სხვადასხვა ხარისხით შეუძლიათ:

- თავიდან აიცილონ ექსტრემალური დაბალტემპერატურული ზემოქმედება
- თავიდან აიცილონ ქსოვილის გაყინვა
- გაუძლონ ყინვას

აღივინონ დაზიანებული ქსოვილი

ექსტრემალური დაბალტემპერატურული ზემოქმედების თავიდან აცილება მიიღწევა სამი გზით: (1) ფენოლოგიით (ექსტრატროპიკულ მთებში), (2) მორფოლოგიით (სასიცოცხლო ფორმა), და (3) ბიოქიმიკატური უპირატესობით. სეზონურ რეგიონებში მაღალმთის მცენარეები ავლენენ განსხვავებულ ფენოლოგიურ რიტმებს, რომლებიც ასახავს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში შევუბნებს ცივ პერიოდულ კლიმატთან (მაგ., Soeyrinki, 1938; Sorensen, 1941; Mooney, Billings, 1961; Heide, 1985; Pangley et al., 1990).

სეზონური ფენოლოგია მცენარეს საშუალებას აძლევს თავიდან აიცილოს კრიტიკული ტემპერატურის ზემოქმედება მგრძობიარე ქსოვილზე. ეს მოითხოვს ყლორტის ამოსვლის, ყვავილობის, თესლის მოშინებისა და ზაფხულობით მწენან (ფოთლოვანი მცენარე) ფოთლების ფიზიოლოგიური დაბერების დროებით კონტროლს. ერთწლოვანი მცენარეები გაყინვის ტემპერატურული ზემოქმედების თავიდან ასაცილებლად ყველაზე ექსტრემალურ ფენოლოგიურ ზერხს იყენებენ. თუმცა, მაკარ კლიმატურ პირობებში თესლის აღმოცენების აშკარა სირთულეების გამო, მაღალ სიმაღლეებზე ერთწლოვანი მცენარეები იშვიათად გვხვდება (იხ. თავები 2, 6 და 16). მექანიზმი, რომლის საშუალებითაც სეზონური ფენოლოგია კონტროლი ხორციელდება, მსგავსია იმ მცენარეებში, რომელთა მდგრად ქსოვილში სეზონურად ცვალებადი ყინვაგამძლეობის კონტროლი ხდება, რაც შემდეგ იქნება განხილული.

შეიძლება გამოიყოს განვითარების (და მდგრადობის) ოთხი ფაზა: (1) მოსვენების მდგომარეობა ზამთარში, რომლის განმავლობაში თბილი პერიოდები და

ოღის პერიოდის რადიაციული გათბობაც კი არ აქტიურებს მცენარეს (მარტინ-ბარბერ ორბანოვი, მავალითა, ფოთლოვა (ცეცხა), დიქსონის ზნარბოლიანი), დაბალი თანფარდობა და ოპტის დაბალი ტემპერატურა ეროდებს განსხვავებულ მოსვენების ამ მოვლას. (2) გვიან გაზაფხულის გათვარების ხელის შეწყობით ფაქტორები გახსნდება, და შედეგის ურარი (თამბაქოებულები ფაქტორები ტემპერატურაზე) განსაზღვრავს ზრდის წლიურად ცვალებად დაწყებას და კონკრეტულად ოპტის დაკარგვას. (3) მესამე ფაზა ზაფხულში მოლიანად აქტიური პერიოდი მინიმალური ზეგავლენით, რომელიც უშუალოდ მცენარეებში მოკრძობა ფოტოსინთეზის ზეგავლენით (დეკლარის ხანგრძლივობის კრიტიკული თანფარდობა), ანუ გაზაფხულის აქტივაციის განსხვავებით, ითქმის გამოყენებულა ფაქტორები ტემპერატურაზე (იხ. მაგალითები Prock, Körner, 1996). ეს უზრუნველყოფს სეზონური ზრდის ციკლის დროულად დასრულებას და ხელს უშლის აქტიური ქსოვილის გაყინვით გამოწვეულ დაზიანებას. (4) მეოთხე ფაზის განმავლობაში მიმდინარეობს მიწის-ზედა აქტიური ქსოვილის შესაძლებლობების აღდგენა ფიზიოლოგიური დაბერების საშუალებით და თესლის მოშინების სრულდება ყინვის პირველ კრიტიკულ შემთხვევამდე. შემთხვევები ტემპერატურის რამდენიმე ზემოქმედების შემთხვევაში მრავალწლოვანი მცენარეთა ქსოვილის მდგრადობა იზრდება (Pisek, Larcher, 1954; Schwarz, 1970; Sakai, Larcher, 1987; Junttila, Robberecht, 1993 და ამ შრომებში მითითებული ლიტერატურა).

კონკრეტული ზომის მცენარის მორფოლოგია და რეგენერაციული კვირტების განლაგება (მაგ., სასიცოცხლო ფორმების რაუნკიერის სისტემა) ყველაზე ნათლად გამოხატული საშუალებაა დაბალტემპერატურული ექსტრემულების თავიდან ასაცილებლად (Larcher, 1995). ზამთრის თოვანი პირობებში მაღალი კონცენტრაციის უფრო დიდი რისკის ქვეშა, ვიდრე დაბალი. მორფოლოგიური და რადიაციული გაცივების კომპლექსური ურთიერთქმედების გამო უთოვლო პერიოდების განმავლობაში და ტროპიკებში არ არის აშკარა, თუ რომელი, დაბალი თუ მაღალი, მცენარეებისთვისაა ყინვით გამოწვეული დაზიანება უფრო საშიში. შერეულ მცენარეულ თანასაზოგადოებებში, რადიაციული გაყინვის პირობები დაბალ მცენარეებისთვის შესაძლოა სასარგებლო იყოს, რადგანაც მათთვის მაღალი მცენარეები გარკვეულ თავშესაფარს წარმოადგენს. თუმცა, რა თანასაზოგადოებების განუწინილი მცენარეები უფრო მეტი საფრთხის წინაშეა, რადგანაც სითბოს რადიაციული დანაკარგები არ არის საკმარისად შემცირებული სითბოს კონვექციური გადატანით, ატმოსფეროსთან სუსტი კავშირის გამო (Grace,



სურ. 8.4. უმრავლეს ალპურ მცენარეებში ვეგეტაციური ღეროს კენწეროები და ფოთლის მერისტემები ნიადაგში რამდენიმე სანტიმეტრითაა ჩამარსული და ამგვარად დაცული არიან დაბალ- და მაღალტემპერატურული ზემოქმედებისგან. სურათზე ნაჩვენებია: *Carex curvula* და *Ranunculus glacialis* ვერობის ალპებიდან (2500-3000 მ) და *Perizia* sp. – არგენტინის ჩრდილო-დასავლეთ ანდეზიდან (4250 მ).

1988). ეს შეიძლება იყოს ანდებში აღმოჩენილი (Squeo et al., 1991) ყინვაგამძლეობის ევრტიკალური სტრატეფიკაციისა და გადარჩენის მექანიზმების მიზეზი დადგენილია, რომ მიწასთან მჭიდროდ მიმაგრებული ფოთლები 3 გრადუსით უფრო გამბედა, ვიდრე ყინვაგამძლე "გადაციებული" მაღალი მცენარეების ფოთლები (იხ. ქვემოთ).

ნებისმიერი განედის მაღალმთის სასიცოცხლო ზონაში მარცვლოვნების (ხშირად კორდიანების) და გართხმული ბალახოვანი მცენარეების (ხშირად როზეტულების) სიმრავლე, ექსტრემალური დაბალტემპერატურული პირობების მორფოლოგიური გზით თავიდან აცილებს ერთერთი ყველაზე ნათელი მაგალითია. უმრავლეს შემთხვევაში ასეთ მცენარეთა წევროები, ბაზალური ფოთლის მერისტემები (მარცვლოვანები), ფოთლის ჩანასახი ან განუეთარებელი ფოთლები (ორლებნიანი მცენარე) და განუეთარებელი რეპროდუქციული ორგანოები რამდენიმე სანტიმეტრით ქვემოთაა ნიადაგის ზედაპირიდან, რაც მათ გაყინვისგან იცავს (სურ. 8.4). ფოთლის მოლიანი მასის ნახევარი შეიძლება იყოს მიწის ქვეშ (მე-12 თავი), რაც ექსტრემალური პირობების თავიდან აცილების მნიშვნელოვანი სტრუქტურული და მეტაბოლური პასუხია. ახალგაზრდა მცენარეებს თავდაცვის ეს საშუალებები ხშირად არ

გააჩნია, მაგრამ მცენარის ასაკის ზრდასთან ერთად, შეკუმშვადი ფესვების საშუალებით მერისტემული ზონა მიწაში იწყებს ჩასვლას (იხ. ასევე მე-9 თავი). ჩამარსულ მერისტემებს მრავალი სხვა უპირატესობა აქვს. ზრდის პერიოდში ღამით ისინი სარგებლობენ დღისით დაგროვებული სითბოთი, შუის ინტენსიური რადიაციის საათების განმავლობაში გაურბიან ყველაზე ძლიერ ზედაპირულ გათბობას, და ასევე დაცული არიან მღრღნელებისა და მექანიკური დაზიანებისგან.

ბალიშა მცენარისთვის, ბალიშში დაგროვებული ტენის ან მის ქვეშ მყოფი ნიადაგის ან ქვების სითბოტევადობის გამო, ღამის გაცივება, გარკვეულწილად, სასარგებლოა (ლარხერის გამოუქვეყნებელი მონაცემები Sakai, Larcher, 1987-ის მიხედვით). ანალოგიურად, გართხმული ქონდარა ბუჩქებისთვის სასარგებლო პირობები იქნება ნიადაგში მჭიდროდ ჩამაგრების, და ნარჩენების ან ჰუმუსის ზედაპირულ ფენაში ჩაფლობის საშუალებით (მაგ., *Salix herbacea* და *Salix*-ის სხვა მაღალმთის სახეობები).

ექსტრემალურ დაბალტემპერატურულ პირობებში მორფოლოგიური თავდაცვის კლასიკური მაგალითია ტროპიკული მთის ზოგიერთი მცენარის გვიანტური როზეტები, რომლებიც ღამით იხურება, რითაც იცავს მგრძობიარე აპიკალურ მერისტემებს (Beck, 1994).

გარდა ამისა, ზოგიერთი მათგანი (*Lobelia* sp.) 2 ლიტრამდე სითხეს აგროვებს როზეტის ვიწრო ფუძეში, რითაც როზეტის ცენტრალურ ნაწილს თერმულ ბუფერში ათავსებს. დადგენილია ტროპიკული გვიანტური როზეტიანი მცენარეების ღეროთა გარშემო მკვდარი ფოთლების საფრის დაცვით ბუნება (Monasterio, 1986).

ღია და დაცული, თოვლით დაფარული და ქედის მწვერვალების, და ა.შ. რაიონების შედარებისას ნათელად ევინდება მიკროკაპიტატის შერჩევის მნიშვნელობა (იხ. თავები 4, 5). განსხვავებული ყინვაგამძლეობის მაგალითები წარმოდგენილია შრომებში: Larcher (1980) (იხ. სურ. 5.6) და Larcher, Siegwolf (1985).

ამგვარად, ექსტრემალური დაბალტემპერატურული პირობების თავიდან ასაცილებლად საჭიროა ცივი სეზონის განმავლობაში შეიზღუდოს მცენარის აქტიურობა და მგრძობიარე ქსოვილი მოშორებული იყოს ზემოქმედების მოსალოდნელი ადგილიდან. პატარა მცენარე დაბალით თოვლის საფრის ან ნარჩენების ქვეშ უფრო მაღალი და გამძლე მცენარეების მექანიზმები მიწაში დარჩეს, როგორც უმრავლესი ბალახოვანი და როზეტისმაგვარი მცენარე იქცევა, და მცენარემ აირჩიოს ტოპოგრაფიულად უსაფრთხო რაიონი. როდესაც ამ საშუალებების პოტენციური ამოიწურება, შემდეგ საუფხურზე ქსოვილმა თავიდან უნდა აიცილოს გაყინვა.

გაყინვის თავიდან აცილება შესაძლებელია ორი გზით: ოსმოსური შეგუებით და "გადაციებით". პირველი, და ნაკლებად ეფექტური მექანიზმი არის გაყინვის წერტილის დაწვევა ხსნადი ნივთიერებების, მაგალითად, შაქრების, აკუმულაციით. ალპურ მცენარეებში და ტყის ზედა საზღვრის ხეებში ხსნადი ნივთიერებების დაგროვება, შესაბამისად, ოსმოსური წნევა განიცდის დამახასიათებელ სეზონურ ცვლილებებს, რომლებიც დაკავშირებულია ტემპერატურის სეზონურ ცვლილებასთან (Blum, 1926; Michaelis, 1934; Sakai, Larcher, 1987-ში მითითებული ლიტერატურა). მდგრადობის ზრდა ჩვეულებრივ არ აღემატება 2 გრადუსს, რადგანაც გაყინვის წერტილის 1.8 გრადუსით დასაწყევად საჭიროა 1 მოლი ხსნარი, რაც თავის მხრივ, იწვევს ოსმოსური პოტენციალის ვარდნას -2.2 MPa-ით. ნაწენები იყო, რომ მაღალმთის მცენარეების და ტყის ზედა საზღვრის ხეების ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაციები არ არის უფრო მაღალი, ვიდრე დაბლობის მცენარეებისა (Walter, 1931; Turesson, 1933; Mooney, Billings 1965; McCracken et al., 1985; Goldstein et al., 1985; Pantis et al., 1987; Chapin, Shaver 1989; Earnshaw et al., 1990). რაც მიუთითებს იმაზე, რომ ეს გზა არ არის დაბალტემპერატურული მდგრადობის მიღწევის ძირითადი გზა. თუმცა, საჭიროა აღინიშნოს, რომ დაბალ ტემპერატურებზე შაქრების და სხვა ხსნადი ნივთიერებების აკუმუ-

ლაცია ოსმოსური ფუნქციის გარდა შეიძლება სხვა ფუნქციასაც ასრულებდეს (მაგ., სხვა ნივთიერებების მეტაბოლური პროცესები ან ენერგიით უზრუნველყოფა, ან ბიომემბრანებზე უშუალო კრიოპროტექტორული ეფექტი, იხ. ქვემოთ).

უფრო ეფექტურია (მაგრამ უფრო სარისკო, როგორც ამას ენახავთ) გადაციების პროცესი, რომელიც ნუკლეაციის (კრისტალიზაციის ცენტრების წარმოქმნის) თავიდან აცილებით, საშუალებას აძლევს ფოთლისა და ღეროს ქსოვილს გაციედეს გაყინვის წერტილზე მნიშვნელოვნად დაბალ ტემპერატურამდე და არ გაიყინოს. წყლის მყარ მდგომარეობაში გადასვლის შეჩერება უპირატესად ხდება მცენარის უჯრედებსა და ჭურჭლებში წყლის კომპარტმენტალიზაციის (სივრცითი დაშორება). უჯრედის კედლის ლიგნინით გაჯერების, ხსნარში წყლის სპეციფიკური სტრუქტურისა და კრისტალიზაციის პროცესის ინიციების უნარის მქონე ნაწილაკების არარსებობის საშუალებებით. რაიონებში, სადაც მუდმივად, მაგრამ არა ძალიან დაბალი ტემპერატურებია (არასოდეს -12°C -ზე ნაკლები), როგორცაა ანდების ტროპიკულ-ალპურ სასიცოცხლო ზონის რაიონები, ეს მექანიზმი შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს ყინვისგან გადასარჩენად, როგორც ეს იყო ნაწენები გვიანტური როზეტიანი მცენარეებისა და მაღალი ბუჩქებისათვის (Goldstein et al., 1985; Sique et al., 1991). განვითარებულ ფოთლებში გადაციების ეფექტის ხანგრძლივობა მუხლადულია (რამდენიმე საათი) და, შესაბამისად, მას ეწოდება ხანმოკლე გადაციება.

როდესაც ტემპერატურა გადაციების ტემპერატურაზე დაბალია, გადაციება ხდება ფაქტურად, რადგანაც გაყინვა მიმდინარეობს სწრაფად, რაც საშუალებას არ აძლევს უჯრედულ წყალს მონაწილეობა მიიღოს უჯრედშორისი ყინულის წარმოქმნაში (ეს განხილული იქნება ქვემოთ), რამაც უნდა უზრუნველყოს პროტოპლასტის თანდათანობითი დეკონტაქტაცია. ასეთ პირობებში აღრეული ყინვა უზრუნველყოფს გადარჩენას. მიმხეულია, რომ ლორწოს, რომელიც ხშირად წარმოიქმნება ყინვაგამძლე მაღალმთის მცენარეების ფოთლებში, მინიმუმამდე დაჰყავს გადაციება (Lipp et al., 1994; Körner et al., 1983). ხანმოკლე გადაციებას სახეფათოა მიზეზი, რატომაც ანდების *Espeltia*-ასავან განსხვავებით, აფრიკული გვიანტური როზეტიანები, რომლებიც განიცდის უფრო დაბალტემპერატურულ ზემოქმედებას, სავარაუდოდ არ იყენებს გადაციების მექანიზმს, რამაც ყინვას უძლებს ისევე როგორც ანდების მცენარეები ბევრად დიდი სიმაღლეებზე (Azocar et al., 1988).

ქსოვილში პატარა უჯრედებით, ან უჯრედებით, რომლებსაც არ შეუძლია გაფართობა, როგორცაა კვირ-

ტის, თესლის და აგრეთვე, მერქნის ქსოვილი, გამოვლენილია მუდმივი ძლიერი გადაციება -35°C ტემპერატურაზე დაბლა. მაგალითად, რეგისტრირებული იყო ტყის ზედა საზღვრის ხეების ქსილების წყლის გადაციება -40°C -მდე (Becvar et al., 1981). ამ უცნაური ფიზიკური მოვლენის ანალიზი მომავალი კვლევების რთული, მაგრამ მნიშვნელოვანი საკითხია (Sakai, Larcher, 1987).

იქ, სადაც ექსტრემალური დაბალი ტემპერატურები აღმატება ხანმოკლე გადაციების ან გაყინვის წერტილის ტემპერატურას, მცენარეებს გადასარჩენად ესაჭიროება ნამდვილი ყინვაგამძლეობა. ეს ტერმინი იწვევს გაუგებრობას, რადგანაც მას ხშირად შედგომით იყენებენ მილიანი ქსოვილის ყინვაგამძლეობის აღსანიშნავად. მაშინ, როდესაც სინამდვილეში იყინება მხოლოდ პროტოპლასტის გარეთ მყოფი წყალი (აპოპლასტური წყალი), სხვა შემთხვევაში ქსოვილი დაილუპება. მცენარე ექვრ გადარჩება, თუ ციტოპლაზმას შიგნით ყინულის კრისტალები წარმოიქმნება. ყინულის წარმოქმნა ძალიან ხანმოკლე დროით ცოცხალ უჯრედებთან ახლოს, თავისთავად დაკეთი პროცესია, რადგანაც თხევადიდან მყარ მდგომარეობაში გადასვლისას გამოთავისუფლდება თერმული ენერჯია, რომელიც ნუკლეაციის პროცესში შეიძლება გაიზომოს, როგორც მკვეთრად გაზრდილი ტემპერატურა (ე.წ. "ექზოთერმა"). მცირე გადაციება (რასაც ადგილი აქვს წყლიან ჰიქსშიც კი) წარმოშობს პირველ ექზოთერმას, როდესაც იწყება აპოპლასტური გაყინვა. მეორე ექზოთერმა (ან ზოგჯერ რამდენიმე ექზოთერმა) შეიძლება მიუთითებდეს ნუკლეაციის პროცესზე ქსოვილის სხვადასხვა ნაწილში, რომლებიც განიცდის გადაციებას უფრო დაბალ ტემპერატურაზე, ან ოსმოსური გაყინვის წერტილის დაქვეითებას, მაგრამ უფრო ხშირად ეს მიანიშნებს პროტოპლასტის გაყინვაზე და უჯრედის დაღუპვაზე (მეორედ ექზოთერმასა და დაზიანების ფაქტიურ ტემპერატურას შორის აუხსენელი ინტერვალების შესახებ იხ. მაგ., Squeo et al., 1991). ხშირად მოხსენიებულმა მავალით — მცენარის თხევად აზოტში ჩაძირვა, ის განსაკუთრებული შემთხვევაა, როდესაც ძალიან გამძლე მცენარეები ისე სწრაფად იყინება, რომ წარმოიქმნება ამორფული ყინული, რომლის ხელახალი კრისტალიზაცია დნობის პროცესში არ არის საშიანი.

ყინვაგამძლეობა ნიშნავს, რომ მცენარეე გაუძლოს პროტოპლასტის დეჰიდრატაციას, რომელიც გამოწვეულია უჯრედშორის სივრცეში ყინულის მზარდი სხეულისაკენ წყლის სწრაფი გადატანით. მცენარეების, მათ შორის მაღალმთის მცენარეების განვითარებულ ფორმებში, უჯრედშორის სივრცეს უკავია ფოთლის მთელი მოცულობის 25-30% (Körner et al., 1989a). ყინული ასევე შეიძლება წარმოიქმნას უჯრედის კედელსა



სურ. 8.5. უჯრედშორისებში ყინულის წარმოქმნა უჯრედიდან აქვებს წყალს, რაც ხშირად იწვევს ფოთლების გამუქებას (რაც დნობისას ძლიერდება). ფოტოზე ნაჩვენებია *Vaccinium myrtillus*-ის ლაქვანი ინფლტრატი, რომელიც წინა დამით აღდგა ყინვით მიყენებული დაზიანებისაგან (შუა მასი, ევროპის ალპების ტყის ზედა საზღვარი).

და პლაზმოლიტურ პროტოპლასტებს შორის. უფრო კომპაქტურ ქსოვილში, როგორცაა კვირტების ქსოვილი, ყინული ავსებს იმ ადგილებს, რომლებიც პროტოპლასტის თანდათანობით შეკუმშვის შედეგად ჩნდება. უჯრედშორისი ყინულის წარმოიქმნისას ფოთლები იწყებს გამუქებას. ეს ეფექტი მატულობს დნობის პროცესში, როდესაც მეზოფილი სითხის გამტარი ხდება (სურ. 8.5). ამ დროს, გაზთა ფოტოსინთეზური ცელა შეერებულა. ყინვაგამძლე მცენარეებში ინფლტრირებული წყალი ხელახლა ასორბირდება უჯრედების მიერ დნობიდან 1-4 საათის შემდეგ და ფოთლები თავის საწყის შეფერილობას და ნორმალურ ფოტოსინთეზურ აქტივობას იბრუნებს.

ყინვაგამძლეობა მოითხოვს, რომ მცენარეებმა ჯერ ნუკლეაცია გააკონტროლონ (Andrews, 1996) და შემდეგ შეინარჩუნონ პლაზმური მემბრანა თხევად მდგომარეობაში, ისე, რომ უჯრედის გარეთ გაყინვის პროცესის განვითარებისას, წყალს შევსდეს თავისუფლად გადავიდეს უჯრედის შიგნითა ნაწილიდან. სიცოცხლე მატებისას, ცივი კლიმატის მცენარეების მემ-

ბრანის სითხეამტარობა შენარჩუნებულია დამახასიათებელი ფოსფორიპიდური შემადგენლობის მეშვეობით (Sakai, Larcher, 1987; Beck, 1994). უჯრედგარეთა ყინულის წარმოქმნისას, მასთან დაკავშირებული პროტოლაისტის დეჰიდრატაციის გამო, მცენარის გადარჩენისთვის საჭიროა შესაძლოა ბიომემბრანების სტაბილიზაცია, როგორც სტრუქტურული ადაპტაციის, ასევე დაციითი (ლორწოვანი) სუბსტრატების საშუალებით, როგორცაა რაფინოზა და ტრაკალოზა (Sakai, Larcher, 1987, გვ. 117; Larcher, 1995, გვ. 362). ეს ნაერთები უზრუნველყოფს მაღალი ხარისხის მოლეკულური სტრუქტურების შენარჩუნებას ექსტრემალური გამოშრობის დამაზიანებელი ფაზის განმავლობაში. ყინვასა და დეჰიდრატაციის გამძლეობას შორის მჭიდრო კავშირი ახასხულია მათ სინქრონულ და პარალელურ სეზონურ მიმდინარეობაში (Pisick, Larcher, 1954; Larcher, 1963b) და ყინვაგამძლეობაზე გვაღვლის წინასწარი მოქმედების დადებით ეფექტში (Larcher, 1985b, Sakai, Larcher 1987).

რეგისტრირებულია საინტერესო ფაქტი: ერთნაირი დაბალი ტემპერატურის შემთხვევაში აღმონაცენების გადარჩენის ხარისხი უფრო მაღალი იყო შემცირებული ატმოსფერული წნევის პირობებში, ან დიდ სიმაღლეებზე, თუ წვევასა და ყინვაგამრძობელობას შორის არსებობს ასეთი კავშირი, მაშინ, ეკოლოგიური შუღვის გარდა, მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს, თუ სად (გარეობის წნევის განვიწყობის მიხედვით) ხდება ალპური მცენარეების გაცივების ექსპერიმენტული დაკვირვება. ეს ავტორები მიიჩნევენ, რომ კრიტიკულ ტემპერატურულ ინტერვალში მემბრანის სწრაფი აღდგენისთვის ვანგბადის შემცირებული პარციალური წნევა შეიძლება სასარგებლო იყოს (Hailloy, Gonzalez, 1993). მეორე მხრივ, ნაჩვენებია, რომ ჰიპოქსია ამცირებს ყინვაგამძლეობას როგორც ზამთარმწვანე მარცვლოვან მცენარეებში, ასევე ხეების ფესვებსა და ღეროებში (ლიტერატურა: Larcher, 1985b, გვ. 283 მიხედვით).

იმ შემთხვევებში, როდესაც დაბალი ტემპერატურის და გაყინვის თავიდან აცილება, ან ყინვაგამძლეობა არ არის საჭირო, მაშინ ყინვით გამოწვეული დაზიანების შედეგად მცენარის ორგანოების ნაწილი ან მთელი მიწისზედა ბიომასა იღუპება. ასეთ სიტუაციაში გადარჩენა დამოკიდებულია დაღუპული ორგანოების ბუფერულობაზე მთლიანი მცენარის დონეზე. მცენარის აღდგენის შესაძლებლობები მოითხოვს მორფოლოგიურ და განვითარებასთან დაკავშირებულ მოქნილობას (Bell, Bliss, 1979; Körner, 1995). სეზონურ კლიმატურ პირობებში საპასუხო რეაქციები დამოკიდებულია დაზიანების პერიოდზე. მალალმობის 10-კვირიანი სავებეტაციო პერიოდის დასაწყისში გვიანი ყინვით გამოწვეული

ფოთლებისა და ყლორტების დაღუპვის შემთხვევაში, მათი მოცილებისთვის მაღალ ცოტა დრო რჩება. მეორე ყვავილობისთვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს მომავალი (ეზბირიონული) ფოთლოვან ჯგუფის პოეფორმაციას და საკმარის მარაგის არსებობას. პრეფორმირებული ყვირტიდან ადრე მოყვავილე სახეობები იშვიათად წარმოქმნის ყვავილების ნორმალურ მეორე თაობას გვიან მოყვავილე სახეობებში რეპროდუქციული ორგანოების გვიანსეზონური დაზიანებები დაღუპულია. გაყინვით გამოწვეული დაზიანების გამო რეპროდუქციული დარღვევის მაღალი რისკი (აღმონაცენების განვითარების პრობლემებთან ერთად) მალალმობის ტაქსონებში იწვევს ინტენსიურ კოსონალურ გამრავლებას.

თუმცა, მალალმობის მცენარეებს არ აქვთ უფრო დიდი სამარავო ორგანოები, ვიდრე დაბლობის მცენარეებს (Körner, Renhardt, 1987). მათი ფესვთა სისტემა, საერთოდ, უფრო დიდია, ხოლო ნახშირწყლებისა და ლიპიდების მარაგი მნიშვნელოვანი (იხ. თავი 12). ნაჩვენებია, რომ მალალმობის ზოგიერთ სახეობას შეუძლია გაუძლოს მეტ განმეორებად დანაკარგებს, ვიდრე ახალგაზრდა აღმონაცენების დაღუპვის შედეგად გამოწვეული ფოთლების წლიური დანაკარგება (Diemer, 1996). ეს რაც შეესაბამება იმ მოსაზრებას, რომ მალალმობის მცენარეები, უბეტეს შემთხვევებში, არ არის ნახშირბადით მუხუდული. რადგანაც ნარცვლოვანების და მეტომარე თხილტუბის წვეროები ნიადაგში უსაფრთხო სიღრმეზეა ჩაზრდილი, ქსოვილის დანაკარგების გადაადგილება იწვევს ინტაქტური მერისტემების აქტივაციას, მაშინ როდესაც მცენარეები მიწისზედა მერისტემებით, დიდ სიმაღლეებზე სულ უფრო იშვიათად გვხვდება.

სითხური სტრესი მალალმობის მცენარეებში

შეიძლება ეს სათაური უცნაურად მოგვეჩვენოს, მაგრამ მალალმობის გარემო პირობებში დამაზიანებელი სითხური სტრესი გამოირჩევა არ არის. მე-4 თავში ნაჩვენებია იყო, რომ გართმხმული მცენარეების ზრდა იწვევს მცენარის გარემოსა და გარემო კლიმატს შორის კავშირის გაწყვეტას, იმდენად რომ ტროპიკულ დაბლობსა და ყინულოვან მდგომარეობის შორის განსხვავებები შეიძლება პერიოდულად გაქრეს. როგორც პროცესები ვითარდება, როდესაც სიცივისგან თავის დანაწევს ერთადერთი გზა, კერძოდ, სითბოს შთანთქმა შეიძლება იქცეს პრობლემად, როდესაც შუის რადიაცია აღწევს პიკს, ნიადაგის ზედაპირი შრება და ქარი სუსტდება.

8. კლიმატური სტრუქტურა

ცხრილი 8.5. ზრდასრული მცენარეების ფოთლის მაქსიმალური ტემპერატურა ვახშირში შუა ზაფხულში შშის სრული რადიაციისას არქტიკულ-ალპურ (Gauslaa, 1984), ზომიერ-ალპურ (Larcher, Wagner, 1976; Cernusca, 1976) და სუბტროპიკულ-ალპურ (Breckle, 1973) პირობებში.

რაიონი/სახეობა	T _{ფოთლის} (°C)	T _{ჰაერის} (°C)	T _{ფოთლის} -T _{ჰაერის} (K)
ცენტრალური ნორვეგია, 900-1400 მ			
<i>Seline ocaulis</i>	45.5	21.0	24.5
<i>Rubus chamaemorus</i>	42.0	16.5	25.5
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	39.9	17.0	22.9
<i>Dryas octopetala</i>	38.0	20.3	17.3
<i>Artemisia norvegica</i>	38.0	19.0	19.0
<i>Loisleuria procumbens</i>	37.2	19.4	17.8
ცენტრალური ალპები, 2000-2300 მ			
<i>Sempervivum montanum</i>	54	22	32
<i>Carex sp.</i>	47	16	31
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	44	25	19
<i>Loisleuria procumbens</i>	43	23	20
<i>Primula minima</i>	38	14	24
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	35	15	20
ჰინდკუნმა, 4350 მ			
<i>Carex nivalis</i>	40	12	
<i>Primula macrophylla</i>	38	13	

ქსოვილის მაქსიმალური ტემპერატურა მართლაც შეიძლება ადამტებოდეს სითბოგამძლეობის ზღვარს (ცხრ. ები 8.5-8.7).

საპარიდან ნორვეგიის მთებამდე, არსებული მონაცემების შედარების შედეგად (Gauslaa, 1984) გასაოცარი შედეგი გამოვიინდა (ცხრ. 8.6). დაბალი ტემპერატურებისგან განსხვავებით, სითბოს ამტანი მცენარეები მაქსიმალურ ტემპერატურულ პირობებს თითქმის ერთნაირად ეგუება. მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი ექსტრემალური ზემოქმედების წლიური ხანგრძლივობა განსხვავებულია. ფაქტობრივი მონაცემები კიდევ ერთხელ ადასტურებს ცივ გარემო პირობებში მცენარეული საფრის სტრუქტურის უზამაზარ გავლენას. მაშინ, როდესაც ამ ჰაბიტატებში ჰაერის ტემპერატურა 24 გრადუსით განსხვავდება, ფოთლის საშუალო ტემპერატურა თითქმის მსგავსია, ფაქტობრივად იდენტური ალპებსა და მაერიტანიაში. ეს მაგალითები საშუალებას გვაძლევს ვივარაუდოთ, რომ განსხვავებულ ჰაბიტატებში სითბოგამძლეობა მსგავსია.

მართლაც, სითბოგამძლეობის საშუალო მნიშვნელობები გასაოცრად მსგავსია სხვადასხვა ჰაბიტატებში (ცხრ. 8.7). განსხვავება ჩრდილოეთ აფრიკის უდაბნოსა და ნორვეგიის მდელოებს შორის მხოლოდ 1.4 გრადუსია. მიუხედავად ამისა, ამ ჰაბიტატებში სახეობრივი განსხვავებები შეიშწმენა, რაც დაკავშირებულია მიკრო-

ცხრილი 8.6. ფოთლის მაქსიმალური ტემპერატურები აფრიკული უდაბნოდან ნორვეგიის ალპურ სარტყლამდე (Gauslaa, 1984; Larcher, Wagner, 1976; Lange, 1959; Lange, Lange, 1963)

რაიონი	მცენარეთა სახეობების რიცხვი	T _{ფოთლის} (°C)	T _{ჰაერის} (°C)	T _{ფოთლის} -T _{ჰაერის} (°C)
ნორვეგია (არქტიკულ-ალპური)	10	36.8±1.7	19.3±0.7	17.4±1.8
ალპები (ზომიერი ალპური)	6	43.5±2.7	19.2±1.9	17.4±1.8
ესპანეთი (ხელთაშუაზღის-პირეთის სანაპირო)	19	40.4±0.9	31.7±0.7	10.6±1.0
მაერიტანია (სუბტროპიკული უდაბნო)	15	44.4±1.3	43.7±1.4	0.7±1.2

ცხრილი 8.7. განსხვავებული გარემო პირობების, მათ შორის ალპური პირობების (A), მცენარეების სითბოგამძლეობის საშუალო მნიშვნელობები (50%-ანი გადარჩენა) (Gauslaa, 1984-ში ციტირებული ლიტერატურა; და Larcher, Wagner, 1976)

რაიონი	სახეობების რიცხვი	საშუალო ტემპერატურა (°C)	ავტორი
მაერიტანია	52	49.4	Lange (1959)
ესპანეთი	39	50.4	Lange, Lange (1963)
პუერტო რიკო	39	49.1	Biebl (1964)
გრენლანდია	23	48.1	Biebl (1968)
ნორვეგია (A)	89	47.6	Kjelvik (1976)
ნორვეგია (A)	118	48.0	Gauslaa (1984)
ალპები (A)	10	47.1 ^a	Larcher, Wagner (1976)

^a საშუალო მნიშვნელობები გამოთვლილია მაქსიმალური ტემპერატურის, როდესაც დაზიანება არ ხდება, და იმ ტემპერატურის საშუალებით, როდესაც დაზიანება 100%-ია. რამაც 50%-ანი გადარჩენის რეალური ზღვარი შეიძლება დასწიოს.

ცხრილი 8.8. ცენტრალური ნორვეგიის ზოგიერთი ალპური სახეობის სითბოგამძლეობის (50%-ანი გადაჩენა) ცვალებადობა (Gauslaa, 1984; ფრჩხილებში - ალპების სახეობების მონაცემები Larcher, Wagner, 1976 მიხედვით)

რაიონ/სახეობა	ტემპერატურა (°C)
ბალახოვანი მცენარეები	
<i>Oxyria digyna</i>	43.5 (46.5)†
<i>Arabis alpine</i>	44.1
<i>Ranunculus pygmaeus</i>	46.2
<i>Ranunculus glacialis</i>	47.1 (46.5)
<i>Ranunculus nivalis</i>	47.6
<i>Astragalus norvegicus</i>	47.5
<i>Gentiana nivalis</i>	47.5
<i>Draba alpine</i>	48.2
<i>Hieracium ulpinum</i>	50.5
<i>Potentilla crantzii</i>	51.7
გართხმული მერქნიანი მცენარეები	
<i>Salix herbacea</i>	46.5
<i>Salix reticulata</i>	47.6
<i>Cassiope hypnoides</i>	47.5
<i>Loiseleuria procumbens</i>	51.8 (50.0)
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	52.9 (52.0)

† გამოთვლილია როგორც ცხრ. 8.7-ში

პაბიტატის საეციფიკურ პირობებთან. ცხრ. 8.8 აჩვენებს ნორვეგიის მაღალმთის მცენარეებში სითბოგამძლეობის ამპლიტუდას (43.5 - 53°C). ცენტრალური ალპებში, მაღალმთის ფაეკულტატური CAM-მცენარის *Senpervivum montanum*-ისათვის ეს სიდიდე იცვლებოდა 45.5-დან 55°C-მდე (Larcher, Wagner, 1976). მაქსიმალური ტემპერატურა, 60°C რეგისტრირებული იყო *Carex firma*-სთვის (Kainmiller, 1975), რომელიც იზრდება ციკაბო, ეკვატორისკენ მიმართულ კირქვიან მთებზე, 2300 მ სიმაღლეზე, ქ. ინსბრუკის მაღლა.

მრავალრიცხოვანი მონაცემების საფუძველზე სითბოგამძლეობის მსგავსი ინტერვალები იყო ნაპოვნი (Gauslaa, 1984) მაღალმთის შანანისკრიათა ოჯახის ბუჩქებისა და დაბლობის ღია განუვითარებელი ნიადაგების პაბიტატების მცენარეებისთვის (LD 50, დაახლ. 51°C), ქვიანი და ღორღიანი ადგილების მცენარეულობის, მშრალი ალპური თოვლის საფრის ფიტოცენოზებისა და დაბლობის შერეული ტყეებისთვის (LD 50, დაახლ. 48°C), ტენიანი ალპური თოვლის საფრის ფიტოცენოზების, ჭაობისა და წყლის მცენარეულობისა და დაბლობის ქვეტყისათვის (LD 50, დაახლ. 46°C). სტანდარტული გადასხრა თითოეულ ვაკუუმში არის 2-3°C, რაც ბევრად მეტია, ვიდრე განსხვავებები საშუალო მნიშვნელობებს შორის მთელი დედაამწის მიხედვით. წინასწარ სითბურ ზემოქმედებას ("სითბურ მდგრადობას") შეუძლია გამოიწვიოს სასიცოცხლო ზღერის

50%-ის ზევით, დაახლოებით 2 გრადუსით, გადაანაცვლება. ყველაზე დიდი განსხვავება აღმოჩენილი იყო სრულიად არამდგრად მცენარეებსა და იმ მცენარეებს შორის, რომლებიც ლეტალურიან მახლობულ ტემპერატურაზე 24 საათის განმავლობაში ინარჩუნებს მდგრადობას. ასეთ პირობებში ნაოენი იყო გადასხრა 45.1-დან 50.1°C-მდე (LD 50) *Oxyria digyna*-სთვის და 46.6-დან 48.7°C-მდე *Ranunculus glacialis*-ისთვის.

ამგვარად, ამ მონაცემების თანახმად, დაბლობისა და მაღალმთის გარეშო პირობებში, განედისგან დამოუკიდებლად, სითბური სტრესი და სითბოგამძლეობები მსგავსია. სახეობებს შორის სითბოგამძლეობის ზღერის ინტერვალი საკმაოდ ვიწროა, აკლიმატიზაციის პოტენციული შედარებით პატარა; ასევე მცირეა განსხვავება საველე პირობებში აღმოჩენილ მაქსიმალურ ტემპერატურასა და ექსპერიმენტის შედეგად მიღებულ სითბოგამძლეობას შორის, განსაკუთრებით გართხმული მცენარეებისთვის, რომლებიც იზრდებან იზოალტაში ან განუვითარებელი ნიადაგის დიდ სივრცეებზე. ასეთ მიკრორაიონებში აღმონაცემების განვითარება შესაძლებელია მხოლოდ გაზაფხულზე ან შემოდგომაზე, ან ძალიან ტენიან სეზონში (იხ. ვანილივა ნიადაგის ზედაპირის ტემპერატურების შესახებ მე-4 თავში). მაღალმთაში სმირა შიშველი ჭუმუსეთანი ნიადაგის მდგრადი ზონები, რაც, სავარაუდოდ, დაკავშირებულია სითბურ სტრესთან. ვაზომილია *Selene acanthis*-ის ზედაპირის ტემპერატურა, რომელიც 2 საათის განმავლობაში იყო 45°C, მუიერ დღეს კი, ძალიან მცენარის ამ ნაწილს აღმონადა ყავისფერი ფოთლები (Gauslaa, 1984). რადგანაც წინა დღეები წვიმიანი იყო, ეჭვს არ იწვევდა, რომ ეს ფოთლები ექსტრემალურმა სითბომ (და არა გამოთბობამ) დაზიანა. ცენტრალური ალპებში სმირად გვხვდება ბალახი *Silene acanthis*, რომლის სამხრეთით ექსპონირებული ნაწილი ყავისფერი და უფოილია. კომპაქტური ბალიშა ან გართხმული მცენარეები, რომლებიც მჭიდროდ იზრდებან სუსტტატზე, სადაც სხვა მცენარეები არ იზრდებან, ნაკსკუთრებით მგრანობიარეა გადასურების მიმართ (Larcher, 1977), და ამგვარად გაერტყეულია მხოლოდ დიდ სიმაღლეებზე, ან სუბპოლარულ განედებზე. ზრდის ასეთი ფორმის მცენარეებს მხოლოდ ამ რაიონებში შეუძლია გადაჩენა. ეკვატორისკენ მიმართულ ფერდობებზე ყველა სხვა ალპური ზრდის ფორმის ამონაზარდის განვითარებისთვის სითბური სტრესი პოტენციურად კრიტიკული ფაქტორია, რადგანაც მოკლე სეზონი ათბუნებს მცენარის ადგენის პროცესს წლის ყველაზე ცხელ პერიოდში განახორციელოს.

სითბოგამძლეობა განაპირობებს მემბრანის სტაბილურობას და შესაძამისობაში ყინვაგამძლეობასთან, რაც

ინვესს გავგებარ სეზონურ ტენდენციებს, როდესაც ზამთარში ქსოვილის სითბოგამძლეობა მაქსიმალურია ზაფხულში კი - მინიმალური (მაგ., Lange, 1961; Schwarz, 1970; Kainmuller, 1975). მაგალითად, კაინმულერის (Kainmuller, 1975) მონაცემები *Saxifraga oppositifolia*-სათვის აჩვენებს სითბოგამძლეობის 55°C ტემპერატურას შუა ზამთარში, და 51°C - შუა ზაფხულში. სითბოგამძლეობის სეზონური ამპლიტუდა ბევრად ნაკლებია, ვიდრე ყოველგვარობის, და ჩვეულებრივ არ აღემატება 5-8 გრადუსს.

ეს მოსაზრებები აჩვენებს, რომ მაღალბოის მცენარეები აღმოჩნდნენ სასიცოცხლო დილემის პირისპირ. ზრდის მაღალი ფორმის შემთხვევაში საკმარისი სითბო არ შთაინთქმება, რაც ხელს შეუწყობდა ტყის ზედა საზღვრის აწევას (იხ. ასევე მე-7 თავი). მეორე მხრივ, ზრდის გართბული ფორმები წარმოშობს უფრო თბილ, ხელსაყრელ მიკროკლიმატს დღის განმავლობაში, მაგრამ შეიცავს პერიოდული გადახურების გარკვეულ რისკს. ეკოსისტემის თვალსაზრისით, მაღალბოის ფერადობების ხანგრძლივი სტაბილურობა და ნოყიერი ნიადაგები საუკეთესოდ უწყობდავება ასეთი სტრესული სიტუაციის ზემოქმედების შერეული მცენარეულობის არსებობით, სადაც კლიმატური რისკები გადაწარწილებულია სხვადასხვა მორფოტიპებს შორის. ამ შემთხვევაში ბიომრავალფეროვნების მაღალი ხარისხი "სტრესის მართვის" საუკეთესო ხერხია. აშკარაა, რომ მაღალბოის მცენარეების დაზიანების შემთხვევაში, შეიძლება წარმოქმნას მუდმივი შიშველი უბნები, სადაც ნიადაგის ზედაპირზე ხდება სითბოს დაგროვება (იხ. მე-4 თავი), და რომლებმაც შეიძლება განიცადოს ეროზია მანამ, სანამ მცენარეულობას მიეცემა უკან დაბრუნების საშუალება. ეს არის მნიშვნელოვანი ასპექტი ალპური ნიადაგის გამოყენებისა და კონსერვაციისთვის (Körner, 1980; Chapin, Körner, 1995).

ულტრაიისფერი რადიაციის - სტრესის ფაქტორი?

არასამეცნიერო ლიტერატურაში ულტრაიისფერი (UV) რადიაცია მუდმივად მოიხსენიება, როგორც მაღალბოის მცენარეულობის მნიშვნელოვანი სასიცოცხლო ფაქტორი, თუმცა ეს მოსაზრება არ ეფუძნება მეცნიერულ ფაქტებს. შესაბამისა, ეს თვალსაზრისი მთამსვლელებში ერიტემის (დამწვრობის) ხშირი შემთხვევების გამო გაჩნდა. მაშინ, როცა დიდ სიმაღლეებზე ექსტრემალური ტემპერატურული სტრესი კარგადაა შესწავლილი, UV-რადიაციის მორფოგენეტიკა და მისი

პოტენციური სტრესული ზემოქმედება ვერ არაა გამოკვლეული. ექსპერიმენტული მაღალბოის ეკოლოგია საუკუნის მანძილზე ცდილობდა აეხსნა, განაპირობებს, თუ არა გაზრდილი UV-რადიაცია, ალპური მცენარეების მცირე ზომას, პატარა და სქელ ფოთლებს და ფერად ყვავილებს. ძალიან ადრეულ ლიტერატურაში (Schroter, 1908/1926), და შემდგომ, მრავალი წლის განმავლობაში, ეს თვალსაზრისი მიღებული იყო რეალური ფაქტების გარეშე. ამ პიპოტენზის დასადასტურებლად მონაცემები დღესაც ძალიან მწირია, თუ ისინი საერთოდ არსებობს. მაგრამ, ამ საკითხის ლეტალურ განხილვამდე, მოკლე მიმოვიხილოთ UV-რადიაციის მეტეოროლოგიური ასპექტები.

"ულტრაიისფერი" აღნიშნავს მზის სპექტრის უხილავ, მოკლტალადოვან ნაწილს, 200-დან 400 ნმ-მდე ინტერვალში, რომელთაგან ყველაზე სამომი, 280 ნმ-ზე მოკლე ტალღები (UV-C), ევრასოდეს აღწევს დედამიწას. UV-C შთაინთქმება ფანგბადის გახლჩქვის და მიღებულ ოზონთან ურთიერთქმედების საშუალებით დედამიწის ყველაზე ზედა, 25-30 კმ სიმაღლის ატმოსფერულ შრეში. UV- სპექტრის ყველაზე გრძელტალღოვანი ნაწილი, 320 და 400 ნმ-ს შორის (UV-A), ატმოსფეროთი გადაიკვდა მზის ხილული რადიაციის მსგავსად და მეტივე ზემოქმედებას ახდენს ორგანიზმზე. ეკოლოგიურად და მედიცინისთვის მნიშვნელოვანია UV-რადიაციის 280-320 ნმ ზოლი (UV-B), მისი ცვალებადი ატმოსფერული გამტარობით და დაზიანებული პოტენციალით. როგორც მე-3 თავში იყო აღნიშნული, UV-B-ს წილი მზის მთლიან რადიაციაში იზრდება სიმაღლის ზრდასთან ერთად, ისევე, როგორც მზის მთლიანი რადიაციის ექსტრემუმების სისხშირე და ინტენსივობა, მაგრამ ხანგრძლივი პერიოდის საშუალო მნიშვნელობები ძლიერ კლებულობს ღრუბლიანობისას, რაც იზრდება სიმაღლესთან ერთად.

დიდ სიმაღლეებზე შემცირებული ზედაპირული არეკლა, მზის ინტენსიური სრული რადიაცია, თოვლიდან ან ღია ფერის მიწიდან ძლიერი არეკლა, და მთაში ხანგრძლივი მოგზაურობისას მზით დაწვა ხშირად მიჩნეულია UV-B რადიაციის ეფექტების შედეგად, მაგრამ სინამდვილეში ეს ყველაფერი რადიაციის ჭარბი დოზითაა გამოწვეული. მკვლევარებს, ისევე როგორც მოგზაურებს, ურჩევენიათ მზიანი დღეები, რის გამოც მაღალბოის გარემო პირობებზე არასწორი შთაბეჭდილება ექმნებათ! მზიან დღეებში სიმაღლის მიხედვით UV-B-ს ცვლილება სავარაუდოდ უფრო მკვეთრია, ვიდრე მათი საშუალო მნიშვნელობები წლის ყველა დღის მიხედვით. მაშინ, როცა შესაბამის პერიოდებში UV-B რადიაცია ღრუბლიან ამინდში შეიძლება უფრო ინტენსიურიც კი იყოს დიდ სიმაღლეებზე, ვიდრე დაბალ

სიმაღლეზე, მისი ხანგრძლივი პერიოდის დონა ძლიერადაა დამოკიდებული ასეთი ამინდის ფარდობით სიხშირეზე. მაგრამ "შზიანი დღის" მონაცემებიც იცვლება რაიონების მიხედვით. მაშინ, როდესაც ალაბოში რევისტრირებულია გამოკვეთილი ზრდა (მაგ., Blumthaler et al., 1993), კოლორადაში კლიოვანი მთების წინა ქედზე აღრიცხული განსხვავებები შედარებით მცირეა (Caldwell, 1968).

რადგანაც ატმოსფეროში შზის რადიაციის ნებისმიერი კომპონენტის შთანთქმა დამოკიდებულია შზის სხივების გზის სიგრძეზე ატმოსფეროში, ამიტომ შეიმჩნევა UV-რადიაციის ინტენსივობის ძლიერი განვლობრივი კლება. პირიზონტალურ სიბრტყეზე ეს კლება უფრო დიდია. ოზონის შრე ყველაზე თხელია ეკვატორთან და ყველაზე სქელი - პოლუსებთან (Caldwell et al., 1980, 1989), რაც კიდევ უფრო ზრდის განვლობრივ სხვაობებს. ეს დასკვნა შეესაბამება შუა ზაფხულის პირობებს და არ ითვალისწინებს ოზონის შრის დღევანდელ პერიოდულ შემცირებას, განსაკუთრებით პოლარულ რაიონებში (ე.წ. "ოზონის ხვრელი"). განედის და სიმაღლის მიხედვით ცვლილებების კომბინაცია წარმოშობს UV-რადიაციის მაქსიმალურ ეფექტს ტროპიკულ-ალპურ და მინიმალურს - არქტიკული დაბლობის მცენარეულობაში. ანდების ტროპიკულ-ალპურ მცენარეებზე UV-B რადიაციის ზემოქმედება 7-ჯერ და მეტჯერ დიდია, ვიდრე სუბარქტიკულ ალასკაში სვეტელაციო სეზონის პიკის განმავლობაში მცენარეებზე მოქმედ მთლიანი დღიური UV-B რადიაცია (Caldwell et al., 1980; Robberecht et al., 1980).

როგორც გაყინვით გამოწვეული სტრესის შემთხვევაში, აქაც უნიშვნელოვანია გარკვეულ იქნეს, აღწეს თუ არა, და როგორ, UV-B რადიაცია მგრძობობარე ქსოვილში. სხვა სიტყვებით, სანამ განვიხილავდეთ მდგრადობას, საჭიროა განისაზღვროს "თავიდან აცილება". ფოთლებში UV-B რადიაციის მეზოფილზე ზემოქმედების თავიდან აცილება შეიძლება მიღწეულ იქნეს: (1) ზღაპირიდან არეკვლით, (2) ბუსუსების, ფისის, კუბიკულისა და უჯრედის გარეთა გარსის საშუალებით შთანთქმით, (3) ეპიდერმული უჯრედების მიერ შთანთქმით, და (4) მგრძობობარე ქსოვილის (როგორცაა მერისტემა) მიწაში ჩაყოფით.

ფოთლის ზღაპირზე UV-B რადიაციის არეკვლის უნარი დაბალია (10%-ზე ნაკლები, იხ. Caldwell, 1968; DeLucia et al., 1992 - ში მითითებული ლიტერატურა), მაგრამ შეიძლება უნიშვნელოდ გაიზარდოს ბუსუსების საშუალებით, ისევე როგორც ხილული მოკლებულ-ლოვანი რადიაცია (Gauslaa, 1984). მთიანი რეგიონის (1800 მ) 13 სახეობის და 18 მაღალმთის (3750 მ) სახეობის UV-A რადიაციის არეკვლის კოეფიციენტების

შედარების შედეგად, ამ ორ ჯგუფს შორის განსხვავება არ გამოვლინდა, ხოლო ეს კოეფიციენტი იცვლებოდა 1.5-7%-ის ფარგლებში (Caldwell, 1968). წუნ არ გავაჩნია მაღალმთის მცენარეების მიერ UV-B რადიაციის არეკვლის შესახებ მონაცემები, მაგრამ შეიძლება დარწმუნებით ვთქვათ, რომ უმეტეს შემთხვევებში UV-B-ს რადიაცია შთანთქმება, და არ აირეკლება, შესაბამისად, ზოგიერთი ყვავილისგან განსხვავებით, ფოთლები "UV-ანელია".

ფოთლის, მათ შორის მაღალმთის მცენარეების ფოთლის, UV-B რადიაციის ეპიდერმული გამტარობის შესახებ პირველი სისტემატიკური ანალიზი ჩატარებულ იქნა ქ. ბაუელში (Lautenschlager-Fleury, 1955). აღმოჩნდა, რომ მრავალი მაღალმთიანი სახეობიდან იზოლირებული ეპიდერმისი ატარებს დაცემული UV-B რადიაციის 2-2.5%-ს, ამკვარად, 75-98% შთანთქმება მანამ, სანამ ის მიაღწევდეს მეზოფილს, და უმრავლეს შემთხვევაში არ აქვს მნიშვნელობა, საექტროფორმეტრის სპეციალურ დამჭერზე ჩამატებული ეპიდერმისი ტურგესცენტულია თუ შშრალი. ტყის ზედა საზღვართან მდებარე მულოოს მცენარეების ინტაქტური ფოთლების კვარცის მინის ოპტიკური ბოჭკოების საშუალებით შესწავლის შედეგად (Day et al., 1992) გამოვლინდა ბევრად მაღალი, 18-41% გამტარობა. საეკვინო, რომ ამ ორ მონაცემს შორის განსხვავება გაზომვის "შედომის" ბრალი იყოს, იგი ასახავს გამტარობის განსაზღვრებებს შორის ფუნდამენტურ განსხვავებას. თოვლში რადიაციის გაზომვის შემთხვევაში სიტუაცია მსგავსია (იხ. მე-5 თავი), სადაც უკუგანევა შეიძლება იყოს წერტილოვანი მთელელის საშუალებით შთანთქმად მატრიცაში გაზომილ (არაერთმნიშვნელოვან) მონაცემზე მეტი, ვიდრე სუბსტრატის განსაზღვრული ფენის ქვევით, "შუქ სიბრტყეზე" გაზომილი მონაცემები. შთანთქმად ქსოვილში წერტილოვანი გაზომვები (არ არის დამოკიდებული შთანთქმის კუთხეზე) ასახავს ნათათლის რეიუმს ამ წერტილში, მაგრამ, ფიზიკური თვალსაზრისით და ლამპერ-ბერის (Lambert-Beer) კანონის თანახმად, არ აჩვენებს ქვედა შრის "გამტარობას". მიუხედავად ამისა, ეს არ იმოქმედებს ერთი მთლიანი განსაზღვრულ მონაცემთა შედარებაზე.

ლაუტენშლაგერ-ფლეურის (Lautenschlager-Fleury, 1955) მონაცემები აჩვენებს, რომ: (1) ზედა ეპიდერმისს უფრო მაღალი შთანთქმის უნარი აქვს, ვიდრე ქვედას; (2) შთანთქმა დამოკიდებულია უფრო მეტად სხნად ნივთიერებებზე, ვიდრე უჯრედის გარსის თვისებებზე; და (3) ადგილი აქვს როგორც ხანმოკლე, ისე ხანგრძლივი პერიოდის აკუმულაციას, რომელიც (4) შზის ხილულ რადიაციის ინტენსივობასთან უფრო მეტადაა დაკავშირებული, ვიდრე UV-B-სთან. გარდა ამისა,

8. კლიმატური სტრესი

ცხრილი 8.9. ბალახოვანი მცენარეების სხვადასხვა ჯგუფების ზედა ეპიდერმული UV-გამტარობა (Lautenschlager-Fleury, 1955, ფრანხილბუმი - სახეობების რიცხვი)

მცენარეთა ჯგუფი (ჰაბიტატის მიხედვით)	გამტარობა (%)
დაბლობის ძლიერი ჩრდილის მცენარეები	17.8 (7)
დაბლობის ძლიერ განათებული ჰაბიტატების მცენარეები	9.3 (1)
ხმელთაშუაზღვისპირა ღია ჰაბიტატების მცენარეები	7.9 (3)
ალპური მცენარეები (ცენტრალური ალპები 1800-2500 მ)	5.5 (14)

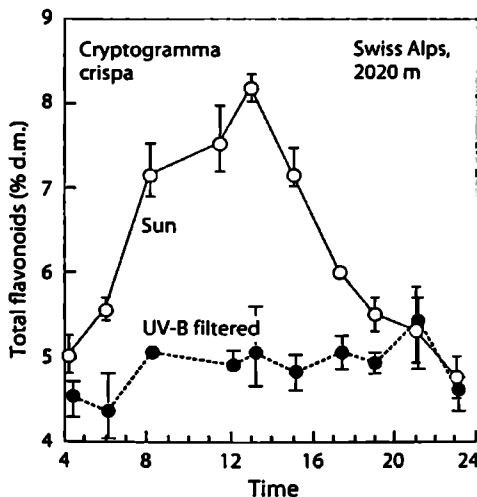
ცხრილი 8.10. შეიკარაის ცენტრალური ალპების მდელოს მცენარეთა ფოთლების ეპიდერმული UV-B გამტარობის საშუალო მნიშვნელობა

სახეობები და სიმაღლე (მ)	ეპიდერმული გამტარობა (%)	
	ზედა	ქვედა
<i>Primula auricula</i> 2100	1.5	2.0
<i>Gentiana punctata</i> 2300	2.5	8.5
<i>Gentiana purpurea</i> 1800	3.3	8.0
<i>Daphne mezereum</i> 1950	3.9	6.6
<i>Gentiana verna</i> 2100	4.5	3.7
<i>Saxifraga aizoon</i> 1950, 2500	4.7	3.3
<i>Primula viscosa</i> 2200	5.1	7.5
<i>Veronica bellidioides</i> 2300	5.3	10.1
<i>Erigeron uniflorus</i> 2500	5.7	9.5
<i>Anthyllis vulneraria</i> 1950, 2100	7.1	12.1
<i>Cardamine resedifolia</i> 2300	6.7	19.0
<i>Campanula thyrsoidea</i> 2200	7.2	22.8
<i>Lotus corniculatus</i> 1900	7.8	12.3
<i>Sempervivum tectorum</i> 2100	8.4	12.3

ნაჩვენებია იყო (Caldwell, 1968; Caldwell et al., 1982; Ziska et al., 1992) მნიშვნელოვანი ეკოტიპური განსხვავებები UV-B-ს გამტარობასა ან მეზოფილურ მგრძობელობაში. ლაუტენშლაგერ-ფლეურის კვლევაში შესწავლილ მცენარეთა ყველა ჯგუფში მაღალმთის მცენარეების ეპიდერმისი აჩვენებდა ყველაზე დაბალ გამტარობას (ცხრ. 8.9). მაშინ, როდესაც მაღალმთის მცენარეები ატარებდა დაცემული რადიაციის 1.5-8.4%-ს, სრული ინსოლაციისას დაბალი სიმაღლეების მდელოების ბალახოვანი მცენარეებისთვის ეს მაჩვენებელი იყო 5.0-16%. კოლდველის (Caldwell, 1968) მიერ აღმოჩენილი იყო მცირე, 3%-ის ტოლი, სრული ეპიდერმული გამტარობა, და დაბლობის (1700 მ) და მაღალმთის (3450-3750 მ) სიმაღლეების მიხედვით მცირე განსხვავებები, რაც შეესაბამება UV-რადიაციის მონაცემების უნიშვნელო განსხვავებებს ამ ტრანსექტში. შესაძლოა, ეს დაკავშირებული იყოს ამ დაბლობების შშრალ კონტინენტურ კლიმატთან, კლდოვანი მთების უფრო ტენიან და ღრუბლიან კლიმატურ პირობებთან შედარებით. ტროპიკულ ალპურ მცენარეებში აღრიცხული იყო 2%-ზე ნაკლები UV-B-ს ეპიდერმული გამტარობა, ხოლო ზომიერ და სუბარქტიკულ განედებზე ეს სიდიდეები

აღმატებოდა 5%-ს (Robberecht et al., 1980). მორფოლოგიური შედარების საფუძველზე (Day et al., 1992) ნაჩვენებია იყო, რომ, ჩვეულებრივ, ბალახოვანი მცენარეების ეპიდერმისი ავლენდა ყველაზე მაღალ გამტარობას, ნაძვის წიწვის ეპიდერმული გამტარობა თითქმის ნულის ტოლი, ხოლო ბალახოვანი ან მერქნაინი ორლებლიანების გამტარობა კი, საშუალო მნიშვნელობის ტოლია. ამგვარად, როგორც ჩანს, ეპიდერმული გამტარობა უარყოფით კორელაციაშია სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლიობასთან (Day, 1993), და/ან დადებით კორელაციაში ფოთლების მეტაბოლურ პოტენციალთან.

მოკლედ, ფოთლის ეპიდერმისი ეფექტურად იცავს მეზოფილს UV-B რადიაციის ზემოქმედებისგან და, ამგვარად, ათანაბრებს დროებით (სეზონი, ამინდი), ჰაბიტატის (მზე, ჩრდილი) და სიმაღლის და განედის დიდი ინტერვალების მიხედვით განსხვავებებს. UV-B რადიაციის შთანთქმა დაკავშირებულია აქტიურ მეტაბოლიზმთან ეპიდერმისში და აჩვენებს აკლიმატიზაციის მაღალ პოტენციალს. არაფერია მიაჩნებინა იმაზე, რომ მაღალმთის მცენარეების მეზოფილზე მოქმედებდეს ბევრად მაღალი ზარისხის UV-B რადიაცია, კიდრე იგივე განვიდს უფრო დაბალი სიმაღლეების მცენარეების მეზოფილზე.



სურ. 8.6. მაღალმთის მცენარეებს "შზით დაწვივი" თავიდან აცილებს ექვეტური საშუალებები გაანათა: სხნადი ფლა-ფონოიდების დიდი რაოდენობა შთანთქმავს UV-B რადიაციას. შეუიკრის ალაბებში 2050 მ სიმაღლეზე შესწავლილი გვიმ-რის, *Cryptogramma crispa*-ს შემთხვევაში კონცენტრაცია დღოვად იცვლება ფოთლის მშრალი მასის 4.5-დან თითქმის 9%-მდე (დაუშვრისაგე რკოლები; იენისის ბოლოს შზიანი დღის მონაცემები). UV-B-ს შთანთქმევი ფოლტრების გამო-ყენების შემთხვევაში (მუჭე რკოლები) გამოთქისას აღნიშნუ-ლი დონე შენარჩუნებული იყო მთელი დღის განმავლობაში. ექსპერიმენტში საკონტროლო, UV-გამტარი ფოლტრების გა-მოყენების შემთხვევაში, ფლაფონოიდების კონცენტრაციის ცვლილება შეესაბამებოდა ფოლტრის გარეშე მიღებულ მრუდს (არ არის წარმოდგენილი). ზემოქმედებიდან 10 თვის შემდეგ UV-გარანის მოშორება რამდენიმე საათში იწყედა მრუდების შერყმას (Viet et al., 1996).

UV-B რადიაციის შთანთქმავს პასუხისმგებელ ნივთიერებებს შორის ყველაზე მნიშვნელოვანია ფლა-ფონოიდები და მათთან დაკავშირებული ფენოლური ნაერთები (მაგ., Lautenschlager-Fleury, 1955; Klein, 1978; Robberecht, Caldwell, 1983; Larson et al., 1990; Ziska et al., 1992; Gonzalez et al., 1993), რომელთა ექსტრაქცი-ისას დასტურდება ინტაქტურ ეპიდერმისში მიმდინარე პროცესები (Lautenschlager-Fleury, 1955; Caldwell, 1968). ფოთლებში სხნადი ფლაფონოიდების რაოდენობა მნიშვნელოვანია: შეუიკრის ალაბებში 2050 მ სიმაღლეზე შეგროვებული გვიმრის, *Cryptogramma*

crispa-ს ფოთლების მშრალი მასის 10% ფლაფონოიდე-ბია (Veit et al., 1996). ამ ავტორების მონაცემები ადას-ტურებს ლაუტენლაგერ-ფლურის დაკვირვებს, რომ ფლაფონოიდების კონცენტრაციები შეიძლება სწრაფად შეეგუოს UV-B გამოსხივების რეჟიმს და შესაბამისობაში იყოს შზის რადიაციის დღორ დინამიკასთან (სურ. 8.6).

დაცეითი ფუნქციის მქონე სხვა ავენტებს შორის აღსანიშნავია ანტოციანიდები (ცივი სეზონის განმავ-ლობაში ზოგიერთი ალაბური მცენარის მოწითალო ფოთლებში, Caldwell, 1969; იხ. ფერადი სურ. 3), კა-როტინები და ფისები. ჯერჯერობით უცნობია, შეუქლია, თუ არა ყველა ამ ნივთიერებას საკმარისად დაიცავს მაღალმთის მცენარეები UV-B რადიაციის მუტაგენური ეფექტისგან (იხ. ქვეითი: Caldwell, 1971). რადგანაც ტროპიკულ მიწებში UV-B რადიაციის განსაკუთრებით მაღალი დონეებია, მრავალი ავტორი (Lee, Lowry, 1980; Flentley, 1993) მიიჩნედა, რომ ტროპიკული მიწის ტყეების სიმაღლის საზღვრებზე ევოლუციური ეფექტების გარდა ზეგავლენას ახდენს ასევე UV-რადია-ცია. ფიზიოლოგიური, ბიოფიზიკური და გენეტიკური კვლევები, რომლებიც დადასტურებდა მარალმთის მცე-ნარეგებზე ასეთ UV-ეფექტებს, ჯერჯერობით არ განზო-ცილებულა.

სმირად უყურადღებოდ იყო დატოვებული ის ფაქტი, რომ მაღალმთის მცენარის უჯრედის გაყოფა და უჯრედის დიფერენციაცია, ძირითადად, მიმდინარეობს მიწის ქვეშ (იხ. განხილვა ყინვისგან გადარჩენის შესახებ). ჯეუჯა ბუჩქების და ბალიშა მცენარეების შემთხვევაში კვირტის ქერქლები ფარავს ფოთოლს ან ყლორტს. კერძოდ, მარცვლოვანი მცენარეების ფოთ-ლების ამოსვლის დროისთვის უჯრედის დიფერენცია-ცია თითქმის დასრულებულია, ხოლო ალაბური და დაბლობის მცენარეთა ფოთლების უჯრედების ზომებს შორის განსხვავება არ არის (Körner et al., 1989a, b). ასევე, მოყვავილე კვირტები ფორმირდება მიწის ქვეშ. UV-B რადიაციის დაზღუდვითი ზემოქმედება მიტოზზე შესწავლილია ქსოვილის კულტურაზე ან მიშველი ფესვების ბოლოებზე UV-B-ს პირდაპირი დასხივების ექსპერიმენტებით (Klein, 1978). დამტკიცების პერიოდში მტრის და დინგის ზღდაპირში მცენარის დროს სამ-ტერე მილების დასხივება მუტაგენური ეფექტისთვის შეიძლება ყველაზე კრიტიკული ეტაპი იყოს (Flint, Caldwell 1983). ამ ავტორებმა აჩვენეს, რომ სამტერე ფოლტრებს UV-B რადიაციის 98%-ს, ხოლო ყვავილის გვირგვინი კი, ძირითადად არეკლავს UV-A რადიაციას, რომელიც არაა მუტაგენური. ემპირიკური უჯრედების მრავალი შრის ქვეშ მიმდინარეობს, და თუ ამ სასი-ოცხლო ფაზის განმავლობაში ადგილი ექნებოდა

უარყოფით მუტაგენურ ეფექტს, შეიძლება გვევარაუდა, რომ მაღალბიოს მცენარის სელექცია, დაბლობის მცენარესთან შედარებით, მოხსნე უფრო სქელი პერიკარპიუმსა და ინტეგრუმენტის მიხედვით. თუმცა ეს არაა აშკარა მახასიათებელი. მისი შესწავლა საჭიროა.

ეს დაკვირვება არ გამოირიცხავს, განვითარებული ქსოვილიდან სინჯალური ტრანსდუქციის საშუალებით (პორმონები) UV-B რადიაციის არაპირდაპირ მორფოგენეტიკურ გავლენას. მაგრამ განვითარებულ ქსოვილზე პირდაპირი ეფექტი, რომელიც დამახასიათებელია ალპური გარემოსთვის, არ არის მოსალოდნელი. და ბოლოს, თუ UV-B რადიაციის ასეთი პირდაპირი ან არაპირდაპირი გავლენა არსებობს, უნდა ველოდოთ, რომ ადგილი ექნება მაღალბიოს მცენარეების ზომის განედობრივ გრადიენტებს, რაც ბუნებაში არ გვხვდება. ნის-სთან სანაპირო რაიონებში მრავალი არქტიკული და სუბარქტიკული მცენარე ძალიან ტანდაბალია, თუმცა, ზომიერი სარტყლის დაბლობის მცენარეებთან შედარებით (რომ არაფერი ვთქვით ეკვატორულ მცენარეებზე), ისინი UV-B რადიაციის ძალიან დაბალ დონას იღებენ. ალპური მცენარეების სიცოცხლის "გლობალური ექსპერიმენტი", ყველა განედის და სხვადასხვა კლიმატური რეგიონის მიხედვით, დაგეხმარება ალპური ტანდაბლობის ასახსნელი ფაქტორები დაეიყვანოს სავარაუდოდ ყველაზე ზოგად განსაზღვრულამდე - დაბალ ტემპერატურამდე (იხ. მე-14 თავი).

ყოველივე ზემოთ თქმულის შემდეგ, რა გავიგეთ UV-B რადიაციის ექსპერიმენტებიდან? UV-B რადიაციის მშთანთქმე მიწის ან საეციალური ფილტრების ქვეშ მოთავსებულ მაღალბიოს მცენარეებზე ჩატარებული ექვსი ექსპერიმენტის შედეგები გამოქვეყნებული იყო 1908-1955 წლებში (იხ. Klein, 1978). ყველა ექსპერიმენტი ადასტურებდა UV-B რადიაციის ეფექტურობას. UV-B რადიაციულმა კვლევებმა შესუსტა ტიპიური ალპური მცენარეების ზოგიერთი მორფოლოგიური და ანატომიური მახასიათებლის როლი. თუმცა ამ ადრეული კვლევების კონტროლის და გამოვლენის შეუძლებლობა, ექსპერიმენტული და ბუნებრივი გარემოს გავლენების არევა, აწეულობს ამ დაკვირვებათა მონაცემების ინტერპრეტაციას. საბოლოო კულტურულ მცენარეებზე ჩატარებულ განმეორებად ექსპერიმენტებში ნაჩვენებია იყო, რომ UV-B რადიაციის გაზრდა ასუსტებს მცენარის ზრდას და ცვლის მის მორფოლოგიას (Klein, 1978; Tevini et al., 1983). ხოლო შემდგომი კვლევებით გამოვლინდა, რომ UV-B რადიაციის ზომიერი მატება მცენარეებზე საველე პირობებშიც მოქმედებდა (Caldwell et al., 1995; Rozema et al., 1997). თუმცა, აქვს თუ არა UV-B რადიაციის ბუნებრივი "ზემოქმედების" მოცილებას მაღალბიომა *in situ* უარყოფითი ეფექტი, არ არის ნათელი.

კოლდველის (Caldwell, 1968) კლასიკური ექსპერიმენტი, კოლონიური მთების ნიუტონის ქედზე, 3750 მ სიმაღლეზე, არის ამ საკითხის პირველი და ერთადერთი რაოდენობრივი შეფასება. ზრდის ორი სეზონის განმავლობაში მაღალბიოს მცენარეების ზრდა მოწმდებოდა UV-მშთანთქმე ან UV-გამტარი პლასტიკური ფილტრის ფილტრების საშუალებით. ხუთ სახეობაში ზრდისა და განვითარების შესწავლილი პარამეტრების უმრავლესობა არ ავლენდა რაიმე მნიშვნელოვან ცვლილებას. ერთ სახეობაში (*Trifolium parryi*) UV-დასხივების ზემოქმედება ხელს უწყობდა ყვავილობას, ზოგიერთ სახეობაში იწვევდა ფოთლის მცირედ დაგარბელებას, მაგრამ, ზოგიერთში, მაგალითად *Carex rupestris*-ში, ბიომასის პროცენტული რაოდენობა მცირდებოდა იმ პერიოდების განმავლობაში, როდესაც რადიაციის ზემოქმედებას არ ჰქონდა ადგილი. ბიომასის სეზონური წარმოქმნა ერთეულ ფართზე მცირედ სტიმულირდებოდა *Trifolium*-ისა და *Geum rossii*-ში, არ იცვლებოდა *Oreaxis alpina*-სა და *Carex*-ში და გარკვეულად მცირდებოდა *Kobresia myosuroides*-ში. ასეთი კონკრეტული საპასუხო რეაქციები, ხანგრძლივი დროის განმავლობაში მუდმივად განმეორების შემთხვევაში, შეიძლება გადაიხარდოს ბიომრავალფეროვნების ეფექტში, მაგრამ ზვეთი მოყვანილი დაკვირვების მონაცემების თანახმად, აბსოლუტურად გამოირიცხებოდა, რომ ბუნებრივ პირობებში UV-B იწვევდეს დესტრუქციულ სტრესს ან მნიშვნელოვან შედეგებზე შეზღუდვებს. ამ საპასუხო რეაქციების სიმცირის მიუხედავად, კოლდველმა აღრიცხა ფოთლის ექსტრაქტის მთანთქმის პოტენციალის აშკარა ცვლილებები (რომელიც მცირდება UV-რადიაციის მოშორებისას), რაც მიუთითებდა იმაზე, რომ მცენარეები მართლა გრძობენ UV-რადიაციულ ცვლილებებს. UV-რადიაციის ზემოქმედებისგან წინასწარ დაცულ მცენარეებში, გვიანი ზაფხულის მზის უეცარი ზემოქმედებისას არ იყო გამოვლენილი რაიმე დაზიანება (ჩრდილის მცენარეების მზეზე გადატანის შემთხვევაში ჩვეულებრივ დაფიქსირებული დაზიანებებისგან განსხვავებით), რაც ხსნის იმ კვლევების შედეგებს (Lautenschlager-Fleury, 1955; Veit et al., 1996), რომ მხოლოდ მზის ხილული რადიაცია იძლევა UV-რადიაციის ბაზისური დონის შენარჩუნების გარანტიას.

არქტიკულ და ზომიერ-ან ტროპიკულ-ალპურ ერთი და იგივე გვარის სახეობებსა ან კონსპეციფურ ეკოტიპებს 15 საათის განმავლობაში UV-დასხივების შოკური ზემოქმედებისას, გამოვლენილი იქნა საპასუხო რეაქციების გასაოცარი დიქტომია (Caldwell et al., 1982). მაღალი განედის ეკოტიპებში/სახეობებში ფოტოსინთეზი შემცირდა იმ მცენარეების ფოტოსინთეზის 20-30%-მდე, რომლებმაც არ განიცადეს შოკი, მაშინ

როცა დაბალი განედის ეკოტიპების/სახეობების ფოტოსინთეზი შეშუბრდა საკონტროლო ჯგუფის პარამეტრის მხოლოდ 50-78%-მდე, და ეს საპასუხო რეაქციები რვა სახეობა/ეკოტიპისთვის, ერთის გარდა (პერუს ანდეში შეგროვებული *Plantago lanceolata*), UV-B რადიაციის წინასწარ ზემოქმედებაზე არ იყო დამოკიდებული. ქლოროპლასტის დონეზე განედ-სპეციფიკური საპასუხო რეაქციებისგან განსხვავებით, ხელოვნურად გამოწვეული მაღალი UV-სტრესის შემდეგ გამოვლენილი ეპიდემიური დაზიანებები მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ერთმანეთისგან არქტიკულ და მაღალმთის ჯგუფებში. ამგვარად, ეპიდემიური და ფოტოსინთეზური დაზიანებები საფუძვლიანად განსხვავებული ფოტო-ბიოლოგიური რეაქციებია.

UV-B გამძლეობა სიმაღლე-სპეციფიკურია ქლოროპლასტის დონეზეც. აღმოჩენილი იყო მჭიდრო კავშირი პეროქსისომებსა და ქლოროპლასტებს და მიტოქონდრიებს შორის, და განსაკუთრებით მაღალი პეროქსიდაზული აქტივობა მაღალმთის *Ranunculus glacialis*-ში (Lutz, 1987). რეტინალური პიგმენტები ასევე ამ მხრე "დაცვის-ზაზის" ნაწილია (Wildi, Lutz, 1996). ძალიან დეტალური ანალიზის შედეგად, ერთი და იმავე ოჯახის ალპურ სახეობებში, დაბლობის სახეობებთან შედარებით, აღმოჩენილი იყო კაროტინების დიდი შემცველობა (Bergweiler, 1987). მაგრამ ამ საკითხში ლიტერატურული მონაცემები არაერთგვაროვანია. ზოგი მკვლევარი მიუთითებს კაროტინის გაზრდილ კონცენტრაციაზე (Morales et al., 1982), ზოგმა ვერ აღმოაჩინა სიმაღლის მიხედვით განსხვავებები (Seybold, Egle, 1940; Poile et al., 1992); მოიპოვება მონაცემები სიმაღლის ზრდასთან ერთად კაროტინების შემცველობის შემცირების შესახებაც (Todaria et al., 1980). ეს შეუსაბამოებები ნაწილობრივ გამოწვეულია კაროტინების შემცველობის განსაზღვრის განსხვავებული მეთოდების (ნედლი ან მშრალი მასა, ფოთლის ფართი) გამოყენების გამო.

ექსპერიმენტულად კონტროლირებად პირობებში UV-B რადიაციის თანდათანობით გაზრდილმა დოზამ არ შეცვალა ალპური და დაბალი სიმაღლეების *Aguilegia*-ს სახეობების ფოტოსინთეზის უნარი და ბაგეების გამ-

ტარობა, მაგრამ ფლავონოიდების შემცველობა გაიზარდა, მცენარეები დარჩა დაბალი და წარმოიქმნა მეტი ფოთოლი, ხოლო UV-რადიაციის გაზრდით გამოწვეული ეფექტი დიდ სიმაღლეა სახეობებში ნაკლებად იყო გამოხატული (Larson et al., 1990). პაკიზე ჩატარებულ ცდებში UV-რადიაციის ხელოვნურმა გაზრდამ ასევე შეამცირა მცენარის სიმაღლე სხედასხეა სიმაღლის წარმომადგენლების 33 სახეობიდან 14 სახეობაში, ხოლო დიდი სიმაღლის წარმომადგენლების საპასუხო რეაქცია აღმოჩნდა ნაკლები (Sullivan et al., 1992). ალპებში ერთი და იმავე გვარის ალპური და დაბალ სიმაღლეა მცენარეების შედარებისას ასევე გამოიკვეთა განსხვავებები (Rau, Hofmann, 1996). ფოტოსინთეზური პოტენციალი შენარჩუნებული იყო ამ სახეობების დიდ სიმაღლეა წარმომადგენლებში, და შეშუბრებული დაბალ სიმაღლეა მცენარეებში (Ziska et al., 1992), თუმცა საჭიროა გაითვალისწინოთ, რომ ეს ექსპერიმენტული მცენარეები არ იზრდებოდა შვის სხივების ნორმალურ პირობებში.

ამგვარად, შვის UV-რადიაცია არ უნდა იყოს მაღალმთის მცენარეების ზრდისა და განვითარების მნიშვნელოვანი მალიმიტირებელი ფაქტორი. UV-რადიაცია არის ევოლუციური სელექციის მამოძრავებელი ძალა, რომელიც იწვევს განსხვავებული UV-B რადიაციის რეგიონების სახეობათა გენეტიკურ დიფერენციაციას (Caldwell et al., 1982). ის რომ, ალპური მცენარეების შეზღუდული ზრდა UV-B სტრესის პირდაპირი პასუხია, არ დასტურდება, გარდა იმ ფაქტისა, როდესაც UV-B რადიაციის ექსპერიმენტული გაზრდა იწვევს მცენარეების ზომიერ დამოკლებას სათბურის პირობებში. ევოლუციური მცენარეებისათვის, რომლებიც ეთარდება და იზრდება შვის სხივების ბუნებრივ პირობებში, UV-B რადიაციამ არ უნდა გამოიწვიოს "სტრესი". ერთადერთი გამონაკლისი შეიძლება იყოს მაღალ ვანდელებზე სეზონის დასაწყისში მცენარის თივლის საფარიდან შვის სხივების მაქსიმალური ზემოქმედების პირობებში გამოვლენა, მაგრამ ამ პირობებშიც კი ადაპტაციური მექანიზმები ძალიან ეფექტურად მოქმედებს, როგორც ეს ნაჩვენებია იყო მე-5 თავში.

დაბალ სიმაღლეებთან შედარებით, დიდ სიმაღლეებზე მცენარეებს, როგორც წყის, ნაკლებად "აწუხებთ" ტენის ნაკლებობა, თუმცა პერიოდულად და გარკვეულ რეგიონებში ტენის ნაკლებობა აქაც იჩენს თავს და თავისი წვლილი შეაქვს მაღალმთის მცენარეებზე ფიზიკური გარემო პირობების საერთო "შეტევაში" (სურ. 9.1). ამ თავში თავდაპირველად განვიხილავთ საერთო ჰიდროლოგიურ სიტუაციას, ნიადაგის ზონალობასთან დაკავშირებულ წყლის ბალანსს და ნიადაგის ტენიანობას მაღალ სიმაღლეებზე - საკითხებს, რომლებიც დაკავშირებულია მე-4 და მე-ნ თავებთან. ამაზე დაყრდნობით, შემდეგ შევჯამებთ მაღალმთის მცენარეთა წყლის რეჟიმის შესახებ სადღეისოდ არსებულ ცოდნას.

მე-4 თავის წყლის ბალანსი

მოცემულ წერტილში (მაგ., მცენარეთა ფესვთა ზონაში) მცენარეთა ზრდის პერიოდის განმავლობაში წყლის ბალანსი სამი ძირითადი კომპონენტით სასიათდება:

ნეტო-ტენიანობა (ნალექებს (P) მიმატებული დრენაჟი ანუ წყლის ჩადინება ზედა ფენებიდან ქვედა ფენებში (Di), გამოკლებული ზედაპირული ჩამონადენი ანუ ნაყოფი წყალი (Dr) და ღრმა ინფილტრაცია (Ds);
 ევაპორაციის (აორთქლების) პროცესთა დანაკარგები E, რომელიც მოიცავს მცენარის ტრანსპირაციას (Ep), ნიადაგის ტენის პირდაპირ აორთქლებას (Es) და აორთქლებას მცენარის ნაწილების ტენიანი ზედაპირიდან (Ei);
 ნიადაგის ტენიანობის ცვლილებები (ΔR).

ამ კომპონენტებისგან შედგება წყლის ბალანსის ზოგადი განტოლება:

$$P + Di = Es + Ep + Ei + Dr + Ds + \Delta R \quad (9.1)$$

აორთქლების ყველა ნაკადის ჯამს ევაპორტრანსპირაცია ეწოდება. სწორ ზედაპირზე, ან, როდესაც Di ტოლია Dr-ისა, ან, როდესაც განასხილველი ფართობი დიდია და

მოიცავს წყლის სრულ დანაკარგს (არა Di) და სანგრძლივ პერიოდებს, როდესაც ნიადაგის ტენიანობის პლუს და მინუს გადახრები ნულამდე დაიყვანება, მაშინ განტოლება მარტივდება:

$$P = E + D \quad (9.2)$$

იმ შემთხვევაში, თუ ვიცით ორი კომპონენტი, ადვილად გამოითვლით მესამეს. ამ სამი პარამეტრიდან ნალექები ყველაზე ადვილად გასაზომია (დაბალ სიმაღლეებზე სიმაღლის მატებასთან ერთად ის ზრდის ტენდენციას ამჟღავნებს; დიდ სიმაღლეებზე ეს ტენდენცია არ ჩანს, როგორც განხილული იყო მე-3 თავში. შეიძლება მიღებულ იქნეს პირდაპირი მიკრომეტეოროლოგიური გაზომვებით, ან გამოთვლით, ან ლიზიმეტრული მეთოდით (კონტინენტებში მოთავსებული მცენარეებით დაფარული ნიადაგების მონოლითების აწონვით), ან არაპირდაპირი გზით - უფრო დიდი ფართობებისა და სანგრძლივ პერიოდებისათვის ნალექების რაოდენობიდან Dr-ის გამოკლებით. ლოკალურად D შეიძლება გაიზომოს აგრეთვე, სიმძიმის ძალით ჩამოსული წყლის საშუალებით. ეს მრავალფეროვანი მეთოდები გამოიყენება ზომიერი ზონის მაღალმთიანი ტერიტორიების წყლის ბალანსის შესაფასებლად (მაგ., Baumgartner et al., 1983; Isard, Belding, 1989; Körner et al., 1989c). მსგავსი ინფორმაცია ტროპიკული და სუბტროპიკული მთიანეთისათვის შედარებით მწირია. ქვემოთმოყვანილი მაგალითები შეიცავს მონაცემებს ალპებიდან, კაკასიონიდან, ახალი ზელანდიიდან, სამხრეთ-აღმოსავლეთ ავსტრალიიდან და ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინიდან.

როგორც ნაჩვენებია სურ. 9.2-ზე, მაღალმთაში ნალექები სწორად მატულობს სიმაღლის ზრდასთან ერთად (იხ. მე-3 თავი). თუმცა, თუ სიმაღლის მატებასთან ერთად ნალექების რაოდენობა არ გაიზარდა, ან მცირედ დაიკლო კიდევ, შეუარდება E/P მაინც შემცირდება ასეთი კლიმატის პირობებშიც, ვინაიდან შესაძლებელია კლებულობს წლიური E.

აქედან გამომდინარე, აქ აშკარაა სიმაღლის მატებასთან დაკავშირებული ტენიანობის ზრდა. წყლის სეზონური ბალანსის ეს პირდაპირი განსაზღვრა იძლევა

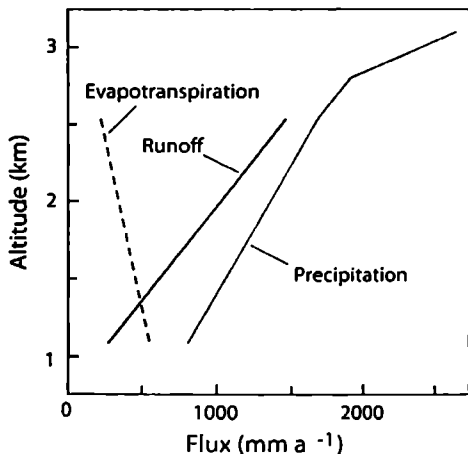


სურ. 9.1 მაღალმთაში ძალიან მცირე ფართობზე კი (შესაბამისად, ერთნაირ ეკოლოგიურ პირობებში) შესაძლებელია შევხედო სრულიად განსხვავებული სასიცოცხლო სტრატეგიების მქონე მცენარეებს: (1) გამოშრობისადმი ტოლერანტულს (პოიკლოპიდრულ), როგორცაა ლიქენები (სურათზე ნაჩვენებია *Cetraria* sp.) და ხავსები; (2) ეასკულარულ (ჭურჭლოვან) სახეობებს, რომლებიც აღჭურვილი არიან ღრმად განვითარებული ფესვთა სისტემით, განსხვავებული ფართობის მქონე ფოთლებით და რომელთაც შეუძლიათ წყლის რეჟიმისა და გაზთა ცვლის პაგისმიერი კონტროლი (სურათზე ნაჩვენებია *Carex curvula*, *Trifolium alpinum*); (3) სუკულენტებს, რომლებიც ფოთლებში იმარაგებენ წყალს (სურათზე ნაჩვენებია *Sempervivum montanum*). შევეყაროთ ალპები, 2500 მ.

ევაპოტრანსპირაციის სიმაღლისეულ გრადიენტებს მსგავსად იმისა, რაც მიიღება სამი სრულიად დამოუკიდებელი მიდგომით, ან მეტეოროლოგიური გამოთვლების გამოყენებით (სურ. 9.3). აორთქლების წლიური დანაკარგი ცენტრალური ალპების 14 შესწავლილ მდელიზე (სამოვარზე) ეკვამ დაახლოებით 700 მმ-დან დაბალ სიმაღლეზე ქ. ინსბრუკის ახლოს (47°N) 210-250 მმ-მდე ალპური მდელის ზედა საზღვარზე.

Е-ს სიმაღლისეული კლემის ხაზობრივი ხასიათი სურ. 9.3-ზე (იხ. აგრეთვე, Steinhäusser, 1970) ხავსებით აისხნება სეზონის ხანგრძლივობის სიმაღლისეული შემცირებით. როდესაც აორთქლების სეზონური კარგვა დანაწევრებულია უთოელო დღეების გარკვეული რაოდენობით (90-დან 310 დღემდე), დღის სეზონური

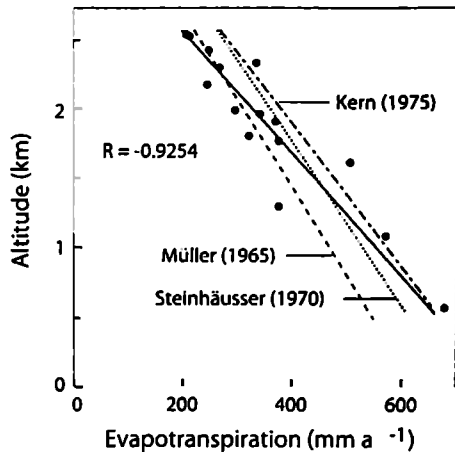
მანქენებელი ყველა უბანში 2.3 მმ დღე⁻¹ აღწევს (მერყეობს 1.9-დან 2.6 მმ დღე⁻¹-მდე). მნიშვნელოვანი სიმაღლისეული ტენდენცია არ შეიმჩნევა მიუხედავად სიმაღლის ამპლიტუდის თითქმის ორკილომეტრიანი ცელილებით განპირობებული საკმაოდ მნიშვნელოვანი კლიმატური განსხვავებებისა. ეს ფენომენი განპირობებულია სამი გარემოებით: 1) დიდ სიმაღლეებზე სავეეტაციო პერიოდი ემთხვევა წლის ყველაზე თბილ ნაწილს, მაშინ, როდესაც დაბალ სიმაღლეებზე გაზაფხულისა და შემოდგომის ხანგრძლივი ცივი პერიოდები შედის უთოელო პერიოდში; 2) როგორც ნაჩვენებია მე-4 თავში, დაბალტანიანი მაღალმთის მცენარეების ტემპერატურა მნიშვნელოვნად მატულობს მზის პირდაპირი რადიაციის მოქმედებით, რაც ზრდის აორთქლებას



სურ. 9.2 წლიური ნალექების, ევაპორანსირაციისა და ყველა დრენაჟული პროცესის (ჩამონადენი წყლის) ჯამის სიმაღლისეული ცვალებადობა ცენტრალური ალპების აღმოსავლეთი ნაწილის საძოვარ მდელოზე (დონიბეტრული კლდეის შედეგები; Weiser et al., 1984).

(Smith, Geller, 1979; Cernusca, Seeber, 1981); 3) დაბალ სიმაღლეებზე ტენის პერიოდული დეფიციტი განპირობებს ბავისშიერი ტრანსპირაციის შემცირებას – ეს ფენიშენი დიდ სიმაღლეებზე არ შეიძინევა (Körner, Mayr, 1981; იხ. ქვემოთ). ამის საპირისპიროდ, წყლით კარგად მომარაგებული სათბურის მცენარეების სხვადასხვა სიმაღლეზე გადატანისას (რაც მჭიდროდ დაკავშირებულია შესაბამის ატმოსფერულ პირობებთან) ჩანს ტრანსპირაციის მდგრადი დაქვეითება სიმაღლის ზრდის კვალობაზე (Whitfield, 1931).

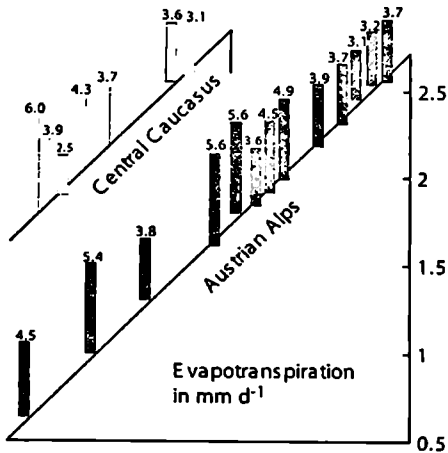
ციფრი – 2.3 მმ დღე⁻¹ არის ყველანაირი ამინდის საშუალო სეზონური მაჩვენებელი. ტიპური სათელი დღის აორთქლების დანაკარგები დიდ და დაბალ სიმაღლეებზე შესაბამისად, 3.7 და 4.5 მმ დღე⁻¹-ის ტოლია (Körner et al., 1989c; სურ. 9.4). ნახურშიშვილის და კიორნერის (Nakhutsrishvili, Körner, 1982) მიხედვით, ცენტრალური კავკასიონის საძოვრებზე ტყის ზედა საზღვრის ახლოს ეს მაჩვენებელი 4-5 მმ დღე⁻¹-ის ფარგლებშია (მაქსიმუმი 7 მმ დღე⁻¹-ის ტოლია). კლდოვანი მთების ალპურ საძოვრებზე შუა ზაფხულის სათელ დღეს აორთქლების დანაკარგები 3-დან 5 მმ დღე⁻¹-მდე მერყეობს. აღმოსავლეთ და დასავლეთ ფერდობებზე ეს მაჩვენებელი 3.6 მმ დღე⁻¹-ს უდრის (Isard,



სურ. 9.3 სურ. 9.3 წლიური ევაპორანსირაციის სიმაღლისეული (580-2530 მ) ცვალებადობა (მონაცემები 14 საქსპერიმენტო მდელოსთვის აღნიშნულია წერტილებით; აღმოსავლეთ ალპები: ტყის ზედა საზღვარი მდებარეობს 2000 მ-ზე; 1975-1978 წწ). სამი სრულიად დამოუკიდებელი მეტეოლოგიური მიდგომით გამოიკვთა სამი მრუდი. აღსანიშნავია, რომ შტეინჰაუსერი (Steinhäusser, 1970) იყენებდა დრენაჟის მონაცემებს ნაკლის ერთიანი სისტემისთვის, ხოლო მიულერი (Müller, 1965) და კერნი (Körner, 1975) – მეტეოროლოგიურ გამოთვლებს, მიჩითადად, დაფუძნებულს ტემპერატურულ გრადიენტებზე (Körner et al., 1989c).

1986; იხ. განხილვა შემდეგ თავში). თითქმის მსგავსი სიდიდეები აღინიშნება (Geyger, 1985) სხვადასხვა ტიპის შეკრული მცენარეულობისათვის არგენტინის ჩრდილო-დასავლეთის ნახევარადგავალიანი მაღალი ანდეზისათვისაც 4100 და 4800 მ სიმაღლეზე (სურ. 9.5).

ალპებში, ზემოთაღნიშნული 14 მდელოსათვის ცალცალკე განსაზღვრული იყო წყლის ბალანსის განტოლების ინდივიდუალური კომპონენტები (უიოვოლ და თოვლიანი პერიოდებისათვის ცალცალკე; Körner et al., 1989c). სურ. 9.6-ზე, როგორც მაგალითი ყველაზე ტიპური მაღალმთის დაბალტანიანი მდელოსი, ნაჩვენებია მონაცემები ისლის თანასაზოვადობისათვის (LAI = 2.3). გარეგნულად მსგავსი მდელოს ტიპები გვხვდება ცენტრალურ კავკასიონზე 2500 მ-ზე ყაზბეგის მდამოებში, კლდოვანი მთებში 3600 მ-ზე ნოლტრიჯის მდამოებში, ახალი ზელანდიის სამხრეთში 1800 მ-ზე. სურ. 9.6-ზე ჩანს, რომ წყლის უმეტესი ნაწილი

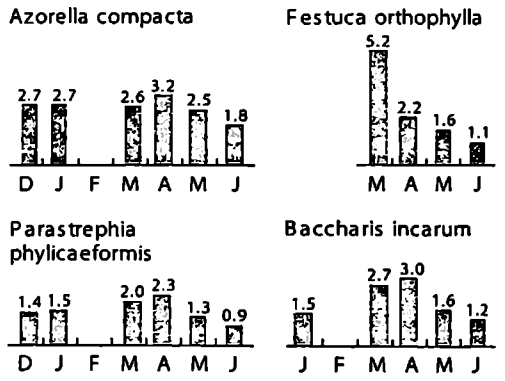


სურ. 9.4 სურ. 9.4 ზეფხელის საშუალო ევაპორანსპირაცია ცენტრალური ალპების და ცენტრალური კავკასიონის მდელივზე მზიან დღეებში. მონაცემები აღებულია ბიომასის მაქსიმალური განვითარების პერიოდში (დაბალ სიმაღლეზე – იენისის დასაწყისში; ღიდ სიმაღლეებზე – შუა იელისიდან თვის ბოლომდე). უნდა აღინიშნოს, რომ კარგად გამოიკვეთა ფოთლის ფართის ინდექსის სიმაღლისეული გრადიენტი: დაბალ სიმაღლეზე – 7, ხოლო ყველაზე ღიდ სიმაღლეზე – 2-ზე ნაკლები (მონაცემები აღებულია სხვადასხვა წყაროდან Kömer et al., 1989c მიერ).

ამ ეკოსისტემებს ტოვებს თოვლის დნობისას, ან ღრმა ჩაწრებით ზეფხელში. საერთო ნალექების მხოლოდ გაცილებით მცირე ნაწილი (7.8%) იკარგება ტრანსპირაციის გზით (მთელი წლის $E = 17\%$). სხვა სიტყვებით, ამ და, შესაძლოა, ტენიანი მაღალმთიანეთის ბევრ სხვა ადგილებში, ფიტოცენოზიდან წყლის კარგვა უმთავრესად ხდება სითხის სახით – ნიადაგის ზედაპირიდან გაღარეცხვით, ან ჩაწრებით და არა ორთქლის ნაკადების სახით. ეს არის ეკოსისტემის მდგრადობის მნიშვნელოვანი მახასიათებელი, რადგან ის ხაზს უსვამს მცენარეთა მექანიკური თვისებების მნიშვნელობას, კერძოდ, ფეხთა სისტემის სისშირეს, რაც ღიდ როლს თამაშობს მთის ფერდობების ეროზიისგან დაცვის საქმეში. წლიური ნალექების 70% (4-ჯერ უფრო ღიდი ნაწილი) ტოვებს ზომიერი ზონის დაბალი სიმაღლეების ადგილებს ორთქლის სახით, რომლის თითქმის 2/3 მცენარეში გათვლილი.

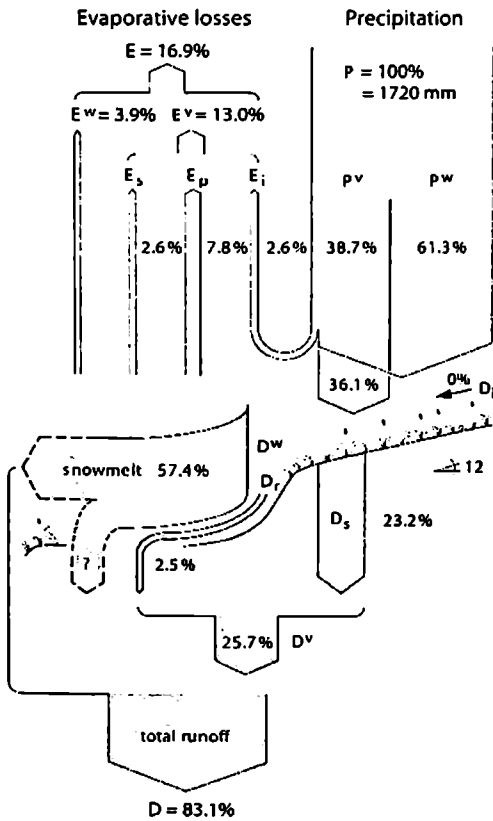
ორთქლის დაკარგვა მაღალმთის მცენარეთა მიერ

Andes 4200 m (Northwest Argentina)



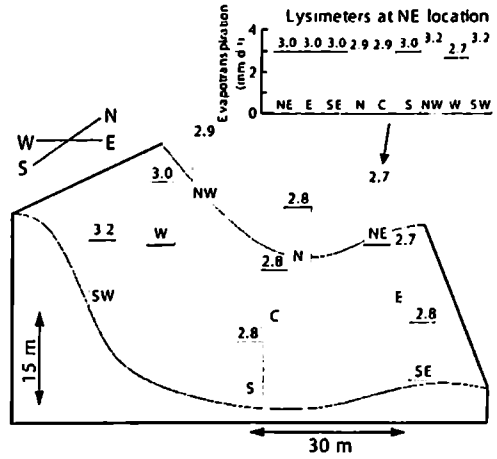
სურ. 9.5 მაღალი ანდების ნახევარდღიანობის მცენარეთა ღლიური ტრანსპირაციის სეზონური ცვალებადობა (4200 მ; სურია ღელ აქელარი; ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინა). წყლის ნაკადები განისაზღვრებოდა ნაკეთებიდან აორთქლების დანაკარგებით, გამოთვლილი ფოთლის ტრანსპირაციის და LAI-ს საფუძველზე (Geyger, 1985).

მაკრად დამოკიდებულია მცენარეულობის ტიპზე (Pizek, Cartellieri, 1941). მზიანი დღეების ლიზიმეტრული მონაცემები ალბებში (ერთნაირ სიმაღლეებზე და ექსპოზიციასზე) აჩვენებს, რომ დანაკარგი მერყეობს 2.1 მმ დღე⁻¹-დან მშრალ ლიქენებში 8.2 მმ დღე⁻¹-მდე ხავსის ხალიჩაში თოვლისპირა თანასაზოგადოებაში (Körner, 1977). ნოტიო მდელივზე მარცვლოვნებში ეს მაჩვენებელი მერყეობს 3.3-დან 5.1 მმ დღე⁻¹-მდე. მომიშვლებული, მაგრამ ტენიანი ნიადაგი საშუალოდ აორთქლებს 4.1 მმ დღე⁻¹. მასსადავებ, მას შეუძლია ააორთქლოს მეტი, ვიდრე მცენარეებით დაფარულმა ნიადაგმა. ეს არის ფენომენი, რომელიც არაერთხელ აღინიშნა სხვადასხვა ადგილას. იზარდის (Isard, 1986) მონაცემები კლდოვანი მთებისთვის თავსდება იმავე საზღვრებში – 3 მმ დღე⁻¹ ტუნდრის ტენიან ბუჩქნარში და 5.5 მმ დღე⁻¹ ნოტიო მდელივზე. კორდიან მდელივზე მან შეამჩნია განსხვავებები სამხრეთ და ჩრდილოეთ ფერდობების შორის, მაგრამ არა დასავლეთისა და აღმოსავლეთის ექსპოზიციებზე. სხვაობები აღინიშნებოდა როგორც ნიადაგში, ასევე მცენარეულ საფარში. ამიტომ შეუძლებელი აღმოჩნდა ექსპოზიციისა და მცენარეული საფარის ეფექტების განცალკევება. სურ. 9.7-ზე



ზურ. 9.6 მაღალმთის მდელზე წლიური ნალექების დაყოფა სხვადასხვა სახის აორთქლებისა და ნიადაგში ჩაწვრტვის ფრაქციებად (2300 მ; ვერობის ალბები; იხ. მაგალითი მე-2 ფურად ჩანართზე წიგნის ბოლოს). V – ნაკადები ვეგეტაციის პერიოდში; W – ნაკადები წელიწადის დანარჩენ პერიოდში (Körner et al., 1989c).

ნაჩვენებია სიტუაცია, როდესაც მხოლოდ ფერდობის ექსპოზიცია ახდენს გავლენას მილიანად სამხრეთზე ორიენტირებულ ლანდშაფტზე ძალიან ერთგვაროვანი მცენარეულობითა და ნიადაგით (ჩრდილოეთის ფერდობის გამოკლებით), რომელიც შესწავლილ იქნა მობილური ლიზიმეტრებით. ამ შემთხვევაში ევაპოტრანსპირაცია არ განსხვავდებოდა ფერდობთა შორის (უფრო



ზურ. 9.7 მაღალმთის მდელზე ევაპოტრანსპირაციის ცვალებადობა ექსპოზიციის გარდინების მიხედვით (2430 მ; ვერობის ალბები; 1978-1979 წწ). *in situ* ლიზიმეტრის მონაცემები შეადგენს 20 მზიანი დღისთვის საშუალო მნიშვნელობებს (Körner et al., 1989c).

შეიძინოდა განსხვავება აღმოსავლეთ და დასავლეთ ფერდობთა შორის). არსებითად, სხვაობა არ აღინიშნებოდა მაშინაც, როდესაც ყველა ლიზიმეტრს ათავსებდნენ ერთ ადგილზე. ეს მონაცემები ეთხვევა იზარდის (Isard, 1986) დაკვირვებებს და მითითებს დღის ევაპოტრანსპირაციაზე, ფერდობის ექსპოზიციის მცირე შუახეზონურ გავლენაზე იქამდე, სანამ უკიდურესი ჩრდილოეთის ექსპოზიციის ფერდობი გამოირცხულია და მცენარეულობა არ არის ძალიან განსხვავებული. წყლის ბალანსის დამოკიდებულებას მცენარეულ ტიპზე აღნიშნავენ აგრეთვე, სხვა მკვლევარებიც (Mark, Holdsworth, 1979), რომლებიც აკვირდებოდნენ წყლის მაქსიმალურ ჩამოდინებას ბუნებრივი ზედასაფარი თოვლიანი კორდიანი მდელიდან ახალ ზელანდიაში (ნალექების 55-68% ზედაპირული გადაარტყვის ან/და ღრმა ჩაწვრტვის წყალს შეადგენდა). თოვლიანი კორდის დამახასიათებელ თვისებას წარმოადგენს მისი გრძელი თხელი ფოთლების უნარი შეაკავოს ნისლი, რომელსაც თავისი წელიწადი შეუქვს ნალექების მაღალ "სეზონურ მოსავალში". ნაჩვენებია, რომ მაღალმთის ბუნებრივი მცენარეულობა, შედარებით ინტროდუცირებულ საძოვრის მცენარეულობასთან, დადებითად მოქმედებს წყლის ჩაწვრტვასა და ნიადაგის წყლის ბალანსზე (Mark et al.,

1980). მსგავსი დაკვირვება უფრო ადრე ჩატარდა ავსტრალიის მთებში (Costin, 1966). თუმცა, მიწის ტრადიციულმა გამოყენებამ კარგად შენახულ ალპურ საძოვრებზე შეიძლება აგრეთვე, შემპირის ევავტრანსპირაცია, როგორც ეს ნაჩვენებია იყო ცენტრალურ კავკასიონზე ცხვრის საძოვარზე და მსხვილფეხა საქონლის საძოვარზე ავსტრიის ალპებში. ორივე საძოვარი შედარებულია მეზობელ მითითებულ საძოვრებთან (Nakhutrishvili, Körner, 1982; Körner et al., 1989c).

გეიგერი (Geiger, 1985) გამოკვლევა გარდა მაღალმთის მცენარეულობისათვის ზომიერი ზონის ფარგლებს გარეთ გამოსადევი ექსპერიმენტული მონაცემი არ ჩანს, თუმცა ამ დღევითის რამდენადმე შეესება შესაძლებელია სხვა ტიპის გამოკვლევებით. ამასთანავე, ციფრობრივი ტოპოგრაფიული მონაცემები ენერჯის ბალანსის მრავლთან ურთიერთკავშირში წარმატებით შეიძლება იყოს გამოყენებული მაღალმთის პირობებში ტენიანობის განაწილების წინასწარ განსაზღვრისათვის (Bloschl et al., 1991). ნიადაგის მაღალი ტენიანობისას (ჩვეული სიტუაცია მაღალმთაში; იხ. ქვემოთ) ევავტრანსპირაცია, როგორც ნაჩვენებია იყო ზემოთ, წრფივ კორელაციაშია ნეტო-რადიაციასთან (Isard, Belding, 1989). შუის ენერჯის დიდი ნაწილი გარდაიქმნება ფარულ (ორთქლის წარმოშობ) სითბოდ, რაც ტენიან ზომიერ ზონაში მაღალმთის შეკრული მცენარეულობისათვის განაპირობებს ბოუენის შეფარდების (ხილული სითბო/ლატენტური სითბო) დაბალ მნიშვნელობებს, ჩვეულებრივ, 0.5-ზე ნაკლები და იშვიათად 1-ზე მეტი (Cernusca, 1977; Cernusca, Seeber, 1981; Tappeiner, Cernusca, 1996). მარცვლოვან მდგომარეობაზე ჩატარებულ გამოკვლევაში აღინიშნებოდა ბოუენის შეფარდების ზრდა, ფოთლის ფართის ინდექსის (LAI) დაქვეითება 7-დან 2-მდე და სითბური კონვექციის გაძლიერება (Cernusca, Seeber, 1981).

სუბტროპიკებში და ტროპიკების ნაწილში, როგორც ეს აღნიშნულია მე-3 თავში, სიმაღლის მატებასთან ერთად ნალექების რაოდენობა განუწყვეტლივ არ იზრდება, არამედ ზოგან მათი რაოდენობა ისე მკვეთრად ეცემა (კონდენსაციური ზონის ზემოთ), რომ ყალბდება ნახვერადღებობები, როგორც, მაგალითად, ცენტრალური აზიის ზოგიერი ნაწილში და ზამხრეთ ანდებში (მაგალითები იხ. წინა და მომდევნო თავებში).

ნიადაგის ტენიანობა მაღალ სიმაღლეებზე

შეფარდება – აორთქლება/ნალექი – სიმაღლისეული შემცირება, რაც აუზგობებს მცენარის წყლით მომა-

რგებას, მკაცრად დამოკიდებულია ნიადაგის სტრუქტურაზე, სავეგეტაციო პერიოდში ნალექების ფაქტობრივ განაწილებასა და მცენარეულ საფარზე. სურ. 9.1-ზე მოცემულ განტოლებაში მნიშვნელობა ΔR აღნიშნავს ნიადაგის უნარს შეაკავოს ტენი, მის ტენტეადობას, რაც დამოკიდებულია ფესვის სისტემის გაერკვლების სიღრმესა და თავისებურებებზე. იქ, სადაც კლიმატი სეზონურია, ნიადაგში სავეგეტაციო სეზონის, ჩვეულებრივ, ტენით გაჯერებულნი ხვდებიან და თუ როდის დაიცუბა ტენის მარაგი, დამოკიდებულია მათ საწყის ზომებზე, სეზონურ შეცვლასა და სეზონის ხანგრძლივობაზე.

მრავალი ავტორი ხაზს უსვამს იმ ფაქტს, რომ თოვლის საფრის განაწილება და ხანგრძლივობა დიდ გავლენას ახდენს ნიადაგის ტენიანობაზე სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში (იხ. თავი 5). თუმცა, ეს გარკვეულწილად შემთხვევითია და არ შეიმჩნევა პირდაპირი მიზეზობრივი ურთიერთკავშირი. რელიეფით განპირობებული ტენის აკუმულაცია ზაფხულში ხშირად აღინიშნება იმ ადგილებში, სადაც ზამთარში თოვლი დიდი რაოდენობით იყო დაგროვილი. ეს ადგილები განსაკუთრებულია ნიადაგური პირობებისა და მიკროკლიმატის თვალსაზრისით და აქ რამდენიმე სეზონის განმავლობაში აღინიშნება საკმაოდ სპეციფიკური მცენარეულობა. არაერთხელ იყო ნაჩვენები, რომ თოვლგროვა განაპირობებს ღარიბი ნიადაგის ჩამოყალიბებას ქვიშის დიდი ფრაქციით, რომელსაც წყლის შეკავების დაბალი უნარი აქვს. აქ მაღალი ტენიანობა სავეგეტაციო პერიოდის მხოლოდ დასაწყისშია (Isard, 1986; სურ. 9.8). ნიუვინგერის (Neuwing, 1980) დაკვირვებით, ქარისგან დაუცველ ფერდობზე სავეგეტაციო სეზონის განმავლობაში ნიადაგის გამოშრობა მოსდევს. მაშასადამე, ეს არის ტოპოგრაფიული კომპლექსი, რომელიც აკონტროლებს ნიადაგის პირობებს და თოვლგროვა ამ კომპლექსის ნაწილია და არა ნიადაგის ტენიანობის ხარისხის განმსაზღვრელი ერთადერთი მიზეზი. რაც უფრო ხანგრძლივია სავეგეტაციო პერიოდი, მით უფრო ნაკლებია თოვლგროვის გავლენის მნიშვნელობა და უფრო დიდ მნიშვნელობას რელიეფური წარმოშობის სხვა ფაქტორები იძენენ, რომლებიც ამიტომაც დომინირებენ ტროპიკებში.

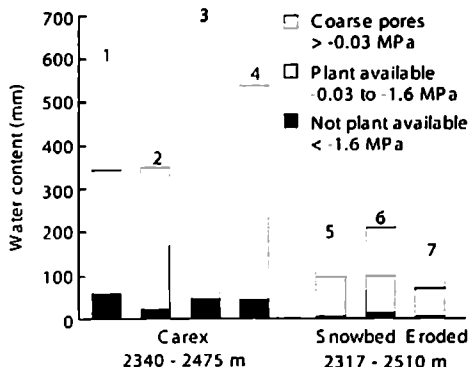
როგორია ნიადაგის ტენიანობის არსი? ნიადაგის ორსანტიმეტრიანი შემალღება პერიოდულად შეიძლება გამოშრეს დღეამიწის ყველაზე ტენიან მთებშიც კი. არარაგანული ნივთიერებებით მდიდარი ნიადაგის ზედაპირადი 1 მ-ის სიღრმეზე ის შეიძლება არ იყოს გამოშრალი ნახვერადარიდული მთის კლიმატის პირობებშიც კი. მაღალმთაში ნიადაგის ტენიანობა, ჩვეულებრივ, ფასდება 15 სმ-ის სიღრმეზე – ბიოლოგიური აქტივობის თვალსაზრისით ყველაზე აქტიურ ზონაში.

თუმცა, მაღალმთის მცენარეებს თითქმის ყოველთვის აქვთ უფრო გრძელი ფესვების მცირე წნოლი, რომლებიც აღწევენ 1 მ სიღრმეს. ეს ფესვები უზრუნველყოფენ წყლის გარკვეულ მარაგს მამონტა კი, როდესაც ნიადაგი გამოშრალა. აქედან გამომდინარე, მისაწვდომი წყლის მონაკლებები ნიადაგის 15 სმ სიღრმის პროფილისათვის გამოსადევია ნიადაგის ზედა ფენის ფესვებისა და მიკრობული აქტივობისათვის. მაგრამ სრულიად ვერ ხსნის მცენარის წყლის სტატუსს. ეს არის მნიშვნელოვანი მომენტი, რომელიც გასათვალისწინებელია შემდეგი აბზაცების გაცნობამდე.

EP შეფარდების სიმაღლისეულ შემცირებასთან დაკავშირებული ნიადაგის ტენიანობა, დაბალ სიმაღლეებთან შედარებით, უფრო მაღალია დიდ სიმაღლეებზე რამდენად ღრმაა მაღალმთის ნიადაგები და ტენის რა რაოდენობით მომარაგება შეუძლიათ მათ? როგორც აღინშნული იყო მე-9 თავში, მთის ნიადაგები ხასიათდება ნედლი ნეშომპალის სიუხვით (ვერტიკალური კვეთის ზედა ნაწილში) და ქანის ნამტვრევებით – ქვედა ნაწილში. პირველი, ჩვეულებრივ, ზრდის ნიადაგის ტენიანობა მარაგებას, მეორე კი ამცირებს მას. ნეშომპალით მდიდარი ნიადაგის შრეების ფორმების მოცულობა შეიძლება 70%-ზე მეტს შეადგენდეს (Franz, 1979; Wolfsegger, Posch, 1980). მეორე მხრივ, ქანების მსხვილმა ნატეხებმა შეიძლება ღრმა შრეების 90% შეადგინოს. ტენის მომარაგების თვალსაზრისით ეს მოცულობა გამოუსადეგარია.

სურ. 9.8-ზე ნაჩვენებია ნიადაგის მაქსიმალური საერთო მისაწვდომი და ფიზიოლოგიურად მიუწვდომელი წყლის შემცველობა ნიადაგის ვერტიკალური პროფილის გასწვრივ ალბეში მარცვლოვან საძოვარზე. პროფილის დაახლოებით 50-60% შეიძლება შეივსოს თოვლის დნობის შემდეგ გრავიტაციის მიმართ რეზისტენტული კაპილარული წყლით, ან გაუკრძდეს კოკისპირული კამბიარული წყლით, რაც ტიპური მაღალმთისთვის (Neuwingger, 1980; Isard, 1986). როგორც წესი, ზედა შრეებს ფორმების უფრო დიდი (55-65%), ხოლო ქვედა შრეებს კი უფრო მცირე (35-45%) მოცულობა აქვთ და ნიადაგის მაქსიმალური ტენიანობის დაახლოებით მხოლოდ ნახევარი (მაკროფორებში დრენაჟის შემდეგ) შეიძლება მოიხმაროს მცენარემ. დანარჩენი ტენი ძნელად მისაწვდომია. ქვიშარა ნიადაგებში მოსაძიარი წყლის ნაწილი უფრო დიდია, მაგრამ საერთო მარაგი ბევრად ნაკლებია ფორების დიდი ზომების და ამით განპირობებული უფრო ინტენსიური დრენაჟის გამო. კარგად დრენირებულ, დაუზიანებელ პროფილებთან შედარებით, პროფილები თოვლგარევის ქვედა ნადაგიდან, ან ნიადაგის ზედა გადარეცხილი შრიდან ბევრად მცირედ არის შეესებული (სურ. 9.8; პროფი-

Soil profiles between 2340 - 2510 m, Central Alps, Grossglockner area



- 1+2 alpine pseudogley, 3 m apart, well drained
- 3 as 1+2, steeper slope, solifluction front,
- Ø alpine brown earth
- 4 very steep, alpine brown earth
- 5 E-exposed plateau, pseudogley
- 6 pseudogley
- 7 as 4, top 40 cm eroded

სურ. 9.8 წყლის მარაგი მაღალმთის ნიადაგებში (პროფილის სიღრმე 30-140 სმ; ავსტრიის ცენტრალური ალპები; გროსგლოკნერის რეგიონი). ყოველი სვეტი აჩვენებს წყლის შემცველობას (დავსტრიაზი ნაწილი), როდესაც წყლის პოტენციალი -0.03 MPa და -1.6MPa-ს ტოლია; უკანასკნელი მაჩვენებელი, ჩვეულებრივ, გულისხმობს მცენარისათვის მიუწვდომელი ტენის არსებობას. ტენის შედარებით დიდი მარაგი აღინიშნება ალპური მდელოს ინტაქტურ, კარგად დრენირებულ პროფილებში 2340 მ და 2475 მ შორის (სურათის მარცხენა ნაწილი), ხოლო მცირე მარაგი – თოვლგარევის შემდეგ დარჩენილ და აგრეთვე ეროზირებული ნიადაგების პროფილებში 2417 მ და 2510 მ შორის. ამ რეგიონში ტენის ზედა საზღვარი ზღვის დონიდან 2050 მ-ზეა (Wolfsegger, Posch, 1980).

ლები: 5, 6, 7). თოვლის დნობის შემდეგ ადვილად მისაწვდომი ტენის საერთო რაოდენობა (ნიადაგის წყლის პოტენციალი > -0.03 MPa) მერყეობს 180-სა და 340 მმ-ს შორის მარცვლოვან საძოვარებზე და 65-სა და 100 მმ-ს შორის – დარღვეული ზედაპირის მქონე ან დიდ სიმაღლეებზე თოვლისპირა ნიადაგებში.

საველე მონაცემებზე დაყრდნობით ზომიერი ზონის მაღალმთის ნიადაგის ტენიანობის შემცირებას შეიძლება

შემდეგი თეორიული მოსაზრებებით მიუდევთ: (1) დაეუშვათ, რომ სეზონის ხანგრძლივობა 100 დღეა, სეზონური $E = 230$ მმ (2.3 მმ დღე⁻¹) და გამოითვლება აუცილებელი დამატებითი P, ან (2) გამოითვალეთ ტენის მისაწვდომობის მაქსიმალური ხანგრძლივობა ხანგრძლივი მზიანი ამინდის პირობებში, როდესაც დღის E მუდმივად 4 მმ-ს უდრის. საერთო ტენიანობის შემცირებაზე ნიადაგის სიღრმის, ფორების მოცულობისა და ქანების ნაშხერების სხვადასხვა კომბინაციების გავლენა საშუალო (1) და მზიანი (2) ამინდის პირობებში ნაჩვენებია ცხრ. 9.1-ში.

ამ ცხრილიდან ჩანს, რომ 1 მ სიღრმის პროფილი (რომელშიც არ არის ქანის ნაშხერები და რომელიც ხასიათდება ნიადაგის საშუალო ფიზიკური თვისებებით) მაღალბოის 100 დღიანი სტანდარტული სავეეტაციო სეზონის განმავლობაში (2.3 მმ დღე⁻¹) მცენარის ტურგორის დაკარგვის პრევენციისათვის არ უნდა საჭიროებდეს დამატებით ნალექებს წვიმის სახით. ფაქტობრივად, სეზონის ბოლოსთვის უნდა რჩებოდეს თავისუფალი ტენის 20 მმ. ტენის მარაგი უნდა უზრუნველყოფდეს ევაპორანსპირაციის შენარჩუნებას მზიანი ამინდის ორი უწვიმო თვის განმავლობაში (4 მმ დღე⁻¹). ამ პარამეტრების დამაკმაყოფილებელი მისი ნიადაგები შეიძლება შეგვხვდეს 1-ლ და მე-3 პროფილებში (სურ. 9.8), მაგრამ იშვიათად. ამ პროფილზე უფრო ღრმა, 80%-მდე მსხვილი ნაწილების შემცველმა ქვედა შრის პოტენციურად მისაწვდომმა ტენმა შეიძლება დააკმაყოფილოს 22 საშუალო, ან 13 მზიანი დღის მოთხოვნილება. ამის საწინააღმდეგოდ, საკმაოდ ზედაპირულ, მხოლოდ 25 სმ სიღრმის მქონე,

მაგრამ ნემოზმალის დიდი რაოდენობისა და ქანის ნაკლები ნამტვრევების შემცველ პროფილს (ბევრი ადგილისათვის საკმაოდ დამახასიათებელი სიტუაცია) შეუძლია უზრუნველყოს 41 საშუალო, ან 24 მზიანი დღე. მცენარეთა გამოშრობის პრევენციისათვის კლდეზე ორგანული ნივთიერებებით მდიდარი ნიადაგის თხელი ფენა საჭიროებს ნალექს ყოველ მესამე (30 მმ სიღრმის) ან ყოველ მეოთხეტე (100 მმ სიღრმის) დღეს.

ეს განსხვავებული მცენარები გვეხმარება მაღალბოის ზონის ნალექების გარკვეული რეჟიმის ადგილებისათვის ფიზიოლოგიურად ეფექტური ტენის მარაგის გაანგარიშებაში. ზოგად მაგალითად მოიყვანთ შემდეგს: სავეეტაციო პერიოდის განმავლობაში ტენის მარაგის კრიტიკული დაცლის პრევენციისათვის საჭიროა 150 მმ-ზე მეტი ნალექი. ცხადია, ასეთი შეფარდებები მოითხოვს დამატებითი დანაკარგების დათვლას თავსხმა წვიმების დროს (DI), გაანგარიშებულ უნდა იქნეს E_i დანაკარგებიც და ნალექების განაწილებაც დროში, თუმცა, მე-3 (1 მ სიღრმის პროფილი 80%-მდე მსხვილი სუბსტრატით) და მე-4 (25 სმ სიღრმის პროფილი ნემოზმალის მაღალი შემცველობით და ქანების ნაკლები ჩანართებით) სცენარები, რომლებიც საკმაოდ გავრცელებულ სიტუაციებს წარმოადგენენ, ნათლად აჩვენებენ, რომ სავეეტაციო სეზონის განმავლობაში ყოველთვიურად 50-60 მმ-ის ოდენობის ნალექები გამოირიცხავს ტენის დეფიციტის შესაძლებლობის მაღალბოის კლიმატის პირობებში. ვინაიდან ზომიერ ზონაში ნალექების პიკი, ჩვეულებრივ, ზაფხულზე მოდის და ბევრ ადგილზე ისინი ამ რაოდენობას რეალურად აჭარ-

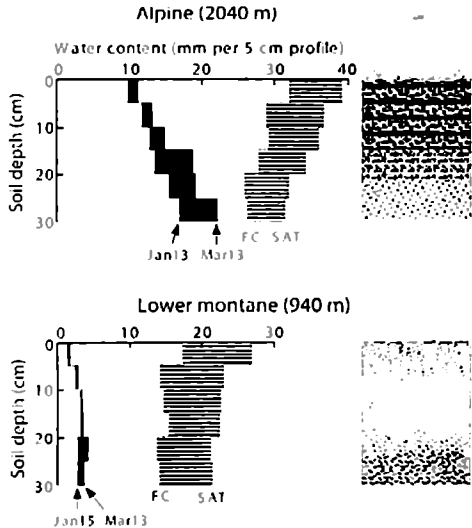
ცხრილი 9.1 ჰუმუსის, ქანის ნამტვრევებისა და ნიადაგის პროფილის სიღრმის მნიშვნელობა მაღალბოის მცენარეთა ზრდის სეზონის განმავლობაში ნიადაგის დეჰიდრატაციის განვითარების ალბათობის თვალსაზრისით

№	ნიადაგის სიღრმე (მმ)	ქანის ნამტვრევები (%)	ნიადაგის ფორები (%)	AW (%)	R	2,3/d (d)	+P (mm)	4/d (d)
1	1000	0	50	50	250	109	0	63
2	1000	80	50	50	50	22	180	13
3	500	30	50	50	88	38	142	22
4	250	10	60	70	95	41	162	24
5	100	0	70	60	42	18	188	11
6	30	0	70	60	13	5	217	3

AW – სავეეტაციო სეზონის დასაწყისში (თოვლის დნობის შემდეგ) ნიადაგში წყლის მაქსიმალური შემცველობის ადგილად-მისაწვდომი წყლის ფრაქცია; R – თოვლის დნობის შედეგად მიღებული მისაწვდომი ტენის საერთო მარაგი; 2,3/d ან 4/d – ნიადაგის ისეთი ტენიანობის შენარჩუნების მაქსიმალური ხანგრძლივობა, რომელიც დამატებითი ნალექის გარეშე უზრუნველყოფს დღის ევაპორანსპირაციას 2,3 მმ ინტენსივობით (საშუალო დღიური მანქნელები მოიცავს ველსაძიარ ამინდს) ან 4 მმ ინტენსივობით (მოიცავს მხოლოდ მზიან დღეებს); +P – დამატებითი ნალექები, რომლებიც უზრუნველყოფს 230 მმ აორთქლებას სავეეტაციო სეზონის ყოველი 100 დღის განმავლობაში.

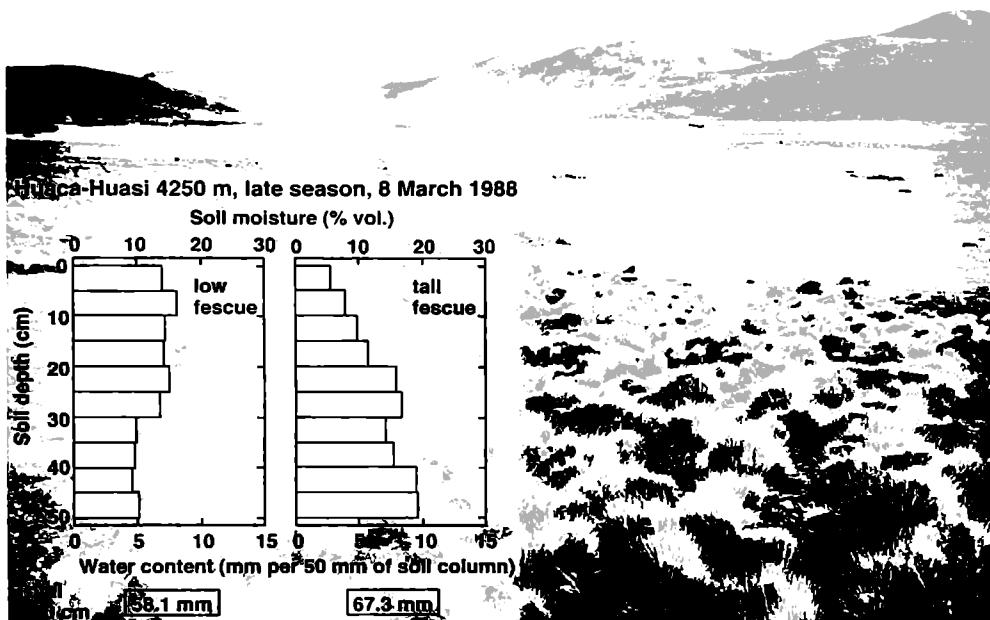
ბებს კიდევ, და ამასთანავე, "ნიადაგის წყალსაცავებს" შეუძლიათ დაარეგულირონ ტენის მარაგის დროებითი დარღვევები. მცენარეზე გვაქვს პირდაპირი მოქმედების მანსები მცირეა და ეს, ძირითადად, შევანდება ძალიან შეზღუდული ფენისა მოცულობის მქონე ნიადაგებში. ეს არ გამოირიცხავს ზედაპირული შრეების პერიოდულ გამოშრობას, რაც შეიძლება ნებისმიერ დროს მოხდეს. უნდა აღინიშნოს, რომ ზემოთმოყვანილ სტენარებში მიხედვლობაში არ მიიღება მცენარის უნარი აქტიურად შეამციროს ტრანსპირაცია აორთქლების მაღალი მოთხოვნილების ან ნიადაგში ტენის ხანგრძლივი ნაკლებობის პერიოდებში (იხ. ქვემოთ), რაც ახანგრძლივებს ნიადაგში ტენის შენარჩუნებას. ნიადაგის მისაწვდომი ტენის მონაცემები (სურ. 9.8) შეესატყვისება ამ პროგნოზს. ევროპაში 1976 წლის ზაფხულის გვაქვს განმავლობაში (ასეთი გვაქვს თავს დაატყვება ხოლმე ევროპას საუკუნეში ერთხელ) ნიადაგის ტენიანობა არც ერთხელ არ დაეცა -0.3 MPa -ზე დაბლა B-პორიზონტში (დაახლოებით 15 სმ) და -3 MPa -ზე დაბლა A-პორიზონტში ქარისგან დაუცველ სამხრეთ-დასავლეთი ექსპოზიციის ფერდობზე (*Loiscuria procumbens*-ის დომინირებით) ქ. ინსბრუკთან ახლოს მთა პატშერკოფელის მიდამოებში (H. Guggenberger, cit. Larcher, 1977 მიხედვით; Körner et al., 1980). სურ. 9.8-ზე ჩანს, რომ ცენტრალური ალპებისათვის აქ აღწერილი სიტუაცია აღინიშნა ავსტრალიის ალპური ზონის 36°S განელებზე, სადაც საცვებეცხვით სეზონი უფრო ხანგრძლივია. ტენის საშუალო მარაგი იდენტურია ზაფხულის განმავლობაში და იქ, სადაც ნიადაგი დაფარულია მცენარეულობით, მისი გამოლევის რისკი სრულიად მინიმალურია. ძალიან დასტურებული ნიადაგები აღინიშნება აფრო-ალპურ ნატივოცხლო ზონაში (Beck, 1981).

მაღალი ანდეზის სუბტროპიკული რეგიონი ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინაში, პერუსა და ბოლივიაში ცნობილია თავისი არიდული და მქნხური მცენარეული საფარი. თუმცა, ვიზუალური შთაბეჭდილება შეიძლება საკმაოდ მაცდუნებელი იყოს, როდესაც განიხილება ამ მცენარეების ტენით მომარაგება, რაც ამ გარემო პირობებში მათ არსებობას უზრუნველყოფს (სურ. 9.10 და 9.11). სურ. 9.10-ზე მოცემულია ტენიანობის ორი პროფილი, ნიმუშად აღებული სამხრეთ ნახევარსფეროს ზაფხულის ბოლოს 4250 მ სიმაღლეზე არგენტინაში, სადაც წლიური ნალექები (დაახლოებით 3000 მმ) "შეზღუდულია" ექვსთიანი ზაფხულით. დაწყებული რამდენიმე სანტიმეტრიანი ხრემის შრეში პროფილის ქვემოთ ამ ნახევარდღედაბნის პლატოს ღრმა პროფილები ამუჯანებენ საოცრად მუდმივ ტენიანობას, მცენარეები კი განაგრძობენ თავიანთი ფესვებს მაქსიმალურად ღრმად ($> 1 \text{ მ}$). მშრალ ზედაპირულ შრეს (უოთლო.



ცხრილი 9.9 სურ. 9.9 ნიადაგის ტენიანობის ზაფხულის საშუალო მნიშვნელობები (ნაქცხვას ისრებით) (მთა კოკიუეშოს მიდამოებზე; თელვანი მთები; სასარტო-დოს-სალედი ესტრადია). დაბალ სიმაღლეზე აღინიშნება ზაფხულის ხანგრძლივი გვაქვს. აქ გვხვდება გვაქვს პეტის ნათელი ტყეები. მალამობის საექსპერტურ ნაკვეთი ქანდაკა პუქქების სატყველში (მთა პერიშის მიდამოებში) მქნხვად გავრცელებული ზემოქანებისგან მცირე დამარტობა FC - მდელის ტყეებში; SAT - წყალმარცხვლა გავრცელების (ლასოპტორიული მონაცემები). დაგრამებ ჩანს, რომ ტენის როდენობა გაცილებით მეტია დიდ სიმაღლეზე და მისი მარაგის გამოლევის რეალური სფრთხე აქ არ არსებობს (Körner, Cochran, 1985).

მშრალ და ცივ ზამთართან ერთად შეუძლია შეზღუდოს მცენარეების არსებობა. მაგრამ ეს მცენარეები ისეთ შთაბეჭდილებას ახდენენ, თითქოს მათ წყალთან საკმაოდ თავისუფლად მიღვდობის საშუალება გააჩნდეთ. იგივე თითქმის კუნძულ ტენიანობაზე ტენის მისი მდამობზე, სადაც მშრალი ეულკანური ფერფლით დაფარული ქანების 20-30 სმ-იანი შრის ქვემოთ ტენიანი ხრემი შეიძლება შევხვდეს სამხრეთ ფერდობზე კი (საკუთარი დაკვირვება). იგივეს აღინიშნავენ ჩაპინი და ბლისი (Chapin, Bliss, 1988) პიროკლასტური ნიადაგებისათვის მთა ელენის მიდამოებში. იმ დროს, როცა ზაფხულში ნიადაგის ზედა შრეები გამოშრება, ნიადაგის წყლის პოტენციალი ზედაპირიდან 20 სმ-ის სიღრმეზე არასიღეს ეცმა -0.1 MPa -ზე ქვემოთ და მთელი სეზონ-

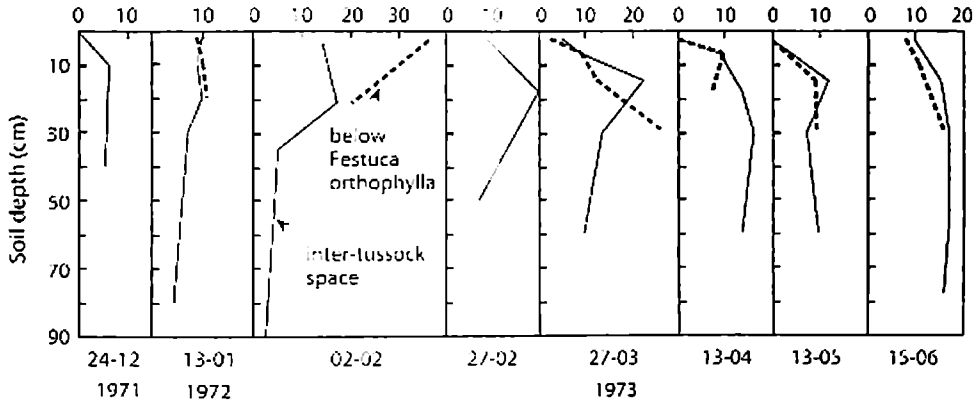


სურ. 9.10 ნიადაგის ტენის ორი 50 სმ-იანი პროფილის მონაცემები. აღებული საცდელ-საქვით სეზონის ბოლოს (8 მარტი, 1988 წ.) 1250 მ-ზე კუმბერს კალჩაქუსში (ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინა; დაახლოებით 26°S). ფოტოზე ჩანს მიდამოს ფრავმენტი დაბალი (იხ. აგრეთვე სურ. 16.14) და მაღალი ბალახოვანი საფარი. I.AI < 0.5-ზე. ნიადაგი ქვიშიანია დღის ევაპოტრანსპირაცია არ აღემატება 1 მმ-ს, რადგან ამ ქვიშიანი ნიადაგის სიღრმე 1 მ-ზე მეტია. როგორც ჩანს, მისაწვდომი ტენის მარაგი აკარებს ორი თვის მთხოვნელობას. აღინიშნება ტენის სხვადასხვა პროფილი დაბალი და მაღალი ბალახოვანი საფარის ქვეშ (Kömer, Halley, გამოუქვეყნებელი მონაცემები).

ნის განმავლობაში მცენარეები არ განიცდიან წყლის ნაკლებობას. სურ. 9.10 და 9.11 წარმოადგენენ იმ მნიშვნელოვანი გარემოების ილუსტრაციას, რომელიც, შესაძლებელია, მართებულია მრავალი სიტუაციისათვის და პირობითად შეფასებულია როგორც "უკიდურესად მშრალი"; მესხერი მცენარეულობით დაფარული ნიადაგის მშრალი ზედაპირები ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით ადგილობრივი მცენარეებისთვის არ არის აუცილებლად "უკიდურესად მშრალი". გეიჯერმა (Geiger, 1985) შეაჯამა წლიური ტრანსპირაცია ჩაკტილი მცენარეულობის მცირე ნაკვეთების ნიადაგის ფართის ერთეულზე ანდემში 4200 მ და 4800 მ სიმაღლეებზე და მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ მიღებული მნიშვნელობები ნალექების საშუალო წლიურ მაჩვენებლებს

(400-600 მმ წელი⁻¹) დაახლოებით 300 მმ-ით აჭარბებს (იხ. აგრეთვე Rüttsatz, 1977). მაგრამ, როდესაც დაინაგარიშეს საერთო ტრანსპირაციის დანაკარგები მცენარეულობით დაფარული ნიადაგის ფაქტობრივად არსებული ფართობისათვის, აღმოჩნდა, რომ ისინი შემცირდა 130-220 მმ წელი⁻¹-ით. საკმაო რაოდენობა დარჩა გაიშვლებული (მცენარეულობით დაუფარავი) ნიადაგებიდან აორთქლებისა და ნიადაგის ღრმა ინფილტრაციისათვის. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, მცენარეული საფარი ისეთია, რომ ტენის საკმაო რაოდენობა რჩება ნიადაგში და მცენარეები მას ტუმბავენ გაცილებით უფრო დიდი ფართობებიდან, ვიდრე მათ აქვთ დაკავებული ნიადაგის ზედაპირზე. მცენარეთა განვრცობა (იგულისხმება მცენარეთა მიერ დაკავებული სივრცე)

Soil water content (% vol.)



სურ. 9.11 ნიადაგის ტენიანობის სეზონური ცვლადობა მაღალი ანდეზის ნახევრადუდაბნოში (სიერა დელ აქილარი; ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინა, დაახლოებით 23°S). უწყვეტი ხაზი - *Festuca orthophylla*-ს კორფებს შორის მასალი; წვეტილი ხაზი - ტენიანობა კორფების ქვეშ. აღსანიშნავია, რომ ნიადაგის ტენიანობა იცვრის და იწიხს შორის არასოდეს ეცეს 10%-ზე (ივლისისებვა ჰოცულობითი %) ქვემოთ (ნიადაგის წყლის პოტენციალი > -0.1 MPa) ამ ქვიშაზ ნიადაგებში მცენარისათვის მიუწვდომელი ტენი მხოლოდ 3%-ზე ნაკლებია (წყლის პოტენციალი < -1.5 MPa).

წარმოადგენს მცენარის წყლის რეჟიმის მაკონტროლირებელ ძალიან მნიშვნელოვან მანქანებულს, თუმცა დაბალი სიმაღლეებისათვის მცენარეთა სიმჭიდროვის მექანიზმი აქამდე გაურკვეველია და ასეთი მშრალი მთიანეთისათვის საკითხის გადაწყვეტაზე ჯერ საკმაოდ რთვა. მცენარეთა სიმჭიდროვით წყლის დანაკარგების კონტროლი ხე-მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვარზე ხეების მიერ დაკავებული ფართობის გაზრდის ანალოგიური ფენომენია, რაც ფესვების ტემპერატურის რამდენადმე მომატებაში ელინდება (იხ. თავი 7), მაგრამ ამ ტიპის გავრცელების მექანიზმი აგრეთვე, გაურკვეველია. ეს გვაბრუნებს უკან - პირველ თავში განხილულ თემასთან: ეჭვგარეშვა, რომ მცენარეულობას ანდეზის მაღალმთიან ზონაში (იხ. Rüttsatz, 1977) საკმაოდ განსხვავებული ჰაბიტუსი ექნებოდა აქ რომ წყლის სიუხვე ყოფილიყო, მაგრამ ეს სხვა საკითხია. მცენარეები, რომლებიც აქ არსებულ ბუნებრივ მცენარეულ საფარს შეადგენენ, ფიზიოლოგიური იძულების (შეზღუდვის) მდგომარეობაში არიან (წყლის რეჟიმის კონტროლის იერარქია იხ. შემდეგ თავში). ამასთანავე, პოლარულ "უდაბნოებში" აკლიმატიზებულ მცენარეებში წყლის სტრუქტურა დაბალია და, ნალექების უმნიშვნელო რაოდენობის მიუხედავად, ნიადაგები წყლით ეფექტურად

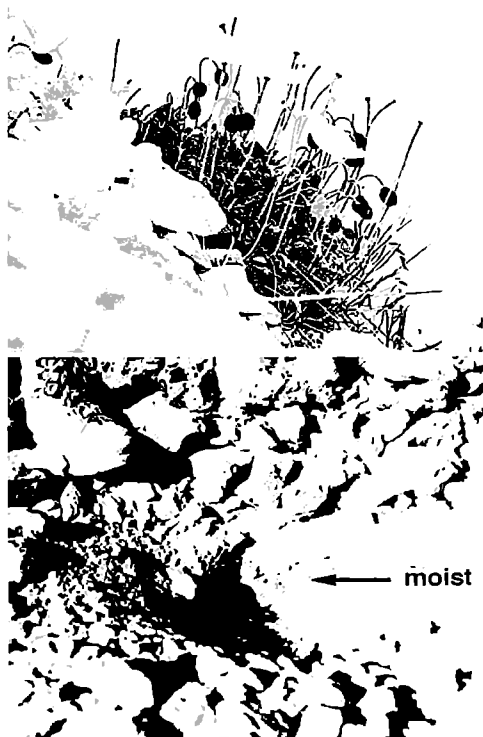
გაჯერებული რჩება (Gold, Bliss, 1995).

დელამიწაზე ერთ-ერთი ყველაზე უფრო მშრალი მთიანი რეგიონია ჰამირი ცენტრალურ აზიაში. აქ, 3800-4800 მ სიმაღლეზე შესაძლებელია შევხვდეთ ალპურ ნახევრადუდაბნოს, მშრალ მდელოებს, ჯუჯა ბუჩქნარებსა და ბალიშა მცენარეებს (*Eurotia, Artemisia, Potentilla, Astragalus, Kobresia*). ეს ის გვარებია, რომლებიც აქ მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ (Sveshnikova, 1973; Izmailova, 1977; Agakhanyantz, Lopatin, 1978). ყველა სტანდარტით უმნიშვნელო ნალექები (300 მმ წელიწადში), უთოვლო ზამთარი, ნიადაგების უკიდურესად გამოშრალი ზედაპირი და 10%-ზე დაბალი ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა აიძულებს მცენარეებს ჰამირზე გაუბლენ ძალიან დაბალ ტენიანობას და იმავდროულად, ზამთარში გადაიტანონ -48°C. სემინიკოვას მიერ წყლის რეჟიმის ხანგრძლივი, ძლიერ დეტალური შესწავლის წყალობით ჩვენ ვიცით, რომ ამ გარემო პირობებში გავრცელებულ მცენარეებში გვაღვივით გამოწვეული სტრესი რეალურად ძლიერი არ არის. მიუხედავად იმისა, რომ ნიადაგის ფაქტობრივი ტენიანობა დრმა შრეებში უცნობია, მონაცემები მიუთითებს იმაზე, რომ არსებული ტენი საკმარისია ამ პირობებში ცხოველებისათვის (ეკონომიური ხარჯვისას).

სავეგეტაციო სეზონის განმავლობაში გაზომილი ფოთლების წყლის დეფიციტი დაბალია. ოსმოსური პოტენციალი კი მაღალი (> -2 MPa სეზონის პიკზე) და როგორც დღიური, ასევე სეზონური ცვლილებები მსგავსია იმისა, რაც მითითებულია არქტიკული ან ზომიერი ზონის დაბლობის მცენარეებისათვის. ფოთლების ტრანსპირაცია პიკს აღწევს 12:00 და 16:00 საათებს შორის შესაძნელებ დაქვეითების გარეშე. ინტენსივობა მცირდება მხოლოდ შემოდგომაზე. ეს დაკვირვებები კიდევ ერთხელ ხაზს უსვამს იმას, რომ მცენარეთა სელექცია და ადაპტირებული თანასაზოგადოებების საპასუხო რეაქციები ტენის შესაძლო ნაკლებობაზე ზორციელდება ღარიბი მცენარეული საფარის (LAI) და შეფარდების ფოთოლი ფესვი დაბალი მნიშვნელობის მეშვეობით. ნიადაგის ტენის ამ განხილვის საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ქსოვილთა ფუნქციონირების ფიზიოლოგიური შეზღუდვას არ უნდა ქონდეს ადგილი (ის თაყი 1).

დასკვნაზე, რომ ტენის ნაკლებობა არ უნდა იყოს მაღალმთის მცენარეთა არსებობისათვის მნიშვნელოვანი პირდაპირი ფიზიოლოგიური შეზღუდვის მიზეზი, კოლორადოში თავისი საბუშაოების საფუძველზე მივიღეთ კიდევ კალტური (Walter, 1931). ზომიერი ზონაში ნიადაგის ფესვების შექცეული პროფილები, რომლებიც შეიცავენ (300 მმ-მდე) წვრილი სუბსტრატის ფრაქციებს (ადვილად მისაწვდომი კაპილარული წყლის ტევადობა 80 მმ-ა) საკმაოდ კრიტიკულად გამოიყურება. მომდევნო უფრო ღრმა შრე საკვიროებს მსხვილ ან ქვიშიან სუბსტრატს, მაგრამ თუ ნიადაგის ტემპერატურა საკმაოდ დაბალია, ტენი ასეთ სიღრმეზე ფესვებისათვის შეიძლება მოწვედომელი იყოს, როგორც ამას მიიჩნევენ ბეკი და თანამშრომლები (Beck et al., 1981) კენისა (კენის მთის მთაბოები) და პერესი (Perez, 1987) ენესუელის უტყეო ზენისათვის. კონტინენტურ სუბტროპიკულ მთიანეთში სეზონიარული კლიმატით, ან, თუ ნიადაგები თხელი, ან ძალიან ცივია, ტენის პერიოდული ნაკლებობა მაღალმთის მცენარეთა არსებობის თანმდევი ფაქტორი ხდება. თუმცა, როგორც ზევით აღვნიშნეთ, მაღალ სიმაღლეებზე არიდულობის ეიზოლური შთაბეჭდილება, ან მხოლოდ კლიმატური მანქანებლები (მაგ., Leuschner, Schulte, 1991) არ შეიძლება მიუყვებოდ იქნეს ფიზიოლოგიურად ეფექტური ტენის ნაკლებობის უტყეარ მანქანებლად ამ არეალში გავრცელებულ მცენარეთა სახეობებისათვის. ნიადაგის ღრმა შრეების ზონდირებითა და მიწისზედა სტრუქტურების შემკვირებით (დაბალი LAI) მცენარეებს შეუძლიათ ეფექტურად თავიდან აიცილონ ტენის ნაკლებობა იმ ადგილებშიც კი, რომლებიც ასე არიდულად გამოიყურებიან.

ნიადაგი, დაფარული კლდოვანი ნაშხარეებით,



სურ. 9.12 მაღალმთაში ნიადაგის სიძირად დეფიციტის დროში, ხრეშით, კენით, ვულკანური და სხვა უტყეო მასალით, რომლებიც, როგორც წესი, ტენიანია, მაგრამ მქანიკურად ზღუდავენ მცენარეებს. ზეშოთი: *Papaver rhoeaticum* დოლომიტურ ღორღზე (სამხრეთი ალპები); ქვეშოთი: ვულკანური მასალა (მთა ტელი, კენს ტენტირევე-ესანეთი; მსგავსი ნაკვეთი ნაწვენება სურ. 6.2-ზე) ტენიანი სუბსტრატით 20 სმ სიღრმეზე.

ხრეშით, ნაშალით, ვულკანური ფერფლით ან მსხვილი ქვიშით ხელს უწყობს მაღალმთის მცენარეთა ფესვთა ზონაში ტენის შენარჩუნებას (Schroter, 1926; Pisek et al., 1935; იხ. აგრეთვე, Perez, 1987; ნახ. 9.12). მაშინ, როდესაც ნიადაგის იგივე საფარი იზაფდროულად ზღუდავენ შეკრული მცენარეული საფარის განვითარებას, რომელიც აქტიურად ააორთქლებდა წყალს. როგორც განხილული იყო ზევით, ნიადაგის ზედაპირის გამოშრობა

არაპირდაპირ მოქმედებს მიკრობულ ფლორასა და საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვაზე. ეს ფენომენი ფუნქციურად განსხვავდება გვაჯის პირდაპირი სტრესისგან, რითაც ხშირად აიხსნება ძალღალის რეგიონებში (პერიოდული გვაჯეებით) მცენარეთა მქნხერი ზრდა და განვითარება. ასეთ პირბედებში მცენარეულები კარგვნილად შეიძლება არ იყოს გამოსატული წყლის სტრესის ნიშნები - ტურგორის დაცვა, მაგრამ ზედაპირული გვაჯა მოქმედებს მათზე საკვები ნივთიერებების მიღების შეზღუდვის გზით. ზრდის შეუფერებამ შეიძლება რეალურად განაპირობოს ტენის დრმა წყაროების ნაკლებად დაცვა. ცხადია, რომ გვაჯის სტრესის პირდაპირ და არაპირდაპირ ზეგავლედებს შორის არსებობს ურთიერთკავშირი (იხ. აგრეთვე, ქვემოთ).

მცენარის წყლის რეჟიმი - პრინციპების მოკლე მიმოხილვა

იქამდე, სანამ განვიხილავთ მაღალმთის მცენარეების წყლის რეჟიმს, უნდა გავერკვიოთ ოთხ ძირითად საკითხში, რომლებიც უკავშირდება: (1) მცენარის სასიცოცხლო სტრატეგიას; (2) წყლის დიფიციტისადმი მცენარის საპასუხო რეაქციის ტიპს; (3) გამოყენებულ მეთოდებს და (4) განსხვავებებს ნიადაგის დაბალი ტენიანობის პირდაპირ და არაპირდაპირ მოქმედებას შორის.

მცენარის სასიცოცხლო სტრატეგია და წყლის რეჟიმი

ტრივიალური, მაგრამ მნიშვნელოვანი მომენტი იწყება იმით, რომ მოცემულ გარემოში გადარჩენისა და დამკვიდრებისათვის მცენარეები იძულებულნი არიან ზრდისა და გამრავლების და არა გაზოთა ცვლისა და წყლის მოხმარების ოპტიმიზაციაზე იზრუნონ. ამ ლოგიკურ პოზიციიდან CO₂-ის ასიმილაციის ოპტიმიზაცია ფოთლის დონეზე ტრანსპირაციული დანაკარგების საპირისპიროდ აქტუალური თემაა, რომელიც არასწორადაა გაბატონებული შესაბამის ლიტერატურაში. ეს თემა არის ერთი მრავალთა შორის და არა ერთი აუცილებელი და პრიორიტეტული თემა. ზრდის კონტროლი მოიცავს მრავალ სხვადასხვა დანახარჯს, სარგებელსა და რისკს და ეკვლავურს უქმედებარებს "სასიცოცხლო გეგმას", რომელიც თანმიმდევრობით "ეკახება" მორფოლოგიურ (არქიტექტურულ), განვითარებასთან დაკავშირებულ (დროებით) და მუტუალის-

ტურ ანუ ურთიერთკავშირების კომპონენტებს. მაგალითად, ევკალიპტის ფოტოსინთეზული კონტროლი და ევკალიპტური ზრდის შეჩერება ხშირად დაკავშირებულია ტენიანობის მიმართ მოთხოვნის დატყობიანობასთან.

წყლის რეჟიმის მცენარეული კონტროლი

მეორე მნიშვნელოვანი საკითხი არის ის, რომ ბაგევი - მცენარის წყლის რეჟიმზე გამართული ყველა დისკუსიის მიქცება - წყლის დანაკარგების ერთ-ერთი გამოსაზღვრელ ფაქტორია და ისინი ახსნავენ მოკლევადიან, ხესტად დაგრეგულირებულ ენერჯიას, რომელმაც, თუ გრძელვადიანი მართვის ბერეკტები კარგად მისადაგებულია, უნდა უზრუნველყოს მცირე დამატებითი დაბაბულობა, მიმართული მცენარის გაზოთა ცვლისაკენ. ბაგის დიფუზიური გამტარებლობის შეზღუდვა განაპირობებს ფოთლოვანი ფოტოსინთეზური მექანიზმის ძირითადი ძიზნის - "მოგების" შემცირებას. ადაპტაციური ტანდენციები ტენის ნაკლებობის მიმართ უფრო სასარგებლო უნდა იყოს შედარებით მცირე ფოტოსინთეზური შესაძლებლობების მქონე (მაგ., ფოთლის შედარებით მცირე ფართობი), მაგრამ "შთელი ძალით" მომუშავე მცენარეებისათვის, ვიდრე ფოტოსინთეზური შემსახლებლობების მქონე სახეობებისათვის, რომლებიც იძულებულნი არიან დროებით "შეაჩერონ წარმოება". მეორე მხრივ, უაზრობაა შეიქმნას ფოთლის ისეთი დიფუზიონობა, რომელიც გადააჭარბებს მოთხოვნის ცO₂-ზე. სწორედ ეს არის მიზეზი იმისა, თუ რატომ ცდილობენ მცენარეები დაარეგულირონ ბაგევის გამტარებლობა ისე, რომ ყოველმა შედარებამა გაზრდამ იკეთოდ იმოქმედოს CO₂-ის შთანთქმვაზე, მაგრამ "დაიცავს" წყლის არაპროპორციული დანაკარგებისგან (Cowan, Farquhar, 1977). წყლის რეჟიმის გრძელვადიანი კონტროლი სინამდვილეში უფრო კომპლექსურია და მოიცავს შრდალი ნივთიერების ინვესტირებისა და ფუნოლოგიურ სამარჯვებს.

როგორც გრძელვადიანი. ასევე მოკლევადიანი კონტროლის იფარქია შედეგია: (1) ბაგის საპასუხო რეაქციები აორთქლების მოთხოვნისაზე; (2) ბაგის საპასუხო რეაქციები ეფესურ სივანალზე, რომელსაც მოაქვს ინფორმაცია "ფესვი-ნიადაგი" ზონაში (რიზოსფერო) ტენის მისაწვდომობის პერიოდული (დღის განმავლობაში) დატყობიანების შესახებ; (3) ბაგისა და წყლის პოტენციალის კრიტიკულ დონეზე დაბლა დაცემა განპირობებული ფოთლის ტურგორის უარყოფითი უკუკავშირი; (4) მთლიან მცენარესთან მიმართებაში

ფოთლების ფართობის შემცირება და/ან ფესვთა პროდუქტულობის გადიდება; (5) ნიადაგის ფართის ერთეულზე მცენარეთა ფართის შემცირება (LAI); (6) გვალვასთან ნაკლებშეგუებული სახეობების შენაცვლება მეტად ადაპტირებულებით. ბუნებრივია, კონტროლის მნიშვნელობა მატულობს პირველიდან მეექვსისკენ. თუ მე-4 და მე-6 პუნქტები ზუსტად ესადაგება სიტუაციას, საკვლეოა, რომ პირველი სამი პუნქტი ჩაერთოს პროცესში.

მას შემდეგ, რაც შესაძლებელი გახდა ფოთლის წყლის პოტენციალის გაზომვა, შეხედულება მის ფუნქციონალურ მნიშვნელობაზე შეიცვალა. წყლის დაბალი პოტენციალი შეიძლება შედეგი იყოს არა მხოლოდ არასკარისი შეწროვის (ნიადაგის დაბალი ტენიანობა; ცივი ნიადაგი), ან შეჩვებული ტრანსპირაციის (ვაკინული ღერო; ქსილემის კაიციტაცია – ფორების წარმოქმნა), არამედ ინტენსიური ნაკადისა და ნიადაგის მაღალი ტენიანობის კომბინაციისა, რაც გარკვეული პირობებით ნიადაგის მუდმივ არსებობას განაპირობებს. კრიტიკული დონის ზევით (მაგ., ტურგორის დაქვეა) მხოლოდ წყლის პოტენციალით ვერ აიხსნება ეს მოვლენა. შემცირება ერთმანეთს შეიძლება დაკავშირებული იყოს როგორც ინტენსიური ნაკადისა და ნიადაგის მაღალი ტენიანობის, ასევე ნაკადის თითქმის არარსებობისა და გვალვის სერიოზული სტრესის კომბინაციებთან. წყლის პოტენციალის უარყოფით უკუკავშირს ბავებთან, ჩვეულებრივ, გადაჭარბებულ მნიშვნელობას ანიჭებენ. თუ ტურგორი თითქმის დაკარგულია, ფოთლის დაბალი წყლის პოტენციალის გავლენა ბავებზე მცირეა – ისინი დამოკიდებულნი ზედიან უფრო მეტად ნაკადზე, ვიდრე პირიქით.

მეთოდოლოგია

ზემოაღნიშნულიდან ნათელია, რომ წყლის რეჟიმის სრულად აღწერისათვის აუცილებელია ოთხი პარამეტრი: (1) ნაკადის ინტენსივობა (ტრანსპირაცია, ან ფოთლის გამტარობა); (2) მარაგის ოდენობა (ნიადაგის ტენიანობა ღრმა პორიზონტების ჩათვლით); (3) ატმოსფერული მთხოვნობების სიდიდე (ორთქლის წნეის დეფიციტი); (4) მცენარის წყლის სტატუსი (წყლის პოტენციალი, ან წყლის ფარდობითი შემცველობა). შერჩეული ლიტერატურა მოხაზვებში ნაკრების სისრულით მაკლავებს მცენარეულ ამ თვალსაზრისით განხილვის არცთუ იხე დიდ ვასკანს ვეპლეს. აქედან გამომდინარე, შემდეგი განხილვებიც გარდაუვლად დაეყრდნობა მრავალრიცხოვან მონაცემებს, რომლებიც შეიცავენ ერთს ან ორ ზემოთ აღნიშნულ

პარამეტრთან და ამიტომ, სწორად დასკვნითი ინტერპრეტაცია გასწავლებულია.

მცენარეზე ნიადაგის ტენიანობის პირდაპირი და არაპირდაპირი გავლენა

როგორც აღნიშნული იყო ნიადაგის ტენის განხილვისას, აუცილებელია ერთმანეთისგან განვასხვავოთ ორი სახის გვალვის სტრესი. ჩვეულებრივ, ტენის დეფიციტს უკავშირებენ ნიადაგის ზედაპირული შრის გაუწყლოებას, როდესაც მცენარეებს უძნელდებათ ტურგორის მიღწევა და ეს არის "გვალვის სტრესი". მაგრამ უფრო სწორად და გაცილებით მნიშვნელოვნად ნიადაგის ზედა შრის გაუწყლოება მოქმედებს მცენარეებისათვის საკვებ ნივთიერებათა მისაწვდომობაზე, ვიდრე მათ ტურგორზე (რასაც, ჩვეულებრივ, უზრუნველყოფენ მცირე სიღრმის ტენიანობები). ყველაზე მნიშვნელოვანი, რაც შეიძლება ტენის სტრესად ჩათვალით (განსაკუთრებით მაკლავის მცენარეებისათვის), ეს არის გვალვით გამოწვეული საკვები ნივთიერებების შეთვისების შეზღუდვა.

გარდა ამისა, მცენარეში ტენის ნაკლებობა შეიძლება განვითარდეს მაშინაც, როდესაც ნიადაგში ის ჯერ კიდევ არის, მაგრამ ძალიან დაბალი ტემპერატურის გამო ფესვებისთვის მიუწვდომელი, ან ძნელად მისაწვდომი ხდება (Tranquillini, 1982; Larcher, 2003; იხ. მე-7 თავი). მაშასადამე, ისევე, როგორც საკვებ ნივთიერებათა შემთხვევაში, ერთმანეთისგან აუცილებლად უნდა განვასხვავოთ ნიადაგში არსებული და მცენარეისათვის მისაწვდომი ტენი. სველი, მაგრამ ცივი ნიადაგი შეიძლება იყოს "ფიზიოლოგიურად მშრალი", როგორც ამას ჯერ კიდევ შიმპერი (Schimper, 1898) მიუთითებდა.

მაკლავის მცენარეთა წყლის რეჟიმი

ლიტერატურა ამ მიმართებით საკმაოდ მნიშვნელოვანია და ძირითადად, მოიცავს წყლის დანაკარგების ფოთლისეული კონტროლისა და ფესვების წყლის სტატუსის შესახებ არსებულ ცოდნას (ადრეული შეფასები იხ. Tranquillini, 1963; Courtin, Mayo, 1975; Körner, Mayr, 1981). ამ ნაწილში პირველად ასწილი იქნება მაკლავის მცენარეების წყლის რეჟიმის სტატუსი და დინამიკური ელემენტები, შემდეგ გადავალთ ექსტრემალური გვალვის მიმართ მცენარეთა წინააღმდეგობაზე და დავამთავრებთ ამ საქმის ისეთი "სპეცია-

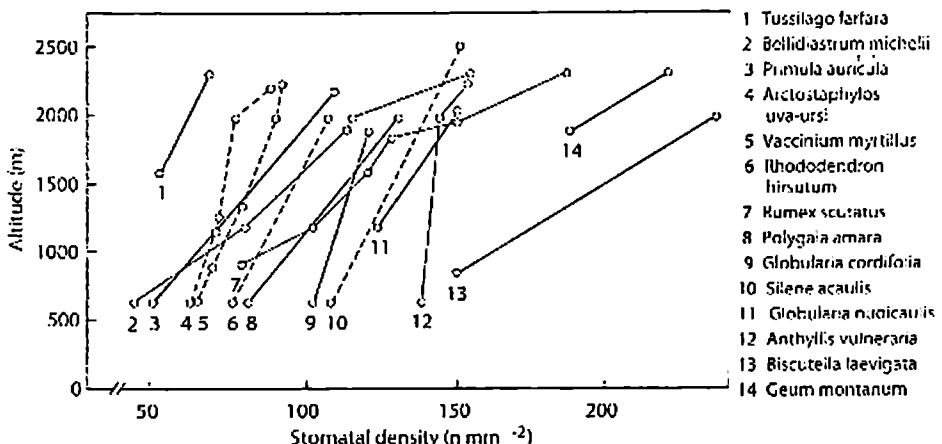
ლისტები". როგორცაა სუკულენტები, ბალიშ-მცენარეები და გოგანტურა როსეტული მცენარეები.

წყლის კარგვბ ფოთლფზიდან - სტბ-ტიკური ნიზბან-თივისკვბ

დიდ სიმაღლეებზე დაბალტბინიანი მცენარეული საფრის შესქნელ სახეობათა ჯგუფების ფოთლის ეპიდრმისი ამჟღაენებს ორთქლის დიფუზიური გამტარებლობის უფრო მაღალ მქსიმუმს და ბაგეების უფრო დიდ სიმაღლრეებს, ვიდრე შესადაარებელი მცენარეები დაბალი სიმაღლეებიდან (Körner, Mayr, 1981; Körner et al., 1989a; ნახ. 9.13 და 9.16). პიზიეკა და კარტელიერი-ის (Pisek, Cartellieri, 1934) და ბერგერის და ლანდერფელდმა (Berger, Landefeldt, 1936; სურ. 9.19) აღნიშნეს ტრანსპირაციის შედარებით მაღალი ინტენსივობა მალაღობის ბერ მცენარეში. ცენტრალურ ჰიმალაებში დიდ სიმაღლეზე გავრცელებულ ოთხიდან სამ მცენარეში, დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ მცენარეებთან შედარებით, აღინიშნება ფოთლის უფრო მაღალი გამტარობა (Rowal, Purohit, 1991). ტენის მარაგის განსაკუთრებული გრადიენტების მქონე მალაღობიანი რე-

ვირებიდან (აღმები, ახალი ვიენა, ახალი ზელანდია, სამხრეთ-დასავლეთი ავსტრალია) ადვლენაკვალ მცენარეებში ჩატარებულმა შედარებობმა ანაღობის ამ ტენდენციების კავშირი ლოკალურ ტენიანობასთან არ გამოავლინა (Körner et al., 1983, 1986, 1989a; Körner, Cochrane, 1985). თუმცა, მსიღოდ ერთ შესისვეკვამ ადგილგადასაკვლების შედეგად მზის რადიაციის მქცნორი სიმაღლისეული ადვლდან ახალ გვარეში გასიყვლინდა ბაგეების სიხმარისა და ფოთლის მქსიმალური დიფუზიური გამტარობის სიმაღლისეული შესტირება, რაც გვაუიქრებინებს, რომ ამ სიმაღლისეულ ტენდენციებზე ქსუხისმგებელია უფრო სიმაღლე-ვიდრე ტენიანობა ან CO₂-ის პარციალური წნევა.

სიმაღლის მატებასთან დაკავშირებული ზრდის ტენდენცია დამახასიათებელია ამ მხლედ ბაგეთა სიხმარისა და ფოთლის დიფუზიური გამტარობისათვის. სიმაღლის ზრდასთან ერთად ბაგეთა სიმაღლრეეე ფოთლის ქვედა მხრიდან ინაცვლებს მის ზედა მხრისკვ. ეს ხდება ახალ გვარეშიც კი, სადაც ბაგეთა სიმაღლრეეე სიმაღლის ზრდის კვლობაზე მცირდება. მაგალითად, *Ranunculus sarwageticus*-ს შთა ელექუმის მქცნრვალზე (4420 მ) აქვს 64 ადაქსური და 9 აბაქსური ბაგე I მმ²-ზე, მსგავსად *Potentilla*-ს ფოთლებისა 4800



სურ. 9.13 ვერობის ალაებში მაღლობთან მცენარეებსა (უნქვეტი მამი) და ქონდარა ბუნქებში (წვევტილი მას; აქვე ჩაივლილა ერთი ლალიშ მცენარეე) ბაგეების სიმაღლრეეის კვლებობა ზღვის დონიდან სიმაღლესთან კავშირში. ყოველი მრუდი შესაბამება სხვადასხვა სიმაღლეზე შესწავლილ ერთსა და იმავე სახეობას. სიმაღლის ფაქტორით განპირობებული ეპიდრმისის უფრეების ზომის კვლიება არ არის დაკავშირებული სახეობრივ კუთვნილებასთან. მსგავსი ტენდენცია აღინიშნება ბაგის ინდექსშიც. ასეთვე შედეგებია კარვლინდა სხვა მაღლობთან რევიონებშიც. ალაებში შესწავლილი 17 სახეობიდან გამოჩაქსისა მხლედ ერთი (Körner et al., 1989a)

მ-ის სიმაღლეზე მთა ანაპურნას მიდამოებში (კი-მაღალები) და *Cerastium kasbek*-ისა 3750 მ-ზე ცენტრალურ კავკასიონზე (Kürner et al., 1989a). ზოგიერთი სახეობა, რომელსაც დაბალ სიმაღლეებზე ბაგეტივ განლაგებულია ფოთლის ქვედა მხარეზე, დიდ სიმაღლეზე ბაგეტივს ივითარებს ფოთლის ზედა მხარეზეც. მცენარეები, რომელთა ფოთლები მიწას ეკრის, ან ქვნიან კომპაქტურ ბალიშებს. შეიძლება ეპისტომატურებიც იყვნენ, ანუ ჰქონდეთ ფოთლის ზედა მხარეზე განლაგებული ბაგეტივი, როგორც, მაგალითად, *Primula minima*-ს ალპებში და *Scavifraga exarata*-ს ცენტრალურ კავკასიონზე (Kürner et al., 1989a). ეს ტენდენციები ძალიან დეტალურად უკვე აღწერილი იყო ზომიერი ზონის მაღალმთიანეთისათვის და ტროპიკული მთებისთვის (Wagner, 1892; Schwartz-Clements, 1905; Lohr, 1919; Espinosa, 1933; Spinner, 1936). ამ უკანასკნელი ავტორის მიხედვით, ანდებში მხოლოდ აქასური ბაგეტივის მქონე ფოთლებიანი მცენარეების სიხშირე იკვება 75%-დან დაბალ სიმაღლეებზე 23% - დიდ სიმაღლეებზე, სადაც ასეთი სახეობები ფლორის 23-29%-ის შეადგენენ. ფოთლის ანატომიის ამ ტენდენციებმა სპინერი (Spinner, 1936) მიიყვანეს დასკვნამდე, რომ მაღალი ანდების ფლორა გამოიყურება როგორც მუზოფიტის ქსეროზოზულ გარემოცვაში. უნდა აღინიშნოს, რომ ექსტრემალურ სიმაღლეებზე სიმაღლის მატებასთან დაკავშირებული ბაგეტივის სიმჭიდროვის გაზრდა შეიძლება საპირისპიროდ შეიცვალოს.

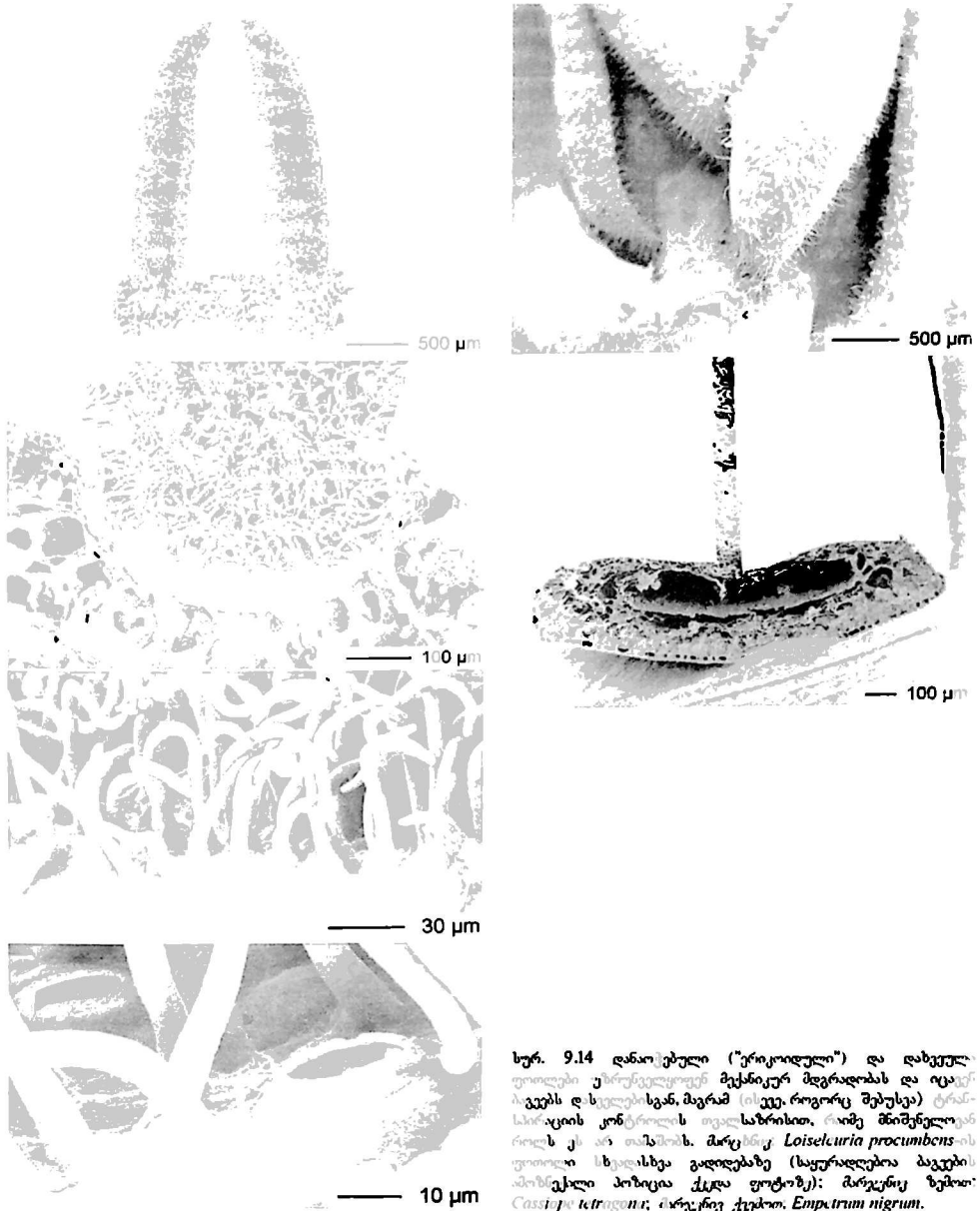
დიდ სიმაღლეებზე მცენარეთა ოჯახების გარკვეული რაოდენობა წარმოდგენილია დღღარული ფოთლების მქონე მცენარეებით (მაგ., ოჯახები: *Ericaceae*, *Asteraceae*, *Peaceae*). ასეთ მცენარეებში ბაგეტივ განლაგებულია ნაოჭის გარეთა მხარეზე (მაგ., *Tetramolopium macrum* და *Drapetes ericoides* ახალ გვინეაში, ან *Calluna vulgaris* ალპებში) და ისინი ხშირად ამოშვებულია ეპიდერმისის ზედაპირიდან (მაგ., *Loiseleuria procumbens*, *Festuca*-ს ზოგიერთი სახეობა; სხვა მაგალითები ანდების მაღალმთის ბუნქარისათვის იხ. Spinner, 1936; Kürner et al., 1989a). გარდა ამ სახეობებისა, ფოთლის ღარები, ნაოჭები, "ბორცვები" და სხვა ამგვარი ნიშნები მაღალმთის სისტემატიკურ ვჯვრეებში მანიცდამაინც ფართოდ გავრცელებული არ არის, მაგრამ ასეთი ფოთლების მქონე სახეობები დიდ სიძრავეს აღწევენ. შესაძლებელია, ეს სტრუქტურები იცაოს ოკლუზიისგან ქვედა ეპიდერმისს უფრო მეტად ტენის სიჭარბით (ზედაპირის დატენიანება). კიდრე ტრანსპირაციის გაძლიერებით (იხ. ქვემოთ).

ხშირად ამტკიცებენ, რომ ფოთლის ხშირი შეხუსვა ძირითადად, დიდი სიმაღლეებისათვის არის "შოგონილი" და, რომ ის მცენარეში წყლის ეკონომიის სტრატეგიას

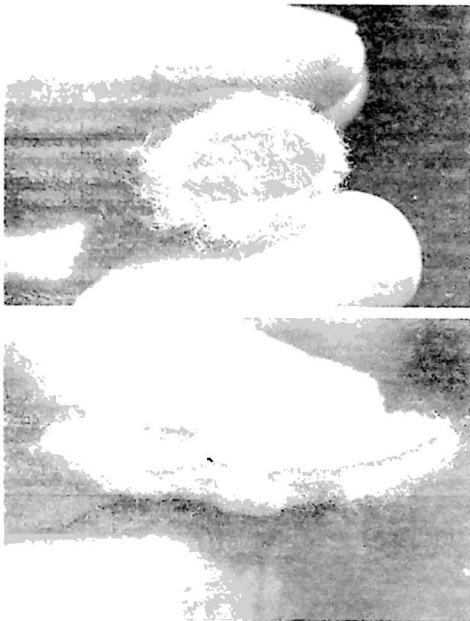
უკავშირდება. ეს მოსაზრება დიდ სიმაღლეებზე ინტენსიურად შეტუსვული ფოთლების მქონე სახეობების არსებობამ წარმოშვა (მაგ., ელელეისი და *Leontopodium*-ის სხვა სახეობები ევრაზიაში და მსგავსი *Asteraceae*-ს წარმომადგენლები იაპონიაში და ახალ ზელანდიაში; *Anaphalis*-ის სახეობები სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიის მთიანეთში; *Saussurea*-ს ცნობილი შეტუსვული მცენარეები კიმაღლებში; *Lupinus*-ის, *Culcitium*-ის და *Espeletia*-ს სახეობები ანდებში და *Senecio*-ს გიგანტური როზეტები აფრიკაში). მაგრამ მაღალმთის ფლორის რაოდენობრივი შესწავლა აჩვენებს, რომ სინამდვილეში ინტენსიური შეტუსვა საკმაოდ იშვიათია. როგორც დაბალ, ისე მაღალ სიმაღლეებზე მართალია, აღინიშნება სიმაღლის მატებასთან ერთად შეტუსვილი ფოთლიანი მცენარეთა რამდენადმე მატება (Halloy, Mark, 1996), მაგრამ ასეთი სახეობების წილი იშვიათად თუ გადააჭარბებს სახეობათა საერთო რაოდენობის 30%-ს. მაღალმთის მცენარეთა უმეტესობა შეუტუსავია. სრულიად შეუტუსავი ფოთლების მქონე ბევრი სახეობა აღწევს ექსტრემალურ სიმაღლეებს (მაგ., *Ranunculus glacialis* ალპებში, სურ. 8.4 და *Ranunculus sericophyllus* ახალ ზელანდიაში, სურ. 15. 6).

ფოთლის შეტუსვა ზოგადად, მა მაღალმთის მცენარეებში კრძოდა, არ უნდა წარმოადგენდეს დიფუზიის კონტროლის საშუალებას. ფოთლის მოსაზრებე შრის წინააღმდეგობის ნებისმიერი გაზრდა ამცირებს ტრანსპირაციის ბაგისმიერი კონტროლის შეფარდებით ევქსტრობას. მიუღ მსოფლიოში მაღალმთის მცენარეების ანატომიური ნიშნები (განხილულია ზემოთ) მოწმობს იმას, რომ მცენარეები "შიისწრაფიან" ბაგის ისეთი მდგომარეობისაკენ, რომელიც მინიმალურ სინელებს შეუქმნის დიფუზიას. ზოგიერთი სახეობის ფოთლების ძლიერი შეტუსვა შეიძლება განვიხილოთ როგორც შრის რადიაციის განხვევის, გარემომცველი ტენიანობის სან-მოკლე ცვალებადობისადმი წინააღმდეგობის, ბალანსშიჭამული და პათოგენური ორგანიზმებისგან თავდავის, ან ზედაპირის დასველების თავიდან აცილების საშუალება (Larcher, 1975; Baruch, 1979; Kürner et al., 1983; Goldstein et al., 1989; Halloy, Mark, 1996). ნისლიან ამინდზე გიგანტურ ტროპიკულ როზეტებში ფოთლების შეტუსვა ღამის განმავლობაში ბაგეტივის ნიქტინასტორ დახურვასთან ერთად, ცხადია, იცავს ბაგეტივს დასველებისგან (და ამ გზით - ოკლუზიისგან); როდესაც წყლის თხელი აჰვი ფარავს შეტუსვილ ზედაპირს, ეპიდერმისის ზედაპირი მშრალი რჩება.

ერთად აღებული ფოთლების აღნიშნული სტატიკური ნიშნები მიუთითებენ საკმაოდ უარობელმო წყლის რეჟიმზე, რადგან მაღალმთის მცენარეთა ფოთლების ანატომიის ყველაზე უნივერსალური ტენდენცია ფოთ-



სურ. 9.14 დანაოცებული ("ერიკოიდული") და დაბეველი ფიოიდები უზრუნველყოფენ მექანიკურ მდგრადობას და იცავენ ბავებს დასელებიდან, მაგრამ ისევე, როგორც შეუსეა) ტრანსპირაციის კონტროლის თვალსაზრისით, რაიმე მნიშვნელოვან როლს ეს არ თამაშობს. მარცხნივ *Loiselcuria procumbens*-ის ფიოიდის სხვადასხვა გადიღებაზე (საყურადღებოა ბავების ამონხეცელი პოზიცია ქვედა ფოტოზე); მარჯვნივ ზემოთ: *Cassipa tetragon*; მარჯვნივ ქვემოთ: *Empetrum nigrum*.



სურ. 9.15 უნჩინადას და კვედარში ა600-4100 კმ. ვაე ელებული ვანტური როზეტული მცენარის (*Euphorbia p.*) ფოთლის ძკოე ვა რე უ ვის სქელი "ქქა" ზელს უწყის შის მადლი რადიციის ვამტურ არეველს და იცავს ფოთლის ვალ ზეფისაგან; ნილან პერიოდში იცავს ფოთლის ზედაპირს დასულებიდან; დამი საათებში, როზეტების დასერევისთან ერთად, ამკალურ ნაწილს იც ვს უნივისგან.

ლების ს სქის მატება (ფოთლისშიდა დიფუზიის გზის დვარძლები; იხ. მე-11). ბაგეების სიმჭიდროვისა და ფოთლის მაქსიმალური დიფუზიური გამტარუნარიანობის გაზრდა შეიძლება დაკავშირებული იყოს CO₂-ის დიფუზიისადმი დაბალი წინააღმდეგობის შენარჩუნებასთან. რადგან გაზის მოლეკულური დიფუზიურობა სიმაღლის მატებასთან ერთად იზრდება (საერთო ატმოსფერული წნევის დაქვეითებასთან ერთად; Gale, 1972), ფოთლის ინტენსიური ტრანსპირაციის შესაძლებლობა დიდ სიმაღლეზე იზრდება უფრო მეტად.

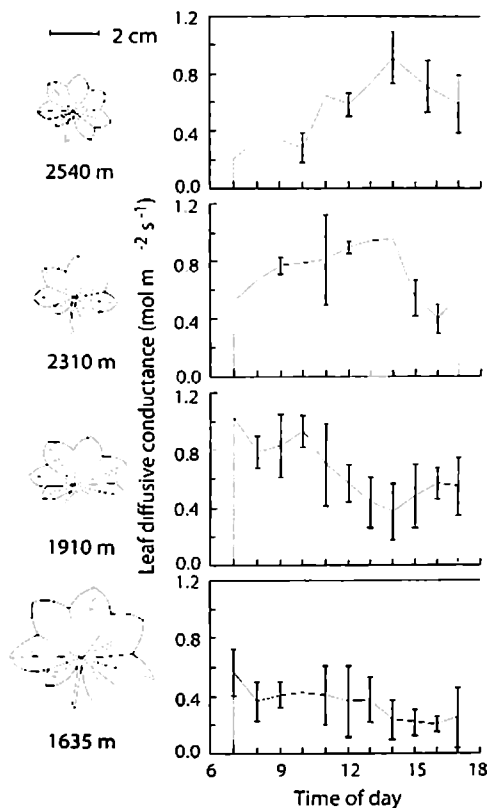
ბოლიანი მცენარის დონეზე წყლის რეკვიმთან დაკავშირებული მნიშვნელოვანი "სტატიკური" მაჩვენებლებია ფოთლის მასის კოეფიციენტი (ფოთლის მასის ფარდობა ბოლიანი მცენარის მასასთან), ან უფრო გამოსადევი

- წერილი ფესვების სიგრძისა (განფენილობა) და ფოთლის ფართის ფარდობა. ხანმოკლე პერიოდის განმავლობაში ორივე მაჩვენებელი მყარი და ნაკლებად ცვალებადია. ამასთანავე, მათ შეიძლება გამოხატონ გრძელკადიანი მარეგულირებელი სამარჯვეები. ფოთლის მასის ფარდობა მაღალმთის მცენარეებში არ განსხვავდება დაბალი სიმაღლეების მცენარეთა ანალოგიური მაჩვენებლისგან და ალპებში, წრდილოეთ სკანდინავიაში, წრდილო-დასავლეთ არგენტინასა და ეკვატორიული ანდეების ოანისაზოგადობებისათვის $20 \pm 2\%$ -ის უღრის (Körner, Renhardt, 1987; Körner, 1994; ნახ. 12.15) თუ ფოთლის სპეციფიკური ფართი (ფოთლის ფართი/ფოთლის მასა) სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება, ფოთლის საერთო ფართის ფარდობა ფოთლის საერთო მასასთან (ფოთლის ფართის ფარდობა) დიდ სიმაღლეზე უმნიშვნელოდ ქვეითდება. ამის საპირისპიროდ, წერილი ფესვების საერთო განფენილობა ფოთლის ფართის ერთეულზე თითქმის 5-ჯერ მეტია მაღალმთის მცენარეებში, შედარებით დაბლობის მცენარეებთან (Körner, Renhardt, 1987; სურ. 12.18). რე არ უნდა იყოს ამის მიზეზი, ეს მაჩვენებელია იმისა, რომ მაღალმთის მცენარეთა წერილი და აქტიური ფესვები უკეთ "იკლდევენ" სუბსტრატს. ეს შეიძლება წარმოადგენს გარკვეულ ადაპტაციას ნიადაგის დაბალი ტემპერატურის მიმართ, ან დიდ სიმაღლეებზე დაქვეითებული იკორიზაციის კომპენსაციას. შესაძლებელია, ეს ფესვების წელი კლავაწარმოების მარტივი ასახვაყა.

ბაბივის მოქმედება და ფოთლის წყლის პოტენსიალი მაღალმთის მცენარეებში

როგორც წესი, დიდ სიმაღლეზე ორთქლის დანაკარგის ბაგისმორი უშუალოდ მცირდება. ეს კლინდება არა მხოლოდ სტატიკურ ნიშნებში, როგორც ზევით იყო განხილული, არამედ ბაგის მოძრაობის დღეურ და სეზონურ დინამიკაშიც (Körner, Larcher, 1988). დაბალ სიმაღლეზე ფოთლის დიფუზიური გამტარობა (ბაგის გახსნილობა) პიკს აღწევს დილის საათებში და შემდეგ მცირდება. მაღალმთის მცენარეები ფოთლის მაქსიმალურ გამტარობას დღის თბილ საათებში აღწევენ, ე.ი. შუადღისას, ან უშუალოდ შუადღის შემდეგ და შედარებით უფრო დიდხანს ანდომებენ სრული გახსნილობის მიღწევას, რაც, შესაძლებელია, დაკავშირებული იყო დილის დაბალ ტემპერატურასთან (სურ. 9.16).

ალპებში, ქარიან სამხრეთ ფერდობზე გართხმულ ქონდარა ბუჩქებში ფოთლის გამტარობის მცირე დღური ცვლილებები აღინიშნა სავეგეტაციო სეზონის უმე

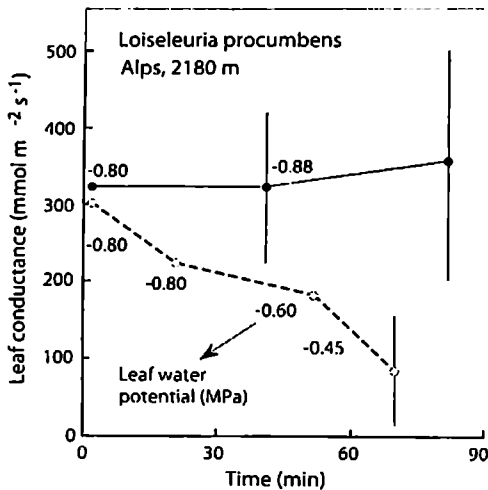


სურ. 9.16 მარბუვის (*Alchemilla* sp.) ფოთლის დიფუზიური გამტარობის დღიური დინამიკა სხვადასხვა სიმაღლეზე ალპებში. ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასთან ერთად აღინიშნება ფოთლის ზომის შემცირება, მაქსიმალური გამტარობის ზრდა და მაქსიმალური გამტარობის პერიოდის გადინაცვლება დღის საათებიდან ადრე შუადღისაკენ (Körner, Mayr, 1981).

ტესი ხნის განმავლობაში (Körner, 1976). *Loiseleuria procumbens*. რომელიც ზედა ტოტებით შექმნილ ხშირ საფარში თავისებურ მიკროკლიმატს ქმნის, ბაგეებს ხსნის ადრე გაზაფხულზე და კეტავს შემოდგომაზე (და არ ამცირებს გამტარობას 50%-ზე მეტად ზაფხულის დამებების განმავლობაშიც კი). მიღვრმა და თანავტორება (Miller et al., 1978) პროპეტტის გამოყენებით კლდოვან მთებში მაღალმთის ორი სახეობის - *Bistorta*

historioides და *Caltha leptosepala*-ს შესწავლისას ვერ ნახეს გამტარობის მდგრადი ცვლილებები სეზონის განმავლობაში. გამტარობა ძირითადად, იყო მაღალი და მათ დასკვნეს, რომ წყალი არ ზღუდავს პროდუქციას. გარდა ძალიან მშრალი წლებისა, ან, თუ ზღუდავს, ძალიან ხანმოკლე დროით და განსაკუთრებით მშრალ ადგილებში.

როდესაც საველე პირობებში ბაგის გამტარობის შეზღუდვას დაკვირვებით, უმეტეს შემთხვევაში ვამჩნევთ კაემის არორტების მოთხოვნილებასთან (ორთქლის წნევის დეფიციტი - vpd) და არა ფოთლის წყლის პოტენციალიან. ჩვენი ეს დაკვირვება ეთანხმება სხვა ავტორების (Enquist, Lbersole, 1994; Bowman et al., 1995) მონაცემებს, რომლებიც აღნიშნავენ, რომ მაღალმთის მცენარეების რეგულარული მორწყვა გავლენას არ ახდენს არც ფოთლის გამტარობაზე და არც წყლის პოტენციალზე. ჯონსონი და კოლდველი (Johnson, Caldwell, 1976) იკვლევდნენ მაღალმთის სახეობებს კონტროლირებად პირობებში და დასკვნეს, რომ *Geum rossii*-ს და განსაკუთრებით *Carex aquatilis*-ის ბაგეები ორთქლის წნევის დეფიციტზე რეაგირებენ იმავე, სანამ წყლის პოტენციალი დაეცემა კრიტიკულ დონეზე დაბლა. საველე მონაცემებს მარადმწვანე ქონდარა ბუჩქებისთვის ალპებში (Körner, 1976) და *Mimulus*-ისთვის სიერა-ნევადაში (კალიფორნია) (Field et al., 1982) მიყვავართ იმავე დასკვნამდე. აფრო-ალპური *Lobelia*-ს ბაგეებიც არ რეაგირებენ წყლის პოტენციალზე, მაგრამ მგრანობიარნი არიან vpd-ს მიმართ (Schulze et al., 1985; საველე ცდები). ორთქლის წნევის დეფიციტის გავლენის გასამიჯნად წყლის პოტენციალის გავლენისაგან აუცილებელია წყლის პოტენციალისა და ფოთლის გამტარობის ერთდროული გაზომვა. სურ. 9.17-ზე ნაჩვენებია სიტუაცია, სადაც ქარის მუშეობით ბუნებრივად მშრალი, მცენარეული საფარის ზეით არსებული ჰაერი იჭრება ფოთლების, ჩვეულებრივ, დაკულ და ტენიან სივრცეში. მშრალი ჰაერის "დარტყმა" იწვევს ფესვების წყლის პოტენციალის დაუყოვნებლივ აღდგენას ბაგეების მჭიდროთ დაკეტვის გზით. ცხადია, რომ ამ სახეობების ბაგეების ზემოთაღნიშნული "პასუხგაუცემლობა" მათი მაღალი აეროდინამიკური წინააღმდეგობის შედეგია, რომელიც, ჩვეულებრივ, იცავს ბაგეებს ორთქლის წნევის მაღალი დეფიციტის ზემოქმედებისაგან. ზოგჯერ საფარის კლიმატი ირლევება - ბაგეები ძალიან მგრანობიარნი ხდებიან. მსგავსი რეაქცია შემწვეულ იყო პატარა ბალახოვან *Primula minima*-ში (Körner, 1980). თავისი ხშირი საფრით დაცვის გარეშე გვიან ზამთარში სვენების მდგომარეობაში მყოფი *Loiseleuria* გაუწყლოვდება ხლომე (Larcher, 1957).



სურ. 9.17 ცერობის აღებში ძალიან ტენიან პირობებში გავრცელებული ოსელურია პროკუმბენს-ში იმ სიტუ ბაცეების სასასუბო რეაქციები ოროტქლის წვეის დეფიციტზე (გამოხატული ტრანსპირაციის ინტენსივობის ცვლილებით). ცერობის ტენიანი ატმოსფერო ხელფერად (ვენტილაციის შემუშავებით) შეუცავდა მშრალი ჰაერის ნაკადით (ნახაზზე აღნიშნულია ნულიანი დროით). ფოთლებში აღინიშნა წყლის პოტენციალის აღდგენა (მომატება). მაშინ, როდესაც ბაგეების გამტარობა შემცირდა (Körner, 1980).

ადრე აღენიშნეთ, რომ მხოლოდ ფოთლის წყლის პოტენციალი არ გვაძლევს საშუალებას დავასკვნათ ნიადაგში ტენის ნაკლებობის არსებობა, რადგან ისეთივე წყლის პოტენციალი შეიძლება ჭეშმარიტი ნაკლებობისა და დახურული ბაგეების, ან ბოლომდე ღია ბაგეებისა და ნიადაგის მაღალი ტენიანობის შედეგი იყოს. ბოლო შემთხვევაში წყლის შეღარებით დაბალი პოტენციალი გამოხატავს უფრო ჰიდრაულიკურ მდგომარეობას, ვიდრე ნიადაგის დაბალ ტენიანობას. წყლის პოტენციალისა და ფოთლის გამტარობის ერთდროული შესწავლის მონაცემების სიმძირე გვაფიქრებინებს, რომ მაღალმთის მცენარეთა ბაგეები (ისევე, როგორც სინათლის მოყვარულ მცენარეთა უმეტესობის) შეღარებით "დაძაბულნი" არიან ფოთლის წყლის პოტენციალის ცვლილების მიმართ. სანამ ის არ მიაღწევს -1.2-დან 2.0 Mpa-მდე მნიშვნელობებს (სახეობებისა და მიხედვით).

პოლოკის (Pollock, 1979) მიხედვით, მაღალმთის

Chionochloa-ში (ახალი ზელანდია) ბაგეთა დაკეტვის მიზეზად წყლის პოტენციალის მიღების სასარგებლოდ მცირე რამ მტკიცეობს. სამაგიეროდ, ის აღნიშნავს, რომ უმეტეს შემთხვევაში წყლის პოტენციალის ცვალებადობა (> -2 MPa) აიხსნება წყლის ოროტქლის დეფიციტის ცვალებადობით შეღარებით მაღალი და სტაბილური ფოთლის გამტარობის ფონზე. კლოდვან მიტერს *Bistorta bistortoides*-ის ბაგეები მკვეთრად რეაგირებენ 1.6 Mpa-ზე უარყოფით წყლის პოტენციალზე (რის მოქმედებასაც ეს სახეობა მთელი ძალით განიცდის ხოლმე) და გამტარობის უმნიშვნელო დაქვეითება შეიძლება შეცდომით შეფასებულიყო წყლის ოროტქლის დეფიციტად (Ehleringer, Miller, 1975). ობერბაუერი და ბილინგსი (Oberbauer, Billings, 1981) მიუთითებენ, რომ *Trifolium parryi* და *Potentilla diversifolia* არ რეაგირებენ ფოთლის წყლის პოტენციალზე, სანამ ის -1.7 Mpa-ს არ მიაღწევს. ეს ავტორები მაღალმთის მცენარეებში წყლის რეჟიმი სწავლობდნენ მხოლოდ ტოპოგრაფიული გრადიენტის მიხედვით უადრესად მშრალი ზაფხულის განმავლობაში (ნალექების რაოდენობა იენისის ბოლოდან სექტემბრამდე 130 მმ-ს არ აღემატებოდა და მათი უმეტესი ნაწილი აგვისტოს ბოლოს მდებარე). ამ უნეველო პირობებში მათ შეძლეს ეჩვენებინათ, რომ წვრილფეხევიანმა სახეობებმა გველეის მკაცრი სტრესი შეიძლება განიცადონ დიდ სიმაღლეზეც (3300 მ) კი, მაშინ, როდესაც ღრმად ეყვანიან სახეობები, მაგ., *Trifolium parryi*, ადგილობრივ ბარობის მიუხედავად ასეთ შემოქმედებას ნაკლებად განიცდიან. ობერბაუერისა და ბილინგსის (Oberbauer, Billings, 1981) დაკვირვების პერიოდში ნიადაგის ზედა ფენის (0-15 სმ) ტენიანობა დაცულ ფერდობზე 35 დღის განმავლობაში (დაკვირვების 46 დღიდან) მუდმივად ეცემოდა დაბალ მაჩვენებლებზე ქვემოთ, თუმცა უფრო ღრმა ფენის ტენიანობა არ ისაზღვრებოდა. ამ შრის გამოშრობა ალბების სამხრეთ ფერდობებზე განლაგებული საძოვარისათვის სწირად განმორებადი მოვლენაა, თუმცა მიყოლებით საძი წლის შუა ზაფხულის მზიან ამინდში *Carex curvula*-ზე და *Festuca halteri*-ზე ჩატარებულმა ფართო გამოკვლევამ აჩვენა ფოთლის გამტარობის ძალიან უმნიშვნელო ცვალებადობა იმ დროს, როდესაც ფოთლის წყლის პოტენციალი შუადღისას რეგულარულად ინტენსიური ტრანსპირაციის შედეგად აღწევდა -1.8 Mpa-ს (Körner et al., 1980). ეს მტკიცეობს: (1) რომ ამ მცენარეებში ბაგეები "დაძაბულნი" არიან წყლის პოტენციალის ასეთი შემცირების გამო და (2) რომ ღრმა ნიადაგები ყოველთვის ინარჩუნებენ მცენარისათვის მისაწვდომი ტენის საკმარაოდენობას, რომელიც არ ზღუდავს ტრანსპირაციას და ნიადაგიც კიზუალურად გამომშრალის შთაბეჭდილებას

არ ტოვებს.

მცირერიცხოვან სხვა შემოხვევებში შესწავლილია მხოლოდ წყლის პოტენციალი ან ფოთლის წყალ-შემკვეთლობა და გამოკვლევებული მონაცემები საკმარისი არასტატის შეხედულებას. რომ შეკრულ დაბალტანინი მაღალბოის მცენარეულობაში გვიწვლის სტრენი შედარებით იშვიათი მოვლენაა (Bliss, 1964). წყლის ისეთი დაბალი პოტენციალები, როგორცაა -4 Mpa, იმ ადგილებისთვის, სადაც სახეობათა უმრავლესობა სასათადგოა -2 Mpa-ზე გაიცლებით მავალი მაჩვენებლებით, და ივლის-აგვისტოში 250 მმ-მდე ნალექი მოდის (Miller et al., 1978), ასახევენ ძალიან ღარიბ ნიადაგურ პირობებს მთის ქედებზე, თხელ ზედაპირულ თოვლისპირა სუბსტრატზე, ან ძალიან განსხვავებულ ამინდის პირობებს (Oberbauer, Billings, 1981), რაც ზოგადად, არატიპურია მთის პირობებისათვის. მოკლეთოვლიან ბალახოვან მასალაზე წვევის კამერებში (მოლანდრის აპარატი) მუშაობა საქმოდ რთული საქმეა. ის მოითხოვს დახვეწილ ხელოვნებას, განსაკუთრებით მაშინ, თუ ხელმძისწავლობა მხოლოდ ნაკლებად შესატყვისი აპარატურა (თანამედროვე მეთოდები მხოლოდ ახლა შემოდის ხმარებაში). ამიტომ, თითოეული ფუნქციური შეიძლება გასდეს ქიმიური მექანიკური დაზიანების მიზეზი კამერებში შექმნილი მავალი წვევის პირობებში მუშაობისას. აღბეჭდვით სხვადასხვა სიმაღლეზე მიღებული მონაცემები შეჯამებს კიორნერმა და მაირმა (Körner, Mayr, 1981). მათ ამყენებს, რომ სრულიად მეურვებრივი შიხანი დღის მინიმუმად აღპურ სიმაღლეებზე -1.5 Mpa-ის ფარგლებში: ყველაზე დაბალი მანქნებელი ნანახია ბალიშა მცენარეებში (-0.9 Mpa-ზე დაბალი; იხ. აგრეთვე Körner, DeMoraes, 1979); კორდოვან მარცვლოვნებში კი ყველაზე დაბალი მონაცემი -1.9 Mpa-ია.

მაღალ სიმაღლეებზე აღმონილია წყლის ეკონომიურად ხარჯვისა და გამოყენების მაღალი ეფექტურობის მქონე მცენარეთა კლასიკური ფუნქციონალური ტიპები, აქ გვხვდება აგრეთვე, ფოტოსინთეზის C_4 -გზის და მსუქანასებრთა მჟავის მეტაბოლიზმის (Crassulacean acid metabolism - CAM) მცენარეები, თუმცა მათი გავრცელება ძალიან შეზღუდულია. ტინენმა და თანავეტორებმა კოლიმინჯგაროზე (Tieszen et al., 1979) და ჰიანკოვმა და მოკრონოსოვმა ცენტრალურ აზიაში (Pyankov, Mokronosov, 1984) ნახშირბადის სტაბილური იზოტოპების გამოყენებით და როზინცამ და პოფმანმა (Ruttsatz, Holman, 1984) ფოთლის ანატომიის შესწავლით დადასტურეს სიმაღლის გაზრდით განპირობებული C_4 სახეობების შეცვლა C_3 სახეობებით (ეს საკითხი უფრო დეტალურად განხილულია მე-11 თავში). მცენარეთა ამ ჯგუფების ტენისა და სითბოს

მიმართ კარგად ცნობილი განსხვავებული მოთხოვნობების გათვალისწინების საფუძველზე, გამოთქვა მოსაზრება ძივების ზეწოლის სიმაღლისეული შემცირების, როგორც დამატებითი ფაქტორის შესახებ (Ruttsatz, Holman, 1984). C_4 -მცენარეთა ფოთლებში ცილის ნაკლები შემკველობაა, რაც ამცირებს მათ კვებით ღირებულებას და მიმზიდველობას ცხოველებისათვის. სწორედ ამიტომ ქრება C_4 -მცენარეები დაბლობი საძირებიდან. მხოლოდ ტენის მოსაწვდომობა, როგორც ჩანს, არასაკმარისი ახსნა, რადგან ნანახია, რომ C_4 -მცენარეები ფუნქციონირებენ განსაკუთრებით კარგად შედარებით დაბალ სიმაღლეებზე, როდესაც ისინი უზრუნველყოფილი არიან ნიადაგის მოსაწვდომი წყლით.

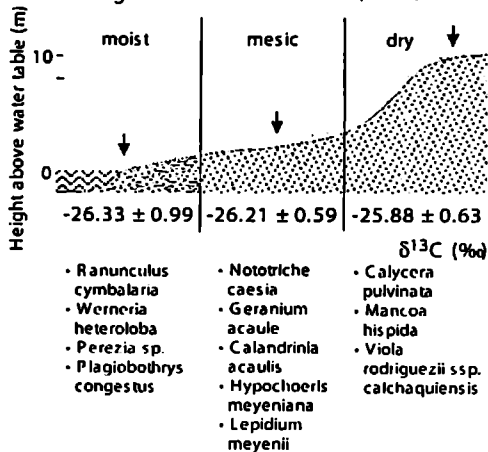
გვალით გამოწვეული ბავების დახრება ამცირებს სტაბილური იზოტოპის $\delta^{13}C$ შემცველი CO_2 -ის საერთო დისკრიმინაციას და $\delta^{13}C$ -ის მნიშვნელობები (კორექსის სტანდარტთან შედარებით) ხდება ნაკლებდარყოფითი.

ცივი ჰაბიტატის, კერძოდ, მაღალბოის მცენარეებში $\delta^{13}C$ ნაკლებდარყოფითია (მნიშვნელობა იზრდება 1.2 - ით სიმაღლის ფეულ 1000 მ-ზე; Körner et al., 1991), მაგრამ ეს არ არის დაკავშირებული ტენიანობის სტრესთან (Arroyo et al., 1990; Körner et al., 1991; იხ. მე-11 თავი). ერთნაირი სიმაღლის (4100-4700 მ) ადგილებში ბუქსებსა და ბალახოვნებში $\delta^{13}C$ ნალექების შესაბამისად იცვლება: -25.9 - ახალ გვირაფში; -25.0 - ვენესუელის ანდებში; -24.3 - კენიაში და -26.3 - ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინის ანდებში; Körner et al., 1991). მასსადავმ, ბოლო პუნქტში, სადაც ნალექები ყველაზე ნაკლებია (300 მმ წელი⁻¹) $\delta^{13}C$ ისეთივეა, როგორც ყველაზე ნალექიან (3000 მ წელი⁻¹) პირველ პუნქტში.

მოკლებული სიმაღლის ფარგლებში ტენის მოსაწვდომობის ლოკალიური განსხვავების გარდა, ერთ რაიში შეიძლება აქონდეს დამატებითი ფაქტორი. ეს შემოიწმებული იყო ტენიანობის გრადიენტის ცვლილების მიუღ გაყოლებზე ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინის ანდების ნახევრადუდაბნოში 4250 მ სიმაღლეზე (სურ. 9.18). ჩანს, რომ გრადიენტის მნიშვნელოვანი დაკეითება წყალსატვის ნაირის ჭობაბთან ნიადაგსა და კლდოვანი ნახევრადუდაბნოს "შპრალ" დედაქანს შორის არ შეიძინევა. ეს მონაცემები ადასტურებს ზემოთაზიხილულ მოსაზრებას იმის შესახებ, რომ მაღალბოის "ნახევრადუდაბნოს" მცენარეები ფიზიოლოგიურად უფქტური წყლის ნაკლებობის უბნიშვნელო გავლენას განიცდიან.

საბოლოოდ, მაღალბოის მცენარეების წყლის რეჟიმის ეს სულ ბოლოდროინდელი მონაცემები მსოფ-

NW- Argentinean Andes 4250 m, March 1987



ზღ. 9.18 ნახშირბადის იზოტოპების (13⁰S) გამოყოფა როზეტულ ბალახთან მცენარეებში ტრანსპირაციის გრადიენტის გასწვრივ; სანაპირო ზოლიდან (ლაგუნა ნოსტრა, არგენტინა) მაღალმთის ნახევრადუდაბნოლზე (4250 მ, ნალექების წლიური რაოდენობა 300 მმ, 26⁰S, კუმბერს კალსაკუის, ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინა). მნიშვნელოვანი განსხვავებები არ აღინიშნება, რაც მცენარეთათვის ტენის ერთნაირ მისაწვდომობაზე უნდა მეტყველებდეს (ავტორისიველი გამოუყ. მონაც.).

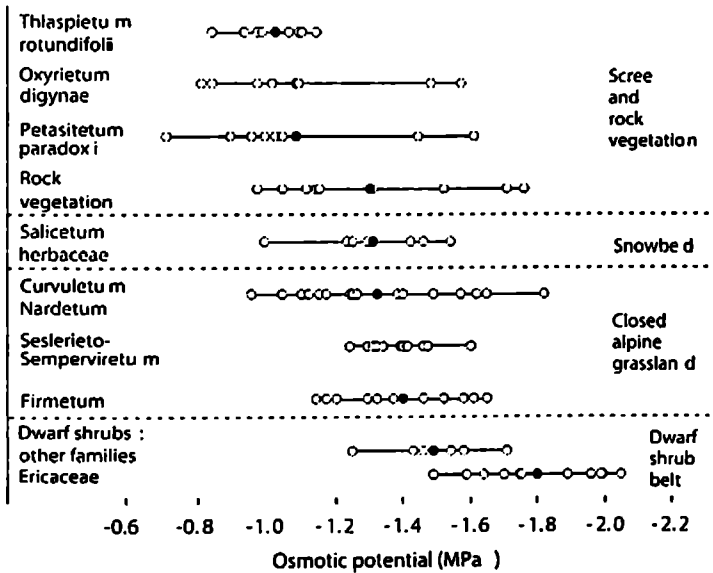
ლიოს სხვადასხვა ნაწილიდან საცხებით ეთანხმება მე-20 საუკუნის დასაწყისში გამოქვეყნებულ მასალას (Senn, 1922; Walter, 1931; Pisek et al., 1935; Berger, Landefeldt, 1936; Schenk, Hartel, 1937). დასკვნა, რომელსაც აკეთებს ზენი (Senn, 1922) მაღალმთის და დაბლობის ბალახთან მცენარეთა ფოთლის ტრანსპირაციის მრავალრიცხოვანი შედარებიდან, გამოდგება მრავალი სიტუაციისათვის: "ამგვარად, მე ვერ შევძელი აღმოგვიჩინა მაღალმთის მცენარეებში წყლის შთანთქმის რაიმე შეზღუდვები". უნდა აღინიშნოს, რომ ზენი მუშაობდა შევტიარიის ალპების შედარებით უფრო მშრალ ცენტრალურ ნაწილში და მაქწერს ამას წყლის მოხმარებას და არა მინერალური საკვების ნივთიერებებით უზრუნველყოფაზე ნიადაგის ზედა შრის შესაძლებელ არაპირდაპირ გაკლენას, რაც, როგორც ჩანს, დროდადრო მნიშვნელოვანია ყველა მაღალმთიანი რეგიონისათვის. პამირზე მოპოვებული მასალა (Svetschnikova, 1973) ადასტურებს, რომ ზენის დასკვნა სამართლიანია მხოლოდ ძალიან მშრალი მაღალმთის

სიტუაციებისათვის.

მაღალმთის მცენარეთა ოსმოსური პოტენციალი

ტენით ადეკვატური მომარაგება ელინდება დაბალ ოსმოსურ წნევაში — ნაკლებუარყოფით ოსმოსურ პოტენციალში. უჯრედის წყნის კონცენტრაციებსა და ოსმოსურ პოტენციალს სწავლობდნენ ბევრად უფრო ადრე, ვიდრე ხელმისაწვდომი გახდებოდა წყლის კაპერები და ფოთლის ფსიქრომეტრები. გამოწკობის გარეშე, მონაცემები მეტყველებენ ხსნარის უფრო დაბალ, ვიდრე ზომიერ კონცენტრაციებზე მთელი სავეგეტაციო სეზონის მანძილზე, კროსკოპული მეთოდის გამოყენებით ჩატარდა ძალიან მრავალშრიანი და დახვეწილი შემოწმება მცენარეთა თანასაზოგადოებებისა და ექსპოზიციების ფართო სპექტრისათვის. შედეგად, მიღებულ იქნა შემდეგი საზღვრები: -0.7 Mpa-დან -2.1 Mpa-მდე (Pisek et al., 1935; სურ. 9.19). ყველაზე ნაკლებუარყოფითი მაჩვენებლები აღინიშნა *Rumex scutellus*-ში და *Oxyria digyna*-ში, ხოლო უარყოფითი მნიშვნელობების მწკრივის ბოლოს მანანასებრთა (Ericaceae) ჯუჯა ბუჩქებია მრავალ სხვა სხეობასთან ერთად. მათი მაჩვენებლები -1.0-სა და -1.7 Mpa-ს შორის თავსდება. ზაფხულის მშრალ თვეებში პინდეკუმის მაღალმთიანეთში (აელანეთი) 4000-4350 მ სიმაღლეზე შესწავლილ სახეობათა უმრავლესობის მონაცემები -1.1-სა და 2.1 Mpa-ს შორის (Breckle, 1973). მსგავსი შედეგები მიღებულია პამირისათვის (Svetschnikova, 1973). ცენტრალურ იაპონიაში 2800 მ სიმაღლეზე ტურეგეს-ცენტრულ ჯუჯა ბუჩქებში ოსმოსური პოტენციალი -1.4-სა და 1.9 Mpa-ის ფარგლებშია (Nakano, Ishida, 1994). ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინის ნახევრადუდაბნოს ტიპის ზეგანზე გავრცელებულ მცენარეებში ეს მაჩვენებლები -0.7-სა და -1.3 Mpa-ს შორის მერყობს (მაღალმთის წყლის მცენარეებში მონაცემები ნაკლებუარყოფითია; Goizales, 1985). ეს მეცოეროცხოვანი მაგალითები შეიძლება საკმარისი იყოს ხსნარების მიმართ მაღალმთის მცენარეების დაბალი მოთხოვნილების საზგასასმეოდ აქტიური სეზონის განმავლობაში ტურგორის მიღწევის მიზნით (სემიარიდული კლიმატის პირობებში მოზარდი მცენარეების ჩათვლით).

მაღალმთაში ზაფხულმწვანე მცენარეთა ოსმოსური პოტენციალის დღიურ, ხოლო მარადმწვანე სახეობების — სეზონურ დინამიკას სწავლობდნენ აგრეთვე, პიხეი და თანავეტორები (Pisek et al., 1935). მზან ამინდში დღიური ამპლიტუდა, როგორც წყის, 0.2 Mpa-ს არ აჭარბებდა და მაქსიმუმს (0.6 Mpa) ალპური საძოვრების ზოგიერთ სახეობაში აღწევდა. ეს ავტორები

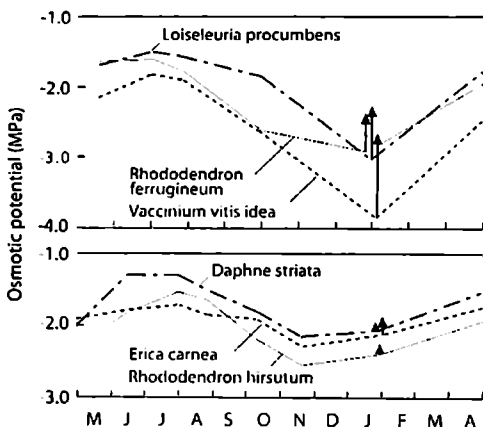


ხურ. 9.19 მაღალმთის მცენარეთა ფოთლის ოსმოსური პოტენციალი ვერძის ალპების სხვადასხვა კაბიტატში (შეი წერტილებით აღნიშნულია საშუალო მნიშვნელები). ყველაზე მაღალი ოსმოსური პოტენციალი (უფროებს წვეთის ყველაზე დაბალი კონცენტრაცია) აღინიშნა ღია კაბიტატსა და ღარიბი მცენარეული საფრის მქონე ქვა-ღორღიან უფროდობზე (Pisek et al., 1935).

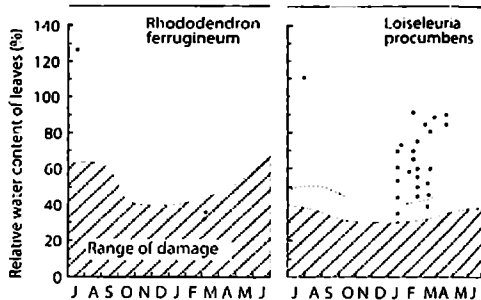
მუთითებენ, რომ ნაშალ ფერდობებზე გავრცელებულ მცენარეებში, რომელთა ოსმოსური პოტენციალი უმაღლესია (ე.ი. მინუსის ნიშნით ყველაზე დიდი მანკენებელი), იმავდროულად ამ პარამეტრის ცვალებადობის ყველაზე მცირე ამპლიტუდა აღინიშნება, რაც შეფასებულ იქნა მოცემულ კაბიტატში წყლით კარგი მომარაგების კიდევ ერთ გამოვლინებად. სურ. 9.20-ზე მოცემულია ზამთარში მარადმწვანე მცენარეებში ხსნარის მასიური აკუმულაციის კლასიკური მაგალითი — ოსმოსურმა პოტენციალმა აქ -3.8 Mpa-ს მიაღწია (*Loiseleuria procumbens*). ეს მანკენებელი, ნაწილობრივ, თოელის საფარის არარსებობით განპირობებული დეჰიდრატაციით აიხსნება. რეჰიდრატაციის შემდეგ ოსმოსური პოტენციალი მხოლოდ -2.75 Mpa-ს აღწევს. ხსნარებით აქტიური შევსება ნალექების მოსვლისას განიხილება, როგორც კრიოპროტექტორული (გაყინვისგან თავდაცვის) ხერხი.

კონტრასტულ სიმაღლეებზე გავრცელებულ მცენარეებში ტურესონი (Turesson, 1933) იკვლევდა ოსმოსური პოტენციალის გენოტიპურობის შესაძლებლობას,

რისთვისაც მაღალი და დაბალი სიმაღლეების ეკოტიპებს ზრდიდა ერთნაირ, დაბალი სიმაღლეებისათვის დამახასიათებელ კლიმატურ პირობებში. მაღალმთის წარმოშობის მცენარეებს ქონდათ უმნიშვნელოდ უფრო მაღალი ოსმოსური პოტენციალი (ე.ი. უფრო დაბალი ოსმოსური წნევა), ვიდრე მცენარეებს, რომლებიც წარმოშობით დაბალ სიმაღლეებს უკავშირდებოდნენ (განისხავდებოდა პლაზმოლიზით). ტენის დაკარგვისას (გამოშრობა, დეჰიკაციური სტრესი) მაღალმთის წარმოშობის მცენარეები უფრო ადრე ჭკნებიან და შემდეგ, უფრო დიდხანს იცხებენ წყლის დანაკლისს პირვანდელ მდგომარეობაში დასაბრუნებლად. ვიდრე დაბალსიმაღლისეული წარმოშობის მცენარეები. აქდან, ავტორი ასკვნის, რომ მაღალმთის ეკოტიპები არ არიან უკეთ შეგუებული გამოშრობის სტრესს, როგორც ეს ზოგიერთ ავტორს ადრე მიანდა.



სურ. 9.20 ფოთლის ოსმოსური პოტენციალის სეზონური დინამიკა მაღალმთის ქონდარა ბუნებებში. ზედა დიაგრამა: მცენარეები თოვლის მცირე საფარის ქვეშ; ქვედა დიაგრამა: მცენარეები ღრმა თოვლის საფარის ქვეშ. ისრებით ნაჩვენებია ფოთლს წყლის პოტენციალი რაკიდრატაციის შედეგად. ისრის სიგრძე გამოხატავს ზამთარში დეჰიდრატაციის "პასიურ" წყლის ოსმოსური პოტენციალის სიდიდეს (Pisek et al., 1935).



სურ. 9.21 ფოთლოვანი წყლის შემცველობის და კრიტიკული წყალშემცველობის სეზონური დინამიკა და გამოშრობის დამაზიანებელი ზემოქმედება (მრუდის დამტკიცებული ნაწილი) ევრაზიის ალპებში გავრცელებულ მარადმწვანე ბუჩქს ორ სახეობაში. 1950-2000 მ (*Rhododendron ferrugineum*) და 2150 მ (*Loiseleuria procumbens*) სიმაღლეზე (მთა პატურკოვლის მდებარეობა). ქ. ინსბრუკთან ახლოს, ავსტრია). სხვადასხვა წლებში მრავალი ავტორის მიერ მოპოვებული მასალის კომპილაცია (Larcher, 1972, 1977). კრიტიკული წყალშემცველობა არის ის ზღვარი, რომელზეც ფოთლებს 10-15% დაზიანებაა. ბუნებრივად აღინიშნულია *Loiseleuria procumbens*-ის 5%-იანი დაზიანების ზღვარი. კრიტიკულ უბანში მოქცეული ოთხი წრეტილი წარმოადგენს გაზიანების მდინარე დაცველი, უთოვლო პატარა კაბიტატებიდან (მაგ., კლდე).

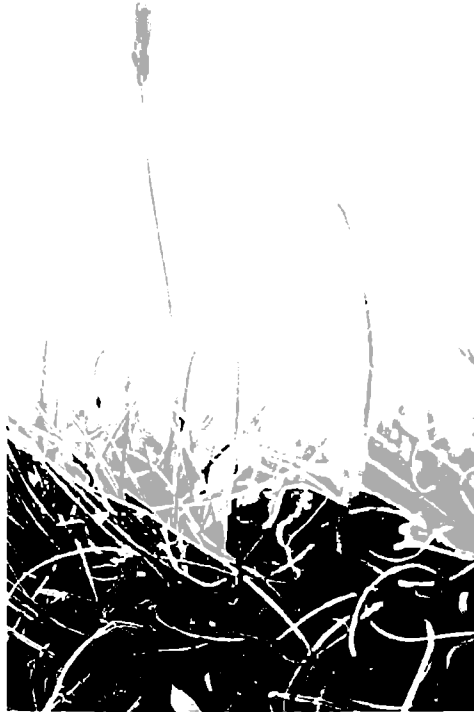
გამომშრობის სტრესი

ზემოთქმულიდან ნათელია, რომ დიდ სიმაღლეებზე ჭურჭლოვან მცენარეთა ქსოვილების გამოშრობა იშვიათი ფენომენი უნდა იყოს და თუ ეს მოხდება, ის შემოიფარგლება მწირი სუბსტრატითა და ექსტრემალური ექსპოზიციის პირობებით (Neuner et al., 1999), ან სიტუაციებით, როდესაც თოვლის საფრის არარსებობისას გაყინული ნიადაგი აფერხებს მცენარეთა წყალმომარაგებას (რაც საკმაოდ იშვიათია ზომიერ სარტყელში). ზამთრის გამოშრობის ალბათობა ტყის საზღვრისპირა ხეებში განხილული იყო მე-7 თავში. პრინციპში, იგივე დასკვნები მიესადაგება მაღალმთის მარადმწვანე ქონდარა ბუნებებს, თუმცა, თუ მსგეველობაში მივიღებთ მათ დაბალტანინობასა და ზამთარში თოვლით დაფარვის უფრო დიდ ალბათობას, ზამთრის გამოშრობის რისკი კიდევ უფრო მცირდება. ალპებში მარადმწვანე ქონდარა ბუნებებში შეიძლება დაკავიერ თავის წყალშემცველობის 50-60% დაზიანების გარეშე და ეს გაუწყობება შეზღუდულია თებერვალი-აპრილით, თუმცა

კლდეებზე გავრცელებულ, თოვლის საბურველით დაუცველ მცენარეებში ეს პერიოდი შეიძლება გახანგრძლივდეს იქამდე, სანამ ნიადაგი რჩება გაყინული (Larcher, 1972; სურ. 9.21). იმ სახეობებში, რომლებიც რეგულარულად ხვდებიან ასეთ სიტუაციებში, როგორც, მაგ., *Loiseleuria procumbens*, წყლის კარგვა აპერიოდის განმავლობაში მკაცრად ინჰიბირდება ენდოგენურად კონტროლირებადი ბაგეებით და "ზღვარგადასულ" თბილ პერიოდებს ძალია არ შესწევთ დაარღვიონ სევენების ეს პერიოდი, რომელიც ასე აუცილებელია გადარჩენისათვის (Körner, 1976; Tranquillini, 1982). როგორც ჩანს, ორთქლის კარგვა არ უნდა იყოს უპირატესად უტიკულური. მაგრამ ის დიდად დამოკიდებულია დაბურული ბაგის ხვერდელზე (ვაჟონვა, გადინება) და უშუალოდ ხვერდელთან განლაგებული უჯრედების თხელ, ოღნავ კუტინიზირებულ გარეთა კედლებზე. გარანტირებული თოვლის საფარის მქონე სახეობები, როგორც, მაგ., *Rhododendron ferrugineum*, როდესაც თოვლი ქრება გამოშრობას მხოლოდ 3 დღის განმავლობაში განიცდის. ვინაიდან მას არ გააჩნიათ მკაცრი ბაგისმიერი კონ-

ტროლი (Larcher, Siegwolf, 1985).

აქტიური ზაფხულსწვრივ მალაღმობის სახეობები ამ კუთხით სრულიად უმნიშვნელოდ არის შესწავლილი. თუმცა შეიძლება დაეკავსებოდნენ ორი დაკვირვება. რომელიც ტიპური უნდა იყოს მალაღმობის დაბალი ბალახოვანი მცენარეებისათვის მთელ დედამიწაზე. პირველი, ასეთი კორდები შეიძლება უადრესად ცოლერანტულნი იყვნენ გამოშრობის მასაოდ. ალპებში, 2300 მ

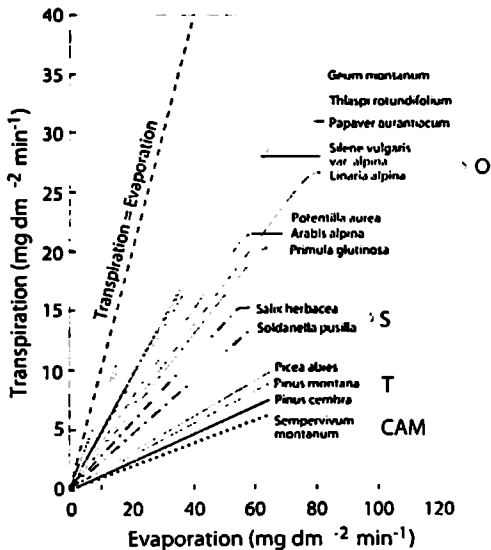


სურ. 9.22 მკედარი. ხშირად დავრეხილი ფოთლის ბოლოები სავეტეაქიო პერიოდის ბოლოს მთელ მსოფლიოში საკმაოდ ტიპური ფენომენია ზომიერი სარტყლის მალაღმობის მდელოებისთვის და არ არის წყლის ნაკლებობის მაკენებელი. არამედ ასახავს საკვებ ნივთიერებათა უტილიზაციას ზამთრის დადგომის "მოლოდინში" (სურათზე ნაჩვენებია *Carex curvula*; ტროლის ალბი. აესტრია). მსგავს სურათის ეხედებით დიდ სიმაღლეზე ახალ ზელანდიაში (*Chianacholca*-ს მდელოები). ცენტრალურ აზიაში (*Kobresia*-ს მდელოები) და კლდოვან ბუბებში.

სიმაღლეზე შერეოილი 5 სმ სისხის, კატარა (10X10 სმ-ზე) კორდები *Carex curvula*-თი და *Primula minima*-თი მოათავსეს ზრდის კამერებში, სადაც 44 დღის განმავლობაში, 6°C-ზე დაკეცვებზეარეს გამოშრობას. ამ პერიოდის დასრულებისას კორდები სრულიად გამოშროანიდნენ ჩანდნენ და ნიადაგის ტენიანობა 4%-მდე შემცირდა (მშრალ წონაზე გადაანგარიშებით). *Carex*-ის ფოთლები გახდა მონაცრისფერი-შვანე, დაჭვნა და გაუხმდა. *Primula*-ს როზეტების ზრდასრული ფოთლები გაუწყლოვდა და გაყავისფრდა. წყლის შეკესიდან 8 დღის შემდეგ *Primula*-ს 84 როზეტიდან 82-ს ეკეე ქეონდა ახალი აღმონაცენი, ხოლო *Carex*-ის ფოთლები ტურვესცენტული და შვანე იყო, ისე, თითქოს არაფერი მომხდარიყოს (Körner et al., 1980).

მეორე მაგალითი, ეს არის ძალიან გავრცელებული, გაყავისფერებული მალაღმობის კორდი, რომელიც განსაკუთრებით შესამწნევია სეზონის ბოლოსკენ ზომიერი კლიმატის ზონაში. ის არ არის დაკამირებული გეოლოგიით განპირობებულ გამოშრობასთან. ეს არის ფოთლის ნორმალური სასიცოცხლო ციკლის გამოვლინება, რაც მარცვლოვებში დაკამირებულია ფოთლის ტერმინალურ განზობასთან. საკმაოდ უხეში, მობერებული ფოთლები არ ცევივა. აქედან გამომდინარე ვაყისფერი შეფერილობის გაჩენა (იხ. ფერადი ჩანართი 2 წიგნის ბოლოს და სურ. 9.12). ეს ფენომენი შეიმწნევა ნიადაგის ტენიანობის ზარისხისგან დამოუკიდებლად. ეს მკედარი სტრუქტურები წარმოადგენს ფეჟეტურ ქარსაკეე ფარს და ის აუზგობესებს ზედა იარუსების ჰიკროკლიმატს (Körner, 1980). ალპებში ჩატარებულმა კამოკლეეამ აჩვენა, რომ სეზონის დასასრულისათვის ჩვეული ეს გაყავისფერება შეიძლება მკეთრად შენეოდეს. თუ გამოყერებული იქნება აზოტის შემცველი სასუქები (Heid, Körner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები).

ცალკეულ მალაღმობის მცენარეებში წყლის ტრანსპირაციული დანაკარგები საკმაოდ დიდ საზღვრებში ცვალებადობს: აორთქლება ბოლომდე დია ბაგეებიდან ფილტრის სველი ქალაღმიდან აორთქლების 10%-დან 60%-მდე შეადგენს (სურ. 9.23). დახურული ბაგეებისას ტრანსპირაცია შეიძლება 20-200-ჯერ შემცირდეს, მაგრამ ასეთი შეზღუდვები საკმაოდ იშვიათია. ეინაიდან მალაღმობაში ამის საჭიროება არ არის. ამ და წინა თავის მასალიდან ჩანს, რომ უმაღლეს მცენარეებში გამოშრობის სტრესი ძალიან იშვიათი ფენომენია – ის შეზღუდულია სპეციფიკური მიკროკლიმატით.



ზურ. 9.23 შეფარდება: ტრანსპირაცია/აორთქლება (კუნძუკრი ბაზი - ტენიანი ფილტრის ქაღალდი, როგორც ფიზიკური მაჩვენებელი) აჩვენებს ფოთლის მიერ წყლის კარგვის ინტენსივობას ფოთლის ფართობს ერთეულზე მოცემულ პირობებში. აღნიშნულია, რომ სასუბები, რომლებიც აორთქლებს ყველაზე მაღალ სიჩქარეებს აჩვენებენ, ატმოსფეროს ზემოქმედებით ბაგეების სასასუსო რეაქციების გამო კარგად ირეკერ უფრო მეტ წყალს (პლატოზე გასული მრუდები). O - ალპურ მდელოზე, ან ნამალზე გავრცელებული მცენარეები; S - თოვლისპირა მცენარეები; T - ტყის ზედა სახეობის მცენარეები (გამარტივებული სქემა Berger-Landefeldt, 1936 მიხედვით).

წყლის რეჟიმი მცენარეთა სპეციფიკური ტიპებში

მაღალმთის ხუკულენტები, რომლებიც იყენებენ წყლის მომარაგების CAM-მცენარეებისათვის დამახასიათებელ ხერხებს. გვხვდება ყველა კლიმატურ ზონაში. ისინი სახლობენ კვლევანი ტერასებისა და მზიანი ადგილების მწირ ნიადაგებზე (იხ. ფერადი ჩანართი წიგნის ბოლოს). მნიშვნელოვანი გვარების მკვლევარად შეიძლება დავასახელოთ *Sempervivum*-ი და *Sedum*-ი პოლარქტიკული ზონიდან. აგრეთვე გვარი *Echeveria* ტროპიკული და სუბტროპიკული ანდეზიდან, სხვადასხვა გვარები ოჯახი Cactaceae-დან (მაგ., *Tephlocactus*, *Trichocereus*) და Orchidaceae-დან მცენარეთა სამყაროში

უპოკლესი სახელწოდების მქონე გვარი - *Aa*. სუკულენტების ნაწილი საერთოდ არ იყენებს CAM მეტაბოლიზმს, ნაწილი იყენებს მხოლოდ ნაწილობრივ - მხოლოდ შშრალ პერიოდებში, ხოლო ნაწილი კი მხოლოდ CAM მეტაბოლიზმს იყენებს. მაღალმთაში აღნიშნულია სამივე ეს შესაძლებლობა.

ფართოდ გავრცელებულ და სახეობებით მდიდარ გვარში *Sedum*-ში CAM მეტაბოლიზმი მაღალმთაში არასოდეს დაფიქსირებულა (დეტალურად მაღალმთის CAM-მცენარეების შესახებ იხ. მე-11 თავში). *Sempervivum*-ში ფაქულტატური CAM მეტაბოლიზმი აღნიშნულია ალპებში, მაგრამ ნახშირბადის იზოტოპების გამოყენებით მიღებული მონაცემები მოწმობს, რომ CAM-ის წვლილი ნახშირბადის საერთო შეთვისებაში შედარებით მცირეა. მაშასადამე, ამ სუკულენტებში დომინირებს CO₂-ის ასიმილაციის C₃-გზა. *Echeveria* sp. იყენებს "ზომიერ" CAM-ს, δ¹³C მერყეობს -16-17‰ შორის. *E. columbiana* დადებითი წლიური ბალანსის რეჟიმში (ვენესუელის პარამო) შშრალ პერიოდებში იყენებს CAM-ფოტოსინთეზს, წვიმიან პერიოდებში კი ჩვეულებრივ C₃-ასიმილაციას. ერთეულმა დაკვირვებებმა მაღალი ანდების კატექუსებში აჩვენა, რომ აქ ფუნქციონირებს მხოლოდ CAM-ტიპი - δ¹³C-ის მნიშვნელობა (-12‰) მოწმობს, რომ დღის განმავლობაში წყლის კარგვა თითქმის არ ხდება (აქტიურიველი გამოუქვეყნებელი მონაცემები ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინიდან). მაშასადამე, მაღალმთის სუკულენტების შესახებ არსებული მცირერიცხოვანი მასალა გვაფიქრებინებს, რომ "ზომიერი" ამ სახეობათაგან არ, ან მცირედ იყენებს წყლის მომარაგების CAM მექანიზმს და ისინი, ბირითადად, წყლით კარგად არიან უზრუნველყოფილინი.

ბალიმა მცენარეები, თავისი კომპაქტური ზრდის ფორმის გამო (ფერადი დანართი 1, წიგნის ბოლოს) არამარტო იმარაგებენ მდგრადტან დაკავშირებულ საკვებ ნივთიერებებს და "მასპინძლობენ" მრავალრიცხოვან მიკრობულ ფორმებს ხშირად ძალიან დარბ ლანდშაფტებზე, არამედ აგრეთვე, იმარაგებენ ტენის ღირ რაოდენობას. რაუბ (Rauh, 1939) ალპებში, 2900 მ სიმაღლეზე შვედროილი *Silene acaulis* ssp. *excelsa*-ს ბალიშებში 1 თვის განმავლობაში ლაბორატორიაში გაუწყლოების პირობებში ამყოფა ისე, რომ მცენარე ლეტალურ გამოშრობამდე არ მიხულყო. თავის კლასიკურ მონოგრაფიაში მან აჩვენა, რომ ბალიმა ტიპის ზრდის ფორმა (საიდანაც ის რამდენიმე ქვეტაპს გამოყოფს) კვირბების გენოტიპური გაკვლეინა და დატოტვის წესის შედეგია და არ წარმოადგენს გარემოს ზემოქმედებაზე (წყლის ნაკლებობის ჩათვლით) ფუნოტიპურ სასასუსო რეაქციას. რადგან ბალიმა მცენარეებს, ჩვეულებრივ, ღრმად ჩასული ფესვები აქვთ, ტუ-

ნის დაგროვება ფოთლების საფარქვეშ უფრო დეტრიტისა და ნედლი ჰუმუსის აკუმულაციის თანმხლებ შედეგს ჰგავს (ძალიან სასარგებლოს საკვებ ნივთიერებათა წრებუნვისათვის), ვიდრე მცენარის წყლის სტატუსის სპეციალურ ადაპტიურ სამარჯვს. როგორც კორნერმა და დე მორასმა (Körner, De Moraes, 1979) აჩვენეს, ტენის დანაკარგი ბალიშის ზედაპირის ფართის ერთეულზე მცირეა ფოთლის ფართის საკმაოდ დაბალი ინდექსის გამო და წყლის პოტენციალი -0.6 Mpa-ზე ოდნავ დაბალია შუა ზაფხულის მოწმინდელ დღესაც კი. ეს მონაცემები ანალოგიურია ჰამირზე მიღებული შედეგებისა (Sveshnikova, 1973), სადაც ბალიშმა მცენარეები წყლის ნაკლებობის ნიშნებს არ ავლენენ.

ბალიშს სასებობი ძალიან უხვად არის აჩვენა ცივი და ტენიანი კლიმატის ადგილებში და არ გვხვდება ზომიერი და ჩრდილო ზონების დაბლობებსა და ტროპიკებში. რაუ (Rauh, 1939) აღწერილი ლიტერატურის მიმოხილვისას აღნიშნავდა, რომ ყველა ბალიშმა მცენარის დაახლოებით ნახევარი იზრდება მაღალი ანდეზის სამხრეთსა და პატაგონიაში, 16% - ცენტრალურ აზიასა და კამალაებში, 14% - ახალ ზელანდიასა და სუბარქტიკულ ისლანდიაში და 12% - ევროპის მთებში. ის აღნიშნავს მათ მცირე გავრცელებას არქტიკაში (3%), აფრიკაში (3%) და ჩრდილოეთ აფრიკაში (2%). განაწილების ამ მონაცემებზე დაყრდნობით ვერ ვიტყვი, რომ ამ მცენარეთა მორფოლოგია პირველ რიგში შევლება გვაკლვის მიმართ (იხ. აგვითი, თავები: 2, 4 და 11). ბალიში ფორმის დამახასიათებელი კვლიანი ბუნქნარი, როგორც გვხვდება ჩრდილოეთ აფრიკის, ხმელთაშუაზღვისა და დასავლეთი და ცენტრალური აზიის კონტინენტური ნახევრადუდაბნოს გაბიშვლებულ, ქარისგან დაუცველ დიდ სიმაღლეებზე (Breckle, 1973; Hager, Breckle, 1985), როგორც ჩანს, უფრო დეტრიტის დამაგროვებლად უნდა ჩაეთვალოს და სასარგებლო მექანიკურ სამარჯვედ, ვიდრე წყლის რეჟიმიდან დაკავშირებული ფორმის მომგებიან ცვლილებად.

მესამე და ბოლო "განსვავებული შემთხვევა" არის გიგანტური როზეტები, რომლებიც გვხვდება აფრო-ალპურ და ეკვატორულ ანდეზის ფლორაში 3600-4600 მ სიმაღლეზე (იხ. მე-2 თავი). ამ სასიცოცხლო ფორმის შედარებით პატარა ზომის ვარიანტები გვხვდება დედამიწის ბევრ მაღალმთიან რეგიონში (Smith, 1994). ეს, ხშირად ხისმაგვარი მცენარეები, წყლით უზრუნველყოფენ თავის შედარებით წვირილ, 4 მ-ზე გრძელ ღეროს, რომელიც შეიძლება გაიყინოს ტროპიკულ-ალპური ღამის განმავლობაში.

როდესაც ღამის ტემპერატურები 0°C-ზე მაღალია, მაღალმთიან კენიაში 4200 მ სიმაღლეზე შესწავლილი *Dendrosenecio*-ს ორივე სახეობაში აღინიშნება ფოთლის

გამტარობის მცირე დაკეითება (Schulze et al., 1985). დიროშეფოთლოდ *Lobelia*-ში კი არ აღინიშნება ბაგეების სასახურო რეაქცია (ძალიან მშრალ დღეებში), არ ფიქსირდება თითქმის სწორხაზოვანი რეაქცია ოროქლის წნევის დეფიციტზე. თუმცა, შედარებით ნესტიანი დღის და მოძვეწო ღამის ყინვის (-5°C) შემდეგ, *Lobelia*-მ აჩვენა თითქმის უტყველად ფოთლის მაღალი გამტარობა, მაშინ, როდესაც მაღალი *Dendrosenecio brasica* უზნიშვნელოდ დაკეითებულ ფოთლის გამტარობას ინარჩუნებდა დილის საათებში (10 სთ-მდე). ეს, შესაძლებელია, იყოს ცივი და გაყინული ქსილეების რეაქციის შედეგი. უმეტეს შემთხვევაში, გიგანტური როზეტების მკვდარი ფოთლები ევექტირება იცავენ ღეროს ღამის ყინვებისგან (Monasterio, 1986), მაგრამ ხანძრებში შეიძლება შთანთქოს ეს ფარი.

მაღალ ანდეზში გიგანტური როზეტების ირგვლივ ღამის განმეც ღობაში გაციებული და თითქმის გაბიშვლებული ნიადაგები, შესაძლოა, ზღუდავენ ტენის მისაწვდომობას და როზეტები პერიოდულად მათი დეროს შუაგულში არსებულ ტენზე ხდებიან დამოკიდებულნი. ანდეზის *Espeletia*-ში აღინიშნა სიმაღლის შატებსთან დაკავშირებული შეფარდების - შუაგულის მოცულობა/ფოთლის ფართი - ამჟამად გამოხატული გაზრდა (Meinzer et al., 1985; Goldstein et al., 1985), რაც არ არის გამორიცხული, რომ წყლის რეჟიმის ადაპტიაციის წარმოადგენდეს. ბარუხის (Baruch, 1979) თანახმად, *Espeletia*-ში, მისი აფრო-ალპური კონვერგენტული სახეობის მსგავსად, არც განსაკუთრებული ბაგისმიერი შეზღუდვები და არც კრიტიკულად დაბალი წყლის პოტენციალი აღინიშნება. ყველაზე დაბალი მაჩვენებელი (-1.5 Mpa) მან მშრალი სეზონის განმავლობაში აღიოცა. თუმცა, ზოგიერთი სამუშაოს შედეგი (Perez, 1987) გვაფიქრებინებს, რომ ნიადაგის განსაკუთრებით არახელსაყრელი პირობების შემთხვევაში, როგორც უტყობა, ვითარდება გვაკლვის სტრესი. ამ ავტორის მიხედვით, სტრესის ალბათობა იზრდება სიმაღლის შატებსთან დაკავშირებულ სუბსტრატის გაუარესებთან ერთად, მაგრამ მცირდება გიგანტური როზეტების ასაკისა და ზომის მომატებასთან ერთად. თუ არ ჩაეთვლით ნიადაგის მსგავს კრიტიკულ სიტუაციებს, ჩვენს ხელთარსებელი მონაცემების საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ, ჩვეულებრივ, ტენის მარაგი არ ახდენს მნიშვნელოვან პირდაპირ გავლენას გიგანტურ როზეტულ მცენარეებზე.

დაბოლოებს, უნდა აღვნიშნოთ, რომ ამ სამ სასიცოცხლო ფორმაზე დაკვირვების შედეგები შეესატყვისება სხვა სასიცოცხლო ფორმების შესწავლის შედეგად მიღებულ ზოგად სურათს - მაღალმთის მცენარეებში წყლის რეჟიმი თამაშობს ნაკლებადგადაწყვეტ როლს,

დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ მცენარეებთან შედარებით. თუ არ ჩავთვლით ზოგიერთ ძალიან განსაკუთრებულ სიტუაციას, სიმაღლისეული ვრადიენტის გათვალისწინებით შესრულებული სამუშაოები უფლებას გვაძლევენ დავასკვნათ, რომ მცენარეთა წყლის რეჟიმი არ არის გადამწყვეტი მაღალმთის მცენარეების ცხოველმოქმედებისა და გადარჩენისათვის. წყლის ექსტრემალური ნაკლებობა, რასაც ადგილი აქვს ზოგიერთ მაღალმთიან რეგიონში, იგივენაირად გადაარჩევს სპეცი-

ფიკურ სასიცოცხლო ფორმებს და მცენარეთა თანასაზოგადოებების განსაზღვრულ ტიპებს, როგორც ამას ადგილი აქვს დაბალ სიმაღლეებზე. ასეთი გადარჩევის შედეგად, ძალიან მშრალ მაღალმთის პირობებშიც კი გვალვის სტრესის ფიზიოლოგიური სიმპტომები თითქმის უმნიშვნელოა. თუმცა, შემდეგ თავში ნაჩვენები იქნება, რომ საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვა და მცენარის კვება დიდ სიმაღლეებზეც ექვემდებარება ნიადაგის ტენიანობის პერიოდულ შეზღუდვებს.

მაღალმთაში მცენარეთა გავრცელებაზე და პროდუქტიულობაზე, უდაოდ, ნიადაგის ნაყოფიერების ცვალებადობა ზემოქმედებს. ეს ცვალებადობა სწორად ერთიდან რამდენიმე მეტრამდე სივრცის ფარგლებში ხდება და შეიძლება საკმაოდ ექსტრემალურიც იყოს, როგორც ეს ნაჩვენებია სურ. 10.1-ზე. ტრადიციული მესაქონლეობის რეგიონებში, როგორც, მაგ., ალპებში, არაგვემაზობიურმა ნიადაგის "განოყიერების ცდებმა" აჩვენა, თუ რა გავლენა შეიძლება ჰქონდეს საკვებ ნივთიერებათა ლოკალურ დამატებას (რედისტრბუცია) მაღალმთის მცენარეებზე (სურ. 10.2).

თუმცა საკითხავია, შეიძლება კი მინერალური საკვები ნივთიერებების ნაკლებობით აიხსნას მაღალმთის მცენარეთა მცირე ზომები, მათი ნელი ზრდა და ფიტოცენოზების სტრუქტურა ზოგადად. ცალკეულ მცენარეთა ზრდა თითქმის ყოველთვის სტიმულირდება საკვებ ნივთიერებათა დამატებით. ამ მხრივ, გამონაკლისს არც მაღალმთის მცენარეები წარმოადგენენ. თუმცა, შერეულ თანასაზოგადოებაში ერთი ინდივიდის (ან ერთი სახეობის) ექსპანსია იწვევს სხვათა შეზღუდვას. ამიტომ მცენარეთა თანასაზოგადოებები (მცენარეთა სხვადასხვა სახეობების ერთობლიობები) არასოდეს არ არიან საკვები ნივთიერებებით ლიმიტირებული. ასაღმა სახეობებმა შეიძლება შეეცადონ ძველი. აქედან გამომდინარე, განმარტება "ლიმიტირება საკვები ნივთიერებებით" დაზუსტებას მოითხოვს (1-ლი თავი). თუ, ერთი მხრივ, ეკოსისტემა ორგანიზმთა ერთობლიობაა, რომელთაგან თითოეულს თავისი სპეციფიკური ნიში და თვისება აქვს და დამოკიდებულია სპეციფიკურ გარემომცველ მატრიქსზე, ლიმიტირების კონცეფციას, როგორც აგრონომიულ პრობლემას, აზრი ეკარგება. ეკოსისტემის შემადგენლობა ასახავს ინდივიდთა ყველა ამ პოტენციურ შეზღუდვას და ზოგიერთი შეზღუდვის მოხსნით შეიძლება დაირღვეს მთლიანი სტრუქტურა.

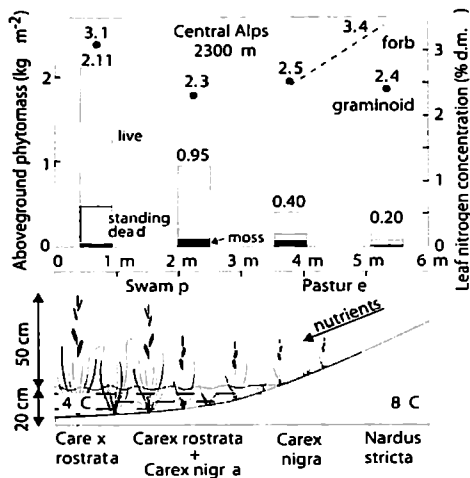
რას გულისმობენ, ჩვეულებრივ, როდესაც საკვებ ნივთიერების შეზღუდვას განიხილავენ როგორც ადგილმდებარეობის წარმოებულს და ყურადღების მიღმა რჩება თანასაზოგადოების სტრუქტურა? ამ, უფრო

აგრონომიული თვალსაზრისით, შეზღუდვის მოხსნა აეტომატურად ნიშნავს სხვა, საკვებ ნივთიერებათა მიმართ უფრო მომთხოვნ, უფრო ძლიერი სახეობების ზრდის გაადვილებას (Chapin et al., 1986). აუცილებელია გარკვევით გაიმიჯნოს გავლენა გენეტიკურ სტრუქტურებზე და მშრალი მასის პროდუქცია რესურსების მომარაგების სხვა ცვლადებისაგან, მაგრამ ეს საკმაოდ რთულია, როდესაც საქმე გვაქვს ბუნებრივი სისტემების დაბალ პროდუქტიულობასთან.

კლდოვან მთებში და ალპებში საკვლევ ნაკვეთებზე (იხ. ზემოთ) სასუქის შეტანა ხელს უწყობს მცენარეთა ზრდას. განსაკუთრებით ეფექტურია აზოტის დამატება. აქედან გამომდინარე, აზოტი შეიძლება ჩაითვალოს მაღალმთის მცენარეთა პროდუქტიულობის ძალიან ძლიერ მალიმტირებელ ფაქტორად. თუ ნიადაგის ყველა საკვებ ნივთიერებათა მარაგი საბოლოო ვაშში დამოკიდებულია სუბსტრატის გამოირეცხვაზე, აზოტის შემცველობა დამოკიდებულია, უმთავრესად, ბიოლოგიურ აქტივობაზე – აზოტის ფიქსაციასა და მის წრებრუნვაზე. ამიტომ მაღალმთის ნიადაგების დაბალი ტემპერატურა შეიძლება კვლავაც დავასახელოთ მცენარის მიერ აზოტის შთოვისების მთავარ შემზღუდველ ფაქტორად (Bliss, 1971; Billings, 1974). ამიტომ წინამდებარე თავი ფოკუსირებული იქნება აზოტზე, როგორც მცენარეთა კვების კოდზე, თუმცა განვიხილავთ აგრეთვე, ფოსფატებსა და სხვა საკვებ ნივთიერებებს (Bowman, Seastedt, 2001). პირველი ორი თავი ნიადაგის მინერალურ ნივთიერებათა მოკლე მიმოხილვა და მათი კონცენტრაციების შეფასებაა. შემდეგ, განვიხილავთ საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვას, მარაგს, აზოტის ფიქსაციას და მიკორიზას. ბოლოს, შეჯამდება მცენარის სასასუზო რეაქციები აზოტის დამატებაზე.

ნიადაგის საკვები ნივთიერებები

მაღალმთის ნიადაგებში აზოტის კონცენტრაცია კორელირებს ორგანულ ნივთიერებათა საერთო კონ-



სურ. 10.1 მაღალმთაში, ძლიან დიდ სიმაღლეებზე კი, საკვებ ნივთიერებათა მკვეთრი გრადიენტები განაპირობებენ მიწში წვრილგანსხვავებებს მცენარეთა ბიომასებსა და სახეობრივ შემადგენლობას შორის (სურათზე ნაჩვენებია მაგალითი ტყის ზედა საზღვრიდან 300 მ-ით ზემოთ: ვალტენი, ტიროლის ალპები, ავსტრია). ღრმა ხრამი, რომელსაც არ გააჩნია წყლის გასასვლელი, წარმოადგენს გარემომსოფთი ფერდობებიდან ჩამოდან საკვებ ნივთიერებათა ერთგვარ რეზერვუარს. ხრამის ძირში არსებული წყალი ამ ნივთიერებებით გაჯერებულია (იხ. ფერადი მანარითი წიგნის ბოლოს). ამ ადგილას ნალექების რაოდენობა მაღალია (>1200 მმ წელი⁻¹). მათი მაქსიმალური რაოდენობა საეკვეტაციო პერიოდზე მოდის. ფერდობების ზედა ნაწილებში გავრცელებული მცენარეები არასდროს განიცდიან ტენის ნაკლებობას. ფოთლობი საკვებ ნივთიერებათა კონცენტრაციები მცირედ იცვლება. აღსანიშნავია, რომ ფოთლობი აზოტის მაღალი კონცენტრაციები აღინიშნება ტრანსპეტის ორივე ბოლოში (ავტორის გამოუქ. მონაცემები).



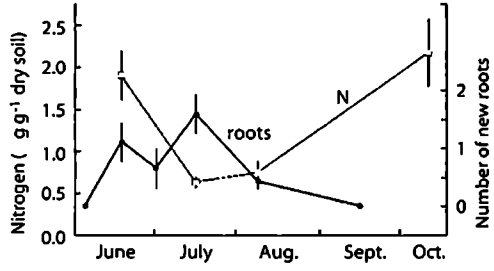
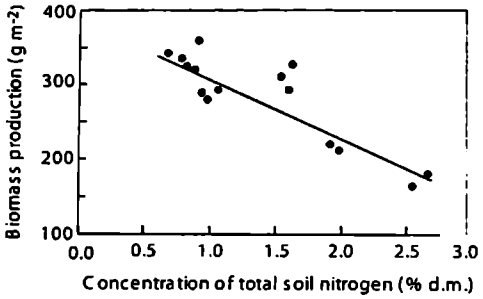
სურ. 10.2 სასუქის (მსხვილფეხა საქინლის ნაკელი) რეგულარულმა დამატებამ შესაძლებელია ბუნებრივ დაფარული მაღალმთის ფერდობი გადააკციოს შესანიშნავ მდელი. მიუხედავად იმისა, რომ ფოთლების საერთო მშრალი ნივთიერების რაოდენობა შეიძლება არ იყოს განსხვავებული, მცენარეთა და ფოთლების ზომა სასუქის დამატების შედეგად შესაძლებელია მკვეთრად განსხვავდებოდეს. სურათზე ნაჩვენებია *Rumex alpinus*-ის ფოთლები ზომამ აღწევნ 1000 სმ²-ს. ეს მასიური მცენარე ღორების საკვებად გამოიყენება. ფოტო გადაღებულია 2100 მ სიმაღლეზე. ტყის ზედა საზღვართან ახლოს (ფურკას ულ. შეიციარის ალპები).

ალპური მდელოების ფეხვთა მთავარ ჰორიზონტში (პროფილის 10 სმ სიღრმეზე) C/N შეფარდება, ჩვეულებრივ, 10-20-ის ფარგლებშია, მსგავსად დაბლობის მდელოებისა და ფოთლომცვენი ტყეებისა. ალპებში ჩატარებულმა ძალიან დეტალურმა გამოკვლევამ (Rehder, 1970) აჩვენა, რომ ზომიერი პროდუქტიულობის ადგილებში (*Poa*, *Sesleria*, *Nardus* დომინირებით) C/N შეფარდება დაბალია (8-11); უფრო მაღალი მაჩვენებლებში (12-14) დამახასიათებელია ნაკლებპროდუქტიული მდელოებისათვის (*Carex curvula*, *Carex firma* დომინირებით). ამის გამო, ბიომასის წლიური პროდუქცია უარყოფით კორელაციაშია ნიადაგში აზოტის საერთო კონცენტრაციათთან (სურ. 10.3). მცირდება იგი აგრეთვე, SOM-ის გაზრდასთან ერთად. პროფილის 20 სმ-ის სიღრმეზე ამ ალპური მდელოებისათვის N-ის მარაგი უდრდა 4.4-8.8 ტ N 3ა⁻² (დაახლოებით 0.7-1.0

ცხრილი 10.1 აზოტის კონცენტრაცია და ნახშირბადისა და აზოტის რაოდენობის შეფარდება მაღალმთის ნიადაგებში

ადგილმდებარეობა /ნიადაგი	ნიადაგის სიღრმე (სმ)	%C	%N	C/N	pH
ღღ სიმაღლეებზე გავრცელებული ყამირი ნიადაგები მჭზური მცენარეულობით					
<i>Oxyria digyna</i> -ს 4 კაბიტატი (3500 მ, აშშ)		0,3	-	5,4	
კორდიანი ნიადაგი (4250 მ, ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინა)	0-15	0,7	0,10,	6,4	
	20-45	0,3	07	4,6	
მაღალმთის შეკრული მდელოები					
მდელოს 2 ტიპი (2750 მ, ჩრდილო-დასავლეთ კავკასიონი)	0-5 7,8	0,8	10	4,0	
	10-15	2,0	0,25	8	3,8
მდელოს 3 ტიპი (3500 მ, კლდოვანი მთები)	0-10	14,5	1,2	12	5,1
მდელოს 8 ტიპი (2600 მ, შვეიცარიის ალპები)	0-5	9,5	0,5	19	
	5-10		0,3		-
ისლიანი მდელო (2550 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია)	0-10		1,0		3,8
ისლიანი მდელო (2300 მ, ჰოჰე ტაუერნი, ტიროლის ალპები, ავსტრია)	0-5	10	0,6	17	5,6
	10-15	1,0	0,036	28	4-5
მდელოს 6 ტიპი (2000 მ, ბავარიის ალპები, გერმანია)	0-5	17	1,5	11	5-7
მაღალმთის ქონდარა ბუჩქნარები					
პიონერი მცენარეებით დაფარული თავისუფალი სივრცეები (2050 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) ჰუმუსის შრე		6	0,2	30	3,8
<i>Loiseleuria</i> -ს ბუჩქნარი (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) ორგანული შრე	5-20	42	1,0	42	2,6
<i>Loiseleuria</i> -ს ბუჩქნარი (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) ჰუმუსის შრე	20-25	8	0,3	27	3,3
<i>Loiseleuria</i> -ს ბუჩქნარი (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) გამოფიტული შრე	25-50	4	0,3	12	4,2
<i>Vaccinium</i> -ს ბუჩქნარი (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) ორგანული შრე	5-25	45	1,6	28	2,6
<i>Vaccinium</i> -ს ბუჩქნარი (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) ჰუმუსის შრე	20-30	29	0,9	32	3,3
<i>Vaccinium</i> -ს ბუჩქნარი (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) გამოფიტული შრე	30-65	5	0,3	17	4,5
მაღალმთის სუბტროპიკული და ტროპიკული მცენარეულობა					
მთა ვილჰელმი (> 3450 მ, ჰაჰუე ახალი გენეა)	ტუნდრა	12	0,5	23	5,0
	კორდები	15	0,9	17	6,1
	ჭაობი	19	1,3	15	5,7
მთა კენია (4150 მ, გივანტური როზეტული მცენარეებით დაფარული ადგილები, კენია)	ფერდობი	6	0,4	15	5,2
	ვაკე	14	1,0	13	6,1
პარამო ელ ბანკო (3800 მ, ევენსუელა)	ფერდობი	5	0,3	17	4,1
	ვაკე	10	1,6	6	4,9
მაღალი ანდეზის ნახევარდაბნო (4800 მ, ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინა)	ნივალური	1,3	0,1	13	5,1
	კორდები	1,2	0,1	12	5,2

დამრეკალეული საშუალო შნიშვნელობები (სტანდარტული გადახრები უგულვებელყოფილია, ხოლო ნიადაგის პორიზონტები – გამარტივებული). ავტორები (ზემოდან ქვემოთ): Mooney, Billings (1961); Körner, Halloy (gamouqv. monac.); Raboutov (1987); Fisk, Schmidt (1995); Galland (1982); Holzmann, Haselwander (1988); Danneberg et al. (1980); Posch (1980); Rehder (1976a); Newinger (1972); Larcher (1977); Wade, McVean (1969 cit. Hope et al., 1976 მიხედვით); Rehder (1994); Barnola, Montilla (1997); Ruthsatz (1977).



სურ. 10.3 მიწისხედა ბიომასის ნეტო-სეზონური დაგროვება და მალაღობის ნიადაგში საერთო აზოტის კონცენტრაცია უარყოფითად კორელირებენ. ეს გამოწვეულია იმით, რომ ნიადაგის საერთო აზოტი წარმოადგენს ნიადაგის ორგანულ ნივთიერებათა ფუნქციას, რომელიც, თავის მხრივ, დაკავშირებულია ნიადაგის მკაცრანობასთან (Jaeger, Monson, 1992).

სურ. 10.4 ნიადაგში საერთო მინერალური აზოტისა და *Bistorta bistortoides*-ში ფესვების წარმოქმნის სიჩქარის სეზონური დინამიკა მალაღობის *Kobresia*-ს მდელოზე (კლდეიანი მთები, კოლორადო, აშშ) (Jaeger, Monson, 1992)

კგ N მ⁻² პროფილის ბოლო სიღრმისათვის). ეს მონაცემები ძალიან ახლოსა დაბლობის ეკოსისტემების მაჩვენებლებთან (0.75-1.0 კგ N მ⁻²; ყველაზე მაღალი მაჩვენებლით – 2 კგ N მ⁻² მარადმწვანე ტყეებისათვის; Killham, 1994). შვეიცარიის ეროვნულ პარკში მდელოებზე C/N შეფარდება, როგორც წესი, ბევრად მაღალია (უმეტესად ის 14-30-ის ფარგლებშია). ნიადაგში ფოსფატის შეფარდებები გალანდის მიდამოებში მერყეობს 5-სა და 16-ს შორის (საშუალოდ, 9±3; n=8).

ყოველთვის იქნება არადამაჯერებელი და ვერ ასახავს ნიადაგში არსებულ აზოტის ფაქტობრივ მარაგს. ბუნებრივ სისტემაში "მცენარე-ნიადაგი" ნიადაგის ძალიან ცოტა თავისუფალ ელემენტებს შეიძლება შეეხვედეთ მიუხედავად იმისა, რომ მცენარეთა მოთხოვნილება მათზე შეიძლება დაკმაყოფილებულიც კი იყოს. მცენარის აქტიური ზრდა გულისხმობს ნიადაგში თავისუფალი მისაწვდომი საკვები ნივთიერებების არსებობის ნაკლებ ალბათობას. ამაში თავისი წვლილი შეაქვთ ნიადაგის მიკრობებს, რომლებსაც მინერალიზირებული აზოტი ბმულ მდგომარეობაში გადაკავთ. თავისუფალი საკვები ნივთიერებების ყველაზე მაღალი კონცენტრაციები აღინიშნება გაზაფხულზე, თოვლის დნობის დროს, მოვიანებით კი მათი შემცველობა კლებულობს (Rehder, 1976b; Lipson et al., 1999; Jaeger et al., 1999; სურ. 10.4).

აზოტისა და სხვა საკვებ ნივთიერებათა ეს მარაგი, რომელიც მჭიდროდ არის დაკავშირებული SOM-თან, უშუალოდ მცენარეთა მიერ ვერ შეითვისება. ის "მინერალიზაციის" პროცესის შედეგად გადადის ხსნად ფორმაში და მხოლოდ ამის შემდეგ ხდება მისაწვდომი მცენარეებისათვის. მაგრამ ნიადაგის წყლის ექსტრაქტებში საკვები ელემენტების კონცენტრაციები არ გვაძლევენ ამ ელემენტთა ჭეშმარიტი მისაწვდომობის პირდაპირი შეფასების საშუალებას. ისინი მხოლოდ იმ მონეტში აფიქსირებენ თავისუფალი საკვები ელემენტების შემცველობას, რომელიც შეიძლება ძალიან დაბალი იყოს მცენარეებისა და მიკრობების მიერ მათი იმწუთიერი შთანთქმის გამო (Rehder, 1970; Jaeger, Monson, 1992). რადგან არსებობს საკვებ ელემენტთა დამატების (შტანის) ნორმები ფესვებისთვის, ისევე, როგორც მათი კონცენტრაციებისთვის ნიადაგის ხსნარში, რომლებიც განსაზღვრავენ მცენარეთა ზრდას (Ingestad, 1981), ნიადაგის ექსტრაქტი დროის გარკვეულ მომენტში

მალაღობის მთავე ნიადაგების ხსნარებში, ჩვეულებრივ, ამონიუმის აზოტი დომინირებს. მაგრამ, როგორც ეს რედერმა (Rehder, 1970) აჩვენა, კორეიანი ნიადაგებისთვის (pH=6) ეს არის არა უფრო ინტენსიური მიკრობული გამოყოფის, არამედ მცენარეთა მიერ ნიტრატების სწრაფი რესორბციის შედეგი. ალპურ მდელოზე, სადაც დომინირებს ისლი (*Carex*) და pH 4-ის ტოლია, აღინიშნა NO₃-N-ის 1.3-4-ჯერ უფრო ინტენსიური შეთვისება, ვიდრე NH₄⁺N-ისა (Arnon, 1997). ზოგიერთ მკვლევარს (Atkin, 1996; Michelsen et al., 1996) მიაჩნია, რომ NO₃⁻ წარმოადგენს აზოტის მნიშვნელოვან

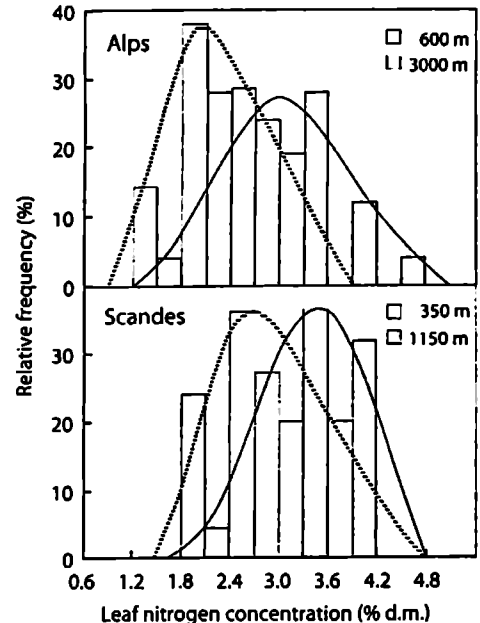
წყაროს არქტიკაშიც და არგუმენტად მოჰყავთ ხსნადი ორგანული აზოტი, როგორც ცივ ნიადაგებში N-ის მნიშვნელოვანი წყარო (Chapin et al., 1993; Michelsen et al., 1996; Eviner, Chapin, 1997; Lipson, Monson, 1998; Lipson et al., 1999; Miller, Bowman, 2002). ამ უკანასკნელმა ავტორებმა აჩვენეს, რომ საველე ცდებში მაღალმთის სახეობათა შორის საკმაო განსხვავებაა $\delta^{15}\text{N}$ -ის თვალსაზრისით: NH_4^+ -ისთვის $\delta^{15}\text{N}$ მაღალია, NO_3^- -ისთვის კი მალთან დაბალი.

საკვები ნივთიერებების რეჟიმი მაღალმთის მცენარეებში

ექსტრემალური სიტუაციების გამოკლებით, საკვები მინერალური ნივთიერებების კონცენტრაცია მცენარის ქსოვილებში არ არის უშუალოდ დაკავშირებული მინერალური ნივთიერებებით მცენარის მომარაგებასთან, მაგრამ ღიდწილად დამოკიდებულია იმ გზაზე, რომელშიც ჩართავს მათ მცენარე შთანთქმის შემდეგ. საკვები ნივთიერებათა კონცენტრაციები შეიძლება იყოს დაბალი არა მარტო სხვადასხვა ფაქტორით განპირობებული მომარაგების შეზღუდვის გამო, არამედ გამოწვეული მცენარეთა ინტენსიური ზრდითაც, როდესაც ნახშირბადის ნაერთთა აკუმულაციის გამო, შესაძლოა მოხდეს მინერალურ ნივთიერებათა განზავება. ქსოვილებში საკვებმა ნივთიერებებმა შეიძლება მიადწიონ მალთან მაღალ კონცენტრაციებსაც კი მათი ჭარბი მომარაგების ან ზრდის შენელების მიზეზით. ქსოვილებში საკვები ნივთიერებების ანალიზი წარმოადგენს გვაძლევს იმაზე, თუ როგორ იყენებს მცენარე მინერალურ ნაერთებს, როგორია მისი მეტაბოლური აქტივობის მინიმალური და მაქსიმალური პოტენციალი (ე.ი. ფოტოსინთეზის მაქსიმალური სიჩქარე), რადგან საკვები ნივთიერებათა კონცენტრაცია, ცილის კონცენტრაცია და ფიზიოლოგიური აქტივობა, როგორც წესი, მჭიდროდ ურთიერთკორელირებენ.

ცნებები "მაღალი კონცენტრაცია" და "დაბალი კონცენტრაცია" შედარებითა და ხშირად – შემთხვევითიც. მაგალითად, თუ ვინმე განასაზღვრავს აზოტის საშუალო სეზონურ კონცენტრაციებს ფოთლომცვენი ხეების, ან ბალახოვანი მცენარეების ფოთლებში და მიიღებს მშრალი მასის მხოლოდ 1.5%-ს, ის ამ მაჩვენებელს შეაფასებს როგორც მაღალ დაბალს (რამაც შეიძლება უპარანეგლუსი ფოტოსინთეზის მხოლოდ შედარებით დაბალი ინტენსივობა). იგივე კონცენტრაცია მარადმწვანე ფოთლებში შეესაბამება იქნება, როგორც ნორმალური, ან მაღალი. ბალახოვან მცენარეთა ფოთლებში

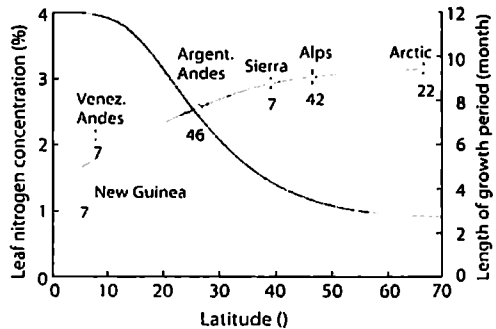
3-4% N ფასდება როგორც მაღალი. როდესაც კონცენტრაცია 2.5%-ის ახლოსაა, შეიძლება დაბეჯითებით ითქვას, რომ საკვლევი ფოთლები ნორმალურ ფარგლებში ფუნქციონირებენ. მილიანი მცენარის ღონეზე ზრდის ლიმიტირების შესახებ რაიმე დასკვნების გაკეთება შეუძლებელია. მცენარე შეიძლება სრულიად შეაჩეროს ახალი ფოთლების წარმოქმნა (მაგ., ნიადაგის ხსნადი აზოტის გამოლექვის გამო) და ამით შეინარჩუნოს საკვები ნივთიერებათა "დექვტორი" ღონე დარჩენილ ფოთლებში. მაშასადამე, "საკვები ნივთიერებათა სტატუსი" თანამედროვე შეხედულებით ნიშნავს ამა თუ იმ ქსოვილის უჯრედების მომარაგების სტატუსს. გარკვეული მიახლოებით, ქსოვილში საკვები ნივთიერებათა კონცენტრაციებმა შეიძლება ასუსტი გავლენა კითხვაზე: განიცდის თუ არა ესა თუ ის ქსოვილი რომელიმე საკვები ელემენტის სერიოზულ დეფიციტს?



ხურ. 10.5 აზოტის კონცენტრაცია (მშრალი ნივთიერების %) ატლებში და ჩრდილოეთ სკანდინავიაში დაბალ და მაღალ სიმაღლეზე გავრცელებულ მცენარეთა ფოთლებში. ატლები: 2.87 ± 0.73 და 2.40 ± 0.62 ($n = 25/21$ სახეობა; $p = 0.02$); სკანდინავია: 3.18 ± 0.51 და 2.80 ± 0.58 ($n = 22/25$; $p = 0.02$) (Küster, 1980b).

მაღალმთის მცენარეთა ქსოვილებში სვეცეცხვითი სეზონის პიკზე მინერალური საკვები ნივთიერებების გლობალურმა შესწავლამ გვჩვენა, რომ მათი კონცენტრაციები (განსაკუთრებით აზოტისა და ფოსფორის შემცველი ნივთიერების) იზრდება სიმაღლის მატებასთან ერთად (Körner, 1989b; სურ. 10.5). ძალიან დიდ სიმაღლეებზე მცენარეთა ფოთლებში აზოტის შემცველობამ შეიძლება 4-5%-ის მიღწიოს. ეს ტენდენცია ჩანს სხვადასხვა კლიმატურ ზონაში, მცენარეთა სხვადასხვა ფორმაში, სახეობათა ძალიან დიდ რაოდენობაში. ის არ შემოიფარგლება ფოთლებით, არამედ მოიცავს ფესვებს და გაუხვევებელ ღეროებს და ელინდება უფრო მკვეთრად, როდესაც გაანგარიშება ხდება ფოთლის ფართის ერთეულზე, რადგან ფოთლები სიმაღლის მატებასთან ერთად სქელდება. ცალკეული სახეობების ამ კუთხით შესწავლა სიმაღლის ექვრო გრადიენტში ხაზს უსვამს ამ ტენდენციის უნივერსალობას (Körner, Cochran, 1985; Woodward, 1986; Morecroft et al., 1992a).

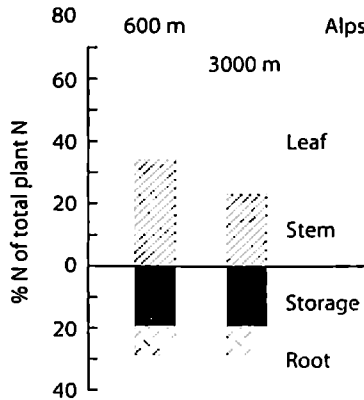
უნდა ითქვას, რომ ასეთი სიმაღლისეული შედარებები მართებულია მხოლოდ იქამდე, სანამ სახეობათა შესადარებელი ეგუფები განიხილება განსაზღვრულ კლიმატურ საზღვრებში (იხ. 1-ლი თავი) და ძალაშია მხოლოდ ბალახოვან მცენარეებში, ბუჩქებსა და ხეებში ცალკეულად. ამ სასიცოცხლო ფორმების სახეობებისგან შემდგარი მთელი თანასაზოგადოებისთვის ეს მიდგომა შეიძლება არ გამოდგეს, თუ ამ სასიცოცხლო ფორმების მოთხოვნილება იცვლება სიმაღლესთან ერთად. რადგან ბევრი ისლის, კორდიანი მარცვლოვნისა და ქონდარა ბუჩქის ქსოვილებში აზოტის მცირე და/ან ნახშირბადის მაღალი შემცველობაა, გავრდილობა მოთხოვნილებამ დიდ სიმაღლეზე შეიძლება შეამციროს აზოტის კონცენტრაცია შერეული ბიომასის ნიმუშებში. ტიპური მაგალითიან (სურ. 10.1) ჩანს, რომ პროფილის მარჯვენა ბოლოში მცენარეული თანასაზოგადოების საშუალო მაჩვენებელი განპირობებულია აზოტის დაბალი შემცველობის მქონე კორდიანი მარცვლოვნი (*Nardus stricta*), თუმცა ბიომასის მცირე ფრაქცია, რომელსაც ნაირბალახები ქმნის, ძალიან მდიდარია აზოტით. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, სიმაღლის გაზრდასთან ერთად სახეობათა კოპერენტულ ეგუფებში აზოტის შემცველობის გაზრდა არ ნიშნავს, რომ აზოტის საერთო კონცენტრაცია მთლიან ბიომასაში ასეთივე ტენდენციას გამოავლენს. უფრო მეტიც, თუ სიმაღლისეული გრადიენტის გასწვრივ ნიადაგის ქიმიური შედგენილობა, ჰაერისა და ნიადაგის ტენიანობა ან დრუბლიანობა რადიკალურად შეიცვლება (როგორც არიდული მწვერვალის მქონე ზოგიერთი ტროპიკული ტყის შემთხვევაში), დაბალ და მაღალ სიმაღ-



სურ. 10.6 დალახოვან მცენარეთა ფოთლებში აზოტის კონცენტრაციის ცვალებადობა სიმაღლის მიხედვით. რიცხვებით აღნიშნულია თითოეულ რეგიონში ნიმუშად აღებული სახეობათა რაოდენობა. შეინიშნება აზოტის კონცენტრაციის უარყოფითი კორელაცია სვეცეცხვითი სეზონის ხანგრძლივობასთან (Körner, 1989b).

ლეთა შედარებას ქსოვილებში აზოტის კონცენტრაციის თვალსაზრისით, მკაცრად რომ ვთქვათ, ასევე აზრი ეკარგება.

ამ მონაცემებმა გამოავლინეს განედზე დამოკიდებული საინტერესო ტენდენცია (სურ. 10.6). პოლარული მთების ნაირბალახთა ფოთლებში, შედარებით ეკვატორულ მცენარეებთან, აზოტის ბევრად მაღალი კონცენტრაციაა, მაგრამ ფოთლები უფრო თხელია (Körner et al., 1989a; სურ. 11.3). მაშასადამე, ფოთლის ფართის ერთეულზე აზოტის შემცველობა სიმაღლესთან ერთად მცირედ იცვლება. ეს "გლობალური ექსპერიმენტი" მიგანიშნებს მაღალმთის მცენარეებში აზოტის ასეთი კონცენტრაციების შესაძლო მიზეზზე. ტროპიკული მაღალმთის სახეობები არ არიან შეზღუდულნი ხანმოკლე სეზონით და ფოთლის ფართის ერთეულზე აკუმულირებენ მეტ ნახშირბადს (ფაქტობრივად, ისინი ფართობის ერთეულზე შეიცავენ 2.4-ჯერ მეტ ნახშირბადს, ვიდრე არქტო-ალპური ნაირბალახები). დღის ხანგრძლივობათა განსხვავებების გათვალისწინებით მათი ნახშირბადის პოტენციური წლიური ნამატი (ფოტოსინთეზის თანაბარი ინტენსივობისას) იქნებოდა 2.9-ჯერ დიდი, ვიდრე არქტიკის მცენარეებში (Körner, 1989b). ეს შედარება გულისხმობს, რომ ფოთლის აზოტის პროცენტული შემცველობა და ეფექტური სეზონის ხანგრძლივობა სხვადასხვა სიმაღლეზე საკმაოდ მუდმივი რჩება. როგორც ჩანს, ასეთ უკიდურეს სასიცოცხლო პირობებში სეზონის ხანგრძლივობის საპასუხოდ ნახშირბადის შემცველობა უფრო იცვლება, ვიდრე აზოტისა.



სურ. 10.6 სურ. 10.7 აზოტის განაწილება (საშუალო მნიშვნელობები) დაბლობისა ($n = 21$) და მაღალმთის ($n = 25$) ნაირბალახთა სხვადასხვა ნაწილში (Körner, 1989b).

ტროპიკული მაღალმთიანეთის მცენარეთა ფოთლებში ნახშირბადის უფრო მაღალი (და შესაბამისად, აზოტის უფრო დაბალი) კონცენტრაცია აიხსნება ფოთლის უფრო ხანგრძლივი სიცოცხლით (ნახშირბადის ამორტიზაცია იხ. მე-12 თავში), უფრო დიდი მექანიკური სიხისტითა და ბალახისმჭამელი ცხოველებისთვის ნაკლები მიმზიდველობით.

თუ სიტუაცია მთლიანი მცენარის პოზიციიდან შევხედავთ, დავინახავთ, რომ აზოტის საოცრად ერთნაირი ფარდობითი შემცველობა (თუმცა რაოდენობრივად განსხვავებული) დაბალი და დიდი სიმაღლეების ნაირბალახთან მცენარეთა ფოთლებსა და სუციალურ სამარაგო ორგანოებში (მონაცემები ალპებისთვის იხ. სურ. 10.7). მაღალმთის მცენარეთა ქსოვილებში მინერალურ საკვებ ნივთიერებათა არაორდინარულ ნაკლებობაზე არაფერი მიუთითებს. მაღალმთის ნაირბალახებში მათი კონცენტრაციები სავსებით უნდობლად შედარებას განოყიერებულ აგროკულტურულ ნიადაგებთან დაბალ სიმაღლეებზე. ეს შეიძლება დაკავშირებული იყოს იმასთან, რომ ცივ და შერეულ გარემოში მცენარეები "ცდილობენ" აზოტის "ხელგაშლილი მოხმარებით" მარაგონ ზრდა მეტად ხანმოკლე სავეგეტაციო სეზონს (Chapin et al., 1986; Körner, 1989b). მცენარეთა ზრდის პირდაპირმა ლიმიტირებამ დაბალი ტემპერატურებით (განსაკუთრებით ღამის განმავლობაში), შეუძლია კიდევ უფრო შეზღუდოს საკვებ ნივთიერებათა "განხავება"

(Körner, Pelaez-Menendez Riedl, 1989; Morecroft, Woodward, 1996). დაკვირვებებში *Betula*-ს აღმონაცენებზე აჩვენა დაბალი ტემპერატურების მიმართ აკლიმატიზაციის საპასუხო რეაქციის სირთულე. ეს დასკვნები არ უარყოფენ ეკოსისტემის დონეზე ბიომასის პროდუქციის შეზღუდვას საკვები ნივთიერებებით და არც გამორიცხავენ საკვები ნივთიერებების დამატებით ზრდის სტიმულაციის შესაძლებლობას. ეს მონაცემები უფრო მაინიშნებს იმას, რომ მაღალმთის მცენარეები იზრდებიან ისე, რომ უზრუნველყოფილი იყოს მათ ქსოვილებში მინერალურ საკვებ ელემენტთა კონცენტრაციის მაღალი დონის შენარჩუნების შესაძლებლობა.

საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვა და ბიუჯეტი

ორგანული ნივთიერებების მინერალიზაცია, ატმოსფერული ნალექები, საკვებ ნივთიერებათა გამოთავისუფლება ნიადაგის მინერალიზაციიდან და მოლეკულური აზოტის ბიოლოგიური ფიქსაცია არის ის ოთხი ძირითადი გზა, რომელთა საშუალებით მცენარეები იძენენ მათთვის აუცილებელ საკვებ ნივთიერებათა მარაგს. თუ გამოვალთ იქიდან, რომ მაღალმთის ალპიტატების უმრავლესობა საკვები ნივთიერებების ბუნებრივი და ანთროპოგენური ატმოსფერული წყაროებიდან საკმაოდ დამოკიდებულია და მხედველობაში მივიღებთ იქნურ დაბალ ტემპერატურებს, შემოაღნიშნული ოთხივე წყარო შეიძლება აღმოჩნდეს "სუსტ" პოზიციაში და მაღალმთის მცენარეების ზრდის თანამაღიმიტირებელ ფაქტორად იქცეს. რიგი ავტორების მიერ მაღალმთის ნიადაგებისთვის გამოვლენილია საერთო მარაგობული აქტივობის სხვადასხვა მუხვდღეობები (მაგ., Redier, 1970; Schinner, 1982; Holzmann, Haselwandter, 1988); საკვებ ნივთიერებათა შეთვისებაზე დაბალი ტემპერატურის მაღიმიტირებელი მოქმედება კარგად ცნობილი ფენოქენია (Chapin, 1978; Karlsson, Nordell, 1996). მორკოფტის (Morecroft et al., 1992b) აღნიშნავენ, რომ შეეცარათ სხვადასხვა სიმაღლეზე ნიადაგის მინერალიზაციის შესწავლისას სიმაღლეზე დამოკიდებული რაიმე კანონზომიერება ვერ აღმოაჩინეს. თუმცა, გარემოს სხვა ფაქტორებმა, რომლებიც აპრობირა არ არიან დაკავშირებული სიმაღლესთან, შეიძლება "დაჩაივლონ" მხოლოდ უფრო ცივი კლიმატის გაკლენა, ძირითადად მაშინ, როდესაც სიმაღლისეული განსხვავებები მცირეა (მაგ., ნალექების ლოკალური გაკლენა, მცენარეულობის ტიპი, ფეროლოგია, ნიადაგის შეფერვა და სხვ.).

ნიადაგი მინერალიზაციის სიჩქარის განსაზღვრის

კლასიკური ტექნიკა გულისმობს მთავარი მომხმარებლის – ვასკულარული (ჭურჭლოვანი) მცენარის გამო-რიცხვას. ნიადაგის ინტაქტური სინჯების შემცველი საინჟებარო მიღებისა და სხვა ინფორმაციის გამო-ყენებით შესაძლებელია გარკვეული მახასიათებელი ნია-დაგის ორგანული ნაწილიდან საკვები ნივთიერებების მიკრობული გამოყოფის ნეტო-სინჯარების განსაზღვრა.

ზომიერი სარტყლის ალპურ მდელოებზე წლიურად თავისუფლდება 0.1-5.0 გ N მ²-ზე. ზოლო ნიადაგები კლდეანი პირები სათავისუფლებენ 1.0 გ N მ²-წელი⁻¹, თუმცა ეს მაჩვენებლები საკმაოდ უხეში გამოთვლების შედეგი უნდა იყოს (Rehder, 1970; Fisk, Schmidt, 1995). ამ ავტორებმა აღნიშნეს აგრეთვე, რომ მიკრობული აქტივობის სეზონური ცვალებადობა უფრო დიდია, ვიდრე ლანდშაფტთან დაკავშირებული ცვალებადობა და, რომ თვით მიკრობებს აქვთ ძალიან მაღალი და ცვალებადი მოთხოვნილება აზოტის მიმართ, რაც, სხვა ფაქტორებთან ერთად, მკაცრად თანაგანსაზღვრავს მცენარისათვის აზოტის მისაწვდომობას. კლდეან მთებში (ნიუოტ რიჯის მდამობებში) საერთო აზოტის საშუალო მიკრობული მარაგი 10-ჯერ აღემატება მიწერაღორი-ნიაციის ყოველთვიურ სინჯარებს.

ამ თვალსაზრისით, ძალიან მწირია ინფორმაცია ტროპიკებისა და სუბტროპიკების შესახებ. რუთზატი (Ruthzatz, 1977) არგენტინის ანდეების ჩრდილო-დასავლეთ ნაწილში 2600-4800 მ სიმაღლეზე უმეტესად ნახევრადუბანოს მცენარეულობით დაფარულ მშრალ ჰაბიტატებში (9 ნაკვეთი) იკვლევდა ნიადაგში საკვები ნივთიერებების შემცველობას. კვლევის ტრანსექტის დაახლოებით შუა ნაწილში (3700-3800 მ) აღინიშნა ნიადაგის თავისუფალი ნიტრატების კარგად გამოხატული სეზონური ცვალებადობა მაქსიმუმით (1 გ ნიტრატული N მ²) პოტენციურად უმოქმელო პერიოდში და ძალიან პატარა მარაგით (< 0.1 გ ნიტრატული N მ²) – მცენარეულ ზრდის პერიოდში. ამ ნაწილში, სადაც მიწისზედა საერთო ბიომასის საშუალო მნიშვნელობები 2-4 ტ კა⁻¹ შეადგენს, წლიური მიწერაღორი უკიდურესად დაბალია (მონაცემები არ არის), რაც ეთანხმება ამ ავტორის მოსაზრებას იმის შესახებ, რომ მცენარეებს უნდა გააჩნდეთ აზოტის სხვა წყაროები, სავარაუდოთ, მიკრობული აზოტფიქსაცია.

არქტოალპური ნიადაგების მიკრობები შეიცავენ: ნახშირბადს – 3.5%, აზოტს – 7% და ფოსფორს – 35%. როდესაც ამ ნიადაგში შეიტანეს შაქარი, მიკრობული ნახშირბადი გაიზარდა, მაგრამ მიკრობული აზოტისა და ფოსფორის მარაგი იგივე დარჩა. როდესაც მათ დაუმატეს სასუქი (NPK), მიკრობული ბიომასის ნახშირბადი არ შეცვლილა, მაგრამ აზოტისა და ფოსფორის რაოდენობა გაორმაგდა, რაც მოწმობს

მაღალმთის ნიადაგების მიკრობთა დიდ მოთხოვნილებას საკვები ნივთიერებების მიმართ (Jonasson et al., 1995; Lipson, Moison, 1998). ავტორები აღნიშნავენ, რომ ფუნგიციდების დამატებისას მიკრობული ბიომასის უმეტესი ნაწილი ფუნგიციტური არ იყო. ნიადაგის მიკრობთა აზოტით ლიმიტირება გამოვლინდა აგრეთვე, ნახშირბადით მათი ინტრუზიული მომარაგების შემთხვევაში – მცენარეთა CO₂-ით ხანგრძლივად გამდიდრებამ არ იმოქმედა არც მიკრობულ ბიომასაზე და არც სუნთქვაზე (მიუხედავად ნიადაგში ნახშირბადის სუჭარბისა), ვიდრე ნიადაგში არ შეიტანეს NPK (Niklaus, Körner, 1996; Körner et al., 1997). მაშასადამე, გაბრუნებული შეხედულება იმის შესახებ, რომ დაბალ სიმაღლეებზე ნიადაგის მიკრობები, ძირითადად, ლიმიტირებულია ნახშირბადით, მაღალმთისთვის მართებული არ უნდა იყოს. მცენარისა და მიკრობის კონკურენცია აზოტისა და ფოსფორის მიმართ მაღალმთის შეკრულ მცენარეულ საფარში, როგორც ეტყობა, შეიძლება იყოს მკაცრი და მიკრობები ლიმიტირებულნი იყვნენ როგორც ნახშირბადით, ასევე აზოტითა და ფოსფორით თვით გვიან სუქცესიურ სისტემებშიც კი.

აზოტისა და ფოსფორის იმობილიზაციის თანხვედა აუცილებელია არ არის და მათმა მკაცრმა დამოკიდებულებამ ნიადაგის ტიპზე შეიძლება "გადაწონოს" სიმაღლის ნებისმიერი ეფექტი. ჩრდილოეთ შვედეთში დაბლობისა და მაღალმთის შედარებამ აჩვენა მაღალმთის ნიადაგებში აზოტის უფრო სწრაფი, მაგრამ ფოსფორის თითქმის ნულამდე დასული მიწერაღორი-ნიაცია, მაშინ, როდესაც დაბალ სიმაღლეზე ტროფიან ნიადაგებში საწინააღმდეგო სურათი გამოიკვეთა. ნიადაგის ტრანსპლანტანტების გამოყენებით ნაჩვენები იყო, რომ ეს განსხვავებები განპირობებულია ნიადაგის სპეციფიკურობით და არ არის დაკავშირებული ადგილებს შორის ტემპერატურის 4-5 გრადუსით განსხვავებასთან. მსგავსი ნიადაგსპეციფიკური საპასუხო რეაქციები შეიძლება აგრეთვე, აისხნას აზოტის ინტენსიური მიწერაღორი-ნიაცია, რომელშიც აღინიშნა შევლეთის მაღალმთიანეთში (Morecroft et al., 1992b).

როგორც ზეით აღინიშნა (Fisk, Schmidt, 1995), აზოტის ასეთი უმნიშვნელო სეზონური გამოთავისუფლება (მხოლოდ 1 გ N მ²) ნამდვილად არ არის საკმარისი საერთო ბიომასაში აზოტის ჩანაცვლების შესანარჩუნებლად მაღალმთის ძალიან მეჩხერ მცენარეულ საფარშიც კი. თუმცა მონაცემები ნიადაგის ფართობს მიმართებაში მაღალმთის მცენარეთა ბიომასაში აზოტის შემცველობის შესახებ მწირია და ამ კუთხით, მიწისქვეშა ნაწილები საკმაო ეჭვს ბადებენ. მდელოებისთვის 10 გ N მ² რაოდენობის არსებობა საკმარისი მოსალოდნელია. 6-დან 20 გ N მ² შემცვე-

ლობას აღნიშნავს მრავალი ავტორი (Rehder, 1976a; Evans, 1980; Smeets, 1980; Schilppi, Körner, 1997; Arnone, 1997), რისი 60-70% მიწისქვეშა ნაწილებზე მოდის. რადგან ბიომასის სეზონური ნეტო-პროდუქცია, როგორც წესი, არ აღემატება 200 გ შშრ. მასა მ⁻². სეზონური მოთხოვნილება "ახალ აზოტზე" (2-3 გ მ⁻²) თეორიულად გამოთვლილ მინერალიზაციის შედეგად მიღებულ მანკენებულს 2-3-ჯერ აღემატება. აზოტის სეზონური ინკორპორაცია შეესაბამება მოცემული მდელოსთვის მაქსიმალური ბიომასის აზოტის დაახლოებით 15%-ს.

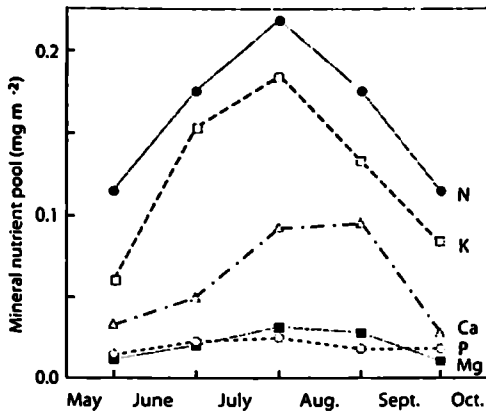
აზოტის დანაკლისის შევსება ხდება მცენარის შიდა გადანაწილებით, ატმოსფერული ნალექებით, მდნარი წყლის საშუალებით და აგრეთვე, აზოტის ფოქსაციით. აზოტის რესურსიცაა ხნიერი, მოზერებული ფოთლებიდან და გადაადგილება ახალ ქსოვილებში პირდაპირ ფოთლების შენაცვლების, ან შუალედური აკუმულაციის გზით, კარგად ცნობილი მოვლენა არქტო-ალპურ (Skre, 1985; Jonasson, 1989; Karlsson, 1994), ზომიერ-ალპურ (Jagger, Monson, 1992; Schäppi, Körner, 1997) და სუბტროპიკულ-ტროპიკულ (Sundriyal, Joshi, 1992; Beck, 1994) მაღალმთის მცენარეებში. შვედურ ფოთლების დაბრუნების პროცესში მათი აზოტის მნიშვნელოვანი ნაწილი რეუტილიზაციას განიცდის: მაგ., ალპებში *Carex curvula*-ში იგი 68%-ს აღწევს, *Leontodon helveticus*-ში

– 49% (Schäppi, Körner, 1997). დაბრუნებული ფოთლებიდან ფოსფორის "ამოღება" ამ სახეობებში 80%-ს აღწევს (Smeets, 1980). *Bistorta bistorioides*-ში ახალგაზრდა ფესვების აზოტის საერთო რაოდენობის 60% ფოთლოვანი მიწისქვეშა ბიომასის რეზერვიდან გადაადგილდება (Jagger, Monson, 1992).

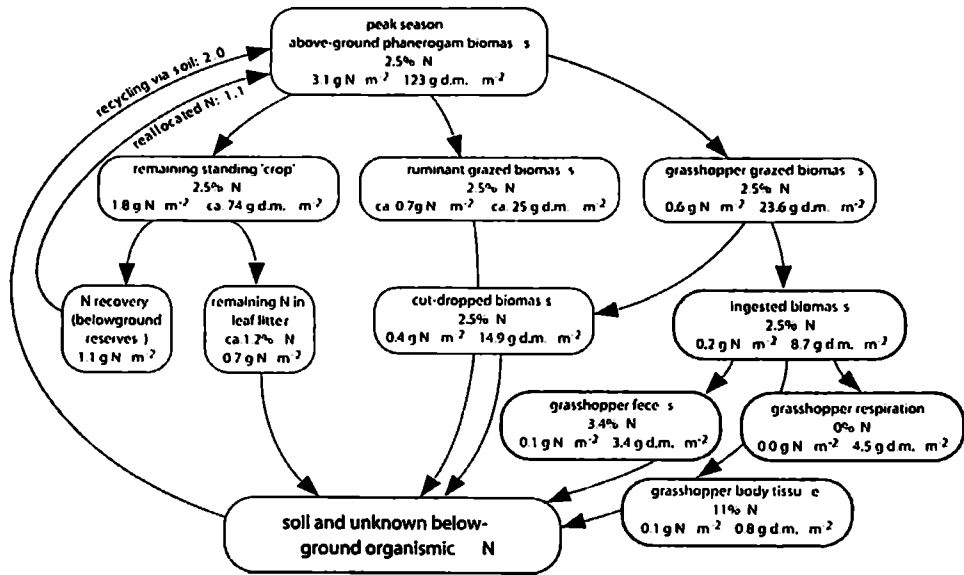
მცენარეში საკვებ ნივთიერებათა შემცველობა (განსაკუთრებით ფოთლებში) მნიშვნელოვან სეზონურ ცვლილებებს ექვემდებარება (სურ. 10.8). ამ სეზონური ცვლილებების ფუნქციონალური ატრიბუტების ყველა ნიშანი განხილულია ლიტერატურაში. ისინი მნიშვნელოვანწილად ასახავენ ორ დამოუკიდებელ პროცესს, რომლებიც ყოველთვის არ არიან დაკავშირებული აქტიური უჯრედების საკვები ნივთიერებებით მიმარაგებასთან: 1) სეზონის პირველ ნახევარში ქსოვილთა მოშლივებით განპირობებული ნახშირბადის დაგროვება, არსებითად განზავების პროცესია, რომელსაც ცოტა რამ აქვს საერთო კვებასთან; და 2) საკვებ ნივთიერებათა რეუტილიზაცია ქსოვილების დაბრუნების პროცესში სეზონის ბოლოს. როგორც ნაჩვენებია სურ. 10.8-ზე, ზომიერი და სუბპოლარული კლიმატის საწილელ მაღალმთის ზეფხალის განმაკლამაში სტაბილური გარდამავალი ფაზა შეიძლება არც იყოს გამოხატული.

როგორც საკვები ნივთიერებებით ღარიბ სხვა ვარემო პირობების მცენარეებში, მაღალმთის მცენარეებშიც, ძირითადად, მათი შწირი ნიადაგებისა და ქარიანი ჰაბიტატების გამო, განვითარებს საოცარი სამარჯველები დანაკარგების მინიმალური რისკით თავისი კვების ციკლის დასაცავად. ბალიშა სასიცოცხლო ფორმა და მკვრივი როზეტები ერთგვარი კომპრომისა მცენარის შინაგან წრებრუნვას და "ღია" წრებრუნვას შორის, რომელშიც მონაწილეობს დეტრიტი და ნიადაგი. როგორც აღნიშნული იყო მე-9 თავში, ბალიშა მცენარეები, პირველ ყოვლისა, უნდა განვიხილოთ როგორც საკვების "ზაფხადი", რომელიც იმავე დროს, ქმნის ხელსაყრელ მიკროგარემოს რეუტენტებისა და გვერდითი და დამატებითი ფესვებისათვის. საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვის მეორე საინტერესო დეტალს აღწერს ბეკი (Beck, 1994) გიგანტური აფრო-ალპური *Senecio*-ის მაგალითზე. სადაც ღეროსეული წარმოშობის დამატებითი ფესვები "იკლავენ" მათთან შესებაში მყოფ ზრუნად ფოთლებს, როგორც საკვები ნივთიერების წყაროს.

მინერალური საკვები ნივთიერებების წყურ შეიძლება აგრეთვე, გაფართოვებს ყველა მაღალმთიანეთში ბალახისმჭამელი ცხოველების არსებობით (იხ. მე-15 თავის ბოლო ნაწილი). ბუბუწოვრები ძოვენ მაღალმთის მცენარეებს საკმაოდ მაღალ მთებზეც კი (Halley, 1991; Diemer, 1992) და ალპური საძოვრების ბიომასის აზო-



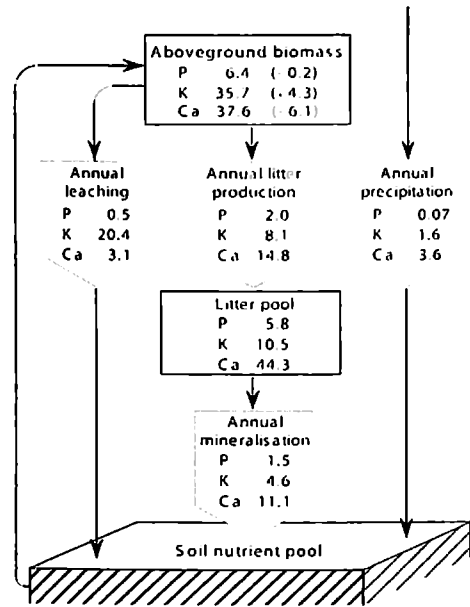
სურ. 10.8 ცენტრალურ ალპებში 2300 მ სიმაღლეზე აზოტის საერთო რაოდენობის სეზონური დინამიკა მაღალმთის მუდღის (იხლის დომინანტებით) ფანეროფიტულ ბიომასაში (Smeets, 1980).



სურ. 10.9 მაღალმთის საძოვარზე (იხლის დომინირებით) კალიებისა და ცხოველების ძოვების გავლენა აზოტის მიწისზედა ციკლზე. "Cut-dropped" ნიშნავს, რომ კალა "ჭრის" ფოთლებს და ყრის მათ ნადავზე შეუჭმულს. ცხოველთა მიერ მოძიებული ბიომასა მხოლოდ უხეშად არის გათვლილი (ამ შემთხვევაში, შუა ზეფხულში მსხვილფეხა რქოსანი საქონლის საძოვარზე ხანმოკლე "სტუმრობა" გარკვეულწილად ცვლის გარეული თიხისა და არჩევის ძოვებას, რაც ბუნებრივად იყო ჩამოყალიბებული). ბიომასის რეციკლირება ხდება არარეზიდუარულად, აღგადავ (ნაკელი, შარი), სივრცობრივი განმეორებითი საშუალოდ 20-25 წელიწადში ერთხელ. მონაცემები აღებულია Blumer, Diemer (1996), Schilpi, Körner (1997) და Schneiter, Körner (გამოუქ. მონაც.) შრომებიდან. იხ. აგრეთვე სურ. 10.16

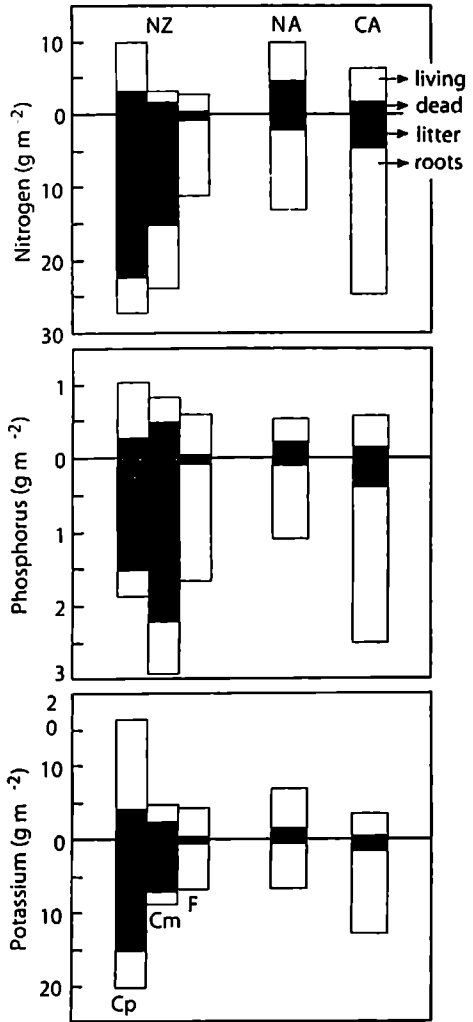
ტის წლიური ნამატის ნახევარზე მეტი შეიძლება "ათვისებულ" იქნეს სწორედ მათ მიერ (Sundriyal, Joshi, 1992; სურ. 10.12). აღბეჭდვით ბუნებრივ ალბურ საძოვარებზე (300 მ ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ) ჯიხვისა და არჩეის (რომლებიც ისტორიულად ამ სიმაღლეზე ძოვენ) მოცილებამ სრულიად მოულოდნელი შედეგი გამოიღო: ექვსი წლის შემდეგ შემოღობილი მიწის ნაკვეთზე სეზონის პიკზე ფანეროგამული მასა 16%-ით ნაკლები იყო მიწის შემოღობვამ ნაკვეთთან შედარებით, სადაც ძოვება გრძელდებოდა (მკვდარ მცენარეთა და დეტრიტის მასის ჩათვლით, რომელიც სხვადასხვა წლის კუმულაციურ ეფექტს ასახავს). შემოღობილ თანასაზოვაროებში მნიშვნელოვნად შემცირდა ნაირბალახების წილი (Schneiter, Körner, გამოუქ. მონაცემები). მამასადავ, ამ კუთხით ძოვება დადებით გავლენას ახდენს ბიომასის პროდუქციასა და მცენარეთა საზოვარი

მრავალფეროვნებაზე, ამასთანავე, ის პასუხისმგებელია ამ სისტემაში საკვებ ნივთიერებათა მნიშვნელოვანი ნაწილის წრებრუნვაზე (სურ. 10.9). ნაკლებად ნათელია უხერხემლო ცხოველთა გავლენა, რომლებმაც შეიძლება მცენარეთა თანასაზოვაროებაზე იმოქმედონ უფრო მეტად, ვიდრე დიდი ზომის ცხოველებმა. მაგალითად, კალიებმა შეიძლება გაანადგურონ მიწისზედა ბიომასის 20-30% (Blumer, Diemer, 1996; სურ. 10.9). ვინაიდან, ეს ხელს უშლის სეზონის ბოლოს აზოტის "დაბრუნებას" მცენარეში, მათ მიერ შეჭმული ბიომასის სულ ცოტა ნახევარი მაინც აზოტის მიკრობული წრებრუნვის "მსხვერპლი" ხდება (Dearing, 2001).
ლოტერატურა მაღალმთის მცენარეების საკვებ ნივთიერებათა ბოუეტის შესახებ არცთუ მდიდარია. განსაკუთრებით ცოტა რამ არის ცნობილი მიწისქვეშა პროცესების შესახებ. ეკოლოგიური თეორიის თანახმად,

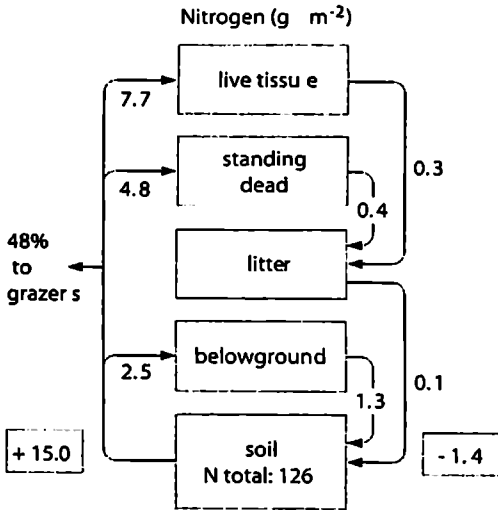


სურ. 10.10 მაღალმთის ქონდარა ბუჩქნარის საფარის მინერალურ ნივთიერებათა ბიოეკეტი (კგ კმ⁻²წლ⁻¹) 2000 მ სიმაღლეზე კონსტრუქციის ახლოს, ავსტრია. სხვა საკვები ნივთიერებისათვის იხ. Larcher, (1977).

მაღალმთის მცენარეულობას აქვს კვების დაბალანსებული ბიოეკეტი პატარა ნეტო-ნამატებითა და დანაკარგებით და თითქმის მუდმივი საერთო მარაგები. ეს არის არსებითად, რაც ნანახი იყო მაღალმთის ქონდარა ბუჩქების თანასაზოგადოებისათვის International Biological Programme-ის ფარგლებში (Larcher, 1977). მაგალითისთვის, სურ. 10.10-ზე მოყვანილია საკვებ ნივთიერებათა ნაკადები სამი ბირთვითი ელემენტისათვის *Loiseleuria*-ში. ეს მარადმწვანე ქონდარა ბუჩქი წლიურად თავისი მიწისზედა ნაწილების ფოსფორის 40%, ხოლო კალიუმის 80%-ის რეციკლირებას ახდენს. კალიუმის ნაკადის უმეტესი ნაწილი მოდის მწვანე საფარზე. ფოსფორისა კი - დეტრიტზე, რომლის მარაგები უფრო დიდია. სვედეგტაციო სეზონის პიკზე დეტრიტზე მოდის მიწისზედა ცოცხალი და მკვდარი მცენარეული მასის ფოსფორის 48%, კალიუმის 54%, მაგნიუმის 52%, რკინის 80%, კალიუმისა კი მხოლოდ 22%. ეს ტიპი-



სურ. 10.11 მინერალურ ნივთიერებათა განაწილება მაღალმთის სამ კორდონ მარცვლოვან თანასაზოგადოებაში ახალ ზელანდიას (NZ) და ევროპის ალპებში (NA - ჩრდილოეთი ალპები; CA - ცენტრალური ალპები). ალპურ თანასაზოგადოებებში, ახალ ზელანდიურიდან შედარებით, აღინიშნა საკვებ ნივთიერებათა უფრო დიდი მარაგი (Rehder, 1976a; Evans, 1980; Smeets, 1980).



სურ. 10.12 კომპლექსში მალაღობის საძოვარ მდელოზე აზოტის აკუმულაციური სეზონური ნაკადები (გ მ⁻²) ფიტომასის სხვადასხვა შრეში (ფოსფორისა და კალიუმის შესახებ იხ. Sundrial, Joshi, 1992).

ური სიტუაცია მალაღობის მრავალი ეკოსისტემისათვის. დეტრიტის მარაგი და მისი დაშლა ზოგიერთ მალაღობის დაკორდებულ მდელოზე შეიძლება იყოს უფრო მნიშვნელოვანიც, განსაკუთრებით, როდესაც ემატება მკვდარი მიწისქვეშა მცენარეული მასაც (იხ. ასალი ზელანდიის მაგალითი, სურ. 10.11).

როგორც წესი, მიწისზედა ბიომასასთან შედარებით, მიწისქვეშა ბიომასა მეტ მინერალურ საკვებ ნივთიერებებს შეიცავს (სურ. 10.11), მაგრამ ძალიან ცოტა რამ არის ცნობილი იმის შესახებ, თუ რა დროის განმავლობაში რჩება ესა თუ ის საკვები ელემენტი ფესვებში. ზოგი მცენარე ევარულობს, რომ ფოსფორის რეციკლირების დროა 2.2 წელი, აზოტისა - 1.7, ხოლო კალიუმისა კი 1.5 წელი (Sundriyal, Joshi, 1992). საკვებ ელემენტთა ნაკადის მათი მოდელი (აზოტის ნაკადი ნაჩვენებია სურ. 10.12) აჩვენებს, რომ ფიტომასაში საერთო სეზონური ნაკადის (15 გ N მ⁻²) 1/3 ზრდის პერიოდის განმავლობაში ხდება ნეკრომასაში - დეტრიტში, ან მცენარის სწორმდგომ მკვდარ ნაწილებში.

ფოსფორის დინამიკა ბევრად ნაკლებად შესწავლი-

ლია, ვიდრე აზოტისა და ხშირად განიხილება მიკორიზასთან კავშირში (იხ. ზემოთ). აზოტით გამდიდრების საპირისპიროდ, მალაღობის პირობებში ფოსფორით განოციერება, როგორც ჩანს, ბევრად ნაკლებად მოქმედებს მცენარის ზრდაზე. სახვინათ აზოლოდ მცირე ჯგუფი (უმეტესად უმიკორიზოები) რეაგირებენ ფოსფორით განოციერებაზე. თეოდოსისა და ბოუმანის (Theodose, Bowman, 1997; იხ. აგრეთვე, ბოლო თავი) მიერ აღპურ მდელოებზე ცდებში მნიშვნელოვანი ეფექტი შემწნეული არ ყოფილა (Bolliger, Körner, გაბუქე. მონაცემები). შეიძლება, მალაღობის მცენარეებმა ევოლუციის პროცესში თავისი ზრდისა და ფოსფორის შეთვისების ეფექტურობა მოუსადაგეს მომარაგების გრძელვადიან სტატუსს, როგორც ამას ვარაუდობენ ჩაინი და ოჩელი (Chapin, Oechel, 1983), რომლებმაც შეისწავლეს *Carex aquatilis*-ის არქტიკული და მალაღობის ეკოტიპები. მათ ნახეს, რომ სტანდარტულ პირობებში ცივ, ფოსფორით ღარიბ ნიადაგებში ფესვებს შთანთქმის უფრო მაღალი უნარი ჰქონდათ, ვიდრე თბილ და უფრო ნოყიერ ნიადაგებში. მათ აგრეთვე, აღნიშნეს, რომ ფოსფორის ლოკალურ მისაწვდომობას უფრო გამოხატული სელექციური გავლენა ჰქონდა ფოსფორის შთანთქმის მახასიათებლებზე, ვიდრე ტემპერატურას.

აზოტის ფიქსაცია

მალაღობის მცენარეებს ახასიათებთ როგორც სიმბიოზური (ძირითადად პარკოსნებში), ასევე თავისუფალბაქტერიული აზოტფიქსაცია (Holzmann, Haselwandter, 1999). სიმპლიის მატებასთან ერთად სიმბიოზური აზოტფიქსაციის ფარდობითი წილი მცირდება, მაშინ, როცა ბაქტერიული აზოტფიქსაციისა (ცინაობაქტერიის) - იზრდება. ეს მარტივად აისწავება: პარკოსნები დიდ სიმბიოტებზე ნაკლებად გვხვდება, ვიდრე სხვა ფანეროგამური გვარები. ისინი მაღალ სასიცოცხლო ზონამდე (თოვლის ხაზის ზემოთ) საერთოდ ვერ აღწევენ. თუმცა, მინერალიზაციის შედეგად მიღებულ აზოტთან შედარებით, აზოტის ამ ორივე წყაროს საერთო სეზონური წილი მცირეა.

მალაღობაში, სადაც არ უნდა იყოს პარკოსანი მცენარე, მისი ფესვები ყოველთვის დაკოფირილია. რამდენად აქტიურია ბაქტერია კოფრში, შეიძლება შევაფასოთ აცეტილენის აღდგენის სიწიფით, ან, ნაკლებად ზუსტად - აზოტის სტაბილური იზოტოპის δ¹⁵N გამოყენებით. მიკორიზა აზოტის ამ მიმზე ფორმას ვერ არჩევს, მაშინ, როდესაც ამას ადვილად ახერხებენ რედუცენტები ნიადაგში და ამ გზით ცვლიან დეტრიტის წარმომავლობის მქონე აზოტის იზოტოპურ შედგენილობას. ცხრ.

ცხროლი 10.2 მა-
ლაჰობისა და სუბარ-
ქტიკულ პაბიტატებში
აზოტის სტაბილური
იზოტოპის გამოყვანა
პარკოსანი და არა-
პარკოსანი სახეობებ-
ბიდან (ზი¹⁵N±SD)

პაბიტატი	პარკოსნები	δ ¹⁵ N	δ ¹⁵ N-ის შიშენელობები არაპარკოსნებისთვის
იზოთაინუკატილი. მექსიკა, 4000 მ ნიუოტ რიჯი, კოლორადო, აშშ. 3600 მ	<i>Lupinus sp.</i>	0,69	-4,55±1,43 (8)
	<i>Trifolium nanum</i>	0,05	-1,59±0,72 (2)
	<i>T. dasyphyllum</i>	-0,05	
	<i>T. alpinum</i>	-1,02	-4,00 (-9)
	<i>T. pallescens</i>	-1,31	
ფურკას ულ., შვეიცარიის ალპები, 2470 მ	<i>T. badium</i>	-1,72	
	<i>T. pratense ssp. nivale</i>	-1,34	
	<i>Lupinus arcticus</i>	0,00	-4,90±1,60 (2)
	<i>Astragalus alpinus</i>	-1,50	-3,90±1,70 (9)
	<i>A. frigidus</i>	-2,00	
აღასკის ჩრდილოეთის მთისწინები			
აბისკო, ჩრდილოეთ შვედეთი, 1150-4500 მ			

Körner (გამოუქ. მონაც.), Bowman et al. (1996), Nadelhoffer et al. (1996), Michelsen et al. (1996). *Astragalus*-ის ორ სახეობაში აღინიშნა კორები და ყველა არაპარკოსანთან შედარებით აზოტის ბევრად მაღალი შეღწევა-
ლობა, რაც მოუთხოვს აზოტის ძლიერ ფიქსაციას მუხუდავად უარყოფითი δ¹⁵N±SD-ისა. არაპარკოსანთა
საშუალო მონაცემებიდან გამოირიცხა Ericaceae-ს, ნახვერადარაზიტული Scrophulariaceae-ს წარმომადგენლები
და ისეთი არაპარკოსანი სიმბიოტური აზოტფიქსატორები, როგორცაა *Draca* და *Alnus* (იხ. ტექსტი).

10.2-დან ჩანს, რომ დიდ სიმაღლეებზე გავრცელებულ
პარკოსნებში δ¹⁵N უახლოვდება ატმოსფეროსთვის დამა-
სასათებელ შნიშენელობას, რომელიც ნულის ტოლია;
არაპარკოსნების უმეტესობაში კი δ¹⁵N, ჩვეულებრივ,
უარყოფითია (მაგრამ არის საყურადღებო გამონაკლისე-
ბი, რომლებიც განხილული იქნება ქვემოთ).

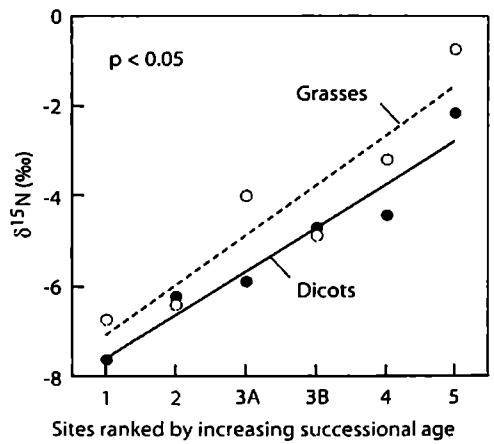
აეტილენის აღდგენის სინჯების მონაცემები ადას-
ტურებენ 3650 მ სიმაღლეზე კლდოვან მთებში
Trifolium dasyphyllum-ში აზოტის სიმბიოზურ ფიქსა-
ციას (Wojciechowski, Heimbrook, 1984; Johnson,
Rumbaugh, 1996). ბოუმანმა და თანაავტორებმა
(Bowman et al., 1986) საველე და ლაბორატორიული
ცდების კომბინირებით მიღებული შედეგების საფუძ-
ველზე დასაკენეს, რომ *Trifolium*-ის სხვა სახეობების
იგივე აღვილიდან აზოტზე თავისი მოთხოვნილების
70%-დან 100%-მდე იმპაყოფილებენ აზოტის სიმბიო-
ზური ფიქსაციის გზით. სხვა ცხრა სახეობისთვისაც
მსგავსი შედეგებია (60-90%) მიღებული (Jacot et al.,
2000a). ამ აუტორების მიხედვით, იქ, სადაც პარკოს-
ნებია, ნიადაგის ფართის ერთეულზე აზოტის ფიქსაცია
მერყობს 0.1-სა და 0.8 გ N მ⁻²წ⁻¹ ფარგლებში. იმავე
ტექნიკის გამოყენებით ალპებში სათბურის პირობებში
ჩატარებულმა ცდებმა აჩვენეს, რომ ნიტროფენაზური აქ-
ტივობა 100-ჯერ უფრო მაღალია პარკოსნებში
(*Trifolium badium*), ვიდრე არაპარკოსან სახეობებში
(Holzmann, Haselwandter, 1988). ეს პარკოსნები აფიქსი-
რებდნენ 0.8 გ N მ⁻²წ⁻¹-ის ექვივალენტურ რაოდენობას

– ზუსტად იმდენს, რამდენსაც მიუთითებდნენ ბოუმანი
და თანაავტორები (Bowman et al., 1996). არაპარკოსან
მცენარეებში მაქსიმუმმა შეადგინა მხოლოდ 0.008 გ N
მ⁻²წ⁻¹. სახეობისგან დამოუკიდებლად, ლაბორატორიაში
ქოთანში კულტივირებულ მცენარეებში ნიტროფენაზის
აქტივობა იყო მაღალი, როდესაც მცენარეებს ათავსებ-
დნენ 22°C-ზე. როგორც ჩანს, ნიადაგის დაბალი ტემპერ-
ატურა თრგუნავს ფერმენტის აქტივობას მგელოს პი-
რობებში. ჯეკოტი და თანაავტორები (Jacot et al., 2000a)
ალპური მგელოსათვის აღნიშნავენ სიმბიოზური აზო-
ტის წილის შემცირებას 16%-დან მთიან ადგილებში
9%-მდე დაბალ სიმაღლეებზე, რაც პარკოსნების დატეი-
თებული მოთხოვნილების (და არა აქტივობის) შედეგი
უნდა იყოს. უნდა დავუმართო ავტოვებ, რომ მაღალმთის
მცენარეულობაში პარკოსანთა აზოტმაფიქსირებელი
სიმბიოზური ასოციაციების გარდა არის სხვა ასოცია-
ციებიც – აქტინომოკორიზული *Draca*-ი, მაღალმთის
ბუნებები და *Alnus*-ი ამის კარგად ცნობილი მაგალითებია.

თვით ფაქტი, რომ სახეობათა განსაზღვრული ჯგუ-
ფები არ შიქტანეს ცხრ. 10.2-ში, მათი შნიშენელობის
ხაზგანსიხ მიხნით, აჩვენებს, რომ არსებობს δ¹⁵N-ის
ცვალებადობის მრავალი სხვა პოტენციური წყარო –
ზოგი მათგანი ცნობილია, ზოგი კი ჯერ არა. მაღალ-
მთის ეკოლოგისათვის ძალიან შნიშენელოუნია δ¹⁵N-ის
ისეთი უკიდურესი შნიშენელობები, როგორც ნანახია
Ericaceae-ში (ძალიან დაბალი, -9%) და Cyperaceae-ში
(ძალიან მაღალი, +3.5%). ეს განსხვავებები აზოტის

განსხვავებული წყაროებითა (ნიადაგის პორიზონტები, მდნარი წყალი, აზოტის სხვადასხვა ნაერთები) და სხვადასხვა ტიპის მიკრობით აიხსნება (Michelsen et al., 1996; Nadelhoffer et al., 1996). მაგალითად, $\delta^{15}\text{N}$ -ის დისკრიმინაცია მინერალიზაციის პროცესში განაპირობებს $\delta^{15}\text{N}$ -ის უფრო მაღალ შემცველობას ხშირ, უფრო მეტად რეკალცინირებული ჰუმუსის ფრაქციაში. შეიძლება, ისლებსათვის მისაწვდომია ორგანული აზოტის ეს განსხვავებული და ძალიან სტაბილური ფორმები. მეორე მხრივ, რიცცაყეუ-სთვის მისაწვდომია 15N -ით უკიდურესად გაღარიბებული წყაროები (შესაძლებელია, რომ ისინი ორგანული აზოტის რემინერალიზაციის შედეგია), რომლებიც მისაწვდომი ხდება ერიკოიდური მიკრობის წყალობით. ისლებს მაღალი 15N ვერ აიხსნება მიკრობის არარსებობით, რადგან, მაგ., *Carex curvula*-ს ($\delta^{15}\text{N}$ $0.0 \pm 1.23\text{‰}$) ნამდვილად აქვს ენდომიკორიზა, მაშინ, როდესაც მიკულსენისა და თანავეტორების (Michelsen et al., 1996) მიერ შესწავლილი *Carex vaginata* ($\delta^{15}\text{N}$ $0.5 \pm 0.4\text{‰}$) უმიკორიზოა, მაგრამ ორივე სახეობაში აღინიშნება მსგავსი, შედარებით მაღალი $\delta^{15}\text{N}$ (მიკორიზის შესახებ იხ. ქვემოთ). შესაძლებელია აგრეთვე, რომ ეს ისლები იყენებდნენ მათი ფეხების ზღაპირზე მიმდინარე აზოტფიქსაციას. ათი არქტიკული მარცვლოვნის (იზოლიდულ "პერანგში" აღმონიშნულია ციანობაქტერიის (იზოლირებული სახეობები ეკუთვნოდა გვარებს: *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Klebsiella*, *Azospirillum*) (Nosko et al., 1994). თავისუფლადმცხოვრები ბაქტერიების გამოყოფა სიმბიოზურადმცხოვრები ბაქტერიებისაგან მიკრობი-მცენარე ასოციაციის თვალსაზრისით საკმაოდ ხელოწერად გვეჩვენება და ჯერ კიდევ დასადგენია არის თუ არა მცენარისათვის ის პირდაპირი გზა აზოტისაქენ.

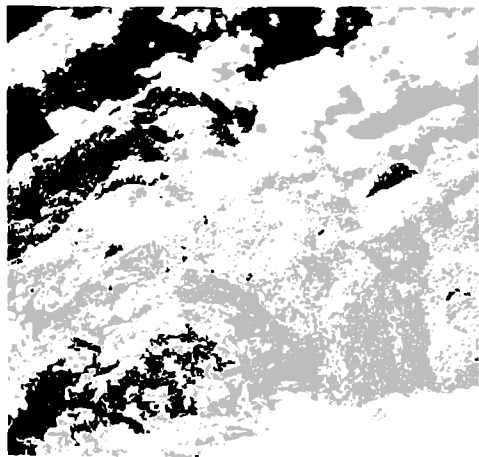
როგორც ჩანს, შეიძლება არსებობდეს გარკვეული კავშირი, ერთი მხრივ, ნიადაგის ასაკსა და სტაბილურობას და, მეორე მხრივ, მცენარეში $\delta^{15}\text{N}$ -ის შემცველობას შორის (სურ. 10.13). დაბალი pH-ისა და ჰუმუსით მდიდარ, ძალიან ძველ და ღრმა ნიადაგებზე მცხოვრებ მცენარეებში $\delta^{15}\text{N}$ ნაკლებად უარყოფითია (სურ. 10.13-ზე ნაჩვენებ მაგალითში დაახლოებით -2‰; პარკონები და ისლები მხედველობაში არ მიიღება), მეტ-ნაკლებად ანალგაზრდა, ძალიან მოუწესრიგებელ, არაორგანულ სუბსტრატებზე მოზარდ მცენარეებთან შედარებით (დაახლოებით -7‰; ამ შემთხვევაში ეს არის ყინულისგან მხოლოდ რამდენიმე ათეული წლის წინ განთავისუფლებული მყინვარის წინა კიდე). ამის ასხნა ძნელია. მყინვარის პირას გავრცელებულ მცენარეებს მხოლოდ თოვლის მდნარ წყალზე გახსნილი აზოტის იმედ უნდა ჰქონდეთ, მაშინ, როცა უფრო



სურ. 10.13 $\delta^{15}\text{N}$ -ის პროფილები მარცვლოვნებსა და არაპარკონს ორლებნიანებში, რომლებიც გავრცელებულია განსხვავებული ასაკისა და მდგრადობის მქონე მთელ რიგ ნიადაგებზე. დაწყებული არაორგანული, ძალიან დარღვეული მყინვარისპირა სუბსტრატთან (1) და დამთავრებული ძალიან ძველი, მაკვე ორგანული ნივთიერებით (SOM) მდიდარი ნიადაგებით (5). კაბიტატები ნაჩვენებია სურ. 4.3-ზე: ცენტრი – მინვარისპირა; მარცხნივ – 3 და 3 უბნები; მარჯვნივ – მე-2 უბანი (უბნები 4 და 5 არ ჩანს, მაგრამ ისინი იმავე სიმაღლეზეა) (ავტორის გამოუქ. მონაც.).

გვიანი სუქტესიები მაკცრად დამოკიდებულნი არიან აზოტის წრეჭრუნვისაგან (15N -ის დაგროვება ნიადაგში). როგორც არ უნდა იყოს ამ განსხვავების მიზეზი, ნათელია, რომ აზოტის წყაროები ძალიან ძველი მცენარეთა ამ (სხვაგვარად განსხვავებულ) ჯგუფებში, რომლებიც ერთნაირ სიმაღლეზე, ერთმანეთთან უშუალო სიახლოვეს იზრდებიან, ძალიან განსხვავებულია.

იმის გამო, რომ ძალიან ძველი მცენარეულობაში პარკონები იშვიათია, ხოლო აზოტის ციკლი კი საკმაოდ ხანგრძლივი, თავისუფლად მცხოვრები ციანობაქტერიის მიერ აზოტის ფიქსაცია, როგორც ეტყობა, ძალიან მნიშვნელოვანია, ყოველ შემთხვევაში, მთის საშუალო სიმაღლეებზე. თავისუფლად მცხოვრები აზოტ-ფიქსატორების საკმაოდ მაღალი აქტივობა აღინიშნა კლდოვანი მთების ტენიან მდელოებზე (Wojciechowski, Heimbrook, 1984). თუმცა, ციანობაქტერიის მიერ პროდუცირებული აზოტის მნიშვნელობა, ალბათ, უფრო განვითარებადი ნიადაგების აზოტის შენეარებით გრძელვადიან გამდიდრებაში, ვიდრე მისაწვდომი აზოტით მცენარეთა ამწუთიერ მომარაგებაში. ამის მიზეზი აზო-



სურ. 10.14 "კრიპტოგამული ქერქი" (სისქე 3.5 მმ), წარმოქმნილი წყალმტენარებით, ძალიან პატარა ხავესებით (*Nardya bruderi*, *Kiactria falcate Anthelia Juratzkiana*), ან ისეთი ხავესებით, როგორცაა *Polytrichum sexangulare*. ლიქენებით და, შესაძლოა, გრძელე კონარბაქტერიებით, ფარავს საკმაოდ დიდ ფართობებს ასაღვანარ- და და მუხხური მცენარეულობით დასახლებული სოტო და ციფა მალაღობის კაბიტატებისა (მთა მატერნაპირის მონეარის მდამოუ- ბი, 2500 მ, შვეიცარიის ალპები, იხ. გრძელე სურ. 42) ისრით ნაქენება ადგილი, სადაც ქერქი დარღვევდა. მიკროსკოპული ხავენარებისა და ორგანული ქერქის დარჩენილი ნწილის $\delta^{15}N$ იდენტურია, ხოლო მნიშვნელობა კი უარყოფითი (-6.6‰) ეს ნიშნავს, რომ ხავენარიანი იყენებენ აზოტის იგივე წყაროს, რასაც სხვა ორგანიზმები და, რომ ეს წყარო არ იქნება უშუალოდ აზო- ტის ბაქტერიული ფიქსაცია, მაგრამ ის განიცდის ^{15}N -ის მნიშ- ვნელოვან გამაყოფინ (ორივე კომონენტში აზოტის კონცენტრა- ცია შეადგენდა მშრალი ნივთიერების 1,2‰-ს; მაგრამ მინერალური მტერის მილიანად მოცილება ვერ მოხერხდა) (აუტორის გამოუქ- მონა).

ტის ძალიან დაბალი სეზონური ნამატია. თავისუფლად მტხოვრები ბაქტერიის მიერ აზოტის წლოური ფიქ- საციის ძალიან დაბად სინჩარტებს აღნიშნავენ ალასკის შიდა რაიონების არქტიკულ ტუნდრაში (Chapin et al., 1991), კოუმანსა და თანამშრომლებს (Waughman et al., 1981) მიანწათ, რომ ტუნდრაში მცენარის მიერ შთო- ვისებული აზოტის 5%-ზე ნაკლები მოდის აზოტის ბიოლოგიურ ფიქსაციაზე, რომელიც მოიცავს ციანობაქ- ტერიულ აქტივობას ლიქენებთან (მაგ., გვარები: *Peltigera*, *Stereocaulon*) და ხავენებთან ასოციაციაში, რაც ხშირად ქნის კრიპტოგამულ ქერქებს (სურ. 10.14). ციანობაქტერიული აქტივობის რაიმე დამამტკიცებელი

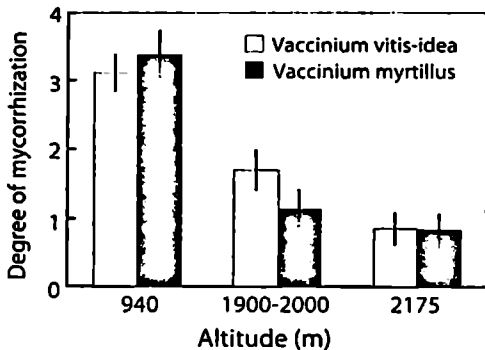
ნიშნები უმაღლეს მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვართან ახლოს (ალპები, 3000 მ) ნანახი არ იქნა (Waughman et al., 1981).

რადგან აზოტის სეზონური ფიქსაცია ასე მცირეა, მაღალბოსის მცენარეთა აზოტით მომარაგების დიდი წილი მის წრებრუნებაზე მოდის. თუმცა, აზოტის ხსნა- დი ნაერთების დამატებითი წყარო არის ნალექები, ძირითადად კი მდნარი წყალი. მათში აღინიშნება რო- გორც ამინომის, ასევე ნიტრატების შედარებით მაღა- ლი კონცენტრაციები (Haselwandter et al., 1983; Bowman, 1992) ამ აუტორის მონაცემებით, თოვლის მდნარი წყლის წლოური "შენატანი" გერყვობს 0.1-დან 0.6 გ N მ⁻²-ს შორის, თოვლის სფერის სისქის მიხედ- ვით ხსნადი ატმოსფერული აზოტის ბუნებრივ წყა- რობს სულ უფრო მეტად ემატება ანთროპოგენური წყაროები. სწორედ ამან განაპირობა ალპებში ხსნადი აზოტის დეპოზიტის გაზრდა 0.5-დან 1.4 გ N მ⁻²-მდე (Psenner, Nickus, 1986; Graber et al., 1996; იხ. მე-17 თავი) ჩვენ არ ვიცით, როგორ იმოქმედა ამ მოვლენამ და როგორ იმოქმედებს ის მომავალში. ერთი შედეგი ამისა შეიძლება იყოს აზოტით ლიმიტირებული სიტუა- ციის შეცვლა ფოსფორლიმიტირებული. ნალექებით განაპირობებული ხსნადი ფოსფორის წლოური დეპოზი- ტი ცენტრალურ ალპებში მხოლოდ 7 მე მ⁻²-ია (Psenner, Nickus, 1986). ეს დაახლოებით 30-ჯერ ნაკ- ლებია ბიომასის წლოურ მოთხოვნილებასთან შედარე- ბით. აქედან გამომდინარე, ფოსფორით მომარაგება რჩება უფრო დამოკიდებული ნიადაგში მიმდინარე პროცესე- ბზე, ვიდრე აზოტით მომარაგება.

მიკორიზა

მაღალბოსის მცენარეებში გვხვდება მიკორიზის ყველა ცნობილი ტიპი: ექტომიკორიზა (მაგ., *Salix*, *Dryas*, *Polygonum*, *Kobresia*-ს სახეობებში), რიკიოიდუ- ლი მიკორიზა (*Ericaceae*-ს სახეობებში), ვეზიკულა- რულ-არბუსკულარული (VA) მიკორიზა (ნაირბალახე- ბისა და მარცვლოვნების უმეტესობა, ისლების ნაწილი) და ორქვიდების მიკორიზა კი. გვხვდება აგრეთვე მე- ვანათა უმეკობრივი სახეობები (Gardes, Dahlberg, 1996). კიდევ ერთ განსაკუთრებულ კატეგორიას წარ- მადგენს მუქე-ტიხზრული ჰიფებიანი სოკოს ასოცია- ციები (მრავალი სახეობა, *Carex*-ის გვარის ჩათვლით), რომლებიც ასევე სიმბიოტებია (Haselwandter, 1987).

მიკორიზაცია, როგორც წესი, იკლებს სიმაღლის მა- ტემასთან ერთად, მაგრამ VA მიკორიზა და მუქე-ტიხ- რული ჰიფების ასოციაციები გვხვდება ძალიან მაღალი კლდეებისა და ნაშალ კაბიტატებშიც, თუმც ძალიან



სურ. 10.15 ევროპის ალპებში *Vaccinium myrtillus*-ში და *Vaccinium vitis-idea*-ში მიკორიზაციის ცვლილება ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლეზე. გლეკოზამინის კონცენტრაციები მიკორიზებულ ფესვებში მიცემულია გ მგ⁻¹-ზე ფესვის შრად ნოტიორებზე გაღანჯარიშებით. ამ ადგილას ტყის ზედა სახეობა 2000 მ-ზეა (Haselwandter, 1979).

მცირე რაოდენობით (Haselwandter, 1987; Read, Haselwandter, 1981; ix. Väre et al., 1997 აღმოჩენილი გამოხატვის; სურ. 10.15). ალპებში 3000 მ-ის ზევით მთლიანად იზოლირებულ მცენარეთა უმეტესობა უმიკორიზოა, თუმცა მუქი ტიხრული ჰიფებიანი სოკო აქაც შეიძლება შეგვხვდეს (*Ranunculus glacialis*, *Cerastium uniflorum*, *Poa laxa*; Read, Haselwandter, 1981). ამ ადგილების მცენარეების წვრილი ფესვების განფენილობისა და ბიომასის ანალიზმა ცხადდყო, რომ შედარებით დაბალი სიმაღლეების იმავე სახეობებთან, მათი ფესვთა სისტემა გაცილებით მეტად არის განვითარებული. შესაძლოა, ეს დაკვირვებული მიკორიზაციის კომპენსაცია (იხ. მე-12 თავი).

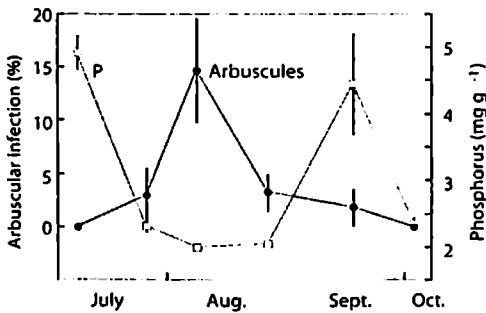
მუქი-ტიხრული ჰიფებიანი სოკოს საყოველთაო გავრცელება (იმ მცენარეებშიც კი, რომლებიც თავისუფალი არიან "პირობითი" მიკორიზაციისგან) მოუთითებს ამ ენდოფიტების გარკვეულ ფუნქციონალურ მნიშვნელობაზე. *Carex firma*-ს სტერილური და ირრკულირებული ინდივიდების შედარებამ აჩვენა, რომ მცენარის ზრდა და ფოსფორის შეთვისება უფრო ინტენსიურია ჰიფების არსებობის შემთხვევაში. ეს მცენარისა და სოკოს ურთიერთმოქმედებაზე მოუთითებს (Haselwandter, Read, 1982). მაგრამ გაურკვეველია დამოკიდებულება, თუ არა მცენარე სოკოზე, თუკი ის ძალიან მაღალ სიმაღლეზე იზრდება. მძვედელობამში მიიღეს რა, რომ ამ ადგილებში მცენარეული საფარი ღარიბია, ზრდა

ნელია, საევეტაციო სეზონი ხანმოკლეა და არსებობს მოთხოვნილება მდნარი წყლის საკვებ ნოტიორებზე, მკვლევარები მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ ასეთ სასიცოცხლო გარემოში მოთხოვნილება სიბზიზურ ასოციაციებზე არ არსებობს, ან ძალიან მცირეა (Haselwandter et al., 1983).

მიკორიზის ფორმირება არ არის დამოკიდებული მხოლოდ მცენარის სახეობაზე და ჰაბიტატის სიმაღლეზე, ის დამოკიდებულია აგრეთვე ნიადაგის ლოკალურ პირობებზე. ვაიომინგისა და მონტანას შტატებში შედარდა მაღალმთიანი კირქვიანი და კაუკიანი ადგილები, სადაც მცენარეულ საფარს ფართობის 60%-ზე ნაკლები უჭირავს და აღინიშნა, რომ 32 ფანეროგამული სახეობიდან (*Carex*-ის ორი სახეობის ჩათვლით) მხოლოდ 2 იყო უმიკორიზო. არ იყო მიკორიზებული *Draba*-სა (*Brassicaceae*) და *Astragalus*-ის (*Fabaceae*) სახეობები. აღმოჩნდა, რომ მიკორიზაცია უფრო ინტენსიურია კირქვიან ნიადაგებზე, რაც ფოსფორის ნაკლებობით შეიძლება აიხსნას (*Lesica, Antibus, 1986*). მიკორიზაციის პროცესზე ნიადაგის სპეციფიკურ გავლენას აღინიშნავენ სხვა ავტორებიც (*Barnola, Montill, 1997*). მათი დაკვირვებით, ნოტიო და ნოყიერი ადგილების მცენარეთა ფესვები ნაკლებად იყენენ მიკორიზებულნი, შედარებით მშრალი და ნაკლებადნოყიერი ადგილების მცენარეებთან (ვენესუელის ანდეზი, 3800 მ). უმიკორიზო აღმოჩნდა *Carex*-ის მხოლოდ ერთი სახეობა, *Cyperaceae*-ს სხვა სახეობები ივითარებდნენ მიკორიზას.

ერთად აღებული ეს დაკვირვებები მოწმობს იმას, რომ მიკორიზა მაღალმთის მცენარეთა არსებობის ჩვეულებრივი შემადგენელი ელემენტია. ამასთანვე, ის უფრო დამახასიათებელია დაბალი სიმაღლეებისა და მწირი ნიადაგებისათვის. ის იშვიათია მაღალ სიმაღლეებზე იზოლირებულად არსებულ მცენარეებში, სადაც, უმეტესად, არარაგანული ნიადაგებია. არ არსებობს რაიმე პრინციპი, თუ ნიშანი, რომელიც გააერთიანებდა უმიკორიზო მცენარეულ ოჯახებს, თუმცა დაბალ სიმაღლეებზე უმიკორიზო სახეობები ხშირად *Cyperaceae*-სა და *Brassicaceae*-ს ოჯახების წარმომადგენლებია.

თუკი ზემოხსენებული გამოკვლევები გვიხატავს მაღალმთის მცენარეულობაში მიკორიზის გავრცელების შედარებით კარგ სურათს, მისი ფუნქციის შესახებ შედარებით ნაკლებია ცნობილი. მაგალითად, აღინიშნება დროებითი ურთიერთკავშირი *Ranunculus adoneus*-ში პასუტრიოუმების განვითარებასა და მცენარის მიერ ფოსფორის დაგროვებას შორის (*Mullen, Schmidt, 1993*max. 10.16). აზოტის იზოტოპის ფარდობითი შემცველობის შესახებ ზემოთ მოყვანილი მონაცემები, აგრეთვე მოუთითებენ აზოტის მპოვებაში მიკორიზის სპეციფიკურ დანიშნულებაზე (*Michelsen et al., 1996*).



ზურ. 10.16 კვლევან მთებში გავრცელებულ თოვლისსირა სახეობაში (*Ranunculus adoneus*) მიკორიზის სეზონური დინამიკა და ლეროებში ფოსფორის დაგროვება (Mullen, Schmidt, 1993).

გარდა ამისა, მაღალმთის ისლებზე ჩატარებულმა ცდებმა ნათლად აჩვენეს, რომ ფოსფორით მომარაგება შეიძლება გაუმჯობესდეს მუქი-ტინხრული ჰიფებიანი სოკოს არსებობისას (Hasselwandl, Read, 1982). როდესაც მაღალმთის მცენარეებს ოთხი თანმიმდევრული სეზონის განმავლობაში CO₂-ის ვაზრდილი კონცენტრაციებით ამარაგებდნენ, ისინი აღარ იზრდებოდნენ, მაგრამ მათ ქსოვილებში მნიშვნელოვნად მატულობდა არასტრუქტურული ნახშირწყლების შემცველობა, რაც ნახშირბადის სიჭარბეზე მეტყველებს (Chapin, Körner, 1997), მაგრამ მიკორიზაციის ზარისხი დომინანტურ სახეობაში (*Carex curvula*) მნიშვნელოვნად არ იყო შეცვლილი (Schertler, ob. Körner et al., 1997). ამრიგად, მიკორიზაციის ზარისხი არ უნდა იყოს დამოკიდებული მასიპნძელი მცენარის ნახშირბადით მომარაგების სტატუსზე, ყოველ შემთხვევაში. ამ სუქცესიის გვიან სტადიაში მყოფ ისლიან თანასახვადობაში.

მცენარეების საპასუხო რეაქციები საკვები ნივთიერებებით მომარაგების ცვლილებებზე

რა ემართება მაღალმთის მცენარეებს, როდესაც მათ გარშემო მისაწვდომი საკვები ნივთიერებები ჭარბადაა? ბუნებრივად ასეთი სიტუაცია მდნარი წყლის ჭარბმა ნაკადმა, ან ცხველის ნაკელმა შეიძლება განაპირობოს. საკვებ ნივთიერებათა დამატება ყოველთვის ისეთი დრა-

მატული როლია, როგორც ეს ნაჩვენებია სურ. 10.1-ზე, ან სურ. 10.2-ზე. ხანმოკლე დროში საპასუხო რეაქციათა საზღვრები შეიძლება ნულიდან ზრდის მიმდინელოვან სტიმულაციამდე შეიცვალოს. ამასთანავე, ნიადაგის ხანგრძლივად განოციერების შედეგად შეიძლება თავი იჩინოს რამდენიმე ათეული წლის შემდეგ (Ilegg et al., 1992). ამ ავტორმა მოინახულა და შეაფასა მაღალმთის საძოვრებზე ნიადაგის განოციერების პირველი მეცნიერული გამოცდის ადგილი, რაც გასული საუკუნის დასაწყისში დაიწყო (Lüdi, 1936). 2000 მ სიმაღლეზე შევიცარიის ალპებში ტყის საზღვართან ახლოს არსებულ საძოვრებზე (*Nardus*-ის დომინირებით) ჩატარებული ამ კლასიკური ექსპერიმენტის შედეგი არის ის, რომ ნიადაგში NPK-ს ყოველწლიურმა რვეულარულმა შეტანამ (დაახლოებით 40 კგ სა⁻¹, შეტანილი ამონიუმის სულფატის სახით) მთლიანად შეცვალა თანასახვადობის სტრუქტურა და 7-ჯერ გაზარდა ბიომასა, რომელმაც მიაღწია 350 გ შმრალ მასას მ⁻²-ზე. ასეთი დიდი ნამატი გამოიწვია მაღალმთიანი სახეობების მხოლოდ მცირე რაოდენობის სტიმულაციამ. თანასახვადობიდან საერთოდ გაქრნენ *Vaccinium vitis-idaea* და *Gentiana kochiana*. ეს ნაკეებიც კვლავ განოციერდა 1946 და 1950 წლებში და აქ საკვები ნივთიერებების (N და P) კონცენტრაციები მაღალი იყო 30 წლის შემდეგაც (Ilegg et al., 1992).

მაღალი ღარიბი ადგილებიც კი, როგორც არის, მაგალითად, მყინვარის წინა კიდე ძალიან მეჩხერი პირველმოსახლე მცენარეულობით (სურ. 4.3 ცენტრ-ში), განოციერებას ინტენსიური რეაქციით ასუსობენ. ორი სეზონის განმავლობაში 100 კგ N მ⁻² შეტანამ (ყოველ სეზონში) განაპირობა *Poa alpina*-ს ისეთი ინტენსიური ზრდა, რომ იგი თანასახვადობის დომინანტი გახდა – მისი მწკანე ლაქები შორი მანძილიდანაც კი შეინიშნება (სურ. 10.17).

ვაითინგის მთებში ღიდ სიმაღლეებზე ნიადაგის აზოტით გამდიდრებაზე ჩატარებულმა დაკვირვებებმა (Scott, Billings, 1964) აჩვენეს, რომ აზოტის მისაწვდომობა არ ზღუდავს მცენარის ზრდას. დიემერი (Diemer, 1992) აღნიშნავს, რომ ალპებში 2600 მ-ზე აზოტის სასუქის დამატებამ არ იმოქმედა *Ranunculus glacialis*-ის პოპულაციების დინამიკაზე. შოტლანდიის მაღალმთიანეთში ამონიუმის ნიტრატის სახით აზოტის შეტანას (100 კგ სა⁻¹) *Alchemilla*-ს ზრდა არ გამოუწვევია (Morecroft, Woodward, 1996). ეს დაკვირვებები გაცივრებას იწვევს, ამ საკმარის ტენიან გარემოში საკვები ნივთიერებების გამოტუტვითი სასუქების სწრაფი დანაკარგების მხედველობაში მიღების შემთხვევაშიც კი. როდესაც შევიცარიის ცენტრალურ ალპებში 2500 მ-ზე სავევტაციო სეზონის მეორე ნახევრის ბოლოს



სურ. 10.17 მინერალსმკვდომ სუბსტრატზე სასუქების შეტანით გამოწვეული ხილული ეფექტი დამუშავებიდან 2 წლის შემდეგ (ნაკეთის ზომა – 1 მ²; ადგილმდებარეობა ის. სურ. 4.3-ის ცენტრში) (Heer, Körner, 2002).

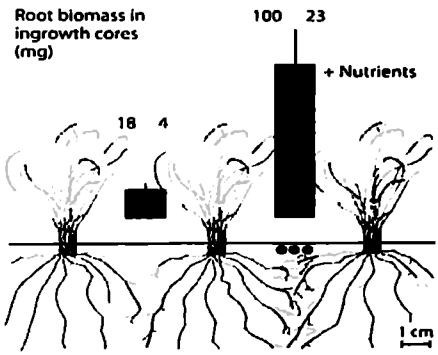
მცირე დოზებით (40 კგ კა-1წ⁻¹) შეტანილ იქნა აზოტის თხიერი სასუქი, ისლების თანასაზოგადოების მიწისზედა ბიომასა გაორმაგდა (მიწისქვეშა ბიომასა არ შეიცვალა) და ასეთად დარჩა ოთხი წლის განმავლობაში (Körner et al., 1997). აზოტის თხიერი სასუქის შეტანის მსგავსი შედეგი აღინიშნა ევროპის მრავალ დაბლობ რეგიონშიც.

ისლების თანასაზოგადოებების ბიომასის პროდუქციის მნიშვნელოვანი სტიმულაცია აღინიშნა ავსტრიის ცენტრალურ ალპებში (2300 მ; ტყის სახეღარი – 2000 მ; 100 კგ N კა-1წ⁻¹ ამონიუმის სახით; Huanold et al., 1980). ¹⁵N-ის გამოყენებით ჩატარებული გამოკვლევების შედეგად მიღებულ იქნა ძალიან საინტერესო შედეგები. ¹⁵N-ი შეტანილი იყო ერთხელ – პირველი წლის სეზონის დასაწყისში. გაირკვა, რომ: (1) ¹⁵N-ის მნიშვნელოვანი რაოდენობა მცენარეებში აღინიშნა მხოლოდ დამუშავების პირველი წლის განმავლობაში (მცენარეთა მიერ შეთვისებულ იქნა შეტანილი აზოტის საერთო რაოდენობის 13-20%); (2) შემდეგ საეკვეტაციო სეზონში ¹⁵N-ის შეთვისება დაეცა 5%-მდე, ხოლო მესამე წელს – 0.5%-მდე; (3) ძალიან ცოტა მონიშნული აზოტი აღმოჩნდა ნიადაგში 30 სმ-ის კვეთით – 1%; როზოსეგროში (1-3 სმ-იანი შრე) პირველ წელს აღინიშნა აზოტის საერთო რაოდენობის კველაზე

დიდი შემცველობა (60-70%), ძირითადად ორგანული ფორმით; ორი წლის შემდეგ აზოტის მთელი რაოდენობის 50% ამ პორიზონტში იყო თავმოყრილი; მთელი შეტანილი აზოტის 70%-ზე მეტი ნიადაგში რჩებოდა მესამე წლამდე; (4) მთელი რაოდენობის 1% იყო ხსნადი 3 სმ-ის სიღრმეზე ნიადაგის ზედაპირიდან, 49 დღის განმავლობაში შეტანიდან და შემდეგ წელს ის შემცირდა 0.2-0.5%-მდე; (5) ნიადაგის თავისუფალი ნიტრატების კონცენტრაციები უმნიშვნელო იყო; (6) პარალელურმა ლიზიმეტრულმა გამოკვლევებმა დაადასტურა შეტანილი აზოტის გამოტუტვა თითქმის ნულამდე. ეს ცდა არის მაღალმთის ნიადაგების მიერ აზოტის შეკავშირების პოტენციური უნარის დამაჯერებელი დემონსტრაცია და მან შეიძლება ნაწილობრივ ახსნას ზემოაღნიშნული ზოგიერთი წინააღმდეგობრივი შედეგი. 1974 წელს გამოყენებული ¹⁵N-ის დაახლოებით ნახევარი 2002 წელს ჯერ კიდევ რჩებოდა ნიადაგის ზედა ფენაში (M. Gerzabek, G. Haberhauc, E. Huanold, პირადი შეტყობინება).

სასუქების გამოყენებით ჩატარებული ცდების წინააღმდეგობრივი შედეგების შემდგომ ახსნას ვპოულობთ კლდოვან მთებში ნიუორტ რიჯის მიდამოებში ჩატარებულ სხვადასხვა გამოკვლევაში. ნაწინებთ იქნა, რომ სასუქზე საბასუხო რეაქციები დამოკიდებულია სასუბობების, სასიცოცხლო ფორმებისა და გარემოს

(კერძოდ, ნიადაგის) სპეციფიკაზე და შეიძლება წელიწადზე მეტი გავიდეს მისი მოქმედების გამოვლენამდე (Bowman et al., 1993, 1995; Bowman, 1994; Bowman, Conant, 1994; Theodos, Bowman, 1997). გაზრდილი მომარაგება მხოლოდ აზოტით (მშრალი ნაკვეთები), ან ფოსფორთან კომბინაციაში (ტენიანი ნაკვეთები), მაგრამ არა მხოლოდ ფოსფორით, ხელს უწყობდა მცენარის ზრდას. ისევე, როგორც ლიუდის (Lüdi, 1936) ცდებში, მარცვლოვნები რეაგირებდნენ მტვრად, ვიდრე ნაირბალახები. ისლები (*Kobresia*) კი სრულიად არ რეაგირებდნენ. ნაირბალახებს შორის დადებითი სასასუხო რეაქცია ფოსფორის დამატებაზე აღინიშნა მხოლოდ უმიკორიზო მცენარეებში (*Thlaspi*-ის, *Draba*-ს, *Saxifraga*-ს, *Sedum*-ის სახეობები). ამასთანავე, რადგან მარცვლოვნები უხვად იყვნენ წარმოდგენილი კარგად დრენირებულ ზეგანზე, ეს თანასაზოგადოება, როგორც ერთიანი "მომარაგება" (მორეაგირე) შედარებით უფრო გამოვლენა სასასუხო რეაქციის მანევრებლად (+70-დან +100%-მდე, პარამეტრზე დამოკიდებულებით), ვიდრე ტენიანი მგელი სწორ ადგილზე. არც ერთ შემთხვევაში მცენარეული თანასაზოგადოების სასასუხო რეაქცია არ იყო ფიზიოლოგიური ცვლილებების შედეგი ცალკეული ფესვებისა, თუ ფოთლების დონეზე. ამასთანავე, 250 კგ N კა⁻¹-ით მომარაგებული ტირიფის (რომელიც თანდათან შლის სასუქის ბურიულესს) სასასუხო რეაქციების უმეტესი ნაწილი იყო +20%-ზე უფრო სუსტი. მგავსი იმისა, როგორც მიღებული იყო სასუქების გამოცდის ხელშეწყობა ექსპერიმენტში ალპური როდოდენდრონის ბუნებში (Kürner, 1984). სესტედმა და ეაკარომ (Seastedt, Vaccaro, 2001) გაიმეორეს ბოუმანის ექსპერიმენტები მგავს გარემო პირობებში. დამატებით მათ შეისწავლეს სასუქების მიმართ მცენარის სასასუხო რეაქციებზე თოვლის საფარის გრადიენტის გავლენა. მიუხედავად იმისა, რომ სტატისტიკური შესაძლებლობები ძალიან დაბალი იყო, ავტორები უკანდნენ გაქსლიერებინათ აზოტის მოქმედება (100-200 კგ N კა⁻¹-ს) ბიომასაზე იმ ადგილებში, სადაც თოვლის საფარი ხანგრძლივია. თუ მხედველობაში მივიღებთ გამოყენებული სასუქების დოზებს, შედეგი მოულოდნელად დაბალი აღმოჩნდა. მხოლოდ ფოსფორის დამატებას (10-20 კგ P კა⁻¹-ს) ჰქონდა ისეთივე მოქმედება - აზოტისა და ფოსფორის კომბინაციამ ბიომასა გააორმაგა და ეს მაშინ, როდესაც ხელოვნურად (შემოდოების საშუალებით) გაზარდეს თოვლის საფარის ხანგრძლივობა. მაგრამ იმ ადგილებში, სადაც თოვლის საფარის ხანგრძლივობა ბუნებრივი იყო, მცენარის სასასუხო რეაქცია ნულეიანი აღმოჩნდა. აზოტის დამატებამ (სრულიად ნათელია, რომ არა ფოსფორისა) სახეობათა მრავალფეროვნების გაღარბება გამოიწვია. თუმცა, როგორც



სურ. 10.18 მაღალბიომის მცენარეების მიერ საკვები ნივთიერების "ძებნა". *Carex curvula*-ს ინიცილებს შორის გაკეთებულია 15 მმ დიამეტრის და 45 მმ სიღრმის ღრმები, რომლებიც მინერალური ნივთიერების სხვადასხვა კონცენტრაციით არის შევსებული. იმ ღრმებში, სადაც სასუქის კონცენტრაცია დღია, შემწვრა ფესვთა მასის მატება (კონტროლიდან შედარებით ნულე მტეი). რომელიც 550 გ მ⁻² აღწევს (მედიკაციის ცენტრალური აღები, 2500 მ; გამოუქვ მონაც.).

აზოტით, ასევე ფოსფორით განოყიერება განაპირობებს ბიომასის ერთნაირ გაზრდას. როგორც ეტყობა, აზოტის დამატებამ შეიძლება ზოგიერთ სახეობაზე უარყოფითად იმოქმედოს, დამოუკიდებლად თანასაზოგადოების ბიომასის სასასუხო რეაქციისა (იხ. მე-17 თავი).

სასუქების ბიოლოგიური დედა გამოცდამ არქტოალპურ მცენარეულობაზე ჩრდილოეთ შედეგში (U. Molau, J. Alatalo, M. Weih, პირადი შეტყობინება) აჩვენა მცენარეთა ზრდის მნიშვნელოვანი სტიმულაცია მარცვლოვნებში მორე წელს. ფოთლომცენარე ბუნებში - მესამე წელს, ხოლო მარადმწვანე მცენარეებში სასასუხო რეაქციები შემწვრული არ იყო.

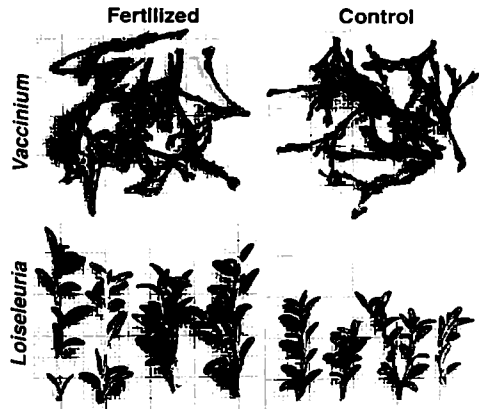
ბუნებრივია, ხშირად საკვები ნივთიერებები არა-თანაბრად არიან განაწილებული რიზოსფეროს ზემოთ (მაგ., ფრინველების გუნარი, მკვდარი კალეები). შეუძლიათ კი მაღალბიომის მცენარეებს "შეივრდნონ" ეს უთანაბრობა და საკმაოდ სწრაფად უასსუხოზონ იქნაღ, სანამ ის არ გაქრება ნიადაგში ჩაფრინდა, ან მიკრობთა მიერ აბსორბციის გამო? რადგან ელიტრატურაში არ არის პასუხი ამ კითხვაზე, სურ. 10.18-ზე მოგვყავს 1997 წელს ჩატარებული მცირე ექსპერიმენტის შედეგები. ფართოდ გავრცელებული მაღალბიომის ისლი (*Carex curvula*) რეაგირებდა სწრაფად და თავისი ძალიან ინტენსიურად განვითარებული წვრილი ფესვების სა-

შუალეხით "სწავლობდა" საკვები ნივთიერებებით გამოდირებულ ქვიშისა და ღორღის პატარა კერებს (საკვებ ელემენტებს მოკლებულ ქვიშაზე მცხოვრებ ისლეს წვრილი ფესვები ექსჟერ ნაკლებად ჰქონდათ განვითარებული). ეს უდიდერესად ნელა მზარდი სახეობა სრულიად არ არის ასეთი ნელი, როდესაც უზრუნველყოფილია საკვებით! როგორც ზვეით აღინიშნა, როდესაც განოციერებულია მთელი დაჯგუფება, *Carex curvula* პასუხობს თავისი მაწინზედა ბიომასის თითქმის გაორმაგებით, მაგრამ ფესვების ბიომასა რჩება იგივე, მიუხედავად იმისა, რომ საკვები ნივთიერებები ფაქტობრივად ყველგანაა. საპასუხო რეაქციები საკვები ნივთიერებებით მიღიარ და ღარიბ ნიადაგებზე, ცხადია, ძალიან განსხვავებულია.

მაღალბის თანასაზოგადოებებში ^{15}N -ით მონიშნული სასუქების მცირე რაოდენობების გამოყენებით სწავლობდნენ სხვადასხვა სახეობის მიერ ^{15}N -ის შთანთქმას და აღმოჩნდა, რომ ქსოვილებში აზოტის კონცენტრაცია (და ^{15}N -ის ჩართვა) არ წარმოადგენს სახეობის ფარდობითი სიუხვის მნიშვნელოვან მაჩვენებელს (Theodose et al., 1996). უდავოა, რომ ^{15}N -ის შთანთქმის სიჩქარე უარყოფით კორელაციაშია სახეობის მიერ "დაფარული" ტერიტორიის პროცენტთან. ამ მკვლევართა მიხედვით, რესურსების შთანთქმის მაღალი სიჩქარე არ არის კონკურენტუნარიანობის მაჩვენებელი, მაგრამ, შესაძლოა, არსებობს რაღაც სამეგობრო მექანიზმი, რომლის შემუშავებით მაღალბის იშვიათ სახეობებს კონკურენტუნარიან ღომინანტებთან თანაარსებობის საშუალება ეძლევათ.

ამ ექსპერიმენტთა უმრავლესობაში საკვებ ნივთიერებათა მარაგი საკმარისად დიდია და არა ჰვავს იმას, რაც ბუნებაში გვხვდება, მაგრამ ისინი აჩვენებენ საპასუხო რეაქციების პოტენციურ მაქსიმალურ საზღვრებს აზოტის დოზების მიმართ, რომლებიც, როგორც ჩანს, დიდად აღემატება ნიადაგის მიკრობული თანასაზოგადოების იმობილიზაციურ შესაძლებლობებს. საკვები ნივთიერებებისადმი ჰაფილი სახეობრივი სპეციფიკურობა, კერძოდ მარცვლოვნების მკვეთრად გამოხატული საპასუხო რეაქცია უფრო ადრე მითითებული იყო არქტიკული ტუნდრის დაბალი სიმაღლეებისათვის (Shaver, Chapin, 1986).

სათბურის, ან ზრდის კამერის კონტროლირებად პირობებში მაღალბის ცალკეულ მცენარეთა საპასუხო რეაქციები სასუქებზე უფრო მკვეთრი იყო ადრეული სუქცესიების სწრაფად მზარდ სახეობებში გვიანი სუქცესიების ნელა მზარდ სახეობებთან შედარებით (Scott, Billings, 1964; Chambers et al., 1987; Atkin, Cummins, 1994). ავსტრალიური მაღალბის ექვსი სახეობის ქვიშის კულტურაზე იკვლევდნენ (Atkin, Collier, 1992)



სურ. 10.19 NPK-ს სასუქის მცირე დოზის გავლენა მაღალბის ქონდარა ბუჩქებზე დამუშავებიდან 5 წლის შემდეგ. სასუქებით დამუშავებულ იმოქმედა *Vaccinium myrtillus*-ის ფენოლოგიაზე (25 მაისი, 1982 წ) – გამოციერებულ მცენარეებზე ფოთლები გამოჩნდა უფრო ადრე (სურათზე მარცხნივ); ქარიან ჰაბიტატში ნელა მზარდ *Loiseleuria procumbens*-ის ფოთლების ზომა თითქმის 2-ჯერ აღემატება ნორმალურს. მაგრამ ისინი ძალიან მგრძობიარენი აღმოჩნდნენ სოკოვანი ინფექციების მიმართ (მთა პატმურკოველის მიდამოები, ქ ინსტრუქსან ახლოს, 2000 მ, ტროლის ალპები, ავსტრია).

სრული სასუქის შემცველი ხსნარის ექვსი სხვადასხვა კონცენტრაციის გავლენას. ზრდა ინტენსიური იყო უფრო მაღალ კონცენტრაციებზე, მაგრამ აღმონაცენებში აზოტის კონცენტრაციები არ შეცვლილა (ორი სახეობის გარდა ყველაზე მაღალ კონცენტრაციებზე). სხვაგვარად რომ ვთქვათ, ზრდა ხორციელდებოდა ისე, რომ მსოვილებში აზოტის (ცილის) დონე მუდმივად რჩებოდა.

ზოგადად, ეს დაკვირვებები და თანასაზოგადოებების ადრე განხილული საპასუხო რეაქციები გააფიქრებინებს, რომ მაღალბის მცენარეები სასუქების მოქმედების საპასუხოდ, უმეტეს შემთხვევაში, ზრდას აძლიერებენ ისევე, როგორც დაბლობის ველური მცენარეები. ჩაპინი (Chapin, 1987) აღინიშნავს, რომ N და/ან P დადებითად მოქმედებს ზრდაზე ყველა იმ არქტიკულ თანასაზოგადოებაში, სადაც მოხერხდა დაკვირვება. საერთოდ, მარცვლოვნები სასუქების მიმართ ყველაზე უფრო მგრძობიარე ვჯგუფაა. ამ თვალსაზრისით მათ მოსდევს ნაირბლახები, ფოთლომცვენი ბუჩქები და მარადმწვანე ბუჩქები.

სასუქებით ინდუცირებული მაღალბის მცენარეთა

ზრდის სტიმულაცია არავითარ შემთხვევაში არ არის მათი უკეთესი შეგუებულობის მაჩვენებელი. იმ სახეობებშიც კი, რომლებიც უშუალოდ არ განიცდიან სხვა სახეობებისგან კონკურენციას, სასუქებით გამოყოფების შემდეგ შეიძლება ძალიან უარყოფითი ზემოქმედება განიცადონ (Körner, 1984; სურ. 10.9). მაგალითად, განოყოფილებული *Vaccinium myrtillus*-ის 10 დღით ადრე აღმოცენდა, ვიდრე გაუნოყოფილებელი იგივე მცენარე (ამიტომ გაიზარდა გვიანი ყინვების რისკი) და ზამთარს შეხვდა მწვანე, განუვითარებელი ნორჩი კვირტებით (გაიზარდა ადრეული ყინვების რისკი).

სასუქით დამუშავებული *Loiseleuria procumbens*, რომლის ფოთლებსა და მუხლებორისებოს ზომები მნიშვნელოვნად გაიზარდა, თანდათან თოვლის საფარის ქვეშ მოისპო სასუქის შეტანიდან მესამე და მეხუთე ზამთარს შორის. აქედან გამომდინარე, მოსაზრება საკვები ნივთიერებათა მალმიმბირებელი მოქმედების შესახებ უნდა შეფასდეს კონკრეტულ პირობებში, ეკრძოდ, მაღალმთის ზონაში სტრესისადმი მდგრადობის კუთხით, რაც მაღალმთაში მცენარეთა გამძლეობას განაპირობებს.

თუ აზოტი და ფოსფორი წამყვან როლს ასრულებენ მაღალმთის მცენარეთა ზრდაში, მათი გავრცელება დიდად დამოკიდებულია კალციუმის რაოდენობაზე. ლიტერატურა იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებს კარქინი თუ დოლომიტური კლდეები მაღალმთის მცენარეთა ზრდასა და გავრცელებაზე, ძალიან დიდია. მცენარებს ხშირად აუკუფუნებ კალციფილებად ანუ კალციკოლებად (რომლებიც გვხვდება კალციუმით მდიდარ სუბსტრატზე) და კალციფობებად ანუ კალციფუგებად (რომლებიც არ გვხვდება კალციუმით მდიდარ სუბსტრატზე). ამასთან, ამ უკანასკნელთა ქსოვილებში ყოველთვის მეტია კალიუმი. ვიდრე კალციკულურ სახეობებში (Passama et al., 1975; Tosca, Labroue, 1981). სახეობათა უმეტესობისთვის მოთხოვნილება ადგილის მიმართ არ არის მკაცრი და კალციუმის მოყვარული ბევრი სახეობისათვის შეიძლება საკმარისი აღმოჩნდეს ამ ელემენტის ის მცირე რაოდენობა მტერის დანალექის სახით (ქართი მოტიანილი), რომელიც იქამდე აღწევს კალციუმით მდიდარი საკმაოდ დამორბეული ადგილიდან (მაგ., *Dryas octopetala*). ისეთი კლასიკური კალციფობი, როგორცაა *Rhododendron ferrugineum* და ასევე გამოკვეთილი კალციოლი *Rhododendron hirsutum* ალბებში შეიძლება შევხვდნენ ერთმანეთის გვერდიგვერდ კარქინი კლდეების მფარავ მთავე ნიადაგებზე. კულტურის პირობებში NPK-თი გამოყოფება ხშირად ხსნის სუბსტრატის სპეციფიკურობას, თუმცა მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური დიფერენციაცია რჩება და ქვესახეობებიც კი

გვხვდება მკაცრად განსაზღვრული ტიპის სუბსტრატებზე (Erschbamer, 1990, 1996). მთავე ნიადაგის მქონე ალპურ მდელოზე კალციუმის შეტანამ შეიძლება გააქტივოს მცენარეთა ზრდა და განაპირობოს სახეობათა მასიური შეცვლა (Lüdi, 1936; Hegge et al., 1992).

დასასრულ, ამ თავში შევეცადეთ გვეჩვენებინა, რომ მაღალმთის მცენარეთა ქსოვილებში არ არის საკვები ნივთიერებათა ისეთივე მაღალი (ან უფრო მაღალიც კი) კონცენტრაციები, როგორც დაბლობის მსგავსი ტიპის მცენარეებში აღინიშნება. როდესაც რამდენიმე წლის განმავლობაში მაღალმთის მცენარეებს ეძლევა დამატებითი საკვები ნივთიერებები (ძირითადად, მეტი აზოტი), სახეობათა უმეტესობის ზრდა უფრო ინტენსიური ხდება, მაგრამ სეზონის ჰაერში ქსოვილებში მათი კონცენტრაციები ხშირად მცირედ იცვლება. თუმცა ქსოვილებში საკვები ნივთიერებათა (N) სტატუსის შედარებისას მშრალი ნივთიერება არ შეიძლება სანდო მარკერებლად ჩაითვალოს, რადგან ნახშირბადის ნაერთთა მეტი თუ ნაკლები შემცველობა ყოველთვის და აუცილებლად არ არის უჯრედის მეტაბოლური საქმიანობების მეტ-ნაკლებად უზრუნველყოფის მაჩვენებელი. მსგავსად ფოთლის, დღეამინის სხვადასხვა მაღალმთიანეთში აზოტის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის ცვლადი ინვესტიცია მიუთითებს იმაზე, რომ ზრდა აკონტროლებს ფოთოლში აზოტის დონეს ან პირიქით, რაც უზრუნველყოფს ფოთლის ფართის ერთეულზე მსგავსი მაღალ მეტაბოლურ აქტივობის აზოტით მომარაგების ფართო საზღვრებში, ძალიან დარბილ მარაგის სიტუაციის ჩართვით (Körner, 1989b). საშუალოდ, სიმაღლისა და განედის ცვლილებასთან ერთად ფოთლის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის შემცველობა უფრო იცვლება, ვიდრე აზოტისა. აზოტის ბიოლოგიური ფიქსაციის წილი მაღალმთის მცენარეების წლიური მთხოვნილების დამკაყოფილებამ ძალიან მცირეა და ისინი დიდად დამოკიდებულნი არიან საკვები ნივთიერებათა წრებრუნვაზე. მაგრამ ეკოსისტემის აზოტის კაპიტალის გრძელვადიანი გაზრდის თვალსაზრისით აზოტის ფიქსაციის წვლილი საკმაოდ მნიშვნელოვანია. აზოტის სტაბილური იზოტოპის გამოყენებით ჩატარებულმა გამოკვლევებმა აჩვენეს, რომ მაღალმთის მცენარეები იყენებენ ნიადაგის აზოტის სხვადასხვა წყაროს, თუმცა, რაც შეეხება მექანიზმებს, აქ ძალიან ცოტა რამ არის ნათელი. ზომიერი და სუბპოლარული სარტყლების სეზონური კლიმატის პირობებში თოვლის დონმა ხსნადი მინერალური საკვები ნივთიერების მნიშვნელოვანი წყაროა. მაღალმთის მცენარეთა მინერალური კვების შესაყენებლად საკვანძო საკითხებს წარმოადგენს საკვები ნივთიერებათა გარე წრებრუნვა, ცოცხალი და მკვდარი ქსოვილების (ეკრძოდ, ფესვების) ბრუნვის ხანგრძლი-

ვობა, ნიადაგის მიკრობებისა და მიკორიზის ჯერ-ჯერობით თითქმის უცნობი როლი ცივი კლიმატის პირობებში მცენარეთა მინერალური ნივთიერებებით მომარაგებაში (Jonasson et al., 1995). აზოტის დამატება ამცირებს სახეობათა მრავალფეროვნებას არა მხოლოდ

მცენარეთაშორისი საერთო კონკურენციის გაზრდის, არამედ სახეობასპეციფიკური (მიწისქვეშა) ურთიერთ-გავლენის გზითაც, როგორ ზორციელდება ეს – დღეისათვის უცნობია.

11. ნახშირბადის შთანთქმა და კარგვა

მცენარეული მშრალი ნივთიერებების პროდუქცია არის CO₂-ის შუთვისებისა და კარგვის – ამ ორი პროცესის ნეტო-შედეგი. მცენარის მიერ CO₂-ის ფოტოსინთეზური შუთვისება დამოკიდებულია ფოთლების სპეციფიკურ აქტივობაზე და ფოთოლთა საერთო მასაზე ან ფართობზე. ფოთლის ფოტოსინთეზი დამოკიდებულია სამ პროცესზე: (1) თავისუფალი ატმოსფეროდან ქლოროპლასტებში კარბოქსილირების ადგილამდე CO₂-ის დიფუზიაზე; (2) ფოტოსინთეზის პროცესში CO₂-ის ბიოქიმიურ აღდგენაზე და შაქრების წარმოქმნაზე და (3) ნახშირბადის ასიმილაციის მოცილებაზე მათი სინთეზის ადგილიდან. თავის მხრივ, თითოეული ამ პროცესთან დამოკიდებულია მთელ რიგ გარეგან და შინაგან ფაქტორზე. CO₂-ის დიფუზია და მისი ბიოქიმიური ფიქსაცია, ჩვეულებრივ, კარგად კოორდინირებულია. შესაძლო პროცესი მოიცავს როგორც ტრანსპორტირების, ასევე მოთხოვნილების პრობლემებს. თუ ნახშირბადის ასიმილაციებზე მოთხოვნილება არ არის (არ არის აქტიური გადაღინება), არც ტრანსპორტის და არც ფოტოსინთეზის ლიმიტირებას მნიშვნელობა არ აქვს, ვინაიდან საბოლოო პროდუქტები საკმაოდ სწრაფად მოახდენენ ფოტოსინთეზის ინსპირებას.

მცენარეში მოთხოვნილება ნახშირბადის ასიმილაციებზე კონტროლირდება სამი ძირითადი ფაქტორით: (1) მცენარის განვითარების ფაზით (ე.ი. მისი მზადყოფნით ზრდისთვის, რაც იცვლება წლის განმავლობაში); (2) სტრუქტურული, რეპროდუქციული, სამარაგო ან მეტაბოლური (რესპირატორული ანუ სუნთქვითი) აქტივობით; (3) საჭირო რესურსებითა (მინერალური საკვები ნივთიერებები, წყალი) და გარემო პირობებით (მაგ., ტემპერატურა).

CO₂-ის დანაკარგი სხვადასხვა სუნთქვით პროცესში (ზრდა, საკვები ნივთიერებების შთანთქმა) დამოკიდებულია ქსოვილთა ასაკზე, მათ თვისებებსა და აქტივობაზე. მნიშვნელოვანი გარეგანი ფაქტორია ტემპერატურა.

ამრიგად, ვერც CO₂-ის შთანთქმის სიჩქარე ფოთლის ფართის ერთეულზე და ვერც ქსოვილის სპეციფიკური რესპირატორული დანაკარგები თავისთავად ვერ გამოდ-

გება მცენარის ზრდის წინასწარი განსაზღვრისათვის. ზრდა მოიცავს დამატებითი (თანმდევი) განმსაზღვრელი ფაქტორების დიდ რაოდენობას, რომლებიც უაღრესად მნიშვნელოვანია ასიმილაციების განაწილების თვალსაზრისით ავტოტროფულ და ჰეტოტროტროფულ სტრუქტურებში (მშრალი ნივთიერებების გაღანაწილების სტრატეგია), რაც განხილული იქნება მე-12 თავში. მცენარეში CO₂-ის ცვლის ელემენტარული კონტროლის ეს ჩამონათვლი აჩვენებს აგრეთვე, რომ მრავალი ფაქტორი შეიძლება გახდეს კრიტიკული ნახშირბადის ნეტო-ასიმილაციისათვის. ხშირად, და არა მხოლოდ კრიტიკულ შემთხვევაში, ფოტოსინთეზის ბიოქიმიური კონტროლი წარმოადგენს ერთ-ერთ უმთავრეს მათგანს. უნდა გაახსოვდეს, რომ ყოველივე ამის გათვალისწინება მნიშვნელოვანია განსაკუთრებით მაშინ, როდესაც ვინაიდან მალაღმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზს.

გალაღმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზური აქტივობა

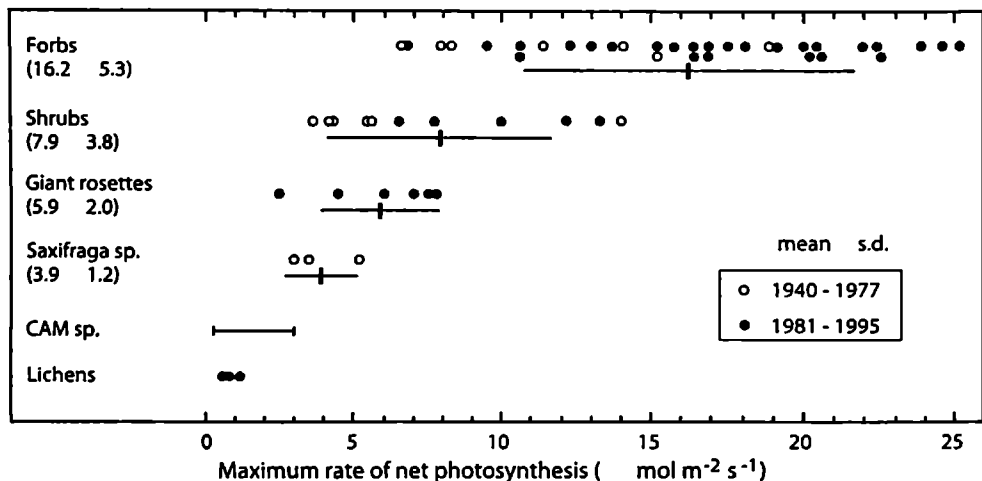
საუკუნეზე მეტია, რაც ცნობილია, რომ მალაღმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზური აქტივობა მათ მონათესავე დაბლობის მცენარეებთან შედარებით, უფრო მაღალია. ფოტოსინთეზური აქტივობა (A_{max}) განსაზღვრულია ელარხერის (Larcher, 1969) მიხედვით, როგორც ფოტოსინთეზის მაქსიმალური სიჩქარე (A), რომელიც შეიძლება გაიზომოს ზრდასრულ ფოთოლში სინათლის, ტემპერატურის და ჰაერის ტენიანობის ოპტიმალურ პირობებში და გარემოში CO₂-ის ნორმალური კონცენტრაციისას. ბონიე (Bonnier, 1890b, 1895) ალბათ იყო პირველი მცენარე, რომელმაც ალპებში (შამონის მღვიმეებში) და პირენეებში გაკვირებულმა შეამჩნია, თუ რამდენად მეტი CO₂-ის შუთვისება შეუძლიათ მალაღმთის მცენარეებს დაბლობის მცენარეებთან შედარებით. ამ მოვლენის ანატომიური საფუძველი – ფოთოლში უფრო სქელი მეზოფილი – დადასტურებული იყო სახეობათა საკმაოდ დიდი რაოდენობისათვის (Wagner,

1892). პირველი *in situ* დეტალური გამოკვლევები მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზის შესახებ შესრულდა შვეიცარიაში ბაზელთან ახლოს (Henrici, 1918, 1921) და ავსტრიაში ინსბრუკის მიდამოებში (Cartellieri, 1940). მათი შედეგები საბოლოოდ დადასტურდა მხოლოდ ოცი წლის შემდეგ თანამედროვე ინფრარითული ოპტიკურ-აკუსტიკური გაზის ანალიზის მეთოდის გამოყენების საფუძველზე (მიმოხილვა იხ. Pisek, 1960; Billings, Mooney, 1968; Friend, Woodward, 1990).

მაღალმთის მრავალწლოვან მცენარეთა სახეობების ფოტოსინთეზური აქტივობა საკმაოდ მერყეობს (3-30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) და განპირობებულია ფოთლის მორფოლოგიური ტიპით, მისი სიცოცხლის ხანგრძლივობითა და მიკროკლიმატური პირობებით (სურ. 11.1). ეს მაჩვენებელი ბალახოვან მცენარეთა უმრავლესობაში მერყეობს 12-22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ შორის (საშუალოდ იგი 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ შეადგენს); ქონდარა ბუჩქებში - 4-14 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; ტროპიკულ გიგანტურ როზეტულ მცენარეებში - 3-8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; პნიშენლოვანი არქტოალპური გვარის *Saxifraga*-ს მცირე ზომის როზეტებში

- 3-5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; CAM ტიპის მეტაბოლიზმის მქონე მცენარეებში ეს მაჩვენებელი 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ზე დაბალია (იხ. სპეციალური ნაწილი). ლიქენების A_{cap} ჩვეულებრივ, 1-ზე დაბალია. ერთწლოვანი მცენარეები, რომლებიც იშვიათია მაღალმთაში და, რომლებიც შეზღუდულნი არიან თბილი მიკროგარემოთი, ლაბორატორიულ პირობებში (მცენარეები მოთავსებულია ქოთნებში ზრდის კამერაში, სადაც შექმნილია დაბალი სიმაღლეების მსგავსი პირობები) ამჟღავნებენ მრავალწლოვან ბალახოვანთა მსგავს (12-17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) მაჩვენებლებს (Reynolds, 1984).

კიორნერისა და დიემერის (Körner, Diemer, 1987) მიერ ალპებისთვის მოწოდებული მონაცემები მიღებულ იქნა ზუსტად იმ ადგილებიდან, სადაც გასული საუკუნის 30-იან წლებში პრიმიტიული სატიტრაციო აპარატით მუშაობდა კარტელიერი (Cartellieri, 1940). კარტელიერის მიხედვით, A_{cap} *Ranunculus glacialis*-ისა და *Geum reptans*-თვის შესაბამისად უდრის 20,8 და 14 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, რაც საოცრად ზუსტად ემთხვევა (შესაბამისად 19,1 და 13,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ამავე სახეობებისათვის 80-იანი წლების შუა ხანებში უკვე



სურ. 11.1 *in situ* ფოტოსინთეზის ინტენსივობა მაღალმთის მცენარეთა სახეობებში 2000-4300 მ სიმაღლეა შორის (გაზომვა არ ჩატარებულა 2600-3600 მ შორის). ავტორები (გვარები დღვადებულია მონაცემთა კვების მიხედვით): Cartellieri (1940), Billings et al. (1966), Moser et al. (1977), Chapin, Oechel (1983), Abdaladze (1987), Körner, Diemer (1987), Rawat, Purohit (1991), Terashima et al. (1993), Bowman et al. (1995), Larcher (1977), Bowman, Conant (1994), Nakano, Ishida (1994), Schulze et al. (1985), Goldstein et al. (1989), Moser et al. (1977), Billings et al. (1966), Wagner, Larcher (1981; SLA სავარაუდო ერთის ტილია), Sonesson (1986).

თანამდროვე მეთოდების (ელექტრონული მას-სპექტრომეტრი და ინფრაწითელი ოპტიკურ-აუსტიკური გაზის ანალიზატორი) საფუძველზე მიღებულ მონაცემებს.

მაღალმთისა და დაბლობის მცენარეთა ფოტოსინთეზის შედარებისას აუცილებლად უნდა იქნეს მხედველობაში მიღებული განსხვავება პარციალურ წნევთა შორის. ეს აუცილებელია აგრეთვე ადგილზე გაზის ანალიზატორის დაკალიბრებისასაც (აქედან მომდინარეობს ლიტერატურაში საეჭვო მონაცემთა სიმრავლე).

ატმოსფეროში 5 კმ-ის ფარგლებში საერთო ატმოსფერული წნევა და მასთან ერთად ვველა ატმოსფერული გაზის პარციალური წნევა სიმაღლის ყოველ 1000 მ-ზე მატებით მცირდება დაახლოებით 10%-ით (დეტალურად იხ. Jones, 1992). მაგალითად, ალპებში 2600 მ-ზე, სადაც შესწავლილია მცენარეთა უშტენსობა, წნევა 21%-ით ნაკლებია, ვიდრე 600 მ-ზე. ეს არ უნდა შევეშალოს ატმოსფერული გაზების ურთიერთშეფარდებაში, რომელიც 5 კმ სიმაღლის ფარგლებში მნიშვნელოვნად არ იცვლება: კონცენტრაციის მხოლოდ მცირე გადასრები შეიძინევა პლანეტის მცენარეთა საფარის კიდებზე (ჰილუსებისკენ) და CO₂-ის მძლავრი ლოკალური წყაროების მახლობლად (CO₂-თვის იხ. Zumbunn et al., 1983; Kömer, Diemer, 1987; Matson, Harriss, 1988). ერთეულების მთელი ნუსხა გამოიყენება CO₂/"ჰერი"-ის შეფარდების აღწერისათვის, მაგრამ აქ განხილული პრაქტიკული მიზნებისათვის ისინი საკმაოდ ზუსტი და ციფრობრივად იდენტურია (ppm, $\mu\text{bar bar}^{-1}$, Pa/Pa⁻¹, $\mu\text{mol mol}^{-1}$). 1997 წელს CO₂-ის წილი ჰერში იყო 360 ppm, რაც შეესაბამება 360 μbar (36 Pa) პარციალურ წნევას ზღვის დონეზე, 340 μbar -ს 600 მ-ზე და 270 μbar -ს 2600 მ სიმაღლეზე (რაც შეესაბამება CO₂-ის პარციალურ წნევას ზღვის დონეზე პრინციპულ პერიოდში).

ღიდ სიმაღლეებზე CO₂-ის პარციალური წნევის შემცირების უარყოფითი გავლენა ფოტოსინთეზზე აღნიშნულია ანარეთი ავტორის მიერ (Decker, 1959; Billings et al., 1961; Mooney et al., 1966; Halloy 1981). თუმცა, CO₂-ის პარციალური წნევის შემცირება არ ხდება იზოთერმულად – მას თან სდევს წნევისთან დაკავშირებული სხვა ცვლილებები და მისი უშუალო გავლენა მცენარეზე შეიძლება გაიზარდოს ან შემცირდეს სამი ფაქტორის მოქმედებით: (1) ყანგადაის პარციალური წნევა მცირდება და ამის გამო სუსტდება ფოტოსინთეზის ინტენსივობა, ე.ი. CO₂-დაკავშირებული ფერმენტის "Rubisco"-ს ოქსიგენაზური აქტივობა მცირდება; (2) გაიმწვანებული ჰაერი CO₂-ის მოლეკულებს

ბაგეების გზით ფოთლის უჯრედშორის სივრცეში უფრო შორს დიფუზიის საშუალებას აძლევს (Körner, Diemer, 1987; Körner et al., 1991); (3) ჰაერის ტემპერატურა ეცემა, ხანგრძლივი დროის განმავლობაში ეცემა აგრეთვე ფოთლის ტემპერატურაც, რაც ეწინააღმდეგება მე-2 ფაქტორის და აღრმავებს მე-3 ფაქტორს. ორი დამატებითელი ფაქტორი (1 და 2) ეერ აბალანსებს CO₂-ის პარციალური წნევის შემცირების გავლენას, ეინაიდან კონცენტრაციის ამ უბანში მათი გავლენა ფოტოსინთეზზე ნაკლებია CO₂-ის პარციალური წნევის გავლენასთან შედარებით.

როდესაც ბაგეები ღიაა და ფოტოსინთეზის ინტენსივობა აღწევს თავის მაქსიმუმს, გაზის დიფუზია ზღუდავს ფოტოსინთეზის ზღვრულ აქტივობას მხოლოდ 1/5-ით – CO₂-ის მთლიანი შეთვისების დანარჩენი 4/5 კონტროლირდება უჯრედშია, ძირითადად ბიოქიმიური პროცესებით. აქედან გამომდინარე, გაზის დიფუზიის გაძლიერება მთლიანად ვერასდროს აკომპენსირებს ფოტოსინთეზზე წნევის მოქმედებას, როგორც ამას ვარაუდობდა გელი (Gale, 1972). ამ დასკვნის ექსტრემალურ პირობებზე ექსტრაპოლირებით შეიძლება ვეარაუდოთ, რომ ფოტოსინთეზის აქტივობა შენარუნდება იქამდე, სანამ წნევა არ გახდება ნულის ტოლი. მეორე მხრივ, დაბალი ტემპერატურები აქტივითენ ფოტოსინთეზს უფრო მეტად, ვიდრე კარბოქსილირებას და ამ პროცესთა საბოლოო გამოსავალი დამოკიდებულია არსებულ მიკროკლიმატურ პირობებზე. ამიტომ მისი წინასწარ განჭვრეტა ანელია (Therashima et al., 1995).

წნევა/სიმაღლე შეფარდების ფოტოსინთეზზე გავლენის მოდელირებითა და ამ საკითხზე არსებული სხვადასხვა შეხედულებების გათვალისწინებით ტერაშიმა და თანავეტორები (Therashima et al., 1995) შეიძენენ იმ დასკვნაზე, რომ 3000 მ სიმაღლეზე წნევის დაწვეით განპირობებული ფოტოსინთეზის ინტენსივობის მაქსიმალური შემცირება 23%-ს აღწევს. თეორიული გამოთვლით, CO₂-ის პარციალური წნევის ასეთი დაცემისას ფოტოსინთეზის ინტენსივობა 29%-ით უნდა შემცირდეს ფოტო. ამრიგად, ურთიერთგამომასწორებელი პროცესების შედეგა უარყოფითი წნევის გავლენის შესუსტება 6%-ით თბილ პირობებში და 10%-ით შედარებით დაბალ ტემპერატურაზე. როგორც ნარენებში იყო მე-4 თავში, მაღალმთის დაბალტანად მცენარეებში ტემპერატურები არ არის ყოველთვის უფრო დაბალი, ვიდრე დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ მცენარეებში, განსაკუთრებით მაშინ, როდესაც მაღალი რადაიცა უზრუნველყოფს მაქსიმალურ ფოტოსინთეზს.

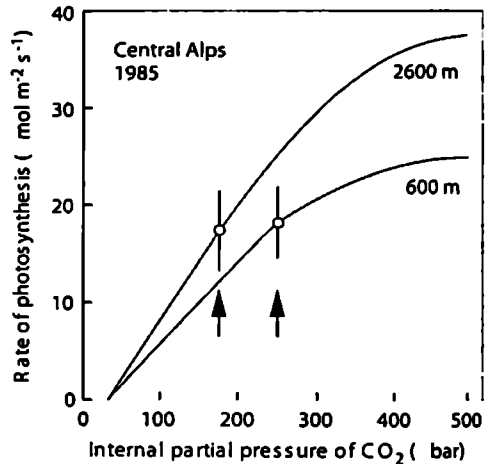
ამგარდა, CO₂-ის პარციალური წნევა მეზოფილის უჯრედების ზედაპირზე სიმაღლის მატებასთან ერთად

პროგრესულად მცირდება და გარემოში CO₂-ის ნაკლებობას მაღალმთის მცენარეები ევუბიან (თუმცა არა წნევის ცვლილების პროპორციულად) ისევე, როგორც ცხოველები და ადამიანი ევუბიან მაღალმთაში ჟანგბადის ნაკლებობას. უმაღლეს მცენარეთა გაერცელების ზედა საზღვარზე (იხ. მე-2 თავი) გარემოში CO₂-ის წნევა შეადგენს ზღვის დონეზე ამ მაჩვენებლის მხოლოდ ნახევარს. თუ როგორ ზემოქმედებს ეს ფოთლის ფოტოსინთეზზე, განხილული იქნება ქვემოთ.

უნდა აღინიშნოს, რომ ცხოველებს, ჩვეულებრივ, შეუძლიათ ჟანგბადის დაბალი პარციალური წნევის გარკვეულწილად კომპენსირება ვენტრლაკის გაძლიერებით, თუმცა ეს ყოველთვის ვერ ხერხდება. მაგალითად, ფრინველის ჩანასახი კვერცხში (კვერცხის ნაჭუჭი ფოთლის ფორებიანი ეპიდერმისის "ანალოგია") ისევე, როგორც ფოთლები, დამოკიდებულია მოლეკულურ დიფუზიაზე. საინტერესოა, რომ შემწნეულია ნაჭუჭის ნასერეტიანობის ზრდა ზღვის დონიდან ბუდობის სიმაღლის ზრდასთან ერთად, რაც აისახება როგორც დიფუზიური შეგუება ჟანგბადის პარციალური წნევის შემცირებასთან (Rahn et al., 1977; Rahn, Paganelli, 1982).

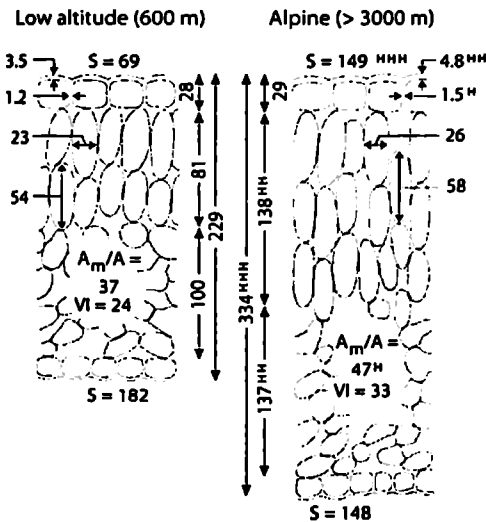
CO₂-ზე ფოტოსინთეზის სასუსუბო რეაქციის შესწავლამ დაბლობისა და მაღალმთის ბალანსთან მცენარეთა 20-ზე მეტ სახეობაში აჩვენა, რომ მაღალმთის სახეობებში, თუ ვაზომვა ხდება მათი ბუნებრივი პაბიტატებისთვის დამახასიათებელი CO₂-ის პარციალური წნევის პირობებში, აღინიშნება A_{cap}-ის ერთნაირი საშუალო მნიშვნელობები. როდესაც ვაზომვა ხდება *in situ* ექვივალენტური პარციალური წნევის პირობებში (კოევენტებში ვაზის კონტროლით; იხ. ფერადი ფოტო 4 წიგნის ბოლოს), მაღალმთის მცენარეები თითქმის ყოველთვის უფრო მაღალ მანქნებლებს იძლევიან (საშუალოდ A_{cap} +20% 2600 მ სიმაღლეზე; Körner, Diemer, 1987; Körner et al., 1989; sur. 11.2). ეს ტენდენცია აღინშნა ვერ კიდევ ჰენრიჩიმ (Henrici, 1918), როდესაც აღარებდა მაღალმთისა და დაბლობის ტრანსპლანტანტებს. ფოტოსინთეზის ხანმოკლე და უმნიშვნელო აკლიმატიზაცია CO₂-ის ცვლილად პარციალური წნევის ბიძართ შემწნეულ იქნა ცდებში, სადაც ცვლიდნენ ამ მაჩვენებელს (Mooney et al., 1966; Körner, Diemer, 1994). დეკერი (Decker, 1959) იკვლევდა *Mimulus*-ის სუბალპურ და დაბლობის კლონების სპეციფიკურ CO₂-ის სასუსუბო რეაქციას საბორში, სადაც შექმნილი იყო დაბლობისათვის დამახასიათებელი პირობები, თუმცა ასეთი რამ ვერ აღმოჩინა.

CO₂-ის შედარებით დაბალი წნევის პირობებში A_{cap}-ის ერთნაირი მაჩვენებლები, ან CO₂-ის ერთნაირი წნევის პირობებში A_{cap}-ის შედარებით მაღალი მაჩ-



სურ. 11.2 ფოტოსინთეზის ინტენსივობის სასუსუბო რეაქციის უკერძოობის შემთხვევაში CO₂-ის პარციალური წნევაზე მაღალმთის (2600 მ) და დაბლობის (600 მ) ბალანსთან მცენარეთა სახეობებში (იხ. აგრეთვე ფერადი ფოტოები e და f წიგნის ბოლოს). ისრებით ნაჩვენებია ფოტოსინთეზის ინტენსივობა შესაბამის ლოკალურ პარციალურ წნევაზე (Körner, Diemer, 1987; Körner, Pelaez-Menendez Riedl, 1989).

ვენებლები, დამახასიათებელია მაღალმთის მცენარეებისათვის. მთისა და დაბლობის მცენარეების ურთიერთშედარება მოწმობს იმას, რომ CO₂-ის ფიქსაციის სპეციფიკური აქტივობა მაღალმთის მცენარეებში უფრო მაღალია. რით უნდა აისხნას ფოთლის ფართის ერთეულზე CO₂-ის შეთვისების უფრო მაღალი ეფექტურობა (ECU)? ძირითადი მიზეზი ფოთლის მეზოფილის აგებულებაშია. მაღალმთის მცენარეთა მექანიკური პარენტების ქსოვილში ერთი დამატებითი შრე წარმოიქმნება (2-3 შრე - მაღალმთის მცენარეთა ფოთლებში და 1-2 შრე - დაბლობის მცენარეთა ფოთლებში). ამიტომ მათი ფოთლები უფრო სქელია (სურ. 11.3; Wagner, 1892; Körner et al., 1989a). ეს უნდა განაპირობებდეს უფრო მაღალ A_{cap}-ს იმ შემთხვევაში, თუ უკერძოებ უზრუნველყოფილი იქნებათ ფოტოსინთეზური ფერმენტებით. როგორც ნაჩვენებია იყო მე-10 თავში, მაღალმთის მცენარეები, დაბლობის მცენარეებთან შედარებით, აზოტის უფრო მაღალი კონცენტრაციით ხასიათდებიან (მშრალი ნივთიერების ერთეულზე გადანგარიშებით). ფოთლოში აზოტის რაოდენობა პრო-



სურ. 11.3 ბალახთან მცენარეთა მაღალბოსა და დაბლობის ტიპ სონების ფოთლის ანატომიის რაოდენობრივი მაჩვენებლები ერთობს აღებში. S - ბაგეების სიმჭიდროვე (mm^{-2} ; იხ. აგრეთვე მე-9 თავი), VI - პერის მოცულობა უჯრედშორისებში (% ფოთლის საერთო მოცულობიდან), A_m/A - მეზოფილის უჯრედების ზედაპირის ფართობის შეფარდება უჯრედშორისი სივრცისა და ფოთლის ზედაპირის თანაფარდობასთან ($\text{მ}^2\text{მ}^{-2}$), ყველა დანარჩენი მონაცემი მოცემულია $\mu\text{მ}$ -ში. 580-700 მ სიმაღლეზე ციფრები წარმოადგენს 18-23 სახეობის მონაცემთა საშუალო სიდიდეს. 2650-3250 მ (უმეტესად 3000 მ) - 24-დან 27 სახეობამდე დიდი სიმაღლის დივარმანზე ვარსკლავებით აღნიშნულია სტატისტიკურად საინტერესო სიმაღლისეული განსხვავებები; ციფრები ვარსკლავის გარეშე აღნიშნავენ უნიშვნელო განსხვავებებს (Körner et al., 1989a).

პირველია მასში ცილის შემცველობისა, რომლის ყოველ შემთხვევაში ნახევარი მაინც, ჩართულია ფოტოსინთეზში. მეზოფილის გაზრდილი სისქისა და ქსოვილებში აზოტის გაზრდილი კონცენტრაციის კომბინაცია განაპირობებს სიმაღლის ზრდასთან ერთად ცილის შემცველობის უფრო მნიშვნელოვან მატებას ფოთლის ფართობის ერთეულზე, ვიდრე მშრალი მასის ერთეულზე (იხ. აგრეთვე მე-10 თავი).

თუ CO_2 -ის ერთნაირი პარციალური წნევის პირობებში ფოთლის სისქის მატებისა და მასში ცილის კონცენტრაციის გაზრდის კომბინაცია შეიძლება მივიჩნიოთ ფოტოსინთეზის გაზრდილი აქტივობის მართებულ ას-

ნად, ეს განსხვავებები არ უნდა წარმოადგენდნენ პირდაპირ პასუხს CO_2 -ის წნევის მზარდ შემცირებაზე. არის ფოთლის მასხასათებლების ამგვარი ცვლილებების სხვა შესაძლო მიზეზებიც. დეკერი (Decker, 1959) ფრად გააკვირა სათბურის პირობებში ჩატარებული ექსპერიმენტის შედეგებს: *Mimulus*-ის მაღალბოს და დაბლობის კლონებმა CO_2 -ის მზარდი კონცენტრაციების ზემოქმედებისას ასიმილაციის თითქმის თანაბარი სიჩქარეები აჩვენეს. იგი მიიღო ამ დასკვნაზე, რომ მან სათბურში ვერ შექმნა ისეთი პირობები, რომლებიც სიმაღლის შესაბამის სპეციფიკურ სასუსუხო რეაქციას გამოიწვევდნენ. როგორც ჩანს, მხოლოდ დაბალი ტემპერატურა იწვევს სიმაღლისაგან დაბოლოებულ ფოთლის სისქის გადიდებას და მასში აზოტის კონცენტრაციის ზრდას (Körner et al., 1989a; Morecroft, Woodward, 1996; Pyankov et al., 1999; იხ მე-10 და მე-12 თავები). ზოგჯერ განათების უნიშვნელო მატება (განათებული საათების გაზრდის ხარჯზე), აგრეთვე ხეთა ზედა იარუსებში შემცირებული დარჩილვა - ორივე ეს ფაქტორი ხელს უწყობს ფოთლის სისქის ზრდას (Körner et al., 1983; 1991). დიდ სიმაღლეებზე ფოთლის უფრო მაღალ დიფუზიური გამტარებლობა და ბაგეების სიმჭიდროვე (იხ. მე-9 თავი), რაც, შესაბამისად, ფოტოსინთეზის ინტენსივობაში გამოიხატება, შეიძლება აგრეთვე აისახოს ფოთლის სისქის გაზრდაში.

სიმაღლის მატებასთან ერთად იზრდება თუ არა ბაგეების გამტარება ფოთლის ფართობის ერთეულზე იმგვარად, რომ მუდმივი დარჩეს შეფარდება უჯრედშორისი სივრცისა და გარემოში CO_2 -ის წნევას შორის? გაზთა ცვლის ანალიზის სასუბი უაყოფიოთა (Körner, Diemer, 1987). სპეციალურ საფილვე კოუექტებში (სადაც სრულად კონტროლირება მიკროკლიმატური პირობები; იხ. ფერადი სურ. 4 წიგნის ბოლოს) ტრანსპირაციისა და CO_2 -ის ასიმილაციის პარალელურად შესწავლამ აჩვენა, რომ სიმაღლის ზრდასთან ერთად, CO_2 -ის პარციალური წნევა უარვითა ზედაპირზე ცემა უფრო მეტად, ვიდრე გარე პარციალური წნევა. ეს იმს ნიშნავს, რომ ბალახის წილი CO_2 -ის ტოტალურ შეფარდებაში გადანაწილია გაზრდილი დიფუზიური ზღვრისაკენ. ბიოქიმიური შეზღუდვა შემცირებულია, ამდენად, მეზოფილი თეთით ხდება CO_2 -ის ძალიან ეფექტური მომხმარებელი. მისი მოთხოვნილება ამ ნაერთზე აჭარბებს CO_2 -ით მისი (მეზოფილის) მომარაგების სიჩქარეს და სიმაღლის ზრდასთან ერთად, უჯრედშორისებში პარციალური წნევა უფრო სწრაფად კლებულობს, ვიდრე გარეთ. CO_2 -ის შთანქმის ეს გაზრდილი ეფექტურობა (ECU) ელონდება ფოტოსინთეზის მრუდის ძალიან

მკვთორ სანყის დაცემაში უჯრედშორისებში CO₂-ის პარციალური წნევის დაცქეითებასთან შედარებით (ასეთი მრუდები მიღებულია CO₂-ის სხვადასხვა კონცენტრაციებით ფოთლების თანმიმდევრული უზრუნველყოფით; სურ. 11.2).

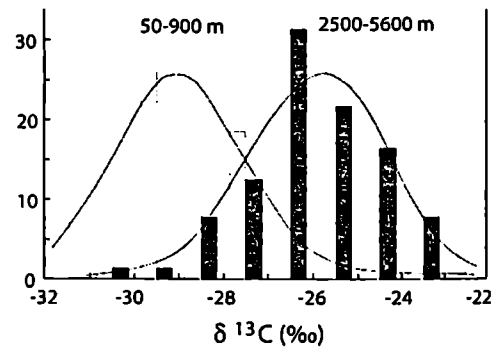
ზემოთგანხილული დაცკირებები ჩატარებულია ცენტრალურ ალბებში და, შესაძლებელია, წარმოადგენს ძალიან ლოკალურ ფენობენს. ასეთი გაზომვები მეტად შრომატევადია და მოითხოვს მაღალი ტექნოლოგიების გამოყენებას, თანაც საკმაოდ დამოუკიდებელ ადგილებში, რაც ძალიან ართულებს ტესტირების გლობალურ სკალაზე შედარებადი შედეგების ასახვას. თუმცა ეს მონაცემები საკმაოდ სარწმუნოა. საბედნიეროდ, ფართომასშტაბიანი ექსტრაპოლირებისათვის არსებობს შესანიშნავი არაპირდაპირი მეთოდი – ნახშირბადის ბუნებრივი იზოტოპების დისკრიმინაცია.

კონფირმაციული თეორიის თანახმად, ¹³CO₂ (ატმოსფეროში ის CO₂-ის საერთო რაოდენობის 1%-მდე შეადგენს) დიფუნდირებს რამდენადაც უფრო ნელა, ვიდრე ¹²CO₂ და, აქედან გამომდინარე, 4.4%-იანი ალბათობით აღწევს უჯრედების სველ ზედაპირამდე. ცნობილია, რომ Rubisco ახდენს ¹³CO₂-ის შედგომ დისკრიმინაციას (დაკავშირების ალბათობა 27%-ზე მეტრეა). ამას ხელს უწყობს სუნთქვისას ფოთოლში გამოყოფილი CO₂-ის რეფიქსაცია. შედეგად, მცენარის ქსოვილი შეიცავს ნაკლებ ¹³C-ს, ვიდრე ატმოსფერული ჰაერი და ეს ჩვეულებრივ, გამოიხატება როგორც ნიმუშის δ¹³C, რომელიც ყოველთვის უარყოფითია. კირქვასთან შედარებით, ატმოსფერო გაღარიბებულია ¹³C-ით და მისი δ¹³C -8‰-ს შეადგენს. ვინაიდან დიფუზია კარბოქსილირებასთან შედარებით ნაკლებად ცვალებადობს, ქსოვილის δ¹³C-ის მნიშვნელობა ასახავს ბალანსს ამ ორ მთავარ პროცესს შორის. უპიკიდრებისო და, მაშასადამე, დიფუზიის ბარიერმოკლებულ ფოთლებში ფოტოსინთილატების δ¹³C უნდა ასახავდეს წმინდა ბიოქიმიურ ეფექტს და, ამდენად, უნდა იყოს ძალიან "უარყოფითი" (-35‰). ფოთოლს, სადაც მხოლოდ დიფუზიური დისკრიმინაცია და რომელშიც ბიოქიმიური დისკრიმინაცია არ ზორციელდება (რასაც ადვილი აქვს C₄-მცენარეებში), ბევრად ნაკლებად უარყოფითი მნიშვნელობები აქვს (-12‰, ე.ი. მხოლოდ 4%-ით ნაკლები, ვიდრე თავისუფალ ჰაერში). არსებობს განტოლება, რომელიც უჯრედშორის სივრცეში CO₂-ის პარციალური წნევის დაცქეის ხარისხის გამოთვლის საშუალებას იძლევა მას-სპექტრომეტრით განსაზღვრული ქსოვილის ¹³C-ის საყოველთაო (Farguhar, Richards, 1984).

ამ კონცეფციის განვრცობამ მსოფლიოს სხვადასხ-

ვა მაღალბითის მცენარეზე დაადასტურა ალბებში ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგების სისწორე (სურ. 11.4). მიუხედავად იმისა, რომ სიმაღლის მატებასთან ერთად ბავების გამტარობა იზრდება, კარბოქსილირებასთან შედარებით ის მაინც უფრო მნიშვნელოვან მაღიმიტირებელ ფაქტორად ჩანს. ამდენად, იზრდება მისი გავლენა ¹³C-ს საერთო დისკრიმინაციაზე. საშუალოდ, სიმაღლის ყოველ 1000 მ-ზე ¹³C მატულობს 1.2‰-ით (ხდება ნაკლებად უარყოფითი). ამგვარად, დიდ სიმაღლებზე გავრცელებული მცენარეები უფრო ეფექტურად აფიქსირებენ ნახშირბადს ფოთლის ფართის ერთეულზე, ვიდრე დაბლობის მცენარეები.

ასეთი გამოკვლევებისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია (ლიტერატურაში არსებული აზრთა სხვადასხვაობის მიუხედავად) ის, რომ სიმაღლე არანაირად უკავშირდება ე.წ. გვალვის გრადიენტს. თუმცა გვალვას, რომელიც იწვევს ბაგის გამტარობის შემცირებას, ერთი შეხედვით შემამცირებელი ეფექტი უნდა ჰქონდეს. დადგენილია, რომ სურ. 11.4-ზე წარმოდგენილი მონაცემები ასახავს მდგომარეობას რეგიონებში, სადაც ტენიანობის მნიშვნელოვანი დეფიციტი არ აღინიშნება (თუ იყო ერთეული შემთხვევები, ისინი აღინიშნა დაბალ სიმაღლებზე). "მაღალბითის გვალვის" გავრცელები რჩება ზემოთაღნიშნულ სურათზე წარმოდგენილი ტენდენციის შესაძლო ახსნად (Terashima et al., 1995; იხ. მე-9 თავი – "მაღალბითის მცენარეთა წყლის რეჟიმი"). ამ მოსაზრების საწინააღმდეგო არგუმენტი ვერ-ჯერობით არ მოგვეპოვება.



სურ. 11.5 ახალ გენიებში გავრცელებულ C₃-მცენარეებში ზღვის ღორიდან სიმაღლის გავერა ნიადაგში ჰუმუსის და მცენარეში ნახშირბადის იზოტოპის (δ¹³C) შეცვლებობაზე (მონაცემები მცენარეთათვის – Körner et al., 1988; მონაცემები ნიადაგებისათვის – Bird et al., 1994).

ალტერნატიულ ახსნას, ალბათ, მცენარის სიმაღლე წარმოადგენს. არსებობს მოსაზრება (თითქოს დამაჯერებელ არგუმენტებზე დამყარებული), რომ სიმაღლის მატებით განპირობებული ^{13}C -ს მატება შეიძლება გავის დიფუზიისადმი გავრდილი აეროდინამიკური წინააღმდეგობის შედეგი იყოს (რაც ემატება ბავის წინააღმდეგობას), რადგან მცენარის ზომა მცირდება და ის უფრო კომპაქტური ხდება (Friend, Woodward, 1990). სადღესოდ არსებული ინფორმაცია ამ მოსაზრებას არ ადასტურებს. აეროდინამიკური თვალსაზრისით მაღალბოს ბუჩქები, მაღალბალახეულობა და ტყის საზღვრისპირა ხეები კარგად არიან მორგებულნი თავიანთ ჰაბიტატებს. მაღალი და გართხმული, კომპაქტურად მოზარდი სახეობების ^{13}C -ს შედარება განსხვავება მათ შორის ვერ გამოავლინა (ცხვ. 11.1).

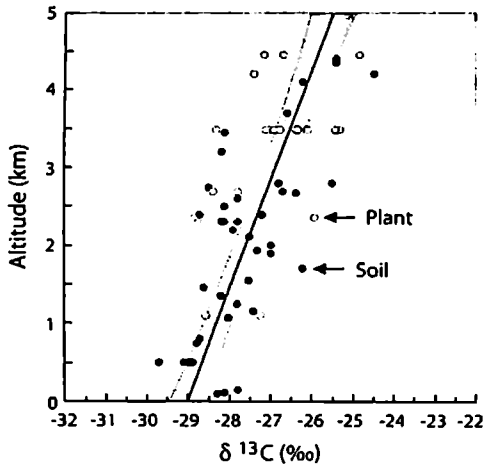
კიდევ ერთ არგუმენტად შეიძლება ჩაითვალოს ის, რომ დაბალტანიან მცენარეთა საფარში გავრდილი აეროდინამიკური წინააღმდეგობის გამო CO_2 -ის დიფუზია ნიადაგიდან თავისუფალ ატმოსფეროში უფრო ნელი უნდა იყოს და, როგორც ამის შედეგი, ^{13}C -ით გაღარიბებული რესპირატორული CO_2 -ის წველილი ფოტოსინთეზში უფრო დიდია, ვიდრე დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ და ფოთლების ნაკლები სიმჭიდროვის მქონე მცენარეებში (^{13}C უფრო უარყოფითია ასეთ კომპაქტურ სასიცოცხლო ფორმებში). ძალიან კომპაქტური მცენარეთა "ბალიშების" შუაგულიდან აღებულ ფოთლებში (ალკებში) ^{13}C იყო მხოლოდ -0.76% -ით ($\pm 1\%$, $n=5$ სახეობა) ნაკლები, ვიდრე ამავე ინდივიდების მეზობელ, თავისუფალ გამწვანებულ ფოთლებთან. ეს გაეფიქრებინებს, რომ ნიადაგიდან მიღებული CO_2 ამ სასიცოცხლო ფორმების მიერ ასიმილირებული CO_2 -ის

5%-ზე ნაკლებს უნდა შეადგენდეს. $\delta^{13}\text{C}$ -ს გლობალური ტენდენციის ყველაზე უფრო დამაჯერებელ ახსნას, ალბათ, CO_2 -ის ფიქსაციის გავრდილი ეფექტურობისა და სადაც ფოთლის შიგნით CO_2 -ის დიფუზიისადმი გავრდილი წინააღმდეგობის ერობილი მიქმდება უნდა წარმოადგენდეს (სურ. 11.2; იაონიაში ფუქსიამასა და კუნძულ ბორნეოზე კინაპალუს შიის მიდამოებში ჩატარებული გამოკვლევების შედეგები – Kogami et al., 2001; Hikosaka et al., 2002). ქსოვილითა სივრთი და ანივი ანათლების $\delta^{13}\text{C}$ -ს (Kömer et al., 1991) შედარებით, აგრეთვე *Nardus*-ზე, *Vaccinium*-ზე და *Alchemilla*-ზე ზრდის კაბერებში ჩატარებული ცდების შედეგების შეფასებით ნათელი გახდა დაბალი ტემპურატურის მნიშვნელოვანი როლი (Friend et al., 1989; Morecroft, Woodward, 1990, 1996). შხის რადიაციის გაველება არ ჩანს – მონაცემები ახალი გენისათვის, რომლებიც შეტანილია ამ მიმოხილვაში, არ განსხვავდება სხვა რეგიონებში მიღებული მონაცემებისაგან. ეს მონაცემები მოგვიანებით შევსებულ და განმტკიცებულ იქნა ნიადაგის ნახშირბადის ანალიზით (Bird et al., 1994) ჰუმუსის (ნემოპალას) $\delta^{13}\text{C}$ წარმოადგენს მცენარეთა მიერ $\delta^{13}\text{C}$ -ის ხანგრძლივი და სიერულად განვრცობილი დისკრიმინაციის ინტეგრალს. ახალ გენიაში ნიადაგისა და მცენარეებისათვის (C_1) მიღებული $\delta^{13}\text{C}$ -ის მონაცემები (სურ. 11.5) გვიჩვენებენ საოცრად მსგავს ტენდენციებს, რაც კიდევ უფრო დამაჯერებელს ხდის მოსაზრებას, რომ მთელი მსოფლიოსათვის აღნიშნული $\delta^{13}\text{C}$ -ის სიმაღლისეული მატება არ არის დაკავშირებული მცენარეთა რადიაციულ რეჟიმთან.

სურ. 11.4-ზე და სურ. 11.5-ზე ჩანს მიღებულ მონაცემთა საკმარისი დიდი განხვევა. ეს ძალიან ტიპი-

ცხრილი 11.1 ერობის ალბებში 2500 მ სიმაღლეზე გავრცელებულ გართხმულ და შედარებით მაღალ მცენარეებში ნახშირბადის იზოტოპის ($\delta^{13}\text{C}$) შემცველობა. აღსანიშნავია, რომ სხვადასხვა ზომის მცენარეებში $\delta^{13}\text{C}$ -ის შემცველობის შრე განსხვავება არ აღინიშნება (Siegwolf, Kömer, გამოუქ. მონაც.)

ნიადაგის ზედაპირიდან ფოთლების დაშორების მანძილი (მმ)	მცენარის სასიცოცხლო ფორმა	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
ა) 1-5	გართხმული ბალიშები	-26.38±1.10 (n = 8)
ბ) 5-20	პატარა როზეტები, მხოხაეები	-26.00±1.30 (n = 5)
გ) 150-500	მაღალი ნაირბალახები, ბუჩქები	-26.66±0.88 (n = 5)



სურ. 11.4 განსხვავებული სასიცოცხლო ფორმების სიმაღლის მიხედვით დამორბეულ მცენარეთა სახეობების ორ ჯგუფში $\delta^{13}C$ განსწოლების სისწორე. მარცხნივ – ნიშნები შეფერილია 50-900 მ-ზე (უბეტსად 300 მ-ის ცემოთ); მარჯვნივ – ყველა ნიმუში აღებულია 2500 მ-ის ზემოთ (5600 მ-მდე) (Körner et al., 1988).

ურია და ასახავს სახეობებისათვის დამახასიათებელ $\delta^{13}C$ -ის განსხვავებებს. 4‰ არის ის უბანი, რომელსაც შეიძლება შევხვდეთ C_3 -მცენარეთა ზოგიერთ თანასაზოგადოებაში (Körner et al., 1991). სურ. 11.1-დან ჩანს, რომ 18 ახლად შესწავლილი სახეობის $\delta^{13}C$ -ს მაჩვენებლებიც თავსდება -24.87‰-სა და -28.68‰-ს ფარგლებში, ე.ი. ისეც და ისეც დაასლოებით 4‰-ის ფარგლებში. ეს აჩვენებს, რომ მხოლოდ დიდი მასალის შესწავლამ ან ნიადაგის მონაცემთა გამოყენებამ შეიძლება მოგვეცეს ინფორმაცია ჰაბიტატის ან თანასაზოგადოების სპეციფიკური ნიშნების შესახებ. ზღვის დონიდან საშუალო სიმაღლის პირობებში შესწავლილი იყო *Ranunculus*-ის სამი სახეობა, რომლებიც ჰაბიტატის ზღვის დონიდან სიმაღლის მიხედვით დამორბეულ სახეობებს მიეკუთვნებიან. აქ $\delta^{13}C$ -ში გამოიკვეთა ძლიერი ეკოტიპური კომპონენტი, რამაც შემდგომში გვაფიქრებინა, რომ ატმოსფერული წნევის გავლენა არც ისე მნიშვნელოვანი ყოფილა (Körner et al., 1991).

ნიშნები იმისა, რომ უფრო მაღალ სიმაღლეზე CO_2 -ის ფიქსაციის ბიოქიმიური მექანიზმი ძლიერდება (გარდა მეზოფილის გასქელებისა) მცირეა. ვენესუელაში

სხვადასხვა სიმაღლეზე გავრცელებული ტროპიკული მაღალმთის გიგანტური როზეტული სახეობის (*Espeletia schulzei*) ფოთლებში შეისწავლებოდა Rubisco-ს აქტივობა (Castrillo, 1995). აღმოჩნდა, რომ მცენარეთა პოპულაციებში ამ ფერმენტის აქტივობა უფრო მაღალი იყო 4200 მ სიმაღლეზე, ვიდრე 3100 მ-ზე და 3550 მ-ზე. ეს თანახმად ბარუხის (Baruch, 1979) შედეგებს და ეწინააღმდეგება რადასა და თანამშრომელთა (Rada et al., 1998) მონაცემებს. აღსანიშნავია, რომ ალპებში მაღალმთისა და დაბლობის სახეობათა შორის არსებითი განსხვავებანი Rubisco-ს არც კონცენტრაციაში და არც აქტივობაში შემჩნეული არ ყოფილა (Sage et al., 1997). Rubisco-ს შესახებ ყველა გამოკვლეული მონაცემი ეხება ადგილგაანაცლებულ, ან სათბურის პირობებში მყოფ მცენარეულ მასალას (იხ. ქვემოთ გენოტიპური ეფექტები).

მაღალმთის მცენარეებში ქლოროფილის კონცენტრაცია არის უფრო დაბალი ან ისეთივე, როგორც დაბლობის მცენარეებში, მაგრამ არასოდეს არ არის უფრო მაღალი (Henrici, 1918; Seybold, Egle, 1940; Mooney, Billings, 1961; Todaria et al., 1980; Voznesenskaya, 1996) და ეს, მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედში ქლოროპლასტების რაოდენობა სიმაღლის მატებასთან ერთად იზრდება (Miroslovov, Kravkina, 1991). ბერგვეილერმა (Bergweiler, 1987), რომელიც იკვლევდა მაღალმთის მთელ რიგ მცენარეთა ქლოროპლასტებიდან იზოლირებულ ტილაკოიდებს, აღმოაჩინა, რომ აქ ორჯერ და უფრო მეტად გაზრდილია ფოტოსისტემა II-ის სარეაქციო ცენტრების რაოდენობა. ქლოროფილის შეფარდება ა/ხ უფრო მაღალია მაღალმთის მცენარეებში, ვიდრე დაბლობისაში (Seybold, Egle, 1940; Bergweiler, 1987). ბერგვეილერის (Bergweiler, 1987) თანახმად, შეფარდება ა/ხ ალპურ ნაირბალახებში 4.2-5.0-ის ფარგლებში მერყობს, დაბლობის ნაირბალახებში კი 3.6-4.1-ის დიაპაზონში. კაროტინოიდების შემცველობაც სიმაღლის მატებასთან ერთად იზრდება. ყველა ეს მახასიათებელი ტიპურია მაღალი რადიაციის ჰაბიტატის მცენარეებისათვის, თუმცა დადგენილია, რომ ზშირი ღრუბლიანობა მაღალმთაში ამცირებს საერთო რადიაციას (იხ. მე-3 თავი).

ზემოთაგანიხილულ მოვლენათაგან რომელი მიეკუთვნება ფენოტიპურს და რომელი გენოტიპურს? ტრანსპლანტანტ (ადგილმეცვლილ) მცენარეებზე ჩატარებულ თავის კლასიკურ ცდებზე დაყრდნობით ბონი (Bonier, 1895; მოგვიანებით ეს სამუშაოები განაგრძო Combes, 1910) მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ყველა მორფოლოგიური ნიშანი (ფოთლის სტრუქტურის ჩათვლით) მთლიანად აკლიმატიზირებადი, ე.ი. ფენოტიპურია. მოგვიანებით ჩატარებულმა ცდების სერია

აწენა, რომ ზოგიერთი ფიზიოლოგიური და ანატომიური განსხვავება მაღალბოსა და ბარის მცენარეთა ფოთლებს შორის რჩება მამინაც, როდესაც ეს მცენარეები ერთნაირ პირობებში იზრდებიან. მამასადამე, ეს ეკოტიპური ნიშნები (Hiesey, Milner, 1965). პენრიჩი (Henrich, 1918) აღნიშნავს, რომ როდესაც ალპური ნაირბალახები იგივე გვარის დაბლობის ნაირბალახებთან ერთად იზრდება, მათი ფოტოსინთეზის ინტენსივობა უფრო მაღალია. მონი და ბილინგსი (Mooney, Billings, 1961) აღნიშნავენ, რომ *A_{cap}* უფრო მაღალია მაღალბოს წარმოშობის *Oxyria digyna*-ში, ვიდრე არქტიკული წარმოშობის იმავე სახეობაში. მაღალბოს წარმოშობის *Trifolium repens*-ი ზრდის კაბურაში ჩატარებულ ცდებში (Mächler, Nüsberger, 1997) ინარჩუნებს უფრო მაღალ *A_{cap}* ვიდრე მისი მონათესავე უფრო დაბალი სიმაღლის ფორმები. იგივე კანონზომიერებაზე მიუთითებენ სხვა ავტორებიც (Woodward, 1986; Morecroft, Woodward, 1996), რომლებმაც შეიწავლეს შოტლანდიის მაღალბოს *Vaccinium myrtillos* და *Alchemilla alpina*. კალიფორნიაში *Alchemilla lanulosa*-ს მაღალბოს პოპულაციებში (შედარებით ბარის პოპულაციებთან) აღინიშნა უფრო მაღალი *A_{cap}* (Gurevitch, 1992). ამ სახეობათა წარმოშობა შესწავლილ იქნა მაღალბოს რასების ენორტიპური დიფერენციაციის ექსპერიმენტული ტესტირების დასაწყისშივე (Clausen et al., 1948). მაგალითები, სადაც ადგილშეცვლილ მცენარეებში არ აღინიშნება ეს ტენდენცია (Decker, 1959), ან დაფიქსირებულია საწინააღმდეგო შედეგი (Shibata et al., 1975), მცირეა.

ჯერ-ჯერობით არ მოგვეპოვება ქლოროპლასტებში გენოტიპური ტენდენციების ნათელი და დამაჯერებელი სურათი. საერთო სათბურში მოზრდა *Deschampsia caespitosa*-სა და *Trisetum spicatum*-ში აღინიშნა ქლოროფილის უფრო დაბალი კონცენტრაცია, ვიდრე არქტიკული წარმოშობის იგივე მცენარეებში (Tieszen, Bonde, 1967), რაც თანხმება დაკვირვებებს *Oxyria digyna*-ზე (Mooney, Billings, 1961) და ზოგიერთ სხვა მცენარეზე, თუმცა მათ ასევე აღინიშნეს გამოჯაკლისებები. ქაბოტმა და თანაავტორებმა (Chabot et al., 1972) ვერ ნახეს განსხვავება *Rubisco*-ს აქტივობაში *Oxyria digyna*-ს არქტიკულ და მაღალბოს პოპულაციებს შორის, სანამ ისინი ცივ პირობებში იზრდებოდნენ. სითბოში მაღალბოს წარმოშობის პოპულაციაში *Rubisco*-ს აქტივობა სწრაფად დაეცა. ამის მიზეზი ნათელი არ არის. შნიშენელოვანი განსხვავება *Rubisco*-ს აქტივობაში არ აღინიშნა *Taraxacum officinale*-ს კონტრასტული სიმაღლეების გენოტიპებს შორისაც (Oulton et al., 1979). ამავდროულად გამოირკვა, რომ სანამ ცდებში ტემპერატურა იყო

25°C ან უფრო დაბალი, პილის რეაქციის სიჩქარე უფრო მაღალი იყო მაღალბოს წარმოშობის მცენარეებში (May, Villarreal, 1974); 35°C-ზე ამ ტენდენციას მკვეთრად საწინააღმდეგო ხასიათი ქონდა. პანდეი და თანაავტორები (Pandey et al., 1984) ახდენდნენ ჰიმალაის *Selinum vaginatum*-ის კულტივაციას 3600 მ და 350 მ სიმაღლეებზე. *Rubisco* უფრო აქტიური იყო დიდ სიმაღლეზე კულტივირებულ ვგუშში. როდესაც მცენარეები აღმოჩნდნენ დაბლობის თბილ პირობებში, ამ ფერმენტის აქტივობის ნაწილი ჩანაცვლებულ იქნა PEP-კარბოქსილაზით. წარმოშობისა და ადგილგანაყოფების ტესტირის ძირითად პრობლემას განსხვავებული გარემო პირობებიდან აღებული მცენარეებისათვის ზრდის ერთნაირი პირობების შექმნა წარმოადგენს. ჩვეულებრივ, ისინი უფრო შესასაბამებია იმ პირობებს, რომლებსაც შეეუფლებია დაბლობის მცენარეები. ამიტომ გარემო პირობების მიმართ მკვეთრად განსხვავებული მოთხოვნის მქონე პოპულაციებისთვის ეს ტესტირება ადეკვატურ შესაძლებლობებს ვერ უზრუნველყოფენ. სათუთა, რომ ამ კონტროლირებად გარემო პირობებში ჩატარებულ გამოკვლევებში შესაძლებელი ყოფილიყო მცენარესათვის მისი ბუნებრივი ჰაბიტატისთვის დამახასიათებელი და შესატყვისი გარემო პირობების შექმნა. ყოველ შემთხვევაში, ეს ძალიან რთულია მცენარის ზრდის ტემპერატურებისათვის. რომელი წარმოშობა აღმოჩნდება მომგებიანი და რომელი – არა, შეიძლება დიდად იყოს დამოკიდებული ზრდისათვის შერჩეულ საერთო პირობებზე. რაც შეეხება ტემპერატურას, დიდიმცა თაოდან აცილებულ იქნა მხოლოდ რამდენიმე კლასიკურ არქტიკალურ გამოკვლევაში (Mooney, Billings, 1961; Tieszen, Bonde, 1967) სიმაღლის მიხედვით კონტრასტული, მაგრამ მსგავსი თერმული ზონის წარმოშობის მქონე მცენარეებზე. თუმცა, ამ შემთხვევაში არქტიკის განსხვავებულმა არადაციულმა რეგიმმა ხელი შეუშალა სიმაღლისეულ ობიექტურ შედარებას.

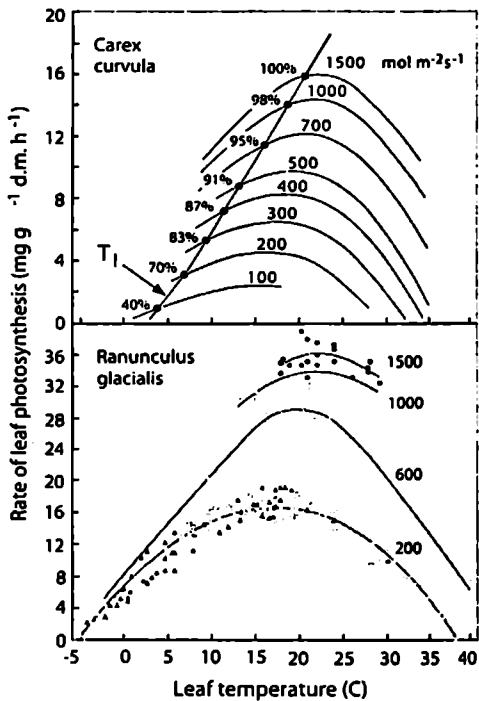
თუმცა ეს საკითხი ჯერჯერობით პრობლემური რჩება, მაგრამ ინტაქტური ფოთლების ზემოთმოყვანილი მაგალითები მოწმობს, რომ მაღალბოს პოპულაციებთან შედარებით *A_{cap}*-ის მიმართ ეკოტიპური დიფერენციაცია უფრო მაღალია. როგორც ჩანს, პირველ რიგში ეს დაკავშირებულია ფოთლის ანატომიურ თავისებურებებთან და არა ბიოქიმიურ განსხვავებებთან. მაგალითად, მცენარეთა ზრდის საერთო ტემპერატურებისგან დამოკიდებულად ფოთლის სისქე უფრო დიდია ალპურ *Ranunculus glacialis*-ში, ვიდრე დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ *Ranunculus nemorosus*-ში, მაგრამ ცხრილად რვა სახეობაში ზრდისათვის უფრო დაბალი ტემპ-

პერსპექტივები განაპირობებენ ფოთლის სისქის ზრდას როგორც დაბალი სიმაღლეების, ისე მაღალმთის სახეობებში. ეს მანიშნებს იმაზე, რომ აქ არის მნიშვნელოვანი ფუნქციური ანატომიური კომპონენტი, რომელსაც შეუძლია გავლენა იქონიოს *A_{cap}*-ზე (Körner et al., 1989a). ბიოქიმიური მონაცემების შეუსაბამობა შეიძლება დაკავშირებული იყოს აღნიშნულ პრობლემასთან. ძელია გაარჩიო ტენდენციები განსაზღვრულ კომპონენტებსა და პროცესებში საკუთრივ სასასუსო რეაქციებისაგან (მშრალი და წელიწადი წონები, ფართობი, ქლოროფილი და სხვ.). ეს პრობლემები პირველმა აღნიშნა და განიხილა ბონიემ (Bonier, 1890 b), მოვიანებით — მუნიემ (Mooney, 1968), თუმცა სათანადო ყურადღება მან ვერ მიიპყრო.

ფოტოსინთეზის საპასუხო რეაქციები გარემო პირობებში

"ფოტოსინთეზური აქტივობა" — ეს ცნება ჩვენში აღძრავს წარმოდგენას საუკეთესო სასიცოცხლო პირობების შესახებ. რა არის ეს პირობები და როგორ რეაგირებს ფოტოსინთეზი მაღალმთის არცთუ ხელსაყრელ პირობებზე? რა განსაზღვრავს ნეტო-ფოტოსინთეზის ინტენსივობას საველე პირობებში? არსებითად, მნიშვნელოვანი დეტალები ცნობილი გახდა მას შემდეგ, რაც ჰენრიჩი (Henrici, 1918) გამოაქვეყნა თავისი შედეგები. საკმაოდ დიდი ხნის წინ დადასტურდა, რომ მაღალმთის მცენარეებში ფოტოსინთეზის უმატარეს მალიმიტირებულ ფაქტორს მზის ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია ანუ ფოტოსინთეზურად აქტიური ქვანთიერი ნაკადის სიმკვრივე (QFD, 400-700 nm) წარმოადგენს (Cartellieri, 1940; Scott, Billings, 1964; Moser et al., 1977; Körner, Diemer, 1987). შეიძლება ითქვას, რომ მცენარის ზრდის პერიოდში ტემპერატურა შედარებით ნაკლებმნიშვნელოვანია (გარკვეულწილად არამალიმიტირებელი). ამის მარტივი ახსნა ფიზიოლოგიური თერმული აკლიმატიზაციისა და იმ ფაქტის ერთობლიობაშია, რომ ფოთლის ტემპერატურა მზის ჩასვლისთანავე, ჩვეულებრივ, არ ეცემა (იხ. მე-4 თავი). აქედან გამომდინარე, ფოტოსინთეზის თერმული ლიმიტირება ძალიან ძლიერად იზღუდება ფოტოსინთეზურად აქტიური ქვანთიერი ნაკადის დაბალი სიმკვრივის სიტუაციაში, ანუ, როდესაც ნახშირბადის შთანთქმა უკვე შეზღუდულია სინათლის დაბალი ინტენსივობით.

მაღალმთის მცენარეებში ფოტოსინთეზის თერმული აკლიმატიზაცია შესაძლებელია დახასიათდეს შემდეგი ხუთი პუნქტით:



სურ. 11.6 ფოტოსინთეზის სინათლეზე დამოკიდებულების სასუსო რეაქცია ფოთლის ტემპერატურაზე. A — *Carex curvula* 2300 მ სიმაღლიდან (ცენტრალური ალპები). ამ სასასუსო რეაქციათა გადამკეთი ხაზი წარმოადგენს მიკრომეტეოროლოგიურ კორელაციას. ის აჩვენებს ფოტოსინთეზურად აქტიური სინათლის ნაკადის (QFD) და ფოთლის ტემპერატურის კუმულირებული უთითოთაქვარის მცენარის ზრდის სეზონის სამი თვის განმავლობაში. QFD-ის მაქსიმუმის 75%-ზე მაღალ მნიშვნელობებზე მრედი შეესაბამება ტემპერატურულ ოპტიმუმს, მაგრამ, სინამდვილეში, დაბალი QFD-ის პირობებში ფოთლის ფაქტობრივ ტემპერატურები ფოტოსინტეზისათვის ოპტიმალურ ტემპერატურებზე ბევრად დაბალია. მაგალითად, როდესაც QFD = 100 μ მოლი ფოტონი მ²წმ⁻¹ (მაქსიმუმის 5%) საველე პირობებში არცთუხელ CO₂-ის ფოქსაცია აღწევს იმ მნიშვნელობის მხოლოდ 40%-ს, რომელიც გვეჩვენოდა იმ შემთხვევაში, თუ ფოთლის ტემპერატურა იქნებოდა 14°C (ოპტიმალური ტემპერატურა აღნიშნული QFD-ის შემთხვევაში). ნაცვლად 3,5°C-ისა (Körner, 1982). B — იგივე *Ranunculus glacialis*-სთვის 2700-3100 მ სიმაღლიდან (აღნიშნულია სამუთხებებით) და მსგავსი პირობების მცენარეებისათვის, რომლებიც გავრცელებულია ტუსი ზღა საზღვარზე (2000 მ; აღნიშნულია წრეებით). როდესაც A და B შემთხვევაში გაზომვები ტარდებოდა დაბალ სიმაღლეზე (600 მ) დაბორატორიულ პირობებში (Moser et al., 1977).

ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ოპტიმუმი თანხდება ფოთლის ფართოდ გავრცელებულ ტემპერატურებს მაღალი QFD-ის პირობებში, რაც უზრუნველყოფს ნახშირბადის მაქსიმალურ შეთვისებას;

ფოტოსინთეზის ტემპერატურული მრუდი ძალიან ფართოა, ვინაიდან ფოტოსინთეზი "შუაშობს" მაქსიმალური სინქარის 9 5%-იანი ეფექტურობით, მაშინაც კი, როდესაც ტემპერატურა ოპტიმუმზე დაახლოებით 8 გრადუსით მაღალია;

ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ოპტიმუმი იცვლება QFD-სთან ერთად ისე, რომ დაბალ ტემპერატურათა ოპტიმუმი თანხდება დაბალ QFD-ს, ხოლო მაღალ ტემპერატურათა ოპტიმუმი — მაღალ QFD-ს (სურ. 11.6), როგორც ეს კარგად ცნობილი არამალბოისის მცენარეებისათვის;

ტემპერატურული ოპტიმუმის თანხვედრა გარემოს პრეკლირებულ ტემპერატურებთან შედარებით მყარია (1-დან რამდენიმე დღემდე);

ცივი ღამეები (-3-დან -6°C-მდე) გავლენას არ ახდენს A_{cap} -ზე.

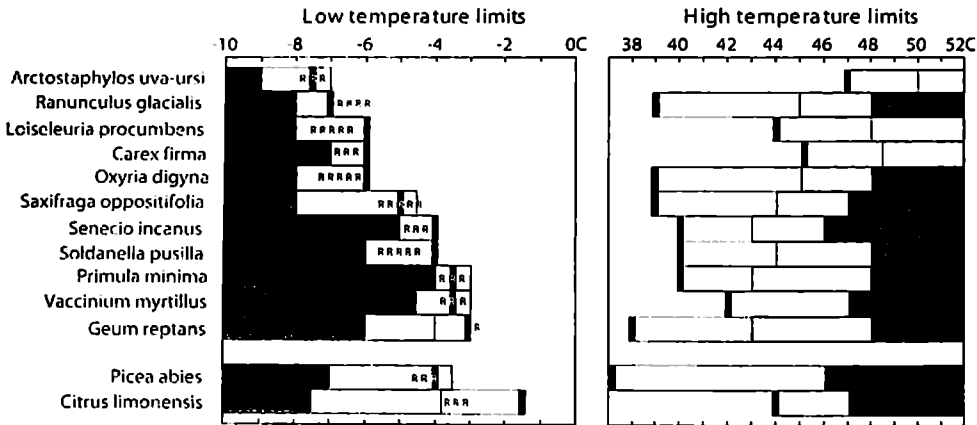
როგორც სურ. 11.6-დან ჩანს, ტემპერატურული ოპტიმუმი *Carex curvula*-ში თითქმის იდენტურად ფოთლის საშუალო ტემპერატურისა, როდესაც QFD აღწევს 1000 მოლ ფოტონს $\text{მ}^{-2}\cdot\text{ს}^{-1}$. CO_2 -ის ფიქსაციის თერმული ლიმიტირება რეალურად შეზღუდულია დაბალი QFD პერიოდისთვის, როგორც ეს ნაჩვენებია დიარამაზე პროცენტებში. სინათლით გაჯერებისას 22°C ოპტიმალური ტემპერატურა საესებთან ტიპურია მაღალბოისის მცენარეებისათვის. უფრო მაღალი ოპტიმუმი (27°C) დაფიქსირდა *in situ* (Körner, Diemer, 1987). ვენესუელის ანდებში 4200 მ-ზე *Acacia*-ში აღნიშნულია 22°C-იანი ოპტიმუმი (Cabrera et al., 1998). დაუსაბუთებლად გავრცელებულია შეხედულება, თითქმის მაღალბოისის პელიოფიტებს, შედარებით დაბალი სიმაღლეების მცენარეებთან, ბევრად უფრო დაბალი ტემპერატურული ოპტიმუმი აქვთ (Todaria, 1988). დაბალი ტემპერატურული ოპტიმუმი (12-16°C) ნანახია ჩრდილის აბნან მცენარეებში, ტყის ზედა საზღვრის წიწვოვნებში (Pizek et al., 1973) და მაღალალპინური წარმომადგენლებში (Cabrera et al., 1998), რომლებიც უკეთ არიან შეგუებული სიცივეს. ფოტოსინთეზის შედარებით დაბალ ტემპერატურულ ოპტიმუმს (17°C) აღნიშნავენ ლიოში (Lbschl, 1994) გვიანტურ როზეტულ *Echium wildbretii*-ში კუნძულ ტენერიფეს ალპური ზონიდან, რაც, შესაძლებელია, მაღალბოისის ამ ნახევრადმშრალ უდაბნოში ცივი პერიოდის განმავლობაში მაღალ ევგებიატორ აქტივობას ასახავდეს. მზიანი კაბიტატის მაღალბოისის მცენარეების ტემ-

პერატურული ოპტიმუმი დილით არ განსხვავდება (დაახლოებით 2-4 გრადუსით დაბალი) ზომიერ ტემპერატურულ პირობებში გაერცლებულ მცენარეთა ანალოგიური მაჩვენებლისგან. ეს ეხება მულოს მცენარეების მონაცემებს მოწმებულ ამინოში. ხანგრძლივი სიცივისა და მუდმივად ღრუბლიანი ამინოს პირობებში მცენარეები ფოტოსინთეზის სასუსხო ტემპერატურულ რეაქციას ერთი ან რამდენიმე დღის განმავლობაში არეგულირებენ. ამას ადასტურებს ზრდის კასრებში ნაჩარებელი ანაერთი გამოიკვლევა (იხ. მიოხილვა Billings, Mooney, 1968; Pisek et al., 1973).

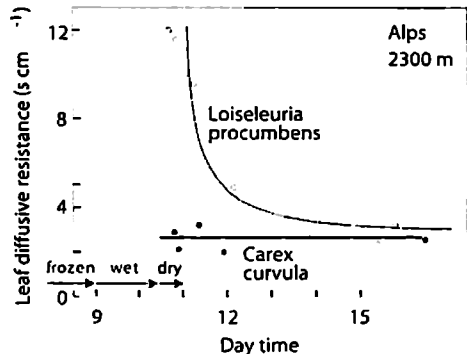
დაბალი ტემპერატურებისადმი ფოტოსინთეზის თერმული აკლიმატიზაცია, პირველ რიგში, თვით ფოტოსინთეზურ აპარატში მიმდინარე ცელილურის შედეგია და დაკავშირებულია ტილაკოიდის მემბრანაში, კერძოდ ფოტოსისტემა II-ში ელექტრონის ტრანსპორტთან (Mawson, Cummins, 1989). ამ ავტორთა მიერ არქეო-ალბუმი *Saxifraga cernua*-ს აკლიმატიზაციის შესწავლამ აჩვენა, რომ სრული ელექტრონსატრანსპორტო ვაჟვისთვის ტემპერატურული ოპტიმუმი 10°C-დან 25°C-მდე იზრდება, თუ მცენარებს ნაცვლად 10°C-სა ზრდის 20°C-ზე. 10°C-ზე გაზომვისას ელექტრონის ტრანსპორტის სიჩქარე 10°C-ზე მოხარდ მცენარეთა ტილაკოიდში 4.2-ჯერ მაღალი იყო, ვიდრე 20°C-ზე მოხარდ მცენარეთა ტილაკოიდებში. ეტყობა, ეს შეგუება არ საჭიროებს ცილა-ქლოროფილის კომპლექსის შინაგულვან ცელილებს. მაგრამ, შესაძლოა, წარმოადგენდეს იმ ცელილებსა და მემბრანებს, რომლებსაც ავტორებმა "ტილაკოიდების კომპარტმენტური ცელილები" უწოდეს.

მაღალბოისის მცენარეებში ნეტო-ფოტოსინთეზისათვის მინიმალური კარდინალური ტემპერატურები ემთხვევა იმ ტემპერატურებს, რომლებზეც ფოთლება, როგორც წესი, იყინებთან და ზიანდება. ზრდის სეზონის განმავლობაში მინიმალური ტემპერატურები -2°C-სა და -6°C შორისა (სურ. 11.7). უჯრედშირისებში ყინულის განიხა აფერებს გაზის დიფუზიას და იწყებს პროტოპლასტის გაუწყლოებას. შედეგად ფოტოსინთეზი წყდება (იხ. მე-8 თავი). როდესაც დილით, ღამის უარყოფით ტემპერატურებთან შედარებით, ტემპერატურა მატულობს და უჯრედშირისებში ყინული დნება, გამდარნი წყალი უჯრდის კვლებში ინფილტრირდება. დახურული ბაგეების შემთხვევაში (სურ. 11.8) ფოტოსინთეზი შეიძლება ადგეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ეს წყალი რეაბსორბირდება და ადგება გაზის დიფუზია, რასაც შეიძლება დასტურდეს რამდენიმე საათი.

მაღალბოისის მცენარეები 0°C-ზე აღწევნ A_{cap} -ის სულ მცირე 20%-ს, ხშირად კი 30%-საც, თუ QFD გამა-



სურ. 11.7 მალაქსის მცენარეთა ნეო-ფოტოსინთეზის მინიმალური და მაქსიმალური ტემპერატურული საზღვრები. შედარებისთვის მოცემულია ტყის ზედა საზღვრისა და ხელთათმავალვისპირეთის მცენარეთა მონაცემები. შავი ფერით აღნიშნულია ფოტოსინთეზის შეწყვეტის წერტილები; ღია ფერით მარცხნივ და მარჯვნივ აღნიშნავს ფოთლის ტემპერატურებს, რომლებზეც ადგილი აქვს 50%-იან დაზიანებას, მუქი ფერი - 100%-იან დაზიანებას; ვარსკვლავებით აღნიშნულია ტემპერატურული საზღვრები, როდესაც იწყება უჯრედშორისებში ციანულის წარმოქმნა (Pisek et al., 1973; Larcher, Wagner, 1976).



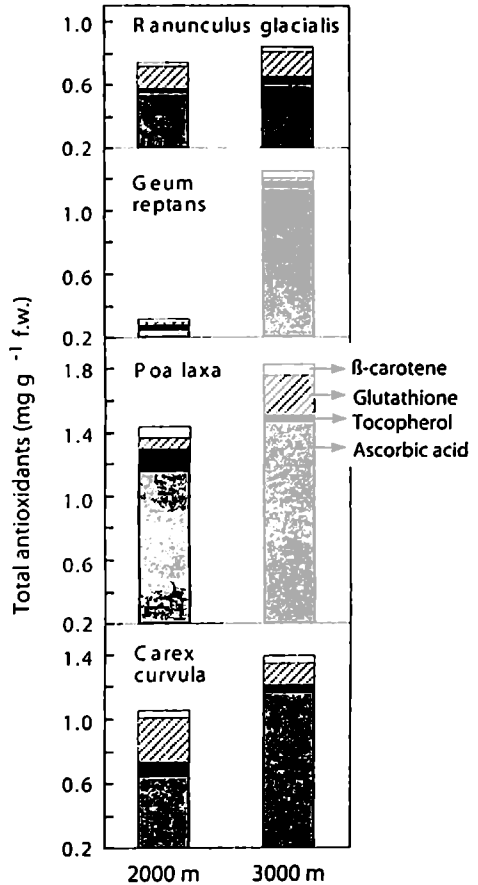
სურ. 11.8 ბაგების საბაზუო რეაქცია შუა ზაფხულში ღამის ყინვებზე ($t < 2.4^{\circ}\text{C}$) *Loiseleuria procumbens*-ში (მხვაესად *Ericaceae*-ის სხვა წარმომადგენლებისა, რომლებშიც აღინიშნა უჯრედშორისი სივრცეების გამოხატული ინფილტრაცია; იხ. სურ. 8.5) და *Carex curvula*-ში (ინფილტრაცია არ აღინიშნა) 2800 მ სიმაღლეზე დასავლეთ ალპებში. ბაგები იღება, როდესაც ინფილტრატი ღლევა (Kümer, 1977).

ჯერებელი ინტენსივობისა, რასაც ამ ტემპერატურაზე ადგილი აქვს შუადღის მზის სრული ინტენსივობის 100%-ზე ნაკლები განათებისას. პენრიიმ (Henrici, 1921) აჩვენა, რომ ღამის დაბალ ტემპერატურებს (-6°C-დან -8°C-მდე) შეიძლება არ ჰქონდეთ ფოტოსინთეზზე უარყოფითი შემდეგმოქმედება მომდევნო დღის განმავლობაში. ამ აზრს ადასტურებს შამპრის მალაქსითიანეთში 3800-4700 მ-ის სიმაღლეზე ალპური მცენარეებისათვის მიღებული შედეგებიც (Blagowestschenski, 1935). ახალ ზელანდიაშიც აღინიშნული იყო სრული ფოტოსინთეზური აქტივობა -4°C-ზე მცენარის (*Chionocholea*) წინასწარი დამუშავების შემდეგ თბილ პირობებში მისი გადატანიდან ძალიან მოკლე დროში (Mark, 1975). ლიქენებში ფოტოსინთეზის ქვედა ტემპერატურული ზღვარი კიდევ უფრო დაბალია (-11°C). ეს აღინიშნულია ბევრი სახეობისათვის (მაგ., *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia alcornis*), თუმცა *Pelrigera subcanina*-ში, მაგ., -2°C-ზე ქვევით CO₂-ის ფიქსაცია აღარ შეინიშნება. ამგვარად, დაბალი ტემპერატურები საოცრად მტირულ მოქმედებენ მალაქსის მცენარეთა ფოტოსინთეზზე.

ფოტოსინთეზის მაქსიმალური კარდინალური ტემპ-

პერატურა მაღალმთის მცენარეებში, ჩვეულებრივ, 38-47°C-ის ფარგლებშია. მთაში ასეთი მაღალი ტემპერატურები შეიძლება აღირიცხოს ნიადაგის ზედაპირთან ახლოს გვალვისას და მზის მაღალი რადიაციის პირობებში (მე-4 თავი). ავსტრიის ალპებში *Sempervivum montanum*-ის როზეტულ ფოთლებში შუადღისას დაფიქსირდა 52°C, რამაც განაპირობა სუნთქვის იმდენად გაძლიერება, რომ რესპირატორულმა დანაკარგებმა გადაჭარბეს CO₂-ის შეთვისებას (Larcher, Wagner, 1983). მუხუდავად იმისა, რომ ასეთი უკიდურესი სიტუაციები მალაინ იშვიათია, 40°C მცენარეებში შეიძლება აღინიშნოს ნებისმიერ მზიან დღეს ევგეტაციის მთელი პერიოდის განმავლობაში (დაახლოებით დღეთა საერთო რაოდენობის 7%). მშრალი, მზით განაიხებული ნიადაგის ზედაპირზე რეგულარულად განიცდიან რა ასეთი მაღალი ტემპერატურების ზემოქმედებას, მცენარეები იძულებით ზღუდავენ ნახშირბადის ბალანსს. მაღალი ტემპერატურები, რომლებიც კუნძულ ტენერიფეზე (კანარის კუნძულები) გავრცელებულ ზოგიერთ სახეობაში ზღუდავენ ფოტოსინთეზს, თავსდება 35°C (*Echium* sp.) და 40°C-დან 48°C-მდე (*Erysimum* sp.) ფარგლებში (Lüscher, 1994).

ფოტოსინთეზის მაქსიმალური ინტენსივობის (A_{C₁₀}) ბისაწყევად მაღალმთის მცენარეები საჭიროებენ შედარებით მაღალ განათებას: დაწყებული 500 μმოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹-დან (ჩრდილს შეგუებული მცენარეებისათვის; მაგ., *Oxyria digyna*) და დამთავრებული 2000 μმოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹-მდე და უფრო მეტიც (QFD = 95%; Körner, Diemer, 1987). სინათლის მიმართ ასეთი მაღალი მოთხოვნილება ხსნის მრავალი ავტორის მიერ (Cartellieri, 1940; Billings et al., 1966) აღნიშნულ კანონზომიერებას, კერძოდ QFD-ს პარალელურად ფოტოსინთეზის (A) ცვლილებას (სურ. 11.2). მაღალმთის ზოგიერთ სახეობაში ფოტოსინთეზის სინათლით გაყვება არ ხდება შუადღისას სრულ განათებაზე კი და A განავრობის ზრდას QFD-ს 3000 μმოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹ მნიშვნელობამდე (მაგ., ისეთ სახეობებში, როგორცაა *Ranunculus glacialis*, *Ligusticum mutetina* და სხვ.). ასეთ პირობებში მზის პირდაპირი რადიაციის ემატება თხელ, ნათელ ღრუბლებში გასული დიფუზიური რადიაცია (Körner, Diemer, 1987; Terashima et al., 1993; იხ. მე-3 თავი). QFD-ს შთანთქმის ასეთი უკიდურესად მაღალი უნარი (მზის კონსტანტის შესაბამისად) შეიძლება ხელს უწყობდეს მაღალმთის მცენარეებს თავიდან აიცილონ A-ს სინათლისმიერი დათრგუნვა და სხვადასხვა დაზიანება. ამასთანავე, მაღალმთის მცენარეები უფრო დაცულნი არიან თანმხლები პიგმენტებისა და ანტიოქსიდანტების,

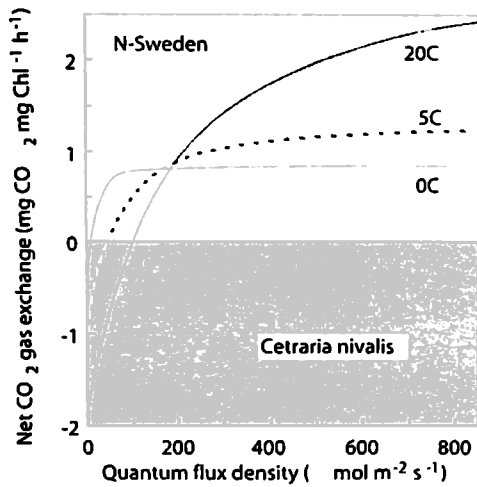


სურ. 11.9 კერძის ალპებში ტყის ზედა საზღვრის ქვემოთ (2000 მ) და 3000 მ სიმაღლეზე გავრცელებულ მაღალმთის სახეობებში ასკორბინის მჟავის, ტოკოფეროლის, გლუტათიონისა და β-კაროტინის წილი ანტიოქსიდანტების საერთო რაოდენობაში. სიმაღლის გაზრდასთან ერთად აღინიშნება ანტიოქსიდანტების შემცველობის მნიშვნელოვანი მატება, მუხუდავად მათი მკაფიოდ გამოხატული სახეობასპეციფიკური თვისებისა (Wildi, Lütz, 1996).

რაც, თავის მხრივ, შეიძლება ხელს უწყობდეს ინტენსიური განათების პირობებში ფოტოსინთეზის მაღალი ინტენსივობის შენარჩუნებას (Wildi, Lütz, 1996; Streb et

al., 1998; სურ. 11.9).

სინათლისთან ფოთლის "ურთიერთობას" მნიშვნელოვანწილად განაპირობებს ყლორტის მორფოლოგია და მასზე ფოთლის მიმდებარების კუთხე (ფოთლის ინკლინაცია, ანუ მისი სიერკითი ორიენტაცია) – ეს ორი ფაქტორი ერთად განსაზღვრავს ფოთლის ფოტოსინთეზის ინტენსივობას (Körner, 1982; Germino, Smith, 2000). ღეროზე ფოთოლთა განლაგების მიხედვით არსებულ მრავალ ვარიანტს შორის განირჩევა ოთხი ძირითადი ტიპი: 1) დაქანებულ-ცილინდრული ანუ კორდინან მარცვლოვანთათვის დამახასიათებელი; 2) პორიზონტალური (მაგ., ბრტყელი, დისკოსებრი, როზეტული); 3) გუმბათისებრ-როზეტული (თაღისებრი), როცა ერთ ღეროზე თანმიმდევრულად გაერთიანებულია ფოთლის ყველა შესაძლო დახრის კუთხე (მაგ., გიგანტური როზეტული მცენარეები, მრავალი ბალიშა მცენარე) და 4) ვიზუალურად უწყნარო, არასიმეტრიული სტრუქტურები სხვადასხვა კუთხით, თუმცა, როგორც წესი, გარკვეული კანონზომიერებით (ანუ არაუწყნაროდ)



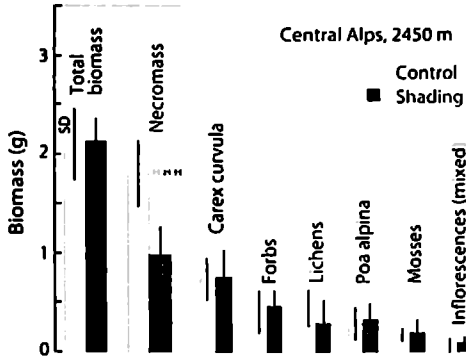
სურ. 11.10 ფოტოსინტეზზე ტემპერატურისა და QFD-ის ერთობლივი ურთიერთქმედების გავლენის საილუსტრაციოდ მოყვანილია არქტო-ალპური ლიქენის (*Cetraria nivalis*) მონაცემები ჩრდილოეთ შედგებიდან. რადგან ლიქენის წედლ მასაში სოკოს წილი ცვალებადია, ფოტოსინტეზის ინტენსივობა განვარაუბებულია ქლოროფილის ერთეულზე. აღსანიშნავია, რომ ფოტოსინტეზის (A) გავლენისათვის აუცილებელი განათება იზრდება ტემპერატურის მატებასთან ერთად, რაც შეესატყვისება სურ. 11.6-ზე მოყვანილ მონაცემებს (Kümer et al., 1995).

განლაგებული ფოთლებით (მაგ., ქონდარა ბუჩქები). მიუხედავად იმისა, რომ ოთხივე ეს მორფოტიპი კარგად არის წარმოდგენილი ტროპიკულ სარტყელში, ბრტყელი სტრუქტურების რაოდენობა მკირდება განედის შემცირებასთან ერთად. ამ ფოთოლთა დახრის კუთხეები ურთიერთმიქმედებენ მზის სხივების დაცემის კუთხეებთან, აგრეთვე დღის, სეზონურ და განედურ ცვლილებებთან, მაგრამ ეს ურთიერთმიქმედება ვერ ზოროცილებდა დიფუზური (განზნეული) განათებისა და განსაკუთრებით, სქელი ღრუბლებისა და ნისლის დროს. ჩარეხ-ის შემთხვევაში მარტივმა გეომეტრიულმა მოდელმა ჩრდილოეთის განედის 47°-ზე აჩვენა, რომ ნათელ დღეს ბუნებრივად განლაგებულ ფოთლებზე ფოტოსინტეზის ინტენსივობა ან უნდა განსხვავდებოდეს ვერტიკალური ფოთლებისგან, თუმცა პორიზონტალურ ფოთლებში ფოტოსინთეზის პროდუქტიულობა შესაძლებელია შემცირდეს (Körner, 1982).

ზომიერიდან მაღალ განედებამდე დახრილად განლაგებული ფოთლების დახრის კუთხე განაპირობებს დღის განმავლობაში სინათლის შთანთქმის მკირე ცვალებადობას იქამდე, სანამ ისინი სიერცეში ფართოდ არიან გაშლილი. ამის საწინააღმდეგოდ, როზეტული მცენარეების როგორც ბრტყელი, ისე გუმბათისებურად განლაგებული ფოთლების განათებულობა დღის განმავლობაში უფრო ცვალებადია. ექსტრემალური ცვალებადობა აღნიშნულია ტროპიკულ გიგანტურ როზეტებში. სადაც ზოგი ფოთლი მთლიანად დაჩრდილოლია, მაშინ როდესაც სხვები მაქსიმალურ QFD-ს იტებენ. საბოლოოდ, შეიძლება ითქვას, რომ ყოველ ფოთოლს საკუთარი, მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი სინათლის რეჟიმი და ფოტოსინტეზის დახრილი მსვლელობა ახასიათებს (Schulze et al., 1985; Goldstein et al., 1989).

სინათლის საკომპენსაციო პუნქტის მაჩვენებლები მაღალმთის მცენარეებში ისეთივეა, როგორც დაბლობის ჰელიოფიტებში (როდესაც გაზომვა ხდება საველე პირობებში). და აქაც, როგორც ეს საყოველთაოდ ცნობილია, ისინი მკირდება ტემპერატურის დაწვევისას (სურ. 11.10). ჩვეულებრივ, როდესაც განათების ინტენსივობა უახლოვდება ნულს, ტემპერატურა მაღალმთაში ბევრად დაბალია, ვიდრე დაბლობში. ჩვეულებრივ, მაღალმთაში ნეტო-ფოტოსინთეზი წყდება უფრო დაბალ QFD-ზე, ვიდრე ეს ხდება დაბალ სიმაღლეებზე (< 20 მძოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹).

მაღალმთის რეგიონთა უმეტესობაში ფოტოსინთეზზე სხვა კლიმატური ფაქტორების (ტემპერატურისა და QFD-ის გარდა) პირდაპირი გავლენა, ალბათ, მკირება, როგორც მე-9 თავში იყო განხილული, გეაღვით გამოწყველი ფიზიოლოგიური სტრესი მაღალმთის მცენარეებში იშვიათია. თუმცა, ტენის ნაკლებობა შეიძლება



სურ. 11.11 ტყის ზედა იარუსის ტოტებით ხანგრძლივი დანრ-
დლების გავლენა მალაღმის დაბალტანიან ისლანდი მდელოს (>
6 სმ) მცენარეთა ბიომასაზე (2450 მ, ფურკას უღ. შუკუტარის
ცენტრალური ალპები). მდელოს 10 მ²-იანი ფართობი დანრდი-
ლული იყო შშის პირდაპირი სხივებისაგან დარბობად ამინდში
აღწვედა მხოლოდ რადიაციის მხოლოდ 22%. ხოლო მოწმენდილ
ამინდში - 44%. ბიომასა აღებულია სავეტეტაციო სეზონის
საბოლოო 1 მ²-იანი ნაკვეთებიდან (n = 8). ფოტოსინთეზზე (და
აქედან გამომდინარე, მცენარის ზრდაზე) უარყოფითი გავლენა,
როგორც ჩანს, განწინასწორებულია ელფურ ფაქტორებზე (ზე-
დაპირული ტენიანობა) დანრდილის დადებითი ზემოქმედებით,
რაც განპირობებს იმას, რომ ბიომასის რაოდენობა იგივე რჩება,
თუმცა ღია ნაკვეთებთან შედარებით, ნეკრომასა მცირდება უფრო
სწრაფად მინდინარე დაშლის პროცესების შედეგად დანრ-
დილული ბიომასა უფრო მაღალი და გაკლიებით უფრო უხვია
(ბიომასის მატებასთან შედარებით SLA-ს და LAL-ის გაზრდა
უფრო მნიშვნელოვანია) (ავტორის გამოუქვ მონაც.).

ეპიქური გახდეს არაპირდაპირი გზით - ნიადაგის
ზედა ფენაში საკვები ნივთიერებების წრებრუნვაში პე-
რიოდული შეფერვებით და, ამდენად, იმოქმედოს მცე-
ნარის კვებაზე. ამ მოსაზრებას ასახელებს ისიც, რომ
კლდოვან მთებში 3800 მ-ის სიმაღლეზე *Bistorta vivip-
ara*-ში ფოტოსინთეზის და წყლის რეჟიმის მარე-
ნებლობაზე მოწმენვის უშუალო ზემოქმედება არ აღინიშ-
ნებოდა (Enquist, Ebersole, 1994). ასევე კლდოვან
მთებში მშრალ და ნესტიან პაბიტატებში ჩატარებულმა
გამოკვლევებმა არ აჩვენეს წყლის რეჟიმის რაიმე
მნიშვნელოვანი ზემოქმედება ფოტოსინთეზზე (Bowman
et al., 1995).

განათების დაბალი ინტენსივობის უარყოფითი გავ-
ლენა ფოთლის ფოტოსინთეზზე შეიძლება შემცირდეს
ან განწინასწორდეს კიდევ მისი დადებითი მოქმედებით
ნიადაგის ზედა შრის ტენიანობაზე, რაც, თავის მხრივ,
ასტიმულირებს მასში საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნ-
ვას და ზრდის მის საკვებ ლირებლებას. ალაპურ მდე-
ლოზე ჩატარებულმა ხუთწლიანმა დაკვირვებამ აჩვენა,
რომ დანრდილება არ ამცირებს ბიომასის რაოდენობას,
თუმცა კი იწვევს მცენარის ქსოვილის გარკვეულ დარ-
ბილებას; ხელს უწყობს ფართოფოთლოვანი ბალახეუ-
ლობის ზრდას (იზრდება ფოთლის ფართი და არა
მასა); შეუფთვლა და აგრეთვე ნიადაგის პროექციული
დაფარულობა იზრდება; იორგუნება ლიქენები და სავე-
ეტაციო სეზონის კიბში ნახევრდება დეტრიტის რაოდე-
ნობა (სურ. 11.11). ეს არის საპასუხო რეაქცია, რომლის
განჭვრეტა ძნელია. აქედან გამომდინარე, ზომიერი და-
წრილობა მალაღმის მცენარეთა ზრდისთვის არ არის
აუცილებლად უარყოფითი ფაქტორი, როგორც ეს შეიძ-
ლება დავასკვნათ სურ.-ის 11.12 და 11.13-ის მიხედვით,
სადაც ნაჩვენებია შშის რადიაციის გავლენა უშუალოდ
ფოტოსინთეზზე და მხედველობაში არ არის მიღე-
ბულობის არაპირდაპირი მოქმედებანიდან ნიადაგის საკვებ
ნივთიერებებზე (იხ. აგრეთვე ქვემოთ ფოტოსინთეზზე
ჰაერის ტენიანობის გავლენა). ხანგრძლივი დანრდილ-
ვის უარყოფითი გავლენა ბიომასაზე არ ჩანს არქტო-
ალპურ მცენარეთა თანასაზოგადოებებზე (Michelsen et
al., 1996b).

მალაღმთაში ფოთლის შშირი დატენიანების (წვიმა,
ნამი, ნისლი) გავლენა ფოტოსინთეზზე შესწავლილ იქნა
ცენტრალურ კლდოვან მთებში (Brewer, Smith, 1998)
და აქ ინტენსიური ნამის გავლენით ფოტოსინთეზის
20%-იანი კლება აღინიშნა. ინტენსიური მზესუცა იცავს
მალაღმის მცენარეთა ფოთლის ზედაპირს დასველე-
ბიზგან (Brewer, Smith, 1997). ტროპიკულ *Espeletia*-ში
სასესით ნათელია, რომ მზესუცა უზრუნველყოფს
გაზთა დიფუზიისა და გზებს მამნიაც კი, როცა მცენარე-
ები სველია ჰაერის მაღალი ფარდობითი ტენიანობის
გამო (იხ. მე-9 თავი).

ატმოსფეროს ტენიანობა შეიძლება პირდაპირ მოქ-
მედებდეს ფოტოსინთეზზე თბილ და ნათელ პერიოდ-
ებში, რადგან როგორც ზომიერი (Johnson, Caldwell,
1975; Körner, 1976, 1980), ისე ტროპიკულ (Schulze et al.,
1985; Goldstein et al., 1989) მაღალმთიანეთებში ბაგები
მგრძობიარეა ორთქლის წნევის დეფიციტის მიმართ
(როგორც ეს აღინიშნა მე-9 თავში). როდესაც ბაგის
ხერელი ღია, ცელილებები ბაგის გამტარებლობაში უშ-
ნიშვნელოდ მოქმედებს ფოტოსინთეზზე უფრო მნიშვნე-
ლოვანია ორთქლის წნევის დეფიციტი, განსაკუთრებით,
როცა ის 15 მლ ბარს აჭარბებს, თუმცა მაღალ სიმაღლ-

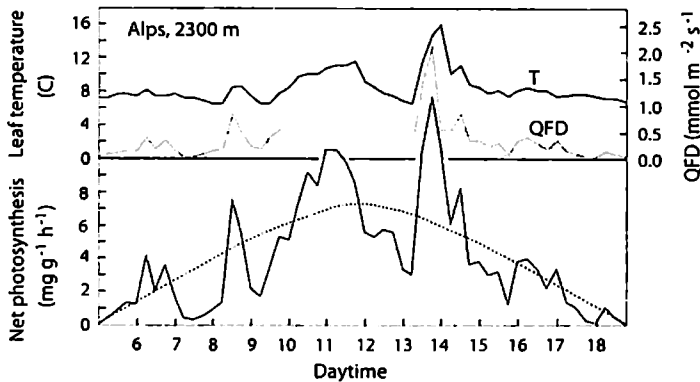
ლეგზე ასეთი მოვლენები ხშირი არ არის. კანარისა და კეპ ვერდეს კუნძულების ალპურ სარტყლებში ლაბორატორიულ ცდებში ორთქლის წნევის გაელენა ფოტოსინთეზზე *Erysimum*-ის სახეობებში არ აღინიშნა, ხოლო მაღალმთის სხვა ტიპურ მცენარეებში აღინიშნა მაღლიან მცირე ეფექტი (Lösch, 1994). ფოთლის შებუსვა (Goldstein et al., 1989) და ხშირი მჭიდრო შეფოთელა მაღალი აეროდინამიკული წინააღმდეგობით (Körner, 1976; Grabherr, Cernusca, 1977) იცავს ბერ მაღალმთის მცენარეს ასეთი ზემოქმედებისაგან (იხ. მე-9 თავი). საინტერესოა, რომ აღინიშნება შუა ზაფხულის ღრუბლიანობის დადებითი გავლენა *Arnica latifolia*-ში (Young, Smith, 1983). ამ მცენარეებისათვის შეიძლება სასარგებლო იყოს ორთქლის წნევის დეფიციტი ან ფოტონიჰიბირების შემცირება (Germino, Smith, 1999, 2000). მაშასადამე, განსხვავებულ კლიმატურ პირობებში ღრუბლიანობას შეიძლება ხელშემწყობი ან ნეიტრალური მოქმედება ჰქონდეს (სურ. 11.11).

შეიძლება დაეასკენად, რომ მაღალმთის მცენარეებში ზრდის პერიოდის გარკვეულ მონაკვეთში ფოტოსინთეზის ზემოთგანხილული საპასუხო რეაქციები ამჟღავნებენ QFD-ს მნიშვნელოვან მაღლიბტირებულ გავლენას CO₂-ის შეთვისებაზე. ამ მხრივ, ბევრად ნაკლებია სუბოპტიმალური ტემპერატურების გავლენა (ეს ტემპერატურები დაბალი სიმაღლეებისათვის დამახასიათებელი ტემპერატურების მსგავსია). მაღალმთის მცენარეებში ფოთლის ქლოროფტური ზასიათი განპირობებ-

ბულია გენოტიპური მახასიათებლებით. ისეთ პირობებში, სადაც ძლიერი რადიაცია მოქმედებს ნიადაგის ზედა შრის ტენიანობაზე და ამ გზით – მცენარის საკვები ნივთიერებებით უზრუნველყოფაზე, მცენარეებს შეუძლიათ გამოიყენონ ზომიერი დაჩრდილვა ან რელიეფის ეფექტი, რაც ამცირებს ინსოლაციას, თუმცა, ცხადია, ძალაში რჩება ფოტოსინთეზის QFD-ზე დამოკიდებული ზოგადი დომინანტა. ძლიერი ინსოლაციის არაპირდაპირი (უარყოფითი) გავლენით ნიადაგის ზედა ფენაში მიმდინარე პროცესებზე შეიძლება აიხსნას ის, თუ რატომ გეხვდება უხვი მცენარეულობა უფრო ხშირად ჩრდილოეთის ან აღმოსავლეთის ექსპოზიციის ფერდობებზე. აქ შეიძლება დაეუშვათ ერთგვარი "სავაჭრო შეთანხმება" სინათლის ენერგიაზე ფოტოსინთეზის მოთხოვნილებასა და რადიაციით სტიმულირებულ აორთქლებას შორის, რაც გავლენას ახდენს საკვებ ნივთიერებათა წრებრუნვაზე.

ნახშირბადის დღიური ნაბატი ფოთლევაში

ზემოთგანხილული ფოტოსინთეზური საპასუხო რეაქციები, გამოხატული CO₂-ის შეთვისების დღიური მსვლელობის მახასიათებლებით (ფოტოსინთეზის დღიური პროდუქტიულობით), მოცემულია სურ. 11.12-ზე. მონაცემები აღებულია ზომიერ სარტყელში ტიპურ



სურ. 11.12 ფოტოსინთეზის დღიური დინამიკა (A) მაღალმთის მცენარეებში შუა ზაფხულის ღრუბლიან ამინდში *Carex curvula*-ს მაგალითზე (2300 მ, პოპ ტაუერნი, ავსტრიის ალპები). აღინიშნება A-ს მკაცრი კორელაცია QFD-სთან. წვეტილი ხაზი აჩვენებს A-ს თითქმის სამკუთხედფორმიანი მოხაზულობის მრუდს. შიანი დღეებისთვის დამახასიათებელია ფოტოსინთეზის მრუდის ტრაპეციის-მაგვარი ან პლატოსური მრუდები. შიან ამინდში ნახშირბადის საერთო ნაბატი 2-ჯერ უფრო დიდია (Körner, 1989c).

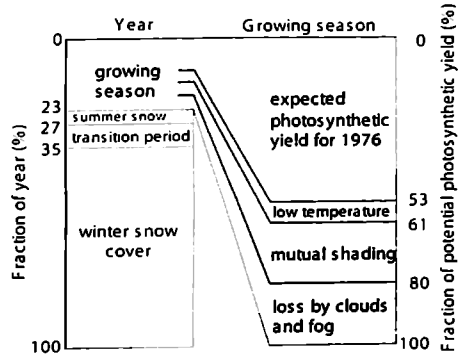
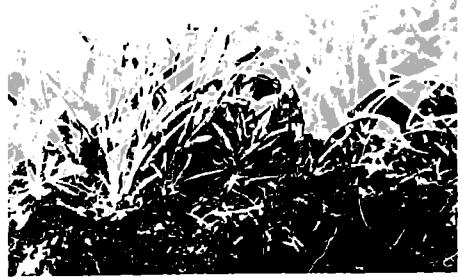
ღრუბლიან დღეს და საკმაოდ ცვლადი განათების პირობებში. QFD-სთან მკაცრი კორელაცია სრულიად ნათელია, ვინაიდან მსგავსი ამინდის პირობებში QFD საგრძობლად ცვალებადობს სინათლის მრუდის შესაბამის ნაწილში. ნათელ დღეს ფართობის დაბალი ინდექსის ($LAI \leq 2$) მქონე მცენარეულ თანასაზოგადოებაში უმეტესწილად აღინიშნება A-ს მცირე ცვლილებები, რადგან ფოთლები სინათლით გაჯერებულია დახლოებით დილის 8.00-დან შუადღის 16.00 საათამდე (შუა ზაფხული; ჩრდილოეთის განედის 47°).

უხეში გათვლით, აღნიშნულ პირობებში CO₂-ის ჯამური დღიური შეთვისება, მაგალითად, ისლებში, ჩვეულებრივ, უდრის 120 მგ CO₂ გ⁻¹ მშრალ წონაზე. კარტელიერი (Cartellieri, 1940) უთითებს 150 მგ CO₂ გ⁻¹ ძალიან აქტიური ნაირბალახებისათვის. სრული ღრუბლიანობის პირობებში (როგორც ამას აჩვენებს სურ. 11.2-ზე დაშტრიხული ხაზი) ეს მაჩვენებელი ნახევრდება. მარტივად რომ ვთქვათ, სრული ღრუბლიანობის დღეებში CO₂-ის შეთვისების მრუდს სამკუთხა მოხაზულობა აქვს, ხოლო ნათელ დღეებში – ტრაპეციის-მაგვარი (Körner, 1989c).

Carex curvula-ს ნახშირბადის დღიური ნამატი ტიპურია ბევრი მაღალმთის სახეობისათვის და აჩვენებს, რომ დაახლოებით 14 ნათელი და 28 მოღრუბლული დღეა საჭირო, რათა ფოთლებმა შთანთქან იმდენი CO₂, რამდენსაც შეიცავს მათი სტრუქტურები (კონვერსიის ფაქტორი -0.46 გC გ⁻¹ მშრალ წონაზე). ციურები ძალიან ახლოსაა კარტელიერის (Cartellieri, 1940) მიერ მიღებულ მონაცემებთან. მან აავო ნახშირბადის დღიური ნამატისა და რადიაციის დღიური ჯამის დამოკიდებულების გრაფიკი გაზომვის სხვადასხვა პერიოდისათვის *Ranunculus glacialis* და *Doronicum clusii*-სთვის (ეს ორი სახეობა მაღალ QFD-ს საჭიროებს) და მიიღო თითქმის იგივე დამოკიდებულება მონაცემთა უმრავლესობისათვის.

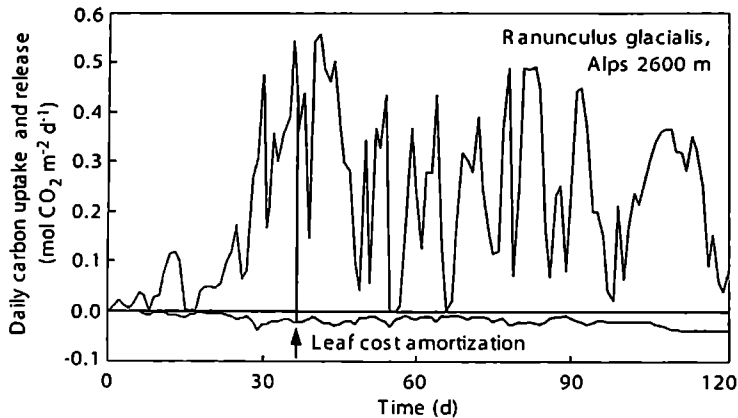
ნახშირბადის სეზონური ნამატი ფოთლებში

ზემოთაღნიშნული ფაქტების გათვალისწინებით შეიძლება მივიღოთ იმ დასკვნამდე, რომ ტემპერატურისა და QFD-ს კომბინირებული მოქმედების მიდევლირება არის ის, რაც, უმეტეს შემთხვევაში, საკმარისია მაღალმთის მრავალთა ფოთლებში ფოტოსინთეზის მოდელირებისათვის. ალბებში საევეტატიო სეზონის განმელობაში QFD-ს და ტემპერატურების განაწილების მონაცემთა გამოყენებით შესაძლებელი გახდა *Carex*



სურ. 11.13 მაღალმთის ბუნებრივ პირობებში *Carex curvula*-ს მიერ CO₂-ის შთანთქმის შეზღუდვა სინათლითა და ტემპერატურით. ფოტოსინთეზის თეორიულად მოსალოდნელი მაქსიმალური ნამატი ფოთლის სრული განათებისას მიღებულია 100%-ად. 1976 წლის საევეტატიო სეზონისთვის მოდელირებული ფოტოსინთეზური ნამატი (სურ. 11.6-ზე მოყვანილი ფოტოსინთეზისა და კლიმატური მონაცემების გამოყენებით) გარკვეული მახლობლობით აისახება იმით, რომ ბუნებრივ პირობებში ცოლოგიური ფაქტორები ოპტიმალურზე უარესია.

curvula-ს ფოთლებში ნახშირბადის სეზონურ ნამატზე QFD-ს და ტემპერატურის ფარდობითი გავლენის შეფასება (სურ. 11.13). რომ არაფერი ვთქვათ უთოვლო პერიოდის ხანგრძლივობის განმსაზღვრელ გავლენაზე, ნათელია, რომ ღრუბლიანობა და ურთიერთდამრღვევა გაცილებით უფრო მნიშვნელოვანია CO₂-ის სეზონური ასიმილაციისათვის, ვიდრე ტემპერატურა. როგორც ამას ხსნის ფოთლის გაზთა ცვლის ფიზიოლოგია, ნათელი



სურ. 11.14 *Ranunculus glacialis*-ში CO_2 -ის სეზონური ბალანსის დინამიკა. გაანგარიშებული ფოთლის ფართის ერთეულზე (მთა გლუნგვერდის მდამებზე, 2600 მ. ტიროლის ალპები, ავსტრია). დაშტრიხული ნაწილით ნაჩვენებია პერიოდი, როდესაც ფოთლის ნახშირბადის "სამშენებლო" დანახარჯების ამორტიზაციის უნარი ქონდა. CO_2 -ის შეთვისების დღიური ცვალებადობა კარგად ასახავს ღრუბლანობის სეზონურ ცვლილებებსა და თოვლის საფარის ხანმოკლე პერიოდებს (Diemer, Körner, 1996).

ცისა და არამალიმიტირებული ტემპერატურების პირობებისათვის თეორიულად გამოთვლილ ნახშირბადის მაქსიმალურ ნამატთან შედარებით (სხვა რაიმე შემაფერხებელი გარემოებები მხედველობაში არ მიიღება) ნახშირბადის რეალური ნამატის შემცირება 40%-ით განპირობებულია ფოთლების არასაკმარისი განათებით და მხოლოდ 7% მოდის სუბოპტიმალურ ტემპერატურებზე (სურ. 11.6).

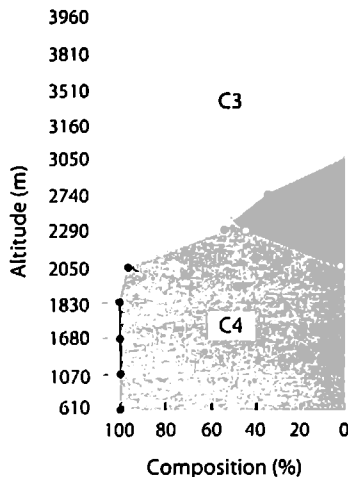
აქტიური ზრდის სეზონის (დაახლოებით 12 კვირა, რაც წლის 23%-ს შეადგენს) დღის 1045 საათის განმავლობაში *Carex*-ის ფოთლებმა ფიტოცენოზში შთანთქმეს 7.8 გ CO_2 ფოთლის 1 გ მშრალ წონაზე გადანაგარიშებით (დაახლოებით 4.4 გ C / 1 გ ფოთლის C), რაც პოტენციური მაქსიმალური შთანთქმის 53%-ს და არაღარდილულ ცენოზში მთელი სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში ასიმილირებულ CO_2 -ზე 19%-ით ნაკლებს შეადგენს (LAI = 2.3). *Carex*-ის მოდელმა აჩვენა, რომ 172 საათმა ანუ დღის ნათელი საათების მხოლოდ 17%-მა (QFD > 1500 მმოლი ფოტონი $\text{მ}^{-2}\text{წმ}^{-1}$) განაპირობა სეზონური ნამატის 34%; მაშინ, როდესაც 607 საათის განმავლობაში (QFD < 750 მმოლი ფოტონი $\text{მ}^{-2}\text{წმ}^{-1}$) შეიქმნა ნამატის 26%. ცხადია, რომ მოკლე პერიოდები ძლიერი რადიაციით უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე ღომინირებადი პერიოდები სუსტი სინათლით.

მსგავსი მიდგომით, აგრეთვე იმის გათვალისწინებით, რომ A დამოკიდებულია ფოთლის ასაკზე, დიემერმა და კიორნერმა (Diemer, Körner, 1996) აღმოაჩინეს, რომ ალპებში 2600 მ სიმაღლეზე *Ranunculus glacialis*-ში CO_2 -ის სეზონური ფიქსაცია ტოლი იყო 5.4 გ C / ფოთლის C (სურ. 11.14). ამ სახეობისათვის მთელი სეზონის ფოთლის ნახშირბადის ბალანსი, სადაც, ცხადია, გათვალისწინებულია სუნთქვაზე დანაკარგები ღამის საათებში და აგრეთვე დანახარჯები ფოთლის სტრუქტურების ასაშენებლად, აღწევს 4.6 გ C ფოთლებში მოხედრილ (ინვესტირებულ) 1 გ C-ზე. მზიან კაბიტატებში და ძალიან აქტიური ფოთლების მქონე ალპურ მცენარეებზე ჩატარებული იმ დასკვნამდე, რომ ფოთლები აქვს სირებენ 4-5-ჯერ მეტ ნახშირბადს, ვიდრე ისინი მას შეიცავენ. თუმცა ჩრდილში ან კლდეზე მოზარდ მცენარეებში ნახშირბადის ნამატის შეფარდებები შეიძლება იყოს დაბალი – 1.2 გ C-1, როგორც ეს აღმოჩნდა, მაგ., იმავე ადგილზე შესწავლილ *Geum reptans*-ში.

ალპებში, 2600 მ სიმაღლეზე *Ranunculus glacialis*-ის ფოთლებში ნახშირბადის მარაგის დახარჯვას თოვლის დნობის დაწყებამდე დასჭირდა 37 დღე (სურ. 11.14). ჩრდილის მცენარეებისათვის საჭირო გახდა 68 დღე, რაც თვით ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის

დაახლოებით ნახევარს შეადგენს. მდელოებზე დაბლობის ნაირბალახებში ნახშირბადის დახარჯვის დრო დაახლოებით 24 დღეა. ეს ასევე ნიშნავს, რომ ფოთლის განვითარების ადრეულ პერიოდში კლიმატური პირობები ხელსაყრელია, ხოლო "სამშენებლო" დანახარჯები ფოთლის ფართის ერთეულზე დაბალია. მზიან პაბიტატებში ფოთლებში ნახშირბადის საერთო დანახარჯები, ღამის სუნთქვის დანახარჯების გამო, ნახშირბადის საერთო შუთისების 6-8%-ია მაღალ- და 4-10%-ია დაბალ სიმაღლეებზე (იხ. ქვემოთ). სარწმუნო განსხვავებები ფოთლის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის სეტონ-მატში მაღალმთისა და დაბლობის სამ-სამ სახეობაში არ აღმოჩნდა. ამაში თანაბრად მიუძღვის წვლილი როგორც ფოთლის ფოტოსინთეზურ "მოსავალს", ასევე მის სუნთქვით დანახარჯებს (Diemer, Körner, 1996). ამ მოდელის ნატიფი ანალიზი ცხადყოფს, რომ ფოთლის ნახშირბადის ბალანსის მთავარი განმსაზღვრელი ფაქტორი არის მისი სიცოცხლის ხანგრძლივობა, რაც მაღალმთისა და დაბლობის პალახოვან მცენარეებში დიდად არ განსხვავდება (იხ. მე-13 თავი).

ფესვების ზრდის, მათი სუნთქვისა და რეპროდუქციისთვის აუცილებელია ნახშირბადის მაღალპროდუქტიული ბალანსი. ეს მონაცემები ასევე ნიშნავს, რომ არის შეუძლებელი მაღალმთის მცენარეთა არსებობა, როდესაც სეზონის საშუალო ხანგრძლივობა ერთ თვეზე ნაკლებია, და რატომ არის 6-7 კვირა სიცოცხლის ის ზღვარი, რომელსაც, ჩვეულებრივ, ვაკირდებით თოვლის საფარის მხრივ ექსტრემალურ პაბიტატებში (იხ. მე-5 თავი). ასეთი მოკლე სავგებტაციო სეზონის პაბიტატის ეფექტური გამოყენების ერთი გზაა ფოთლის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის მიღების შემცირება ცილის რაოდენობის ზრდის ფონზე. სწორედ ასეთი კანონზომიერება აღინიშნება როგორც ლოკალურ, ასევე გლობალურ დონეებზე (მე-5 და მე-10 თავები). თუკი სეზონი ამაზე უფრო ხანგრძლივია, მაღალმთის მცენარეებმა შეიძლება მიიღონ მნიშვნელოვნად მეტი ნახშირბადი, ვიდრე ეს გადარჩენისთვის არის აუცილებელი. სინამდვილეში, ისინი შეიძლება "განთავისუფლდნენ" ამ ჭარბი ნახშირბადისაგან ბალახისმჭამელი ცხოველების მეშვეობით. ხშირად ეს ზრდაზე და რეპროდუქციისთვის უემოქმედებას არ ახდენს, საკმაოდ მაღალ სიმაღლეებზეც კი (Diemer, 1996). ზომიერი ზონის შედარებით მაღალი ალპური სარტყლის მცენარეულობისთვის 10-12 კვირიანი სეზონი საკმარისია ნახშირბადის მნიშვნელოვანი ნამატის წარმოსაქმნელად. სუბტროპიკულ და ტროპიკულ მთებში მოსალოდნელია მაღალი მოსავლის მიღება – აქ მცენარეები ფოთლის ფართის და ფოთლის აზოტის ერთეულზე აგროვებენ უფრო მეტ ნახშირბადს (მე-10 თავი).



სურ. 11.15 C₄ და C₃ პალახოვან სახეობათა სისაზღვრე განაწილება მთა კენიზე (Tieszen et al., 1979).

ვიდრე ფოთლების მთელი "კომორტა" მთელი წლის განმავლობაში (მე-12 თავი).

C₄ და CAM ფოტოსინთეზი მაღალ სიმაღლეებზე

მაღალმთაში იმ მცენარეთა მნიშვნელობა, რომლებიც ნახშირბადის ფიქსაციის C₃-ფოტოსინთეზისგან განსხვავებულ გზას იყენებენ, მცირეა. ჩვეულებრივ, C₄-სინდრომს, რომელიც მოიცავს ფოთლის სპეციფიკურ ანატომიას და PEP-კარბოქსილასას CO₂-ის ფიქსაციისათვის, აქვს ზედა ზღვარი, რომელიც ტყის ზედა საზღვართან ან მასთან ახლოს გადის. კენის მთებში 3050 მ-ზე ზევით C₄-პალახოვნები არ გვხვდება (Tieszen et al., 1979; ნახ. 11.15), ხოლო ახალ ვინეაში კი C₄-მცენარეების (მაგ., *Miscanthus floridulus*) გავრცელების ზედა ზღვრად მითითებულია 3280 მ (Earnshaw et al., 1990). ჩრდილო-აღმოსავლეთ არგენტინისა და ცენტრალური აზიის მშრალ სუბტროპიკულ მთებში კი C₄-სახეობები აღწერილია 4200 მ-ზე მაღლა (Ruttsatz, Hofmann, 1984; Geyger, 1985; Pyankov et al., 1992). კოლორადოს მთებში C₄-პალახოვნები (*Muehlenbergia*

montani) დაფიქსირებულია 3000 მ სიმაღლეზე (ე.ი. ტყის ზედა საზღვრის ქვემოთ) (Brown, 1977; Sage, Sage, 2002). ცენტრალურ არგენტინაში C_4 -მცენარეების გავრცელების დადგენის მიზნით შესწავლილია სიმაღლითი ტრანსექტი (350-2100 მ) (Tieszen et al., 1977; Cabido et al., 1997). ბოუმანი და ტერნერი (Bowman, Turner, 1993), რომლებიც მიმოიხილავენ უახლეს ლიტერატურას ციფ კლიმატურ პირობებში C_4 -მცენარეთა გავრცელების შესახებ, აღნიშნავენ ნათლად გამოხატულ გენოტიპურ განსხვავებებს C_4 -ბალახოვნების გვარ *Bouteloua*-ს სიმაღლის მიხედვით ურთიერთდაშორებულ პოპულაციათა გაზთა ცვლის თერმულ მგრძობიარობაში. როგორც უკვე ზეით აღვნიშნეთ, C_4 -ფოტოსინთეზისთვის დამახასიათებელი CO_2 -დაკავშირებული ფერმენტი PEP-კარბოქსილაზა (რომელიც გვხვდება აგრეთვე C_3 -მცენარეებში) სიმაღლის მატებასთან ერთად აქვეითებს თავის აქტივობას C_3 -მცენარეებში (მაგ., ჰიმალაებში გავრცელებულ *Selinum vaginatum*) არსებულ Rubisco-ს აქტივობასთან შედარებით (Pandey et al., 1984). მაშასადამე, აქაც ჩანს სიმაღლის მატებასთან დაკავშირებული PEP-კარბოქსილაზის აქტივობის საწინააღმდეგო აკლიმატისაციური შიდასპეციფიკური ტენდენცია.

C_4 -მცენარეთა საპირისპიროდ, სუკულენტური CAM-მცენარეები (Crassulaceae acid metabolism) მაღალბოლო გაცილებით ბევრია, მაგრამ შეზღუდულნი არიან სპეციფიკური მიკროამბიტატებით, სადაც სითბური სტრესებისა და გვალების გამო C_3 -მცენარეები არ გვხვდება. CAM-მცენარეებს PEP-კარბოქსილაზით შეუძლიათ CO_2 -ის ფიქსაცია ღამის განმავლობაში – ისინი აგროვებენ მას ვაშლის მგავის სახით (აქედან – ხორციანობა, წვნიანობა, ანუ სუკულენტობა) და შემდეგ, დღისით, როდესაც წყლის დაზოგვის მიზნით ბაგეები დახურულია, ჩაერთვება C_3 -ფოტოსინთეზი.

ზოგიერთი სახეობა, მაგ., გვარი *Sempervivum* (ალბებში) და გვარი *Echeveria* (ანდები, მექსიკა) გავრცელებულია ისეთ ადგილებში, რომლებიც მნიშვნელოვნად სცილდება ტყის ზედა საზღვარს. *Sempervivum montanum* ალბებში ნახანია 3250 მ-ზე უფრო მაღლა, რაც 1000 მ-ით სცილდება ტყის ზედა საზღვარს (Larcher, Wagner, 1983). მაღალბოლო CAM-სახეობათა უმნიშვნელოვანესი გჯგუფი მიეკუთვნება *Cactaceae*-ს ოჯახს, რომლის მრავალი სახეობა წარმოდგენილია სუბტროპიკულ და ტროპიკულ ანდებში 4300 მ-ზე და, შესაძლებელია, უფრო მაღლაც კი. მაშინ, როდესაც კატქუსებში, როგორც ჩანს, ხორციელდება სრული CAM-მეტაბოლიზმი (იხ. მე-9 თავი), *Echeveria columbiana*-ში CO_2 -ის ღამის ფიქსაციასთან ერთად

(4.5 μ მოლი $m^{-2}წმ^{-1}$) დამატებით უმნიშვნელოდ (მაქსიმუმ 0.3-1 μ მოლი $m^{-2}წმ^{-1}$) აფიქსირებს CO_2 -ს დღისითაც (Medina, Delgado, 1976).

Sempervivum montanum-ში CAM-მეტაბოლიზმი ფაქულტატურია – როცა გარემო უფრო ცივი ხდება, მისი წილი CO_2 -ის ფიქსაციის პროცესში მცირდება (Wagner, Larcher, 1981). თუ ტემპერატურა დღისით $10^{\circ}C$ -ზე დაბალია (და ტენიანობა მაღალი), *S. montanum* ჩვეულებრივი C_3 -მცენარის მსგავსად იქცევა. სანამ მცენარე კარგად მარაგდება წყლით და დღის ტემპერატურა $15-25^{\circ}C$ ფარგლებშია, CAM-აქტივობა რჩება დაბალი და CO_2 -ის უმეტესი რაოდენობა შეითვისება დღისით. CAM-მეტაბოლიზმი ხორციელდება მაშინ, როცა მცენარეები გვალების და დღის მაღალი ტემპერატურების ($50^{\circ}C$) ზემოქმედება განიცდიან. ასეთი ქვედა მცენარეებს საშუალებას აძლევს გამოიყენონ როგორც ზაფხულის შშრალი და ცხელი, ასევე ტენიანი და ცივი პირობები. CAM-მეტაბოლიზმის სრული სეზონური (ინტეგრალური) აქტივობა იცვლება ადგილმდებარეობის მიხედვით. ასე, მაგალითად, ის საკმაოდ მნიშვნელოვანია ტიროლის მხარეთა (ავსტრალია) და უმნიშვნელო – შევიცარიაში (იხ. ცხრ. 2; მე-9 თავი).

როგორც წინამდებარე თავში იყო განხილული, მცენარის ქსოვილების მიერ ნახშირბადის სტაბილური იზოტოპის დისკრიმინაცია, ანუ სტანდარტიზაცია მისი ფარდობითი გადახრა ($\delta^{13}C$) საშუალებას გვაძლევს განვსაზღვროთ CAM მნიშვნელობა (გრძელვადიანი) მაღალბოლო მცენარეთა მიერ ნახშირბადის დაკრევაებაში. $\delta^{13}C$ -ის მნიშვნელობები -12-დან -14‰-მდე, მუთითებს სრულ CAM-ზე, ხოლო მნიშვნელობა -24-სა და -29‰ შორის – გამოირჩევა CAM-ს. სხვადასხვა სიმაღლეზე შერჩევის გარეშე აღებულ მაღალბოლო სუკულენტთა ნიმუშების $\delta^{13}C$ მნიშვნელობათა სპექტრი განლაგდა -12‰-დან (*Tephrocactus*) -28‰-მდე (*Rhodiola*). ეს უკანასკნელი არტრო-ალპური სუკულენტია, რომელშიც, როგორც ჩანს, CAM-მეტაბოლიზმი არ მიმდინარეობს (ცხრ. 11.2). *Sempervivum*-თვის მოყვანილი ციფრები (-18-დან -24‰-მდე) მოწმობს CAM-ის ზომიერიდან უმნიშვნელო მართავმდე ზრდის მთელი სეზონის განმავლობაში, რასაც "უსტი CAM" ეწოდება (Wagner, Larcher, 1981). სიანტერესოა, რომ გვარი *Sedum*, რომლის სახეობები თითქმის ყველა მაღალბოლო რეგიონში გვხვდება, მოიცავს უბანს -23.2-სა და -27‰ შორის (უმეტესად -24‰-თან ახლოს). ეს საფუძველს გვაძლევს ვივარაუდოთ, რომ CAM თამაშობს უმნიშვნელო (თუ საერთოდ მონაწილეობს) როლს ამ გვარის ნამდვილ ალპურ წარმომადგენლებში. ეს დასკვნები შეესაბამება უფრო დაბალი სიმაღლეებისთვის მიღებულ მონაცემებს

ცხრილი. 11.2 CAM-მეტაბოლიზმის წვლილი მაღალმთის სუკულენტების ნახშირბადის ნაბატში (ავტორის მონაცემები; გამოაკლისა (ა). რამბლეტ მოყვანილია Osmond et al., 1975 მიხედვით). მონაცემები ზომიერი სარტკლიდან მიღებულია სეზონის პიკზე – ყვავილობის ფაზაში.

სახეობა	ადგილმდებარეობა	სიმაღლე ზღ. დ.-დან (მ)	δ ¹³ C (‰)
სუბტროპიკული სარტკელი			
<i>Tephrocactus aff. bolivianus</i> ^ბ (ყვავილები და ველები, 1997)	კუმბრ. დელ აკონქუიპო (ჩრდ.-დას. არგენტინა)	4000	12,2
<i>Echeveria sp.</i> (ნორჩი ფოთლები, მარტი, 1996)	იხტანიპუატლი (მექსიკა)	4000	-15,4
<i>Echeveria sp.</i> (მკვდარი და მობერებული ფოთლები, მარტი, 1996)	ივივე	4000	-18,4
<i>Sedum sp.</i> (მარტი, 1996)	ივივე	4000	-25,3
ზომიერი სარტკელი			
<i>Sempervivum montanum</i>	მთა პატმერკოფელი (ტიროლის ალპები, ავსტრია)	2200	-18,6a
<i>S. montanum</i> (მშრალი პაბიტატი)	ფურკას ულ. (შვეიცარიის ალპები)	2480	-22,4
<i>S. montanum</i> (ტენიანი პაბიტატი)	ივივე	2480	-24,3
<i>Sedum alpestre</i>	აერსი (შვეიცარიის ალპები)	2600	-23,7
<i>S. alpestre</i>	საას ფე (შვეიცარიის ალპები)	2700	-25,7
<i>Sedum atratum</i>	გრუსინი (შვეიცარიის ალპები)	2600	-23,3
<i>S. atratum</i>	აოსტა (იტალიის ალპები)	2950	-24,5
<i>Sedum lanceolatum</i>	ნოოტ რიჯი (კლდოვანი მთები, აშშ)	3500	-27,2
<i>Rhodiola rosea</i>	საას ფე (შვეიცარიის ალპები)	2400	-28,0
<i>Sedum</i> -ის 8 სახეობის საშუალო მონაცემები შედარებით დაბალი სიმაღლიდან და მშრალი პაბიტატიდან	აღმოსავლეთ ალპები (ავსტრია)	სხვადასხვა	-24,4 1,4a
არქტო-ალპური სარტკელი			
<i>Rhodiola rosea</i>	კირკვევე (ჩრდილოეთ შვედეთი)	800	-27,0

b – მონაცემები შეგროვილია J.Gonzales-ის მიერ

– 500 მ-დან ტყის ზედა საზღვრამდე (Osmond et al., 1975; ცხრ. 11.2). ამ ავტორებმა შეისწავლეს აგრეთვე სუკულენტური ფოთლების მქონე სხვა სახეობები, რომლებშიც CAM-ი არ მუშაობს და მიიღეს შემდეგი შედეგები: *Saxifraga*-ს 7 სახეობა (-25.5±1.2‰), *Pinguicula alpina* და *Linaria alpina* (ორივე -27‰). ზოგადად, ეს მონაცემები მიუთითებს ზომიერი სარტკლის მაღალმთის სუკულენტების შედარებით დაბალ CAM აქტივობაზე.

მაღალმთის მცენარეთა სუნთქვა

მიუხედავად გაზთა ცვლის ორივე პროცესის თანაბარი მნიშვნელობისა, გაცილებით ნაკლებია ცნობილი მაღალმთის მცენარეთა სუნთქვის (R) შესახებ. მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზზე, ფაქტობრივად ყველა კლიმატური კომპონენტი ზემოქმედებს, თუმცა რეალურად მოქმედი არის სინათლის რეჟიმი და

ფოთლის ასაკი (იხ. ზემოთ) და საპასუხო რეაქციებიც, ძირითადად აქვთ არის მიმართული. ობიექტივც ნათელი და განსაზღვრულია — ფოთოლი. ეინაიდან სინათლე არის ევქტორი, ფოთოლი წარმოადგენს სინათლის დაჭერის ადგილს და აძლენად, საჭიროებს შესწავლას. აზოტის შემცველობა ფოთლის ფოთის ერთეულზე ფოტოსინთეზის უნარის შესახებ სარწმუნო პროგნოზის გაკეთების შესაძლებლობას იძლევა, ნახშირბადის სტაბილური იზოტოპი კი შესანიშნავ "სამუშაო ინსტრუმენტს" წარმოადგენს. სამუსხარო, სუნთქვაზე ამას ვერ ვიტყვით. ამ შემთხვევაში სიტუაცია ბევრად უფრო გაურკვეველია. პირველი — მცენარეში ბევრი სხვადასხვა ქსოვილია და ყველას განსხვავებული (ხშირად უცნობი და შეუსწავლელი) მიკროგარემოცვა და სუნთქვის სხვადასხვა სინქარე აქვს. მეორე — საპასუხო რეაქცია მთავარ გარეგან ფაქტორზე — ტემპერატურაზე — ცვალებადია და ხშირად სწრაფ ადამიანთაგან განსხვავდება. მესამე — არ არსებობს ქსოვილთა შეფასების სანდო და ადეილი თვისობრივი კრიტერიუმები, რომელთა საშუალებით შესაძლებელი იქნება "სტანდარტული სიჩქარის" წინასწარ განსაზღვრა და არ მოიძებნება რაიმე ერთი მოსაზრება მრავალ არსებულ ერთეულთაგან რომელიმეს სასარგებლოდ (სუნთქვის ინტენსივობა უმეტესად მშრალ მასაზე განისაზღვრება). და ბოლოს. მეოთხე — არ არსებობს სუნთქვის ერთიანი ტიპი.

CO₂-ის ჟანგვითი გამოყოფა შეიძლება შედეგი იყოს მიტოქონდრიული სუნთქვისა, რამაც ენერგიით უნდა უზრუნველყოს: (1) მცენარეში მიმდინარე პროცესები (ე.წ. უზრუნველყოფითი სუნთქვა), (2) ზრდის პროცესი (ე.წ. ზრდის სუნთქვა). ან (3) საკვებ ნივთიერებათა ფეხსიშ შეღწევა. ამ თავში განხილული იქნება მხოლოდ უზრუნველყოფითი სუნთქვა. ზრდის სუნთქვა, ჩვეულებრივ, გამოითვლება მცენარის განსაზღვრული კომპონენტების ცნობილი ენერგეტიკული დანახარჯებიდან პენინგ დე ფრიზის (Penning de Vries) კონცეფციის თანახმად (იხ. Chapin, 1989 არქტიკული ტუნდრის მცენარეებისათვის). თუმცა ეს დანახარჯები არასდროს დანაგარიშებულა მაღალბიოს პირობებისათვის. შეუძლებელია აგრეთვე, საკვებ ნივთიერებათა შთანთქმავ სუნთქვითი დანახარჯების პირდაპირი გაზომვა; ისინი შეიძლება გამოითვალოს ლაბორატორიულ პირობებში მონიშნული ატომების გამოყენებით და ნიადაგის ბიოლოგიური გამოკვლევების მონაცემთა საფუძველზე. ეს დანახარჯები მოიცავს როგორც პირდაპირს — ფესვებში ორთა მიმოცვლის უზრუნველყოფისათვის აუცილებელ ენერჯის, ისე არაპირდაპირს — დაკავშირებულს მიკორიზაციასა და როზოსფეროს ორგანიზმებთან, რომლებიც ხშირად ნახშირბადის დამოკიდებულ მომხმარებლად

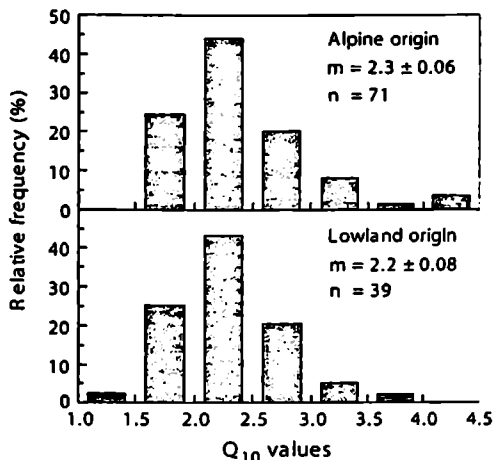
გვევლინებიან (Lambers, Van der Werf, 1989). ეს არის ბუნებრივ მწირ გარემოში ნელა მზარდი მცენარეების ნახშირბადის მნიშვნელოვანი დანახარჯი.

ფოტოსუნთქვა. ანუ Rubisco-ს ოქსიგენაზური აქტივობით განპირობებული ნახშირბადის კარგვა ფოტოსინთეზის პროცესში იფარება ფოტოსინთეზით. მიუხედავად ამისა, ფოტოსუნთქვა არის ძალიან მნიშვნელოვანი პროცესი ინტენსიური განათების (Woolhouse, 1986) და, განსაკუთრებით, ცივ კლიმატში (Øquist, Martin, 1986) ფოტოსინთეზური აპარატის მთლიანობის შენარჩუნების თვალსაზრისით. *Chenopodium bonus-henricus*-ზე (Heber et al., 1996) და *Rumiculus glacialis*-ზე (Streb et al., 1998) ჩატარებულმა გამოკვლევამ ცხადყო მაღალპროდუქტიულ მცენარეებში ინტენსიური რადიაციის პირობებში ფოტოსუნთქვის, როგორც დამცავი მექანიზმის. აუცილებელია ფოტოსინთეზის თავიდან აცილებისა და ფოტოსინთეზური ელექტროტრანსპორტის შესანარჩუნებლად. ისეთი ნელა მოზარდი მცენარეები კი, როგორცაა *Soldanella alpina* და *Homogyne alpina* "იმედს" ანტიოქსიდანტებზე ამყარებენ (Streb et al., 1998).

ზრდასრული ქსოვილების უზრუნველყოფითი სუნთქვა ანუ სიზნელის სუნთქვა (R) მნიშვნელოვანწილად დამოკიდებულია ორ ფაქტორზე: (1) ქსოვილთა სპეციფიკურ აქტივობაზე და (2) ტემპერატურაზე. თავის შრივ, ქსოვილითა სპეციფიკური აქტივობა დამოკიდებულია მთელ რივ განსაზღვრულ ფაქტორზე: ორგანოს ტიპზე (ფოთოლი, ღერო, სამარაგო ორგანო, მსხვილი ფესვი, წვირილი ფესვი, ყვავილი), ნახშირწყლებით მომარაგებაზე, ქსოვილის ასაკზე, მცენარის განვითარების სტადიაზე, დღის დროზე, კლიმატის პრეისტორიაზე და სხვადასხვა სტრუქტურულ სიტუაციაზე. მიუხედავად იმისა, რომ სუნთქვის შესწავლა ტექნიკურად მარტივია, ბიოლოგიური თვალსაზრისით ეს საკმაოდ რთულია, რადგან თითქმის ყველა ექსპერიმენტულმა ჩარევამ შეიძლება გამოიწვიოს ცვლილებები თვით მცენარეში. ამასთანავე, როგორც ფოტოსინთეზის კონკურენტული განუყოფელი ნაწილი, მოქმედებს მიტოქონდრიული სუნთქვა. დღის საათებში ფოთლის კოეფიციენტის დარღვივა, რასაც, ჩვეულებრივ, მიმართავენ სუნთქვის პროცესის შესწავლას, არასწორი მიდგომაა. ხელოვნურად დაბნელებული ფოთლები დღე შეიძლება სუნთქავდნენ ორჯერ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე იმავე ტემპერატურაზე დამ. ამასთანვე, სიზნელის სუნთქვის სინათლეზე ნაწილობრივ ცვლის ფოტოსინთეზის პროცესში ენერჯის პირდაპირი მომარაგება, მამსადაზე, ხდება მისი აღდგენა (Atkin et al., 1997). გამომდინარე აქედან, სიზნელის პერიოდში გაზომილი სუნთქვის ინტენსივობის მიმატება ნეტო-ფოტოსინთეზის მონაცე-

ცხრილი 11.3 ფოთლისა (იზომებოდა ღამის სათევში) და ფესვის სუნთქვის სიჩქარეები დაბლობის (L) და მაღალბოის (A) სიმწვანის სტადიაში მყოფ ნაირბალახებში. გაზომვებისთვის გამოიყენებოდა ვანგბადის ელექტროდი. ნედლი ნიმუშების ანალიზი ტარდებოდა აღებდან 2 სთ-ის განმავლობაში. ცდა იწყებოდა აბაღ ტემპერატურაზე გაზომვით. მაღალბოა - მთა გლუნგეზური, 2600 მ, ტიროლის ალპები, აესტრია (ღამის ტემპერატურები: დაახლოებით 5°C); დაბლობი - ქ. ინსბრუკის ბოტანიკური ბაღი, 600 მ (ღამის ტემპერატურები: დაახლოებით 15°C) (Renhardt, Kömer, 1988 გამოუქ. მონაც.).

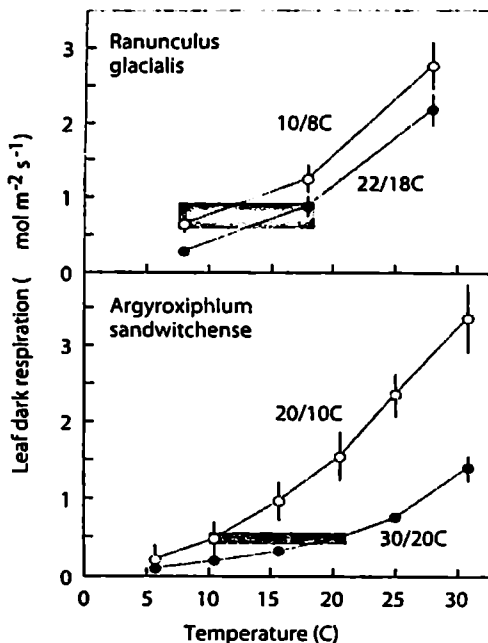
მცენარის სახეობა (A- მაღალბოის; L- დაბლობის)	ქსოვილის სუნთქვის სიჩქარე (მგCO ₂ გ ⁻¹ სთ ⁻¹ /მგCO ₂ მ ² სთ ⁻¹)			
	Δ/L	10°C	(n)	20°C (n) O ₁₀
ფოთლები				
<i>Oxyria digyna</i>	A	7,2/218	1	12,2/352 8 1,7
<i>Ranunculus glacialis</i>	A	3,9/247a	3	6,6/374 5 1,7
<i>Geum reptans</i>	A	-	-	3,1/199 4 -
<i>Poa alpina ssp. vivipara</i>	A	4,1/249	1	4,4/279 4 1,1
<i>Oxyria digyna (transplant.)</i>	L	5,8/179	2	11,9/373 5 2,1
<i>Ranunculus acris</i>	L	3,1/149	3	4,9/280 5 1,6
<i>Geum rivale</i>	L	2,3/116	3	4,1/219 5 1,8
<i>Poa annua</i>	L	4,8/136	2	5,1/141 3 1,1
წვრილი ფესვები				
<i>Oxyria digyna</i>	A	-	-	3,3 1 -
<i>Ranunculus glacialis</i>	A	1,3	1	1,6 1 1,2
<i>Geum reptans</i>	A	2,1	1	2,5 1 1,2
<i>Poa alpina ssp. vivipara</i>	A	3,4	1	5,7 1 1,7
<i>Cerastium uniflorum</i>	A	-	-	2,5 1
სტელი და უხეში ფესვები				
<i>Oxyria digyna</i>	A	1,7	1	3,1 1 1,8
<i>Geum reptans</i>	A	1,2	1	- - -



სურ. 11.16 მაღალბოისა და დაბლობის მცენარეებში Q₁₀-ის (10-20°C) განაწილების სიხშირე (ლაბორატორიული გაზომვები ტემპერატურის ხანმოკლე ცვლადობისას) (Larigauderie, Kömer, 1995).

მებისათვის ბრუტო- ანუ გროს-ფოტოსინთეზის ინტენსივობის მისაღებად გამართლებული არ არის. თუ გავითვალისწინებთ ამ სიმუხვებს, გასაგები ხდება რატომ არის ინფორმაცია ველური და მთ შორის მაღალბოის მცენარეების შესახებ ასეთი ურთიერთსაწინააღმდეგო გამოქვეყნებულ მონაცემთა მხოლოდ მცირე ნაწილი მიღებულია *in situ* ან ფოთლებზე იმ პერიოდში, როდესაც სიბნელის სუნთქვა მოქმედებს ნახშირბადის ბალანსზე, რასაც ადგილი აქვს ღამე.

საუკუნეზე მეტია, რაც არ ცხრება კამათი იმის შესახებ სუნთქვენ თუ არა მაღალბოის მცენარეები ნაკლებად, თუ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე დაბლობის მცენარეები; ან ცივი კლიმატის მცენარეები (პოლარული განედების ჩათვლით) კარგავენ უფრო მეტ თუ ნაკლებ CO₂-ს თბილი კლიმატის მცენარეებთან შედარებით. კარგავს არაფის ხის ფოთლები გრენლანდიაში სიბნელეში უფრო ნაკლებ CO₂-ს, ვიდრე ტროპიკული ტყის რომელიმე ხე კუნძულ იაპონზე? ეს არის ის კითხვები, რომლებზეც შტოკერი და მისი მონაცემები (Stocker, 1935) ერთმნიშვნელოვან პასუხობენ - არა! უნდა აღინიშნოს, რომ შტოკერმა ამ კითხვას უპასუხა მეტად თავისებურად: მან თქვა "გრენლანდიაში". შეიძლება, უკეთესი იქნებოდა ეს თქმულიყო ფესვების შესახებ



ზურ. 11.17 აკლიმატიზირებული ფოთლების მიტოქონდრიული სუნთქვის (სინთლის სუნთქვის) ფისიერი სასასუხო რეაქცია ტემპერატურის ცვლილებაზე. ზემოთ: *Ranunculus glacialis* აკლიმატიზირებული 8°C-ზე და 18°C-ზე. სუნთქვა იზომებოდა ამ და უფრო მაღალ ტემპერატურაზე (Arnone, Körner, 1997). ქვემოთ: *Argyroxiphium sandwichense* აკლიმატიზირებული 10/20°C-ზე და 20/30°C-ზე აღსანიშნავია, რომ მცენარის ზრდის ტემპერატურაზე გაზომვისას მნიშვნელოვანი განსხვავება R-ის მონაცემებში არ შეიძლება, რაც ხრულ აკლიმატიზაციაზე მოუთხოვს (ნაყრისფერი ზოლი).

(რომლებიც მთელი წლის განმავლობაში სინთელემა ნადავებში), ხოლო მაშინ, როცა ფოთლები გაშლილი და განვითარებულია, გრენლანდიაში არასოდეს ბნელა. სამწუხაროდ, ეს ნაშრომი ძალიან დიდი ხნით დაღვივდეს და ამან განაპირობა დიდი არეულ-დარეულობა ამ საკითხში. მონაცემთა უდიდესი ნაწილი მიღებულ იქნა ლაბორატორიებში მუდმივი ტემპერატურის პირობებში, როდესაც დაბალი ტემპერატურების მიმართ გენეტიკურად ადაპტირებული მცენარეები ხშირად სუნთქავენ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე მცენარეები უფრო თბილი

კლიმატიდან (Pisek, Winkler, 1958; Björkman, Holmgren, 1961; Mooney, Billings, 1961; Mooney et al., 1964; Semichatova, 1965; Klikoff, 1968; McNulty et al., 1988). სხვები არასწორად აფასებდნენ ამ მონაცემებს – მძლავრი სტერეოტიპი "მაღალმთის მცენარეები სუნთქავენ უფრო ინტენსიურად" ანშობდა რეალობის აღქმას. ლიტერატურაში იშვიათად ქვეყნდება მონაცემები მცენარეთა სუნთქვის შესახებ, რომლებშიც მიღებულია მათთვის ჩვეულ ეკოლოგიურ სიტუაციაში. ასეთ პირობებში მაღალმთის მცენარეები, როგორც წესი, არ ამჟღავნებენ სუნთქვის უფრო მაღალ, ზოგჯერ კი აჩვენებენ უფრო დაბალ ინტენსივობასაც კი, როგორც ეს იყო განხილული ზემოთ.

ცხრ. 11.3-ში მოცემულია ლაბორატორიულ პირობებში მცენარეთა ფოთლებისა და ფესვების ქსოვილთა სუნთქვის მონაცემები, მიღებული მაღალ და დაბალ სიმაღლეებზე მასალის აღების შემდეგ. მშრალ წონაზე გადაანგარიშებით ფოთლები სუნთქავენ ორჯერ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე ფესვები. სუნთქვის მეტად მაღალი ინტენსივობა (მშრალ წონაზე) აღინიშნება *Oxyria digina*-ში, რაც მისი ფოთლის განსაკუთრებული თავისებურებით აიხსნება და, რაც არ ჩანს, როდესაც გადაანგარიშება ხდება ფოთლის ფართის ერთეულზე. 10°C-ზე ერთობლივი გაზომვისას მაღალმთის მცენარეები სუნთქავენ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე დაბლობის მცენარეები, ვინაიდან ღამის ტემპერატურები ჰაბიტატის მდებარეობის მიხედვით (ალპური ზონა, დაბლობი) განსხვავდებიან დაახლოებით 10 გრადუსით. საინტერესოა, აღინიშნოს, რომ 10°C-ზე მთის სახეობები სუნთქავენ ისეთივე ან უფრო დაბალი ინტენსივობით (მშრალი მასის ერთეულზე გადაანგარიშებით), რაც დაბლობის მცენარეები 20°C-ზე. Q₁₀-ის კონცეფცია და ტემპერატურით განპირობებული ფისიერი სასასუხო რეაქციების მრუდები ეჭვს არ იწვევს. ეს მრუდები, ჩვეულებრივ, იზომება ერთნაირ ტემპერატურაზე წინასწარ კულტივირებულ და შემდეგ განსხვავებულ ტემპერატურაზე გადატანილ მცენარეებში ხანმოკლე (< 1 სთ) ექსპერიმენტის განმავლობაში. ასეთ პირობებში Q₁₀ როგორც ალპურ, ასევე დაბლობის სახეობებში 2.3-ის ტოლი აღმოჩნდა (ზურ. 11.16), რაც უფრო უნდა მოუთხოვდეს ტემპერატურის 10 გრადუსით გაზრდაზე (ჩვეულებრივ, გაზომვა ხდება 10-20°C ფარგლებში), ვიდრე R-ის გაორმაგებაზე.

ასეთი ციფრები საეჭვოა ორი მიზეზის გამო: (1) მსგავს ექსპერიმენტებში მიღებული Q₁₀ დამოკიდებულია შერჩეულ ნაწიხს ტემპერატურაზე; და (2) ბოლოვითივე მნიშვნელოვანი ღამის ტემპერატურის ორჯერ გაზრდა საველე პირობებში იშვიათად იწვევს

სუნთქვის გაორმაგებას, რადგან ერთი ან რამდენიმე დღის განმავლობაში მცენარეთა უმრავლესობა აწესრიგებს თავის მეტაბოლიზმს ისე, რომ ტემპერატურის გაყვანა შეიძლება ნულს გაუტოლდეს (სრული აკლიმატიზაცია) ან მნიშვნელოვნად შესუსტდეს (სურ. 11.17).

სუნთქვაზე CO₂-ის დანახარჯების უდიდესი ნაწილი მოდის მიწისქვეშა ორგანოებზე, რომლებიც მცენარის მთლიანი ბიომასის 50-80% შეადგენს და სუნთქვენ 24 საათის განმავლობაში.

გადარგულ მაღალბობის და დაბლობის მცენარეთა სუნთქვის ხანგრძლივი თერმული აკლიმატიზაციის განზომილს (LTR₁₀ და არა მყისიერი Q₁₀), რომლებიც ხორციელდება 10 გრადუს ტემპერატურაზე, მიიღება საპასუხო რეაქციების ფართო სპექტრი. სადაც ზოგი სახეობა შეგუების არარსებობას (LTR₁₀ = Q₁₀), ხოლო ზოგი კი სრულ შეგუებას აჩვენებს (სურ. 11.17). ტემპერატურის 6-8 გრადუსით მომატებისას მაღალბობის ხუთი სახეობის ფოთლები მონაცემთა სწორედ ამ საზღვრებს იძლევა (Skre, 1985). ამის საწინააღმდეგოდ, განსხვავებული სიმაღლის ჰაბიტატებიდან აღებული და ერთნაირი ტემპერატურის პირობებში (20°C) მოზარდი *Poa*-ს ექვსი სახეობის ფოთლების ტესტირებამ შპრალი წონის ერთეულზე გადაანგარიშებით განსხვავება არ აჩვენა (სრული აკლიმატიზაცია), თუმცა ფოთლის აზოტის ერთეულზე გადაანგარიშებისას აღინიშნა უმნიშვნელო ტენდენცია უფრო მაღალი ინტენსივობისაკენ (Atkin et al., 1996a,b). აესტრალიაში დაბლობისა და მთის სასიცოცხლო ფორმების ფართო სპექტრის ფოთლების სუნთქვის შედარებამ (მცენარეებს ზრდიდნენ და გაზომვა ხდებოდა 25°C-ზე) რაიმე ეკოტიპური განსხვავებანი არ გამოავლინა (Atkin, Day, 1990). საოცარია, მაგრამ უჩვეულო, უფრო მაღალი ტემპერატურის

მიმართ მინიმალური შეგუების უნარის მქონე სამი სახეობა *Saxifraga biflora*-სთან ერთად აღმოჩნდა ევროპაში ყველაზე დიდ სიმაღლეზე (4450 მ) გავრცელებულ მცენარეთა შორის (Larigauderie, Körner, 1995). ამ სახეობათა LTR₁₀ = 5.5 და აკლიმატიზაცია არ შეიმჩნევა. ეს კი მთითობს იმაზე, რომ ეს მცენარეები 20°C-ზე მუდმივად კარგავენ 5.5-ჯერ მეტ CO₂-ს შედარებით 10°C-ზე არსებულ დანაკარგთან. ნათელია, რომ ასეთი მცენარეები სწრაფად აღწევენ ნახშირბადის უარყოფით ბალანსს და იღუპებიან. სწორედ ამიტომ არიან ისინი შეზღუდული მაღალი სიმაღლეებით. საინტერესო იქნებოდა შესწავლილიყო დაბლობ რეგიონებში არსებული ალპური განყოფილების მქონე ბოტანიკური ბაღები ალპურ მცენარეთა კოლექციების სახეობრივი გაღარიბების კუთხით, რათა დადგინდეს თუ როგორია ამ სახეობათა ბუნებრივი გავრცელების სიმაღლისეული ზღვარი. *Ranunculus glacialis*-ს ვერ შეხვდებით ზომიერი კლიმატური ზონის ვერცერთ კოლექციაში ღია ცის ქვეშ, რადგან ის იღუპება რამდენიმე ყვირაში, მიუხედავად იმისა, რომ მას, როგორც ჩანს, აქვს აკლიმატიზაციის უნარი (სურ. 11.17), თუმცა მის მასიურ ფესვთა სისტემას ეს უნარი არ აქვს. დალი (Dahl, 1951) შესაძლოა იყო პირველი, ვინც გამოიტყა მოსაზრება, რომ მაღალი ტემპერატურა და დაბალი სიმაღლეები ალიბიტირებენ ალპური მცენარეების გავრცელებას და ამის მიზეზი სუნთქვის ძალიან მაღალი ინტენსივობა შეიძლება იყოს. ალპურ ნაირბალახებში *in situ* ფოთლის სუნთქვის ინტენსივობა არ არის დაკავშირებული მასში ნახშირწყლების ფაქტიურ რაოდენობასთან. აქედან გამომდინარე, ის არ უნდა იყოს ნახშირბადით ლიბიტირებული (McCutchan, Monson, 2001).

ლარიგაუდერს და კორნერს (Larigauderie, Körner, 1995) მიუკავთ თერმული აკლიმატიზაციის საპასუხო რეაქციების ფართო სპექტრი როგორც მაღალბობის, ასევე დაბლობის მცენარეთა სახეობებისათვის. აბსოლუტური R-ისა და აკლიმატიზაციის ხარისხის ნიმუშები კარგად ასახავენ გეარის სპეციფიკურ ნიშნებს. აქედან გამომდინარე, პროგნოზი თანასაზოგადობის დონეზე არ უნდა კეთდებოდეს ერთი ან რამდენიმე სახეობის მარეკნების საფუძველზე. სახეობათა წარმოშობა არ მოქმედებს სუნთქვის აბსოლუტურ ინტენსივობაზე, თუკი მცენარეები იზრდებიან და გაზომვაც ხდება 10°C-ზე, მაგრამ როდესაც ზრდა და გაზომვა ხდება 20°C-ზე, მაღალბობის წარმომავლობა ფოთლის სუნთქვაზე უფრო ძლიერ ვლინდება – ფოთლი ვერ ახერხებს შესაბამისად დარეგულიროს R.

არც ისე დიდი ხნის წინ ჩატარდა მსგავსი ექსპერიმენტი 35 არქტიკულ, სუბარქტიკულ და ზომიერი

ცხრილი 11.4 არქტიკული, სუბარქტიკული და ზომიერი სარტკლის მცენარეთა ფოთლების სუნთქვის შედარება (Collier, 1996).

	სუნთქვის (R) სიჩქარე (ნმოლი CO ₂ გ (შპრ. მასა) ⁻¹ სთ ⁻¹)		
სახეობათა წარმომავლობა:	ზომიერი	სუბარქტიკა	არქტიკა
	სარტყელი		
სახეობათა რიცხვი:	7	14	12
R 10°C-ზე	34,7±8,9	35,3±9,8	35,6±8,0
R 20°C-ზე	31,2±9,2	28,4±8,6	29,2±9,7

სარტყლის ტექსონებზე (Collier, 1996). ამ შემთხვევაში აღმოჩნდა, რომ ზრდის ტემპერატურაზე გაზოგვისას ფოთლის სუნთქვა, ტემპერატურული რეჟიმის მიუხედავად (10 ან 20°C), არ არის დამოკიდებული გეოგრაფიულ წარმოშობაზე (ცხრ. 11.4). მსგავსი შედეგი აღწერილია *Carex aquatilis*-თვისაც (Chapin, Oechel, 1983). კოლიერის (Collier, 1996) მიმოხილვაში სხვადასხვა წარმოშობის სამი ჯგუფის მცენარეთა R მნიშვნელოვან განსხვავებებში არ იძლევა. მაშასადამე, არქტიკულ პოპულაციებში არ ჩანს მათთვის დამახასიათებელი უფრო მაღალი R.

ამასთან, აღინიშნება, რომ ასეთი შედარებების მთავარი სირთულე ეტალონშია, ანუ გაზომვის სტანდარტული ერთეულის არარსებობაში (Collier, 1996). შედეგები შეიძლება განსხვავდებოდნენ, როდესაც მათ გამოხატავენ მშრალი ან წვლილი მასების ერთეულებზე, ფოთლის ფართის ერთეულზე, ენაიდან კავშირი ამ ეტალონებს შორის იცვლება კლიმატური პირობების შეცვლასთან ერთად. უნებურსაღური ეტალონი არ არსებობს. მცენარის ნახშირბადის ბალანსის განხილვისას შესაძლებელია მშრალ მასაზე გადაანგარება საუკეთესო კომპრომისად ჩაითვალოს. როდესაც სუნთქვის ინტენსივობა განიხილება ფუნქციისათვის კავშირში (ნახშირბადის ასიმილაცია ფოთლებში და აზოტის ასიმილაცია ფესვებში), მაშინ ფართობი (ფოთლის) და სიგრძე (ფესვის) შეიძლება უფრო ადეკვატური იყოს.

დაბლობის, დაბლობის მცენარეებთან შედარებით, მაღალბოძის მცენარეთა სახეობათა გარკვეული რაოდენობა, თუკი ისინი იზრდებიან და გაზომვაც ხდება ერთნაირ მაღალ ტემპერატურაზე, სუნთქვენ უფრო ინტენსიურად (ე.ი. სრული აკლიმატიზაცია არ აღინიშნება). მაგრამ რადგან მათ ბუნებრივ პაბიტატებში ტემპერატურა ასეთი არ არის და, ჩვეულებრივ, უფრო დაბალია, სრულიად არ არის აუცილებელი *in situ* მათი სუნთქვა იყოს უფრო ინტენსიური, პირიქით, უფრო მოსალოდნელია, რომ ის ნაკლებინტენსიური იყოს ღამით ნიადაგისა და ჰერის უფრო დაბალი ტემპერატურების გამო (Körner, Larcher, 1988; Friend, Woodward, 1990; იხ. აგრეთვე მე-7 და მე-12 თავები). თერმული ადაპტაცია დაბალი ტემპერატურების მიმართ – გენოტიპური თუ არაგენოტიპური – საშუალებას აძლევს მაღალბოძის მცენარეებს მიაღწიონ ისეთ მეტაბოლურ სიჩქარეებს, როგორც დაბლობის მცენარეებს მნიშვნელოვნად უფრო მაღალ ტემპერატურებზე შეიძლება ჰქონდეთ. ამის ასნა შესასალოა უჯრედში მიტოქონდრიათა უფრო დიდი რაოდენობის (Miroslavov et al., 1991; Miroslavov, Kravkina, 1998) და მიტოქონდრიების უფრო მაღალი ვანგეითი აქტივობის (Klikoff, 1968) კომბინაცია იყოს. მიროსლავოვი და თანამშრომლები

(Miroslavov et al., 1991) აღნიშნავენ, რომ სიმაღლის ზრდასთან ერთად უჯრედში მიტოქონდრიების რაოდენობა მატულობს უფრო მნიშვნელოვნად, ვიდრე ქლოროპლასტებისა, რითიც შეიძლება აიხსნას უფრო მაღალი R/A შეფარება, რაც ხშირად აღინიშნება კიდევ მაღალბოძის მცენარეებში (Mooney et al., 1964), როდესაც ეს ორივე მაჩვენებელი იზომება ერთსა და იმავე მაღალ ტემპერატურაზე (რაც სრულიად არ არის ბუნებრივი კლიმატის კარგი მოდელი).

იმ დროს, როდესაც მაღალბოძის მრავალწლოვანი მცენარეები სიცოცხლის უმეტეს ნაწილს ატარებენ 0°C-ზე და უფრო დაბალ ტემპერატურაზე, საკვირველია რა ცოტა რამ ვიცით ჩვენ ამ პირობებში სუნთქვის შესახებ. შემდეგი ორი მაგალითი აჩვენებს, რომ ნახშირბადის დანაკარგი სუნთქვის პროცესში შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს ცივ პერიოდშიც. შოტლანდიის მთებში 2°C-სა და უფრო მაღალ ტემპერატურაზე შესწავლილ იქნა *Vaccinium myrtillus*-ის ფესვები (თერმულად აკლიმატიზირებული პაბიტატის ზამთრის პირობებთან) და დედუქციური გზით მიიღეს სუნთქვის ინტენსივობა 0°C-სთვის – 0.6 მგCO₂g⁻¹ მშრალ წონაზე. მსგავსი მაჩვენებელი აღინიშნა *Carex curvula*-ის ფოთლებში ალბებში ზამთრის ცივ ღამებში – 0.3-0.6 მგCO₂g⁻¹ მშრალ წონაზე (Körner, 1989c). თუ მხედველობაში მივიღებთ იმ გარემობას, რომ თვორიულად ასეთმა სუნთქვამ (0.5 მგCO₂g⁻¹ მშრალ წონაზე) 140 დღის განმავლობაში შეიძლება მოიხმაროს ამ მცენარის ფესვების მიელი მშრალი მასა, CO₂-ის გამოყოფის ასეთი დაბალი სიჩქარეები ეკოლოგიური თვალსაზრისით ძალიან მნიშვნელოვნად უნდა ჩაითვალოს, განსაკუთრებით ხანგრძლივი უმოქმედო სეზონის მქონე გარემო პირობებისათვის.

არსებულ მონაცემებზე დაყრდნობით არ შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა მაღალბოძის და დაბლობის ბალახოვან მცენარეთა ფოთლებს შორის ნახშირბადის სუნთქვით დანაკარგებსა და ნახშირბადის ბალანსში რაიმე განსხვავებების შესახებ (Diemer, Körner, 1996). თუ ფოთლის გაზთა ცვლა შეიძლება შესწავლილ იქნეს საკვლე პირობებში, მცენარის ნახშირბადის სრული ბალანსის შესწავლა *in situ* შეუძლებელია, რადგან ფესვთა სისტემა მიუწვდომელია დამკვირვებლისათვის მისი მნიშვნელოვანი დაზიანების გარეშე. შეუძლებელია აგრეთვე მთლიან მცენარეში ნახშირბადის სუნთქვით დანაკარგების შეფასება მისთვის არაბუნებრივად მაღალ ტემპერატურებზე გაზომვათა მეშვეობით. ვითვალისწინებთ რა სუნთქვის საპასუხო რეაქციების ცვლადობასა და სექციფიკურობის ასეთ მრავალფეროვნებას, აუცილებლად მივაჩინია ამ რეაქციების დაწვრილებით

ცხრილი 11.5 მაღალმთისა და დაბლობის ეკოსისტემის მიერ CO₂-ის ნეტო-შთანთქმის მაქსიმალური სიჩქარეები (NEC; მშობლივი CO₂ მ²წმ⁻¹) სვეცეტარული პერიოდის პიკზე

ეკოსისტემა და მისი ადგილმდებარეობა	ზომილი ზღვის დონიდან (მ)	LAI	NEC _{გაგ.}	ლიტერ.
ალბური სარტყელი (ვერობის ალპები)				
<i>Caricetum</i>	2470	1,8	9,5	1
<i>Loiseleurietum</i>	2000	3,2	10,8a	2
სუბალპური სარტყელი (კავკასიონი)				
<i>Rhododendretum</i>	2200	3,8	13	3
<i>Heracleium</i>	2200	6,2	24	3
მთის ზედა სარტყელი (კავკასიონი)				
<i>Hordeetum</i>	1850	5,4	19	3
<i>Deschampsietum</i>	1750	5,8	22	3
პრერია (აშშ)				
გაიშვითებული დაბალ- და მაღალალახეულობა	~ 2000	1,5	6-15	3
ზშირი მაღალალახეულობა	~ 500	-3	13-30	3
დაბლობის მარცვლოვანი კულტურები	< 500	4-5	22-45	3

დამოწმებული ლიტერატურა: 1 – Diemer (1994), 2 – Grabherr, Cernusca (1977), 3 – Tappeiner, Cernusca (1996). a – ეს ციფრი გამოთვლილია რეალური მონაცემიდან (12,7), რომელიც მიღებულია ლაბორატორიულ პირობებში ინტაქტურ კორდებსზე (600 მ; CO₂-ის პარციალური წნევა, ბუნებრივთან შედარებით, 15%-ით უფრო მაღალია).

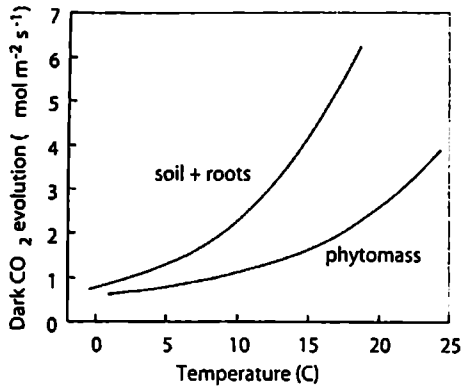
შესწავლა ზრდის რეალური პირობების, ნიადაგის ტემპერატურისა და, განსაკუთრებით, კვების გათვალისწინებით. მცენარის საბასუხო რეაქციების და მიკროკლიმატის შესახებ საველე დაკვირვებებთან ერთად ეს მთლიანი მცენარის ნახშირბადის წლიური დანაკარგების მოდელირების საშუალებას იძლევა. მაშინაც კი, თუ აღინიშნება გენოტიპური ეფექტები, გარემო ფაქტორთა გაკლენა უფრო მნიშვნელოვანია (Billings, Mooney, 1968) და, მაშასადამე, ისინი იმსახურებენ უფრო ღირსეულად.

ამ ნაკადის ნეტო-ბალანსი განსაზღვრავს ეკოსისტემის მიერ შექმნილი ან დაკარგული ნახშირბადის რაოდენობას. სუქცესიურ, ეკოზისტაბილურ სისტემებში, ძალიან დიდი ფართობებისა და ხანგრძლივი დროის, მასშტაბებისთვის ეს ნაკადები დაბალანსებულია. ხანმოკლე პერიოდში, როგორც, მაგალითად, ზომიერი და არქტიკული ზონების მაღალმთის ზაფხულია, ეს ნაკადები დაბალანსებული არ არის და კორელირებს კონკრეტული ადგილის პროდუქტიულობასთან.

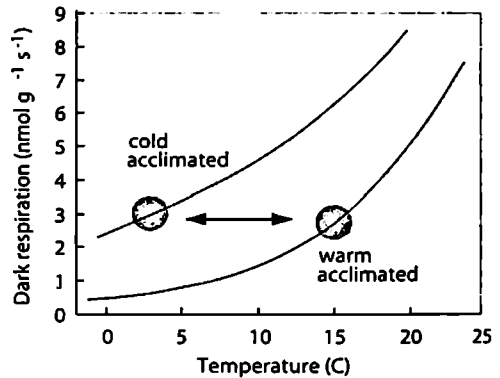
ეკოსისტემის ნახშირბადის ბალანსი

ფოტოსინთეზის პროცესში CO₂-ის შთანთქმა და სუნთქვის პროცესში მისი გამოყოფა განსაზღვრავს ნახშირბადის ბალანსს მცენარეებში და მიწის თანასაზოგადოებებში. სანამ მცენარე იზრდება, ნახშირბადის ნაკადი მიედინება ბიომასისკენ (იზრდება ბიომასა), ხოლო როდესაც მცენარე ან მისი ნაწილი კვდება, ეს ნაკადი განიცდის რევერსიას, ე.ი. მოძრაობას იწყებს დამატრალურად საპირისპირო მიმართულებით (შესაბამისად, მცირდება ბიომასა). ნიადაგის მიკროორგანიზმებისა და ცხოველების სუნთქვასთან ერთად ყველა

ეკოსისტემების CO₂-ის ნეტო-შთანთქმა (NEC) შეიძლება გაიზომოს ინტაქტური მცენარეების პატარა საცდელი ნაკვეთის ექსპოზიციით გაზთა ცვლის შესწავლისათვის განკუთვნილ სპეციალურ გამჭვირვალე კამერაში. აეროდინამიკური მეთოდები, რომლების პროფილური (ვერტიკალური) მონაცემების გამოყენებით CO₂-ის ნაკადების შევსულდავად განსაზღვრის საშუალებას იძლევა, ალტერნატიულ მიდგომას წარმოადგენს, მაგრამ ხანმოკლე სვეცეტარული პერიოდი და ძლიერი ქარები ღირსიმადლებზე ამ მეთოდების გამოყენებას მნიშვნელოვნად ზღუდავს. დღის საათებში ასეთი გაზომვები ასახვენ ასინოლატიკური და დისინოლატიკური პროცესების "წარვეს", სადაც მწიფი მცენარეული საფარის ფოტოსინთეზის გამოყოფა. მაღალმთის მცენარეული თანასაზოგადოების CO₂-ის ასინოლატიკის სეზონური პიკი გაზომილია მხოლოდ იშვიათ



სურ. 11.18 ტემპერატურის გავლენა (*in situ*) ისლანდი თანასაზოგადოების მიწისქვეშა (ნიადაგი და ფესვები) და მიწისზედა (ბიო- და ნეკრომასები) ხუნტიქაზე (ზაფხულის საშუალო მონაცემები; 2300 მ; ავსტრიის ალპები). აღინიშნა ნიადაგის სუნთქვის უფრო მნიშვნელოვანი დამოკიდებულება ტემპერატურაზე, რაც, შესაძლოა, ასახავს ნიადაგის ტემპერატურის ნაკლებ ცვალებადობას. ბალახოვანი საფარის ტემპერატურასთან შედარებით (Cernusca, Decker, 1989a).



სურ. 11.19 ამინდის უშუალო გავლენა მაღალმთის ისლანდი თანასაზოგადოების ბალახოვანი საფარის სუნთქვის ტემპერატურულ დამოკიდებულებაზე (2300 მ; ავსტრიის ალპები). ზღა მრუდი - ცივი თოვლიანი ამინდის გავლენა; ქვედა მრუდი - თბილი ამინდის გავლენა. ჩვეულ, დარჩილულ ადგილებში გაზომილი სუნთქვის ინტენსიუობა ერთნაირი აღმოჩნდა (Cernusca, Decker, 1989a).

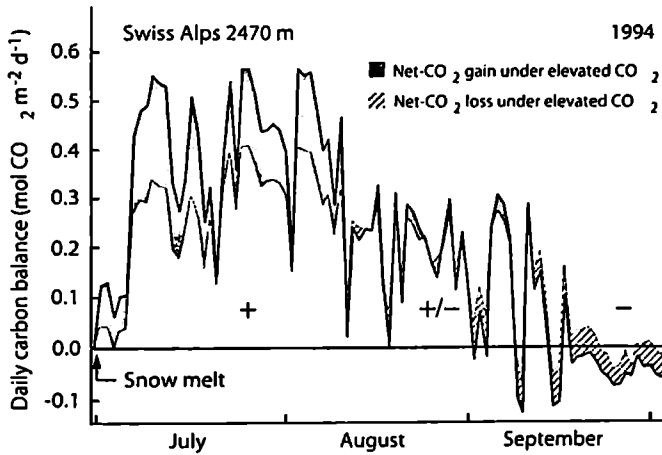
შემთხვევებში (ცხრ. 11.5). კარგ ამინდში ფოთლის ფართის ერთეულზე, NEC უხეში გაანგარიშებით ტოლია 30:20:10 μმოლი მ⁻²წმ⁻¹. მთის ისლების თანასაზოგადოების შემთხვევაში NEC-ი ისეთივეა, როგორც დომინანტური სახეობის A_{cap}, რაც ნიშნავს, რომ მთელი სისტემა ასიმილირებს ნიადაგის ფართის ერთეულზე ისევე, როგორც ფოთლები - ფოთლის ფართობის ერთეულზე. *Loiseleuria*-ს "ბალიმისებრი" ბუჩქნარის ინტაქტური საფარი, რომელიც მთლიანად ფარავს ნიადაგის ზედაპირს, აფიქსირებს ორჯერ მეტ CO₂-ს ნიადაგის ფართის ერთეულზე, ვიდრე მთლიანად განათებული იზოლირებული ფოთლები ფოთლის ფართის ერთეულზე. აეროდინამიკური ცვლის წინააღობა და მცენარეულ საფარში ფოთლის დარჩილვა ამცირებს CO₂-ის შთანთქმას ფართობის ერთეულზე საფარის შიგნით (Grabherr, Cernusca, 1977).

სიმაღლის ზრდით განპირობებული NEC-ის მატება ბუნებრივ მცენარეულ საფარში, როგორც ეტყობა ილარიებს LAI-ს კლებასთან; *Rhododendron*-ის შემთხვევაში უფრო მეტი თანასაზოგადოებებში კი ის უტოლდება, ისევე, როგორც LAI. ეს ეწინააღმდეგება მოსაზრებას, რომ განსხვავებები A_{cap}-ში ნაკლებად აღრმავებს ამ ტენდენციას. პრერიებში დიდი ფართობი

უკავია C₄ სახეობების შემცველ თანასაზოგადოებებს. NEC-ის სინათლის საკომპენსაციო პუნქტები გაუზოგარ თანასაზოგადოებებში ტყის ზედა საზღვრის სახეობებს 70-130 μმოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹-ის ფარგლებშია. ეს ნიშნავს, რომ ამ დახურულ თანასაზოგადოებებში თუ შშის რადიაცია მაქსიმალურიდან დაახლოებით 5%-მდე ეცემა, ნახშირბადის ნეტო-ნამატი არ არის (100 μმოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹ ნაცვლად 2000 μმოლი ფოტონი მ⁻²წმ⁻¹-ისა).

ამ სისტემების მიერ ღამის საათებში CO₂-ის გამოყოფის (ER) საშუალო სიჩქარეები სავეგეტაციო პერიოდის პიკში 1-2 μმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹-ია, ანუ ღლის NEC-ის მაქსიმუმის 1/6-დან 1/5-მდე (ცხრ. 11.5). ეს სიჩქარეები მოიცავს მცენარის მიწისზედა და მიწისქვეშა ნაწილების სუნთქვას და CO₂-ის გამოყოფას სუბსტრატ-ტიდან, რასაც აძლიერებს მიკრობიოლოგიური აქტიუობა. მიუეილი ღლის მონაცემებთან გამოდინარე, შეფარდება ER/NEC უნდა იყოს უფრო დიდი, რადგან დღეების უმრავლესობისათვის NEC მაქსიმალურზე დაბალია.

თუ მხედველობაში მივიღებთ დაბლობის ეკოსისტემებთან შედარებით მაღალმთის ეკოსისტემების ნიადაგისა და ჰაერის უფრო დაბალ ტემპერატურებსა და უფრო მცირე მიწისზედა ბიომასას, ღამის განმავლობაში



სურ. 11.20 ნახშირორბადის კონცენტრაციის (ბუნებრივი და გაზრდილი) გავლენა ალპური მდელოს (*Caricetum*) CO₂-ის სეზონურ ბალანსზე (განაგარიშებული ნიადაგის ფართის ერთულზე; 2470 მ; შვეიცარიის ალპები). ნახშირორბადის ბუნებრივ კონცენტრაციაზე CO₂-ის ნეტო-ნამატი (16 მმოლი მ⁻²სეზონი⁻¹) ტოლია ზამთრისა და გაზაფხულის სუნთქვითი დანაკარგების ჯამისა. ამდენად, ბალანსი უახლოვდება ნულს. ატმოსფეროში CO₂-ის შემცველობის გლობალური ზრდის პოტენციური ზემოქმედება განხილული იქნება მე-17 თავში (Diemer, Körner, 1998).

CO₂-ის გამოყოფის სიჩქარეები გაკვირვებას იწვევს – ისინი ბევრად არ ჩამორჩება დაბლობის გვიანი სუქესიური თანასაზოგადოებების ანალოგიურ მანქენებლებს. ტიროლის ალპებში გამოთვლილი იქნა *Vaccinium*-ის ორი თანასაზოგადოების ცოცხალი ბიომასის ნახშირბადის ჯამური სუნთქვითი დანაკარგები მშრალი მასის ერთულზე გადანაგარიშებით (850 და 1640 გმ⁻²ა⁻¹; Huber, 1976). CO₂-ის ჯამური რესპირატორული ნაკადის ნახევარი მოდილია მიწისქვეშა ორგანიზმების ქსოვილებზე, ნახევარი კი – მიწისზედა ორგანიზმებზე (მუხედავად იმისა, რომ მიწისქვეშა ბიომასა 2.5-ჯერ მეტია მიწისზედაზე). ორი თანასაზოგადოებისთვის გამოთვლილი შეფარდება ნახშირბადის შეთვისებასა და დანაკარგებს შორის უდრის 1.3 და 1.4. ვინაიდან ასეთი სტაბილური მცენარეულობისათვის ეს შეფარდება უნდა ყოფილიყო დაახლოებით 1-ის ტოლი, განსხვავება გვიჩვენებს, რომ ნახშირბადის ნამატის თითქმის 1/4 კლავ შედის ამ ეკოსისტემის წრებრუნვაში მიკრობული სუნთქვის გზით (ბიომასის სუნთქვა განისაზღვრა ლაბორატორიული გამოკვლევით იზოლირებულ ორგანიზმში).

ავსტრიის ალპებში 1600-2500 მ სიმაღლეებზე *in*

situ ამოძწურავად შესწავლილი იქნა მაღალბოთის მცენარეულობიდან და ნიადაგიდან CO₂-ის გამოყოფა (Cernusca, Decker, 1989a,b). მიუღი წლის განმავლობაში ეს მკვლევარები 2300 მ-ის სიმაღლეზე სწავლობდნენ *Carex*-ის დომინანტურ თანასაზოგადოებას, რაც ნიადაგიდან CO₂-ის გამოყოფასა და 2 სმ-ის სიღრმეზე ნიადაგის ტემპერატურას შორის ძალიან მჭიდრო კორელაციის აღმოჩენით დავერვინდა. საწინააღმდეგოდ ამისა, დაბალ სიმაღლეებზე ასეთი კორელაცია ნიადაგის 10 სმ სიღრმეზე აღინიშნება (დღის განმავლობაში შეიძინევა ჩამორჩენა 3-5 სთ-ით, თუ ტემპერატურა იზომება 5 სმ სიღრმეზე). 45%-ზე (ივულისხმება მოცულობითი პროცენტი) მაღალი ტენიანობა თრგუნავს CO₂-ის გამოყოფას 30%-დან (20°C) 60%-მდე (0°C). 5-15°C-ის პირობებში ნიადაგიდან CO₂-ის გამოყოფის 10 საეკვტაციო სეზონის უმეტესი დროის განმავლობაში 3.3-3.7 ფარგლებში მერყეობს (10°C-ზე სიჩქარე 1.9-3.2 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹-ის ფარგლებშია), რაც მიუთითებს იმაზე, რომ ტემპერატურა შედარებით ღირ გავლენას ახდენს მიწისქვეშა სუნთქვაზე, ვიდრე მიწისზედაზე (სურ. 11.18). ეკოსისტემის მიერ

გამოყოფილი CO₂-ის ვაჭური ნაკადი შედგება შემდეგი ცალკეული კომპონენტებისგან: 35% - სუბსტრატიდან, 13% - ფესვებიდან, 11% - ნიადაგის საფენიდან, 13% - მკვდარი ნარჩენებისგან, რომლებიც უძველეს დროის განმავლობაში ტენიანია და, მხოლოდ 28% მოდის მიწისზედა ციკლზე მცენარეულ ნაწილებზე.

ნიადაგის ზედაპირიდან CO₂-ის საერთო დღიური გამოყოფა მკარდება თითქმის სწორხაზობრივად მაქსიმალური მაჩვენებლიდან (360 მმოლი მ⁻²დღ⁻¹; 4 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹) სეზონის დასაწყისში (ივლისის დასაწყისი; ნიადაგის ტემპერატურა 13°C) 40 მმოლი მ⁻²დღ⁻¹-მდე (დაახლოებით 0.5 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹) სეზონის ბოლოს (ოქტომბრის ბოლო; ნიადაგის ტემპერატურა 0°C-ს აღწევს). სავეგეტაციო სეზონის პიკზე იმავე ტემპერატურაზე (ნიადაგის გამოკლებით) ინ სიტუ მცენარეული საფარის სუნთქვა ორჯერ და კიდევ მეტად უფრო ინტენსიური იყო იმ დღეებში, რომლებსაც წინ უსწრებდა ცივი ამინდი (5°C-ზე დაბალი ტემპერატურა და თოვლი) იმ დღეებთან შედარებით, რომლებსაც წინ უსწრებდა თბილი კლიმატური პირობები (სურ. 11.19). ეს არის უკვე მთელი ტემპერატურის თანასაზოგადოების (და არა მხოლოდ ცალკეული სახეობების) სწრაფი და მძლავრი თერმული აკლიმატიზაციის თვალსაჩინო მაგალითი. მსგავსი მონაცემები მიღებულია სხვა მკვლევარების მიერაც (Brooks et al., 1997). გრამზე გადაანგარიშებით *in situ* სუნთქვით დანაკარგებში სიმაღლით განპირობებული რაიმე მნიშვნელოვანი სხვაობა არ შეინიშნება (Cernusca, Decker, 1989b). განსხვავება 10°C-ზე მხოლოდ 3 მმოლი CO₂ გ⁻¹წმ⁻¹-ს შეადგენს.

შვეიცარიის ალპებში საველე პირობებში გაზომილი მაღალმთის ისლის თანასაზოგადოების ნახშირბადის სეზონური ბალანსი წარმოდგენილია სურ. 11.20-ზე. მთელი სეზონის განმავლობაში CO₂-ის ყველა ნაკადის მაჩვენებლებზე მიკროკლიმატის რეალურ მონაცემებთან ერთად იძლევა CO₂-ის ნეტო-სეზონურ ბალანსს - 16 მმოლი CO₂ მ⁻²სეზონ⁻¹, რაც სრული წრებრუნვის განსაზოგადოებლად საშუალოდ საჭიროებს 0.73 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹ გაზის ნაკადს წლის უმეჩქვეო პერიოდის 270 დღის განმავლობაში. რადგან ნახშირბადის მობილური ნაერთები მიიზმარება გაზაფხულზე ზრდის პროცესში (შესაძლებელია ნახშირბადის ბალანსის 10-15%), აუცილებელი ნულოვანი ბალანსის მისაღწევად ნახშირბადის სუნთქვითი დანაკარგები პროპორციულად შეზღუდვად. მეორე მხრივ, ნებისმიერი წლიური ნეტო-ნამატე უნდა დაემატოს ნიადაგის ნახშირბადის ფონს (ნიადაგის C პული), რომელიც ამ ზნეირ სუქციოსურ

ეკოსისტემაში 8-10 კგ მ⁻²-ს შეადგენს. როგორც განხილული იყო მე-5 თავში, მაღალმთაში, კერძოდ ალპებში, თოვლის ქვეშ ნიადაგი იშვიათად იყინება. ამ რეგიონის სხვადასხვა ადგილზე 1-10 სმ-ის სიღრმეზე მთელი ზამთრის განმავლობაში ნიადაგის ტემპერატურა თოვლის ქვეშ 0±0.7°C-ის ფარგლებში რჩება (1996-1997 წწ-ის საკუთარი მონაცემები; იგივე აღინიშნება ალპოსავლეთი ალპებისათვის, Cernusca, Decker, 1989a). ეს უზრუნველყოფს მკარბული და ფესვური სუნთქვის 0.6 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹ დონეზე შენარჩუნებას, რაც, როგორც მოწმობს მ. დიემერის (M. Diemer) ზამთრის დასაწყისსა და ბოლოს ჩატარებული გამოკვლევები (პირადი შეტყობინება), საესებით საკმარისია ნახშირბადის ნულოვანი წლიური ბალანსის მისაღწევად.

(აშშ) სიტუაცია განსხვავებულია (უფრო კონტინენტური პირობებია) და ნიადაგი რეველარულად იყინება - იქ, სადაც თოვლის საფარი თხელია, ტემპერატურა -14°C-მდე ეცემა, ხოლო შედარებით უფრო ღრმა თოვლის ქვეშ -7°C-ს აღწევს (Brooks et al., 1997). ამით აიხსნება მის უკიდურესად დაბალი სუნთქვითი დანაკარგები, რასაც აღინიშნავენ ეს ავტორები. თოვლის საფარის არსებობის პერიოდში საშუალო სიჩქარეები მერყეობს 0.03 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹-დან 0.3 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹-მდე ადგილობდებარების მიხედვით. მხოლოდ სუბალპურ, ანუ შედარებით დაბალ სიმაღლეებზე სუნთქვის საშუალო სიჩქარე აღწევს 0.6 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹ (Brooks et al., 1997). ამ გამოთვლების საწყისი და ბოლო მონაცემების შედარებამ გამოავლინა დისბალანსი მათ შორის, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ ნახშირბადის რაღაც გარკვეული რაოდენობა ვერ აღირიცხება. ამ ავტორებს მიაჩნიათ, რომ როდესაც ნიადაგის ტემპერატურა -5°C-ია ან უფრო დაბალი, მაშინ ნიადაგური CO₂-ის ნაკადი ვერ აღირიცხება; ხოლო -2°C-სა და 0°C შორის ტემპერატურულ საზღვრებში კი მისი ძლიერი ცვალებადობა. თუმცა ავსტრიის ალპებში 2300 მ სიმაღლეზე ისლის თანასაზოგადოებისათვის ნახშირბადის ნამატისა და დანაკარგების მოდელირებამ აჩვენა 36.5 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹ ნამატი და 37.6 მმოლი CO₂ მ⁻²წმ⁻¹ დანაკარგი, ე.ი. ნახშირბადის ნულოვანი ბალანსი, რაც ზემოთმოყვანილ გამოთვლებს საეჭვოს ხდის (Körner, 1989c). ალპური ყუჯა ბუჩქების თანასაზოგადოებებში მასის მიახლოებით ბალანსში წლების განმავლობაში შესაძწვევი ცვლილებები არ აღირიცხა (Larcher, 1977) წინააღმდეგ მოსაზრების ზანგრძლივი პერიოდში ნახშირბადის დამალანსებული ბუჩქების შესახებ, რაც მოსალოდნელია ასეთი სტაბილური ტენზორივი ეკოსისტემების შემთხვევაში. თბილი ზამთრის

კომბინაციამ გრილ ზაფხულთან, ან ზამთარში თოვლის მკირე საფარის და გაყინული ნიადაგის კომბინაციამ თბილ ზაფხულთან შეიძლება ნახშირბადის დაბალანსებული ბიუჯეტის დიდი გადახრები გამოიწვიოს.

ამ თავში მოყვანილი მონაცემები გვიჩვენებს, რომ მაღალმთის მცენარეების ნელი ზრდა და პატარა სიმაღლე (შედარებით დაბლობის მცენარეებთან) არ არის დაკავშირებული ქსოვილის ერთეულზე ნახშირბადის შთანთქმისა და კარგვის დაბალ სიჩქარეებთან. ფოთლის ფოტოსინთეზური ნამატი არ უნდა იყოს უზნიშვნელო.

არც მომეტებული სუნთქვითი დანაკარგების დამადასტურებელი მონაცემები აღინიშნება. რომ არაფერი ეთქვათ აქტიური პერიოდის ხანგრძლივობის ძლიერ გავლენაზე, როგორც ჩანს, ვზა, რომელსაც მაღალმთის მცენარეები იყენებენ ასიმილაციის განაწილებისათვის და რომლითაც ისინი აკონტროლებენ თავის განვითარებას, დიდ როლს თამაშობს მათი გარეგნული იერის ჩამოყალიბებაში. ნახშირბადის მეტაბოლიზმის პირველადი პროცესები ამაზე პასუხს არ იძლევა.

ცნობილია, რომ ტემპერატურა სხვადასხვა სასიცოცხლო პროცესზე განსხვავებულად მოქმედებს. ტემპერატურით ლიმიტირებული სასიცოცხლო პროცესები ძალიან ღიდ გავლენას ახდენენ მცენარეთა ზრდასა და განვითარებაზე. მე-19 საუკუნეში, როდესაც მკვლევარები იმის დასადგენად, ფოტოსინთეზირებს თუ არა მცენარე, პერის ბუშტის დახმარებით წყალში ჩაძირულ ფოთლებს აკვირდებოდნენ, ამ წყლის აბაზანაში ერთი მუჭა ყინულის დამატებამ ნათელი მოაწინა ფუნდამენტურ დილემას ნახშირბადით მომარაგებასა და მასზე მოთხოვნილებას შორის. ამ მეთოდების გამოყენებით ვურცბურგში კრაუსმა (Kraus, 1869) შეისწავლა სინათლისა და ტემპერატურის მოქმედება მცენარეში სახამებლისა და შაქრის წარმოქმნაზე და საოცრად მარჯვედ მოხვდა მიზანში.

"დაბალი ტემპერატურა ზღუდავს ფოტოსინთეზს, როგორც ეტყობა, უფრო ნაკლებად, ვიდრე სხვა რომელიმე პროცესს მცენარეში. შეიძლება ეს არათუ სასარგებლო, არამედ აუცილებელიც კი იყოს. ძალიან უსარგებლო და არაუფექტური იქნება, თუ მცენარეები შეძლებენ ზრდასა და სუნთქვას 2°C-ზე და ვერ შეძლებენ ამ პროცესებისათვის აუცილებელი მასალის შექმნას" (Kraus, 1869, გვ. 523; თავისუფალი თარგმანი იმ დროის ძველი და უცნაური გერმანულიდან; ავტორის შენიშვნა).

კრაუსის ეს მოსაზრება ძალიან კარგი შესავალია ამ თავისათვის, რადგან ყურადღება გამახვილებულია პირველ რიგში ფოტოსინთეზზე. რაზე უფრო მოქმედებს დაბალი ტემპერატურა: სინთეზზე თუ ასიმილაციების მარაგზე? ამ და შემდეგ თავში მაღალი სიმაღლეებისათვის მოყვანილი მონაცემები უფრო მეორე ალბათობის სასარგებლოდ მეტყველებს, ვიდრე პირველისა. წინა თავში ნაჩვენები იყო, რომ ფოთლის ფართზე გაანგარიშებით ფოტოსინთეზის ინტენსივობა არ ზღუდავს მაღალმთის მცენარეთა ზრდას უფრო მეტად, ვიდრე დაბლობის მცენარეებისას. ნაჩვენები იყო აგრეთვე, რომ სრულიადაც არ არის აუცილებელი, რომ ამ მცენარეებში ფოთლის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის

ბალანსი უფრო დაბალი იყოს. გამოძინარე აქედან, მაღალმთის მცენარეთა უფრო ნელი ზრდა ვერ აისნეება ფოთოლში მიმდინარე გაზთა ცვლით (Körner, Larcher, 1988). მთლიანი მცენარის დონეზე სურათი შეიცვლება. მაგალითად, თუ ფოთლის ზედაპირი, რომელიც მოდის ფოთლის მასის ერთეულზე, ან ფოთლის მასის შეფარდება მთლიანი მცენარის მასასთან მაღალმთაში იქნება უფრო ნაკლები, თუ საერთო სუნთქვით დანახარავები გაიზრდება მსგავსი ალომეტრული ცვლილებების გამო. ნახშირბადის ნაერთების მობილური მარაგის შექმნა ასევე უნდა იმოქმედოს ნახშირბადის საერთო ბალანსზე. სწორედ ეს საკითხებია განხილული ამ თავში.

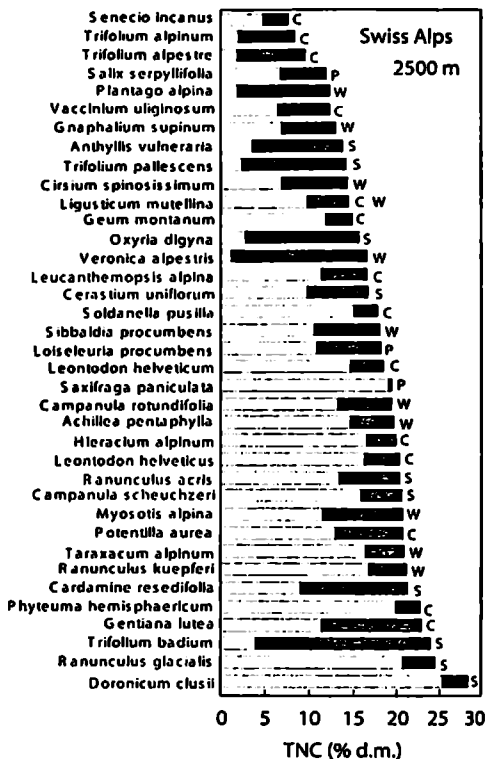
არასტრუქტურული აბრკოლირებები

მობილური ნაერთების ფარდობითი შემცველობა მცენარის ქსოვილებში შეიძლება ასახავდეს ორ სიტუაციას თანმიმდევრული შუალედური გადასვლებით: 1) მოთხოვნილებას გარკვეული ნაერთების მიმართ, რომლებიც აუცილებელია მცენარის ზრდისა და ადექვატური ფუნქციონირებისათვის (ოსმოლი, სტრესების რეგულაცია, ხანმოკლე და გრძელვადიანი სარეზერვო მარაგი, ტრანსპორტი); და 2) ჭარბ მარაგს, განპირობებულს დისბალანსით სინთეზსა და მოთხოვნილებას შორის (ნეიტრალური ან უარყოფითი მოქმედება, "აკუმულაცია" – Chapin et al., 1990 მიხედვით). უკანასკნელი შესაძლებლობა იშვიათად განიხილება, თამცა ის არის ერთი იმ მრავალ შესაძლო მიზეზთაგანი, რომელიც განაპირობებს სხვადასხვა შაქრის, სახამებლის, ფრუქტოზის პოლიმერების და ლიპიდების მაღალ შემცველობას და შეიძლება შევხვდეთ სივრცე კლიმატის პირობებში. იბიექტური მიდგომა მოითხოვს ორივე შესაძლებლობის განხილვას – არსებობს სხვადასხვა მიზეზი, რის გამოც ნახშირბადის სიჭარბის პრობლემამ შეიძლება იჩინოს თავი მაღალმთის ამა თუ იმ პაბიტატში.

არასტრუქტურული კარბოჰიდრატების (TNC) კონ-

ცენტრაცია ქსოვილებში შესწავლილია მრავალ მაღალბოისა და არქტიკულ მცენარეში (Wilson, 1954; Mooney, Billings, 1965; Bell, Bliss, 1979; Skre, 1985). საუკეთესო მიმოხილვა მოცემულია ვიკას ბიერ (Wyka, 1999). მაგრამ ლტერატურის ყურადღებით შესწავლამ, სადაც ფართოდ განიხილება ცალკეული სახეობები, გამოავლინა მრავალი გადახრა და წარმოშუა ეჭვი გაკეთებული განზოგადოებების მიმართ. სურ. 12.1-ზე ნაჩვენებია 38 მაღალბოის არამარცვლოვანი სახეობის შესწავლის შედეგები (2500 მ, სავეეტაციო სეზონის შუა პერიოდი). ფოთლებში TNC-ს კონცენტრაციები მერყეობს 8-დან 28%-მდე (მშრალ წონაზე), ხოლო სახეობათა უმრავლესობა შეიცავს 15-20% TNC-ს. იმ დროს, როდესაც სახეობათა უმრავლესობის TNC-ში დომინირებს ხსნადი ნახშირწყლები (60-90%), რვა სახეობაში (ხუთივე პარკონის ჩათვლით) საწინააღმდეგო სურათია — აქ დომინირებს სასამებელი. სხვა ურთიერთკავშირი ამ მონაცემებსა და სხვა პოტენციურ-ფუნქციონალურ ან ტაქსონომიურ ჯგუფებს შორის არ ჩანს. სეზონის ეს პერიოდი მიკროკაბიტატზე მნიშვნელოვან გავლენას არ ახდენს. ცხადია, სახეობები ერთმანეთისგან განსხვავდებიან, რაც, ზოგიერთ შემთხვევაში, დაკავშირებულია მათ სპეციფიკურ ფენოლოგიურ რიტმთან (იხ. ქვემოთ).

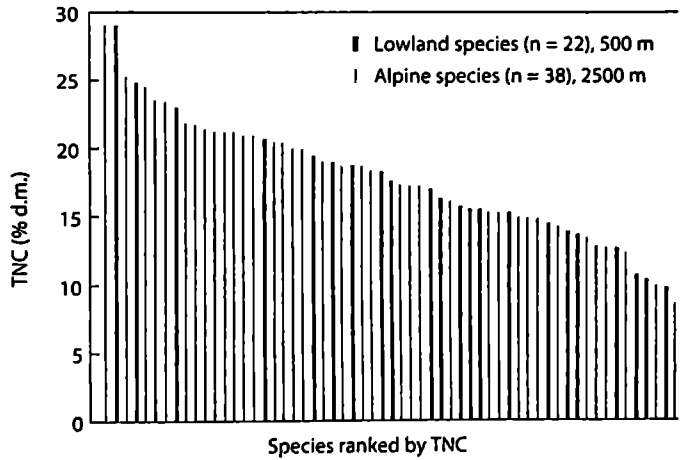
მაღალბოის მცენარეები TNC-ს მონაცემები, განსხვავებული დაბლობის შესადარებელი სახეობების მაჩვენებლებიდან, გადააოწმდა დაბლობის უწყაფო ნახევრადბუნებრივი საძოვრების ისეთივე მონაცემებთან. როგორც სურ. 12.2-დან ჩანს, განსხვავება მცირეა და სტატისტიკურად უმნიშვნელო — დაბლობში TNC-ს კონცენტრაციები ოდნავ უფრო დაბალია ერთნაირი საერთო საზღვრების ფარგლებში. მნიშვნელოვანი განედური ან სიმაღლისეული განსხვავებები მობილური ნახშირწყლები თვალსაზრისით შერჩაველ სახეობებსა და გვარებში შეჩნეული არ იყო (Mooney, Billings, 1965; დაბალი/მაღალი ზომიერი კლიმატის მაღალბოის; Chapin, Shaver, 1989; ზომიერი კლიმატის მაღალბოის; Gonzales, 1991; დაბალი/მაღალი ტროპიკული კლიმატის მაღალბოის; Russel, 1948; არქტიკული/სუბტროპიკული მაღალბოის; Hnatuk, 1978; ტროპიკული მაღალბოის/სუბ-არქტიკა). თუ ამ ციფ პირობებში რაიმე ტენდენციას შეიძლება საუბარი, მაშინ უნდა აღინიშნოს ნახშირწყლები უფრო სიჭარბე, ვიდრე ნაკლებობა. თუმცა, აქ შეიმჩნევა სიცივე/სითბოს ფენომენთან დაკავშირებული მკაფიო განსხვავება: რაც უფრო დაბალია ტემპერატურა, მით დაბალია სასამებლის შემცველობა. გამოჩაყლისა პარკონები, მაგრამ სიმაღლის ზრდასთან ერთად ისინი სულ უფრო და უფრო იშვიათად გვხვდებიან და დიდ სიმაღლეზე საერთოდ აღარ იზრდებიან.



სურ. 12.1 37 არამარცვლოვანი სახეობის ფოთლებში არასტრუქტურული ნახშირწყლების ჯამური კონცენტრაციები (გამოსახული %-ით თითოეული სახეობის სულ ცოტა 5 ინდივიდის საერთო შშრალი ნივთიერებიდან) (შუა სავეეტაციო პერიოდი, 27 ივლისი, 1700-1900; 2500 მ; ფურკას უღ: შვეიცარიის ცენტრალური ალპები). მაქერას (თეთრი ბაზები) და სასამებელი (შეი ბაზები) განისაზღვრა Schappi, Kömer-ის მეთოდის შესაბამისად. ასოებით აღნიშნულია განსხვავებული კაბიტატები: P — შვეიცარიული, S — მთაგებობილი, C — დაბლობი, W — ტენიანი თოვლისპირა მცენარეული თანასაზოგადოება (აეტრონის გამოკვ: მონაც.).

დაბალი ტემპერატურის მიმართ გაცილებით მგრძობიარე აღმოჩნდა სასამებლის სინთეზში ჩართული ფერმენტები, ვიდრე, მაგალითად, ის ფერმენტები, რომლებიც საქაროზის ან ფრუქტოზის მეტაბოლიზმში მონაწილეობენ (Pollock, Lloyd, 1987).

სურ. 12.2 მაღალმთისა და დაბლობის სახეობებში TNC-ს შემცველობა. მაღალმთის სახეობების ნიმუშები აღებულია იგივე კაბიტატებიდან, რაც სურ. 12.1-ზეა ნაჩვენები, ხოლო დაბლობის მცენარეთა ნიმუშები აღებულია ნახევარაბუნებრივ კირკვიან მდელოზე (500 მ, ქ. ბაზელის შიდა-მთები) და ძირითადად წარმოადგენდა იმავე ოჯახებითა და გვარებოთა კ. ნიმუშები აღებულია შუა საყვებრტყილი სეზონში, ივნისის დასაწყისში, შუაღელზე.



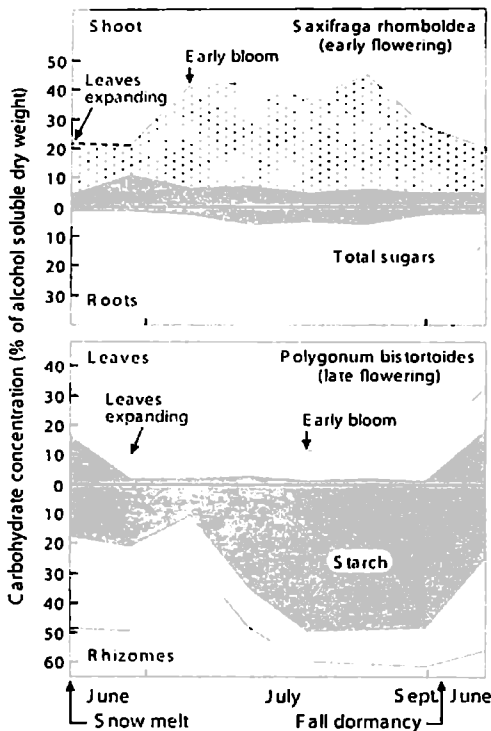
თუ მხედველობაში მივიღებთ ექსტრატროპიკული მთიანეთის ალპური სარტყლის კარგად გამოხატულ სეზონურობას, შეიძლება ვივარაუდოთ მობილური ნახშირწყლების მარაგის მნიშვნელოვანი სეზონური ცვლილებები. შეიძლება სიტუაცია აქ ტროპიკული მაღალმთიანეთის საწინააღმდეგო იყოს. ზომიერი კლიმატის მაღალმთაში TNC-ს კონცენტრაციის სეზონური ცვალებადობის შესწავლამ გამოავლინა სამი რამ:

- TNC-ს მარაგის კრიტიკული გამოლევა არასდროს ხდება. მუნისა და ბილინგსის (Mooney, Billings, 1965) სიტყვებით რომ ვთქვათ, "ყველა ჩვენი მონაცემი ცხადჰყოფს, რომ ნახშირწყლების თუნდაც უმცირესი ადეკვატური მარაგი სახეზეა სეზონური ციკლის ნებისმიერ დროს";
- TNC-ს მარაგი მინიმუმს აღწევს თოვლის დნობისას ან მალე მის შემდეგ; ფოთლებში მაქსიმუმი აღინიშნება სეზონის პიკსა (ყვავილობის პიკი; Fonda, Bliss, 1966; Wyka, 1999) და სეზონის დასასრულს შორის. მიწისქვეშა ორგანოებში TNC-ს მაქსიმუმი, ჩვეულებრივ, სეზონის ბოლოს აღინიშნება;
- დაცარიელებული ("გალარიბებული") მარაგის შევსება სწრაფად მიმდინარეობს – 3-4 კვირის განმავლობაში და ხშირად მცენარის მაქსიმალური ზრდის ფაზას ემთხვევა (სურ. 12.3; იხ. აგრეთვე სურ. 12.6).

ულმერმა (Ulmer, 1937), რომელიც სწავლობდა შაქ-

რების შემცველობის სეზონურ ცვალებადობას ყინვაგამბელობასთან კავშირში მაღალმთის მთელ რიგ სახეობებში (ალპები), აღნიშნა მხოლოდ ძალიან მცირე ცვლილებები წლის განმავლობაში. მისივე მონაცემებით, ზოგიერთ სახეობაში სეზონური ცვლილებები საერთოდ არ აღინიშნება. TNC-ს კონცენტრაციები საკმაოდ მყარია კაბიტატში მიმდინარე ლოკალური ცვლილებების მიუხედავად როგორც ზაფხულში (სურ. 12.1), ისე ზამთარში, როგორც ეს ნაჩვენებია ბელისა და ბლისის (Bell, Bliss, 1979) მიერ. ეს ავტორები ერთმანეთს აღარებდნენ ადგილნაცვალ მცენარეებს და აღნიშნეს TNC-ს არამკაფიოდ გამოხატული და არამყარი ცვლილებები (სურ. 12.4). ზაფხულის დასაწყისში, თოვლის თანდათანობითი დნობის შესაბამისად, TNC-ს ცვლილებები საოცრად მცირეა (სურ. 12.5). შეეცარიის ნიშნებში ალპურ საძოვრებზე ზრდის სეზონის შუა 10 კვირის განმავლობაში საშუალო დაკვირვების პროცესში TNC-ს კონცენტრაციების მნიშვნელოვანი ცვალებადობა არ შეიმჩნეოდა (Schäppi, Körner, 1997).

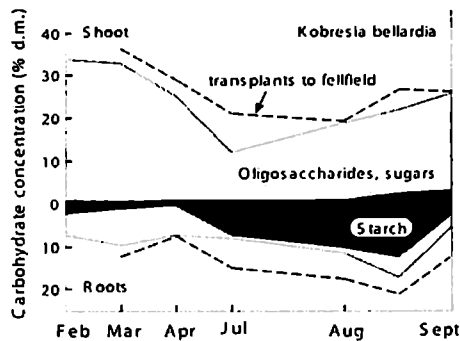
TNC-ს კონცენტრაციის შედარებით კარგად გამოხატული სეზონური ცვლილებები აღინიშნა ჩრდილოდასავლეთი არგენტინის სუბტროპიკულ ალპურ სარტყელში (3000, 4200 და 4600 მ სიმაღლეებზე) (Gonzales, 1991). როზეტულ *Calandrina acaulis*-ში შეიმჩნევა TNC-ს კონცენტრაციების სეზონური ცვალებადობა: ფოთლებში 2-15%-ისა და ფესვებში 3-47%-ის ფარგლებში. მინიუმი აღინიშნა ზაფხულის ბოლოს,



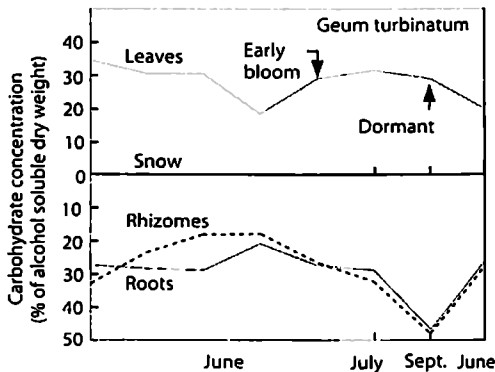
სურ. 12.3 ნახშირწყლების წლიური ციკლი *Saxifraga rhomboides*-ში და *Polygonum bistortoides*-ში (%-ში საიტში უხსნადი მშრალი წონიდან; 3300 მ, ვ.კომანიე, აშშ). TNC-სა და საერთო შაქრების მრუდებს შორის განსხვავება წარმოადგენს სასამბლის კონცენტრაციას (Mooney, Billings, 1960).

მაქსიმუმი — მარტში მშრალი ალპური ზამთრის შემოტყვისას (ზომიერი სარტყლისთვის აღნიშნული ტენდენციის საწინააღმდეგოდ). დაახლოებით მსგავსი სურათითა (თუმცა უფრო ცვალებადი და ბევრად დაბალი აბსოლუტური კონცენტრაციებით) ალპურ გვირაბში (*Woodsia montevicensis*).

ალპური საძოვრებისთვის არსებობს ჰნატიუკის (Hnatiuk, 1978) მონაცემები. ეს დაკვირვება ჩატარებულია 3500-4000 მ-ზე ახალ გვირაბში ვილქელმის მთის მიდამოებში. მან ვერ დააფიქსირა "სეზონური" ტენდენცია, მაგრამ აღნიშნა ძალიან დიდი განსხვავება ინდი-



სურ. 12.4 ნახშირწყლების შემცველობის წლიური დინამიკა *Kobresia bellardii*-ში (%-ში საიტში უხსნადი მშრალი წონიდან; 3600 მ; ტრაილ რიჯი, კლდოვანი მთები, კოლორადო, აშშ). უწყვეტი ხაზით აღნიშნულია ზომიერი და მცირე თოვლის საფარის მქონე პაბიტატებში (უთოვლო დღეების რაოდენობა თებერვალსა და მარტში 22%-ია). წვეტილი ხაზი აღნიშნავს მცირეთოვლიან პირობებში გადატანილ ტრანსპლანტატებს (უთოვლო დღეების რაოდენობა თებერვალსა და მარტში 38%-ია) (Bell, Bliss, 1979).



სურ. 12.5 ნახშირწყლების შემცველობის ცვლილება *Geum turbinatum*-ში (იგივე პაბიტატები და ერთეულები, რაც მოყვანილია სურ. 12.3-ზე). მცენარეთა ნიმუშები აღებულია თოვლის დნობის ხაზის გასწვრივ ყვავილობის (20 ივლისი; ყვავილობის პიკი 16 ივლისს იყო) და სევენების (8 სექტემბერი) პერიოდებში (Mooney, Billings, 1960).

ვიღთა შორის, რაც ამ მუდმივად ტენიანი ეკვატორული პავის პირობებში ფენორიტმებსა და კლიმატურ ძალთა შორის დათმულობას ასახავს. თუმცა, წარმოინდა ნათლად გამოხატული შაქრების კონცენტრაციის დღიური ცვალებადობა - 12%-დან დღიით (მშულოდან დღიით გადახრებით: 6-20), პიკამდე დღის მეორე ნახევარში - 25% (გაცილებით ნაკლები გადახრით საშუალოდან). სახამებლის შემცველობაც მსგავსი დღიურ ცვალებადობას ამჟღავნებს, მაგრამ მისი კონცენტრაციები გაცილებით დაბალია, უმეტესად 3%-ის ფარგლებში. აფრო-ალპური მცენარეების (*Senecio sp.*, *Lobelia sp.*, *Alchemilla argyrophylla*) ფოთლების მშრალი წონის 38%-ზე მეტს შუადგენს საქაროზა, რომელიც, თავის მხრივ, TNC-ს 80-90%-ია (Beck, 1994). ტროპიკული მაღალმთის ამ სახეობებში დაფიქსირებული სახამებლის ძალიან დაბალი შემცველობა იზრდებოდა საქაროზის მოხმარებასთან ერთად, თუ მცენარეები იზრდებოდნენ სათაურის თბილ პირობებში. *Polylepis*-ის ფესვების წინასწარმა თერმულმა დამუშავებამ შეამცირა TNC-ს ხსნადი ფრაქცია ფოთლებში რამდენიმე საათში 2-3%-ით (Roda et al., 1985). ტემპერატურასთან დაკავშირებული ხსნადი ნახშირწყლების მსგავსი დღიური დინამიკის ტენდენცია აღწერილია მაღალ ანდეზშიც *Draba*-ს სახეობისათვის (Azocar et al., 1988). ასალი გამოუქვეყნებელი მონაცემები ეკვატორული ანდეზიდან ცხადყოფს ფოთლებში TNC-ს დაბალ კონცენტრაციას - მხოლოდ 9% (ვეინიან შუადღე) და სახამებელთან შედარებით შაქრების უფრო მაღალ შემცველობას (პარკონების გამოკლებით; ცხრ. 12.1). *Ranunculus*-ის და *Geranium*-ის სახეობების ნაზ და რბილ ფოთლებში შაქრების ძალიან მაღალი კონცენტრაციები (21% და 13% შაქრები; 3% სახამებელი), ხოლო *Culcitium*-ის უხეშ და შეუსეილ ფოთლებში უკიდურესად დიდ სიმალღეზე - ძალიან დაბალი (1-3% შაქრები; 2-3% სახამებელი) კონცენტრაციები მუთითობას იმაზე, რომ მასის სიმკვრივე (უჯრედის კვლის სისქე, სკლერექსიმა) დიდად მოქმედებს ამ მაჩვენებელზე. ეკვატორულ მაღალმთაში დიდმა ღრუბლიანობამ შეიძლება კიდევ უფრო შეამციროს ეს მაჩვენებელი.

ნახშირბადის მარაგის რეზერვუების დრო მაღალმთის მცენარეებში თითქმის უცნობია (ფოთლების და ფესვების შესახებ ინფორმაცია იხ. მე-13 თავში). ჩვენთვის ცნობილი ერთადერთი ინფორმაცია ეს არის მონიშნული CO₂-ის გამოყენებით შეეცარის აღებში ჩატარებული სამუშაო (Körner et al., 1997). ნორმალურთან შედარებით CO₂-ის ორჯერ უფრო მაღალი კონცენტრაციის გარემოში ექსპოზიციიდან თითქმის ოთხი სეზონის შემდეგ ალპური საძოვრების დომინანტურ სახეობაში (*Carex curvula*) δ¹³C ძლიერი სიგნალი დაფიქსირდა

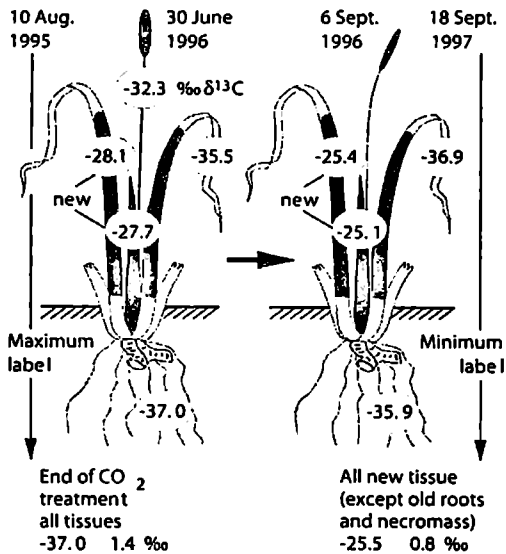
ცხრილი 12.1 არასტრუქტურული ნახშირწყლები (%-ში მშრალ წონაზე; n - შესწავლილ სახეობათა რაოდენობა) ეკვატორული ტროპიკების მაღალმთის მცენარეთა ფოთლებში (გუაგუა პინინა, 4450 მ; კაიამბე, 4500 მ; პარამო მთა ვიერნი, 4000 მ, ეკვადორი; ავტორის გამოქვეყნება; მეთოდის შესახებ იხ. Schappi, Körner, 1997)

მცენარეთა სახეობები*	n	შაქრები	სახამებელი
ბალახოვანი არაპარკოსანი ორლებნიანები	12	6,8 (1-21)	3,4 (1-5)
მარცვლოვნები		8,8 (8-9)	1,5 (0-3)
პარკოსნები		2,6 (1-4)	4,7 (2-8)

* მოიცავს შემდეგ გვარებს: *Calandrinia*, *Cerastium*, *Culcitium*, *Erigeron*, *Geranium*, *Hypochaeris*, *Lachemilla*, *Niphogeton*, *Ranunculus*, *Valeriana*, *Veronia* (ნაბადახები), *Agrostis*, *Lucula* (მარცვლოვნები), *Astragalus*, *Lupinus* (პარკოსნები); ნიმუშები შეკრიბილია მ დემპის მიერ.

(37±1.4‰); CO₂-ის რეზერვუარში δ¹³C მერყეობდა 30-დან 40%-მდე (წყველებზე ჰერში δ¹³C უდრიდა 8‰). პერის ნარევი, სადაც მოთავსებული იყო CO₂-ით გამდიდრებული მცენარეები, δ¹³C დახლოებით 24‰ შეადგენდა აღირიცხებოდა ქსოვილებში δ¹³C-ის რაოდენობა დამუშავების დამთავრებამდე მეთხე სეზონის მეორე ნახევარში (1999 წლის 10 აგვისტო) (სურ. 12.6). სექტემბრის შუა რიცხვებისთვის *Carex curvula*-ს ფოთლების უმეტესი ნაწილი უკვე მკვდარი იყო, ხოლო δ¹³C 25±0.8‰-ს უდრიდა (იხ. მე-11 თავი).

თოვლის დნობისთანავე გამოსული ფოთლები "მევილი" იზოტოპის მონიშნული ატომების დახლოებით მხოლოდ 1/4-ს შეიცავენ. ეს იმას ნიშნავს, რომ მათი 3/4 შექმნილია წინა სეზონის ბოლო თვის და მიმდინარე ასიმილაციის პროდუქტებისაგან. ყვავილელებში პირიქით, ნახშირბადის 80% გასული სეზონის ავეისტოს შუა რიცხვებშია მონიშნული. 1996 წლის სეზონის ბოლოსათვის გასული სეზონის ფოთლების ქსოვილებში ამ მაჩვენებლის მნიშვნელობა დაუბრუნდა საწყის დონეს, რაც იმის მანიშნებლობა, რომ მიმდინარე სეზონის ფოთლების მოსავლის უმეტესი ნაწილი მიმდინარე სეზონის ასიმილაციის პროდუქტია. იზოტოპურ შედგენილობაში განსხვავება არ აღინიშნება უკვე აკლიმატიზირებულ (მეორე წლის) ფოთლების ბაზალურ ქსოვილებსა და შემდეგი თაობის ფოთლებს შორის, რომლებმაც ზრდა დაიწყეს უშუალოდ მიმდინარე სეზონის დაწყებისას (ბაზალური ფოთლების მერისტიმების



ზურ. 12.6 ნახშირბადის ცვლა მალაღობის *Carex curvula*-ს ქსოვილებში 2 წლის განმავლობაში. აღინიშნა ¹³C იზოტოპის სწრაფი გადაადგილება ახალ ფოთლებში, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ ფოთლის ზრდისას 1 წელზე მეტი "ასაკის" ნახშირბადის მარაგები ძნელად გამოიყენება. იზოტოპის რაოდენობა ძველი ფოთლების ფუძის ახალ ქსოვილებში და ახალი თარბის ფოთლების წვერში ერთნაირია, თუმცა, სროგორც ჩანს, ორივე წარმოდგება ერთი და იმავე წყაროდან (ავტორის გამოუქ. მონაც.).

აქტიური რჩება სამი სეზონის განმავლობაში). მაშასადამე, ორივე პერიოდში ნახშირბადის ერთი და იგივე წყარო აქვს. სველი ფესვების ნაწილი და მკედარი ფოთლები ახალ კიდეზე ინარჩუნებენ შეუცვლელ დაახლოებით -37% სივსალს, რომელიც აღინიშნებოდა მეორე სეზონის ბოლოს, დამუშავების დამთავრებისას (სექტემბერი, 1997 წ.). თუმცა, TNC-ს ზოგიერთი რეგულაციონირებული ფრაქცია შეიძლება დარჩეს მარაგის სახით მიწისქვეშა ორგანოებში. ეს დაკვირვებები გეოქიმიკოსებს, რომ ნახშირბადის წრებრუნვის დრო 2 წელზე ნაკლები უნდა იყოს. სინამდვილეში ისე ჩანს, რომ აქტიური მარაგის უმეტესი ნაწილის ჩანაცვლება ერთ წელზე ნაკლები დროის განმავლობაში ხდება და სამარაგო ნახშირწყლები სცივებში უფრო მობილურია (Wallace, Harrison, 1978).

ზოგადად, ზომიერი სარტყლის ცალკეულ მცენარეებში

რეგულაციონირებული მარაგის მობილურობა TNC-ს კონცენტრაციის მარცხენა მხარეზე მცირე რაოდენობის მონაცემებთან ერთად (ახალი გენიტილი, ანდელიანი, გეგორაძე, 1997) მიუთითებს, რომ: (1) TNC-ს კონცენტრაცია, მართლაც, შედარებით მაღალია დიდ სიმალეებზე და (2) ამ დიდ სიმალეებზე განვლილი განსხვავებები TNC-ს კონცენტრაციაში არ უნდა არსებობდეს. თუმცა, საბოლოო სურათის მისაღებად გაცილებით მეტი მონაცემია საჭირო, ძირითადად სუბტროპიკული და ტროპიკული მალაღობიანობისათვის. ზამთარში და თოვლის დნობისას სუნთქვითი დანახარჯები TNC-ს უმთავრესი შემადგენელია. რაც უფრო თბილია ზამთარი და რაც უფრო ღრმაა თოვლის საფარი, მით მეტი TNC იხარჯება (Steward, Bannister, 1974; Bell, Bliss, 1979). TNC-ს შემცველობა სამარაგო ფესურებში (თუ მცენარეს ისინი გააჩნია) მკაფიოდ გამოხატულ სეზონურ ცვლადობას განიცდის და მჭიდროდ დაკავშირებულია გაზაფხულზე მცენარეთა ინტენსიურ ზრდასთან (Klimes et al., 1993). ასეთ ფესურებში შეიძლება დაგროვდეს TNC-ს უზარმაზარი რაოდენობა ნიადაგის ფართის ერთულზე. ასე, მაგალითად, მუნიმ და ბლინგსმა (Mooney, Billings, 1960) *Geum turbinatum*-ისთვის მიიღეს ფრადი შთაბეჭდავი ციფრი - 5 ტ ჰა⁻¹, რაც ზორბლის კარგ მოსავალს შეესაბამება. ალპური საძოვარი მდელო ბიომასით 600 გმ⁻² (იგულისხმება მიწისზედა და მიწისქვეშა ნაწილები), რომელიც მხოლოდ 15% TNC-ს შეიცავს, უნდა აგროვებდეს 1 ტ TNC ჰა⁻¹.

მალაღობის მცენარეებში TNC-ს მაღალი კონცენტრაციების მიზეზები და შესაძლო ფუნქციონალური მნიშვნელობა ჯერ-ჯერობით ნათელი არ არის. ფუნქციონისგან დამოუკიდებლად, TNC-ს მაღალი კონცენტრაციები კარგი, ან შეზღუდული სტრუქტურული და მეტაბოლური მოთხოვნილების მარცხენა მხარეა. როდესაც მსჯელობენ შაქრების მაღალი კონცენტრაციების ფუნქციონალური დანიშნულების შესახებ, ჩვეულებრივ, ამას უკავშირებენ ყინვაგამძლეობას. მაგრამ, როგორც უკვე აღინიშნა მე-8 თავში, ლოგოკა ყოველთვის მართებული არ არის, რადგან ოსმოსურად აქტიური კომპონენტების კონცენტრაცია გაყინვის თვისებად აცილებს არაფუნქტური გზა - გახსნილი ნივთიერების 1 მოლი, რომლის ოსმოსური წნევა უდრის 2.25 MPa, გაყინვის წერტილს მხოლოდ 1.8 გრადუსით ამცირებს. გაურკვეველია აგრეთვე, რატომ არ იყენებენ ბოის პარკოსები ამ მიზნისთვის შაქრების მსგავს კონცენტრაციებს.

მას შემდეგ, რაც მალაღობის მცენარეებში ნანახი იქნა ხსნადი ნახშირწყლების კონცენტრაციათა კორელაცია ყინვაგამძლეობასთან, შაქრების დანიშნულება, როგორც მეგზარების მასტაბილიზირებისა, უფრო

ნათელი გახდა (Sakai, Larcher, 1987; Beck, 1994). თუმცა, კვლავ რთულია მიზეზობრივი ეფექტის გამოყოფა ცალკეული შემთხვევისაგან. *Poa alpina*-ში ნახშირწყლების მაღალი კონცენტრაცია ყოველთვის და აუცილებლად არ განაპირობებს მაღალ ყინვაგამძლეობას (Kaurin, 1985); ხოლო, როგორც აღინიშნა ზემოთ, ულმერმა (Ulmer, 1937) დააფიქსირა ყინვაგამძლეობის მკაფიოდ გამოხატული ცვალებადობა შაქრების შედარებით მცირე ცვლილებების ფონზე.

მაღალბოს მცენარეებზე საკვლე პირობებში დავიერიების შედეგები ზუსტად თანხედება დაბალ სიმაღლეებზე ციფ პირობებში, ან ექსპერიმენტში დაბალ ტემპერატურებზე ექსპონირებულ მცენარეთა ზრდის საერთო ტენდენციებს. თუ მხედველობაში მივიღებთ ბიოლოგიური ცვალებადობის მიმწვინვალას, გეოგრაფიულად დამორბეული ჰაბიტატების სახეობათა დიდი ჯგუფების ანალიზის საფუძველზე მივიღებთ უფრო ზუსტ მიხედვას. ასეთი ტიპის მიმოხილვა ეკუთვნით ჩატერტონსა და თანაგებორებს (Chatterton et al., 1989), რომლებმაც ძალიან დიდ გეოგრაფიულ საზღვრებში გამოიკვლიეს 185 ბალახოვანი სახეობა და, შეიძლება ითქვას, მოიცვეს მთელი მსოფლიო. მართალია, ეს სამუშაო უშუალოდ არ ეხება მაღალბოს მცენარეებს, მაგრამ ისინი მაინც განხილულია. ნაშრომში მოყვანილია TNC-ის კონცენტრაციების და ტემპერატურულ ზემოქმედებაზე მათი სპასუნხო რეაქციების საინტერესო და მოულოდნელი მაგალითები. მარცვლოვნები (*Asteraceae*-ს მსგავსად) თავიანთურაა, რადგან ტროპიკების საზღვრებს გარეთ ისინი წარმოადგენენ ოჯახს, სადაც აუცილებლად ესხედებით ფრუქტანებს – ნახშირწყლებს, რომელთა სხნალობა იცვლება მათი პოლიმერიზაციის ხარისხის ცვლილებასთან ერთად და რომელთა მარაგის ხსნით დაგროვება ხდება ვაკუოლში, სადაც მათ არ შეუძლიათ პირდაპირი ურთიერთმოქმედება უჯრედულ მემბრანებთან. მკვლევარები ზრდიდნენ მცენარეებს 10/5°C და 25/15°C-ზე დღე/ღამე რეჟიმში (პირველი ძალიან ტიპურია შუა ზაფხულისათვის ტყის ზედა საზღვრის სიახლოვეს) და აჯგუფებდნენ მათ ციფი სეზონის (128 C₄-სახეობა) და თბილი სეზონის (57 C₄-სახეობა) სახეობებად.

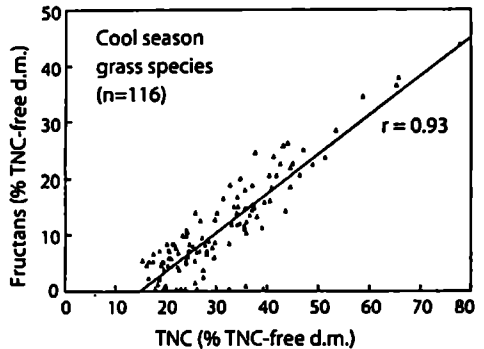
ფოთლის TNC-სა და მისი კომპონენტებისათვის (ფრუქტოზა, გლუკოზა, საქაროზა, სახამებელი და ფრუქტანები) მიღებულ იქნა შემდეგი შედეგები:

- TNC-ს ყველა ფრაქციის კონცენტრაციები უფრო დაბალი იყო დაბალ ტემპერატურაზე სახეობათა ჯგუფისგან დამოუკიდებლად;
- სიცივის ამტან, ყინვაგამძლე სახეობებში TNC-ს კომპონენტთა უმეტესობის კონცენტრაციები იყო უფრო მაღალი და არ ამყვანებდა დამოკიდე-

ბულებას ზრდის ტემპერატურაზე; სითბოს მოყვარულ მარცვლოვანთა სახეობები არ შეიცავენ ფრუქტანებს, ხოლო სიცივის ამტანი თითქმის ყველა მარცვლოვანი სახეობა მათ შეიცავს;

ტემპერატურის დაქვეითება იწვევს ფრუქტანების შემცველობის შთაბეჭდვად ზრდას.

ამგვარად, TNC და მისი კომპონენტების კონცენტრაციები მარცვლოვნებში (და შესაძლოა მცენარეთა სხვა ჯგუფებშიც) ამჟღავნებენ ფუნქციურ (გარემოსმიერ) და გენოტიპურ (გემკვიდრეობით) ბუნებას და უარყოფითად კორელირებენ ტემპერატურასთან. ციფი სეზონის ჯგუფის (ყინვაგამძლე) მარცვლოვანთა ფოთლებში TNC-ს საშუალო კონცენტრაცია 10/5°C-ზე შეადგენდა TNC-თავისუფალი ფოთლის მშრალი წონის 31%, 25/15°C-ზე ის უდრიდა 10.7% (ცხრ. 12.2). ფრუქტანები მატულობს 1.2%-დან (მაღალ ტემპერატურაზე) 11.5%-მდე ანუ TNC-ს 1/3-მდე (დაბალ ტემპერატურაზე). მიუხედავად იმისა, რომ ფრუქტანები არ წარმოადგენს TNC-ს უნივერსალურ შემადგენელს, მარცვლოვნებში მათი არსებობა TNC-ზე დაბალი ტემპერატურების ზემოქმედების საკმაოდ "უკვანტური ინდიკატორია". ჩატერტონმა და თანაგებორებმა (Chatterton et al., 1989) ააგეს ციფი სეზონის ანუ ყინვაგამძლე სახეობებისათვის TNC-ს სხვადასხვა ფრაქციის შემცველობისა და TNC-ს კონცენტრაციათა დამოკიდებულების



სურ. 12.7 ციფი კლიმატის 116 ბალახოვან სახეობაში ფრუქტანების კონცენტრაცია (%-ში) არასტრუქტურული ნახშირწყლების (TNC) საერთო რაოდენობიდან. მცენარეები იზრდებოდნენ დღე-ღამის 10°C / 5°C ტემპერატურულ რეჟიმში (Chatterton et al., 1989).

12. ნახშირბადის მარაგი

ცხრილი 12.2 არასტრუქტურული ნახშირწყლების საშუალო კონცენტრაციები (%) ცივი კლიმატის 128 მაღალხევან სახეობაში (დედამამერი ტემპერატურის ორი სხვადასხვა რეჟიმი; Clitterton et al., 1989)

TNC-ს კომპონენტები	25/15°C	10/5°C
ფრუქტოზა	1,4	2,4
გლუკოზა	1,8	2,9
საქაროზა	2,5	5,8
სახამებელი	4,1	8,6
ფრუქტანები	1,2	11,5
TNC	10,7	31,2

გრაფიკი, რამაც გამოავლინა შემდეგი კანონზომიერება: მაშინ, როცა თითქმის ყველა სხვა ნაერთი TNC-ს კონცენტრაციის მატებასთან ერთად თითქმის სწორსაზოვნად იზრდება რეგრესიული დაყოვნებით ნულთან ახლოს, ფრუქტანების კონცენტრაციის მაღალსწორსაზოვნადი რეგრესიის შეყოვნებას ჰქონდა ზღვარი TNC-ს 15%-თან, რაც ნიშნავს იმას, რომ ფრუქტანები არის ბოლო ნაერთი, საიდანაც იწყება TNC-ს აღმასვლა (სურ. 12.7). ავტორებმა დაასკვნეს, რომ ცივი კლიმატის პირობებში მარცვლოვნებში ფრუქტანების აკუმულაცია არ წარმოადგენს სახამებლის წარმოქმნის ალტერნატივას, მაგრამ ის დამატებით ნიშნავს ნახშირწყლების გადანაცვლების უნებელ გზას ვაკუოლისკენ, რათა "შესაძლებელი გახდეს გავრძობდეს ფოტოსინთეზი დაბალ ტემპერატურებზე, როდესაც სხვა მარაგები უკვე ცარიელია". დაბალი ტემპერატურების მიმართ ფრუქტანების მკაფიოდ გამოხატული საპასუხო რეაქცია კარგად ცნობილი ფენომენია (Farrar, 1988), მაგრამ მათი მნიშვნელობა მაღალმთის მცენარებისათვის ნათელი არ არის. ალბებში 2500 მ სიმაღლეზე *Poa alpina*-ს ფოთლებში ფრუქტანები შეადგენენ TNC-ს მარაგის (30%) მხოლოდ 4%-ს, ხოლო *Asteraceae*-ს სახეობა *Leontodon helveticus*-ში მიეღი მარაგის ნახევარზე ნაკლებს (Schäppi, Körner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები).

რადგან ნახშირბადის მობილური ფრაქციები, სხვა მარცენებლებთან ერთად, განსაზღვრავენ დიდ სიმაღლეზე საქონლის საკვების დეჰედაციის ზარისხს, აგრონომებმა ანადენჯერზე უნდა გაიზიარონ საკვების ნიმუშების არაალიზი. ცხრ. 12.3-ში მოყვანილია ალბებში აღებული 8 სათიბი მდელოს ნიმუშების მონაცემები. სათიბებში შეტანილი იყო მცირე რაოდენობით ორგანული სასუქი, ან საერთოდ არ იყო განოჭიერებული. ყველა კომპონენტი წარმოდგენილი იყო ისეთივე ან ნაკლებ-

ცხრილი 12.3 ნახშირბადის მობილური ნაერთებისა და საქონლის საკვების ზარისხის განსაზღვრელი ზოგიერთი სხვა ნივთიერების შემცველობა ნახევრადუბუნარეი და ბუნებრივი საძოვრების მცენარეთა 8 თანასაზოგადოებაში (1100-2500 მ; ვერბოს ალბე). მერქიანი მცენარეები, მათ შორის, ქონდა ბუქსები არ გამოკვლეულა. ანალიზები ტარდებოდა სტანდარტული აგრონომული სეიფებით. ბიომასის ნიმუშების უბეტესი ნაწილი, მოჭრილი ნიღავის ზედაპირიდან 2-3 სმ სიმაღლეზე, ასახავს სახეობრივ შემადგენლობაში სიმაღლისეულ განსხვავებებს (ყველა მარცენებელი მოცემულია %-ში; ნიმუშები აღებულია იენისის ბოლოსა და შუა სექტემბერს შორის - მაღალხევანის ხიმფიის პერიოდში) (Spatz et al., 1989).

ნაერთის ტიპი	1100 მ	2300-2500 მ
მონო- და დისაქარიდები	5,0-10,0	2,1-7,3
სახამებელი	0,3-0,9	0,3-1,2
ფრუქტანები	0,7-3,4	0,3-2,8
ნედლი ცილა	8,8-18,0	6,7-12,7
ლიგნინი	2,0-6,0	3,2-8,1

დუხევი რაოდენობით. შედეგები ასახავს მცენარეული საფარის შემადგენლობის შეცვლას და არ უკავშირდება შესაძარბელი სახეობების განსაზღვრული ორგანოების ფიზიოლოგიურ ცვლილებებს.

მცენარეთა ნახშირბადის ბალანსზე მოქმედა ექსპერიმენტულმა მანიპულაციებმა შეიძლება ნათელი მოქონონ მაღალმთაში TNC-ს მაღალი კონცენტრაციების მიზეზებს. სამი წლის განმავლობაში ალბურ საძოვარზე ძალიან მცირე დოზით შექონდათ სასუქი, რომელმაც გააორმაგა სეზონური ბიომასის აკუმულაცია, თუმცა TNC-ს კონცენტრაციაზე ამან სრულიად არ იმოქმედა (Schäppi, Körner, 1997). *Oxytropis*-ში ძალიან ნაყოფიერმა ტესტ-პირობებმა შეამცირა TNC, როგორც სტრუქტურული ზრდის შედეგი (Wyka, 2000). გარდა ამისა, როდესაც მცენარეებს ათავსებდნენ CO₂-ის გაორმაგებული კონცენტრაციის პირობებში ამ სამი წლის განმავლობაში, TNC-ს კონცენტრაციები გაიზარდა სახეობათა უმრავლესობაში დამოუკიდებლად იმისა, იყვნენ თუ არა ისინი დამუშავებული სასუქით, მაგრამ აბსოლუტურად არ შეიზარდა CO₂-ის გაღვენა ზრდაზე (იხ. სურ. 17.6).

საბოლოოდ, ყველა ეს დაკვირება საფუძველს ვეამდევს ვივარაუდოთ, რომ TNC-ს მაღალი კონცენტრაციები ალბურ სიმაღლეებზე არ არის დაკავშირებული ბიომასის პროდუქციასთან, ან კვების პირობებთან, მაგრამ უკავშირდება დაბალ ტემპერატურებს. ფაქტია, რომ CO₂-ის გაზრდით ფოტოსინთეზის სტიმულაცია კიდევ უფრო ზრდის ფოთლის TNC-ს, მაგრამ არ მოქმედებს

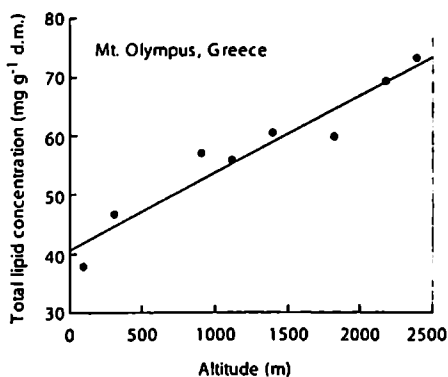
მცენარის ზრდაზე, რაც გვაფიქრებინებს, რომ აქ უნდა იყოს რაღაც პრობლემა, დაკავშირებული ნახშირბადის გაბნევასთან.

ასიმილაციის ტრანსპორტი მოიცავს ფლოემის ჩატვირთვის კრიტიკულ საფეხურებს (ტეპებს), რომლებიც მგრძობიარეა ტემპერატურის მიმართ. გამაღვიმ და თანაეტორებმა (Gamalei et al., 1994) აჩვენეს, რომ ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, რომელიც მონაწილეობს პლანტოდეისმურ (ე.ი. სიმპლასტურ) ტრანსპორტში, სითბოსმოყვარულ სახეობებში 10°C-ზე დაბალ ტემპერატურაზე კოლაფსს განიცდის და, როგორც შედეგი, ასეთი სახეობების მეზოფილში გროვდება სახამებელი. ყინვაგამძლე სახეობებში ფლოემის სიმპლასტური გზით ჩატვირთვის გაბნელებისას ერთეულ შემოვლით გზა, რომელიც ბევრად უფრო ნაკლებ მგრძობიარეა ტემპერატურის მიმართ და შედარებით უფრო საიმედოა (Van Bel, Gamalei, 1992) და, რომელიც, სხვაგვარად ერთნაირ პირობებში, ნაკლები TNC-ს დაგროვებას განაპირობებს (Körner et al., 1995). აქედან გამომდინარე, CO₂-ით გამოდიდებაზე ზრდის საპასუხო რეაქციის არარსებობის და მაღალმთის მცენარეების ქსოვილებში TNC-ს მაღალი დონის უფრო მისაღებ ანსნას, ალბათ, სტრუქტურული ზრდის სიჩქარეების ლიმიტირება და არა ტრანსპორტის პრობლემა წარმოადგენს.

დაბოლოს, ცალკეულ ბალახოვან და არაბალახოვან სახეობებზე ჩატარებული მრავალრიცხოვანი ექსპერიმენტული სამუშაოს შედეგები მოწმობს იმ მოსაზრების მართებულობას, რომ დაბალი ტემპერატურები ზრდის TNC-ის შემცველობას. სხვადასხვა ავტორები ასაბუთებენ იმ ფენომენს, რომ ზრდა უფრო მგრძობიარეა დაბალი ტემპერატურების მიმართ, ვიდრე ფოტოსინთეზი (Neales, Incoll, 1968; Farrar, 1988; Baxter et al., 1995). ამ მოსაზრების განხილვას განეგრძობთ მე-13 თავში.

ლიპიდებისა და ენერჯის შემცველობა

ნახშირბადის დაგროვების თვალსაზრისით მისი არასტრუქტურული (არასამშენებლო) ნაერთების მეორე ვაჟებს წარმოადგენენ ლიპიდები, რომელთა ფარდობითი შემცველობა სიმალლის მატებასთან ერთად იზრდება. ლიპიდების კონცენტრაციის შესწავლამ სიმალის გრადიენტის მიხედვით ოლიმპოს მთის ძირიდან (საბერძენეთი; ხმელთაშუა ზღვის დონე) მის მწვერვალამდე (2500 მ) ცხადყო მათი გაორმაგება, თუმცა ამ ცვლილებების ნაწილი შეიძლება აისხნას სიმალის მატებასთან ერთად ლიპიდებით გაღარიბებული ღეროს



ხურ. 12.8 ლიპიდების საერთო კონცენტრაცია მიწისზედა ბალახოვან ბიომასაში ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლეზე (ოლიმპოს მთა, საბერძენეთი) (Pantis et al., 1987).

ქსოვილთა წილის შემცირებით. ეს ტენდენცია სხვადასხვა ავტორთა მიერ ზომიერი და ხმელთაშუა ზღვის მაღალმთიანეთში ჩატარებულ დაკვირვებათა შედეგებს, ძირითადად, ემთხვევა (Headley, Bliss, 1964; ნიუ-კემპშირი; Hadley, Rosen, 1974; ახალი ზელანდია; Tschager et al., 1982; ალპები; Höner, Breckle, 1986; საბერძენეთი) — ლიპიდების კონცენტრაციები მაღალმთის მცენარეებში ძალიან მაღალია. ვინაიდან ლიპიდების ენერჯიშემცველობა მცენარის ყველა ნაერთს შორის ყველაზე მაღალია, გასაკვირი არ არის, რომ მათ საერთო რაოდენობასა და ფოთლის ენერჯიშემცველობას შორის საზომიერი კორელაცია აღმოჩნდა (Tschager et al., 1982; Pantis et al., 1987). მაღალმთის მცენარეთა ფოთლებში ლიპიდების კონცენტრაციამ შეიძლება მშრალი წონის 10%-ს მიადგინოს; ენერჯის შემცველობამ კი მშრალი წონის 20კჯ⁻¹-ს გადაჭარბოს. მაღალმთის მცენარეთა ფოთლების ულტრასტრუქტურაში ნანახია ლიპიდების ძალიან მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობის ნიშნები (Lütz, 1987). შესაბამისად, განვიხილავთ დამოუკიდებლად, სიმალის მატებასთან ერთად მცენარის ქსოვილებში ენერჯის შემცველობა იზრდება (Baruch, 1982; Pipp, Larcher, 1987). მიწისქვეშა ორგანოებში ლიპიდებისა და ენერჯის შემცველობა ნაკლებია, მაგრამ მათი უფრო დიდი საერთო ბიომასის გამო ლიპიდების საერთო მარაგის ნახევარი სწორედ მიწისქვეშაა. ლიპიდების საშუალო სეზონური შემცველობა მაღალმთის *Ericaceae*-ს წარმოადგენლთა

ცხრილი 12.4 ზაფხულში ლიპიდების საშუალო კონცენტრაცია (% მშრალი წონიდან) მალაღმთის რიცეაეუ-ს წარმომადგენლებში.

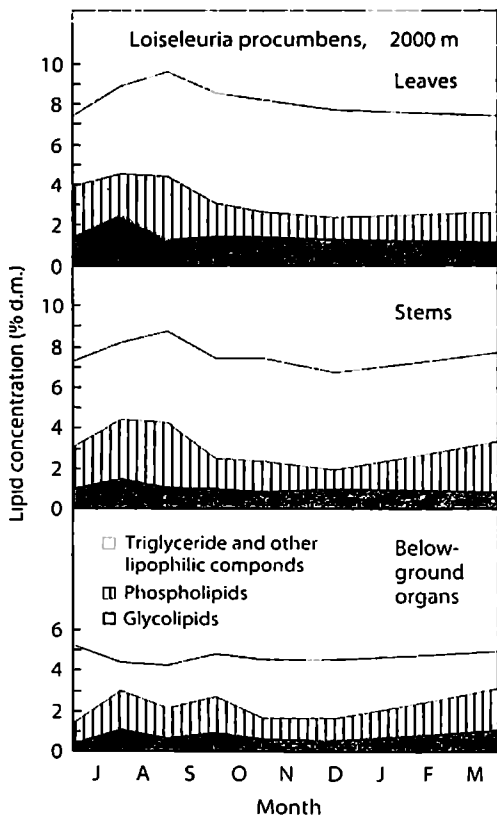
სახეობა	ფოთლები	ღეროები
მარადმწვანე ბუჩქები		
<i>Calluna vulgaris</i>	3,8	3,7 2,3
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	7,3	4,2 4,8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6,0	2,6 1,9
<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	8,1	4,5 3,1
<i>Loiseleuria procumbens</i>	9,0	8,0 4,8
ფოთლომცვენი ბუჩქები		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4,9	1,5 1,2
<i>Vaccinium gautherioides</i>	5,5	2,7 2,0

A - მიწისზედა ღეროები; B - მიწისქვეშა ღეროები

ფოთლებში მშრალი წონის 5-8%-ს შეადგენს (ცხრ. 12.4).

არაერთხელ იყო აღნიშნული, რომ ზრდასრულ მალაღმთის მცენარეთა ქსოვილებში ლიპიდების კონცენტრაციები შედარებით მცირე სეზონურ ცვლილებებს განიცდის (სურ. 12.9). ჰედლიმ და ბლისმა (Headley, Bliss, 1964) აღნიშნეს სრულიად უმნიშვნელო სეზონური ცვლილებები. მაგრამ, ამავე დროს, დააფიქსირეს ძალიან მნიშვნელოვანი რამ – ლიპიდები უფრო მეტად აკუმულირდება ხნიერ ფოთლებში. იგივეს აღნიშნავენ სხვა მკვლევარებიც და მიუთითებენ, რომ ზრდასრულ ქსოვილებში ენერჯის შემცველობის დროითი და სიერციით ცვლილებები უმნიშვნელოა (Headley, Bliss, 1964; Bliss, 1966; Brzoska, 1973; ნახ. 12.10). თუ მალაღმთის ბალახოვან მცენარეებში ენერჯის შემცველობის შეფასებისას მუდგელოებაში მიიღება სეზონის ადრეული დასაწყისისა და დაბთავების ბოლო მონაცემები, ენერჯის სეზონური შემცირება უკვე შესაძინევი ხდება (Grabherr et al., 1980). ეს შეიძლება შედეგი იყოს ენერჯის "განზავებისა" ჯერ ცელულოზის დაგროვების გამო (ფოთლების "მომწიფება"), შემდეგ კი ფოთლის ცილების და/ან ლიპიდების აღდგენისა დაბერების პროცესში.

Loiseurea-ში ლიპიდური ფრაქციის 2/3 წარმოადგენილი იყო ორი და სამი ორმაგი ბმის მქონე უჯვრი ცხიმოვანი მჟავებით და მხოლოდ 1/3 – ნაჯვრიით. სხვადასხვა ორგანოში ეს თანაფარდობა მცირედ ვარირებს. ნიადაგის ფართის ერთეულზე ლიპიდების საერთო რაოდენობა საკმაოდ მნიშვნელოვანია: 2.4 ტკა⁻¹ ბიომასაში და 1.3 ტკა⁻¹ საფენის შრეში (დეტრიტში),

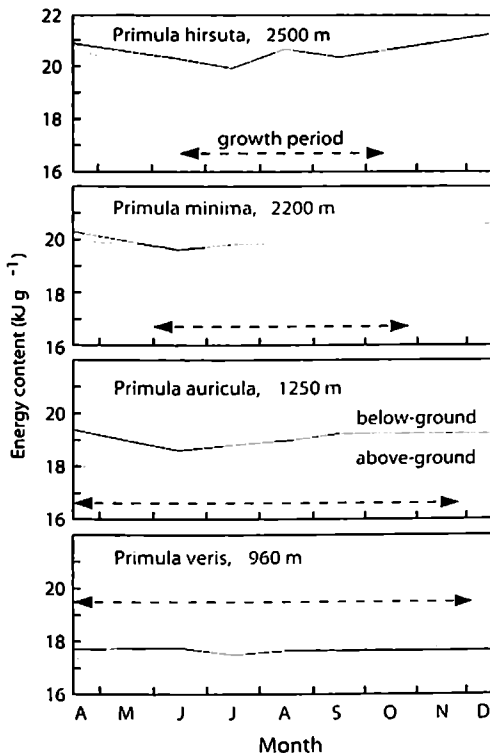


სურ. 12.9 ლიპიდების საერთო კონცენტრაციის სეზონური დინამიკა *Loiseleuria procumbens*-ში (2000 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია) (Tschager et al., 1982).

ე.ი. სულ დაახლოებით 4 ტკა⁻¹. დაანგარიშებულია ლიპიდების წლიური წრებრუნვა. ის 1 ტკა⁻¹-ს ტოლია (Tschager et al., 1982).

მაშასადამე, მალაღმთის მცენარეებში ლიპიდებისთვის იკვეთება არასტრუქტურული ნახშირწყლებისათვის დამახასიათებელი სურათი: მაღალი კონცენტრაციები, დიდი მარაგი (ნიადაგის ფართის ერთეულზე) და კონცენტრაციათა შედარებით მცირე სეზონური ცვალებადობა. უნებურად ჩნდება სურვილი დავასკვნათ, რომ ეს მაღალენერგული ნაერთები მნიშვნელოვან რეზერვებს

ფოთლევისა და ფანჯვის ნახშირბადის მნიშვნელობა



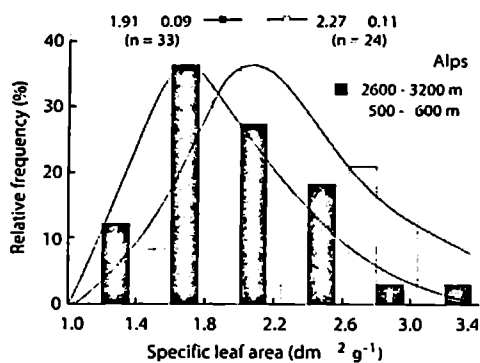
სურ. 12.10 ტროლის ალტეში *Primula*-ს სხვადასხვა სახეობის ფოთლომი ენერჯის შემცველობის სიმალისეული და სეზონური ცვლილებები (Zachlhuber, Larcher, 1978).

წარმოადგენენ. მაგრამ რატომ აკუმულირდება ეს "რეზერვები" ხშირ მარადმწვანე ფოთლებში? რატომ არიან ისინი მიტოვებულნი ჩამოცვენილ ფოთლებთან ერთად და გროვდებიან დეტრიტში (როგორც ეს ჩანს Tschager et al., 1982 მიმოხილვადან), თუ ისინი ასე ძვირფასია? ეს აუტორები გამოიკვამენ მოსაზრებას, რომ ლიპიდების დავროვება შეიძლება გამოიწვიოს ზრდის ლიბიტორება მინერალური კვების შეფერხების გზით და გვირგვინ გავეცნოთ საშუალებას წყალმცენარეებზე, სადაც აღინიშნა ლიპიდების აკუმულირება მინერალური კვების შეზღუდვის ფონზე, რაც ნახშირბადის ზემარავის მაჩვენებელია. დეტრიტში ლიპიდების დიდი რაოდენობა შეიძლება შეეფასოდ როგორც ამ მაღალმთის მცენარეების მიერ ნახშირბადის შენარეთების უყიარათო განკარგვა.

მცენარეში ნახშირბადის რესურსის თვალსაზრისით მნიშვნელოვანია, თუ რამდენი ნახშირბადის ინვესტირება ხდება ფოტოსინთეზიდან ფოთლის ფარის ერთეულზე, ან წერილი ფესვის სიგრძის ერთეულზე. მკენარეთა ზრდის ანალიზმა აჩვენა, რომ ფოთლის ფარის შეფარდება მისსავე მასასთან (ფოთლის სპეციფიკური ფართი - SLA) და ფესვის სიგრძის შეფარდება მისსავე მასასთან (ფესვის სპეციფიკური სიგრძე - SRL) არის ორი გასაღები, ან ორი კოდი, რომლებიც მართავენ ფარობითი ზრდის სინქრეს. წელა მზარდი სახეობები, როგორც წესი, გვხვდება მწირ რესურსთან დაბალი SLA-ით და ხასიათდებიან დაბალი SLA-ით და SRL-ით (Ryser 1996; Atkin et al., 1996a). შემდეგში ნახშირბადის ინვესტიცია განიხილება მცენარის მშრალი ნივთიერების კუთხით, თუმცა ის მიახლოებით შეიძლება გადაყენილ იქნეს ნახშირბადში, 0.45 კოეფიციენტზე გამრავლებით.

ერთი პროფიტიკის ფარგლებში (ნაირბალახები, მარცკოლენები, ისლები, ფოთლომცენი ან მარადმწვანე ბუჩქები და ა.შ.) მაღალმთის მცენარეები, ჩვეულებრივ, მშრალი მასის ერთეულზე წარმოქმნიან ფოთლის ნაკლებ ფართს. აქედან გამოდინარე, მათი SLA, შედარებით დაბლობის მცენარეთა მონაცემებთან, უფრო დაბალია. ეს ტენდენცია დაფიქსირებულია კონტრასტული სიმაღლეების მიმართ შევსებულ სახეობათა გვერდებისა და ცალკეული სახეობებისათვის, როგორც ზომიერ, ასევე ტროპიკულ ზონაში (Baruch, 1979; Woodward, 1983; Körner et al., 1983, 1986, 1989a; Pyankov et al., 1999). მაგალითად, ალტეში 600 მ-დან 3000 მ სიმაღლემდე SLA ეტემა 2.3-დან 1.9 დმ²გ⁻¹მდე, ე.ი. 15%-ით (სურ. 12.11). განსხვავება უფრო დიდია (30%), როდესაც გა ნიხილება ერთი გეარის სახეობები. თუმცა, ზომიერ განხილვის საგანი ხდება ის, რომ მაღალ სიმაღლეებზე გავრცელებულ ორლებნიან სახეობათა უმრავლესობას მჯდომარე, ან ძალიან მოკლეუწვანი ფოთლები აქვთ. საშუალოდ, საერთო მასაში მათი წილი მხოლოდ 6%-ია, ნორმალური სიგრძის ეუნწიან ფოთლებისა კი 15%. მაშასადამე, ფოთლის ფარისის ერთეულზე ინვესტირებული მასის 15% ზოდის ეუნწების სტრუქტურებზე (Kürner et al., 1989a).

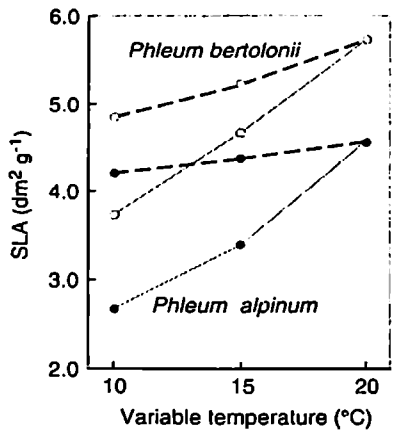
დიდ სიმაღლეებზე SLA-ის დაქვეითება აიხსნება ფოთლების შთამბეჭდავი სისქითა და უჯრედების კვლების გასქელებით, რასაც, ძირითადად, ადგილი აქვს ეპიდერმისის ქსოვილში (Kürner, Diemer, 1987; Kürner et al., 1989a; სურ. 11.3). ცდებმა, როდესაც მცენარეებს



სურ. 12.11 ბალახთან მცენარეთა ფოთლის საცეფიკური ფართი მცირე (500-600 მ) და დიდ (2600-3200 მ) სიმაღლეებზე ვერპის ალპებში (Körner et al., 1989a; Diemer et al., 1992).

ზრდიდან კონტრასტული ტემპერატურის პირობებში, ანუ ენეს, რომ ეს სტრუქტურული ნიშნები ნაწილობრივ გენოტიპურია და ნაწილობრივ – ფენოტიპური. მარცხლოვანებისათვის დამაჯერებელი ფაქტები მოკაყეთ ეულდვარდს (Woodward, 1979a,b) და ატკინსა და თანაშრომლებს (Atkin et al., 1996). ზრდის კამერებში ჩატარებულ მათ ცდებში მაღალმთის სახეობებს ყოველთვის ჰქონდათ უფრო დაბალი SLA. ვიდრე დაბლობის სახეობებს. დამოუკიდებლად მათი ზრდის პერიოდის ტემპერატურისა, მაგრამ ეულდვარდის გამოკვლევის თანახმად, ზრდის პერიოდის ტემპერატურის გავლენა მცენარის წარმოშობის (მთა, დაბლობი) გავლენასთან შედარებით, ორჯერ მეტი იყო (სურ. 12.12).

ამ საკითხთან დაკავშირებით ორლებნიანებისთვის დამაჯერებელი მტკიცებულებები არ არსებობს (Körner et al., 1989a). 8°C-ზე და 18°C-ზე მოზარდი ცხრა სახეობიდან ხუთში დაბალ ტემპერატურაზე SLA შემცირდა (შნიშენლოვანად – მხოლოდ ერთში), ორში დარჩა უცვლელი, ხოლო დანარჩენში გაიზარდა (შესაძლებელია ფოთლების სიმწიფის სტატუსი ერთნაირი არ იყო). მაღალმთა/დაბლობი ტრანსპლანტურ ცდებში (მაღალმთის წარმოშობის მცენარეთა გადატანა დაბლობში და – პირიქით) ოთხი სახეობიდან ორში SLA შემცირდა, ორში – გაიზარდა. შესაძლებელია, ეს ასახავს განსხვავებულ მგრძობილობას ზრდის მშრალი პირობების მიმართ დაბლობში. დაბლობში მაღალმთის სახეობათა ზრდის ერთადერთი მყარი და ძალიან შნიშენლოვანი



სურ. 12.12 ფოთლის საცეფიკური ფართის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე მაღალმთისა და დაბლობის მარცხლოვან მცენარეებში (*Phleum alpinum* და *Phleum bertolonii*). უწყვეტი ხაზით აღნიშნულია მცენარეები, რომელთა მიწისქვეშა და მიწისზედა ორგანიზმი ერთნაირ ტემპერატურულ პირობებში იყო; წვეტილი ხაზით – მცენარეები, რომელთა მხოლოდ მიწისქვეშა ორგანიზმის (ფესვის წვერის ჩათვლით) ტემპერატურა იცვლებოდა. ხოლო მიწისზედა ტემპერატურას 20°C-ზე ინარჩუნებდნენ (Woodward, 1979b).

შედგევი იყო ეპიდემიის უჯრედების გარე კვლის სისქის შემცირება 45%-დან 15%-მდე. *Ranunculus sp.*, *Geum sp.* და სხვა ორლებნიანებზე ჩატარებულმა კონტინენტოშორისმა ტრანსპლანტურმა ცდებმა დაადასტურა SLA-ს აშკარად გამოხატული ფენოტიპური და სუსტად გამოხატული გენოტიპური ბუნება (Prock, Körner, 1996). ზომიერი სარტყლის მაღალმთის სახეობების უფრო ცივ არქტო-ალპურ კლიმატში გადატანისას SLA მცირდება, მაშინ, როდესაც არქტო-ალპური სახეობების ზომიერ მაღალმთის კლიმატში გადატანისას ეს მაჩვენებელი მცირედ იზრდება. მსგავსი ტენდენცია შემწნეული იქნა დაბლობში მცენარეთა ტრანსპლანტაციისას სხვადასხვა განედზე. შემეცარიანში *Alchemilla alpina*-ზე ჩატარებულმა მსგავსმა ცდებმა დაადასტურეს SLA-ს ფენოტიპური საპასუხო რეაქციის უპირატესობა გენოტიპურთან შედარებით (Morecroft, Woodward, 1996).

SLA-ს სიმაღლისეული განსხვავებების გლობალურ-მა შედარებამ ცხადყო, რომ ტენდენცია ერთნაირია ნაირბალახებში, ბუჩქებსა და ხეებში; და სიმაღლის გრა-

დენტის მიხედვით არქტიკაში, ზომიერ და ტროპიკულ ზონებში. ეს ტენდენცია შედარებით ძლიერი ჩანს მაშინაც, როდესაც საქმე ეხება შვის რადიაციასა და ტერინობას. მაგალითად, სკლეროფილურ (უხეშფოთლოან) სახეობებში აღინიშნება SLA-ს მნიშვნელოვანი სიმაღლისეული შემცირება როგორც ახალ ზელანდიაში (Körner et al., 1986). ისე ახალ გვინეაში (Körner et al., 1983), მიუხედავად იმისა, რომ ახალ გვინეაში ამ გრადიენტში ჩართულია რადიაციის სიმაღლისეული დაქვეითება (გამორევეული ძლიერი ნისლიანობით) დაბლობში მისი მნიშვნელობის 1/3-მდე შემცირებით; ახალ ზელანდიაში კი რადიაცია სიმაღლესთან ერთად არ იცვლება. მაშასადამე, სიმაღლესთან ერთად SLA-ს ცვლილებების საერთო მამობრავებელი, როგორც ეტყობა, ტემპერატურის დაქვეითება უნდა იყოს.

მაგრამ ტემპერატურის გარდა, აქ ჩანს აგრეთვე, სეზონის ხანგრძლივობის გავლენა. SLA მატულობს ტროპიკულ-ალპორიდან არქტო-ალპური სარტყლისკენ (იხ. მე-10 თავი). რაც შეეხება ზომიერი სარტყლის მცენარეებს, SLA უფრო მაღალია იმ ადგილებში, სადაც თოვლი დნება გვიან (ტიპური თოვლისპირა სახეობები), ვიდრე მცენარეებში თოვლის ადრეული დნობის ადგილებიდან (Kudo, 1996). ამ ავტორმა აჩვენა, რომ თოვლის დნობის გრადიენტის მიუღ "გაყოფასზე" SLA უარყოფით კორელაციაშია ფოთლის სიციცხლის ხანგრძლივობასთან: ფოთლის ხანმოკლე სიცოცხლე – SLA-ს მაღალი მაჩვენებელი (ნაგლები ნახშირბადის ჩართვა ფოთლის ფართის ერთეულზე; იხ. აგრეთვე, მე-5 თავი).

დაბალ ტემპერატურაზე SLA-ს შემცირების შესაძლო მექანიზმების კვლევისას ულვარდი (Woodward, 1979b) ამუშავებდა მარცვლოვნებს (ქოთნის მცენარეებს) ან ერთნაირი ტემპერატურით 10°C-სა და 20°C შორის, ან მიწისზედა ტემპერატურას ინარჩუნებდა 20°C-ზე, მიწისქვეშა (ფესვის აქემის ჩათვლით) ტემპერატურა კი 10-სა და 20°C-ს შორის მერყობდა. სურ. 12.12-ზე მოყვანილი შედეგები მიუთითებს იმაზე, რომ SLA-ს კონტროლზე დომინირებს მიწისზედა ტემპერატურები. ამ ექსპერიმენტში აღინიშნა აგრეთვე, ფოთლის სისქის მატება დაბალი ტემპერატურის გავლენით, რაც უკერძოების უფრო დიდ ზომებთან იყო დაკავშირებული. აღმოსავლეთი (უფრო ცივი და მშრალი) ჰაბიტატისთვის აჩვენეს, რომ მეზოფილის ეს ნიშნები დამოკიდებულია ფოთლის ტიპზე; დორსოვენტრალურ ფოთლებში (რაც სახეობათა უმეტესობისთვისაა დამახასიათებელი) შედარებით ნაკლები რაოდენობით, მაგრამ უფრო დიდი ზომის უკერძოებია; იზოლატურალურ ფოთლებს კი აქვთ უფრო მეტი, მაგრამ პატარა უკერძოები (Pyankov et al., 1999). მაშასადამე, სიმაღლის მიხედვით განსხვავებული მცენარეთა ჯგუფების შედა-

რებისას აუცილებლად მხედველობაში მისაღება ფოთლის ტიპი. სინამდვილეში, რა იწვევს უკერძის კედლის გასქელებას დაბალ ტემპერატურაზე, ჯერ უცნობია (იხ. მე-13 თავი). ნახშირბადის ასიმილაციის გადაჭარბებული რაოდენობა შეიძლება იყოს ამის ერთ-ერთი ახსნა.

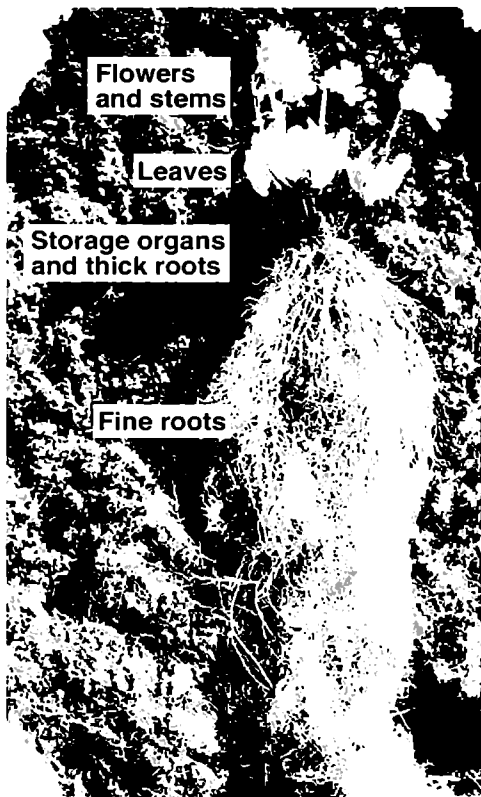
თუ მაღალმთის მცენარეთა ფოთლები სინათლის შთანთქმელი ფართის ერთეულზე მისული ნახშირბადის თვალსაზრისით უფრო "ეკონომიკა", მაშინ მაღალმთის მცენარეთა ფესვები ამ მხრივ, ე.ი. ნიადაგში მათი განფენილობის სიგრძეზე განაგარიშებით უფრო "ლარიზობა". თუ სინათლის დამჭერი სტრუქტურისათვის ფოთლის ბრტყელი ზედაპირი საუკეთესოდ შეიძლება მიიჩნინოთ, მაშინ ფესვის მრავალმხრივი დანაშნულების გათვალისწინებით ეს უფრო რთულია. თუ გაითვალისწინებთ, რომ სქელი, სწორი ფესვები უმეტესად სატრანსპორტო, საყრდენი და სამარგო ორგანოებია, ახალგაზრდა წვრილი ფესვები კი წყლისა და საკვები ნივთიერებების შთანთქმის ძირითადი სტრუქტურები, მაშინ სიგრძე და განფენილობა შეუასებულ უნდა იქნეს როგორც უკეთესი "სამარჯავი", ვიდრე ზედაპირი. ფესვების სიგრძეც სუბსტრატის გამოყენების ხარისხის შეფასებისათვის უფრო შესაფერისი მახასიათებელია.

ალპებში მაღალმთის ნარბალახები ფესვების 1 გ მშრალ ნივთიერებაზე საშუალოდ 62 მ წვრილ ფესვებს წარმოქმნიან (SRL ანუ ფესვების საცხოვრეო სიგრძე), ხოლო მეორე სიმაღლეების ნარბალახები – 41 მ-ს 1 გ-ზე. მაღალმთის ნარბალახების ფესვების უდიდესი ნაწილის სიგანე 2-3 მმ-ია, დაბლობის მცენარეებისა კი 0.3-0.4 მმ (Körner, Renhardt, 1987). არქტიკული ტუნდრის მარცვლოვნები SRL უდრიდა 9-40 მ გ-1 (Billings et al., 1978). ბლისი (Bliss, 1956) აღნიშნავს, რომ მაღალმთის მცენარეები წარმოქმნიან უფრო წვრილ და ღრმა ფესვებს, ვიდრე არქტიკული მცენარეები. ვიზუალური შთაბეჭდილებით, მაღალმთის მცენარეთა SRL-ი ძალიან მაღალი უნდა იყოს.

ასეთი სიმაღლისეული განსხვავების გამოწვევი მიზეზები ჯერ-ჯერობით საკამათოა. დიდ სიმაღლეზე ნახშირბადის უფრო ეფექტური ჩართვა ნიადაგში, შეიძლება მიკორიზის შემცირებით იყოს განპირობებული (იხ. მე-10 თავი). შეიძლება, მაღალმთის მცენარეებისათვის ნახშირბადის "შებენის" პირდაპირი ხერხი უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე დაბლობის მცენარეებისათვის. დადგენილია, რომ ბალახუნებზე უვითარდობათ უფრო წვრილი ფესვები (შესაბამისად, უფრო მაღალი SRL), როდესაც ისინი საკვები ნივთიერებებით ღარიბ სუბსტრატზე იზრდებიან (Ryser, Lambers, 1995). მეორე მიზეზი შეიძლება იყოს თოვლის დნობისას ხსნადი საკვები ნივთიერებების მარაგის ცვალებადობა – ასეთ პირობებში არ-

სებული მარაგის ეფექტური გამოყენება ფესვთა დიდ სიხშირეს მოითხოვს. მესამე მიზეზი, შესაძლებელია, იყოს ადაპტაცია დაბალი ტემპერატურების მიმართ, რომელიც ანულებს ხსნარების დიფუზიას და ამცირებს მის სიბლანტეს და, ამდენად, საჭიროებს ფესვების მიერ სუბსტრატის უფრო მჭიდრო, უფრო ხშირ დაქვლევას. უცნობია, ფესვების ეს მახასიათებელი გენოტიპურია, თუ ფენოტიპურია.

მაღალმთის მცენარეებში SLA-ს შემცირებისა და SRL-ის გაზრდის ინტერპრეტაციის მნიშვნელოვან ასპექტს სახეობათაშორისი ცვალებადობა წარმოადგენს ალპებისათვის ზეომოლოგიანილი მონაცემები არის 20 ან მეტი სახეობისათვის მიღებული საშუალო სიდიდეები, რომლებიც ძალიან ფართო უბანს მოიცავს (1 და 3 დმ²გ⁻¹ SLA-სთვის). არ უნდა დაივიწყოთ, რომ მაღალმთის და დაბლობის სახეობათა იმ წყვილებში, რომლებმაც გამოამჟღავნეს თანასაზოგადოების საშუალო მნიშვნელობათა საწინააღმდეგო ტენდენციები. ერთი გვიარის ფარგლებშიც კი შეიძლება ბევრი შემთხვევითობა ასვენონ. მაგალითად, *Ranunculus sp.*-ს დაბალი სიმაღლეების ევზემპლარებში ეს მარცნობელი მერყეობს 1.53-სა და 3.10-ს შორის, ხოლო დიდ სიმაღლეებზე – 1.55 დმ²გ⁻¹-ია. მაშინ, როდესაც დაბალ სიმაღლეებზე *Geum rivale*-ს და *Geum urbanum*-ის SLA იყო 1.90 და 2.15, მათ მაღალმთის წყვილებში – *Geum reptans*-ში და *Geum montanum*-ში – შესაბამისად, 1.42 და 1.43. SLR-ის დიდი სახეობათაშორისი განსხვავებები ორ, ან მცირე რაოდენობის სახეობებს შორის შედარებას საეჭვოს ხდის. ის ფაქტი, რომ დიდ სიმაღლეებზე გვერდიგვერდ მზარდი სახეობების ფოთლები და ფესვები სპეციფიკური ხარჯვის ძალიან განსხვავებულ სიდიდეებს ასვენებს. მოითხოვს ფუნქციონალური ინტერპრეტირებისას დიდ სიფრთხილეს. *Ranunculus glacialis*-ის წერილი ფესვების დიამეტრი 1 მმ-ზე მეტია, მისი SLA კი 1.55-ია; მისი მესობლის *Cerastium uniflorum*-ის ფესვების დიამეტრი 0.2 მმ-ზე ნაკლებია, SLA კი 3.32-ის ტოლია. როგორც ბიომასის პროდუქტის, ასევე ტიროლის ალკაპში 3150 მ-ზე გამშლეობის თვალსაზრისით ორივე სახეობა ერთნაირ შთაბეჭდილებას ახდენს. აუცილებელია მარცვლოვნებასა და ისლებში SLA-სა და SLR-ის სისტემური კვლევა.



სურ. 12.13 ამრალი ნივთიერების ფრაქციონირება მაღალმთის მცენარეთა ცვალებებში და ღეროებში. საციკლოურ სამრავო ორგანოებში, სქელ და წერილ ფესვებში შეიძლება გავლენას ახდენდეს მთელი მცენარის ნახშირბადის ნაშტზე. სურათზე გამოსახულია ტიროლის ალკაპში (ოცსტალი, აესტრია) 3000 მ სიმაღლეზე ნადავგიან ამოღებული *Primula glutinosa*.

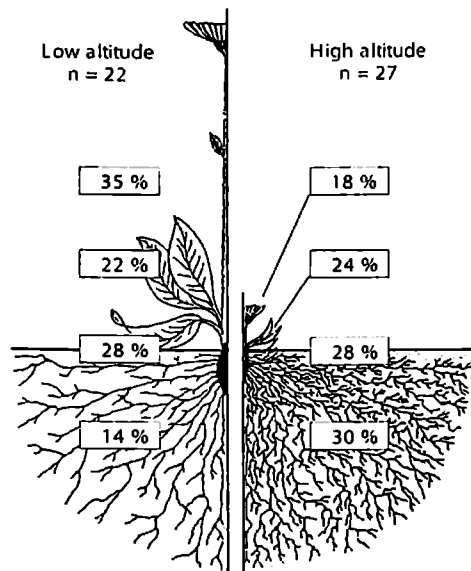
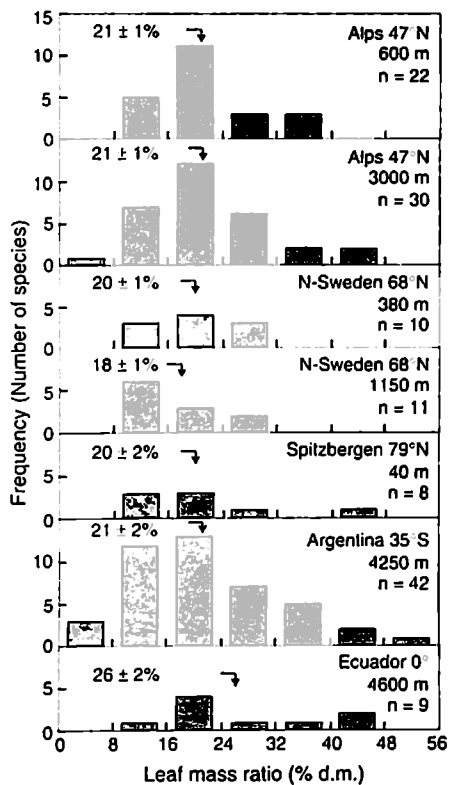
ნახშირბადის განაწილება მთელ მცენარეში

რა ოდენობის მასალას ინვესტირებენ მაღალმთის მცენარეები თავის აუტოტროფულ და ჰეტოტროტროფულ ნაწილებში? პირველადი პროდუქტები და ის ნივთიერე-

ბები, რომლებიც შემდგომი გარდაქმნის შედეგად მათგან მიიღება, ტრანსპორტი, მოხმარება, ინვესტირება ან მარაგის სახით დაგროვება – ყველაფერი ეს განსაზღვრავს ბიოჯეტს, რომელიც მცენარის შემთხვევაში გამოიხატება მის ზრდაში. მცენარის მთავარი შემადგენელი ნაწილებია (რომელთა შესახებაც ქვემოთ იქნება საუბარი): ფოთლები, ღეროები, სპეციალური სამარა-

გო ორგანოები და ფესვები (სურ. 12.13). მცენარეთა ჯგუფებიდან განვიხილოთ მხოლოდ ნაირბალახებს, რადგან მთლიანი მცენარე ამ კუთხით შესწავლილია მხოლოდ ამ ჯგუფში. თუ რეპროდუქცია არის მაღალმთის ნაირბალახების ღეროთა რაოდენობრივი მატების მთავარი განმაირობებელი მიზეზი, თვით ღეროები, რომლებზეც ვითარდება ყვავილები, რეპროდუქციას ემსახურება. ჩვენს სელთ არსებული ყველა მონაცემი მიღებულია სავეგეტაციო პერიოდის შუაში, როდესაც მიწისზედა ბიომასა მაქსიმალურია.

მრავალმხრივმა გლობალურმა კვლევამ დიდი მოულოდნელობები გამოავლინა. კერძოდ, ბიომასის უმნიშვნელოფანსი მახასიათებელი – ფოთლის მასის კოეფიციენტი ანუ მქვანე ფოთლების მშრალი მასის წილი (გამოხატული %_ფ-ში) მთელი მცენარის მშრალი მასიდან (LMR) – არის ძალიან მყარი დამახასიათებელი ნიშანი და სხვადასხვა თანასაზოგადოებაში იგი 19%-სა და 25%-ს შორის მერყეობს; ძირითადად კი



სურ. 12.15 ფოთლის მასის კოეფიციენტის განაწილების სიხშირე დაბალ და მსაღ სიმაღლეზე გაერცელებულ მრავალწლოვან ბალახოვან მცენარეებში. ალპებისთვის მონაცემები აღებულია ოცდასამი (ტიროლის ალპები) და მდელოზე კი ინსბრუკთან (ავსტრია) ახლოს (47°N); შედეგისთვის მონაცემები აღებულია მთა სლატაიას მთიანეთში და აბისკოს მახლობლად (68°N); შპიცბერგენზე – ნიაღვრის მთიანეთში (79°N); არგენტინაში – კუმბრეს კალაყუისის მთებში ტუკუმანის მახლობლად (26°S); ეკვადორში – მთა კაიაშეს მთიანეთში (0°) მცენარეთა გაერცელების ზედა ზღვარზე. ისრებით ნაჩვენებია სტანდარტული შეცდომის (SE) საშუალო მნიშვნელობები (Körner, Renhardt, 1987; Körner, 1994; Prock, Körner, 1996).

სურ. 12.14 მშრალი ნივთიერების გადანაწილების კანონზომიერებანი დაბალ და მაღალ სიმაღლეზე გაერცელებულ მრავალწლოვან ბალახოვან მცენარეთა ორგანოებში: ღეროები და ყვავილები; ფოთლები; სტეციალური სამარაგო ორგანოები და სქელი ფესვები; წერილი ფესვები (Körner, Renhardt, 1987).

21%-ის ფარგლებშია. ჩრდილოეთ შედგენის არქტო-ალპური ზონის სახეობათა მცირე რაოდენობას აღმო-აჩნდა მხოლოდ 18%, მაგრამ შპიტცბერგზე, ჩრდილოეთის განდის 79%-ზე LMR-ი კვლავ 21%-ია (Prock, Körner, 1996). კვლევის შედეგები მიღებულია არქტო-ალპური და ზომიერი ზონების დაბალი და დიდი სიმაღლეების, ტროპიკული და სუბტროპიკული ზონების მხოლოდ დიდი სიმაღლეების 10-ზე მეტი, უმეტესად კი 20-ზე მეტი სახეობიდან (Körner, Renhardt, 1987; Körner, 1994; Prock, Körner, 1996: სურ.-ები 12.14 და 12.15). ჰავის კუნძულების ცნობილი მცენარის *Argyroxiphium sandwicense*-ს LMR-ი კარგად ერგება ზემოთაღნიშნულ მაჩვენებლებს (Rundel, Witter, 1994).

როგორც წინა თავში განხილულ SLA-ის და SRL-ის, ასევე LMR-ის ცვალებადობის ფარგლებიც უზარ-მაზარია: 8°-იდან 48°-მდე (უკიდურესი მნიშვნელობები აღინიშნა *Oxyria digyna*-ში და *Arabis alpina*-ში). აქედან გამომდინარე, განზოგადება აქაც სახიფათოა. როდესაც LMR-ს იკვლევდნენ ფოტოსინთეზის ინტენსივობას ან SLA-სთან კავშირში, მაღალმთის მცენარეებში კორელაცია მათ შორის არ აღინიშნა. *Oxyria digyna*-ში LMR-ი გადატვირთულია მრავალწლიანი ზრდის შედეგად დავ-როიული მიწისზედა ნაწილების დიდი რაოდენობით, მაშინ, როდესაც *Arabis alpina* 2-3 წლის შემდეგ კარგავს ფლორტებს არამდგრად მიწისზედა ნაწილებთან და მისი რეპროდუქციული რესურსები ძალიან დაბალი იყო კიორხერისა და ტანკარდის მიმობლივამი (Körner, Renhardt, 1987), აქ სახეზეა განსხვავებული LMR-ები და ზემოთაღნიშნული უკიდურესობანი არ არის ბოულდ-ენლი. ცვლილებების ნაწილი შეიძლება უკავშირდებოდეს განსაზღვრული სახეობების სუქცესიურ სტატუსს. ჩემ-ბერსისა და თანაგებორებს (Chambers et al., 1987) მიაჩ-ნათ, რომ გვიანი სუქცესიური სტატუსი განპირობებულია ფლორტებისა და ფოთლების მცირე, ხოლო მიწისქვეშა ორგანოების დიდი მასებით.

საუკრადლებია, რომ მრავალწლიან ბალახთან მცე-ნარეთა LMR-ი არ ამჟღავნებს არც სიმალისიულ და არც განულობივ მეტ-ნაკლებად მნიშვნელოვან განსხ-ვებებს. მაღალი ცოტა რამ არის ცნობილი კონტრო-ლირებად პირობებში LMR-ის შესახებ. დიდი და მცირე სიმაღლეების მარცვლოვან მცენარეებზე ზრდის კამე-რებში ჩატარებულმა გამოკვლევებმა (Woodward, 1979a - *Sesleria* sp., *Dactylis* sp., *Phleum* sp.; Atkin et al., 1996 - *Poa* sp.; Körner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები - *Poa* sp.) ცალსახად აჩვენებს, რომ წარმოშობის (გავრცელების ადგილის) გავლენა LMR-ზე უმნიშვნელოა. ტემპერატუ-რის ცვლილება 10°C-დან 20°C-მდე ასევე არ მოქ-მელებს (Woodward, 1979a), ან ზრდის LMR-ს 21%-ით (*Poa alpina*), ან 38%-ით (*Poa pratensis*; Körner, გამოუქ-

ვეყნებელი მონაცემები). როგორც ეტყობა, LMR-ი საე-მაოდ მყარი და ნაკლებადცვალებადი ნიშანია.

კონტრასტ ბუნებებში და შესაძლოა, აგრეთვე, კონტრასტ მარცვლოვანებში (მაღალმთაში ორივე ფორმა დიდ სი-მაღლეებს ვერ აღწევს) LMR-ი უფრო დაბალია (10%-ის ფარგლებში), რაც განპირობებულია გამძლე მიწის-ქვეშა სტრუქტურების დიდი ზედადითი წილით. ტყის ზედა საზღვრის ზრდასრული ხეები (ისევე, როგორც ხეები საერთოდ) მუქანე სტრუქტურებში ინვესტირებენ თავისი ბიომასის 5%-ზე ნაკლებს (Körner, 1994), მაგ-რამ ასახავს ზრდა ხეები ამ თვალსაზრისით, უფრო ნაირბალახებს ვეგანან (იხ. მე-7 თავი).

თავისთავად დავება საჭიროება დავუშვათ, რომ გარ-კვეული სასიცოცხლო ფორმის მქონე მცენარის გავრ-ცელების ზედა ზღვარი განპირობებულია თითოეული ფორმის აუტოტროფული/ჰეტეროტროფული ნაწილების შეფარდების შეთანწევებით კონკრეტულ გარემო პი-რობებთან, რაც ჰეტეროტროფული ფრაქციის წილის შემცირებაში ელინდება. როდესაც მასიური ღეროები "უძღურდებიან", ერთი რამ შეიძლება წარმოვიდგინოთ: შედარებით დაბალი ჰეტეროტროფული ინვესტიციის მქონე ბუნებრივი ფორმა ზღვამ რეგისტრირებული, შემდეგ კი მას თანდათან ცვლის ბალახოვანი მორფოტიპი, რომელ-იც უფრო მაღალი LMR-ითაც კი ფუნქციონირებს. ეს საკითხები განიხილება მე-7 თავში. მცენარეთა ტიპების ეს სიმაღლისიული თანმიმდევრობა ვერ აიხსნება ყინვა-გამძლეობით, რადგან მერქნანთა სახეობები სრული-ადაც არ არიან ნაკლებად ყინვაგამძენი, ვიდრე ნაირ-ბალახები (იხ. მე-8 თავი). როგორც ჩანს, მექანიკური შეეუმევა და სითბოს შენარჩუნების მიზნით გართხ-მული ზრდის ფორმა სიმაღლის მატებასთან ერთად საყრდენი ჰეტეროტროფული სტრუქტურების შემცირე-ბის უფრო დამაჯერებელი ასხნა.

ბიომასის მეორე ნაწილი, რომელიც არ ავლენს სიმაღლესთან დაკავშირებულ ცვლილებებს, საუკრადური სამარაგო ორგანოება - ტუბერები, ფესვები, სქელი ფესვები (სურ. 12.14). როგორც ჩანს, ეს ეწინააღმდე-გება ფართოდ გავრცელებულ შეხედულებას, რომ მაღალმთის მცენარეები, განსაკუთრებით კი ხანმოკლე სავეგეტაციო პერიოდის მქონენი, ასეთ სტრუქტურებში უფრო დიდ მარაგს აგროვებენ. მნიშვნელოვანია იმის ცოდნა, რომ ეს ენება მხოლოდ ნაირბალახებს, კიორ-ხერისა და რენკარდის (Körner, Renhardt, 1987) აზ-რით, არ არსებობს დასაბუთებული ასხნა იმისა. თუ რატომ უნდა აგროვებდნენ ნაირბალახები დაბლობში, სადაც კლიმატი სუზონურია, თავის სამარაგო ორგა-ნობში უფრო ნაკლებს, ვიდრე მაღალმთის ნაირბალახე-ბი. დაბლობში ნაირბალახები გაზაფხულზე პირველები პირისპირ ზღვებიან ბევრ მძიმე პრობლემას. მათ უნდა

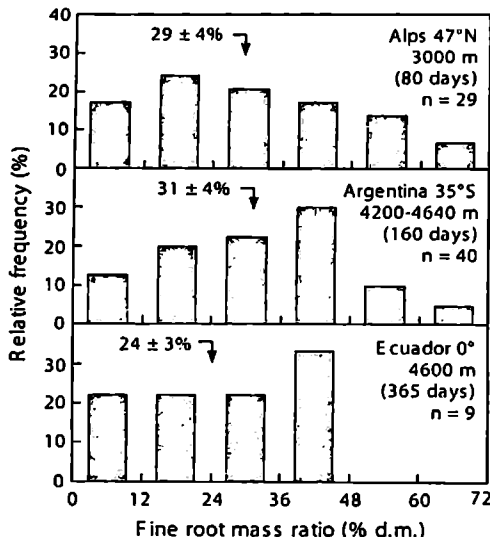


სურ. 12.16 მოუსხადად იმისა, რომ მალაღობის მცენარეები მაქსიმალურად სპარაგო ორგანიზმში (ტუტურკი, უესურკი, სკლა ფესვები), როგორც წესი, არ აგროვებენ უფრო მეტ ბიომასას, ვიდრე დაბლობში გაერცელებული მცენარეები. აქ მოყვანილ ნიმუშებში ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინიდან (4250 მ) ჩანს ფესვებში არსებული საკმაოდ სხლილური (მთელი მცენარის მასის 50%-ზე მეტი) მარაგი. საერთოდ, ამ რეგიონის ბალახოვანი მცენარეულობა მოიცავს ბევრად მეტ სასუბას, რომლებსაც მოკლებული არაა ასეთ სამარაგო სტრუქტურებს და ამდნად, აქ მოყვანილი მავალითები (სურ. 12.15-ზე ნაჩვენებ ცვალებადობასთან ერთად) უნდა ჩათვალოს სახეობისთვის დამახასიათებელ სპეციფიკურ ნიმუშად სურათზე მარცხნიდან მარჯვნივ ნაჩვენებია: *Peruvia sp.*, *Hypochocis meyeniana*, *Lepidium meyenii*, *Notaricthe cactus*, *Plagiobothrys congestus*

განივითარონ აღმონაცენები და ყლორტები, დაიპყრონ ტერიტორია — გაერცელებდნენ და იცევილიონ და ეს, შეიძლება, არ იყოს უფრო ადვილი, ვიდრე დიდ სიმაღლეებზე შექმნილი სიმწვანეები, სადაც თავისუფალი სივრცე სწორად ძალიან დიდია. თუმცა, ზოგ სასუბას არგენტინასა და ეკვადორში აქვს მასიური მიწისქვეშა ღეროები და მთავარღერძიანი ფესვები. არგენტინის სუბტროპიკებში 61 შესწავლილი სახეობიდან ზუთ ძალიან უხვად წარმოადგენილ სახეობაში მშრალი ნივთიერების 50%-ზე მეტი ასეთ სტრუქტურებზე მოდის (სურ. 12.16). ეს შეიძლება დაკავშირებული იყოს სამ ფაქტორთან. პირველი: ძლიერი ყინვები თიოქმის უთოვლო ზამთარში ქმნის უზარმაზარ მექანიკურ დაჭიმულობას გაყინვის ციკლების განმედილობაში. რასაც, შესაძლოა, ასეთი სტრუქტურები უკეთესად უმკლავდებან. მეორე: ეს შედარებით არადამაჯერებელი ფაქტორია, თუ შევხედავთ მხოლოდ მშრალი წონის მონაცემების კუთხით. ამ მიწისქვეშა სტრუქტურებს აქვთ დიდ მო-

ცულობა და შეიცავენ ძალიან ბევრ წყალს, რაც შეიძლება ამ ნახევრადმშრალი მაღალი ზენის პირობებში პერიოდული გვალვების მიმართ ადაპტაციის საშუალება იყოს (იხ. მე-9 თავი). მესამე: მსგავსი სტრუქტურები, შესაძლოა, უზრუნველყოფენ მცენარის ხანგრძლივ ინდივიდუალურ სიცოცხლეს, თუ მხედველობაში მივიღებთ ლამების (*Lama guanaco*) ძოვებით განპირობებულ უზარმაზარ ისტორიულ ზეწოლას.

სიმაღლესთან დაკავშირებულ ნახშირბადის ინვესტიციაში ძირითადი ცვლილებები ხდება ღეროში და წვრილ ფესვებში. მაღალმთის ნაირბალახები ბევრად ნაკლებს აგროვებენ ღეროებში და გააცილებით მეტს ფესვებში, რაც განაპირობებს მიწისზედა/მიწისქვეშა საერთო შეფარდების გადაზრას მიწისქვეშა სტრუქტურების სასარგებლოდ. ღეროში ნახშირბადის მარაგის შემცირება საეცხებით ნათელი და სიმაღლესთან დაკავშირებული კარგად ნაცნობი მორფოლოგიური ცვლილებაა; მისი გენოტიპური ბუნება ცნობილი იყო უკვე მე-



სურ. 12.17 ფესვის მასის კოეფიციენტის (RMR: გამოსახული მცენარის საერთო მშრალი ნივთიერების %-ში) განაწილების სიხშირე მაღალმთის სასიცოცხლო ზონის ზომიერ (3000 მ, ევროპის ალპები), სუბტროპიკულ (4250 მ, ჩრდილო-დასავლეთ არგენტინის ანდეზი) და ტროპიკულ (4600 მ, ეკვადორი) ბალახოვან მცენარეთა თანასაზოგადოებებში (მხედველობაში მიიღებულია მხოლოდ წერილი ფესვები; < 1 მმ-ზე). ისტრები ნაჩვენებია სტანდარტული გადახრის (SD) საშუალო მნიშვნელობები (Körner, Renhardt, 1987 და ავტორის სხვა მონაცემები).

19 საუკუნეში (Krasan, 1882; Kerner, 1898) და დასაბუთებული იყო ბადისა თუ გადარგულ მცენარეებზე ჩატარებული მრავალი ცდით (Bauert, 1993). რადგან სუნთქვითი დანახარჯების თვალსაზრისით ფესვები ბევრად უფრო "ღირებულია", ვიდრე მწვანე და აშვანად, თვითმომპარაგებელი ბალახოვანი ღეროები, ამიტომ ღეროდან ფესვებში ბიომასის გადანაწილების ამ ქსელს, შესაძლებელია, შეაქვს დამატებითი ხარჯები მცენარის ნახშირბადის ბალანსში. ყოველ შემთხვევაში, ეს დამოკიდებული უნდა იყოს ფესვების გავრცელების ზონის ტემპერატურაზე და მასზე საპასუხო სუნთქვითი რეაქციაზე. თუ ფესვების მასის მატება უკავშირდება მიკორიზაციის შემცირებას, როგორც ეს განხილული იყო ზემოთ, მაშინ მცენარის ნახშირბადის ბალანსის ნეტო-სხვაობა იქნება ნაკლები, ვიდრე ამას აჩვენებს მშრალი წონის შეფარდებები.

ფოთლებისა და სამარაგო ორგანოების მუდმივი ბიომასის ფრაქციები დამოკლებულ ღეროებთან და წერილი ფესვების გაზრდილ რაოდენობასთან კომბინაციაში დიდ სიმაღლეზე განაპირობებს ნაირბალახებში მცენარის მთელ მასასთან შედარებით მიწისზედა ნაწილის შემცირებას 57±3%-დან დაბალ სიმაღლეზე 42±3%-მდე ძალიან დიდ სიმაღლეზე (შესაბამისად, შეფარდება ყლორტები/ფესვები მცირდება 1.39-დან 0.75-მდე; Körner, Renhardt, 1987). 3000 მ სიმაღლეზე მაღალმთის ნაირბალახებში მიწისზედა/მიწისქვეშა ბიომასების შეფარდებები მერყეობს 0.5-სა და 1.0-ს შორის (n=18; Scott, Billings, 1964; კლოდანი მთები), ცენტრალურ კავკასიონზე 3500 მ სიმაღლეზე კი ეს მაჩვენებელი 0.9-ის ტოლია (Nakhutsrishvili, Gamitsemidze, 1984). მაღალი მიწისზედა/მიწისქვეშა შეფარდებები (1.5) აღმოჩნდა 42 შესწავილილ სახეობაში 4250 მ სიმაღლეზე არგენტინაში (სურ. 12.16-ზე მოყვანილი მაგალითების საწინააღმდეგოდ; სახეობები სურ.-ზე 12.16 და 12.17 იხივება). ნაჩვენებია, რომ შეფარდება ყლორტები/ფესვები შემცირებულია სიცვესთან შეფუძვლულ არქტო-ალპური *Carex aquatilis*-ის პოპულაციებში (Chapin, Chapin, 1981). ბიომასების შეფარდებები მთელი თანასაზოგადოებებისათვის, რაც აგრეთვე ასახავს სახეობათა გავრცელებას, განხილულ იქნება მე-14 თავში.

ბიომასის განაწილების აღწერა მიწისზედა/საერთო, მიწისზედა/მიწისქვეშა და ყლორტები/ფესვები შეფარდებებით ხშირად სრულად ვერ ასახავს სინამდვილეს, რადგან თვით ნიადაგის ზედაპირი წარმოადგენს საეკო ფუნქციონალურ მახასიათებელს (Körner, 1994). ასე, მაგალითად, ფოთლების ნაწილი (კორდიანი მარცვლოვნების და ისლების) და ღეროების ფრაქცია (ჯუჯა ბუჩქებისა და ბალიშა მცენარეების) შეჭრილია საფენში და ნიადაგის ზედა შრეში (იხ. სურ. 8.4). მარცვლოვნების, ისლებისა და ჯუჯა ბუჩქების (რომლებიც გვხვდება როგორც დაბალ, ასევე მაღალ სიმაღლეებზე) ამ დამახასიათებელი თავისებურებისა და, ძალიანთან შედარებით, მაღალმთის ფლორაში ამ სასიცოცხლო ფორმების დიდი წილის გამო ითვლება, რომ მაღალმთის მცენარეულია ხასიათდება ძალიან დიდი მიწისქვეშა მასით. ცხადია, ეს არ შეესაბამება სინამდვილეს, ან განსხვავება არც ისე დიდია, როგორც ფიქრობენ, თუ შედარება ხდება მორფოტიპის ფარგლებში და არა მორფოტიპებს შორის. მიუხედავად იმისა, რომ ეს საკითხები აქამდე სისტემატურად არ შესწავლილა, შეძლება ვიყარაოდით, რომ დაბალი სიმაღლეების მშრალი ჰაბიტატების ისლებს, მკერეიკორდიან მარცვლოვნებს და ჯუჯა ბუჩქებს და მათ მაღალმთის ორეულებს (ნათესაებს) შორის დიდი სხვაობა არ იქნება.

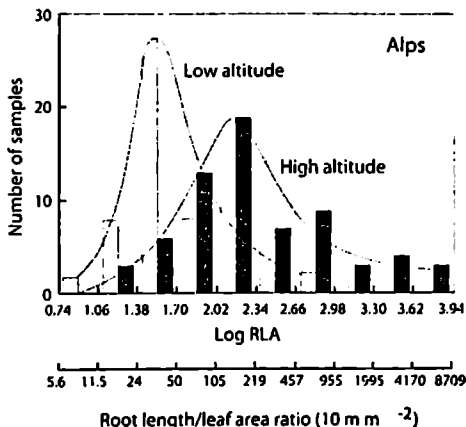
მასათა შეფარდებები ნახშირბადის დავროებაზე

დაკვირების ერთი გზაა. ორგანოს სპეციფიკური აქტივობის თვალსაზრისით შესაძლებელია სხვა პროპორცია, ან სხვა შეფარდება უფრო მნიშვნელოვანი და მრავლისმთქმელი იყოს. აქ მოვიყვანთ ორ ასეთ შეფარდებას: ფოთლის ფართის ინდექსი (LAR) და ფესვის სიგრძე/ფოთლის ფართის შეფარდება (RLA). LAR არის LMR-ისა და SLA-ს პროდუქტი. რადგან LMR თითქმის არ რეაგირებს სიმაღლის ცვლილებაზე და SLA მცირდება, ფოთლის ფართის მნიშვნელობა ხდება LAR-ის განმსაზღვრელი, რომელიც ქვეითდება სიმაღლის მატებასთან ერთად. თუმცა, ერთი მაღიან აქტიური ფრაქციის (ფოთლები) შეფარდება დარჩენილ ნაწილობრივ აქტიურ, უფრო მეტად კი უმბოქმედი ქსოვილების დიდ რაოდენობასთან აენივნება LAR-ის ფუნქციონალურ მნიშვნელობას. ამის საწინააღმდეგოდ, RLA მხედველობაში არ იღებს ღეროებსა და სამარავო ორგანოებს (სქელი და ხშირი ფესვების ჩათვლით) და აკავშირებს რა ფოთლის ფართს და წვირულ ფესვებს, ქნის უფრო მჭიდრო ფუნქციონალურ კავშირს.

ასეთი მონაცემები მოგვეპოვება მხოლოდ ალპებისათვის. წვირილი ფესვების მასის (RMR) გაორმაგების, ფესვების სპეციფიკური სიგრძის (SRL) 50%-ით გაზრდის და SLA-თი განპირობებული LAR-ის შემცირების შედეგად, RLA ნათლად გამოხატავს ყველა ალომეტრული ურთიერთკავშირის სიმაღლისეულ შემცირებას. მაღალმთის ბალახოვანი მცენარეები ფოთლის ფართის ერთეულზე იძლევიან 4-5-ჯერ მეტ წვირილ ფესვებს, ვიდრე დაბლობის ნარბაღებს. RLA-ს ცვლილებები იმდენად მნიშვნელოვანია, რომ შესაძლო გადახრები ფესვების ამოღებისას მასზე მნიშვნელოვან გავლენას ვერ ახდენს.

ამგვარად, დაბლობის სახეობებთან შედარებით, მაღალმთის მცენარეები ქსოვილის მასის ერთეულზე აკროვებენ არასტრუქტურული ნახშირწყლების ისეთივე, ან უფრო დიდ რაოდენობას; მათში ლიპიდების კონცენტრაცია უფრო მაღალია; ისინი ივითარებენ უფრო სქელ ფოთლებს სქელკედლიანი უჯრედებით. აქ ფოთლის მასის ერთეულზე ფოთლის უფრო მცირე ფართი და ფესვთა მასის ერთეულზე ფესვთა უფრო დიდი განწილობა მოიძის და, როგორც უფრო დაბალი SLA და ტოლი LMR-ის შედეგი, LAR-ის დაბალი მაჩვენებელია.

ამ ცვლილებების ფუნქციური მნიშვნელობა შეიძლება შეფასდეს მხოლოდ მაშინ, როდესაც ცნობილია ქსოვილითა მეტაბოლიზმის სპეციფიკური სინჩარეები საველე პირობებში. მაგალითად, LAR-ის დაბალი მაჩვენებლები კარგავს აზრს, თუ საერთო სუნთქვითი დანახარჯები და ფესვთა სისტემის მიკოირზული აქტივობა მაღალმთის მცენარეებში უფრო დაბალია, ვიდრე დაბლობისაში. ნახშირბადის მობილურ ნაერთთა მაღალი



სურ. 12.18 შეფარდების - ფესვის სიგრძე/ფოთლის ფართი - განაწილების კანონზომიერებანი მრავალწლოვან ბალახოვან მცენარეთა სახეობებში, რომლებიც შეგროვდა მასის განაწილების მი სურათზე, რომელსაც ჩვენ ვხვდებით. ის მარტივი ფაქტი, რომ მაღალმთაში უმაღლეს მცენარეთა გვერცელების ზედა ზღვარზე გვერდივგერდ მოზარდ მცენარეებში შრალი მასის განაწილების (LMR) სტრატეგია სრულიად საწინააღმდეგაა იმისა, რაც ნაჩვენებია სურ. 12.15-ზე, მეტყველებს იმაზე, რომ მხოლოდ ამ მახასიათებლებზე დაფუძნებული ანალიზი არის შეზღუდული და ეიწრო შეფასება (*Ranunculus glacialis*-ის საპირისპიროდ *Cerastium uniflorum*-ისა; Körner, Renhardt, 1987; Körner, 1991).

შემცველობა მიუთითებს იმაზე, რომ შეიძლება სხვა რამ და არა ნახშირბადის მაღალმთის კონტროლი, არის მას-სუსხისმბეჭედი მთელი ბუნებად მასის განაწილების მი სურათზე, რომელსაც ჩვენ ვხვდებით. ის მარტივი ფაქტი, რომ მაღალმთაში უმაღლეს მცენარეთა გვერცელების ზედა ზღვარზე გვერდივგერდ მოზარდ მცენარეებში შრალი მასის განაწილების (LMR) სტრატეგია სრულიად საწინააღმდეგაა იმისა, რაც ნაჩვენებია სურ. 12.15-ზე, მეტყველებს იმაზე, რომ მხოლოდ ამ მახასიათებლებზე დაფუძნებული ანალიზი არის შეზღუდული და ეიწრო შეფასება (*Ranunculus glacialis*-ის საპირისპიროდ *Cerastium uniflorum*-ისა; Körner, Renhardt, 1987; Körner, 1991).

ამ სიმაღლისეული ტენდენციების უმეტესობა გამოწვეული უნდა იყოს მცენარეთა ზრდით უფრო დაბალ ტემპერატურაზე (ცხრ. 12.5), თუმცა, ზოგიერთი დამახასიათებელი განსხვავება კარგად ჩანს. ტემპერატურულ ზემოქმედებასთან ურთიერთობის დასტეწილი მაგალითია *Trifolium repens*-ის წარმოშობა (Boller, 1980). დაბალ ტემპერატურაზე მაღალმთის ეკოტიპები ბევრს იმარაგებენ სტოლონებში, სადაც აგრეთვე, აკუმულირდება სამარავო ნახშირწყლები. განაწილების ასეთი ცვლილებები, როგორც ეტყობა, დიდ სიმაღლეებზე ზრდის უზრუნველყოფის თვალსაზრისით უფრო

ცხრილი 12.5 მობილური ნახშირწყლუბის და სტრუქტურული მარაგების დავროვების ტენდენციები ღლის განათების ზრდის კატეგორიაში 10 და 20°C-ზე შარდ მალაღმოსის და დაბლობის მცენარეთა სახეობებში. შედარებისთვის ნარევნება განსხვავებები მაღალ და დაბალ სიმალღეთა შორის ბუნებრივ პირობებში. მონაცემები აღებულია ტექსტში ნახსენები შრომებიდან; გამოყენებულია აგრეთვე გამოუქვეყნებელი მონაცემები (Schöber, Kömer, გამოუქვეყნებულია.)

პარამეტრი	განსხვავება თბილ და ცივ პირობებში ზრდას შორის		ბუნებრივი განსხვავება მაღალ და დაბალ სიმალღეებს შორის
	მაღალმთის მცენარეები	დაბლობის მცენარეები	
TNC	+	+	+
შაქრები	++	++	++
სახამებელი ფრუქტანები		+	
ლიპიდების საერთო რაოდენობა			+
ენერჯის შემცველობა			+
SLA	-	-	-
SRL	+	+	++
LMR	/-	/-	
SMR			
SOR			
RMR	+	+	++
LAR			
S/R		-	-
RLA	+	+	+++

აღნიშვნები: TNC – არასტრუქტურული ნახშირწყლების საერთო რაოდენობა; SLA – ფოთლის სპეციფიკური ფართი; SRL – ფესვის სპეციფიკური სიგრძე; LMR – ფოთლის მასის კოეფიციენტი; SMR – ღეროს მასის კოეფიციენტი; SOR – სამარაგო ორგანოების მასის კოეფიციენტი; RMR – წვრილი ფესვების მასის კოეფიციენტი; LAR – ფოთლის ფართის კოეფიციენტი; S/R – მიწისზედა და მიწისქვეშა მასების შეფარდების კოეფიციენტი; RLA – წვრილი ფესვის სიგრძისა და ფოთლის ფართის კოეფიციენტის შეფარდება. მასის ყველა კოეფიციენტი. გარდა S/R-ისა, მოცემულია მშრალ მასაზე განგაირებით: "+" – განსხვავება არ არის; ცარიელი უჯრა – მონაცემები არ მოიპოვება.

საიმეღოა, ვიდრე ფოტოსინთეზის ინტენსივობის გაზრდა ფოთლებში.

ცოლნის თანამედროვე ღონეზე შეუძლებელია აიხსნას დაბლობის მცენარეებთან შედარებით მაღალმთის ნაირბალახებში მასის ფრაქციისა და წვრილი ფესვების განუწილობის გადიდება და ასევე იმისა, თუ როგორ მოქმედებს ეს მცენარის ნახშირბადის ბალანსზე. მომავალი გამოკვლევები დააკვირებს ფესვების სპეციფიკურ მეტაბოლიზმს და ქმედიუზარიანი ფესვების ზონის ტემპერატურის მონაცემებს. საჭიროა როგორც ფესვების "წებბრუნვის", ასევე მათ მიერ რიზოსფეროში და მიკორიზაში ნახშირბადის ექსპორტის რაოდენობრივი საველე მონაცემებიც.

ნახშირბადის ინეგტიციის შესახებ აქ მოყვანილი მონაცემები მიუთითებს იმაზე, რომ ნახშირბადი არ არის მაღალმთის მცენარეთა ზრდის მთავარი მაღალიტირებელი ფაქტორი. როგორც ჩანს, ასეთ დასკვნას ასაბუთებს დიემერის (Diemer, 1996) და ბლუმერისა და დიემერის (Blumer, Diemer, 1996) დაკვირვებები, საიდანაც ჩანს, რომ მაღალმთის მცენარეებს, უკიდურესად დიდი სიმალღის მცენარეების ჩათვლით, თავისი პროდუქტიულობისათვის (კვლავწარმოებისათვის) ზიანის მიყენების გარეშე ფოთლების წლიური მოსავლის მნიშვნელოვანი ნაწილი შეუძლიათ "გადაულოცონ" ბუნებრივ ბალახის მჭამელ ცხოველებს.

როგორც წინა თავში იყო ნაჩვენები, მაღალმთის მცენარეებში, დაბლობის მცენარეებთან შედარებით, ნახშირბადის შთოვისების ინტენსივობა უფრო მაღალია. სტრუქტურული ნამატი უფრო მეტად ფესვების ხარჯზე მდის, ვიდრე ლერობის, მაგრამ დაბლობის მორფოტიპების საერთო ბიომასაში ფოთლების წილი იგივე რჩება. ამ დამასათიებელი ნიშნების მიხედვით სახეობათშორისი ცვალებადობა ბევრად უფრო დიდია, ვიდრე ზღვის დონიდან განსხვავებულ სიმაღლეებზე გაერკვლებულ მცენარეთა თანასაზოგადოებებს შორის. ნახშირბადის ელემენტები (ნახშირწყალბადები, ლიპიდები), რომლებიც სტრუქტურის შექმნაში არ მონაწილეობენ, ქსოვილებში იმდენად დიდი რაოდენობითაა (ზმირად სენილური პერიოდი ისე დგება, რომ ეს ნივთიერებები არც კი გამოიყენება), რომ ნაკლებად სავარაუდოა ნახშირბადის მარავი ჩაითვალოს ზრდის დაბალი ინტენსივობის შემზღუდავ (რაც ქვემოთ იქნება ნაჩვენები) და აგრეთვე მაღალმთის მცენარეების მცირე ზომის გამოწვევს ფაქტორად (იხ. ცხრ. 13.1). მაღალმთაში "ზოგიერთი ვიგანტი" მცენარეების არსებობის მიუხედავად (Smith, 1980, 1994), საერთო კანონზომიერება ნათელია: ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასთან ერთად ადგილი აქვს მცენარეების და მათი ორგანოების ზომის გარკვეულ შემცირებას (ნახ. 13.1), რაც ეწინააღმდეგება ქსოვილების, განსაკუთრებით კი ფოთლების, მაღალ მეტაბოლურ ტევადობას.

წინამდებარე თავში განხილული იქნება მცენარის ზრდის სამი ასპექტი. დასაწყისში – სეზონური და დღიური ზრდის დინამიკა; მას მოჰყვება მაღალმთის მცენარეების ზრდის მიმოხილვა კონტროლირებად გარემო პირობებში; ბოლოს კი განხილული იქნება მაღალმთის მცენარეების ფოთლებისა და ფესვების სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა. რეპროდუქციულ ზრდას და განვითარებას განვიხილავთ მე-16 თავში.

სეზონური ზრდა-განვითარება

ფოტოკოლოგიურ კვლევებში საკუთრივ ზრდის

პროცესს ყოველთვის ნაკლები ყურადღება ეთმობოდა ვიდრე, მაგალითად, ფოტოსინთეზს. არსებობს რიგი მარტივი, მაგრამ ფრიად მნიშვნელოვანი საკითხებისა, რომლებიც გეროვანი ყურადღების მიღმა რჩებოდა. თუმცა, უნდა აღინიშნოს, რომ ეს საკითხები ისევე მნიშვნელოვანი შეიძლება აღმოჩნდეს ნახშირბადის დაგროვების პროცესის გასააზრებლად, როგორც ფოთლის გაზთა ცვლა. საინტერესოა, წარმოქმნიან თუ არა მაღალმთის მცენარეები ახალ სტრუქტურებს (უეგრედებს) მთელი სპეკტაციო სეზონის განმავლობაში, თუ მის მხოლოდ გარკვეულ პერიოდში? როდის ხდება მაღალმთის მცენარეების მიერ ახალი სტრუქტურების წარმოქმნა – დღისით და ღამითაც, თუ მხოლოდ დღის განმავლობაში? არსებობს რაიმე ტემპერატურული ინტერვალი, რომლის ფარგლებს მიღმა ზრდა წყდება? თანაბარ ტემპერატურულ გარემოში მაღალმთის მცენარეები უფრო ნელა იზდებიან თუ დაბლობის მცენარეები? რა დროის ინტერვალი სჭირდება ფოთლებს და ფესვებს რომ მომწიფდნენ და ბოლოს, სენილურ ფაზაში გადავიდნენ? არის თუ არა ფოთლების განვითარების დინამიკაში განსხვავება სეზონურ და არასეზონურ (ტროპიკული მაღალმთის) ზონებში? ყველა ეს კითხვა განხილული იქნება ქვემოთ.

მცენარის ზრდის სეზონის ხანგრძლივობა და ფოტოპერიოდლიზმი

მცენარის ვეგეტაციური აქტივობის პერიოდის ხანგრძლივობა, ზმირად ზრდის სეზონად წოდებული, მერყეობს 5-6 კვირიდან (თოვლისპირა მცენარეულობა ზომიერი სარტყლისა და არქტიკის მაღალმთაში) ერთ წლამდე (ეკვატორზე). ზომიერ სარტყელში მაღალმთის მცენარეთა ზრდის სეზონის ხანგრძლივობა 10-12 კვირას აღწევს, ე.ი. წელიწადის მხოლოდ 1/4-ს, ანუ იმ პერიოდს, როდესაც ნიადაგის ზედაპირი თოვლის საფარისგან თავისუფალია (იხ. მე-5 თავი).

13. ზრდის დინამიკა და ფენოლოგია

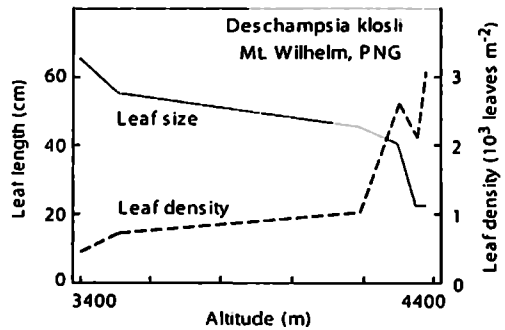
ცხრილი 13.1 მაღალმთის და დაბლობის ნაირბალახოვან მცენარეთა საშუალო ზომები ცენტრალურ ალპებში. ფრანგულენოვანი მოცემულია საკვლე მცენარეთა რაოდენობა (Körner et al., 1989a)

პარამეტრი	600 მ	3000 მ
მცენარის მაქსიმალური სიმაღლე (სმ)	29(17)	4(33)
ერთი ინდივიდის ფოთლის საერთო ფართობი (სმ ²)	143(16)	16(23)
ინდივიდუალური ფოთლის ფართობი (სმ ²)	10.3(22)	0.9(33)
ფოთლის ყუნწის სიგრძე (სმ)	7.5(16)	1.1(24)

ზომიერ და სუბარქტიკულ სარტყლებში მცენარეთა ზრდა იწყება თოვლის გადნობისთანავე, ან გადნობიდან დაახლოებით 10 დღის შემდეგ და სწრაფად აღწევს პიკს. გარემო ფაქტორების მნიშვნელობა, რომლებიც აკონტროლებენ ზრდის დინამიკას, საკვებტაციო სეზონის დასაწყისში და ბოლოში განსხვავებულია. კლიმატური პირობებისგან დამოუკიდებელი მარეგულირებელი ფაქტორები, უპირველეს ყოვლისა კი ფოტოპერიოდი, უზრუნველყოფენ ზრდის პროცესის იმეგარად წარმართვას, რომ ზრდა-განვითარება არ იწყება და არ მიმდინარეობს იმ პერიოდებში, რომლებიც დამდუბებული იქნებოდა მცენარის ახალგაზრდა ქსოვილებისათვის.

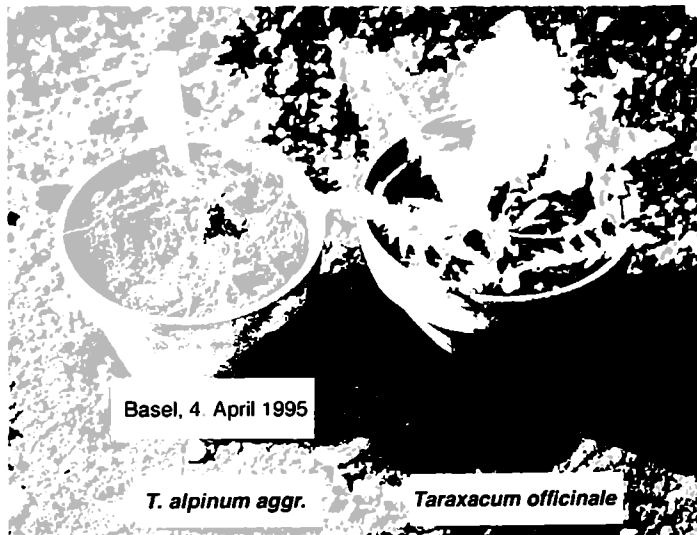
ზრდის დასაწყისისთვის ფოტოპერიოდული მაკონტროლებელი ფაქტორები მიკროამბიტატის მიხედვით განსხვავებულია. მაგრამ ზამთრის მოახლოებასთან ერთად მათი მნიშვნელობა კლებულობს, ეინაიდან ამ დროს დაბალი ტემპერატურა უკვე განმსაზღვრელი ფაქტორი ხდება. აღმოჩნდა, რომ ცენტრალური კიშპალაების (3250-4200 მ) ბალახოვან მცენარეთა 142 სახეობაში ზრდის დაწყება მჭიდროდ არის დაკავშირებული ზაფხულის ტემპერატურებთან (Ram et al., 1988). აშკარა მიზეზების გამო, საკვებტაციო სეზონის ბოლოსკენ ზრდის მარეგულირებელი ფაქტორებიდან ფოტოპერიოდი უფრო ნაკლებად ცვალებადია და მას უფრო დიდი როლი ენიჭება, ვიდრე ტემპერატურას.

როდესაც თოვლი ახლადამდნარია, მზის მაღალი რადიაციით ნიადაგის ზედაპირისა და ლეტრიტის გათბობა მცენარემ არავითარ შემთხვევაში არ უნდა აღიქვას როგორც გაზაფხულის დასაწყისი. სველების ფაზიდან გამოსვლა და მერსიტების აქტივაცია გამოიწვევდა დაბალი ტემპერატურებისადმი მგრძობიარობის გაზრდას, რასაც, თითქმის უეჭველად, მოჰყვებოდა ქსოვილების დაკარგვა მომდევნო "მოულოდნელად" ცივი პერიოდების დადგომისას. თუ რამდენად მნიშვნელო-



ნახ. 13.1 ააბა ახალ გვირაბში მთა ვილელმზე ტროპიკული მაღალმთის მცენარის *Deschampsia klossii*-ის შეფოთლების სიზისობისა და ფოთლის სიგრძის ცვალებადობა ზღ. დ-დან სიმაღლის მიხედვით (კორდის ერთეულზე გადათვლილი). ტყის გავრცელების ზედა საზღვარი დაახლოებით 3850 მ-ზეა, ხოლო ტყის მცირე "კუნძულები" 4100 მ-ზეც გვხვდება (Hnatiuk, 1994).

ვანია ეს მარეგულირებელი ფაქტორები ზამთრის სველების პერიოდისთვის დამოკიდებულია ამა თუ იმ დროის მონაკვეთში თოვლის საფარის არსებობის პროგნოზირებადობაზე. განსხვავებით ღია ადგილების მცენარეებისგან, "სამოდო ადგილებზე" (მაგ., თოვლის მცენარეულობა - ე.წ. ხირონოფიტები) მოხინაძრე სახეობები გამოირჩევიან უფრო "ოპორტუნისტულ" სტრატეგიით (ე.ი. მათი ენდოგენური ქვეყის სტრატეგია ნაკლებად არის დამოკიდებული გარემო ფაქტორების ცვალებადობაზე). შესაბამისად, მარეგულირებელი ფაქტორები მრავალნაირი სახისაა - არაკონსერვატიული-ი და ძლიერ კონსერვატიული-ი. ამის ნათელი მაგალითია *Ericaceae*-ის წარმომადგენელი მარადმწვანე ბუჩქები *Rhododendron ferrugineum* და *Loiseleuria procumbens*, რომლებიც მაღალმთაში სახლდებიან თოვლიან ადგილებში. *Rhododendron*-ი, რომელიც ზამთარში, როგორც წესი, თოვლითაა დაფარული, აქტიურდება ამ უკანასკნელის გაქრობასთან (ან ექსპერიმენტული გზით მოცილებისთან) და ხელშემწყობი ტემპერატურების დადგომასთან ერთად, მაშინ, როდესაც *Loiseleuria*, რომელიც ხშირად იზრდება თოვლოვანი და ქარისგან დაცულ ადგილებშიც, მიუხედავად უეცარი დათბობისა (და ამ დროს ცნობის ტემპერატურა 20°C აღწევს; იხ. ნახ. 4.6), მაინც სველების ფაზაში ყოფნას განაგრძობს. ნახ. 13.2 აჩვენებს, რომ *Taraxacum officinalis*-ის მაღალმთის და დაბლობის გენოტიპებში მცენარის ზრდა დამოკიდებულია ფოტოპერიოდზე. საპირისპირო მიუღწევის აქვს



ნახ. 13.2 მაღალმთისა (2500 მ) და დაბლობის (350-550 მ) *Taraxacum officinale*-ის ფოტოპერიოდული რეგულირების მკვლევები (ქ. ბაუელი, შვეიცარია, აპრილი). მუცელვად გაზაფხულის ხელსაყერი ტემპერატურებისა, მაღალიდან გადმორეული მცენარე (აღნიშნულია ისრებით) ვერ კიდევ "ვლიდება" გრძელი დღეების დადგომას (ზურნარზე პაიტატში საევეტაციო სეზონი იწყება ივნისში). მსგავსი რეცტა ახასიათებს არქტიკის მაღალმთაში გავრცელებულ *Oxyria digyna*-ს.

ადგილი თოვლისპირა ადგილებისთვის დამახასიათებელ *Luzula alpino-pilosa*-ს პოპულაციებში – თანაბარ (მაღალ) ტემპერატურულ რეჟიმში ისინი ისევე ვითარდებიან როგორც დაბლობის მონათესავე მცენარეები.

გაზფხულზე მცენარეთა ზრდის ინტენსივობა დამოკიდებულია თოვლის საფარსა და კლიმატურ პირობებზე. იგი წლიდან წლამდე შეიძლება განსხვავდებოდეს ერთ თვეზე მეტი ხნითაც კი. ასე არ ხდება სეზონის ბოლოს – ევეტაციური აქტივობის დასრულებისას. ამ დროს, "ცივი ამინდის" მოლოდინი მცენარისათვის შესაძლოა საშიში იყოს. ამ დროს დაშლის პროცესში მყოფი ქსოვილებიდან საკმაოდ რთულია მობილური რესურსების "ამოღება". სწორედ ამიტომ, მაღალმთის მცენარეების უმეტესობა მოზამთრე კვირტების ფორმირებას იწყებენ, როგორც წესი, კლიმატური პირობების მიუხედავად, თუმცა ეს პროცესი მჭიდროდ არის დაკავშირებული ფოტოპერიოდთან. ამის გამო, ზრდის სეზონის ევეტური ხანგრძლივობა მოცემულ პაიტატში მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული სეზონის დასაწყისზე (თოვლის დნობაზე). მოგვიანებით, ხელსაყერი

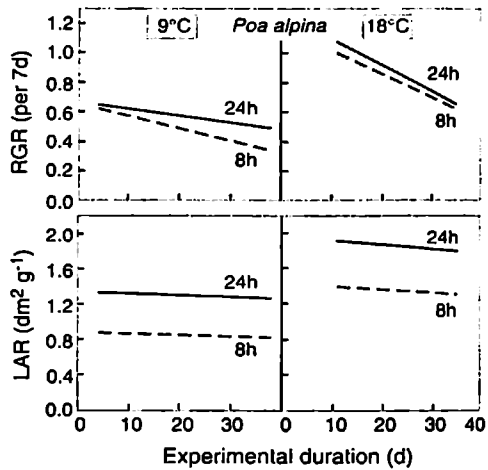
კლიმატური პირობების ხანგრძლივი პერიოდები შედარებით ნაკლებად ახდენენ გავლენას ზრდაზე. უნდა აღინიშნოს, რომ ფოტოპერიოდი დამოკიდებულია განედზე. იგი მაქსიმუმს აღწევს ივლისის ბოლოს (სამხრეთ ნახევარსფეროში დეკემბრის ბოლოს) – როდესაც მაღალმთის მცენარეთა უმრავლესობა იწყებს ზრდას. განედის მიხედვით სხვაობა შექტემბრის ბოლოს (ან მარტის ბოლოს) ნიველირდება და ეს პერიოდი ემთხვევა არატროპიკულ სარტყლებში ზრდის სეზონის დასასრულს.

მუნიმ და ბილინგსმა (Mooney, Billings, 1961) შეამჩნიეს, რომ სათბურის პირობებში მაღალმთის წარმოშობის *Oxyria digyna*-ში მოვლენათა მთელი ვაჭვი – დაწყებული სეზონის პერიოდიდან გამოსვლით და დამთავრებული ყვავილობით და მოზამთრე კვირტების ფორმირებით – მნიშვნელოვნადაა იყო დამოკიდებული წარმოშობის ადგილისათვის დამახასიათებელ ფოტოპერიოდზე, თანაც ისე, რომ მისი გავლენის ხარისხი დამოკიდებული იყო ტემპერატურული რეჟიმის ცვალებადობაზე. არქტიკული მაღალმთის პალანოვან მცე-

ნარეთა პოპულაციებში დაფიქსირდა ფოტოპერიოდის მაღალი "გარჩევალობა" (Heide, 1992). მცენარეების გადარგვა ან უფრო თბილ კაბიტატში ან სტაბილურად ცივ, მაგრამ ფოტოპერიოდის მხრივ განსხვავებულ გარემოში ამ მაკონტროლებელი ფაქტორების სიძლიერის დემონსტრაციის შესაძლებლობას მოგვცემდა.

მცენარეთა კონტინენტურიისი გადარგვის ექსპერიმენტმა, რომელიც მოიცავდა ზომიერი (47 ჩრდილოეთი განედი) და არქტიკული მაღალმთიანეთის (68 ჩრდილოეთი განედი) წარმოშობის ბალახოვან მცენარეთა სახეობებს, აჩვენა, რომ ადგილობრივ პოპულაციებთან შედარებით, სამხრეთიდან ჩრდილოეთში გადარგულ მცენარეებში დაბერების პროცესი შენედა, ხოლო ჩრდილოეთიდან სამხრეთში ეკავსტანილი მცენარეებში პირიქით – დაჩქარდა (კაბიტატები ტიროლში, აუსტრია და აბსკოში, სამხრეთ შედეგით; Prock, Körner, 1996). იგივე ექსპერიმენტის ფარგლებში *Ranunculus glacialis*-ის ზომიერი სარტყლის მაღალმთის გეოტიპები იზრდებოდნენ სუბარქტიკული დაბლობის, ე.ი. გახანგრძლივებული ფოტოპერიოდის და უფრო მაღალი ტემპერატურების პირობებში. შედეგმა არ დაყოვნა – მცენარეებმა ზრდის პროცესი ისე ადრე დაიწყეს და ისე დიდხანს ყვავილობდნენ, რომ ერთი სეზონის განმავლობაში ჩვეული ერთი ყვავილის ნაცვლად სამი განუვითარდათ. ზომიერი სარტყლის მაღალმთის პოპულაციები, რომლებიც იზრდებოდნენ არქტიკული მაღალმთიანეთის პირობებში, ზრდის პროცესს იწყებდნენ თოვლის დნობისთანავე, ე.ი. ადგილობრივ პოპულაციებთან ერთად, მაგრამ მათ, ზრდის სეზონის მიწურულს, ადგილობრივებისგან განსხვავებით, სიმწვანე ორი დამატებითი კვირის განმავლობაში შეინარჩუნეს. მოცემულ მომენტამდე ამ დავიანებულ დაბერებას მცენარის ცხოველმოქმედებაზე არავითარი უარყოფითი ეფექტი არ ჰქონია. 1996 წელს, გადარგვიდან 9 წლის შემდეგ, ზომიერი სარტყლის მაღალმთის წარმოშობის პოპულაციები უფრო კარგად გრძობდნენ თავს ვიდრე ადგილობრივები და ასეთ სუბარქტიკულ, არახელსაყრელ, ქვა-ლორიანი სუბსტრატის პირობებში მოახერხეს სიცოცხლისუნარიანი აღმონაცემების მეორე თაობის წარმოქმნა.

არქტურ შესწავილი სახეობაში ევგეტატორი ზრდის დაწყებაზე "წარმოშობის ზეგავლენის" ძლიერი ეფექტი არ გამოვლინდა. ზრდა უშუალოდ იყო დამოკიდებული გაზაფხულზე ტემპერატურების მომატებაზე. თუმცა, "წარმოშობის ზეგავლენის" ეფექტი ყვავილობის დაწყებაზე და განსაკუთრებით კი სენილური ფაზის დადგომაზე ნათლად გამოიკვეთა გარდა Rosaceae-ს ოჯახის წარმომადგენლებისა (*Geum*-ისა და *Potentilla*-ს სახეობები), რომლებიც, ყველა კაბიტატში ზრდის სეზონის ბოლომდე განაგრძობდნენ ახალი ფოთლების

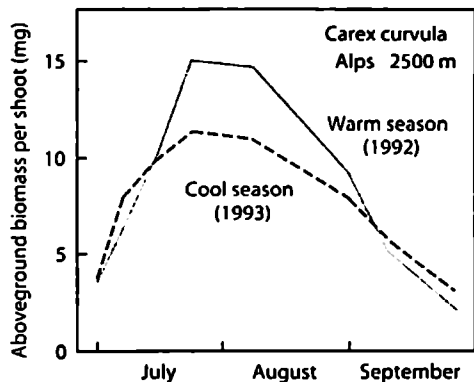


ნახ. 13.3 ფოტოპერიოდის და ტემპერატურის გავლენა სუბარქტიკულ მაღალმთაში გავრცელებული *Poa alpina*-ს ზრდის ფარგლებში ინტენსივობაზე (RGR) და ფოთლის ფართის ინტენსივობაზე (LAR). გრძელი (24 სთ) და მოკლე (8 სთ) დღისაღმად ადაპტირებული მცენარეები იღებდნენ ფოტოსინთეზურად აქტიური რაოდენობის თანაბარ დოზას (8 საათის განმავლობაში); გრძელი დღის განათების სიმუხრობა ზღვრდა ვარჯისების ნათურების მეშვეობით. გრძელი დღე ახდენს როგორც LAR-ის, ისე RGR-ის მატებას მცენარის ზრდის ორივე ტემპერატურაზე. LAR-ის ეფექტი ნაკლებად დამოკიდებული სინათლის ზეგავლენის ხანგრძლივობაზე (Solhaug, 1991).

განვითარებას. ამ სახეობათა ფოთლები ზამთარში ნაწილობრივ მწვანე ფერს ინარჩუნებდნენ ("ზამთარმწვანე ნარინალახები").

აქტიურ მცენარეებში ფოტოპერიოდი, გარდა ზრდის პროცესის დროში რეგულირებისა, გავლენას ახდენს აგრეთვე მშრალი მასის გადანაწილებაზე და ფოთლების სპეციფიკურ ზედაპირზე. ფოტოსინთეზურად არააქტიური წითელი სექტორის ხარჯზე სინათლის პერიოდის ხელოვნურმა გაზრდამ (იმ დროს, როდესაც უზრუნველყოფილი იყო მუდმივი თეთრი სინათლის ფოტოპერიოდი) გამოიწვია ბალახოვანი მცენარეების ზრდის სტიმულაცია, მიუხედავად ფოთლის ზედაპირის ერთეულზე "ფოტოსინთეზური ტევადობის" კლებისა, როგორც ეს ნაჩვენებია იყო *Poa alpina*-ს (ნახ. 13.3) და *Poa pratensis*-ის სკანდინავიური წარმოშობის სახეობების შემთხვევაში (Hay, Heide, 1983).

მცენარის ზრდის სეზონური დინამიკა



ნახ. 13.4 *Carex curvula*-ს ბიომასის სეზონური დინამიკა შეიქცაოს ალპებში 2500 მ სიმაღლეზე საყურადღებოა, რომ ამ იხლის ცალკეული ღერო რამდენიმე წელწინადაც ცოცხლობს და გაიწვია 3-4 ფოთლო (იხ. ნახ. 8.4 და 11.13). მისი მიწისქვეშა აქეტი ყოველ წელს ქმნის 1-2 ფოთლოს. ისინი ყოველ შემოდგომაზე შესხება, თუმცა აგრძელებენ ზრდას 2-3 სეზონის განმავლობაში, მანამ სანამ მათი ბაზალური მერისტემა არ მოკვდება. შესაბამისად, მიწისზედა ღეროების წლიური ბიომასის პროდუქცია მოიცავს ამ სამი კომპონენტის (ახალი ფოთლების წარმოქმნა; წინა წლის ფოთლების ზრდის გაგრძელება და ძველი ფოთლების სიკვლეო) კომბინაციას. ნახაზზე მოცემულია ბუნებრივი პირობებში ზრდის ამპლიტუდა თბილი (1992) და ცივი (1993) სემპერატორი პერიოდების განმავლობაში. სასუსების შეტანა და ნაპყვრები პერიოდების განმავლობაში; მონაცემები არ არის მოყვანილი) გამოიწვია ბიომასის გაორმაგება და ფოთლების ცვლილის პროცესის შენელება (Schlippi, 1996).

სი სხვადასხვა ფოთლების დაჯგუფებაში ან ფოთლის სრულ სასიცოცხლო ციკლთან მიმართებაში ნაკლებად განსხვავებულია (იხ. ქვემოთ). ფოთლის ცვლილის პერიოდის დასრულება მისი განვითარების ხანგრძლივობის ნახევარს (საშუალოდ 11-12 დღე), მაგრამ ეს პროცესი შესაძლოა დაჩქარდეს და შეფერხდეს კლიმატური პირობებიდან გამომდინარე (Diemer et al., 1992; Prock, 1994). ამ შემთხვევაში ფოთლის ცვლილის ხანგრძლივობის კორელაციური დამოკიდებულება ზღ. დ-დან სიმაღლეზე არ იქნა გამოვლენილი. ნახ. 13.4 აჩვენებს *Carex curvula*-ს ცვლილების ბიომასის სეზონურ დინამიკას, რომელიც კლავ ადასტურებს იმ მოსაზრებას, რომ ზრდის სეზონის დასაწყისში მიწისზედა ბიომასის განვითარების პერიოდი შედარებით ხანმოკლეა.

ამჟამად მიზნების გამო, მაღალბიომასის მცენარეთა ფესვების განვითარების დინამიკა ნაკლებად არის შესწავლილი. ამჟამად არსებული ფრიალ შწირი ინფორმაცია

არატროპიკული მცენარეების ზრდის სეზონური მიმდინარეობა იწყება წინასწარ ფორმირებული ქსოვილების სწრაფი განვითარებით, რომელიც თანდათანობით გადაიზრდება ახალი ქსოვილის შექმნის და მომწიფების ფაზებში; ამ უკანასკნელს მოჰყვება მიწისზედა ბიომასის სტაბილური პერიოდი (კვირტების ფორმირება შემდეგი სეზონისათვის) და ბოლოს – ფოთლების კვლევა (მარადმწვანე მცენარეების გამოკლებით). ზომიერ სარტყელში მცენარის ზრდის დრო შედარებით მოკლეა, როგორც წესი, იგი არ აღემატება 4-5 კვირას. ეს დრო არ არის დამოკიდებული აგრეთვე თოვლის საფარის ხანგრძლივობაზე.

ჩრდილოეთ ალასკაში ბლისმა (Bliss, 1956) შეადარა არქტიკული და მაღალბიომასის ქონდარა ბუჩქებისა და ბალახოვან მცენარეთა ზრდის დინამიკა. აღმოჩნდა, რომ ბალახოვანი მცენარეების ზრდის პერიოდი 3-6 კვირას შეადგენს, უმეტესად კი 4 კვირას (ბალახოვანი მცენარის მხოლოდ ერთი სახეობა აგრძელებდა ზრდას 8 კვირის განმავლობაში). ვაიომინგის შტატის ალპურ სარტყელში, მედიანი ბოუ მაუნტინში, ზრდა 2-დან 5 კვირამდე დაფიქსირდა, როგორც ალენიშნო, 4 კვირა ზრდის ყველაზე გავრცელებული ხანგრძლივობაა.

ტენის ტროპიკებში ფოთლების და ღეროების განვითარება მუდმივად მიმდინარეობს. Hnatiuk (1994) აღნიშნავს, რომ მთ. ვილჰელმზე, ახალ გენიკში, კორდიან ბალახოვან მცენარეებში მას არასოდეს შეუნიშნავს ფოთლების სეზონური ცვლილება, თუმცა შეამჩნია, რომ, ისედაც ტენიანი ტროპიკული მაღალბიომასის პირობებში ზოგიერთი პერიოდული ხასიათის მქონე პროცესი დაკავშირებულია ტენიანიდან უფრო ნაკლებად ტენიან კლიმატურ პირობებზე გადასვლასთან. დიემერმა (Diemer, 1998a, b) ევკატორში 4000-4600 მ სიმაღლეებზე უტყეო მპობიტებში ჩატარებული გამოკვლევების შედეგად დაადგინა, რომ 16 ბალახოვან სახეობაში და 5 სახეობის ბუჩქში ფოთლების განვითარება არ წყდება მთელი წლის განმავლობაში.

მაღალბიომასის ბალახოვან მცენარეებში ფოთლის გამოსის საშუალო ხანგრძლივობა (ფოთლის წარმოქმნის პირველი ნიშნიდან ფორფიტის სრულ განვითარებამდე) შეადგენს 25±3 დღეს, ხოლო დაბლობის მონათესავე მცენარეებში – 27±1 დღეს (12 მაღალბიომასის და 16 დაბლობის სახეობა; Prock, 1994). ამგვარად, მიუხედავად იმისა, რომ ფოთლის საბოლოო სიგრძე და ფართი განსხვავდება შესაბამისად 3-ჯერ და 10-ჯერ ფოთლის განვითარების დინამიკა ფრიალ მსგავსია. ამჟამად ავტორის მონაცემებით, ფოთლის განვითარების პროცე-

არაპირდაპირია, რადგან უშუალოდ ცოცხალ ფესვებზე დაკვირვება ბუნებრივ პირობებში მალან რთულია. უკვე დიდი ხანია ცნობილია, რომ ფესვების ზრდის შეფერვა უმაღლეს უმარცხეს ფოთლების ზრდის შეფერვასაც, ეს პირდაპირი ურთიერთდაპირკიდებულება არ არის უბრალოდ ფესვიდან ნაკლები საკვები ნივთიერებების მიღების შედეგი. მაგალითად, მცენარე შეიძლება ვუყუა ფორმა მიიღოს იმ შემთხვევაშიც კი როცა მისი ფესვები სივრცეში შეზღუდულია (მცირე ზომის ქოთანში) ხოლო თვით ნიადაგი ადიდარია საკვები ნივთიერებებით. აღნიშნული მოვლენა პორმონალური სივრცეების მოქმედების შედეგია (მაგ., Carni, Heuer, 1981). აშკარაა, რომ ფესვთა სისტემის განვითარება წარმოადგენს ნიადაგის ტემპერატურის ფუნქციას, ვინაიდან ეს უკანასკნელი გავლენას ახდენს როგორც ზრდის, ასევე განვითარების პროცესებზე (მაგ., Kaspar, Bland, 1992). ფესვების მიერ გარემო პირობებზე რეაქციის ინტერპრეტაცია რთულდება აგრეთვე იმის გამო, რომ ნიადაგში ხშირად გვხვდება მაღალი ტემპერატურული გრადიენტი, განსაკუთრებით მაღალბოთის ნიადაგებში (იხ. მე-4-6 თავები). ერთი და იგივე ფესვი შეიძლება განიცდიდეს 25°C ტემპერატურის ზეგავლენას ნიადაგის ზედაპირთან ახლოს, ხოლო ნიადაგში უფრო ღრმად მის ირგვლივ არსებული ტემპერატურა არ აღემატებოდეს რამდენიმე გრადუსს. საპირისპირო ტემპერატურული გრადიენტი აგრეთვე შეიძლება წარმოიქმნას მაშინ, როდესაც ნიადაგის ზედაპირი უეცრად ცივდება, ხოლო მისი უფრო ღრმა ფენები ჯერ კიდევ ინარჩუნებენ სითბოს. ასეთი გრადიენტების ფონზე ფესვების ტემპერატურული აკლიმატიზაციის წინასწარი განჭვრეტა საკმაოდ რთულია და ამიტომაც მაღალბოთის მცენარეების ფესვების ფუნქციონირების უკეთესად შესწავლისთვის საჭიროა ბევრად უფრო დახვეწილი ექსპერიმენტული მიდგომების შემუშავება.

ცხრილი 13.2 აღბეჭდვით 2500 მ-ზე გავრცელებული მაღალბოთის იხლის თანასაზოგადოების ფესვების ზრდის (მმ დღე-1) დინამიკა ("ფანჯარაში ფესვებზე დაკვირვების მეთოდი"; Mahr, Grabherr, 1983).

	1977	1978 ^a
ზრდის სეზონის დასაწყისი	3.7±2.5	1.5±0.6
ზრდის სეზონის მაქსიმუმი	1.2±0.5	1.0±0.4
ზრდის სეზონის ბოლო	2.3±1.1	1.6±0.4

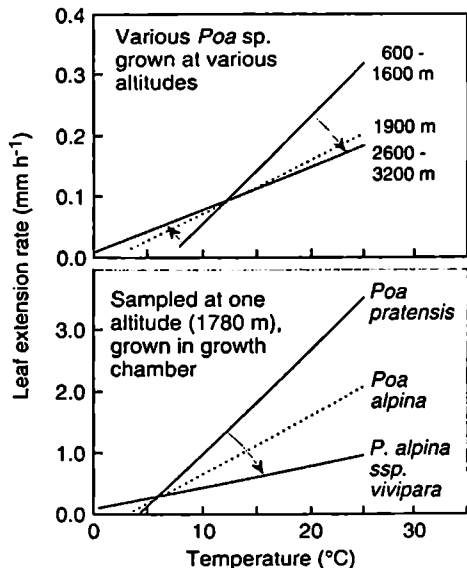
^a 1978 წელს დაფიქსირებული დაბალი მონაცემები შესაძლოა იყოს შედეგი დასაკვირვებელი ყუთის დემონტაჟით გამოწვეული ფესვთა დაზიანებისა.

კალაჰანმა და თანაეჭოროებმა (Callaghan et al., 1991) გააანალიზეს ცივ კლიმატურ პირობებში ფესვების დინამიკაზე არსებული მონაცემთა ბაზა, სადაც განსაკუთრებული ყურადღება ექცეოდა ტუნდრის ნიადაგებს. ზოგიერთი მათგან დასკვნა, საუარაუდოდ, მართებული იქნება მაღალბოთის მცენარეების მიმოერთებაშიც: თუმცა, მაღალბოთში, განსხვავებით არქტიკისგან, მუდმივ გამყინვარებას, დაგლობებას და გაყინული ნიადაგის მოძრაობას უფრო იშვიათად აქვს ადგილი (იხ. მე-8 თავი); ხოლო ხანმოკლე სავეGETაციო პერიოდში, სეზონის დასაწყისში და მიწურულს დაბალი ტემპერატურები, ნიადაგის დამყვანება და მისი სუსტი პროფილი – ორივესთვის დამახასიათებელია. ტუნდრისგან განსხვავებით, მაღალბოთში ნიადაგის ზედაპირი ნაკლებად ტენიანია და ნაკლებად არის დაფარული ხავსებით, ლიქენებითა და ნეშომალით. ამის გამო ნიადაგში სითბო უფრო ადვილად აღწევს და შუა სეზონში იგი შეიძლება მნიშვნელოვნად გათბეს კიდევაც.

ცნობილია მაღალბოთის ნიადაგში ფესვების ზრდის შემთხვევები 0°C ტემპერატურაზე. *Eriophorum*-ში ფესვების ინიციაციის ტემპერატურული ოპტიმუმი 5°C-ის ტოლია, ხოლო ფესვების დაკლებების ოპტიმუმი ტენიანი ტუნდრის რამდენიმე მარცვლოვანში 5-10°C შეადგენს (Chapin, 1974). კონტროლირებად პირობებში მცენარეები ახერგებდნენ ზრდას -0.5°C ტემპერატურაზე (Billings et al., 1977), ხოლო ფესვების დაგროვება 0.2-2.5 მმ დღე⁻¹ სიჩქარით 5°C-ზე დაბალ ტემპერატურაზე იწყება (Bliss, 1956). ფესვების განვითარების დინამიკა საეკლესიო პირობებში თითქმის არ არის შეწყვეტილი (Mähr, Grabherr, 1983). მაღალბოთის იხლის თანასაზოგადოებაში ამ ეჭოროებმა დაამონტაჟეს "ფესვების სათვალთვალო ფანჯრები" და აღრიცხეს, რომ ფესვების საშუალო დღიური დაგროვება 1,0-3,7 მმ-ს შორის მერყეობდა, პროცესი მაქსიმუმს სეზონის დასაწყისში აღწევდა (როცა ნიადაგი ჯერ კიდევ ცივია), ყველაზე დაბალ ტემპს სეზონის შუაში ინარჩუნებდა (ნიადაგი ყველაზე მაღალი ტემპერატურებით ხასიათდება) და ბოლოს თავს იჩენდა რიგით მცირე მაქსიმუმი – სეზონის მიწურულს (ცხრ. 13.2). შემოთქმულიდან გამოდინარე, შეიძლება აღინიშნოს, რომ მაღალბოთის მცენარეებში უშუალოდ ნიადაგის ტემპერატურა ვერ გამოვლენება ფესვების სეზონური განვითარების საზომად, ხოლო ფესვების ზრდის სეზონურად ცვალებადი რეაქცია ტემპერატურის ცვლილებაზე ისევეა მოსალოდნელი, როგორც ეს დადგენილია ცივი კლიმატის წიწვიუნებისთვის.

ფოთლის დღიური განვითარება

ეს საკითხი თითქმის არასდროს განხილულა, თუმცა მაღალმთის მცენარეების ცხოველმოქმედების შეცნობის თვალსაზრისით მას დიდი მნიშვნელობა აქვს. ვითარდება თუ არა მაღალმთის მცენარეთა ფოთლები ღამის განმავლობაში? თუკი არა — ისინი, დაბლობის მცენარეებისგან განსხვავებით, ნახშირბადის ფიქსირებისთვის



ნახ. 13.5 ზედა ნახაზი: სხვადასხვა სიმაღლეებიდან გადმორგული *Poa*-ის სახეობების ფოთლის გაშლის ინტენსივობის მონაცემები ბუნებრივ პირობებში. მაღალმთის მცენარეებს შეუძლიათ ზრდა-განვითარება შედარებით დაბალ ტემპერატურებზე, მაგრამ ზრდის ინტენსივობა ორჯერ დაბალია, ვიდრე დაბლობის მცენარეებში, რომლებიც ვითარდებიან მაღალ ტემპერატურებზე (Kürner, Woodward, 1987). ქვედა ნახაზი: სხვადასხვა სიმაღლეზე გაერგელებული *Poa*-ის სახეობების ფოთლის გაშლის ინტენსივობის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე (ყველა მცენარე აღებულია ერთ, საშუალო სიმაღლეზე განლაგებული კაბიტატებიდან, სადაც ეს სახეობები ბუნებრივად თანაარსებობენ). მცენარეები მოთავსებულ იყო ზრდის კამერაში 15°C-ზე და ექსპონირებული იყო 0-დან 26°C-მდე ტემპერატურისადმი. ტემპერატურაზე დამოკიდებულება ასახეს ზედა ნახაზზე მოყვანილ ბუნებრივ პირობებში გაერგელებულ მცენარეთათვის დამახასიათებელ ტენდენციას (Woodward, Friend, 1988).

საჭირო ტვირფას დროს ფუჭად კარგავენ. დაბლობში ჩატარებულმა რამდენიმე გამოკვლევამ აჩვენა, რომ ფოთლები და ფესვები ტემპერატურის ზრდასთან ერთად უმაღლე იწევენ განვითარებას (იხ. Kürner, Woodward, 1987), მაგრამ, რამდენადღე ჩვენ ვიცით, საკმარისი სიზუსტის მქონე აუქსანომეტრები მაღალმთის პირობებში ზრდის დინამიკის მონიტორინგის ჩასატარებლად მხოლოდ ორჯერ იქნა გამოყენებული. შვეიცარიის ალპებში, 2450 მ სიმაღლეზე, *Hieracium*-ის და *Arnica*-ის ფესვების ზრდის შესწავლად (Senn, 1922) გამოყენებულ იქნა პეფერეის კლასიკური მექანიკური აუქსანომეტრი და შესწავლილ ორ ორლუნსიან მცენარეში მან ვერ დააფიქსირა ზრდის რაიმე ნიშნები ღამის განმავლობაში. ასევე დროს, დღის განმავლობაში მოპოვებული მონაცემები ვერ იძლეოდა რაიმე მყარ სურათს, თუმცა ზრდის ფაქტი ამ მართებამ მოწოხილობამ მაინც აღწუსა. განმეორებით ექსპერიმენტში ტრიოლის ალპებში ბუნებრივ კაბიტატში ზრდის დინამიკა იზომებოდა გადაადგილების ელექტრონული სენსორებით (Woodward et al., 1986; Kürner, Woodward, 1987). მიღებულ იქნა შემდეგი შედეგები:

ფოთლის ზრდის ტემპები *Poa*-ის ხუთ სახეობაში 600-3000 მ სიმაღლით ტრანსექტზე აელენს მკვეთრად გამოხატულ დამოკიდებულებას მერისტემის ტემპერატურაზე (1-2 სმ ნიდაგის ზედაპირის ქვემოთ). დაბლობის მცენარეები, დამოკიდებლად ტემპერატურის ზეგავლენისა, აგრძელებენ ზრდას დღე-ღამის განმავლობაში — ღამის პერიოდის ზრდის ინტენსივობა თბილი ზაფხულის პირობებში (მაქსიმუმი 26°C, მინიმუმი 14°C) დღის პერიოდის ზრდის ინტენსივობის ნახევარს აღწევდა, ხოლო ცივ და წვიმიან დღეებში (მაქსიმუმი 14°C, მინიმუმი 11°C) — დღის პერიოდში არსებული მხოლოდ 1/5-ს. 600-3000მ სიმაღლეებზე შუა ზაფხულისთვის დამახასიათებელი უღრუბლო ამინდის და შედარებით რბილი ღამის ფონზე (მერისტემის მაქსიმალური ტემპერატურა 24°C, ღამის პერიოდის მინიმუმი 6°C) ზრდის ინტენსივობა დღის პერიოდის მაქსიმუმის 1/5-ს აღწევდა. ცუდ ამინდში (ტემპერატურა < 3°C) ზრდა საერთოდ ჩერდებოდა.

ბუნებრივ კაბიტატში ფოთლის ზრდის ტემპერატურული ზღვარი დაბალ სიმაღლეებზე 5-7°C შორის მერყეობდა, ხოლო მაღალმთის ყველაზე მაღალ წერტილში — 0°C. დაბალ სიმაღლეებზე, შუა ზაფხულში, ზრდის შეჩერებისთვის აუცილებელი კრიტიკული ტემპერატურა არ მიიღწეოდა. თუმცა, მაღალმთის პირობებში, ასეთი კრიტიკული ტემპერატურა რვეულარულად იჩნდა თავს და შესაბამისად, იწვევდა ზრდის შეჩერებას არახელსაყრელი ამინდის პირობებში. 20°C-ზე მაღალ ტემპერატურებზე დაბლობის მცენარეების

ზრდის ინტენსივობა მაღალმთის მცენარეებისაზე ორჯერ მაღალია (ნახ. 13.5, ზედა ნახაზი). ნათელია, რომ განსხვავებით დაბლობის მცენარეებისაგან, მაღალმთის მცენარეების ფოთლის ზრდა მნიშვნელოვნად იზღუდება არახელსაყრელი ტემპერატურების ზეგავლენით.

ამგვარი ტენდენციების გენეტიკური შინაარსის შესამოწმებლად საკმარისი უნიკალური შესაძლებლობას იძლევა საშუალო სიმაღლეზე მოზარდი მდინარისპირა მცენარეულობა, რადგანაც ასეთ პაბიტატში თანაარსებობენ დაბლობისა და მაღალმთისთვის დამახასიათებელი მცენარეთა გვარები. ასეთ პირობებში მაღალმთიდან მიგრირებულ მცენარეებს ჰქონდათ ზრდის ტემპერატურული ზღვარის უფრო დაბალი მაჩვენებლები 2-3°C, უფრო დაბალი სიმაღლეებიდან გადმოტანილ მცენარეებს კი - 6-7°C (Woodward et al., 1986). ეს კვლევა გარდა *Poa*-ს სახეობებისა მოიცავდა აგრეთვე *Agrostis*-ის, *Rumex*-ის, *Polygonum*-ის, *Achillea*-ს და *Anthyllis*-ის სახეობებს, რაც კარგად ასახავს იმ ფაქტს, რომ არსებობს სიმაღლეზე დამოკიდებული გენეტიკური დიფერენცია. ტყის ზედა საზღვრიდან 300 მ-ით ქვემოთ განლაგებულ მდინარისპირა მცენარეულობაში მაღალმთის სახეობების ზრდა მნიშვნელოვნად არ იზღუდებოდა ლამის ტემპერატურით, მაშინ, როდესაც დაბლობის მცენარეებში ამ მოვლენას ჰქონდა ადგილი. ყველა შემთხვევაში, ფოთლების განვითარება მჭიდროდ იყო დაკავშირებული ტემპერატურასთან და, შესაბამისად, ზუსტად მისადაგებოდა ტემპერატურის დღიურ ცვალებადობას.

ზემოთ მოყვანილმა ფოთლების განვითარების ანალიზმა აჩვენა, რომ 20°C ტემპერატურის პირობებში დაბლობის *Poa*-ს ზრდის სიჩქარე უტოლდება 0,25 მმ სთ⁻¹, ხოლო მაღალმთის *Poa*-ს - 0,13 მმ სთ⁻¹ (Kürner, Woodward, 1987). მაღალმთის სახეობები ყოველთვის უფრო ნელა იზრდებიან, ვიდრე დაბლობის, ხოლო თუკი ტემპერატურა 10°C-ზე ქვემოთ დაეცემა საპირისპირო სიტუაციასთან გვაქვს საშემ (ნახ. 13.5). მაღალმთაში (2600 მ), მაღალსოვან ორლებნიან სახეობებში ფოთლის ფორმირების საშუალო დღიური სიგრძეები მატებს ფოთლების ძირითად პერიოდში აღწევდა 1,2 მმ სთ⁻¹, ხოლო დაბალ სიმაღლეზე ეს მაჩვენებელი 2,8 მმ სთ⁻¹ უდრიდა (ყველაზეაღრი ამინდის პირობებში; არავატომატური გაზომვები ჩატარებული ტროლის ალაპებში, Prock, 1994).

ეს მონაცემები ეთანხმება მაღალმთის მცენარეებზე ზრდის კამერებში ჩატარებულ ადრულ გამოკვლევებს (Woodward, 1975, 1979a). დაკვირვებები მოგვანებით განმეორდა ზრდის კამერაში ისევ და ისევ *Poa*-ზე (ნახ. 13.5, ქვედა დიარამა). ამგვარად, მაღალმთის მცენარეებს შეუძლიათ ფოთლის ზრდა უფრო დაბალ ტემპერატურებზე, ვიდრე დაბლობის მცენარეებს, მაგრამ შედარებით მაღალი ტემპერატურების პირობებში მათი ზრდის ინტენსივობა გაცილებით უფრო დაბალია, ვიდრე დაბლობის მცენარეებისა. ლამის დაბალი ტემპერატურები, ან ცუდი ამინდი მაღალმთის მცენარეებში (განსხვავებით დაბლობის მცენარეებისგან) ძლიერ თრგუნავს ზრდას და, შესაბამისად, ნახშირბადის დაგროვებას.

მცენარეები მშრალი მასის აკუმულირების ინტენსივობა

როდესაც სდება ცალკეული მაღალმთის სახეობის შედარება ცალკეულ დაბლობის სახეობასთან არ შეიძლება იყოს გამოირიცხული, ტაქსონომიური, ე.ი. სახეობისთვის დამახასიათებელი თვისებები. ერთი და იგივე სახეობის სხვადასხვა სიმაღლეზე არსებული პოპულაციების შედარება აგრეთვე არაადეკვატურია, რადგან შედარება ყოველთვის მოიცავს როგორც ცალკეულ ინდივიდებს, რომლებიც სახეობის გავრცელების უკიდურეს საზღვარზე იზრდებიან, ასევე სახეობის ცენტრალური არეალიდან აქებულ მცენარეებს (იხ. 1-ლი თავი). და ბოლოს, ასეთი შედარებები მხოლოდ მაშინ იქნებოდა მართებული, თუკი მცენარეები შეისწავლებოდა ბუნებრივი ტემპერატურული რეჟიმის და ფოტოპერიოდის პირობებში. ამ უკანასკნელის უკუშედეგად შედეგების სრულ ფალსიფიკაციას გამოიწვევს. მონაცემების უფრო ფართო ფოტოტრატია და მცენარეების თავისებურებების განაწილების სიხშირის შესწავლა როგორც ადეკვატურად კონტროლირებად, ისე ბუნებრივ პირობებში ამ დილემის ერთადერთ ამოხსნად გვესახება, მაგრამ ასეთი სახის მონაცემები, სამწუხაროდ, ჯერ არ არსებობს. ქვემოთ მოყვანილი მონაცემები ეყრდნობა კონტროლირებად გარემოში ჩატარებულ კვლევებს.

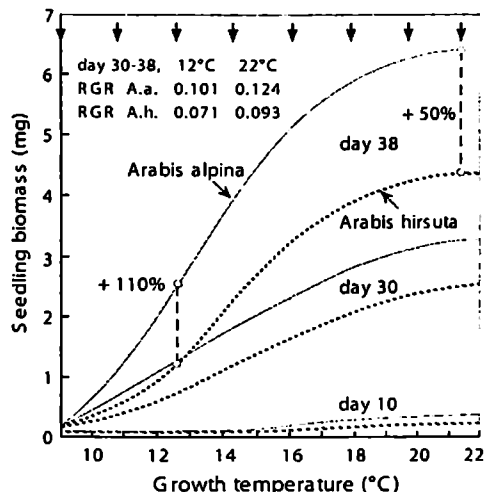
მარცვლოვანი. ეუდვარდი (Woodward, 1979b) იკვლევდა დაბლობისა (*Dactylis glomerata*, *Phleum bertolonii*) და ბრიტანეთის მთიანეთის წარმოშობის მქონე (*Phleum alpinum*, *Sesleria albicans*) მცენარეებს, რომლებიც იზრდებოდნენ საკვები ნივთიერებით ოპტიმალური მომარაგების პირობებში 10-20°C-ზე. სახეობების მიხედვით განსხვავებული ზრდის ფარგლობით ინტენსივობა (RGR, მშრალი მასის დღიური მატება დღის დასაწყისში არსებულ მასასთან შედარებით) უფრო ღირ ზეგავლენას ახდენდა ბიომასის შენებაზე, ვიდრე მცენარეების წარმოშობის ადგილისათვის დამახასიათებელი ნიშან-თვისებები. მაშინ, როდესაც *Phleum*-ის ორი სახეობის და *Dactylis*-ის RGR-ი მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ერთმანეთისგან (საშუა-

ლოდ 0,18 20°C-ზე ორი კვირის შემდეგ), შესვლია ნებისმიერ ტემპერატურაზე ახერხდება ასეთი ზრდის სიჩქარის მხოლოდ ნახევრის განვითარებას (0,08 20°C-ზე). ორი კვირის განმავლობაში ზრდის პროცესის შემდეგ დაბლობის მცენარეების RGR-ის Q_{10} უტოლდება და 2,0-2,2, ხოლო მაღალბოს მცენარეებში - 1,7-1,8. ატკინმა და თანავეტორებმა Atkin et al. (1996a) შეადარეს ერთმანეთს ჰიდროპონიკულ გარემოში გაზრდილი კონტრასტული სიმაღლეების *Poa*-ს სახეობების RGR-ი 20°C-ზე. მაშინ, როდესაც მათი ჰოლანდიური წარმოშობის დაბლობის სახეობის RGR-ი საშუალოდ 0,21-ს აღწევდა, ავსტრალიის მაღალბოს ორი სახე-

ბის იგივე მაჩვენებელი 0,12-ის ტოლი იყო, უნდა აღინიშნოს, რომ აქ მოყვანილი მაღალბოს სახეობები ქნინან მძლავრ კორდებს, რომლებიც განსხვავდება დაბლობის სახეობებისგან ყველა შორეოლოგიურ ასპექტით. ეს კი ზღვრებს მათი შედარების შესაძლებლობას. ორივე გამოცევაში განსხვავება RGR-ში ახსნილი იყო ფოთლის სპეციფიკურ ზედაპირის (SLA) და არა ფოტოსინთეზის სხვაობით (იხ. მე-12 თავი). მსგავს ექსპერიმენტში ატკინმა და ლემი (Atkin, Day, 1990) კლდინარე მთების *Lucula*-ს ორ სახეობა (მაღალბოს - *acutifolia* ssp. *nana*; დაბლობის - *L. campestris*) შეადარეს RGR-ის მიხედვით და მიიღეს 0,067 მაღალბოს სახეობაში და 0,079 - დაბლობისაში.

შეიკარიაში მაღალბოში გაერკელებული (2500 მ) *Poa alpina*-ს ბიომასის დაგროვება შეადარეს დაბლობში გაერკელებული (500 მ) *Poa pratensis*-ის ანალოგიურ მაჩვენებელს. ეს მცენარეები იზრდებოდნენ 2 თვის განმავლობაში როგორც მათთვის დამახასიათებელ ტემპერატურულ პირობებში, ისე სუბსტარტის დაბალი საკები ღირებულების ფონზე ერთნაირ ტემპერატურულ რეჟიმში (Larigauderie, Kömer, გამოუქ. მონაცემები). აღმოჩნდა, რომ *P. alpina*-ს RGR-ი მატულობდა საშუალოდ 0,038-ით, ხოლო *P. pratensis*-ისა - 0,050-ით. ნიშანდობლივია, რომ მცენარეთა არცერთ სახეობაზე ტემპერატურა არ ახდენდა გავლენას, ე.ი. საქმე გვაქვს იდეალურ აკლიმატიზაციასთან (მასის მატების $Q_{10} = 1$). თუმცა, ეს არ წარმოადგენს მართებულ განტოლებას RGR-ის შემთხვევაში, რადგან, განსაზღვრების მიხედვით RGR-ის სწორად აღწესებისათვის საჭიროა დაკვირვების მოკლე ინტერვალები, რომლებიც არ მოიცავენ ინტეგრეტიკურ ფუნქციებს, განსხვავებით აქ მოყვანილი მონაცემებისაგან. თუკი ამ ქვეთავში მოყვანილ ექსპერიმენტულ მონაცემებს შევაჯამებთ, აღმოჩნდება, რომ მაღალბოს ბალახოვანი მცენარეები 18-20°C-ზე უფრო დაბალ ზრდის ინტენსივობას ავლენენ, ვიდრე დაბლობის ბალახოვანი მცენარეები, თუმცა მონაცემების ბაზა აშკარად მწირია და ჯერ კიდევ შეუთავსებად, და აგრეთვე, ზრდის პროცესზე დაკვირვება საკმაოდ ხელოვნურ პირობებში მიმდინარეობდა.

ორკლდინან მცენარეთა სახეობები. ატკინის და ლემის (Atkin, Day, 1990) გამოკვლევების მიხედვით, *Ranunculus*-ის (RGR = 0,061 და 0,084) და *Plantago*-ს (RGR = 0,081 და 0,104) ზრდის ტემპი თანაბრად მაღალი ტემპერატურული რეჟიმის პირობებში მხოლოდ უმნიშვნელოდ განსხვავდება. ტირობის ალკების 4 მაღალბოს და 5 დაბლობის ნაირბალახში, რომლებიც იზრდებოდნენ ბუნებრივ პირობებთან მახლოვებულ რეჟიმში (დაახლოებით 18°C-ზე), ზრდის ინტენსივობა უტოლდებოდა შესაბამისად 0,074 და 0,055, ხოლო 9°C



ნან. 13.6. *Arabis alpina*-ს (თესლები აღებულია 2600 მ-ზე ალკებში) და *Arabis hirsuta*-ს (თესლები აღებულია 600 მ-ზე) ზრდის დამოკიდებულება კონტროლირებად ტემპერატურულ პირობებზე მცენარეები იზრდებოდა ქიონებში, რომლებიც შევსებული იყო ს-ფორმის ალუმინის ღერებში რომელთა ბოლოები მუხამედ ინახუბო და 9 და 22°C-ზე. ნახაზზე მოცემულია სამი წლის მონაცემი რვა სხვადასხვა ტემპერატურაზე (აღნიშნულია ისრებით). აღმოცენება სახეობის შორის დიდად არ განსხვავდებოდა. ებროონის შვრალი მასა, ფოთლის სპეციფიკური ზედაპირი, ფოთლის მასის შევარდება და ფოთოლში აზოტის შემცველობა თანაბრი იყო. შესაბამისად: 76 მგ, 6,9 დმ²გ⁻¹, 50% და 3.7% *A. alpina*-ს შემთხვევაში და 66 მგ, 6,4 დმ²გ⁻¹, 63% და 4.5% *A. hirsuta*-სთვის. მაღალბოს მცენარეები ყოველთვის უფრო სწრაფად იზრდებოდნენ. მაგრამ დაბალ ტემპერატურებზე განსხვავება ყველაზე თვალშისაცემი იყო (+110% +50%-ის წინააღმდეგ; გამოუქვეყნებელი მონაცემები).

ცხრილ 13.3 სოლარეუმებში მოთავსებული მაღალმთის და დაბლობის ბალახოვან ტემპარეტა ბოძისის დავროვების (მე/შნარლი წონა) საშუალო ინტენსივობა ბუნებრივ პირობებთან მასხლობელ და რეკონსტრუქციული ტემპერატურის რეჟიმის პირობებში (თესვები აუბეულა ტიროლის ალბუმში 2600 და 600 მ სიმაღლეზე). ფრანგულში მოცემულია დღეების რაოდენობა ვალდებულების მომენტის (Schober, Körner, გამოუცემილი მონაცემები).

	დაბალი T	მაღალი T	დაბალი T	მაღალი T
მაღალმთის სახეობები (n=4)	17 (71)	22(56)	643(100)	569(70)
დაბლობის სახეობები (n=8)	83(71)	147(50)	784(105)	849(69)

დაბალი T: 8-11°C; მაღალი T: 17-20°C (ნადაგის დღიური მინიმალური და მაქსიმალური ტემპერატურები; შიან ანდში ფოთლის მაქსიმალური ტემპერატურა შესაძლოა 1-2 გრადუსით მეტი იყოს). საკები ნივთიერების დაბალი რაოდენობა: 1:1:1 ქვიშა; აზოტის დაბალი შემცველობის მქონე ბალის ნადავი 0.3ლ თითო ჭოთანზე; საკები ნივთიერების მაღალი რაოდენობა იგივეა, მაგრამ დამატებულია ოსმოკოტის (სასუქის თანდათანობით მიწოდების სისტემა) ტაბლეტები 1 მ³ ნადავზე განაგარბიებით. თესვის საშუალო მასა შეადგენდა 0.45 მგ მაღალმთის მცენარეებში და 0.94 მგ - დაბლობისში. მცენარეები იყო ერთსა და იმავე განვითარების სტადიაში (თანხარი პლასტოქონი).

ტემპერატურაზე მათი RGR თითქმის არ განსხვავდებოდა - 0.051 და 0.055 (Schober, Körner, გამოუცემილი მონაცემები). 2600 მ სიმაღლიდან აუბეული *Arabis alpina* და 600 მ-დან აუბეული რაბის პირსუტა იზრდებოდნენ ზუსტად დატყულ ტემპერატურულ რეჟიმში 9-დან 22°C-მდე; ვერცერთი მათგანი ვერ ახერხებდა აღმოცენების ან ზრდის პროცესის დაწყებას 9°C-ზე დაბალ ტემპერატურაზე, ხოლო მაღალ ტემპერატურებზე *A. alpina* იზრდებოდა უფრო ინტენსიურად (20-22°C-ზე RGR უდრიდა 0.124, ხოლო *A. hirsuta*-ს შემთხვევაში - 0.093; იხ. ნახ. 13.6). თუმცა, ტემპერატურული გრადიენტის ყველაზე ქვედა წერტილში, *A. alpina*-ს და *A. hirsuta*-ს შორის განსხვავება ნახშირბადის ათვისებაში იყო მაქსიმალური. ეს მაგალითი მიგვანიშნებს, რომ მაღალმთის მცენარეების ზრდის ინტენსივობა ხელსაყრელ ტემპერატურულ პირობებში ყოველივეს არ ჩამორჩება დაბლობის მცენარეების იგივე მასხაობებზე და ზრდის ტემპერატურული ოპტიმუმი ამ სხვადასხვა პაბიტატის მცენარეებისათვის ყოველთვის მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება.

ცხრ. 13.3 ასახავს მცენარის უფრო ხანგრძლივი ზრდის პერიოდისათვის გასაშუალოებულ მონაცემებს ორი განსხვავებული ტემპერატურული რეჟიმის პირობებში. ახლად აღმოცენებული მცენარეები იზრდებოდა მზის მაქსიმალური რადიაციის 91%-ის პირობებში. კვლევებმა აჩვენეს, რომ მცენარისთვის საკები ნივთიერებებით მომარაგება უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე წარმოშობის ადგილის ან ტემპერატურის ზეგავლენა. ნადავში საკები ნივთიერების სიმწირის პირობებში ბოძისის სხვაობა მაღალმთისა და დაბლობის მცენარეებს შორის საკმაოდ მნიშვნელოვანია, მაგრამ საკები

ნივთიერების მაღალი შემცველობის დროს სხვაობა დაბალია; მსგავს პირობებში 9°C-ზე, მაღალმთის მცენარეებს სწირდებოდათ 1/3-ით მეტი დრო, რომ მიეღწათ ფოთლის იგივე ღონის პლასტოქონისათვის (ხილავი ფოთლების რაოდენობა), როგორც ამას 18°C-ზე ახერხებდნენ. დაბლობის მცენარეების ზრდის პროცესი კიდევ უფრო მეტად ითრგუნება დაბალ ტემპერატურებზე.

რაც შეეხება ზრდასრული მცენარის მაღალი ტემპერატურის პირობებში ზრდას - ნარბალახებზე მოპოვებული ეს მონაცემები (გარდა *Arabis*-ზე ჩატარებული თერმული გრადიენტის კვლევისა, რომელიც ზემოთ იყო აღწერილი) კარგად ეთანხმება მარცვლოვნებზე მიღებულ მასალას. ორივე შემთხვევაში მაღალმთის სახეობები უფრო ნელა იზრდებიან, ვიდრე დაბლობისა. როდესაც საკები ნივთიერების მარაგი მწირია, წარმოშობის ადგილით გამოწვეული სხვაობა უფრო მეტად არის გამოკვეთილი, ხოლო დაბალი ტემპერატურების პირობებში სხვაობა საპირისპიროა. გამომდინარე იმ ფაქტორთან, რომ საკები ნივთიერებით მომარაგების პირობებს, მცენარის წარმოშობას და ტემპერატურულ რეჟიმს შორის არის მკვეთრად გამოხატული ურთიერთქმედება, როგორც ეს ნაჩვენებია ცხრ. 13.3-ში, შეიძლება ითქვას, რომ დაბლობური მონაცემები, რომლებიც მიღებულია ზრდასრული მცენარეების კულტივირებით (მხოლოდ) მაღალი ტემპერატურის პირობებში მაღალმთის მცენარეების ზრდის მარეგულირებელ ფაქტორებზე საკმაოდ მწირ ინფორმაციას ეკავს. მცენარის ზრდის და ფოთლის განვითარების შესასწავლად ჩატარებული გამოკვლევებისთვის საერთო ლაიტმოტივად შეიძლება ჩაითვალოს ის ფაქტი, რომ ზრდის ტემპერატურა აუფერს

ურთიერთსაწინააღმდეგო ტენდენციებს დაბალ და მაღალ ტემპერატურებზე; მაღალ ტემპერატურებზე დაბლობის მცენარეები იზრდებიან უფრო სწრაფად, ვიდრე მაღალმთის მცენარეები, ხოლო ძლიერ დაბალ ტემპერატურებზე პირიქით – მაღალმთის მცენარეები დაბლობსაზე უფრო სწრაფად იზრდებიან. რომელიმე საშუალო ტემპერატურზე ეს ორივე ჯგუფი თანაბარი სისწრაფით გაიზრდებოდა. შესაბამისად, მაღალმთის და დაბლობის მცენარეების ზრდის თანდაყოლილი მახასიათებლების შესწავლის შედეგები დამოკიდებულია უშუალოდ ექსპერიმენტში გამოყენებულ ტემპერატურულ რეჟიმზე.

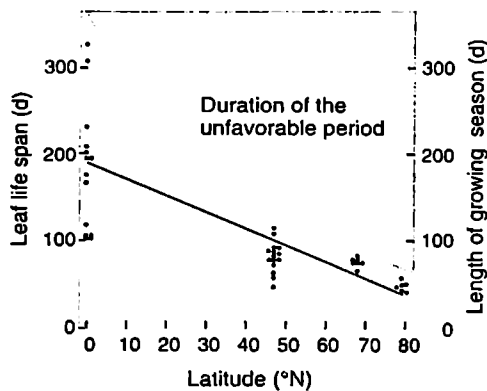
ფოთლების და ფესვების სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული მცენარეთა ფოთლებისა და ფესვების სიცოცხლის ხანგრძლივობა განაპირობებს მცენარის ნახშირბადით და საკვები ნივთიერებებით მომარაგების ბალანსს. ფოთლის სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობის ქვემოთ ივლისსებება დროის ის მონაკვეთი, რომელიც იწყება ფოთლის აღმოცენებიდან ("დაბადებიდან") და სრულდება მისი ფუნქციური მოვალეობის ამოწურვისას, ე.ი. დაბერების ფაზის იმ მომენტში, როდესაც ფოთლის ფართის 5%-ზე მეტი იცვლის ფერს. ფოთლის სიცოცხლის სრული ხანგრძლივობა გულისხმობს მისი დაბერების კიდევ უფრო პროგრესირებას – როდესაც ფართის 95% გაყავისფრდება ან ფოთოლი სულაც ჩამოსცილდება მცენარეს. ფოთლის სიცოცხლის აქტიური მონაკვეთი შეიძლება დაიფოს ორ მკვეთრად გამიჯნულ ფაზად – ფოთლის განვითარების (სანამ ფოთლის ფირფიტა სრულად განვითარდება) და ზრდასრულ პერიოდად. იმდენად, რამდენადც ფოთლის დაბერების პროცესი მნიშვნელოვანად არის დამოკიდებული სავებეტაყო სეზონის ბოლოს ამინდის პირობებზე, ქვემოთ განვიხილავთ მხოლოდ ფოთლის სიცოცხლის ფუნქციონალურ ხანგრძლივობას (რაც სრულიადაც არ ნიშნავს იმას, რომ ფოთლის დაბერების საბოლოო სტადიას არ გააჩნია არავითარი ფუნქცია მცენარის ცხოველმობაში).

ზომიერ სარტყელში მაღალმთის ბალახოვან მცენარეთა ფოთლის სიცოცხლის საშუალო ფუნქციონალური ხანგრძლივობა წლიდან-წლამდე იცვლება. კაბიტატის მიხედვით ეს მაჩვენებელი მერყეობს 68±4 დღიდან (Diemer et al., 1992; 16 შესწავლილი სახეობა)

87±7 დღემდე (Prock, Körner 1996; 14 შესწავლილი სახეობა). სტატისტიკურად ეს მონაკვეთი არანაირ კორელაციურ კავშირში არ არის დაბლობის მცენარეებთან (71±4 დღე; 13 შესწავლილი სახეობა; Diemer et al., 1992 და 78±4 დღე; 16 შესწავლილი სახეობა; Prock, Körner, 1996). ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა წლიდან-წლამდე ცვალებადობდა +15%-ის ფარგლებში, ხოლო ფოთლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა მერყეობდა 41 დღიდან (*Polygonum viviparum*) 93 დღემდე (*Ranunculus glacialis*). იგივე სხვაობები დაფიქსირდა დაბალ სიმაღლეებზე გაურკვეველ მცენარეებში. ბაღში კულტივირებულ მცენარეებში, რომლებიც იზოლირებულად იზრდებოდნენ, ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა უფრო დიდი იყო. ეს უწყვეტი კიდევ უფრო იკვეთებოდა სასუქების დამატებისას (Prock, 1994). ამგვარად, ბუნებრივი კაბიტატების შედარებისას, ფოთლების სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა, სახეობათშორისი ცვალებადობა და ფოთლების სიცოცხლის ხანგრძლივობის მრავალფეროვნება არ განსხვავდება პოპულაციებში, რომლებიც ერთმანეთისგან 2000 მ სიმაღლის სხვაობით არიან დამორბეული. არქტიკულ მაღალმთაში (შვედეთი) 1040 მ სიმაღლეზე ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა საშუალოდ 67±4 დღე ადწევდა (Prock, Körner 1996; 7 შესწავლილი სახეობა). ამგვარად, ამ მკაცრი, სუბზონურით გამოირჩეულ მაღალმთიან რეგიონში ბალახოვანი მცენარეების ფოთლების სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა დაახლოებით 10 კვირას უტოლდება.

გვიანი თოვლისპირა კაბიტატები განსაკუთრებული შემთხვევაა, რადგან აქ ერთი და იმავე სახეობის მცენარეები არსებობენ სეზონის სხვადასხვა ხანგრძლივობის პირობებში. უკლას (Kudo, 1996a) მიერ იაპონიაში ჩატარებული კვლევის მიხედვით *Peucedanum*-ის, *Potentilla*-ს და *Sieversia*-ს (ცველა ბალახოვანი ტყენარეა) ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა კლებულობს იმავე პროპორციით, როგორც კლებულობს სუბსტრატის თოვლისგან თავისუფალი დროის პერიოდი (ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა აღწევს 40-84 დღე, როდესაც თოვლის გარეშე პერიოდი შესაბამისად 67-117 დღეა). ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის შემცირებასთან ერთად, ფოთოლში აზოტის კონცენტრაცია და ფოთლის საექიფიური ზედაპირი იმატებს, ისევე, როგორც ეს სეზონის ხანგრძლივობის განედური გრადიენტის შემთხვევაში ხდება (იხ. მე-10 თავი). საპირისპირო კანონზომიერებაა მარადწმენკე მცენარეებში. მათი ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა მატულობს (მიელი რიგი სუბზონების გამოკვლევის საფუძველზე) ნიადაგის თოვლის საფარისგან თავისუფალი პერიოდის შემცირებასთან ერთად, ე.ი. რაც უფრო ხან-



ნახ. 13.7 მაღალმთის ბალახოვან მცენარეთა ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის დამოკიდებულება ზღ. დ-დან სიმაღლეზე - ფოთლის წარმოქმნიდან მის სიკვდილამდე, ე.ი. ფოთლის დაბერების საშუალო ხანგრძლივობის ჩათვლით (რომელიც ტროპიკებსაგარეთა რეგიონებში, როგორც ცნობილია, დაახლოებით 11-12 დღე ვრძელდება). მაკციეთ ყურადღება ზრდის სეზონის ხანგრძლივობაზე და მაღალ განვლზე დამოკიდებულებას და დაბალ სიმაღლეზე მონაცემთა უფრო დიდ გახვევას (Diemer et al., 1992; Diemer, 1998a).

გრძლივია თოვლის საფარი, მით მეტია ფოთლის სიცოცხლის პერიოდი (Kudo, 1992).

ფოთლის სიცოცხლის ფაზებად დაყოფამ (ფოთლის განვითარებისა და სიმწიფის ფაზები) აჩვენა, რომ ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა წარმოადგენს სიმწიფის ფაზის ხანგრძლივობის ფუნქციას (Prock, 1994). როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ფოთლის განვითარება (25-27 დღე) და კვლევის პროცესი (დაახლოებით 12 დღე) თითქმის არ იცვლება და ნაკლებად არის კორელაციაში ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობასთან. ეს უკანასკნელი, ზომიერი სარტყლის მაღალმთის ბალახოვანი მცენარეების ფოთლებში აზოტის შემცველობასთან სუსტ კორელაციაში იმყოფება. რაც უფრო მეტ ხანს აზერსებენ ფოთლები აქტიურ ცხოველმოქმედებას, მით უფრო ნაკლებია აზოტის კონცენტრაცია შშრალი მასის ერთეულზე. თუმცა, ფოთლები ასაკის მატებასთან ერთად სისქემც იზრდებიან. შესაბამისად, არ არსებობს რაიმე გამოკვეთილი კორელაცია ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობასა და ფოთლის ზედაპირის ერთეულზე აზოტის შემცველობას შორის (Diemer et al., 1992). ზომიერი სარტყლის მაღალმთის ბალახოვანი მცენარეებისთვის დამახასიათებელი ფოთლის სიცოცხლის ხან-

გრძლივობის მცირე ცვალებადობა შეიძლება ჩაითვალოს ფოთლების სხვა მახასიათებლებთან ნაკლები კორელაციის ერთ-ერთ მიზეზად (%N, SLA). თუმცა, გლობალურ კონტექსტში (Reich, 1993), მცენარეთა ფოთლების ფუნქციონირების პროცესი ასახავს ზოგად კავშირს, რომელიც არსებობს ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობას, მეტაბოლურ აქტივობას და ალომეტრიას შორის (Reich et al., 1997).

არქტო-ალპური და ზომიერი სარტყლის მაღალმთის მარადმწვანე მცენარეთა სახეობებში, მცენარის ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა ზრდის სეზონის განმავლობაში ცვალებადობს 1,4-3,8 დღის ფარგლებში (შესწავლილი 16 სახეობა; Karlsson, 1992) და, როგორც ჩანს, არ არის დამოკიდებული ჰაბიტატის ზღვის დონიდან სიმაღლეზე. რამდენიმე წლის განმავლობაში ჩატარებული კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა პოლარულ სარტყელში უფრო მეტია, ვიდრე ზომიერში. თუმცა, განსხვავებული ზრდის სეზონის მქონე კლიმატური ზონების შედარება არ იქნება მართებული, ვინაიდან გაურკვეველია, თუ როგორ უნდა განვიხილოთ მოცემულ კონტექსტში სეზონის პერიოდი. ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის წლების მიხედვით დათვლია ისევე უაზრო იქნება, როგორც ზრდის სეზონების დათვლა, რადგან ეს უკანასკნელები განსხვავებული ხანგრძლივობისაა. ფოთლის სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობის გამოთვლა უფრო მართებული იქნებოდა რამდენიმე კვირის ან თვის განმავლობაში. მაგრამ, ამ შემთხვევაშიც კი, როგორ შეიძლება დაეფიქსირებინათ ამა თუ იმ კონკრეტული კვირის ან თვის "ეფექტურობის ხარისხი"? ადრეული და გვიანი სეზონის პირობებში, როდესაც ჯერ არ დაწყებულა ალმოცენება ან კვლევის ბოლო სტადია, მცენარეებს, სეზონის შუა პერიოდთან შედარებით, განსხვავებული წონა აქვთ. კარლსონმა (Karlsson, 1992) *Ericaceae*-ს მარადმწვანე ბუჩქებში გამოიკვლია ფოთლების სიცოცხლის ხანგრძლივობა სეზონურ ცვალებადობასთან მიმართებაში და ვერ დაადგინა ამ მაჩვენებლის რაიმე დამოკიდებულება სიმაღლესთან, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ფოთლის სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა მაღალმთაში ფაქტობრივად უფრო მოკლეა (7-14 თვე), ვიდრე დაბლობში (11-30 თვე). კარგად არის ცნობილი, რომ მაღალმთის პირობებში წიწვიანები წიწვებს უფრო ხანგრძლივად ინარჩუნებენ, ვიდრე დაბალ სიმაღლეებზე. მაგრამ, მარტში გამოთვლია უჩვენებს, რომ ეს სულაც არ ნიშნავს იმას, რომ ფოთლის სიცოცხლის ფუნქციონალური ხანგრძლივობა ამ ორ ჰაბიტატს შორის შეიძლება განსხვავებული იყოს. ალპებში, ტყის გავრცელების ზედა საზღვართან ახლოს გავრცელებული

Picea abies-ი, წელიწადში ხუთთვიანი ზრდის სეზონისას, ინარჩუნებს წიწვებს 10-12 წლის, ე.ი. 55 თვის, განმავლობაში, ხოლო დაბალ სიმაღლეებზე, წელიწადში რვათვიანი ზრდის სეზონისას, 6-8 წლის მანძილზე, ე.ი. დაახლოებით 56 თვის განმავლობაში.

მაღალმთის მცენარეთა ფოთლების თავისებურებებზე სეზონის ხანგრძლივობის ზეგავლენის შესასწავლად, სანტერესო იქნებოდა "ზუნებრივი ექსპერიმენტის" ჩატარება სხვადასხვა განვლულ გავრცელებულ მცენარეებზე. არის თუ არა მაღალმთის პიკეტაჟების ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა განპირობებული: (1) ზრდის სეზონის ხანგრძლივობით; (2) ცენოზში ფოთლის ახალ ადგილზე აღმოცენების მოთხოვნილებით (დარწმუნების მხრივ სახეობათშორისი ან სახეობათშედა განსხვავება); (3) საკვები ნივთიერებების ნაკლებობით და ფოთლის მოზობიური შემადგენელი კომპონენტების გადაჯგუფების მოთხოვნილებით; (4) ფოთლის დაზიანებით (ცეცა, მათოვანები, ექივოლები და ა.შ.)? უნდა აღინიშნოს, რომ ზემოთ მოყვანილი მე-2 და მე-3 პუნქტები ერთმანეთთან ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირშია.

მაღალმთის მცენარეთა ფოთლის ზრდის დინამიკა, რომელიც მოიცავდა ეკოტაქსონულ ტროპიკებს, ყველაზე დაწერილებით შისწავლა დიემერმა (Diemer, 1998a, b). ეკვალორში, 4000-4600 მ-ზე, ბალახოვან მცენარეთა 16 სახეობაში, ფოთლის სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა (ამ შემთხვევაში ფოთლის სენილოზობის პერიოდის ჩათვლით) უტოლდებოდა 193±19 დღეს, მაშინ, როდესაც ალაპებში, იგი 80-90 დღეს არ აღემატებოდა. ამგვარად, ტროპიკებში ფოთლის სიცოცხლე ირრეკრ და უფრო მეტად ხანგრძლივია, მუსუდეკად იმისა, რომ ტროპიკების მაღალმთაში ტემპერატურული და რადიაციული რეჟიმები საკმაოდ წააგავს ზომიერ სარტყლის მაღალმთაში არსებულ პირობებს (Diemer, 1996; იხ. მე-4 თავი). დიემერმა შეამჩნია აგრეთვე, რომ ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის სახეობათშორისი ცვალებადობა საგრძობლად მატულობს სიმაღლის კლასისთან ერთად (ნახ. 13.7). ამგვარად, როგორც ჩანს, ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა სულ უფრო მეტად არის დამოკიდებული ზრდის სეზონის ხანგრძლივობაზე – რაც უფრო მოკლეა ეს უკანასკნელი, მით უფრო მატულობს ამგვარი დამოკიდებულება (ზემოთ მოყვანილი 1-ლი პუნქტი). თუკი სეზონის ხანგრძლივობა არ მოვევლინებთ შემადგენლებელ ფაქტორად, მაშინ ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობას განსაზღვრავს მცენარის საციოცხლო სტრატეგია, რაც ფართო არჩევანის საშუალებას იძლევა. ასეთი ვითარება კარდად არის გამოკვეთილი ტროპიკული მაღალმთის მცენარეთა ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის

ფართო სპექტრის არსებობის სახით. ტროპიკებისთვის დამახასიათებელი ფოთლის სიცოცხლის უფრო მაღალი ხანგრძლივობა, მუდმივი ზრდის სეზონის გარდა, როგორც ჩანს, დამოკიდებულია ფოთლის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის ინვესტირების უფრო დიდ მაჩვენებლებზე (Körner, 1989b). ამავე დროს, ტროპიკებში დღის ხანმოკლე ნათელი პერიოდი (12 სი), ზომიერი სარტყლის მაღალმთასთან (15 სი) და არქტიკის მაღალმთასთან (24 სი) შედარებით, ამკირბის ფოტოსინთეზურად ეფექტური ცვალებადობის განვლობიერ გრადიენტს ფოთლის სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობასთან მიმართებაში (Diemer, 1998a).

ტროპიკებში 4060 მ სიმაღლეზე გავრცელებულ ბუნებში ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა 4-22 თვის ფარგლებში მერყეობს (Diemer, 1998b). ეს აეკტორი მიედა იმ დასკვნაზე, რომ ტროპიკულ მაღალმთაში ამ მაჩვენებლის მიხედვით ფოთლომცვენი და მარადმწვანე მცენარეები ერთმანეთისგან არ განსხვავდება. ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა კირეღაციაში იყო წონის ერთეულზე აზოტის რაოდენობასთან და არა ფოთლის ფართის ერთეულზე არსებულ აზოტის კონცენტრაციასთან. კიდევ ერთხელ უნდა აღინიშნოს, რომ მოკლე სასიცოცხლო ციკლის მქონე ფოთლებთან შედარებით, ხანგრძლივად მცხოვრები ფოთლები უფრო სქელია (და აქვთ დაბალი SLA). ეკვალორში დიემერის მიერ შესწავლილი ბუნებების ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა ნაკლებად იყო დამოკიდებული აზოტის კონცენტრაციაზე ან SLA-ზე. ზემოთ ხსენებულ მაღალ განვლულზე გავრცელებულ *Ericaceae*-ს წარმომადგენლებში, სევენის პერიოდის ხანგრძლივობისგან დამოკიდებლად, ფოთლის აქტიური სიცოცხლის ხანგრძლივობა 7-19 თვეს შეადგენს, ხოლო ტროპიკულ სარტყელში ეს მაჩვენებელი ირრეკრ დაბალია. ტროპიკებში, მცენარის ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობას და ფოთლის ინიციაცას შორის უშუალო კორეკაცია არ იყო დადგენილი (Diemer, 1998a). ტროპიკებში თვის განმავლობაში ბალახოვანი მცენარის საშუალოდ 1,6 ახალი ფოთლი ჩნდება. ზომიერ სარტყელში ფოთლის ინიციაცა მერყეობს – მისი სიჩქარე ზრდის საზონის დასაწყისში 3-4-ს უტოლდება, ხოლო მოვიანებით იგი ნულს უახლოვდება. ალაპებში ფოთლის ინიციაციის საშუალო სიჩქარე (მიეული სეზონის განმავლობაში) ტროპიკების მსგავსი აღმონდა (1,4).

შეჯამების სახით აღვნიშნავთ, რომ მაღალმთის მცენარეთა ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა მკვერად მერყეობს ტროპიკებში და ბეკრად უფრო ნაკლებად იცლება ზომიერი სარტყლისა და არქტიკის მაღალმთაში. ზომიერი სარტყლის მაღალმთის ბალახოვანი და მერქნაში მცენარეების ფოთლის სიცოცხლის ხანგრ-

ბლივობა მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება დაბლობის მცენარეთა იგივე მაჩვენებლისგან (ტროპიკების მაღალ-მთისა და დაბლობის მცენარეთა შედარება იხ. Reich, 1993).

ზომიერ და მაღალ განედებზე ბალახოვანი მცენარეებისა და მარადმწვანე ქონდარა ბუჩქებისათვის დამახასიათებელი "ქვეყნის" მოდელი განსხვავდება ფოთლომცენი ხეებისა და ბუჩქების მოდელისაგან. კერძოდ, ისეთი გვარების სახეობებმა, როგორიცაა *Betula*, *Sorbus*, *Larix*, *Vaccinium*, *Ribes*, *Lonicera* და სხვ., მაღალ სიმაღლეებზე უნდა დაასრულონ წლიური ციკლი ბევრად ნაკლები ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის პირობებში, ვიდრე ამას ადვილი აქვს დაბლობში.

ზომიერ სარტყელში მოპოვებული ინფორმაცია მუთითებს იმაზე, რომ მაღალმთის მცენარეები სეზონის ხანგრძლივობის ცვალებადობას პასუხობენ ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის რეგულირებით. საწინააღმდეგო პროცესს აქვს ადვილი მაღალ განედებზე — ზრდის პერიოდის უფრო დიდი ხანგრძლივობა განაპირობებს ფოთლების ერთგვაროვანი და დავგუფებების წარმოქმნას. მაღალმთაში თოვლიანი ჰაბიტატების სახეობები განსაკუთრებულ შემთხვევას წარმოადგენენ. მათ, ისევე, როგორც ცხელი უდაბნოების ეფემერიდებმა, თავი უნდა გადაირჩინონ ფოთლის სიცოცხლის ძალიან მოკლე პერიოდის მანძილზე. ბალახოვან მცენარეებში ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივი პერიოდი ემთხვევა ფოთლის ფართის ერთეულზე ნახშირბადის დაბალ შემცველობას და აზოტის მაღალ კონცენტრაციას (Körner, 1989b; Kudo, 1996a).

ფესვებში ნივთიერებების მმოცვლა დამოკიდებულია მცენარის სასიცოცხლო ფორმაზე (ბუჩქი, ნაირბალახი, მარცვლოვანი). სახეობაზე და ფესვის ტიპზე. მასიური საყრდენი ფესვები იმდენივე ხანს ცოცხლობენ, რამდენსაც თითო მცენარე, ხოლო წვრილი ფესვები შესაძლოა ყოველწლიურად შეიცვალოს. ცივი კლიმატის პირობებში ზოგიერთი მცენარე ყოველწლიურად ანახლებს წვრილი ფესვების 2/3-ს. ამის მაგალითია არქტიკული ბალახოვანი მცენარე *Phippsia algida* (Bell, Bliss, 1978). სხვა მცენარეებში კი ფესვების უმეტესობა 5-6 წელიწადს ცოცხლობს (Shaver, Billings 1975).

ბელისა და ბლისის (Bell, Bliss, 1978) მიერ ზომიერი სარტყლის მაღალმთის ბალახოვან მცენარეთა კვლევისას აღმოჩნდა, რომ წვრილი ფესვები 3-4 წელიწადს ცოცხლობდნენ (მაგ., *Ranunculus*, *Alopecurus*), ხოლო *Carex*-ის და *Luzula*-ს სახეობების დამატებითი ფესვები კი — 7-10 წელიწადს. მაღალმთის მცენარეთა თანასაზოგადოებაში, რომელშიც დომინირებდა *Carex curvula*, შაპი და კორნერმა (Schäppi, Körner, 1996) აღმოაჩინეს, რომ წვრილი ფესვების ბიომასის წლიური მატე-

ბა ფესვების მოლიანი ბიომასის 1/6-ს შეადგენდა. სხვადასხვა მეთოდოლოგიური მიდგომების შედარების შედეგად დადგინდა, რომ ამ სახეობათა ფესვები 20 წელიწადს ცოცხლობენ და ძირითადი ფესვები იმავე ასაკისაა, როგორც რიზომების სტეკია, რომელთაგანაც ისინი წარმოიქმნენ (Mäler, Grabherr, 1983). ნახ. 12.6-ზე ნაჩვენებია, რომ *Carex curvula*-ს ძირითადი ფესვები ინახუნდნენ ნახშირბადის იზოტოპს უტანადიან 2 წლის განმავლობაში. *Carex bigelowii*-ში აღმოჩენილია 11 წლის ასაკის ფესვები (Jónsdóttir, Callaghan, 1988), ხოლო კალაჰანი და თანაგვტორები (Callaghan et al., 1991) თავიანთ მიმოხილვაში მიუთითებენ მთელ რიგ გამოკვლევებულ შრომაზე, რომელთა მიხედვით ზოგიერთ ბუჩქში და მთავარლერძიან ფესვთა სისტემის მქონე ბალახოვან მცენარეში აღმოჩნდა კიდევ უფრო დიდი ასაკის ფესვები (იხ. "მაღალმთის ფესვების მორფოლოგია", Daubenmire, 1941; Holch et al., 1941).

აღსანიშნავია, რომ აქტიური ახალგაზრდა გვერდითი ან დამატებითი ფესვების ცვლა საკმაოდ სწრაფია. თამამად შეიძლება ითქვას, რომ მაღალმთის ცივ ნიადაგებში ფესვთა სიცოცხლის ხანგრძლივობა აჭარბებს დაბლობის მცენარეების იგივე მაჩვენებელს. მათი სარტყლის დაბლობის მცენარეებისგან განსხვავებით, ფესვების სიცოცხლის ხანგრძლივობა არქტიკასა და მაღალმთაში უფრო მაღალია. ეს ფაქტი შეიძლება ჩაითვალოს ერთადერთ ლოგიკურ ახსნად იმისა, რომ ამ ორ ჰაბიტატში მცენარეების ფესვების მასა უფრო დიდია, ვიდრე ზომიერი სარტყლის დაბლობში (იხ. მე-12 და მე-15 თავები). როგორც მე-12 თავში იყო ნაჩვენები, ცივ ნიადაგებში ფესვები, მოცადად, უფრო წვრილია, ვიდრე თბილ ნიადაგებში. თუმცა დაბალი ტემპერატურა, მოცემული სახეობის თუ ეკოტოპის ფარგლებში, გარკვეულწილად, ხელს უწყობს ფესვების გასქელებას. ამგვარად, როგორც ჩანს, მაღალმთის მცენარეებში ფესვების განვითარების დინამიკა განსხვავდება ფოთლების განვითარების დინამიკისგან. ეს კი დაკავშირებულია ზრდის ცივი სეზონის პირობებში ნიდავის ზედაპირის ზემოთ და ქვემოთ არსებულ განსხვავებულ მცენარის თერმულ რეჟიმთან.

დასკვნის სახით აღვნიშნავთ, რომ წინამდებარე თავში მოცემული მასალა (რომელიც ძირითადად ეყრდნობა ცალკეული მცენარეების ფოთლებისა და ფესვების შესწავლის შედეგებს) გვაწვდის მაღალმთის მცენარეთა მცირე ზომისა და ცენტრის დაბალი პროდუქტიულობის გარკვეულ, თუმცა არა ამომწურავ ახსანას. ზოგადად, ოპტიმალური ზრდის პირობებიშიც კი, მაღალმთის მცენარეები უფრო ნელა იზრდებიან, ვიდრე დაბლობისა. არ არსებობს გამოკვეთილი, მცენარის ზრდის პროცესთან დაკავშირებული მიზეზი იმისა, თუ რატომ არიან ტრო-

პიკური მალაღმობის მცენარეები უფრო ტანმაღალი, ვიდრე ზომიერი სარტყლისა თუ სუბარქტიკული მალაღმობის მცენარეები. თუმცა ფოთლის განვითარების დინამიკა, როგორც ჩანს, მეტად არის დაკავშირებული ზრდის სეზონის ხანგრძლივობაზე. ამ უკანასკნელის შემცირებასთან ერთად, არც ფოთლის ინიციატია და არც ზრდის ინტენსივობა არ არის დამოკიდებული მცენარის განედობრივ მდებარეობაზე.

პასუხი კითხვაზე — "არის თუ არა მალაღმობის მცენარეების ფესვების და ფოთლების განვითარება უფრო ნელი, ვიდრე დაბლობის მცენარეების?" — დამოკიდებუ-

ლია ტემპერატურულ რეჟიმზე. მაღალ ტემპერატურაზე მალაღმობის მცენარეები დაბლობისაზე უფრო ნელა იზრდება, ხოლო დაბალ ტემპერატურაზე საპირისპირო კანონზომიერებას აქვს ადგილი. როგორც ჩანს, მცენარეთა ზრდის სრულყოფილი ფუნქციონალური ანალიზისთვის საჭიროა ზრდის ახალი მაკონტროლირებელი ფაქტორების განხილვა, რადგან ტრადიციული მეთოდებით მალაღმობის მცენარეების "ჯუჯა ხასიათის" ახსნა ვერ ხერხდება. სწორედ ეს იქნება მომდევნო თავის შინაარსი.

მცენარის ზრდის პროცესის უჯრედულ დონეზე შესწავლა, ტრადიციულად, მაღალბიოს მცენარეთა ეკოლოგიის კვლევის საგანს არ წარმოადგენს. აღიარებულ ფაქტად ითვლებოდა, რომ თუკი მცენარე ცხოველმოქმედების აქტიურ ფაზაშია და მის მერისტემაში საკმარა რაოდენობის ნახშირბადის ასიმილაცია, ახალი უჯრედი თავისთავად წარმოიქმნება. მაგრამ, ეს ყოველთვის ასე არ ხდება. ახალი უჯრედის ფორმირება მოიცავს სინთეზის მთელ რიგ სტადიას და ყველა მათგანი პოტენციურად ისევე მერისტობიარეა დაბალი ტემპერატურების მიმართ (და ზოგჯერ კიდევ უფრო მეტადაც), როგორც უჯრედის ფორმირებისთვის საჭირო საშუალო მასალის, განსაკუთრებით კი ფოტოსინთეზის ქიმიური პროდუქტების და ამინომჟავების, წარმოების პროცესს.

ახალი ქსოვილის ფორმირებისთვის საჭიროა შემდეგი სტადიები:

1. გენეტიკური ინფორმაციის და ემბრიონული უჯრედების კლაეწარმოება;
2. უჯრედის მასის მატება – უჯრედის კედლის ფორმირება, დიფერენციაცია და ფუნქციონალური ერთეულების შექმნა;
3. სინთეზის ყველა ამ პროცესის ასამუშავებლად საჭირო ენერჯია, რომლის წყაროა მცენარის ზრდის დროს ამოქმედებული სუნთქვის მექანიზმი.

როდესაც ტემპერატურა გარკვეულ ჯვარა ზღვარს ჩამოცდება ყველა ეს პროცესი ჩერდება. ბუნებრივია, ისმის კითხვა – იჩვევს თუ არა დაბალი ტემპერატურა მათ თანაბრად შეზღუდვას, და არის თუ არა ასეთი შეზღუდვის წერტილი ფოტოსინთეზის შეზღუდვის იგივე მაჩვენებელზე უფრო მაღალი ან დაბალი. დაბალ ტემპერატურაზე ზრდის შეზღუდვაც უწინმენდლოვანეს ფაქტორად სწორედ ის პროცესი იქნება, რომელიც დაბალი ტემპერატურისადმი ყველაზე მერისტობიარეა. მაღალბიოს მცენარეების განვითარების ეკოლოგიის ასპექტებისადმი მიძღვნილი ეს მოკლე მიმოხილვა, დაეყრდნობა ფრად მწირ ფაქტობრივ

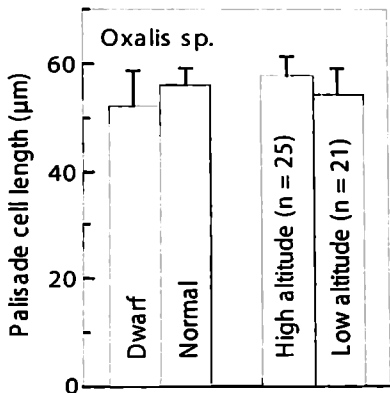
მასალას, მაგრამ ეს მასალა შეეხება ცოგი კლიმატის პირობებში მცენარეების არსებობის ყველაზე ნაკლებად შესწავლილ ასპექტებს.

უჯრიდის და მცენარის ზომები

რატომ არის მაღალბიოს მცენარეები, და განსაკუთრებით მათი ფოთლები, ასე მცირე ზომის? იქნებ ისინი უფრო პატარა ან უფრო ნაკლებ უჯრედებს შეიცავენ? ასუსხი მარტივია და მოკლე: მაღალბიოს მცენარეებში უჯრედები არ არიან უფრო პატარა, ვიდრე დაბლობის მცენარეებში, უფრო მეტად, მაღალბიოს უკიდურეს კაბიტატებში ზოგიერთი მცენარის ქსოვილებს ახასიათებს არაბუნებრივად დიდი ზომის უჯრედები (Kümer et al., 1989a). შესაბამისად, მაღალბიოს მცენარეები და მათი ფოთლები უფრო ნაკლები რაოდენობის უჯრედებს შეიცავენ, ვიდრე დაბლობის მცენარეები – ისინი ნაკლები რაოდენობის უჯრედებს ქნიან. მაღალბიოს მცენარის ექსტრემალური ვეუჯა ფორმებიც კი (ნახ. 14.2) უფრო მცირე ზომის უჯრედის წარმოქმნის ტენდენციას არ ავლენენ. იგივე მოვლენას ადგილი აქვს ხელოვნურად ვეუჯა ფორმად (ბონსაი) გაზრდილ მცენარეებში (Kümer et al., 1989c). უჯრედის ზომა მცენარის ყველაზე კონსერვატიული (გარკვეულ ფარგლებში) თავისებურებაა, დამოუკიდებლად იმისგან, არის თუ არა მისი მცირე ზომა ფენოტიპურად, ან გენოტიპურად განპირობებული, ანდა წარმოადგენს თუ არა იგი რეაქციას გეაღვაზე, საკვები ნივთიერებების ნაკლებობაზე, შხის მაღალ რადაციანზე თუ დაბალ ტემპერატურაზე (Kümer, Pelaez Menendez-Riedl, 1989). მაგალითად, ნახ. 14.2 ნაჩვენებია, რომ მაღალ ანდეზში გაერკლებულ დედამინის ალპათ ყველაზე პატარა ზომის ზრდასრულ ვასკულარულ მცენარეს საკმაოდ "ნორმალური" ზომის უჯრედები აქვს. ერთი ცალკეული ვასკულარული მცენარის ან სახეობების ფარგლებში ფოთლის ზომის გენოტიპურად ან სტრესული პირობების მიერ გამოწვეული ვარიაცია, მეტწილად, დამოკიდებულია წარმოქმნილი უჯრედების რაოდენობაზე, და არ არის, ან ნაკლებ



ნახ. 14.1. უჯრედის სამყარო. რა იწვევს ზღ. დ-დან ღიდ სიმაღლეებზე მცენარეთა ზომის შეცოიერებას და შენელებულ ზრდას? ფოტოზე ნაჩვენებია ჩრდილოეთ არგენტინაში კუმბრეს კალნაკუიესის მთებში 4200 მ-ზე გაერცლებული მსოფლიოში ყველაზე მცირე ზომის მაღალმთის ჭურჭლოვანი მცენარეები. *Oxalis*-ის და *Geranium*-ის ეს ორი მინიატურული ინდივიდი (აგრეთვე *Lototische*-ს, *Muehlenbergia*-ს, *Druba*-ს და *Crassula*-ს ზოგიერთი სახეობა, რომლებიც აქ არ არის ნაჩვენებო) სრულიად ზდასრულია და აქვთ თესლწარმოქმნის უნარი (უჯრედის ზომასთან დაკავშირებული მონაცემები იხ. ნახ. 14.2-ზე). ეს კაბიტატი აღმოაჩინა ს. ჰელომ (S. Halloy).



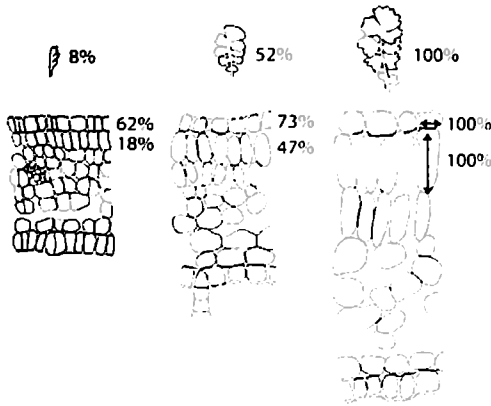
ნახ. 14.2. 4200 მ სიმაღლიდან აღებული ქონდარა მცენარის *Oxalis*-ის (ნაჩვენებო ნახ. 14.1-ზე) ფოთლების უჯრედების ზომა არ განსხვავდება 3000 მ-ზე აღებული მონათესავე სახეობების უჯრედების ზომისგან და ასევე არ განსხვავდება მაღალმთისა და დაბლობის მცენარეთა უჯრედის ზომის საშუალო მონაცემებისგან, რომლებიც განსილულია ნახ. 11.3-ში. ამჟვარად მაღალმთის მცენარეთა ჯეჯა ფორმა არ არის განპირობებული მათი უჯრედების მცირე ზომით.

ბად არის უჯრედის საბოლოო ზომის ცვალებადობით განპირობებული.

მე-13 თავში აღნიშნული იყო, რომ ბალახოვან მცენარეებში, ზომიერ და სუბარქტიკულ სარტყლებში, მაღალმთაში და დაბლობში, ფოთლის ფორმირებას ადმოცენებიდან საბოლოო ზომის მიღწევამდე ესაჭიროება დაახლოებით 3-4 კერია. ამ დროის უმეტესი ნაწილი ხმარდება ქსოვილის მასის მატებას (სტადია მეორე, იხ. ზემოთ), რადგან, როდესაც ფოთოლი საბოლოო ზომის 30-40% მიაღწევს უჯრედის დაყოფა სრულდება, ხოლო უჯრედების უმეტესი ნაწილი წარმოიქმნება ფოთლის სიციხის ადრეულ ფაზაში (როდესაც ფოთლის ზომა ზრდასრულის მხოლოდ 10% აღწევს, Dale, Milthorpe, 1983; ნახ. 14.3). საშუალოდ, მაღალმთის მცენარის ფოთოლი შეიცავს დაახლოებით 10-ჯერ უფრო ნაკლებ უჯრედს (დამოკიდებულია ფოთლის სისქეზე) და აგრეთვე დროის ერთეულში წარმოქმნის 10-ჯერ უფრო ნაკლებ ზრდასრულ უჯრედს, რადგან მაღალმთის მცენარეები წარმოქმნიან იგივე (ან ნაკლები) რაოდენობის ფოთლებს თითოეულ ამონაყარში და მათი ცალკეული ფოთლის საშუალო ფართი 10-ჯერ უფრო მცირეა, ვიდრე დაბლობის მცენარეებში (Kömer et al., 1989a).

ფოთლის ზომა განისაზღვრება მისი განვითარების აღ-

Leaf development in *Geum reptans*, Alps 2600 m



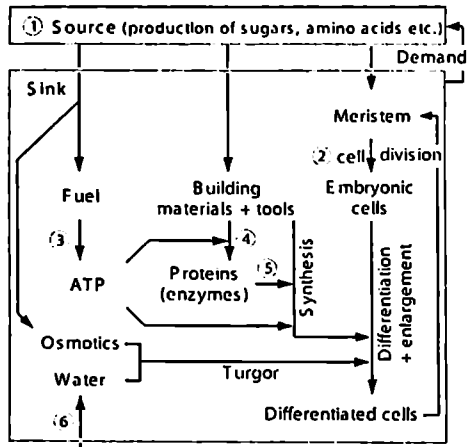
ნახ. 14.3. *Geum reptans*-ის ფოთლების კრილი განვითარების სხვადასხვა ფაზაში (სინჯები აღებულია ალპებში 2600 მ-ზე) მაკროთ ყურადღება, რომ ფოთლების უქტესობა შეიძინება მამინ, როდესაც ისინი საბოლოო ფარის 8%-ს აღწევენ ფოთლის ზომამდე ზრდა მენტრილად არის უჯრედის გაწვდვის და უჯრედშიონის სიგრძის გაზრდის შედეგი (Körner, Pelacz-Meisdeez Riedl, 1989).

რეულ სტადიაში (ნახ. 14.3) და, როგორც მრავალი წლის მანძილზე იყო ცნობილი, ეპიდერმული უჯრედის წარმოქმნის დასრულება, ე.ი. საბოლოოდ ჩამოყალიბებული ორგანოს ირგვლივ გარსის შექმნა, უჯრედის ზომის განმსაზღვრელ ძირითად ფაქტორს წარმოადგენს (Dale, 1988). მაღალმთის მცენარეები ამ მიმართებით არ უნდა წარმოადგენდნენ გამონაკლისს. როგორც კვლევებმა აჩვენეს, მაღალმთის და დაბლობის ნაირბალახებში ეპიდერმული უჯრედების დაყოფა (გარდა ბაგეების ფორმირების პროცესისა) ბევრად უფრო ადრე სრულდება, ვიდრე მეზოფილის უჯრედების (Körner, Pelacz-Mendendez Riedl, 1989). თუკი უჯრედების რაოდენობა, და შესაბამისად ფოთლის ზომა, განისაზღვრება ფოთლის განვითარების ასეთ ადრეულ სტადიაში, ცალკეული ზრდასრული ფოთლის ზომა არ შეიძლება იყოს განპირობებული "საშენი მასალის" (მაგ., ფოტოასინთეზის) მოწოდების ინტენსივობაზე (როდესაც ფოთლების რაოდენობა საბოლოოდ დაეკისრება რესურსებისადმი მოთხოვნილება ფრად დაბალია). უფრო სავარაუდოა, რომ უნდა განხორციელდეს გარკვეული პროგრამა (სქემა), რომელიც ასახავს გენოტიპური საზღვრების ფარგლებში და ზრდის კონტროლის

გათვალისწინებით, მთლიანად მცენარის რესურსების მოწოდების სტატუსს. როგორც ადრე იყო აღნიშნული, უჯრედის ზომა ნაკლებად განიცდის ცვალებადობას და შესაბამისად, ეს გარეობა ეკრ ასხნის იმ ფაქტს, რომ მაღალმთის მცენარეები და მათი ფოთლები მონათესავე დაბლობის მცენარეებსა და მათ ფოთლებზე საშუალოდ 10-ჯერ მცირეა. აქ უპირანი და საინტერესოა ითქვას, რომ უჯრედის ზომას და გენომის სიდიდეს შორის არსებობს გარკვეული კორელაცია. გრაიმმა (Grime, 1983) შენიშნა, რომ დაბალ სიმაღლეზე მცენარეებს, რომელთა ფოთლები იშლება ადრე გაზაფხულზე (როდესაც ტემპერატურა დაბალია), უფრო დიდი უჯრედები და დიდი ჰაპლოიდური გენომი აქვთ, ვიდრე შედარებით თბილ პერიოდში აქტიურ მცენარეებს. ამ ავტორის მიხედვით, უფრო დიდი უჯრედის უპირატესობა იმაშია, რომ ფოთლის განვითარების ადრეულ სტადიაში იგი უფრო ნაკლებად არის დაზოკიდებული უჯრედის დაყოფის პროცესზე, მეორეს მხრივ, ზოგიერთი კვლევის მიხედვით, გენომის ზომა კორელაციაშია უჯრედის დაყოფის ციკლთან (Francis, Barlow, 1988; Dale, 1992; Creber et al., 1993). დიდი გენომის მქონე უჯრედები, როგორც ჩანს, დაყოფაზე უფრო მეტ დროს ხარჯავენ. მაღალმთის მცენარეები უჯრედის ზომის მიხედვით მსგავსია, თუკი ადამიანს რამდენიმე სახეობა, რომლებიც დიდი ზომის უჯრედები აღმოაჩნდა (მაგ., *Oxyria digyna*). როგორც ბენეტი (Bennett, 1987) შენიშნავს, გენომის ზომა სახეობებს შორის გაცილებით უფრო ცვალებადია, ვიდრე უჯრედის ზომა. შესაბამისად, უჯრედის ზომის კონტროლირება უფრო რთული უნდა იყოს, ვიდრე დნმ უჯრედის მოცულობის თანაფარდობის გარკვეულ ფარგლებში შენარჩუნება.

მიტოზი და უჯრედის დაყოფის ციკლი

ჩვენ არ შეგვეცდარია ლიტერატურაში ინფორმაცია იმის შესახებ, რომ დაბალი ტემპერატურების პირობებში ამ თავის შესავალში ხსენებული სამი კომპონენტი შეიძლება ქსოვილის ზრდის შეზღუდვით აღმოჩნდეს. შესაბამისად, მოძვენო განხილვა დამყარებულია არაბადიკური გზით მოაოგებულ მასალაზე და მეტწილად საკულაციო კიურია. თუკი დაბალ ტემპერატურებზე რესურსების ნაკლებობა ზღუდავს ან ატვის ფორმირებას ან უჯრედის კვლის ან ორგანოების სინთეზს. მაშინ ყველაზე მეტად სავარაუდოა ეს მოხდეს მეორე სტადიის დროს (იხ. ამ თავის შესავალი), რომელიც ამ შემთხვევაში ყველაზე კრიტიკული ფაზაა, რადგან სწორედ ამ დროს არის რესურსებზე და მათ გამოყენებაზე ყველაზე დიდი მოთხოვნილება. საწვავის ხარჯის და ქსოვილის მასის განვითარების



ნახ. 14.4. ქსოვილის ზრდაში მონაწილე ძირითად პროცესების სქემატური დაგეგმვა. როცხები მოუთხოვენ იმ წერტილის, სადაც დაბალი ტემპერატურები შესაძლოა იყოს ზრდის შემზღვევადი ფაქტორი. ყველა ცალკეული პროცესი უთითობდაკამირებულია (იხ. ტექსტი). თვალსაჩინოებისათვის: უჯრედის დაყოფის პროცესის (2) საწვავი ნივთიერებები და სუბსტრატით მომარაგება ამ სქემაში მოცემული არ არის, რადგან მათი ენერგოტედალობა ბევრად დაბალია, ვიდრე ემბრიონული უჯრედების პოპულაციის ზრდის და დიფერენციაციის პროცესისათვის საჭირო ენერჯის რაოდენობა.

თვალსაზრისით უჯრედის დაყოფა ამ პროცესის ყველაზე "იფხვად ღირებულები" ნაწილია. მოვიანებით იქნება მოყვანილი აგრეთვე დამატებითი მიზეზები იმისა, თუ რატომ არ არის ემბრიონული უჯრედების წარმოქმნის ინტენსივობა მაღალბიოსი მცენარეების ზრდის განმსაზღვრელი ფაქტორი (თუკი ასეთი საერთოდ არსებობს).

I და II სტადიების ერთმანეთისგან განცალკევება მხოლოდ ხაზს უსვამს იმ ფაქტს, რომ გენომის რეპლიკაციასა (დნმ-ის პაკეტების შემცველი წერილი წყლის ბუმბულების" ფორმირება) და მომდევნო მასის განვითარებას (უჯრედის ზრდა და დიფერენცირება) შორის მნიშვნელოვანი განსხვავებაა. რეალურად, ორგანოს ფორმირების პროცესი კომპლექსური მოვლენაა და ერთი სტადიის არსებობა მეორეს გარეშე შეუძლებელია (ნახ. 14.4). ნათელია, რომ უჯრედის დაყოფის გარეშე არც დიფერენცირებას ეწეობდა ადგილი. საკითხავია, მოხდებოდა თუ არა უჯრედის დაყოფა უჯრედის დიფერენციაციის გარეშე? დიდი ხნის განმავლობაში ეს ვერ მოხერხდებოდა, რადგან ქსოვილი დაიშლებოდა. შესაბამისად, მცენარის ქსოვილის

ფორმირების ყველაზე შრომატევადი ნაწილის – დიფერენციაციის ინტენსივობა ასე თუ ისე შეკიდული იქნება უჯრედის დაყოფის პროცესთან.

რომელია ნახ. 14.4-ზე წარმოდგენილი კრიტიკული სიტუაციები, რომლებიც დაბალ ტემპერატურებზე გამოიწვევდა მაღალბიოსი მცენარეების ზრდის შეფერხებას? წინა სამი თავის მიხედვით ყველაზე საეარულოა პირველადი პროდუქტებით მომარაგების (1) შეფერხება. ასევე, ცივი კლიმატის პირობებში წყლით მომარაგება უშუალოდ შემთხვევასა მალიმბიტრებულ ფაქტორად არ მოგველინება (მე-9 თავი). შესაბამისად, გვერება შემზღვევადი ფაქტორების სამი ვკვფუთ: უჯრედის დაყოფის უშუალო შეზღუდვა (2), სინთეზის პროცესის ატფ-ით მომარაგების შეზღუდვა (3), და სკოთორე სინთეზის პროცესების შეზღუდვა; (4) ენზიმების სინთეზი და მიმოცემა და (5) უჯრედის კედლების ფორმირება და ორგანულების დიფერენციაცია. (3), (4) და (5) სტადიას, შესაძლოა, ერთნაირი კონეტყა პქირდეთ და, შესაბამისად, წარმოდგენდნ ერთ საერთო მეტაბოლურ ფუნქციას, როგორც ეს ივარაუდეს კრიდლმა და თანავეტორებმა (Criddle et al., 1997), მაგრამ მექანიზმები ერთნაირი არ არის და ამიტომ მნიშვნელოვანია ერთმანეთისგან გავარჩიოთ ზრდის შეზღუდვა "საწვავის" და "პროცესის" გზით. არსებულ მონაცემებზე დაყრდნობით, დაბალ ტემპერატურებზე სინთეზის დროს "საწვავის" სიმწირე არ უნდა იყოს შემზღვევადი, რადგან აქ შაქრები დიდი რაოდენობითაა (იხ. მე-12 თავი) და დაბალ ტემპერატურებზე ქსოვილების ფორმირებისას მათი კონცენტრაცია არ იზრდება (Francis, Barlow 1988). თუკი, ლიტერატურაში ბევრჯერ აღწერილი ფოთლის მოხაზულობის ცვლილება, რომელიც აღმოჩნდა დამოკიდებული ზრდის ტემპერატურაზე, უნდა იყოს დაკავშირებული სუბსტრატის დიფუზიის ბარიერებზე, რომლებიც წარმოიქმნება ფოთლის მარღვთაშორის დონეზე და მატულობს ტემპერატურის კლებასთან ერთად (Fischer, 1960). ძნელია დანამდვილებით იმის თქმა, რომ შაქრების კონცენტრაცია არის ატფ-ის წარმოების მალიმბიტრებულ ფაქტორი, როგორც ეს ივარაუდა ზოგიერთმა მეკვლევარმა (Dahl, 1986; Criddle et al., 1997), რადგან შეიძლება არსებობდეს სხვა პროცესები, რომლებიც თანამონაწილეობენ ზრდის პროცესის შეზღუდვაში. შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ დაბალ ტემპერატურებზე მიტოქონდრიული აქტივობის შემცირება კომპენსირდება მათი რაოდენობის მატებით (Miroslavov, Kravkina, 1991). შედეგად, ცივი კლიმატის პირობებში, დაბალ ტემპერატურებზე ქსოვილის სინთეზის ინტენსივობა ხშირად უტოვდება უფრო თბილ პაბიტატებში გავრცელებული მცენარეების ქსოვილების იფივე მაჩვენებელს, რაც აკლიმატიზაციის შედეგია (იხ. მე-11 თავი). თუკი განვიხილავთ (4) და (5) პროცესებს, ჩვენ წმინდა საკულებაციის პირობებში აღმოვჩნდებით.

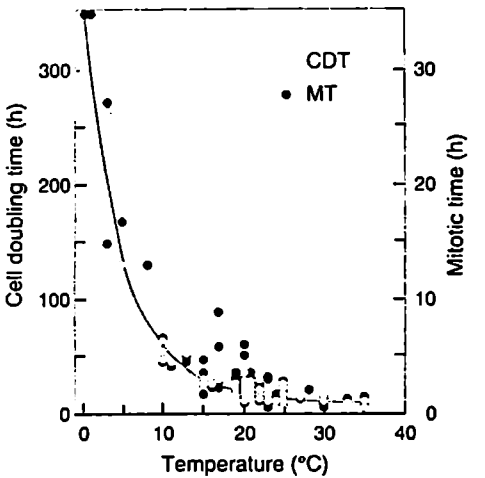
რადგან ისინი მალაღმობის მექანიზმებში არ იყო შესწავლილი, მაგრამ აშკარაა, რომ პროტეინების მეტაბოლიზმისა და უჯრედის სტრუქტურების სინთეზის თრამული მექანიზმი აუცილებლად უნდა არსებობდეს. ორი მიზეზის გამო შეუძლებელი იქნებოდა ყურადღების გათმობა უჯრედის დაყოფაზე (2). გაერ ერთი, უჯრედის დაყოფის შეიძლება აღინუსხოს ბუნებრივ პირობებში და მეორეც, იმიტომ, რომ უჯრედის დაყოფის და დიფერენცირების პროცესები იმდენად მჭიდროდ არის ერთმანეთთან უკავშირებით შეჭიდული, რომ ერთის ინტენსივობის გაზომვა მეორის ინტენსივობაზე მართებულ წარმოდგენას შეეკიჟნის. ამგვარად, უჯრედის დაყოფის პროცესი წარმოადგენს სქოილის ფორმირების დინამიკის ამოსაცნობ გასაღებს.

უჯრედის დაყოფა მოიცავს რიგი აქტივობების ფაზებს, რომელთა დანახვა შეიძლება მკროსკოპის მუშეობით (მიტოზი, ქრომოსომების განცალკევება და დალაგება) და უხილავ ფაზებს, რომლებსაც დროსაც ხდება გენომის დუბლირება (სინთეზის ან S ფაზა) ან "წყვეტები", რომელთა ცვლევების დროსაც ადრეული მკელეფარები ვერ ამჩვენებენ ვერაფერს მნიშვნელოვანს (S ფაზა და მის შემდეგ - G1 და G2 ფაზები). მოვიხილოთ აღმოჩნდა, რომ G-ფაზების დროს საკმაოდ მნიშვნელოვანი პროცესები მიმდინარეობს. ყველა შემთხვევაში მოყვანილი ეს სტატია ერთობლივად უჯრედის დაყოფის ციკლად იწოდება. თუმცა, ბერისტების არეში ყველა უჯრედი არ განიცდის აქტიურ დაყოფას (ზემოთ მოყვანილი ფაზების განუწყვეტლოვ გაველა). ზოგიერთი მათგანი "ისვენებს" და დაყოფის ამ წრებრუნვას მუდმივად კი არ აგრძელებს, არამედ გარკვეული პერიოდულიობით გაივლის, ისე, რომ უჯრედის დაყოფა ექსპონენციალურად კი არ მატულობს, არამედ გარკვეულ სტაბილურ დონეს აღწევს, თუნდაც განითარების ზოგიერთ ფაზაში. უფრო მეტიც, ყველა მუდმივი დაყოფის ციკლში მყოფი უჯრედი არ ახორციელებს ამ პროცესს თანაბარი სისწრაფით. სიხუსტისათვის, უნდა განავსებოთ დაყოფის ციკლის სიჩქარის რეალური დონე უჯრედების ცალკეულ ჯგუფებში და საშუალოდ მიუღი ბერისტებული არის უჯრედებისათვის, რომელსაც ეწოდება უჯრედის გაორმაგების დრო. ადრეულ წყაროებში ასეთი განსხვავება არ იყო ყოველთვის მოყვანილი და ეს ორი ტერმინი სინონიმურად გამოიყენებოდა. პრაქტიკული მოსაზრებიდან გამომდინარე, უჯრედის გაორმაგების დრო ფრიად სასარგებლო მონაცემია, მაგრამ უნდა აღინიშნოს, რომ იგი (იმის მიხედვით თუ ბერისტების რომელ რეჟიმს ეხება) უჯრედის დაყოფის ციკლის გარდა სხვა კომპონენტებსაც მოიცავს.

ყველაზე რთულია ამ დინამიკურ პროცესებზე მიუღი რიგი ცალკეული სტატისტიკური სურათის მუშეობით წარმოდგენის შექმნა. ანელი სათქმელია, არის თუ არა მიტო-

ზურ (ე.ი. ხილვად) ფაზაში მყოფი უჯრედების რაოდენობის სიმკრე და მოკიდებული დაყოფის ციკლის ფაზაში მყოფი უჯრედების სიმკრეზე, თუ უბრალოდ უჯრედები ნელი ტემპით ახორციელებენ ციკლს. თუმცა, ამის დასადგენად არსებობს შესაბამისი მეთოდები. კლასიკურ მეთოდს წარმოადგენს ქრომოსომების განცალკევების ბლოკირება მიტოზურ უჯრედში (ორი შეიღებული ბირთვის ფორმირების დასაწყისი). ამის განხორციელება შეიძლება, მაგალითად კოლხისინის (ნივთიერება, რომელიც ასეთი მოწყამეულ თვისებებს ანიჭებს *Colchicum autumnale*-ს) დამატებით. უჯრედის დაყოფის ციკლზე ასეთი ზემოქმედება იწყებს ყველა დაყოფის ფაზაში მყოფი უჯრედის მეტაფაზაში თანდათანობით (რადიკინზე საათის განმავლობაში ძირითადად წრფივლად) დაგროვებას, რადგან ისინი შემდეგ ფაზებში გადასვლას ვერ ახერხებენ ("მეტაფაზის ბლოკირების" მეთოდი). თუკი გაეზომავთ მეტაფაზაში მყოფი უჯრედების დაგროვების სიჩქარეს დროის იმ მონაკვეთში, როდესაც დამოკიდებულება წრფივია, შეიძლება დავადგინოთ უჯრედის გაორმაგების ან გაორმაგების პერიოდის მახლობელი სიჩქარე.

იყოფან თუ არა უჯრედები უფრო ნელი ტემპით მალაღმობისთვის დამასასათებულ დაბალ ტემპერატურე



ნახ. 14.5. კონტროლირებად გარემოში კულტივირებულ ნაირბალახო კენწრულ ბერისტებში უჯრედის დაყოფის დროის (CDT) და მიტოზის ფაზის (MT) დეტერმინაციის მიზნით მონაცემების მიმოხილვა (დაახლოებით 50 შრომის მიმოხილვა იხ. Pealcz-Riedl, 1990).

ბზე? თუმცა არსებული ლიტერატურა (უმეტესად ხახვის ფესვების ბოლოები, ლობიო ან ხორბალი და ისიც კონტროლირებულ პირობებში) ძირითადად მაღალ ტემპერატურებზე ჩატარებულ მონაცემებს მოიცავს, რამდენიმე შემთხვევაში მოყვანილია 10°C და უფრო დაბალ ტემპერატურაზე გაზომილი მარცხენა ლიტერატურაში არსებული მონაცემები შეემატებოდა ნახ. 14.5-ში. ამ მონაცემების მიხედვით, უჯრედის გაორმაგების დრო 20°C-ზე დაბალ ტემპერატურებზე მნიშვნელოვნად იზრდება. მაშინ, როდესაც 20°C-ზე უჯრედის გაორმაგების დრო საშუალოდ 24 სთ-ს აღწევს, 10°C-ზე იგი ორჯერ და მეტად იზრდება. ხოლო 0°C-ზე უსარგებლოდ მიისწრაფის. ძრუდის ფორმა მოგვაგონებს სანძღის სუნთქვის ტემპერატურაზე დამოკიდებულების მრუდის საკონსტრუქციო ანალიზს (იხ. მე-11 თავი). ნახ. 14.5 აგრეთვე აჩვენებს, რომ მიტოზის ხანგრძლივობა იცვლება უჯრედის გაორმაგების დროის პარალელურად და მუდმივად მის 1/10-ს აღწევს (ყურადღება მიაქციეთ იმს, რომ დიფერენციალური მასშტაბი განსხვავებულია). იმდენად, რამდენადაც მაღალ-მაშინ მტენარეთა ზრდის სეზონის განმავლობაში დღე-ღამის საშუალო ტემპერატურა უმეტესად 5°C-ის ფარგლებშია. უნდა ვიყაროდით, რომ უჯრედის გაორმაგების საშუალო დრო რამდენიმე დღეა, ანუ ისევე, როგორც დაბლობის მტენარებში, რომლებიც ცივ კლიმატს არ არიან შეგუებული.

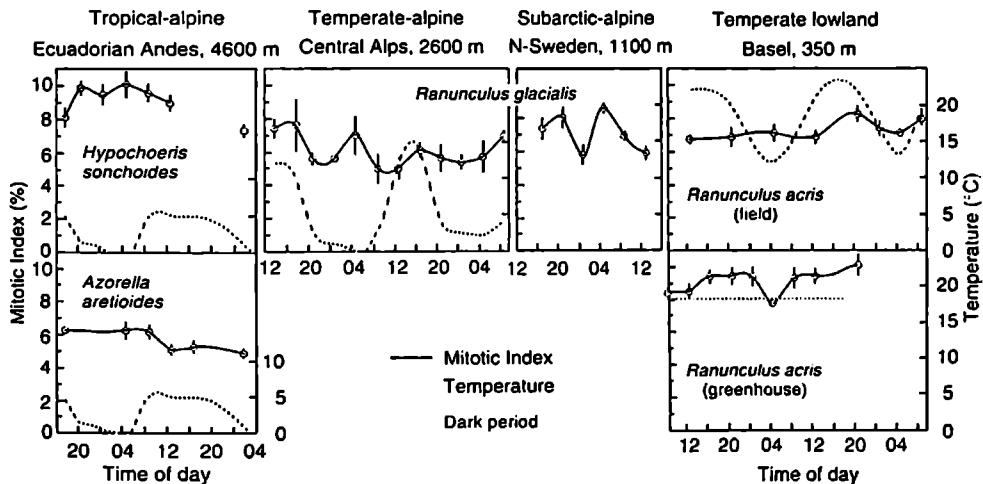
ნახ. 14.5 მოცემული მასალა და აგრეთვე ცივი კლიმატური პირობებისადმი შეგუებული კულტურული ნათესების შესწავლამ აჩვენა, რომ 0°C-ზე ან უფრო დაბალ ტემპერატურაზე ზრდის პროცესი არ მომდინარეობს ან ეერ ხერხდება მისი გასოფა. ეს კანონზომიერება ვრცელდება მაღალბინის მტენარებზეც (იხ. მე-13 თავი). უმეტეს შემთხვევაში ზრდის პროცესი ფერხდება, როდესაც გარემოს ტემპერატურა 0°C რამდენიმე გრადუსით აღემატება. ნახ. 14.5 მოცემული მონაცემების მიხედვით უჯრედის გაორმაგების დრო 5°C დაბლა მნიშვნელოვნად მატულობს. ამის საბირთვიო დრო, CO₂-ის ფიქსაციის ინტენსივობა 5°C-ზე მაქსიმალურის ერთ მესამედს შეადგენს, ხოლო ყველა გამოკვლეული მაღალბინის მტენარე 0°C-ზე აქტიურად აწარმოებს ფოტოსინთეზს. როგორც მე-11 თავში იყო ნაჩვენები, აქტიურ ფოთლებში ფოტოსინთეზი წყდება მხოლოდ მაშინ, როდესაც უჯრედშირისში იწყება ყინვის ფორმირება, რასაც ადვილი აქვს 0°C-ზე რამდენიმე გრადუსით დაბალ ტემპერატურაზე (მე-8 თავი). ამგვარად, ყველა შემთხვევაში, მოსალოდნელია, რომ მერისტემატური აქტივობის შეზღუდვა წინ უსწრებდეს ნახშირბადის ათვისების შეზღუდვას, როგორც ეს ნაჩვენები იყო ზოგადად მტენარების ზრდის პროცესის განხილვისას (იხ. მე-12 თავი).

რეალურად რა ინფორმაციას ვეძებთ მაღალბინის უ-

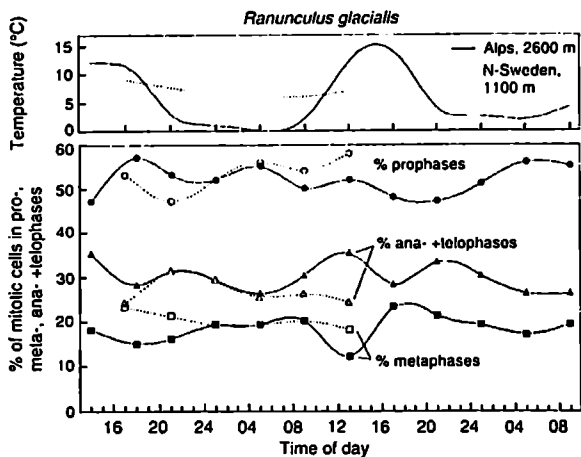
ნებრი გარემოში მტენარის უჯრედის დაყოფასთან დაკავშირებით? ფრიად მწირს. კრებერმა და თანაავტორებმა (Creber et al., 1993) თავიანთ "ელვანტურ" შრომაში შეისწავლეს სხვადასხვა განვიღიან წარმოშობის მქონე *Dactylis glomerata*-ს სხეულებზე უჯრედის დაყოფის ციკლის ტემპერატურული რეაქციის შესაძლო ეკოტიპური დიფერენციაცია, მაგრამ კვლევაში გამოყენებული ყველა მტენარე ორიგინალად შეღარიბით დაბალ სიბალღზე. ამ კვლევის ჩინ ძირითადი შედეგი შეიძლება ზოგადად მუთითებდეს გარკვეულ ტენდენციებზე, რომლებიც შესაძლოა მაღალბინის მტენარების შემთხვევაშიც მართებულია: (1) პირობის დროებით ადამოცენებული ნათესების ფესვების წვეროები ცივი კლიმატური პირობების მქონე აბიტატების მტენარებში უფრო ნაკლებად მგრძობიარე ტემპერატურის ცვალებადობისადმი, ვიდრე უფრო თბილი კლიმატის მქონე ადგილებში წარმოშობილ მტენარებში; (2) როდესაც დაბალი ტემპერატურა იწყებს უჯრედის დაყოფის ციკლის რეგულაციას, დაყოფის ციკლი მინაწილ უჯრედების რაოდენობა, დანაკლისის კომპენსაციის მიზნით, მატულობს.

ჩვენი ინფორმაციით, მაღალბინის მტენარებზე ამგვარი კვლევები არ ჩატარებულა. ფრანსისმა და ბარლოვმა (Francis, Barlow, 1998) დაადგინეს, რომ ზოგადად, ღეროს და ფოთლის მერისტემების შემთხვევაში უჯრედის დაყოფის ციკლს და ტემპერატურის ცვალებადობას შორის დამოკიდებულების შესახებ არაფერია ცნობილი, ვინაიდან კვლევა წარმოებად მხოლოდ ფესვების წვეროებზე შესაბამისად, ჩვენ მოგაწოდებთ ზოგიერთი ორიგინალური ნაშრომის მონაცემს, რომლებიც შეგვიქმნის პირველად წარმოგვანს, თუ რა შეიძლებაა მომხდარიყო ფოთლების განვითარების პროცესში მაღალბინის მტენარებში. იმდენად, რამდენადაც შერეულ მტენარეთა თანახმად აღებებში ფესვების წვერების გამოცალკევება ფრიად რთულია და მათი შესწავლისათვის საჭირო იქნებოდა ნიადაგის მნიშვნელოვან დამუშავება, შერწყმული იყო ფოთლები (საბოლოო ზომის 5-10%). გარდა ამისა, სიმაღლის მატებასთან ერთად ფოთლები ზომაში უფრო მეტად კუმულულები ვიდრე ფესვები.

უპირველესი და ყველაზე მარტივი (თუმცა ნაკლებად დამაჯერებელი) მიდგომა იქნებოდა მერისტემულ არემი მიტოზური უჯრედების რაოდენობის შემოწმება და ამ მონაცემის მერისტემაში არსებული უჯრედების რაოდენობასთან დაკავშირება. ამას უწოდებენ მიტოზურ ინდექსს (MI). ევროპის ალპებში, შვედეთის სუბარქტიკულ რეგიონში და კვადორის ანდებში ჩატარებულ კვლევებში, სადაც გამოყენებული იყო 24-48 სთ-იანი დაკვირვების პერიოდი, აღმოჩნდა, რომ მაღალბინის მტენარებსა და დაბლობში გავრცელებულ მათ ნათესავებს შორის არავითარი განსაკუთრებული განსხვავება არ არსებობდა. აღ-



ნახ. 14.6. ნაირბალახოვან მცენარეთა ფოთლების მიტოზის ინდექსის (მიტოზის ფაზაში მყოფი უჯრედების რაოდენობის თანაფარდობა მერისტემის ყველა უჯრედის რაოდენობასთან) დღიური დინამიკა *in situ* კონტრასტული კლიმატური პირობების მქონე მაღალმთისა და დაბლობის პაბიტატებში. წვეტილი საზი მითითებს კირტის ტემპერატურას (Pealez-Riedl, Küerner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები).



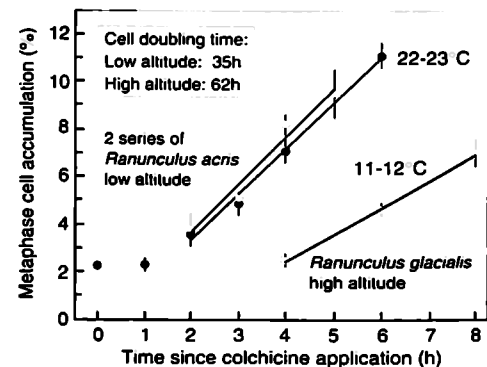
ნახ. 14.7. *Ranunculus glacialis*-ის სწრაფად მზარდი, მიტოზის სხედასხვა ფაზაში მყოფი ფოთლების დღიური დინამიკა ალპების ალპებში (2600 მ) და სუბარქტიკული ჩრდილოეთი შედედის მაღალმთაში (1050 მ). მრუდზე თითოეული წრტილი ასახავს 5-8 ფოთლის გასამუდლოებელ მონაცემს. 100% ნიშნავს მიტოზის ფაზაში მყოფი უჯრედების საერთო რაოდენობას (Pealez-Riedl, Küerner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები).

პური მცენარეების ემბრიონულ ფოთლებში MI მრეცვობს 5-10°-ს ფარგლებში, ძირითადად 7°-ითან ასლის, და გარდა ამისა რამდენიმე სიმძლვეზე დამოკიდებული განსხვავება ან დლოური ცვალებადობა. რომელიც შეიძლება დეუკავ-შროთ ტემპერატურის ცვალებადობას, არ გამოიკვეთება (ნახ. 14.6 და სხვა სახეობებზე ჩატარებული გამოკვევ-ნებელი მონაცემები). შედარებით უფრო მაღალი MI ასა-სათებდა საბურის პირობებში 18 C-ზე კულტივირებულ *Ranunculus*-ს, მაგრამ ანდებში 0 და 3 C შორის ტემპერა-ტურებზე *Hypochaeris*-ის MI უტოლდება 9°-ს. ჩვენ ვფიქ-რობდით, რომ MI-ის ასეთი დლოური სტაბილურობა ნიღ-ბადედა პრო-მეტა-ანა- და ტელოფაზების რაოდენობის მნიშვნელოვან ცვალებადობას. მხოლოდ მაღალბობის მც-ნარეში *Ranunculus glacialis*-ში, და ისიც რამდენიმე 24 სთ-იანი ციკლიდან მხოლოდ ერთში აღმოჩნდა მეტა-ანა- და ტელოფაზის ფრაქციების შორის გარკვეული კომპლ-მენტარობის ნიშანი (ნახ. 14.7), მაგრამ ზოგადად, ფაზების შორის პროპორცია, განუსხვავებლად დღის პერიოდისა, ტემპერატურისა, სახეობისა და ადგილობდებარეობისა, მნიშ-ნელოვანდ არ იცვლებოდა.

გარკვეული სფეროთხილით შევიძლია დავასკნათ, რომ უჯრედის დაყოფის ციკლის "მთელი ეს წრეპრუნვა" მიმ-დინარეობს საკმაოდ ორგანიზებულად, ისე, რომ არცერთი ფაზა არ იზღუდება დამალი ტემპერატურის მიერ უფრო მეტად, ეოდერ რომელოზე სხვა, სხვაგვარად, ჩვენ უნდა შე-ვეშინა როგორც მიტოზური ფაზების ისე MI-ის მნიშვნელოვანი ცვალებადობა დღის განმავლობაში. რო-

გორც ავტორები (Francis, Barlow, 1988) მოუთითებენ, სტრესულ სიტუაციებში (ეს მოიცავს გაყინვის ტემპერა-ტურებს) მცენარეებში როგორც წესი G1 ფაზა სხვა ფა-ზებთან შედარებით უფრო ხანგრძლივია; ეს კი შეაფერ-ხება "მიტოზურ ფანჯარაში" პროფაზის უჯრედების წარმოქმნას მანამ, სანამ S და G2 ფაზები მნიშვნელოვანდ წამოქეწოდა საერთო პროცესს. მიუხედავად ტემპერატუ-რების საგრძობი ცვალებადობისა, მიტოზური ინდექსის გამოკეთილი დლოური ციკლები არ აღინიშნება. სუპრო-ლარულ, ზომიერ და ტროპიკულ მაღალბობაში 0 და 7 C შორის მცენარის ზრდის ტემპერატურებზე ნაძოენი იყო მიტოზის ყველა სტადიაში მყოფი უჯრედები. მიუხედავად იმისა, რომ სხვადასხვა მიტოზური ფრაქციების სიმრავლის გამო კარგად შევიძლია დავაკვირდეთ უჯრედების დაყოფის ციკლის დინამიკას, ასეთი დაკვირვებები მაინც ვერ გვაჩვენებს სრულყოფილად, თუ რა სისწრაფით მიმდინარე-ობს "წრეპრუნვა".

უჯრედის გარკვევების დროს გაზომვა საველე პირო-ბებში, და განსაკუთრებით, მაღალბობის გარემოში, წარმოად-გენს საკმაოდ მძიმე ამოცანას. საჭიროა მრავალი ერთი და იგივე ასაკის მცენარე და 6-10 განმეორება ყოველი ერთი საათის ინტერვალით 10 სთ-ზე მეტი დროის გამავლო-ბაში. თითოეული მცენარისთვის კოლხიციინის ადოკაცია



ნახ. 14.9. *Ranunculus glacialis*-ის ფოთლის უჯრედის გარკვევების დრო (შევიტარის ალაბები, 2500 მ, იელისი), გამოთვლილი მე-ტაფაზაში უჯრედების დავრობების წრფივლი სიჩქარედან, რომელსაც ადვილი ჰქონდა კოლხიციინი დაუშვავების შედეგად შე-დარებულია ქ. ბახელის ბოტანიკურ ბაღში (იფნისი) და საბურის პირობებში *Ranunculus acris*-ზე მოპოვებულ მონაცემებთან (Penlez-Riedl, Koberer, გამოუქვევებული მონაცემები).



ნახ. 14.8. *Ranunculus glacialis*-ის სწრაფდ მარდი ფოთლის განვითარება 2500 მ-ზე შევიტარის ალაბებში. ამ ზომის ფოთ-ლები (საბოლოო ზომის დაახლოებით 5%) *in situ* გამოკვენებული იყო მეტაფაზის ბლოკირების მეთოდის დროს (იხ. ნახ. 14.9). ფოტოზე გამოხსნული ღერძი ასახავს მხოლოდ აღმონაცემის ზომას.

უნდა ხდებოდეს დროის ზუსტად გამოზომილ ინტერვალში და ცალკეული მცენარე ამ ნივთიერებით მხოლოდ ერთხელ შეიძლება იყოს დამუშავებული. თითოეული ცალკეული ემბრიონის ფოთლოლი უნდა დაფიქსირდეს, დამუშავდეს ფენოლგანის რეაგენტით და შემომქმდეს მიკროსკოპით. ყოველწეს შემოქმედებიდან გამოვიძინარე, ნამდვილად არ არის გასაკვირი, რომ ეს მიმართულება მაღალმთის ეკოლოგიაში ნაკლებად პოპულარულია. საბუნებრიოდ, განვითარების პროცესში მყოფი ძალიან სირჩი ფოთლების კოლხიციონის 0.5%-იან სხნარში საათობრივი ჩაღობა (და დამატებით დამაღობილი ავანტის გამოყენება. ნახ. 14.8) ამას შესაძლებელს ხდის. აგრეთვე ექვეტურია ასეთ ფოთლებზე კოლხიციონის გაყვანილობი ფილტრის ქაღალდის ალიკაცია. *Ranunculus glacialis*-ში შესაძლო გახდა უჯრედის დაყოფის ციკლის შეჩერება და მტეტაფაზაში მყოფი უჯრედების დაგროვების სინქარის გაზომვა (6.ხ 14.9). ეს ექსპერიმენტი აჩვენებს, რომ *Ranunculus glacialis*-ის უჯრედის გაორმაგების დრო 11-12°C-ზე (შედარებით თბილი ამინდი) ორჯერ უფრო დიდია, ვიდრე დაბალ სიმბლევებზე 22-23°C ტემპერატურაზე მოზარდ *R. acris*-ში. თუკი ამ ორი სახეობის მონაცემებს შევადარებთ, ეს საგარაუდოდ 1.8 ტოლი "Q₁₀"-ის მანქნებებს შეესაბამება (თუმცა აქ მოყვანილი გამოივლია არ ემთხვევა Q₁₀-სათვის მიზნულ სტანდარტებს, მიანც საინტერესო დამოკიდებულებას აქვს ადგილი).

შეკარა, რომ მაღალმთის მცენარეების ზრდის პროცესის არსში პირველი ამგვარი ჩახედვა ვერ მოგვექმს რამზე განზოგადების საშუალებას. თუმცა, თუკი ნახ. 14.5-ზე მოყვანილი მონაცემებს განვიხილავთ, აღმოჩნდება, რომ *Ranunculus glacialis*-ის უჯრედის გაორმაგების დრო იმ მონაცემების ფარგლებში იმყოფება, რომლებიც მოყვანილია ლიტერატურაში მაღალმთის ფარგლებს გარეთ გავრცელებული მცენარებისათვის. თუკი ეს მონაცემები დადასტურდა, შეკვიძლია ვივარაუდოთ, რომ მაღალმთის მცენარეებში ამ ელემენტარული პროცესების დამოკიდებულება ტემპერატურაზე დიდად არ განსხვავდება ზოგადად მცენარეებში მომხიარე პროცესების ტემპერატურაზე დამოკიდებულებისგან. ერთი შეხედვით, ამ მაღალმთის მცენარის უჯრედის გაორმაგების დროის "სტაბილურობა" დაბალ ტემპერატურებზე ხულავ არ არის უკეთესი, ვიდრე ნახ. 14.5 მოყვანილი სასოფლო-სამეურნეო ნათესების შემთხვევაში (ცალკე თუ განვიხილავთ, ეს მონაცემები ადასტურებენ იმას, რომ მერისტემის და დროის ერთეულზე *Ranunculus glacialis*-ი წარმოქმნის უფრო ნაკლები რაოდენობის უჯრედებს, ვიდრე დაბალ სიმბლევებზე და უფრო თბილ ადგილებში გავრცელებული მცენარეები (დაგროვება არ ხდება). თუმცა, ზუსტად არ არის ცნობილი, არის თუ არა უჯრედების დაყოფის სინქარე ნამდვილად დაბალი, რადგან ცალკეული ფოთლის დაყოფის პროცესში

მყოფი უჯრედების რაოდენობა უცნობია.

თუ გავითვალისწინებთ იმ ფაქტს, რომ მაღალ და დაბალ სიმბლევებზე გავრცელებული *Ranunculus*-ის მიტოზური ინექსი მნიშვნელოვანად არ განსხვავდება, მაგრამ უჯრედის გაორმაგების დრო გამოკლებული მერისტემის უბანზე მაღალმთის მცენარეებში ორჯერ ერთი იყო, შეკვიძლია სამი სხვადასხვა თეორიული (მართებულობის მიხედვით დალაგებული) დასკვნა გამოვიტანოთ:

უჯრედის დაყოფისას მიტოზი იკავებს დროის უკლებლ მონაკვეთს, შესაბამისად, მაღალმთის მცენარეებში მას ორჯერ უფრო მეტი დრო სჭირდება. ამ შეზიზვევაში გამოკლებული მერისტემის ქსოვილის უბანზე მიტოზში მყოფი უჯრედები ორივე ჰაბიტატში თანაბარი რაოდენობით იქნება.

მაღალმთის მცენარეებში უჯრედის დაყოფის ციკლში მიტოზის ფაზა იკავებს დროის უფრო დიდ მონაკვეთს, შესაბამისად ეს ფაზა უფრო მეტადაა დამოკიდებული დაბალი ტემპერატურების ზეგავლენაზე, ვიდრე S, G1 ან G2 ფაზები. ეს კი იმაზე მიუთითებს, რომ რეალურად ნაკლები უჯრედი იმყოფება დაყოფის ციკლის პროცესში.

მიტოზის ფაზა იკავებს ისედაც უჯრედის დაყოფის ხანმოკლე ციკლში დროის მცირე მონაკვეთს, რაც აქცირებს მიტოზის ფაზის დაბალი ტემპერატურების ინტერვალში მოხედების ალბათობას. ამას დასკირებს დაყოფის ციკლში მყოფი უფრო მეტი უჯრედი, რათა მიღწეული იყოს ერთნაირი MI.

ამ შესაძლებლობებისგან არცერთი არ შეიძლება გამოვიტყობო. მაგრამ, პირველი შეკვამების სახით, მიტოზის ფაზის დროის მუდმივი მონაკვეთის ვერსიას არსებული ლიტერატურა ყველაზე უფრო მეტად უჭერს მხარს (იხ. ნახ. 14.5), რაც იმას ნიშნავს, რომ ორივე ჰაბიტატში დაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედების რაოდენობა თანაბარია. დაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედების წილის (ე.წ. ზრდის ფრაქცია) რეგულირების მეშვეობით, მერისტემას შეუძლია უჯრედის დონეზე შერიბილებინა დაყოფის ინტენსივობაზე უაყოფითად მოქმედი ექტორების ზეგავლენა. სწორედ ეს იყო ნაწევრები კრებერისა და თანავეტორების (Creber et al., 1993) მიერ ჩატარებულ შრომაში. მაგრამ, კიდევ ერთხელ უდა აღვნიშნოთ, რომ ასეთ მონაცემებზე დაყრდნობით დასკვნების გამოტანის და ინტერპრეტაციების კეთების გზა საესეა "შოკოლადნული მანუებით". ასეთ მარტივ საყველ გამოკლებებზე ბეჭერ ასექტია, რომლებს გაკონტროლებს შეუძლებელია და კონტროლირებად პირობებში კი (მაგ., როგორც Creber et al., 1993 გამოკლებები) მალე ამოწურავს ლოგიკური ინტერპრეტაციის მისაღებ საზღვრებს. მაგალითად: თუკი დავუშ-

ეგზე, რომ დაყოფის ციკლში მყოფი უჯრედების რაოდენობა ორივე *Ranunculus*-ში თანაბარი იყო, საკარაულოა, რომ უფრო მცირე გენომის მქონე *R. glacialis*-ის უჯრედის გაორმაგების დრო, თანაბარ ტემპერატურებზეც (ე. უფრო მოკლე იქნებოდა, ვიდრე *R. acris*-ის შემთხვევაში. IC-მარკერული *R. glacialis*-ში უტოლდებოდა 3.3 pg (1n=8 ქრომოსომას), ხოლო *R. acris*-ში - 5.3 pg (1n=7 ქრომოსომას) და ორივე მცენარეში პლოიდურობის დონე ორის ტონია (Bennett et al. 1982). ეს უკანასკნელი დადასტურდა შესწავლილ პოპულაციებში. ამის გათვალისწინებით, როგორც ჩანს, საველე პრობებში *R. glacialis*-ში უჯრედის რეალურად გაზომილი დაყოფის დრო უფრო დიდია.

ცოტა რამ არის ცნობილი ცალკეული ფოთლის მერისტემული უჯრედების ზომის შესახებ, რომელიც დამოკიდებულია დაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედების წარმოქმნის ხანგრძლივობაზე. თეორიულად, მერისტემული უჯრედების ცხოველმომქმედების რეგულირებამ შესაძლოა გაანერგოს ცალკეულ უჯრედებზე მოქმედი შემზღუდავი ფაქტორები (იხ. ქვემოთ).

მერისტემული აქტივიზმიდან ზრდის რამპულირებაამდე

ვინაიდან მონაცემთა ბაზა საკმაოდ მწირია, ზემოთ მოყვანილი განხილვის ვაგრებლბა ხელშესახებ შეუდგს ადარ მიიტანს. ამ მონაცემების განხილვის ძირითადი მიზანი იყო იმის დემონსტრირება, რომ კვლევის ეს დარგი მნიშვნელოვანწილად უგულებელყოფილია. აგრეთვე უნდა ავღინშნით, რომ უშუალოდ უჯრედის დაყოფის ციკლზე მოქმედი, ამ უჯრედის დაყოფაზე მომდევნო ზრდის პროცესის მეშვეობით არაპირდაპირად მოქმედი, შემზღუდავი ფაქტორების კუხალური ანალიზი შედეგს არ იძლევა. შესაბამისი ექსპერიმენტული მასალა (უმეტესად სასოფლო-სამეურნეო ნათესების გამოყენებით) ძირითადად ყურადღებას მახვლებს თეთი უჯრედის დაყოფის ციკლის შემზღუდავი ფაქტორებზე, რაც არ უთანხმებს იმ ფაქტს, რომ უჯრედის ზრდის და დიფერენციაციის პროცესის უხურველსაყოფად ბერად უფრო მეტი რესურსი და ძალისხმევაა საჭირო. თუკი ასეთ საორჭოფო სიტუაციას გაკითხვალისწინებთ, არ იქნებოდა მართებული იმ დასკვნის გამოტანა (რომელიც თავის დროზე გაკეთდა - Francis, Barlow, 1988), რომ "უჯრედის დაყოფის ინტენსივობა განსაზღვრავს ორგანოების და უჯრედების ზრდის ინტენსივობას". ასევე დამაყრებლბად შეიძლებოდა იმ დასკვნის გამოტანა, რომ ქსოვილის მომწიფების ინტენსივობა განსაზღვრავს უჯრედის დაყოფის ინტენსივობას (ე.ი. მოთხოვნა განსაზღვრავს მოწოდებას). მერისტემების მიერ დამატებითი ემბრიონული უჯრედების წარმოქმნის სხვადასხ-

ვა ვარიანტის (უფრო ჩქარი დაყოფის ციკლი, მეტი დაყოფის ციკლში მყოფი უჯრედი, დაყოფის ციკლის უფრო დიდი სიხშირე - ყოველივე ეს ექსპონენციალური მატებით) არსებობის გათვალისწინებით, აშკარაა, რომ ქსოვილის მომწიფების უკუკავშირის ფუნქტი უიღვის ყურადღებას მოითხოვს, რადგამ იგი დაგვემხარება იმის გამოსაკარავებაში, თუ როგორ იზღუდება მცენარის ზრდის პროცესი დაბალი ტემპერატურების მიერ. შესაბამისად, ნახ. 14.4-ზე მოყვანილი 4 და 5 პუნქტი გადაუღებელ შესწავლას მოითხოვს.

შეკამების სახით; თუკი მაღალბობის (ისევე როგორც ნებისმიერ სხვა) მცენარეს მოაკვლბა დიფერენციაციის პროცესისათვის საჭირო ემბრიონული უჯრედები, მას რექციის შემდეგი ვარიანტები ექნება:

- არსებული მერისტემული უჯრედების უფრო ჩქარა დაყოფა;
- დაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედების პირველადი რაოდენობის გაზრდა;
- მერისტემული ქსოვილის ერთეულზე დაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედების წილის მომატება;
- დაყოფის ციკლში მყოფი უჯრედების უფრო დიდხანს შენარჩუნება (მერისტემული ზონის გაზრდა).

წარმოვიდგინოთ უჯრედების რაოდენობის გეომეტრიული პროფილი ზრდის პროცესი, როდესაც ემბრიონულ ფოთლში 10-ის ნაკლებად 12 ინიციალი იწყებს გამრავლებას და თანმიმდევრობით განიცდის რეპლიკაციას უჯრედის დაყოფის მხოლოდ 3 ციკლის განმავლობაში (დაახლ. 6 დღე 10°C). მივიღებთ 10000-ის მაგივრად 27736 ახალ უჯრედს! როგორც ჩანს, უჯრედის წარმოების მხოლოდ უნიშვნელო რვეულირება ისეთ საფუძვლიან განსხვავებას იძლევა, რომ მცენარეს თითქმის ყოველთვის შეეძლებას ქსოვილებისათვის საჭირო ემბრიონულ უჯრედებზე მოთხოვნილების ოპერატორად დაკმაყოფილება. ყველაზე ნაკლებად საკარაულოა უჯრედის დაყოფის პროცესი იყოს მაღალბობის მცენარეების ზრდის პროცესის ან ზომის შემზღუდავი ფაქტორი. ზემოთქმულიდან გამომდინარე, ლოგკურია დავაცნათ, რომ დაბალი ტემპერატურის პრობებში ზრდის შემზღუდავი ფაქტორად უფრო მეტად უნდა იყოს უჯრედების დეფერენცირების და მომწიფების პროცესი და არა საშენი მასალით მომარავება, არადიფერენცირებული უჯრედების ჩათვლით. არის თუ არა დაყოფის ციკლში მონარწილ უჯრედების რაოდენობა უფრო დიდი მაღალბობის მცენარეების ფოთლებში, ვიდრე ეს არის დაბლობის მცენარეებში, ვერ კიდევ გამოსაკვლევია. როგორც ზემოთ მოყვანილმა გათვლამ აჩვენა, ცივი კლიმატის პაბიტატებში ერთი წუთის განსხვავება (რაც მეტად მცირედროა, რათა გამოზმავს დეცემბერაროს) საკმარისი იქნებო-

და უჯრედის გაორმაგების ფიზიოლოგიური შეზღუდვის გასანეიტრალებლად. ასეთი კომპენსაციური პროცესების არსებობის დემონსტრაცია მოხდა კრებერისა და თანავტორების (Creber et al., 1993) შრომაში.

წინამდებარე თავი ასრულებს მალაღობის მცენარეების ზრდის ფუნქციონალური ინტეგრაციის მთელი რიგი მცდელობების სერას. მცენარის გადარჩენის პროცესში ფიზიკური შემაფერხებელი ფაქტორების შემდეგ განხილული იქნა ისეთი გარემო ფაქტორების ზემოქმედება, როგორცაა წყალი და მინერალური ელემენტები. ნახშირბადის ფიქსაციის, ბალანსის, აგრეთვე დავროების და ზრდის დინამიკის პოტენციური შემაფერხებელი ფაქტორების განხილვამ მიგვიყვანა დაბალი ტემპერატურების პირობებში მერისტემაში მოძინარე პროცესების ფორმალსათუ თუმაძღვ. ნაწილობრივ ეს თავი სრულდება ისევე, როგორც წინა: მალაღობის მცენარეების ზრდის შემაფერხებელი ფაქტორების დამატებულად ასახსნელად აქ განხილული ფიზიოლოგიური მექანიზმები არასაკმარისია. თუმცა, აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ფოტოსინთეზი და ნახშირბადის ბალანსი შეიძლება თამამად ჩათვალოს მალაღობის მცენარეების ზრდის შემზღუდავ ფიზიოლოგიურ ფაქტორებს შორის ყველაზე ნაკლებად საგარაულო "კანდიდატებად". არ არსებობს არანაირი პირდაპირი მითითება იმაზე, რომ უჯრედის დაყოფის შეზღუდავა აგრეთვე კრიტიკულია მცენარის ზრდის პროცესისათვის. ეს თავი სრულდება იმაზე აქცენტრირებით, რომ მომწიფების პროცესში მყოფი უჯრედის სტრუქტურების, და განსაკუთრებით მისი კვლის, სინთეზი შესაძლოა მნიშვნელოვან როლს თამაშობდეს ზრდის პროცესის შეზღუდავაში, რაც ბიოქიმიურ ევოლუციაში ნამდვილად გამოუკვლევად დარგს წარმოადგენს. რა მოხდება, რომ ორივე წლის შემდეგ მკვლევარებმა აღმოაჩინონ ზრდის პროცესის თერმული რეგულირების საუცხოო მექანიზმი და მაშინაც ვერ მაკვლიონ საეციფიკური შემზღუდავი ფაქტორების ფიზიოლოგიურ ასნა-განმარტებას?

ამ შემთხვევაში, ჩვენ ალბათ სხვანაირად ვადავებუდავით იმ მასალას, რომელიც მოწოდებული იქნება შემდგომ თავში, რომელიც გვიჩვენებს, რომ მალაღობის მცენარეების პროდუქტიულობა მაინცდამაინც დაბალი არ არის, თუკი ზრდის ინტენსივობას სეზონის ხანგრძლივობაზე და არა

წელიწადზე გადაანგარიშებით გადათვლით. თუმცა ფაქტია, რომ ტროპიკული მაღალბობის მცენარეები, შეზღუდავი ზრდის სეზონის მოხუცდავად, მარც არ იზრდებიან უფრო დიდი ზომის ან უფრო ჩქარა. ამ შემთხვევაში, ჩვენ ალბათ მივხედვით, რომ მცირე ზომა არის გადარჩენის გეგმის ერთ-ერთი ნაწილი და არა მტრული გარემოს ზემოქმედების შედეგად გამოწვეული უშუალო შედეგი.

მალაღობის მცენარეები მცირე ზომით გამოირჩევა და სწორედ ამიტომ შეუძლიათ გაუძლიონ ასეთ მკაცრ გარემოს (Körner, Larcher, 1988). მალაღობის მცენარეების ფიზიოლოგიურმა კვლევამ ყველა შესაძლო ღონეზე დაადასტურა ის ფაქტი, რომ ისინი საუცხოოდ არიან შეგუებული იმ პირობებს, სადაც უწყვეტ არსებობა, როგორც ჩანს, მალაღობის მცენარეები განვითარების ისეთ სტრატეგიას მისდევენ, რომ ფართობის და დროის ერთეული მაქსიმალურად იყოს გამოყენებული და თავს არიდებენ არახელსაყრელ კლიმატურ პირობებს საკუთარი მიკროკლიმატის შექმნის მეშვეობით. ამის ნათელი მაგალითია ქონდარა და ჯეჟუა მცენარეები!

უფრო ფართო გაკებით, მალაღობის მცენარეები წარმოადგენენ იმის საუცხოო მაგალითს, თუ როგორ ეწყობა ერთობლივად ზრდის ფორმა, ზომა და სიერციული განაწილება ისე, რომ უჯრედის ღონეზე შესაძლო ფაქტორული არასტაბილურობა მინიმალურადავ იქნეს დაყვანილი. მალაღობის მცენარეები ქნიან შედარებით უფრო ნაკლებ და მცირე ორგანობებს, მაგრამ სამაგიეროდ, ეს უკანასკნელები კარგად არიან ადჰერენტი. ეს კი იმას ნიშნავს, რომ ქსოვილის ან უჯრედის ღონეზე პირველადი მეტაბოლური პროცესების შეწყველის მეშვეობით მალაღობის მცენარეების ზრდის და ზომის შემზღუდავი ფაქტორების გამოსარჩევების მაკონტროლირებული ფაქტორები უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე მეტაბოლიზმის და რესურსების სიმწირის მეშვეობით ზრდის შემზღუდავი პირობები. და მარც, როდესაც ვაკვირდებით მალაღობის მცენარეების მრავალ განსხვავებულ ფორმას და ფუნქციონირების სტრატეგიას, ვაკვირებას იწვევს თუ რამდენი სხვადასხვა გზა გააწიათ მათ არახელსაყრელ სტრესულ პირობებთან საბრძოლველად.

მცენარეები, როგორც წესი. არ იზრდებიან იზოლირებულად, არამედ თანარსებობენ სხვა მცენარეებთან. შესაბამისად, ცალკეული მცენარის ზრდის პროცესი (წინა საბიოთაის განხილვის საგანი) უნდა გათვალისწინდებოდეს მთლიანად არსებობის კონტექსტში. ერთი ინდივიდის ზრდის შეჩერების ან შეფერხების უარყოფითი ზეგავლენა, შესაძლოა, გაბათილდეს მეორის უფრო ინტენსიურად ზრდის ხარჯზე. ამიტომ კონკრეტულ პირობებში ფიტოცენოზის ბიომასის პროდუქციის შესასწავლად საჭიროა მისი ყველა წევრის ცხოველმოქმედების გათვალისწინება. ცალკე მზარდი და თანასაზოგადოებაში მონაწილე მცენარე სრულიად განსხვავებულად იქცევიან. ფოთლების საერთო რაოდენობა და მათი ეკოლოგიური ნიადაგის ფართობის ერთეულზე მოქმედების ეფექტურობა განსაზღვრავს, თუ რა რაოდენობის შიის ენერჯია იქნება მოხმარებული ფოტოსინთეზის მიერ; რამდენი წყალი და საკვები მინერალური ნივთიერება დაიხარჯება; რა რაოდენობის ბიომასა დაგროვდება და მოგვიანებით გაიხრწნება. წინა საბიოთაისგან განსხვავებით, ეს თავი განიხილავს მცენარეთა მიერ თანასაზოგადოებებს. მათ სტრუქტურას, ბიომასის პროდუქციას და საერთო მშრალი წონის მატებას, რაც ავტომატურად მოგვიყვანს ფართობის გამოყენების ეფექტურობის ასპექტების განხილვამდე.

მაღალმთის მცენარეთა თანასაზოგადოებების სტრუქტურა

მაღალმთის მცენარეებისათვის ტიპური "ტანდალობა" არ არის ყოველთვის დამოკიდებული ნიადაგის ფართობის ერთეულზე არსებული ფოტოსინთეზურად აქტიური ფოთლის ფართობის უფრო დაბალ მარცხენაზე, ანუ ფოთლის ზედაპირის ინდექსზე (LAI, მ.მ.მ.). თუმცა, LAI-ს თანაბარი ოდენობა უფრო დაბალ ცენოზში მიუთითებს შესაბამისად, უფრო მაღალი ფოთლის ზედაპირის სიმჭიდროვეზე (LAD, მ.მ.მ.). მაღალმთის მცენარეთა უკ-

რული თანასაზოგადოებები LAD-ის მიხედვით ნამდვილი მსოფლიო რეკორდსმენებია - ისინი ასერხებენ განათიარონ 2-5-ის ტოლი LAI, და ეს მაშინ, როდესაც ბალახნარის სიმაღლე 2-10 სმ აღწევს (LAD = 50-100 მ.მ.მ.). შედარებისთვის, 40 მ სიმაღლის უკერული ტენიანი ტროპიკული ტყეების LAI დაახლოებით 8.0-ს უტოლდება, ხოლო LAD - დაახლოებით 0.2-ს და ეთხვევა ზომიერი სარტყლის ფოთლოვანი ტყეებში არსებულ მარცხენაებს (LAI დაახ. 4-ის ტოლია, ხოლო ბალახნარის სიმაღლე 25 მ). თუმცა ფოთლები არ არის თანაბრად განაწილებული ცენოზის ვერტიკალური პროფილის გასწვრივ; ყველაზე აქტიური შრეები 10 მ და მეტ სიღრმეშია მოქცეული, ხოლო ასეთი შრისათვის ცალკე გაზომილი LAD აღმათ 0.5 მიაღწევდა. 0.5-1.0 მ სიმაღლის დაბლობის ბალახთან თანასაზოგადოებებში LAI შეიძლება 8.0 აღწევდეს. შესაბამისად, მაღალმთის მცენარეულობისათვის დამახასიათებელი ფოთლების მჭიდრო კლასტრებზე განლაგება ერთ-ერთ ყველაზე სასარგებლო სტრატეგიად გვევლინება. ცხრილი 15.1-ში მოყვანილია მაღალმთის უკერული თანასაზოგადოებებისათვის დამახასიათებელი LAI. ალპური სარტყლის ქვედა საზღვრამდე LAI მაღალია, კლებულობს დაახლოებით ორჯერ შედარებით დაბლა განლაგებულ ტიპიურ ალპურ ბალახთან თანასაზოგადოებებში (Caldwell et al., 1974; ნახ. 15.1), და 1.0-ზე დაბალ მონაცემებს უტოლდება დიდ სიმაღლეებზე, როდესაც ბალახთან სფარა აღარ არის შეკრული.

LAI-ის კონცეფციის სინათლის გამოყენების ეფექტურობასთან დასაკავშირებლად მიშენვლივან (თუმცა ახლად დასფიქსირებულ) კრიტერიუმს წარმოადგენს ცენოზის უკერულობა. მცენარეთა ფრაგმენტირებულ თანასაზოგადოებაში, სადაც ადგილ-ადგილ მიშველი ნიადაგი გვხვდება. LAI მინც კვიქნის გარკვეულ წარმოდგენას ნიადაგის ზედაპირის ფოთლებით დაფარვის ხარისხის თაობაზე, მაგრამ, ამ შემთხვევაში, ფუნქციონალური კავშირების (მაგ., მცენარის მიერ ნიადაგის ფართობის ერთეულზე რადაციის გამოყენების ეფექტურობა, რადაციის არეკვლა, წყლის ორთ-

ცხრილი 15.1 მაღალმთისა და სხვა პატიტატების მცენარეთა თანასაზოგადოებების სტრუქტურა ბიომასის მაქსიმალური განვითარების პერიოდში (მონაცემები მოყვანილია მხოლოდ ტინინა რეგიონებისათვის). (Larlier, 1977; Cernusca, Seeber, 1989; Klug-Pumpel, 1989).

მცენარეულობის ტიპი	ბალახნარის საერთო სიმძლვე (შ)	ბალახნარის სიმძლვე ფოთლების გავრცელების დონეზე (შ)	GAI (მ ² ·მ ⁻²)	PAI (მ ² ·მ ⁻²)
მაღალმთის მდელოები				
<i>Carex</i> -ის დომინირებით (A1)	0.14	0.06	2.3-2.6	9
<i>Carex</i> -ის დომინირებით (C1)	0.12	0.06	1.6	
<i>Sesleria</i> -ს დომინირებით (A1)	0.20	0.12	2.5	15
<i>Luzula</i> -ს დომინირებით (A1)	0.12	0.05	1.4	
მაღალმთის გართხმული ბუჩქნარი				
<i>Loiseleuria</i> -ს დომინირებით (A2)	0.05	0.02		3.3
<i>Tuuccinium</i> -ის დომინირებით (A2)	0.25	0.25		3.4
შედარებით დაბლა მდებარე და დაბლობის მცენარეულობა				
სამოკირი ტყის ზედა სახეჯართან (A3)	0.5	0.12	6-7	9-10
მთის სათიბი მდელო (A4)	0.9	0.35	8	9
დაბლობის სათიბი მდელო	1.2	0.50	6-8	6-8
ზომიერი სარტყლის შერეული ტყე	~ 30	~ 30	5-6	6-7
წვიმიანი ტროპიკული ტყე	~ 40	~ 40	6-8	7-9

AI - ჰაი ტაუერნი, 2300 მ, აესტრია; A2 - მთა პატშერკოედი, 2000 მ აესტრია; A3 და A4 - ჰაი ტაუერნი, 1900 მ და 1600 მ, აესტრია; C1 - ფურკას ულ., 2500 მ, შვეიცარია; იქ, სადაც სპეციალური აღნიშვნა არ არის, მასალა მოტანილია მრავალი ლიტერატურული წყაროდან.

ქლის დინებები და ა.შ.) გამოვლენა მეტად რთულია. მიკრომასშტაბის დონეზე იზოლირებული მარცვლოვანის კორდის "LAI" შესაძლოა დაბლობის მდელოებისას უტოლოდებოდეს, მაგრამ, სასიცოცხლო ფორმებში ყველაზე კომპაქტურ, გართხმულ ბალიშ მცენარეებში ბალიშის დეფორმზე გათვლით LAI 2.0-ზე ნაკლებია (Kömer, TerMoules, 1979), რაც ფოთლის აქტიური შრის რამდენიმე მმ-ის ფარგლებში კონცენტრირების მოსაღწევად აშკარა კომპრომისია. შეკრული ქინძარა ბუჩქების თანასაზოგადოებები დიდად არ განსხვავდებიან მარცვლოვანი მდელოებისაგან და ალპური სარტყლის ქვედა სახეჯართან მათი LAI 3.0-5.0 შორის მერყეობს.

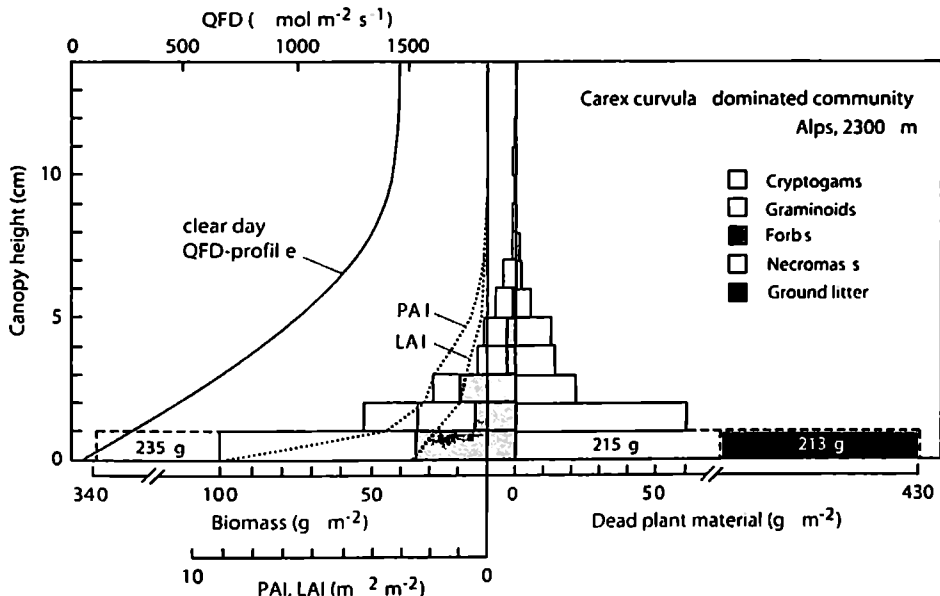
შრის რადიაციის ათვისებისათვის საჭირო ბალახნარის სტრუქტურის განხილვისას მხედველობაში მისაღება ყველა შთანთქმის უნარის მქონე ელემენტი. ფოთლების გარდა ეს არის ღეროები და ყვავილები (ჯამბური მწვანე ზუღაპირის ინდექსი ანუ GAI) და აგრეთვე მცენარის მკედარი ნაწილები, რაც ერთობლივად მცენარის ზუღაპირის ინდექსად (PAI) იწოდება, ე.ი. ნიადაგის ფართის ერთეულზე პროექცირებული ცენოზის ყველა ნაწილი.

მკედარი ნაწილების ზურაპირის ინდექსში შეტანა მაღალმთის მცენარეების ფართობის პროექციას, დაბლობის მცენარეებში არსებულს გაუტოლებდა, რადგან მკე-

დარი მასის წილი სიმძლავის მატებასთან ერთად თითქმის იმდენადვე იზრდება, რამდენადაც კლებულობს LAI. მდევად, ფოტოსინთეზურად აქტიური სინათლის კვანტების ნაკადის სიხშირე (QFD) მაღალმთის მცენარეებში უფრო მეტად კლებულობს ბალახოვანი საფარის სიღრმეში, ვიდრე ეს მოსალოდნელი იქნებოდა მხოლოდ LAI-ის გათვალისწინებით (ნახ. 15.1). ცხრ. 15.2 აჯამებს ვერობის ალკებში მაღალმთის მცენარეებში QFD-ს მონაცემებს, რომლებიც აჩვენებენ, რომ 0.45-ის ტოლი შთანთქმის კოეფიციენტები ყველაზე ხშირია თუკი შესაძარებლად PAI-ს (რადიაციის შთანთქმის ერთადერთი უპრიანი გაზომვის საშუალება) მონაცემებს ავიღებთ. როგორც მაღალმთის, ასევე დაბლობის მცენარეთა შეკრულ თანასაზოგადოებებში ცოცხალი თუ მკედარი ფოთლების მიერ თვითდამარდილვა ერთნაირად მნიშვნელოვანია, რაც კარგად ასახავს ფოტოსინთეზის დამოკიდებულებას ფოტოცენოზის სტრუქტურაზე (იხ. ნახ. 11.13).

მაღალმთის მცენარეულობის პირველადი პროდუქტიულობა

წინამდებარე ნაწილის განხილვა საჭიროებს სამი



ნახ. 15.1. მარცვლოვანი თანახზოვადობის (*Carex*-ის დომინანტობით) ბალახნარის სტრუქტურა და სინათლის ქანტების ნაკლის (QFD) ინტენსივობა ალპებში. მარცხნივ: ბიომასა (ფიტომასა, ანუ ცოცხალი მასა); მარჯვნივ: მკვდარი მასა (ნეკრომასა). PAI – მცენარის ფართის გაბურთი ინდექსი; LAI – ფოთლის მწვანე ფართის ინდექსი (Cernusca, Seeber, 1989).

სხვადასხვა ცნების გარჩევა:

პროდუქტიულობა – ახალი ბიომასის წარმოქმნის ინტენსივობა (როგორც წესი, ცალკეულ დღეზე გადათვლით);
ბიომასის პროდუქცია – მცენარის მასა, რომელიც გროვდება დროის სანგრძლივ პერიოდში (მაგ., სავეგეტაციო პერიოდში, წელიწადში);
მშრალი წონის ჯამური ფონდი – მოცემული დროის მომენტში ნიადაგის ფართის ერთეულზე არსებული ბიომასა ან ფიტომასა (იხ. ქვემოთ).

ამათგან პირველი ორი განხილული იქნება ამ ქვეთავში, თუმცა მათი გაზომვა დამოკიდებულია საკმარისი ბიომასის არსებობაზე. ვინაიდან ორი თანმიმდევრული გაზომვის პერიოდში ბიომასის ნაწილი შესაძლოა დაიკარგოს, ფაქტობრივ პროდუქცია (და მასზე დაყრდნობით გამოთვლილი პროდუქტიულობა),

როგორც წესი, უფრო მაღალია, ვიდრე რეალურად გაზომილი. ამის საპირისპიროდ, სავეგეტაციო პერიოდის დასაწყისში გაზომილი ბიომასა, შესაძლოა, ფაქტობრივზე უფრო დაბალი აღმოჩნდეს, რადგან ამ დროს ბიომასის მატება ხდება ძირითადად ნიადაგის ზედაპირის ქვეშ არსებული მცენარის ორგანოების ხარჯზე ("შენახული მატება"). ეს კი მიუთითებს მრავალწლოვანი მცენარეების ზრდის ანალოზის ფუნდამენტურ პრობლემებზე, რომლებიც განმარტებას საჭიროებს.

თუმცა ლიტერატურაში ბევრგან არის მოყვანილი ტერმინი ნეტო-პირველადი პროდუცია (NPP), ბუნებრივ ეკოსისტემებში იგი ჯერ არაა გაზომავს, ვინაიდან მისი საყოველთაოდ მიღებული დეფინიცია, ანუ $GPP - R = NPP$ (GPP –ჯამური პირველადი პროდუქცია, ე.ი. ფოთლების ფოტოსინთეზური ნეტო-პროდუქციის ჯამი; R – სუნთქვის პროცესში არსებული ღანაკარგების ჯამი) შეუძლებელს ხდის მეტ-ნაკლებად ზუსტი მონაცემების მიღებას. ამ მეთოდით დადგენილი NPP-ს გამოქვეყნებუ-

ცნობილი 152 ქანტების ნაკლის ექსტრაქციის კუოციენტის (კ) საშუალო დღიური მონაცემები უკრული და ღრუბლიანი ამინდის პირობებში. გამოყენებული იყო Lambert-Beer-ის კანონის ანალიზი: $QFD = QFD_0 \cdot e^{-k \cdot L \cdot I}$, სადა I და Q იწვევსაშუალო შესასრისად ბალანსარის ქვეშ (ნიადაგის ზედაპირთან) და ბალანსარის ზეითი განლაგებულ წერტილებს. მაგალითები მოყვანილია აღებულ სამი სხვადასხვა სიმაღლიდან, უკრული და მოდერული ამინდის პირობებში ივლისში და აგვისტოში. GAI – მწვანე ფართის ინდექსი (რომელიც შეადგენს LAI-ს 90%-ზე მეტს); PAI – მცენარის ყველა სტრუქტურის ფართის გაბურ ინდექსი (მკვდარი მასის ყველა არადაცენილი ნაწილის ჩათვლით). მნიშვნელოვანია, რომ PAI-ზე დარღობით გამოთვლილი k ყველა გამოკვლევაში შედარებით სტაბილურია, მაშინ, როდესაც GAI-ზე დაყრდნობით გამოთვლილი k მატულობს ზღ. დ-დან სიმაღლის ზრდასთან ერთად, რაც გამოწვეულია მწვანე მასის მკვდარ მასთან თანფარდობის კლებით. ბალანსარის მიერ QFD-ს არეკვლა დასაზღვრებს უტროლდება QFD-ს საერთო რაოდენობის 5-12% (Cemusca, Seebler, 1989).

მცენარეულობის ტიპი	GAI (მომჭლად აქრდმ)	PAI (მომჭლად აქრდმ)	PAI (დრულად აქრდმ)
მისი სათბი მღელი (1600 მ)	0.43	0.36	0.34
სამუარო მღელი ტესი (1900 მ)	0.61	0.43	0.46
ზედა სახელოთან დაბური მღელი (2300 მ) (Cistus-ის ღომინრებით)	1.11	0.41	
დაბური მღელი (2300 მ) (Saxifraga-ს ღომინრებით)	1.53	0.46	0.41

ლი არცერთი მონაცემი არ შეესაბამება ამ ტერმინის რეალურ არსს, რადგან მცენარეული მასის ორ თანმიმდევრულ აღებას შორის არსებული ნახშირბადის არასუნთქებით დანაკარგი გეტყვილად უტნობი რჩება (შესაბამისად, ქვემოთ ჩვენ გამოვიყენებთ "NPP"-ს). ნიადაგის ზედაპირზე არსებული ახლადწარმოქმნილი ნე-შომპალის აღნუსხვა მასალებელია, მაგრამ წერილი ფესვების მატება და კლება. ფესვის გაშრობდენები, მიკო-რიზის მიერ მოხმარებული საკვები მასალა, ნიადაგის ქვეშ და ზემოთ მკორო-და მიკო-ბალანსი მჭამელების მიერ მიყენებული დანაკარგი (რომელიც შესაძლოა ფრიად მნიშვნელოვანიც იყოს – ის ამ თავის ბოლო ნაწილი) – ყველაფერი ამის დაფიქსირება გეტყვილად შეუძლებელია. თუმცა ყოველივე ეს "პროდუქციის" პროცესის განუყოფელი ნაწილია. უფრო ზანმოკლე ხიცოცხლის მქონე მცენარეებში, რომლებიც არსებობს თესლიდან იწყებენ (მაგ., სასოფლო-სამეურნეო მცენარეები), ასეთი ცდომილება შესაძლოა ნაკლები იყოს, მაგრამ მრავალწლოვან სუქცესიის გვიანდელ სტადიაში მყოფ მცენარეულობაში, როგორცაა მაღალბოის ფიტო-

ცნობების უმეტესობა. წლიური "NPP" ფაქტობრივად უტროლდება სწორედ ამ დანაკარგების ჯამს, და ამიტომ სინამდვილესთან ახლოს მყოფი მონაცემების მისაღებად საჭიროა დედგინდეს სინჯების აღების შედარებადი ინტერვალები და შესასწავლად შეიარჩეს მცენარის მასის გარკვეული კატეგორიები.

ახლიწულიდან გამომდინარე, ქვემოთ მოყვანილი მონაცემები დამყარებულია გარკვეულ კომპრომიზებზე, რომლებიც სეზონური კლიმატის მაღალბოის მცენარეებს გარკვეულიად ურიოთიშეუდარბადს ხდის, თუმცა სხვა საბიტატებში ბიომასის პროდუქციის შედარება საკმაოდ პრობლემატურია. ისეთ ადგილებში, როგორცაა ტროპიკები, სადაც მცენარეთა ზრდის სე-ზონი და მათი იმპულსური განვითარება არ არსებობს, მცენარების პროდუქციის აღნუსხვის აღიარებული მე-თოდები არ ამართლებს. აქ საჭიროა დეტრირტის, ანუ მკვდარი საფენის პროდუქციის მძიმე და შრომატყვეად მონიტორინგის ჩატარება. სწორედ ამიტომ ტროპიკული მაღალბოის მცენარეულობის ბიომასის პროდუქციის შესახებ ჯერ ძალიან ცოტა რამ არის ცნობილი.

საერთაშორისო ბიოლოგიური პროგრამის (IBP, გვიანი 60-იანი წლები) განხორციელებისას ჩამოყალიბდა ერთგვარი ტერმინოლოგიის კონვენცია, რომელიც გვეხმარება მცენარის შშრალი მასის პროდუქციასთან დაკავშირებული ტერმინოლოგიური გაუგებრობების თავიდან აცილებაში:

- ბიომასა – მცენარის ცოცხალი მასა (დამოუკიდებლად ქსოვილის ფუნქციისა, რაც შესაბამისად მოიცავს ცოცხალი ღეროების მერქანს);
- ნეკრომასა – მცენარის მკვდარი მასა, რომელიც ჯერ კიდევ არ ჩამოხლევიდა მცენარეს (მიწისზედა და მიწისქვეშა მკვდარი მასა).
- ფიტომასა – ბიომასისა და ნეკრომასის ჯამი.
- დეტრიტი (როგორც მიწისზედა ისე მიწისქვეშა) – ცალკე კატეგორია, რომელიც არც ბიომასისა და არც ნიადაგში არსებულ ორგანულ მასას. იგი მოიცავს მცენაროდან ჩამოცილებულ ყველა მკვდარ ნაწილს, რომელიც საკმარისად დიდია იმისათვის, რომ თვალით შეიწინებინოს მცენარის სტრუქტურულ ნაწილად შეფასდეს.

ამრიგად, ბიომასა განსაზღვრების მიხედვით ცოცხალი მასაა, ხოლო ფიტომასა მოიცავს როგორც ცოცხალ, ისე მკვდარ მასას. ის მონაცემები, რომლებიც ამ განმარტებების მიხედვით არ იყო მოპოვებული არ წარმოადგენს შედარებისთვის რეპრეზენტატულ მასალას და ქვემოთ არ იქნება განხილული. პროდუქციის დადგენის მორიგი პრობლემა მცენარეთა ასინქრონული ფეროლო-

გია: ცალკეული ინდივიდი, ანდა ყველა ინდივიდი იწყებს ლპობას მაშინ, როდესაც სხვა მცენარეები ვერ კიდევ მატულობენ მასში. შესაბამისად, მთელი სეზონის განმავლობაში (მოცემულ მომენტში სხვადასხვა სახის მასის პერმანენტული ვაზონის ბალანსის ცოდნისათვის) თუნდაც მიწისზედა ბიომასის სწრაფად აღნუსხვისათვის, საჭიროა მოსავლის აღების (ბიომასის აჭრის) მოკლე ინტერვალების არჩევა და მცენარეული მასის ცოცხალ და მკვდარ ნაწილებად დაყოფა. ბევრად უფრო რთული ანალიზი დასაჭირდება იგივე სიზუსტის მონაცემების მისაღებად ფესვების პროდუქციის გათვალისწინებას. "შემონახულ მატებასთან" და სეზონის დასაწყისში მცენარის ზრდის აღნუსხვასთან დაკავშირებული პრობლემები ზემოთ უკვე იყო ნახსენები. ამ მრავალი სხვადასხვა სირთულიდან გამომდინარე, ლიტერატურაში არსებული მონაცემების მხოლოდ მცირე ნაწილია სრული და შესაძარებლად ვარჯისი. ჩვენ აღვნიშნაეთ ამ სირთულეებს რადგან ზოგიერთი პრობლემა სამომავლოდ შესაძლოა თავიდან ავიცილოთ. მიწისზედა და მიწისქვეშა ნაწილების გარჩევის პრობლემატიკა განხილული იყო მე-12 თავში. ამ შუფასების გამო, შეეცადეთ არ ვყოფილიყავით ზედმეტად მკაცრები, მაგრამ მკითხველმა უნდა გაითვალისწინოს, რომ მაღალმთის მცენარეებისთვის მოყვანილი "NPP"-ს მონაცემები, საგარაუდოდ, უფრო მაღალია ვიდრე გაზომვის შედეგად მიღებული მაჩვენებლები.

სეზონური ნეტო-პირველადი პროდუქტიულობა

მთელი რიგ შრომებზე დაყრდნობით, ზომიერი სარტყლის მაღალმთის შეკრულ მცენარეულ თანასაზოგადოებებში მიწისზედა ბიომასის ნეტო-პროდუქტია მთელი სეზონის განმავლობაში მერყეობს 100-დან 400 გმ⁻²წ⁻¹-მდე, სადაც 200 გმ⁻²წ⁻¹ საერთო საშუალო სიდიდეს წარმოადგენს. მიწისქვეშა ბიომასის პროდუქციის ჩათვლით 400 გმ⁻²წ⁻¹ (± 200) რეალისტურად გვესახება. იმდენად, რამდენადაც ეს მონაცემები მიღებულია ჰაბიტატებიდან, სადაც სავეგეტაციო პერიოდი 2-დან 4 თვემდე მერყეობს, მაღალმთაში არსებულ "NPP" მთელ წელიწადზე გადაანგარიშებით მიხედვით 800-1600 გმ⁻²წ⁻¹, ხოლო ზოგიერთ ადგილას იგი 2000 გმ⁻²წ⁻¹ მები იქნებოდა, რაც უტოლოდამ დაბალ სიმაღლეებზე ვაგერცდებულეუ მცენარეულობის პროდუქტიულობას (იხ. ცხრ. 15.5). ასეთი მაღალი პროდუქტიულობის და აგრეთვე ექსტრაპოლაციის გამოყენების შესაძლო შეზღუდვის ერთ-ერთი მიზეზი შეიძლება იყოს დროის მოკლე ინტერვალში საკვები

ნითორების მარაგის უეცარი სიზრავლე, რაც განპირობებულია დარწმინილი 8-10 თვის განმავლობაში დაგროვების შედეგად. შესაბამისად, არასეზონური ტროპიკული მაღალმთის მცენარეულობას უნდა ქვირდეს ბევრად უფრო დაბალი პროდუქტიულობა. ერთადერთი ჩვენთვის ცნობილი მონაცემი არის 200±70 გმ⁻², რომელიც აღწერილი იყო კოლუმბიაში უტყეო ბალახეულ თანასაზოგადოებაში (პარამო (Holstede et al., 1995a). თუკი გაითვალისწინებთ იმ ფაქტს, რომ ამ მცენარეა ზრდის სეზონი მთელი წლის განმავლობაში გრძელდება, ეს მონაცემი მართლაც საკმაოდ დაბალია. იმდენად, რამდენადაც ზომიერ და სუბარქტიკულ სარტყლებში ბიომასის სეზონური პროდუქტია (იგულისხმება უმეტესად ბალახეული მცენარეულობა), როგორც წესი, სეზონური ბიომასის მაქსიმუმის სინონიმად ითვლება, "პროდუქტიულობის მონაცემები" აქ დეტალურად არ იქნება მოყვანილი. მკითხველს უურჩეთ მიმართოს ბიომასის შესახებ თავს და მოძველო განსივლავს, რომელიც აგრეთვე ბიომასის მონაცემებს ეყრდნობა.

მშრალი წონის დიურია აკუმულირება

როგორც შეთანხმდით (იხ. ზემოთ), მოსავლის ორ თანმიმდევრულ აღებას (ბიომასის აჭრას) შორის წარმოებული სურათი მშრალი წონის განსხვავება დაახლოებით ნეტო პროდუქციას გაუტოლეთ. თუკი ამ მონაცემს განვილილი დღეების რაოდენობაზე ვაყოფოთ, მივიღებთ საშუალო დღიურ მატებას ე.ი. პროდუქტიულობას. თუკი გაითვალისწინებთ შეკრული თანასაზოგადოებების მიერ მიწისზედა მშრალი მასის დაგროვების ინტენსივობას, ჩრდილოეთ ამერიკაში მაღალმთის მდელოებზე 60-70 დღიანი სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში (Bliss, 1966) მიღებული მონაცემები უმეტესად მერყეობს 1.6 და 2.8 გმ⁻²წ⁻¹ შორის (ექსტრემალური მონაცემები - 1.1 და 4.0; იხ. Scott, Billings, 1964; ცხრ. 15.3). შვავესი მონაცემები მიიღო კლე-პუმპელმა (Klug-Pümpel, 1989) ევროპის ალპებში მარცვლოვანთა თანასაზოგადოებებში (1.3-2.5 გმ⁻²წ⁻¹; როდესაც სავეგეტაციო პერიოდი 77-142 დღეს გრძელდებოდა). ცენტრალურ კიბალების სამხრეთ რეგიონში მაღალმთის შეკრულ გაუმოვარ მცენარეულ თანასაზოგადოებებში მიიღეს 1.4-3.1 გმ⁻²წ⁻¹ (Rikhari et al., 1992; დაახლ. 90-120 დღიანი სავეგეტაციო პერიოდი). ზემოთ მოყვანილი მიზნების გამო, ტროპიკების მაღალმთის მცენარეულობის შედარებით მონაცემები, როგორც ჩანს, არ არსებობს. თუკი კოფშტეისისა და

15. მცენარეთა ბიომასის პროდუქცია

ცხრილი 15.3. მაღალმთის მცენარეულობის მისწავლა პირველი პროდუქტულობა (ყოველი მასა, ანუ მხოლოდ ბიომასა) (Bliss, 1966; Brzoska, 1973a,b; Larcher, 1977; Galland, 1986; Klug-Pümpel, 1989; Rikhari et al., 1992)

მცენარეულობის ტიპი	სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა (დღე)	მიწისზედა მასის პროდუქტულობა (გ.მ ² .დღე ⁻¹)	ენერჯის ფიქსაცია (%)
აღებული მდელოების პროექციული დაფარულობა > 70%-ზე			
მელისნ ბოუს მუხები			
ნოტი მდელო (<i>Carex-Duschampsia</i>)	60	1.9	
თოვლისპირა კაბიტატი	55	2.5	
ცენტრალური კლდოვანი მუხები			
ძლიერ ნოტიო და დაჭაობებული მდელო	65	2.1	
დაკარდებული მდელო	65	1.1	
ნოტიო მდელო (<i>Carex-Deschampsia</i>)	60	1.7	
გამინტრონის მთა			
გადარბებული ისლიანი მდელო	70	1.6-2.9	0.5
გადარბებული კაბიტატი	70	1.8	-
თოვლისპირა კაბიტატი	70	2.7-2.8	0.5
ძლიერ გადარბებული კაბიტატი	70	4.0-4.3	0.8
ცენტრალური ალაბები			
გადარბებული მდელო (<i>Carex curvula</i> -ს დომინირებით)	120	1.2-1.5	0.3-0.5
<i>Carex firma</i> -ს "ხალიჩა"	75	1.1-2.0	-
მდელო <i>Deschampsia</i> -ს დომინირებით	90	2.5	0.8
თოვლისპირა კაბიტატი (<i>Licula</i> -ს დომინირებით)	75	2.5	-
თოვლისპირა კაბიტატი (<i>Salix</i> -ის დომინირებით)	80	1.3	0.4
<i>Loiseleurca</i> -ს ჭინდრა გადარბებული ბუჩქნარი	140	2.3	0.7
<i>Vaccinium</i> -ის ჭინდრა გადარბებული ბუჩქნარი	130	3.8	0.9
ნაშალი (< 10% პროექციული დაფარულობა)	45	0.5-0.7	0.1-0.4
საშრეთ ჰიმალაები			
<i>Dumthonia</i> -ს მდელო	120	3.1	
<i>Kobresia</i> -ს მდელო	90	1.4	
ყველა ჩამოთვლილ 18 კაბიტატის საშუალო	84	2.2±0.9	

ყველა მონაცემი გასაშუალოებულია; სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა გასაშუალოებულია 5-10 დღის მიახლოებით.

თანავტორების (Hofstede et al., 1995a) მიერ მიღებულ წლიურ საშუალო მონაცემს, რომელიც 200 გ.მ².წ⁻¹ უდრის, ტროპიკული სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობაზე – 365 დღეზე – გაყვებით, მივიღებთ დაახლოებით 0.5 გ.მ².წ⁻¹, რაც ყველა შესაძლო სტანდარტის გათვალისწინებით ყველაზე დაბალი საშუალო მონაცემია და ალბათ, ასახავს აღწუნუსავი დეტრიტით გამოწვეულ ცდომილებას.

პროდუქტიულობა, რომელიც გამოითვლება ბიომასის ორ აჭრას შორის არსებული ნაშატის დღეების რაოდენობაზე გაყოფით, ფრიად განსხვავებულია სავეგეტაციო პერიოდის სხვადასხვა დროს. უშუალოდ თოვლის დნობის შედეგ, ხშირად ადვილი აქვს ფსევდო-პროდუქტიულობის (მიწისქვეშა რეზერვების გამოყენება, იხ. ზემოთ) შემთხვევას, როდესაც სეზონის საშუალო მონაცემზე ორჯერ უფრო დიდი პროდუქტიულობა დაფიქსირებუ-

ლა (Klug-Pümpel, 1989; Brzoska, 1973b). ასეთი პერიოდებისათვის ენერჯის გარდაქმნის ეფექტურობის გამოთვლას შესაბამისად არავითარი აზრი არ აქვს.

ფოტოსინთეზურად აქტიური მზის რადიაციის ენერჯის ასახვას მცენარის შშრალ წონაში ეწოდება "ენერჯის მოხმარების ეფექტურობა". თუკი მხოლოდ მიწისზედა მასას მივიღებთ მხედველობაში, რამდენიმე აქტორმა მაღალმთის შეკრული ფიტოცენოზებისათვის მიიღო 0.4-0.8% შორის არსებული "ეფექტურობა" (Bliss, 1966 მიხედვით 0.2-1.5%; იხ. ცხრ. 15.3). გამომდინარე იქიდან, რომ ამ მონაცემებში არ არის გათვალისწინებული მიწისქვეშა ბიომასა, ნეკრომასა და შშრალი წონის დანაკარგები რეალური "ეფექტურობები" 1-2%-ს შორის უნდა იყოს. ეს იგივე სიდიდეებია, რაც აღწერილ იქნა დაბლობის მცენარეებსა და სასოფლო-სამეურნეო ნათესებში. ბლისმა (Bliss, 1966)

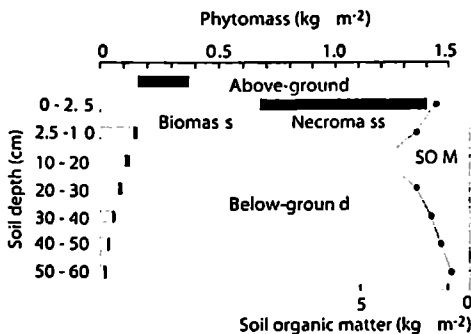
დასკვნა, რომ "მაღალმთის მცენარეები (და მცენარეულობა) ისევე ეფექტურია ენერჯის კონვერტაციაში, როგორც ზომიერი სარტყელის დაბლობის მცენარეები". თუკი ვაკუთვალისწინებთ, რომ მაღალმთის მცენარეულ თანასაზოგადოებებს დაბლობისაზე უფრო დაბალი LAI ახასიათებთ, ნათელია, რომ ენერჯის შთანთქმის რეალური ეფექტურობა ფართობის ერთეულზე მაღალმთის მცენარეებში უფრო მაღალია. შესაბამისად, სხვა ბიომბთან შედარებით, მაღალმთის მცენარეების პირველად პროდუქციას ძირითადად ხანმოკლე სავეეტაციო პერიოდი უნდა ზღუდავდეს. ეს დასკვნა პირდაპირ შეესაბამება 11-14 თავებში მოყვანილ მოსაზრებებს.

გასაკვირია, მაგრამ მაღალმთის მცენარეებში შენიშნული ტენდენცია კიდევ უფრო მეტოვრად გამოხატული ექსტრემალურ პირობებში. ალპებში (3150 მ; Brzoska, 1973b) ნაშალ კაბიტატებში ვაერცელებულ მცენარეულ თანასაზოგადოებებში, რომლებიც შეიცავდა ისეთ სახეობებს, როგორცაა *Ranunculus glacialis*, *Androsace alpina* და *Primula glutinosa*, პროდუქტიულობა ნიადაგის მხოლოდ 8-10% დაფარვიდან კიბოტეტურ 100% დაფარვაზე გაანგარიშებით უარესად მაღალ მაჩვენებლებს აღწევდა. ფაქტობრივი დაფარულობის პირობებში გამოთვლილი მონაკემბი 40-50 დიანი სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში 0.5-0.7 გ.მ⁻².დ⁻¹ აღწევდა, ე.ი. 5-7 გ.მ⁻².დ⁻¹, თუკი ნიადაგი მთლიანად მცენარეულობით იჩებოდა დაფარული (და ზრდის ინტენსივობა იგივე იჩებოდა) და ყველაფერი ეს მიწის-

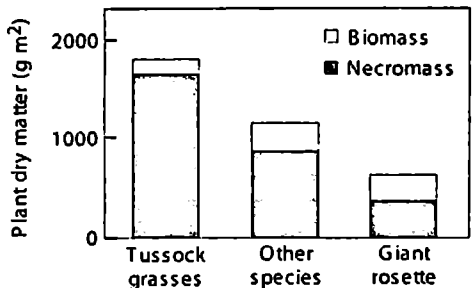
ქვეშა ბიომასის ცვლილების გათვალისწინების გარეშე. მიწისზედა მასის ენერჯიული ეფექტურობა, რომელიც 8-10 % ნიადაგის დაფარულობის პირობებში 0.09-0.38% გაუტოლდებოდა 100%-ანი დაფარულობის შემთხვევაში 1 მ² ფართობის ერთეულზე 0.9-3.8% მაღლწევდა. დიდი ცლობილების დაშვების შემთხვევაში კი უდავოა, რომ მაღალმთის მცენარეების პროდუქტიულობა და ენერჯის გამოყენების დიდი ეფექტურობა ნამდვილად არ არის დაბალი. ყოველ შემთხვევაში ზომიერი სარტყლის მაღალმთის პირობებში, სწორედ ამ სარტყლისთვის არსებობს შესაბამისი მონაკემბი.

ცხრ. 15.3 მოცემული მიწისზედა პროდუქტიულობების მთელი რიგი, როგორც ჩანს დიდად არის დამოკიდებული ნიადაგის ნაყოფიერებაზე. მაქსიმალური პროდუქტიულობა ყველაზე ხშირად შეიმჩნევა ზომიერად ტენიან (და არა ზედმეტად ტენიან) კაბიტატებში, რომლებსთვისაც დამახასიათებელია მთელი წლის განმავლობაში უწყვეტი მიკრობული აქტივობა (მაგ., Scott, Billings, 1964). როგორც მე-9 და მე-10 თავებში იყო აღნიშნული, ტენიანობა არ არის მაღალმთის მცენარეების ზრდის ხელშეშლელი ფაქტორი, მაგრამ მისი არაპირდაპირი ზემოქმედება ნიადაგში არსებული მინერალების ხელმისაწვდომობაზე უარესად მნიშვნელოვანია.

მაღალმთის მცენარეულობის მიწისქვეშა მასის პროდუქტიულობის და მიწისქვეშა მშრალი მასის პროდუქციის შესახებ ნაკლებად არის ცნობილი, რადგან ფეხვების ზრდის და ბალანსის სეზონური დინამიკის



ნახ. 15.2. ბიომასა, ნეკრომასა, დეტრიტი (გამხმარი საფენი) და წელი კუმუსი: მაღალმთის მარცვლოვან თანასაზოგადოებაში (*Carex curvula*-ს დომინანტობით) ნახშირბადის განაწილების მაგალითი (ცენტრალური ალპები, 2500 მ; გამოუქვეყნებელი მონაკემბი).



ნახ. 15.3. მცენარეული ცოცხალი და მკვდარი მშრალი მიწისზედა მასა (მაღალი ანტივი, დაახლოებით 4000 მ, კოლუმბიის პარამი). ვივანტური რიზტები წარმოადგენენ *Espeletia*-ს სახეობებს. ყურადღება მიაქციეთ მკვდარი მასის უზარმაზარ რაოდენობას - 28 ტ მ⁻¹ (Hofstede et al., 1995a).

15. მცენარეთა ბიომასის პროდუქცია

ცხრილი 15.4 მიწისზედა (A) და მიწისქვეშა (B) ფიტომასა (Ph), ბიომასა (Bio) და დეტრიტი (ნიადაგის საფენი). ვინაიდან მოყვანილი მონაცემები ნაწილობრივ შედარებადი არ არის (უცნობია, არის თუ არა ნეკრომასა გამოთვლებში გათვალისწინებული), მშრალი წონის სუბსტრუქტი პროდუქციის დასადგენად აღებული იყო სუბსტრუქტი. შესაბამისად, აქ მოყვანილი პროდუქტიულობის ზოგიერთი მონაცემი განსაკუთრებით მაღალია, თუ შეედარებთ ცხრ. 15.3-ს. "პირველადი პროდუქტიულობის" ასეთი დანაკლისის მიზეზები იხ. ტექსტში.

მდგმარეობა/მცენარეულობა	სიმაღლე ზღ. დ-დან (მ)	პროექტ. დაფარულობა (%)	გ ლ მ მ ⁻²				ლიტ.
			A-Ph	B-Ph	A-Bio	დეტრიტი	
ცერპის ალექსი							
ნასადის მცენარეულობა	3000	<15	26-75	-	-	1	
გალარიბებელი ისლანი მდელო	2550	>90	750-800	170	300-470	2	
გალარიბებელი ისლანი მდელო	2300	100	720-800	170	330-390	3	
<i>Sesleria</i> -ს მდელო	2280	100	380	200	310	3	
<i>Deschampsia</i> -ს მდელო	2280	>80	420	210	240	3	
<i>Luzula</i> -ს მდელო	2280	>70	240	190	240	3	
<i>Carex</i> -ის კორდი	2160	100	1250	250	1900	4	
<i>Sesleria</i> -ს გალარიბებელი მდელო	2150	100	-	260	1100	4	
<i>Loiseleuria</i> -ს გალარიბებელი მდელო	2170	>90	1310	1070(ფ)	1100	5	
<i>Vaccinium</i> -ის გალარიბებელი მდელო	1980	100	1400	1020(ფ)	850	5	
ცენტრალური კავკასიონი							
ისლანი მდელო	2600	100	510	-	150	6	
ალპური სამოყარი	2000	100	500-750	2600	-	7	
ალპური მდელო	2000	100	660	240	400	7	
დეკანი	2200	100	1900	-	1820(ფ)	8	
ასალი ზელანდიის მთები							
დაკორდებული მდელო	1980	>90	3540	1740	-	9	
მთა გამანტონი							
გალარიბებელი მცენარეულობა	1800	>70	-	540-3640	200-300	10	
მედიის ბოუს მთები	-	-	-	-	-	-	
გალარიბებელი მდელო	3000	>70	-	-	110-350	10	
ცენტრალური კლდოვანი მთები							
ქვანი კაბიტატი	3650	-	-	-	240	11	
მშრალი მდელო	3650	-	-	-	230	11	
ნოტიო მდელო	3650	-	-	-	220	11	
ქლივი ნოტიო მდელო	3650	-	-	-	160	11	
თოვლისპირა კაბიტატი	3650	-	-	-	100	11	
სამხრეთ-ცენტრალური კიშლალები							
<i>Danthonia</i> -ს მდელო	3550	-	700	1500	390	250	12
<i>Kobresia</i> -ს მდელო	3750	-	200	950	110	50	12
როდოფენდრონის ბუჩქნარი	3750	-	400	750	350(ფ)	70	12
ვენესუელას პარამო							
მდელო	3550	>70	210-650	70-390	150-430	13	
კოლუმბიის პარამო							
დაკორდებული მდელო	-	-	-	-	-	14	
პაპუა ასალი გინეა							
დაკორდებული მდელო	3600	>70	-	-	440-630	15	

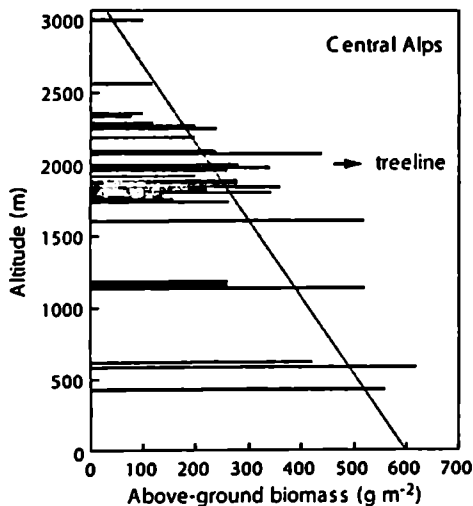
1, Brzoska (1969); 2, Grabherr et al. (1978); 3, Klug-Pümpel (1982); 4, Rehd (1976); 5, Schmidt (1977); 6, Cernusca (პირადი შეტყობინება); 7, Nakhutsrishvili (1975); 8, Tappiner et al. (1989); 9, Meurk (1978); 10, Bliss (1966); 11, Walker et al. (1994); 12, Rikhari et al. (1992); 13, Smith, Klinger (1985); 14, Hofstede et al. (1995a); 15, Hnatiuk (1978); (w) ნიშნავს შერტიან მცენარეულობას, მათ შორის, გართხმულ ქინდარა ბუჩქებს.

(ფესვების დეტრიტის პროდუქცია) შესახებ მონაცემები არ არსებობს. ახლად წარმოქმნილი ფესვების წლიური ზრდის დინამიკის ნიშნები უცნობი ასაკის მქონე ბუცი ფესვების უზარმაზარ მატრიაში უბრალოდ იკარგება (იხ. მე-13). ერთ-ერთი შედარებით ლოგიკური მიდგომა მაღალმთის მცენარეების ფესვების ზრდის დინამიკის შესასწავლად ალბათ იქნებოდა ფოთლის მასისა და ფესვების მასის ფარდობითი მატების უკუ-ლეული მაჩვენებელი, როგორც მიწისზედა ისე მიწის-ქვეშა მასის ბალანსის შემთხვევაში. იმდენად, რამდენადც მაღალმთის ბალახოვან მცენარეებში წერილი ფესვების და მწვანე ფოთლების მასის და აგრეთვე ღეროებისა და მიწისქვეშა ორგანოების (ძირითადი ფესვების ჩათვლით) თანაფარდობა დაახლოებით 1:1 უდრის (იხ. მე-12 თავი), პირველადი გასაშუალოების სახით, მიწისქვეშა მასის პროდუქცია შესაძლოა ჩათვალით მიწისზედა მასის ტოლფასად. მრავალწლოვან კორდიან მარცლოვნებში, ბალიშა მცენარეებში, ქონდარა ბუჩქებში და მთავარღერძიანი ფესვის მქონე სახობებში წერილი ფესვების და ფოთლის მასის შეფარდება შესაძლოა 1:1 ტოლი იყოს, რადგან არაფოთლოვანი ან არაწერილოფესოვანი მცენარის მასა ფრიად ნელა ექვემდებარება განახლებას. ერთდღერთი ალტერნატიული მიდგომა შეიძლება იყოს "ფანჯარაში" მოქცეული ფესვების ან სხვა რაიმე ფიქსირების მეთოდი (Mähr, Grabherr, 1983).

მცენარის მშრალი მასის "ფონდები"

ფართობის ერთეულზე მცენარის მასის საერთო ოდენობა მერყეობს სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში. სეზონური კლიმატის მქონე პაბიტატებში ბალახოვანი მცენარეების მიწისზედა ცოცხალი ნაწილის მასა სეზონის დასაწყისში და ბოლოს თითქმის წულის ტოლია, რადგან, ნახ. 15.2 განსხვავებით, მიწისქვეშა მასის შესახებ მონაცემები, როგორც წესი, არ მოიპოვება. ცხრ. 15.4-ში მოყვანილი მასალა ასახავს მხოლოდ სხვადასხვა სახის მიწისზედა მასის ფონდების სეზონურ მაქსიმუმებს. სადაც ეს შესაძლებელია ცოცხალი და მკვდარი მასის მონაცემები განსაკუთრებულად არის მოყვანილი (იხ. აგრეთვე Franz 1979).

ცხრ. 15.4-ის მიხედვით, მაღალმთის შერეული ან თითქმის შერეული მცენარეული თანასაზოგადოებების მიწისზედა ფიტომასა შეიძლება მერყეობდეს 200 და 3500 გ.მ⁻²-ის ფარგლებში. მონაცემების ასეთი დიდი გაბნევა მეტწილად გამოწვეულია დიდი რაოდენობით

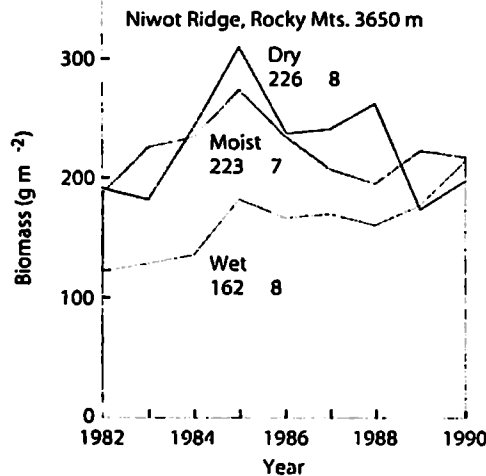


ნახ. 15.4. ბალახოვანი მცენარეულობის ბიომასის განწილების კანონზომიერებანი ზღ. დ-დან სიმაღლის გრადიენტზე (ცენტრალური ალპები, ბიომასის მაქსიმალური განვითარების პერიოდი; კომპლაცია სხვადასხვა ლიტერატურული წყაროდან).

ნეკრომასის დაგროვებით და აგრეთვე საერთო მასაში მერყინანი მცენარეების მოხვედრით. ნეკრომასის უზარმაზარი რაოდენობით დაგროვების მაგალითს წარმოადგენენ *Carex firma*-ს "ხლიჩები" ევროპის ალპებში, *Chionochloa*-ს კორდები ახალ ზელანდიაში და კოლუმბიის პარამოს მცენარეულობა (ნახ. 15.3). ნეკრომასის ასეთივე დიდი რაოდენობით დაგროვება აღწერილია არქტიკის მთებში (Henry et al., 1990). თუკი ამ ექსტრემალურ პაბიტატებს გამოვიყენებთ, ბალახოვანი მცენარეულობის უმეტესობის მიწისზედა ფიტომასის მონაცემები, ყოველგვარი განდობრივი სხვაობის გარეშე, მერყობს 100 და 400 გ.მ⁻²-ის ფარგლებში. შეერულ მცენარეულ თანასაზოგადოებებში მიწისზედა ცოცხალი მასა ("ბიომასა") ნაკლებად მერყეობს ეი. 100-400 გ.მ⁻²-ის ფარგლებში (მაქსიმუმი 600) და საშუალოდ 200 გ.მ⁻²-ის ტოლია.

მიწისქვეშა ფიტომასაზე მონაცემები ბევრად უფრო შერია და მერყეობს 70-3600 გ.მ⁻²-ის ფარგლებში. იგი მიწისზედა მასის მონაცემებს უტოლდება, ხოლო 500 გ.მ⁻²-ზე მაღალი მაჩვენებელი ყველაზე ხშირია. მიწისქვეშა ფიტომასის ცვალებადობის ახსნა საკმაოდ რთულია, რადგან ეამური ფიტომასის 90%-ზე მეტს

შეიძლება შეადგენდეს მკვდარი ფესვები და ფესურები



ნახ. 15.5. მაღალმთის მდელის მცენარეულობის მიწისზედა ბიომასის ცვალებადობა ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში (ნოუტ რიჯი, კლოვიანი მთები, აშშ). აქ მოცემული მდელის სამი ტიპისათვის დამასასაიბებელი მშრალი, ნოტიო და ტენიანი რეჟიმები. ციფრები აღწერენ წლიურ საშუალოს (\pm SE). წლიდან წლამდე შეიძლება ბიომასის უნიშვნელო ცვალებადობა და მდელის ტენიანობის რეჟიმის კლებასთან ერთად ბიომასის კლების ტენდენცია (Walker et al., 1994).

ცხრილი 15.5 ბიომასის ნეტო-პროდუქციის (მიწისზედა+მიწისქვეშა) შედარება ხელოვნური ძირითად ბიომასში. გამოთვლილია ერთ წელიწადზე, ან გადანაგარიშებულია ერთ თვეზე (გასაშუალოების ფარგლებში მოცემულია ფრჩხილებში; "NPP"-თან დაკავშირებით იხ. ტექსტში; Schulze, 1982 და სხვ.). საშუალო მონაცემი ექვსეუ ბიომასის არის 210 \pm 30 გმ⁻²თვე⁻¹

ბიომასი	წლიური ნეტო-პროდუქცია პროდუქტულობა (გ მ ⁻² წ ⁻¹)	სავევეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა (თვე)	თვიური ნეტო-პროდუქტულობა (გ მ ⁻² თვე ⁻¹)
წვიმიანი ტროპიკული ტყე	2.5 (1.8-3.0)	12	210 (150-250)
ზომიერი სარტყლის ფოთლოვანი ტყე	1.2 (1.0-1.5)	5	240 (110-300)
ბორეალური ტყე	1.1 (0.3-2.0)	5	210 (60-300)
ტროპიკული სტეპი	2.5 (0.2-4.0)	10	250 (70-400)
ზომიერი სარტყლის სტეპი	1.0 (0.2-1.5)	6	170 (70-280)
ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს ზომიერი სარტყლის მაღალმთის მცენარეულობა	0.4 (0.2-0.6)	2	200 (100-300)

პირველი გამოთვლები ეყრდნობა სავევეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობას. შესაბამისად, თვის საშუალო მონაცემები და ფარგლები ხელსდა არ ეხმარება წლიურ მონაცემებს. აქ მოცემული სავევეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა არის მახლობელი სიდიდე, რომელიც გამოიძინარეთა წელიწადის ძირითადი აქტიური პერიოდია.

და მისიწვეშ მოქცეული მკვდარი ფოთლები. ჰამირის მთებში, მაღალმთის ნახევარდუღანის მცენარეულ თანასაზოგადოებებში დაფიქსირდა 95%-ზე მეტი მიწისქვეშა ფოტმასა (Agakhanyantz, Lopatin, 1978), მაგრამ მისი უდიდესი ნაწილი შესაძლოა შეადგენდეს ფუნქციას მოკლებულ ნარჩენებს.

დაბალი სიმაღლეებისათვის არსებული მწირი ინფორმაცია არსებითად არ იძლევა სეზონურობის ფუნქციის გამოვლენის საშუალებას. მონაცემები ეხება ტროპიკების გარეთ არსებულ ჰაბიტატებს (Smith, Klinger, 1985; Hnatiuk, 1978). ტროპიკების ფარგლებში არსებული ვარიაციები, როგორც ჩანს, დაკავშირებულია კორდიანი ბალახოვანი მცენარეების არსებობასთან, რომლებიც როგორც წესი, მეტ ბიომასას, და განსაკუთრებით მეტ ნეკრომასის აგროეგენს, ვიდრე სხვა სასიცოცხლო ფორმები. ასეთი, ხშირად საკმაოდ დიდი მშრალი წონის ფონდების ბალანსის ინტერპრეტაცია საკმაოდ რთულდება იმის გამო, რომ მიწისქვეშა ორგანიზმები არ გამოიყოფა ერთმანეთისგან (წერილი და სქელი ფესვები, ფესურები, ფოთლის ყუნწები). რადგან სქელი ფესვები და ფესურები მრავალი წლის განმავლობაში ცოცხლობს ეს ხშირად ხდება მცენარის მიწისქვეშა მასის მაღალი მარევენებების მიზეზი (იხ. მე-12 თავი). თუმცა ასეთი სტრუქტურები შესაძლოა იგივე ფუნქციას ატარებენ, რასაც გასვენებული ღეროები ბუნებაში. ისინი ნამდვილად არ ასრულებენ წერილი ფესვების მსგავს ფუნქციას, ხოლო მასის დაგროვების მხრივ, მათი როლი საერთოდ სევტვია. ამის ყველაზე ლოგიკური ახსნა, როგორც ჩანს, დაკვიანებული სენილურობა და ლაზობის ნელი რიტმი უნდა იყოს. მიწისქვეშა და მიწისზედა მშრალი მასების თანაფარდობაზე ჩვენ უკვე ვისაუბრეთ მე-12 თავში.

ჩვენ გვინდა ეს განყოფილება დავასრულოთ ბიომასის ფონდის ორი ასპექტის განხილვით: მოცემულ რეგიონში სიერცობრივი და წლიური ცვალებადობით. აღვნიშნოთ არსებობს საბიტატების მჭიდრო კსელი, სადაც ხდებოდა ბიომასის შესწავლა. ნახ. 15.4 აჩვენებს ცენტრალურ ალაპებში ბალახოვანი მცენარეულობის დომინანტ თანასაზოგადოებებში მიწისზედა ბიომასის ზღ. დ. სიმაღლის მიხედვით ცვალებადობას (მხოლოდ ცოცხალი მასა). ბიომასის სეზონური მაქსიმუმი დაბლობის და ტყის ზედა საზღვრის მცენარეულობა არ განსხვავდება. ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ, ნიადაგის ფართის ერთეულზე ბიომასის რაოდენობა მნიშვნელოვნად კლებულობს. ტყის ზედა საზღვრიდან მხოლოდ 300 მ დაშორებით, მცენარეულობის მაქსიმალური განვითარების პერიოდში მოპოვებული ბიომასა ორჯერ უფრო ნაკლებია. ვიდრე დაბლობში ტიპურ სამეურნეო ნათესებში. სიმაღლის მატებასთან ერთად ბიომასის კიდევ უფრო მეტად დაკავშირებულია ნიადაგის დაფარულობის კლებასთან და არა ნიადაგის ზედაპირის ერთეულზე ბიომასის რაოდენობის კლებასთან. უნდა აღინიშნოს, რომ ტყის ზედა საზღვრის ქვემოთ არსებული არცერთი მდელო არ არის ბუნებრივი, ხოლო ყველაზე ქვემოთ განლაგებული მდელოები წელიწადში სამჯერ ითიბება.

რამდენიმე ავტორმა მოახერხა მალაქობის მცენარეულობის თანმიმდევრული აჭრა ერთ წელიწადზე მეტი პერიოდის განმავლობაში (მაგ., Bliss, 1966; Kluge-Pümpel, 1989 3-5 წლის განმავლობაში). დაკვირვებების ყველაზე ხანგრძლივი პერიოდი დაფიქსირდა ნიუტ რიჯში, კლდოვანი მთების ფორმალურ ქედებზე (Walker et al., 1994). ასეთი კვლევები გვეხმარება იმის გარკვევაში, თუ რამდენად ასახავს ცხრ. 15.5-ში მოყვანილი ცვალებადობა ზრდის პირობების წლიდან-წლამდე ვარიაციას. განმარტებისთვის, ნახ. 15.4 მოყვანილია 5 შესწავლილი მცენარეულობის მხოლოდ 3 ტიპი, რომლებსაც შორის სეზონური ბიომასის მაქსიმუმი ნებისმიერ წელიწადში მერყეობდა 100-240 გ/ის ფარგლებში. წლიდან-წლამდე ცვალებადობა ბევრად უფრო დაბალი იყო, ვიდრე მცენარეთა თანასაზოგადოებებს შორის სხვაობით გამოწვეული ცვალებადობა, ხოლო კლიმატის ცვალებადობას (შესწავლილი იყო მთელი რიგი პარამეტრები) მხოლოდ მცირე ნაწილი (15-40 %) თუ შეესაბამება. აშკარად, ცვალებადობის გარკვეული ნაწილი დაკავშირებულია ფენოლოგიურ რიტმებთან, ზამთრის პირობებთან, დაგროვების ციკლებთან ან რაიმე შემთხვევით მოვლენასთან. ზოგადად, ეს მონაცემები იმას გულისხმობს, რომ ერთ ცალკე აღებულ წელიწადში ბიომასის მოსავალი შეიძლება ჩაითვალოს საბიტატისთვის დამახასიათებელ პარამეტრად.

დასკვნის სახით: მალაქობის ფიტოცენოზების სტრუქტურის, პროდუქტიულობის და მშრალი წონის ფონდების ეს მოკლე შეფასება საზს უსვამს იმ გარემოებას, რომ საეკოტაქცი პერიოდის ხანგრძლივობა და ნიადაგის ზედაპირის დაფარულობა წარმოდგენენ მალაქობის მცენარეულობის ბიომასის და მისი პროდუქციის ინტენსივობის ორ ძირითად განმსაზღვრელ ფაქტორს. თუკი პროდუქტიულობას ნიადაგის ზედაპირის ერთეულზე და (მცენარეთა ზრდის სეზონის განმავლობაში) ღრის ერთეულზე გადავიანგარიშებთ, აღმოჩნდება, რომ მალაქობის მცენარეულობა ისევე და ზოგჯერ უფრო მეტადაც პროდუქტიულია. ვიდრე დაბლობის ბალახოვანი ფიტოცენოზები და ტყეების უმეტესობა (ცხრ. 15.5). ეს მონაცემები ესადაგება იმ ფიზიოლოგიური კვლევის შედეგებს, რომლებიც განხილული იყო წინა თავებში. არავითარი მიზეზი არ არსებობს იმისა, რომ მალაქობის მცენარეები დაბალი პროდუქტიულია ჩვეთვლით, ეს ნამდვილად არ არის ასე. მათ მიერ წელიწადის განმავლობაში დაგროვილი ბიომასის რაოდენობა დაბალია, მაგრამ ეს სულაც არ არის "სტრესული გარემო", არახსლსაყრელი ტემპერატურების", და სხვა ფაქტორების (რომლებსაც სავარაუდოდ უნდა გამოეწვეოთ პროდუქტიულობის შეზღუდვა ზრდის სეზონის განმავლობაში) ზემოქმედების შედეგი, რადგან ამის მიზეზი მხოლოდ ხანმოკლე ზრდის სეზონია და ნაწილობრივ ნიადაგის ზედაპირის არასრული დაფარულობა (ქვებ, ჩამონარეცხები, ნაშალები, ეროზია). ნათელია, რომ ადრეულ ნაშრომებში მოხაზული სურათი გადახედვას საჭიროებს. ვინაიდან, ტროპიკული, ე.ი. არასეზონური, საბიტატების პროდუქტიულობა მეტწილად უცნობია (მაგრამ იხ. Hofstede et al., 1995a,b), ჯერ კიდევ გასარკვევია შეიძლება თუ არა ტროპიკებში მოპოვებული მონაცემები განსხვავებულად სეზონურობით გამოხატული მაკალ-ნების მონაცემებისგან, რომელიც ეყრდნობა ამ თავის დასკვნები. ჩვენი ვარაუდით, ტროპიკების პროდუქტიულობა უფრო დაბალი უნდა იყოს, რადგან, როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ამ ადგილებში საკვებ მინერალებზე მოთხოვნილება პერმანენტულია და აქ მცენარეთა ზრდის სეზონის დასაწყისში მალაქობისთვის დამახასიათებელ "იმპულსურ ფექტებს" ადგილი არა აქვს.

ბალახის მკვამულების მიერ გამოწვეული ბიომასის დანაკარგები

მცენარის მომხმარებელს ყველაზე, მალაქობის

უკიდურესად ექსტრემალურ პირობებშიც კი, შეეხედებით (Halloy, 1991; Swan, 1992). მაღალმთის მცენარეების ბიომასის მნიშვნელოვანი ნაწილი, ადგილმდებარეობის და მცენარეულობის ტიპის მიხედვით, ბუნებრივი ბალახისმჭამელების მიერ მოიპოვება. ისინი შერჩევითად იკვებებიან და შესაბამისად იწვევენ მცენარეთა თანასაზოგადოების სახეობრივი შემადგენლობის ცვლილებას. მსოფლიოს მრავალ მაღალმთიან რეგიონში ბუნებრივ ბალახისმჭამელებს ისტორიულად ჩაენაცვლა შინაური ცხოველები, განსაკუთრებით ცხვარი და თხა. ანთროპოგენური ზემოქმედების ამ ასპექტებს განვიხილავთ მე-17 თავში. აქ წვენ შეეწერდება ბუნებრივ ბალახისმჭამელებზე, რომლებიც ნაკლებად შესაძნელებია, მაგრამ ეს სულაც არ ნიშნავს იმას, რომ ნაკლები ზეგავლენა აქვთ მცენარეთა თანასაზოგადოებებზე. მაღალმთის ცხოველების შესახებ რაოდენობრივი მონაცემების მოსაპოვებლად მიმართეთ ფრანცის (Franz, 1979, 1980) მიერ ჩატარებულ გამოკვლევას. რადგან მაღალმთის ბუნებრივ ბალახისმჭამელების ძოვების საკითხებზე ფრიად მწირი ინფორმაცია გვეულება, ქვემოთ მოყვანილი მიმოხილვა მხოლოდ რამდენიმე შრომას ცერდნობა.

გალენის (Galén, 1990) მიხედვით, კოლორადოში კლდოვანი ბიომის ტყის ზედა საზღვრიდან (3550 მ), ალპური სარტყლის ქვემო საზღვრამდე მრავალწლოვანი ბალახოვანი მცენარის *Polemonium viscosum*-ის ყვავილებს წითელი ირემი (*Cervus elaphus*) ეტანებოდა. იმის გამო, რომ ყვავილის კირიტის ფორმარება წინა წელს ხდება, მცენარეს არ გააჩნია დაკარგული ყვავილების არანაირი კომპენსაციური მექანიზმი. და შესაბამისად კარგავს მიმდინარე წლის თესლის ბიულ მოსავალს. იგი აგრეთვე, რეზერვების ამოწურვის გამო, კარგავს შემდეგი ორი წლის პოტენციურად შესაძლო ბიომასის ნამატს. ეს არის მაგალითი ძლიერ ნეგატიური ზეგავლენისა რეპროდუქციის პროცესზე. გალენი აღნიშნავს, რომ ბალახისმჭამელის ზეგავლენის ხარისხი სიმაღლის მატებასთან ერთად კლებულობს და უკიდურეს სიმაღლეებზე (4050 მ) ყველაზე დაბალია. ალბათ წითელი ირემი უფრო დაბალ სიმაღლეებს ანიჭებს უპირატესობას. სიმაღლის ასეთი თავისებური ეფექტი კარგად თანახმება გრამინის (Grimm, 1979) მიერ გამოთქმულ მოსაზრებას, რომ ბალახისმჭამელების ზეგავლენა უნდა სუსტდობდეს სტრუქტურულ გარემოში როგორც ქვემოთ იწება მოყვანილი ეს განზოგადება შემოწმებას ვერ უძლებს.

შვეიცარიის ალპებში, მაღალმთის მდელოების სარტყლის შუაგულში, დაახლოებით 2500 მ-ზე, აღირიცხა კალიების (*Melanopus frigidus* და *Aeropus sibirica*) ზემოქმედებით გამოწვეული ბიომასის მნიშვნელოვანი კლება (Blumer, Diemer, 1996). შუა სავეეგეტაციო პე-



ნახ. 15.6. ალპები, კერძოდ კარ მცენარეთა გავრცელების ზედა საზღვარზე *Ranunculus glacialis*-ი არის თოვლის შესრდგრას (*Alpicotus nivalis*) საუკეთესო საკევი. მესრდგრას უპირატესობას ყვავილებსა და ფოთლებს ანიჭებს, მაგრამ ეს მცენარის კომუელაციის საურსავს არ უქნის.

რიოდში ბიომასის დღიური კლება აღწევდა 0.4 გ.მ⁻², მცენარეთა თანასაზოგადოებაში, რომელშიც დომინირებდა *Carex curvula* და *Carex foetida*. ეს ცხოველები ანადგურებდნ ბალახოვანი საფარის 19-30%-ის (ბიომასის მოცილება ბევრად უფრო დიდია, ვიდრე მისი შემდგომი მოზზარება, რადგან ორივე სახეობა ვერ მოჭრის ფოთოლს და შემდგომ ღრდნის მხოლოდ მის კიდებს). ამ ცხოველების მიერ განადგურებული ბიომასის რაოდენობა სამჯერ უფრო მეტია, ვიდრე ზაფხულის შუაში მსხვილფეხა რქოსანი ნახირის მიერ მოზმარებული მცენარეული მასის საშუალო წლიური ოდენობა (S. Schueiter, Ch. Körner, გამოქვეყნებული მონაც). მაღალმთის კალიის ორი სახეობის გარკვეული საკევი-ბილადმი მიდრეკილება ამ კვლევის სინტერესო ასპექტს წარმოადგენს. ორივე სახეობა იკვებებოდა მარცვლონებით, რომელთა ფოთლებში აზოტის კონცენტრაცია უფარებით დაბალია (2.0-2.5%). თუმცა ბევრად უფრო მაღალი საკევი ღირებულების (2.6-4.0% N) მქონე ნაირბალახებით მხოლოდ *Melanopus*-ი იკვებებოდა. ამავე დროს, ორივე სახეობა თავს არიდებდა *Carex curvula*-ს შემდეგ მნიშვნელობით მერვე ადგილზე მყოფ *Leontodon helveticus*-ს (3.2%), ალბათ იმიტომ, რომ იგი კაუნუკის რქეს შეიცავს. კალიების მიერ ბიომასის მოცილების ჯამური მანევრებული ტრადიციულ გამოკვლევებში უკულებეყოფილი იწებოდა, რაც, თუკი გაეთვალისწინებთ მოცილებული ბიომასის რაოდენობას, მნიშვნელოვან ცდომილებას გამოიწვევდა.

მაღალბოთის დაკორდებული ნიადაგი მდიდარია პათოგენური ლარვების ფაუნით (მაგ. *Chironomidae*), რომლებსაც ასევე დიდი რაოდენობის ბიომასა შეუძლიათ მოიპოონ, მაგრამ, როგორც ჩანს, ამის შესახებ არაერთი მონაცემი არ არსებობს.

არგენტინის სამხრეთ-დასავლეთში (4250 მ) ანდების დაბალბალახოვან მდელოებში, ბუნებრივი ბალახისმჭამელები აგრეთვე გამოირჩევიან ამ თუ იმ სახეობისადმი განსხვავებული მიდრეკილებით სავიეტაციო პერიოდის ბოლოს, ხუთი წარბალახის (გვარებიდან: *Hypochoeris*, *Werneria*, *Perezia*, *Geranium* და *Calycera*) შესწავლამ აჩვენა, რომ *Hypochoeris*-ის და *Calycera*-ს ფოთლების 26 და 29% შუბული იყო მხოლოდ ან ნაწილობრივ, *Perezia*-ს მხოლოდ 8%, ხოლო ორი დარჩენილი სახეობა უვნებელი აღმოჩნდა (March, 1988, გამოუქვეყნებელი მისაც). ასეთ დიდ სიმაღლეებზე დომინანტი მძოველები გუანაკო (ლამას მძიერ ზომის ნათესავი) და მღრნელებია.

ბალახისმჭამელების მიერ დიდ სიმაღლეებზე ქვალორდანი უდაბნოს მცენარეულობის ბიომასის დანაკარგი შეიძლება იყოს აგრეთვე საკმაოდ მნიშვნელოვანი. აღსანიშნავია, რომ სტრესული გარემო ფაქტორების სიმაღლესთან ერთად მატება არ ესმარება მცენარეებს ბალახისმჭამელებთან ბრძოლაში (Oksanen, Oksanen, 1989; Oksanen, Ranta, 1992; Virtanen et al., 1997). ალპებში და ჩრდილოეთ სკანდინავიაში ბიომასის ყველაზე აქტიური მომხმარებლები მღრნელები არიან, და ისინიც მცენარეთა სახეობების მიმართ ფრიად გასხვავებული გემოვნებით გამოირჩევიან. ისინი უპირატესობას აწკარად ცილების მაღალი შემცველობის მქონე საკვებს ანიჭებენ, ასეთებიან *Ranunculus glacialis*-ის და *Oxyria digyna*-ს ფოთლები; ორივე სახეობაში აზოტის კონცენტრაცია 3-4% ალწევს. დაადგინეს (Järvinen, 1987), რომ სუბარქტიკის მაღალბოთის ქვალორდანი უდაბნოში (კლამპიარევი, 860 მ) *Ranunculus glacialis*-ის ყვავილობის რიტმი გარკვეულ კემირმა ლემინგების (*Lemmus lemmus*) პოპულაციის (და კვების) დინამიკასთან, თოვლისპირა თანასაზოგადოებების ლემინგებისგან 8 წლის განმავლობაში დაეცამ გამოიწვია თანასაზოგადოების შემადგენლობის ცვლილება. განსაკუთრებით ეს აისახა ზაფხუბში, რომლებმაც ზოგიერთი ფანეროგამული სახეობის დათრგუნვა დაი-

წყეს (Virtanen et al., 1997). ეს დაკვირვებები კარგად ეხმარება არქტიკაში ადრე ჩატარებული კვლევების შედეგებს, რომლებმაც აჩვენეს, რომ ზომიერი ბოვება ხელს უწყობს თანასაზოგადოების მრავალფეროვნებას და პროდუქტიულობაზე დამოუკიდებლად არ მოქმედებს (Henry, Svoboda, 1994; იხ. აგრეთვე თავი 17).

დემერის (Diemer, 1996) მიხედვით, ცენტრალურ ალპებში თოვლის თაგვები (*Microtus nivalis*), რომლებიც ტყის ზედა საზღვრიდან (1700 მ) 3900 მ სიმაღლეზე ბინადრობენ, წარმოადგენენ *Ranunculus glacialis*-ის ძირითად მომხმარებლებს. სავიეტაციო პერიოდის დასაწყისში 2600-3300 მ სიმაღლეზე განლაგებულ ოთხიდან სამ ნაკვეთში ბალახისმჭამელებით გამოწვეული ბიომასის ზიანი 15-26% აღწევდა (*Microtus*-ი ჩვეულებისამებრ მოიპოვებს მთლიან ყვავილებსა და ფოთლებს და მიაქვს სიროში). ერთადერთი დაუზიანებელი ნაკვეთი აღმოჩნდა მაღლობზე მდებარე იზოლირებული ადგილი, რომელიც მუდმივად თოვლის ცალკეული "კუბოლები" იყო დაფარული. ორ ნაკვეთზე (2600 და 3150 მ) უფრო დეტალურმა, მთელი ხეზონის განმავლობაში ჩატარებულმა, კვლევამ აჩვენა, რომ ბიომასის დანაკარგი ბევრად უფრო მეტია: დაზიანებული იყო ცალკეული ინდივიდების 60-65%, და მათ უმეტესობას ჩამოცილებული ქვირდა ყველაზე დიდი ყვავილები (ნახ. 15.6). ამ ინდივიდების 36-58%-ის არსებული 5-10 ფოთლიდან სულ ცოტა 2 აღარ გაჩნდათ. გასაკვირია, მაგრამ ამან არ იქონია ზეგავლენა მცენარეთა გადარჩენაზე (ყველა ინდივიდი გადარჩა) და დაზიანებული ყვავილების მქონე ინდივიდების 36%-მა სრომალურად იყავილა.

როგორც ჩანს, მაღალბოთის მცენარეების გავრცელების ზედა საზღვართან მონარდი *Ranunculus glacialis*-ი კარგად ეკუება ძირითად ბალახისმჭამელებს და მისი ნახშირბადის თუ საკვები ნივთიერების ბალანსი იმდენად წისრივშია, რომ, თოვლის საზღვრის ზემოთაც კი, სასიცოცხლო გარემოს უქნის მღრნელებს. ეს მოსაზრება კარგად ეთანხმება მე-12 თავში მოყვანილ დასკვნას და კიდევ ერთხელ უსვამს ხაზს იმ ფაქტს, რომ სწორადაა გასაზრებელი, თუ რა რის ნამდვილად სტრესული და შემზღველავი ფაქტორები კარგად შეგუებული ორგანიზმისთვის (იხ. 1-ლი თავი).

მოცემულ რეგიონში მაღალმთის ფლორა, როგორც წესი, ჭურჭლოვან მცენარეთა 200-300 სახეობას მოიცავს (მე-2თავი). როგორ ახერხებენ ისინი მკაცრ და მუდმივად ცვალებად გარემოში არსებობას, მდგრადი პოპულაციების შექმნას, შენარჩუნებასა და არეალის გაფართოებას? ამის სამი გზა არსებობს:

- თესლწარმოქმნის და გავრცელების მექანიზმების გაუმჯობესება (სექსობრივი რეპროდუქცია);
- ვეგეტატიური გამრავლება (კლონირებით რეპროდუქცია);
- ჰაბიტატში მაქსიმალურად ხანგრძლივი არსებობა (სივრცის შენარჩუნების სტრატეგია).

როგორც მოვეიანებით იქნება განხილული, ეს სამი სტრატეგია, შესაძლოა, სხვადასხვა კომბინაციით ერთმანეთს ავსებდეს კიდევ. მცენარეს შეუძლია პერიოდულად პირველიდან მეორე სტრატეგიაზე გადაერთოს, ან ერთდროულად ორივე გამოიყენოს. მიუხედავად იმისა, თუ რომელია ამ ორი სტრატეგიიდან უპირატესი, მცენარეს დამატებით (როცა ერთი სტრატეგია უკვე წარმატებით ხორციელდება) შეუძლია გამოიყენოს მე-სამეც. პირველი სტრატეგია ყოველთვის იქნება ამოქმედებული რომელიმე სტადიაში, თუნდაც ტერიტორიის კოლონიზაციის პროცესში. ყვავილობისადმი მიძღვნილ ქეთავში, პირველ რიგში, განვიხილავთ მაღალმთის მცენარეთა სასქესო გამრავლებას, კერძოდ ყვავილობას, დამტერვას, თესლის განვითარებას, გაღვივებასა და აღმონაცენების განვითარებას. ამას შეავსებს მასალა კლონირებით რეპროდუქციაზე და მაღალმთის მცენარეთა ასაკზე.

მაღალმთის მცენარეთა თანასაზოგადოებაების სტრუქტურა

თეორიულად, ტროპიკებში მცენარეებს შეუძლიათ

იყვავილონ მთელი წლის განმავლობაში. მაგალითად, აფრიკის მაღალმთაში ყვავილობის სეზონი მკვეთრად გამოხატული არ არის, ეინაიდან მცენარეთა უმეტესობა ყვავილობს 10-12 თვის განმავლობაში (Hedberg, 1957; Coc, 1967). თუმცა, ნალექების სეზონური ხასიათი "აიძულებს" ტროპიკულ მცენარეთა უმეტესობას შეზღუდოს ყვავილობის სეზონი რამდენიმე თვემდე. ეს მოუწოდებდალ, ზღვის დონიდან სიმაღლის მატება ასევე იწვევს ყვავილობის სეზონის შემცირებას და მცენარეს ფართო არჩევანი აღარ რჩება – იგი იძულებულია იყვავილოს მხოლოდ გარკვეული პერიოდის განმავლობაში. მოუხდავად ამისა, ასეთ კლიმატურ პირობებშიც კი, შეზღუდვების გამოიყოფს ყვავილობის სამი სხვადასხვა რეჟიმი:

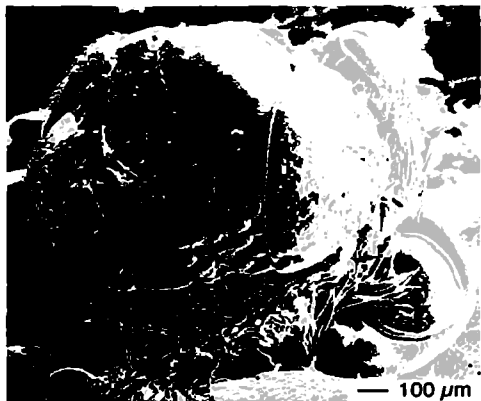
- ადრეული ყვავილობა – თოვლის დნობისას, ან მაშინვე თოვლის დადნობის შემდეგ, ან ნიადაგის გაღვლილობის შემდეგ;
- სავეგეტაციო პერიოდის შუაში ყვავილობა – მცენარეულობის მაქსიმალური განვითარების დროს;
- გვიანი ყვავილობა – მცენარის ზრდის სეზონის ძირითადი პერიოდის დასრულების შემდეგ (ზოგჯერ მხოლოდ გახანგრძლივებული ყვავილობა).

ადრე- და შუა სავეგეტაციო პერიოდში მოყვავილე არქტიკულ და მაღალმთის მცენარეთა უმეტესობაში ადგილი აქვს ყვავილობის წინასწარ ფორმირებას, რაც იმას ნიშნავს, რომ მისი ჩასახვა იწყება წინა (ზოგჯერ კი იმის წინა) სეზონში (Resvoll, 1917; Rübél, 1925; Sörensen, 1941; Billings, Mooney, 1968; Larcher, 1980; Dahl, 1986). ადრეგაზაფხულზე მოყვავილე სახეობებში იშლება "წინასწარ წარმოქმნილი" ყვავილი. ერთი ან ორი კვირით უფრო გვიან მოყვავილე სახეობებში უკვე მიმდინარე სეზონში ადგილი აქვს დიფერენციაციის გარკვეულ პროცესებს, ხოლო შუა სავეგეტაციო

პერიოდში მოყვავილე მცენარეები ხშირად ყვავილების განვითარებას იწყებენ წინასწარ ფორმირებული ემბრიონული ორგანოდან და შემდგომ მხოლოდ შხრალი მასა იმატებს. ზოგიერთ ადრე და შუა სავეგეტაციო პერიოდში მოყვავილე ბალახოვან მცენარეში, განსაკუთრებით კი იმ სახეობებში, რომლებსაც შედარებით პატარა ყვავილებიანი მრავალი საყვავილე ღერო გააჩნიათ (ბევრი Caryophyllaceae), ყვავილების ფორმირება მიმდინარე სეზონში ხდება როგორც ყოველთვის, ასეთ განზოგადებაში არსებობს გამოწვევები მაგალითად, იმ სახეობებიდან, რომელთაც ახასიათებთ ყვავილების შეკეთრად გამოკეთილი წინასწარი ფორმირება. *Polygonum viviparum* ყვავილობს გვიან, ხოლო *Ranunculus glacialis* კი ძალიან ადრე.

ეს ორი სახეობა ყვავილის კვირტის წინასწარი ფორმირების კლასიკურ მაგალითად შეიძლება მივიჩნიოთ *R. glacialis*-ს ზამთრის დადგომისთანავე უკვე მომდევნო წლისათვის გამზადებული აქვს 2-3 ყვავილის კვირტი (Resvoll, 1917; Moser et al., 1977; ნახ. 16.1). თუკი მცენარე გადაირგვება უფრო თბილ კლიმატურ პირობებში, "ყვავილის კვირტის ეს ბანკი" შეიძლება სრულად განვითარდეს ერთი სავეგეტაციო სეზონის განმავლობაში (Prock, Körner, 1996). *P. viviparum*-ს სჭირდება სამი მოსამზადებელი სეზონი რათა მეთხე სეზონზე დაიწყოს ყვავილობა. ასეთი მოვლენა აღწერილი იყო ნიუტრ რიჯში (3750 მ, კლდოვანი მთები) SEM-მიკროგრაფებით დაკვირვების შედეგად (Diggle, 1997). ეს მართლაცაა ხანგრძლივი პერიოდი, რომლის განმავლობაში გარემო პირობებს შეუძლიათ გავლენა იქონიონ გენერაციული ორგანოს ზომაზე და აღმოცენების დროზე. თუმცა, ბოლო და ყველაზე სათუთი ნაბიჯი — გენერაციული ქსოვილის ჩამოყალიბება — როგორც ჩანს, არ არის წინასწარი ფორმირების პროცესის ნაწილი. ყოველ შემთხვევაში, როგორც დაადგინა ერშამბერმა (Erschbamer et al., 1994), მალაქთის *Carex*-ში თესვკვირტების და მტკრიანების ჩემოყალიბების (და მეთოზის დასრულების) პერიოდი სრულდება უშუალოდ სექსობრივ მომწიფებამდე.

ისევე როგორც ვეგეტაციური განვითარება (იხ. მე-13 თავი), სეზონური ყვავილობის პერიოდის დროში რეგულირება მჭიდროდ არის დაკავშირებული გარემო ფაქტორებთან. მათ შორის ყველაზე მნიშვნელოვანია ტემპერატურა და ფოტოპერიოდი. რამდენიმე სახეობის შესწავლის შედეგად (ძირითადად ისეთი უნივერსალური ბალახოვანი მცენარეებისა, როგორცაა *Poa alpina* და *Phleum alpinum*) აღმოჩნდა, რომ ზამთრის დაბალი ტემპერატურით ზემოქმედება, საკარგულით, გარკვეულ ზეგავლენას ახდენს ყვავილობაზე, მაგრამ არაის არ შეუსწავლია ისეთი შემთხვევები, როდესაც ყვავილის



ნახ. 16.1. მალაქთის მრავალ მცენარეში სხვადასხვა კვირტის წინასწარ ფორმირების სტრატეგიას. ამის საშუალებით მცენარე მაქსიმალურად იყენებს მოკლე სავეგეტაციო პერიოდს. მაგალითისთვის აქ მოცემულია *Ranunculus glacialis*-ის (SLM, 60x) ყვავილის ინიციალური (ტერმინალური და ლატერალური ყვავილი) შემდეგი სავეგეტაციო სეზონისათვის (1999) 2000 წლის პოტენციური პრიმორიალური წარმონაქმნი დაძალადუნაში აღებული იყო მოყვავილე ინდივიდისგან 1998 წლის 10 ივლისს ყვავილებთან ერთად. ერთსა და იმავე ღეროს შესაძლოა არსებობდეს რეპროდუქციული სტრატეგიების 3 თაობა.

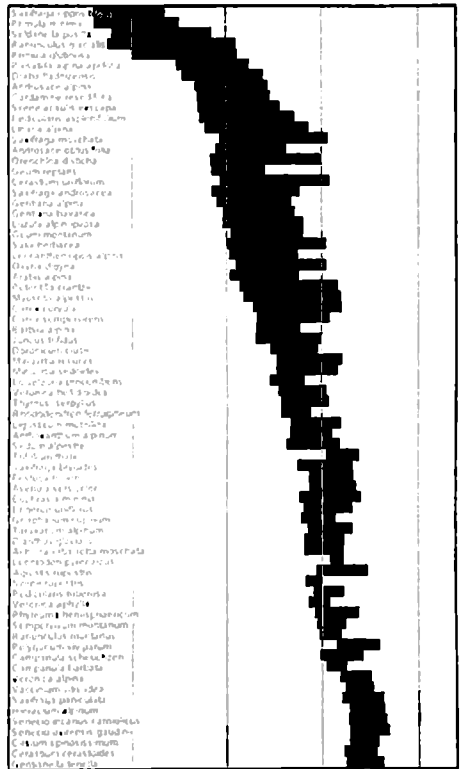
წინასწარი ფორმირება 3 წელს (სამ ზამთარს) ვრძელდება. უცნობია, ამ სამი წლის განმავლობაში რომელი წლის ზამთარი (თუკი ამას საერთოდ ავეცილო აქვს) ახდენს გადაამწყვეტ ზეგავლენას ყვავილობაზე? ძალიან ადრემოყვავილე სახეობები, როგორც ჩანს, ოპორტუნისტულ სტრატეგიას ირჩევენ და ყვავილობას იწყებენ თოვლის საფარის გაქრობისთანავე (მაგ. *Soldanella alpina* და სხვა *Primulaceae*; *Ranunculus ovalis*, *R. glacialis*, *R. adoneus*, *Saxifraga oppositifolia* და სხვა *Saxifragaceae*; *Carex*-ის და *Luzula*-ს მალაქთის სახეობების უმეტესობა). ეს ადასტურებს იმ მოსაზრებას, რომ ტემპერატურის (ზენებრივ პირობებში თუ ექსპერიმენტის შედეგად) მცირედი ზრდა ასეთ სახეობებში უბიძგებს ადრეულ ყვავილობას და ამქარებს ზოგადად განვითარების პროცესებს (Alatalo, Totland, 1997; Henry, Molau, 1997; Stenström et al., 1997; Suzuki, Kudo 1997). ისევე როგორც ეს თოვლის ნაადრევი დნობისას ხდება (Walker et al., 1995).

სახეობები, რომლებიც ყვავილობენ ფოთლის მთელი მასის განვითარების შემდეგ (ჩვენი აზრით, მალაქთის ყველა მცენარის ნახევარზე მეტი). შესაძლოა სქესო-

ბრიე მომწიფებას იწყებენ ე.წ. ფოტობერიოდული ტრიკერის ("ჩანახის") მექანიზმის ამუშავებით. ყოველ შემთხვევაში, ასეთი მოვლენა აღწერილი იყო *Poa alpina*-ს და *Phleum alpinum*-ის შემთხვევაში (Heide, 1990, 1994; Pahl, Darroch, 1997 და ამ შრომებში მოცანილი ლიტერატურული წყაროები). ობლივატორულად გვიან-მოყვებით სახეობების უფრო დაბალ და თბილ კაბიტატებში გადარკვით შესაძლებელი განვითარების ფოტობერიოდული დათრგუნვის ("სანამ შესაბამისი დრო დადგება") მექანიზმის დემონსტრირება (იხ ნახ. 13.2). მაღალმთაში საშუალო და მაღალ სიმაღლეებზე მდებარე კაბიტატებში თოვლის დადნობიდან ერთ თვის შემდეგ ცოტადენი სახეობა თუ კვავილობს. რეზვოლის (Resvoll, 1917) მიერ მიღებული შედეგები ასეთია: თოვლის დადნობიდან 33 დღე *Taraxacum officinale*-ს (ნორვეგია, დაახლ. 1500 მ) შემთხვევაში და 40 დღე *Polygonum viviparum*-სთვის (ჩრდილოეთ შვედეთი, დაახლ. 1000 მ). ზოგადად, *Primulaceae*, *Ranunculaceae* და *Cyperaceae*-ს გვარების წარმომადგენლები ყველაზე ადრემოყვავილე ვაგუფს განეკუთვნებიან, ხოლო *Asteraceae* და *Campanulaceae* გვარების სახეობები - ყველაზე გვიანმოყვავილებს*. *Gentiana*-ს და *Gentianella*-ს გვარების სახეობები, როგორც წესი, ყველაზე ადრე ან ყველაზე გვიან ყვავილობენ (ნახ. 16.2).

მიუხედავად ხანმოკლე საევეტაციო პერიოდისა, ყვავილობის ხანგრძლივობა მნიშვნელოვანწილად დამოკიდებულია სახეობაზე (და ეს განსხვავება ახლომონათესავე სახეობებშიც ე გამოიკვეთება; მაგალითები იხ. Pickering, 1995), და არ ეწყობა მცენარეთა თანასაზოგადოების განვითარების რიტმს. ცალკეულ სახეობათა ყვავილობის პერიოდების ურთიერთდაფარვა (ნახ. 16.2) გარკვეულ პერიოდში იწვევს ყვავილების სიმრავლის ფერომენს, რაც დამახასიათებელია ყველა სეზონური კლიმატის მქონე კაბიტატისთვის (ნახ. 16.3 და 16.4). ცენტრალური კიბალების სახეობების 70%-ზე მეტი ყვავილობს ივლისის შუა რიცხვებში, ხოლო ზომიერი სარტყლის მაღალმთის რეგიონებში ყვავილობის პიკი ივლისის ბოლოსაა. ჩილეს მშრალზაფხულიან ხმელთაშუაზღვეთის მსგავს კლიმატურ პირობებში, ყვავილობის პიკები უფრო ფართოა, ვიდრე კიბალების მუზონური კლიმატის შემთხვევაში. რაც უფრო იზრდება ზღ. დ-დან სიმაღლე, მით უფრო დიდ მნიშვნელობას იძენს ფერდობის ექსპოზიციის ეფექტი.

განედების მიხედვით ყვავილობის სტრატეგიების სქემატური შეჯამება მოცემულია ნახ. 16.5-ზე, საიდანაც ჩანს, რომ განედის მატებასთან ერთად ადგილი აქვს ყვავილობის პერიოდის მკვეთრ შევიწროებას. ყვავილო-

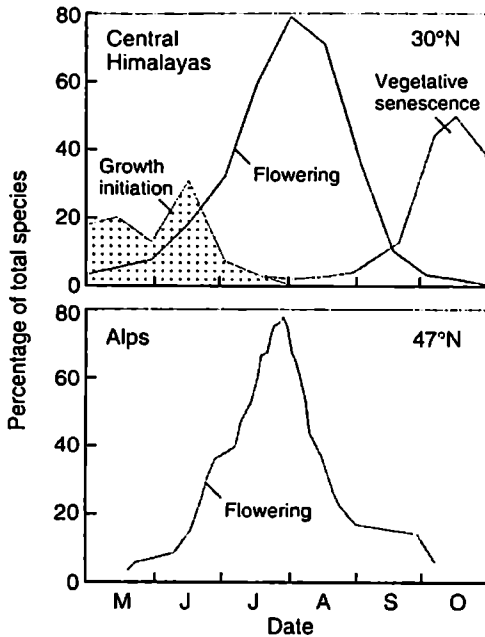


May June July Aug. Sept

ნახ. 16.2 შუა გულწერზე (2600 მ; 600 მ ტყის ზედა საზღვრიდან, ტრილის ალბი, ავსტრია) გავრცელებულ მაღალმთის 79 სახეობის ყვავილობის სექტორი დეტალური ფართობი შეადგენდა 4000 მ²-ს და მოიცავდა კლოვან, ნამულ და თოვლისპირა კაბიტატებში გავრცელებულ მცენარეულობას და მაღალმთის ბუდეების ფრაგმენტებს. მცენარეულობით დაფარული ნადავის ზედაპირი შეადგენდა დაახლოებით 1100 მ². 83 სახეობიდან 4 სახეობა არ ყვავილობდა, მათ შორის 2 იყო ცოცხალმდინარე საყურადრებო ივლისის ბოლოსთვის ყვავილობის სექტორების მნიშვნელოვანი გადაფარვა, რაც იწვევს ყვავილობის პიკს (78%), მოცემულს ნახ. 16.3-ზე (Bahn, Körner, 1987).

ბის პერიოდის ასეთი "შეკუმშვა" მიზეზია იმისა, რომ ჩვენ ზომიერი სარტყლის მაღალმთის მცენარეულობას

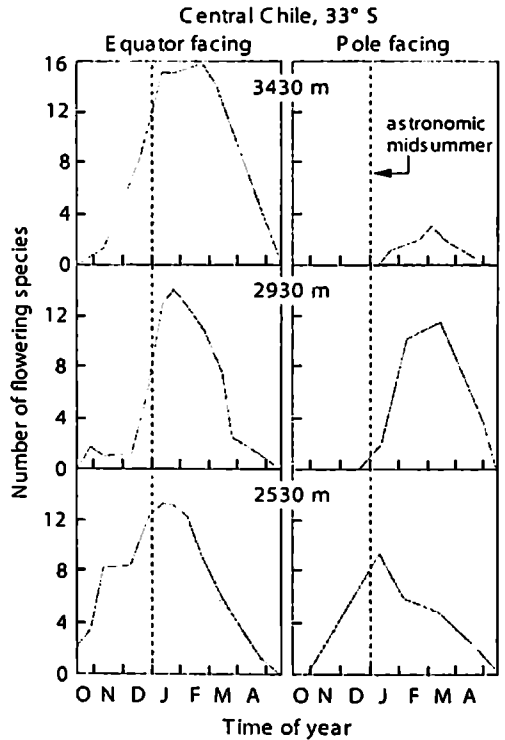
* კაცასიში Campanulaceae-ს ბევრი სახეობა სწორედ ადრე გაზაფხულზე ყვავილობს; რდ.



ნახ. 16.3 მაღალმთის მცენარეთა ციკლის ფენოლოგია ცენტრალურ ჰიმალაებში (4000 მ, 30°N) და ტიროლის ალპებში (2600 მ, 47°N). ნაწვენება მცენარეთა ფარდობითი წილი, გამოხატული როგორც მათი საერთო რაოდენობის პროცენტული წილი (142 სახეობა ჰიმალაებში და 79 – ალპებში; Bahn, Körner, 1987; Ram et al., 1988).

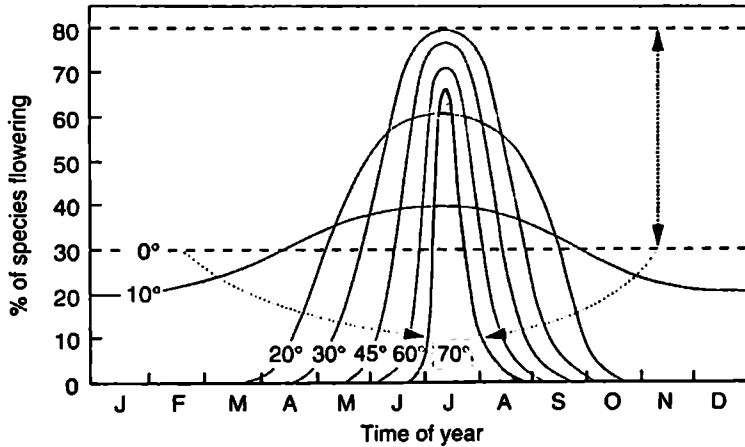
უფრო მიმზიდველად (მრავალ ფერებში გადაწყვეტილს) აღიქვამთ, ვიდრე ტროპიკების მაღალმთის მცენარეულობას.

რატომ არის ასეთი ფენოლოგიური მრავალფეროვნება მაღალმთაში. მიუხედავად უკიდურესად ხანმოკლე სეზონური პერიოდისა? ზოგიერთმა ავტორმა (Molau, 1993; Kudo, 1992, 1996) ეს ფენომენი ახსნა სიცოცხლის ისტორიის სტრატეგიებში განსხვავებით. 137 სახეობაზე მოპოვებული მასალის საფუძველზე, მოლაუმ დაადგინა, რომ სუბარქტიკის მაღალმთის ზონის (68° ჩრ. განვი, 1000 მ, ჩრდილოეთ შვედეთი) ადრემოცვივანი სახეობებში შეიმჩნევა თესლისა და თესლკერტის დაბალი თანფარდობა (საშუალოდ 0.3), მაგრამ ნიადაგში დაფიქსირებულ თესლს (ან ნაყოფებს)

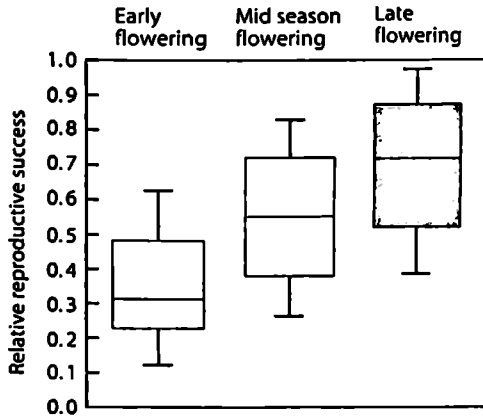


ნახ. 16.4 ციკლის ფენოლოგია წილეს ცენტრალურ ანდებში (33°S) სხვადასხვა სიმაღლეზე და სამხრეთ პოლუსისკენ და ეკვატორისკენ ექსპონირებულ ფერდობებზე. ყველაზე დაბალ სიმაღლეზე გავრცელებულია ანდების ვეუვა ბუჩქების სარტყელი, საშუალო სიმაღლეზე – ბალიშ მცენარეები, ხოლო ყველაზე მაღლა – „კუა-ლორიანი უდაბნო“ (Arroyo et al., 1981).

აღმოცენების უკვე დიდი შანსი გააჩნია (ნახ. 16.6). გვიანმოცვივანი სახეობებში კი საპირისპირო ტენდენცია შეიმჩნევა – მათი თესლისა და თესლკერტის თანფარდობა 0.7-ს აღწევს. თუმცა, ამ შემთხვევაში აღმოცენების შანსი უფრო დაბალია. თესლის აღმოცენების ასეთ წარმატებულ სტრატეგიას კიდევ უფრო აძლიერებს შეჯვარების სისტემა: ადრემოცვივანი სახეობებში შეჯვარების ხარისხი მაღალია (თვითაძმტვერვა <20%), ხოლო გვიანმოცვივანი მცენარეებისთვის უპირატესად დამახასიათებელია თვითაძმტვერვა (> 60%), აპომიქსისი და ვივიპარია (ციცხალშობა).



ნახ. 16.5 მაღალმთის სარტყელში ყვავილობის ფენოლოგიის სეზონური დიგრამა ზღ. დ-დან სხვადასხვა სიმაღლეზე. ზომიერი და სუბარქტიკული სარტყლების მაქსიმუმები ვერ აღწევს სუბტროპიკული სარტყლის მაქსიმუმებს. ეს გამოწვეულია ყვავილობის შემცირებული ინტენსივობით (სახეობაზე გადანაწილებით) და იმ ფაქტით, რომ ადრემოყვავილე სახეობი ასრულებენ ყვავილობას იმ დროისთვის, როდესაც სახეობების უმეტესობა აღწევს ყვავილობის პიკს. ყურადღება მიაქციეთ ყველაზე დაბლ განსხვავებას ტროპიკულ-სუბტროპიკულ ტრანსექტში. სიმატრიისთვის გამოყენებულია ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს ხეზონური კალენდარი.



ნახ. 16.6 ყვავილობის ფენოლოგიით განსხვავებული სუბარქტიკული მაღალმთის სახეობათა ფარდობითი რეპროდუქციული წარმატება. მონაცემები მოიცავს 21, 51 და 32 ადრე შუა- და გვიანმოყვავილე სახეობას (Molau, 1993).

საბოლოოდ, ყვავილობის პერიოდთან მიმართებაში სახეობა პლიოდურობაში საეკივიკური განსხვავებები: ადრემოყვავილე არადიპლოიდური სახეობების 1/3 ტეტრა- ან ჰექსაპლოიდა, ხოლო გვიანმოყვავილე სახეობების 45% დიპლოიდურზე მეტი პლიოდურობით გამოირჩევა, ხოლო მათი 1/3 რვა და თორმეტ ქრომოსომებიანი კომპლექტით ხასიათდება (ადრეული ყვავილობის პერიოდში პლიოდურობის ფენომენს ადგილი საერთოდ არა აქვს). მოლაუს (Molau, 1993) მიხედვით, ადრეული და გვიანი ყვავილობა დაკავშირებულია ორ სხვადასხვა რისკთან:

მტერიანების დაკარგვის რისკი (ზედმეტად ცივა წარმატებული დამტყვერვისათვის, მაგრამ საკმარისი დროა თესლის მოშვიფებისთვის)

და

თესლის დაკარგვის რისკი (დამტყვერვა საიმედოა, მაგრამ თესლის მოშვიფებისათვის საჭირო დრო არასაკმარისია).

შეკვარების სისტემა შეიძლება განხილულ იქნეს როგორც თესლის თესლკვირტთან თანაფარდობის დეტერმინანტი (ერთის მხრივ პეტეროზიგოტები განაყ-

ოფიერების მხრივ ნაკლებად წარმატებულია, მეორეს მხრივ კი. ჰომოზიგოტები უფრო მეტი რაოდენობითაა, და ეს მაშინ, როდესაც ყვავლობის ფენოლოგიასთან კავშირი მეორეადა, ან არაპირდაპირი ხასიათი აქვს, როდისი შესილთ შედეგი ზემოხსენებულ ეს ორი რისკია. უცნობია, თუ რატომ ხდება შეჯვარების სისტემების ასეთი სეზონური განცალკევება, და აგრეთვე საჭიროდ უთვლით დაემატოთ, რომ გვიანმოყვავილე მცენარეთა ზოგადად მაღალი პლოიდურობის დონეში დიდი წვლილი მიუძღვის ისეთ პაბიტატებში გაერქვლებულ სახეობებს, სადაც ნიადაგის თოვლისგან გათავისუფლება ყველაზე გვიან ხდება (ასეთ მცენარეებში კი თვითდამტერვაა, როგორც ჩანს, აუცილებელია). მიუხედავად ამისა, საეკოლოგიური სეზონის და მიკროპაბიტატის თავისებურებებიდან გამომდინარე, შეჯვარების ორივე სისტემა შესაძლოა წარმატებული გამოდგეს. სწორედ ამიტომ, ამა თუ იმ კონკრეტულ ფლორაში გვხვდება ორივე სტრატეგია. მნიშვნელოვანია, რომ ეს ორივე "სტრატეგია" აღქმულია, როგორც მთელი რიგი შესაძლებლობების საბალორი წერტილი, თუმცა არის ზოგიერთი ნიშანი (მაგ., აუტოგამია) იმისა, რომ ამ სტრატეგიითა შეხედვითარობის სიხშირე შესაძლოა იყოს ბიომოდალორი (რაც ნიშნავს: ან ერთს, ან მეორეს), ხოლო საშუალო პოპიცია იშვიათია.

კუდო (Kudo, 1992, 1993, 1996), რომელიც აიპონიაში თოვლის საფარის ზანგებლობის გრადიენტებს სწავლობდა და, არსებითად, იგივე დასკვნებამდე მივიდა, როგორც მოლაუ, ზაზი გაუსეა იმ ფაქტს, რომ დამმტერვარის არსებობა, ზოგადად, მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს. მისი დაკვირვებების თანახმად, ადრემოყვავილე ინდივიდები/სახეობები მოკლებული იყვნენ დამმტერვარის აქტივობას, მაშინ, როდესაც გვიანმოყვავილე მცენარეებს/სახეობებს თუმცა იგივე პრობლემა ქონდათ, მაგრამ იგი სხვა მიზეზებით იყო გამოწვეული: დამმტერვარების მოსაზიდად ისინი კონკურენტიაში იმყოფებოდნენ გვერდ სხვა სახეობასთან. ქმინდენ მრავალ ყვავილს, მაგრამ ხშირად, დამმტერვარის პროცესში არსებული პრობლემებისა თუ საეკოლოგიური პერიოდის დამთავრებამდე დარჩენილი არასაკმარისი დროის გამო, ვერ ახერხებდნენ მნიშვნელოვანი თვისის წარმოქმნას. მუხედავად იმისა, რომ საეკოლოგიური პერიოდის დასაწყისში ნაკარავდევი იყო დამმტერვარების ნაკლებობა, ყველა ამ შრომამ (უკიდურესად ადრემოყვავილე *Saxifraga oppositifolia*-ს ჩათვლით; Stenström, Molau, 1992; Gugerli, 1998) გვანჩენა, რომ ადრემოყვავილე მცენარეთა უმეტესობა ხასიათდება აუტრიდინგიით და შესაბამისად დამოკიდებულია დამმტერვარზე. აღბათ, დამმტერვარის არსებობის და მისი დლიური მიგრაციის მნიშვნელობა არასაკმარისად არის შევასებული, ან ყვავილისა და

დამმტერვარის თანაფარლობის მაჩვენებელი ისეთია, რომ ადრეული დამმტერვარები მოკლებული არიან ყვავილებს (განხილვა იხ. ქვემოთ).

ტროპიკული მაღალმთის მცენარეთა შეჯვარების სისტემებზე ინფორმაცია მწირია და ძირითადად ემდებება ვიგანტურ როზეტულ მცენარეებს. *Espeletia schultzei*-ზე ჩატარებული სამუშაოს მიხედვით (Sobrevilla, 1989), ისინი მეტწილად თვითშეუთავსებადი არიან (ცარიელი კაკალია ნაყოფები თვითდამტერვით ყვავილებში), მაგრამ უკუდასაღებია ის ფაქტი, რომ ამ სუსტი სეზონურობით გამოჩნეულ კლიმატურ პირობებშიც კი, თვისის მომწიფების შანსი სიმაღლის მატებასთან ერთად კლებულობს. ბერი და კალვო (Berry, Calvo, 1994) *Espeletia*-ს შეჯვარების სისტემაზე ჩატარებულ შრომაში მიუთითებენ თვითშეუთავსებლობის მაჩვენებელს, რომელიც 0.0-0.15 ფარგლებში მერყეობს, სადაც მონაცემების უმეტესობა ნულთან ახლოსაა. ეს ავტორები მიუთითებენ რამდენიმე სხვა შრომაზეც, რომელთა მიხედვითაც, საერთო მოსაზრებისგან განსხვავებით, ტროპიკულ მაღალმთაში აუტოგამია ან არ მატულობს, ან ოდნავ იზრდება. ჰავაიზე შესწავლილი *Argyroxiphium*-ი აგრეთვე თვითშეუთავსებადი აღმოჩნდა (Carr et al., 1986).

იმ ფაქტმა, რომ აუტოგამია და აპოპიქსისი გარკვეულ კორელაციაშია პოლიდურობის მაღალ დონესთან, რომელიც თავის მხრივ უფრო ხშირად გვხვდება გვიანმოყვავილე სახეობებში (იხ. ზემოთ), შესაძლოა გარკვეული წვლილი შეიტანა იმ მოსაზრების ჩამოყალიბებაში, რომლის მიხედვითაც მაღალმთის სახეობებს ზოგადად ახასიათებს უფრო მაღალი პოლიდურობის ზარისხი, ვიდრე დაბლობის მცენარეებს (იხ. Bliss, 1971; Packer, 1974 მიმოხილვა). თუმცა, თუკი ასეთი ტენდენციები საერთოდ არსებობს, ისინი ნაკლებად არის გამოხატული და, უფრო მეტიც, სხვადასხვა სიმაღლეებზე ასახვენ შეჯვარების განსხვავებულ სისტემებს. ფაქტობრივად, ის მოსაზრება, რომ პოლიპლოიდური მცენარეები უფრო წარმატებულია სტრესულ პირობებში, სინამდვილეში, შესაძლოა, უფრო დაკავშირებულია ასეთ კლიმატურ პირობებში წარმატებული გენეტიკის (პოპულაციის ფარგლებში არსებული კონკრეტული გენეტიკური ინფორმაციის მატარებელი ინდივიდი) ინბრიდინგის და აპოპიქსისის მეშვეობით მუდმივ განახლებასთან, ვიდრე პოლიდურობის მოუღენასთან. ევროპის ალპებში, მაღალმთის სასიცოცხლო ზონის ზედა საზღვარზე ჩატარებული შრომის (Favarger, 1954, 1961) მიხედვით, პოლიპლოიდური მცენარეების (ყველა სახეობის დაახლოებით ნახევარი) წილი საერთო რაოდენობაში დაბლობის მცენარეთა პოლიპლოიდურობის წილის ტოლი იყო. ალპებში, სხვადასხვა სიმაღლეზე

Anthoxanthum odoratum-ის პოპულაციებში იზონზიმის და დნმ-ის შედარებამ არ გამოავლინა გენეტიკური ცვალებადობის შემცირება, რაც უნდა ყოფილიყო მოხალონდელი, თუკი სიმაღლის მატებასთან ერთად ინბრიდინგ მბტი მნიშვნელობა ექნებოდა (Felber et al., 1996).

თუმცა მოლაუს (Molau, 1993) მიერ შესწავლილი პერმფორიტიული სახეობებიდან არცერთი არ აღმოჩნდა მაკარად თეთიშუთაესებადი. აუტბრიდინგი, როგორც ჩანს, მაღალმთაში შეეცარებეს ყველაზე წარმატებული სისტემა (იხ. აგრეთვე Packer, 1974 კრიტიკული მიმოხილვა). შესაბამისად, დამტვერვას გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება. თუკი დამტვერვის ხარისხს ბიომისის ოდენობით ან სახეობების სიმრავლით (Poaceae, Cyperaceae) აღვენსებთ, ქარი ყველაზე მნიშვნელოვან ფაქტორად მოგვეცნობება. თუკი დამტვერვას იმ სახეობების რაოდენობით შეუფასებთ რომლებიც თესვებს აწარმოებენ, მწერების შემეუბოთი დამტვერვა იძენს კიდევ უფრო დიდ მნიშვნელობას, რადგან ქარის მიერ დამტვერვადი მარცვლოვები უმეტესად ევეგეტატიურად მრავლდებიან. რომელი მწერი დამტვერვას ყვაილს და რა ძალისხმევას იყენებს მცენარე ყვაილების შესაქმნელად?

განსხვავებით ფოთლის ზომისგან, რომელიც მაღალმთაში, დაბლობთან შედარებით, თითქმის 10-ჯერ მცირდება (ცხრ. 13.1; Körner et al., 1989a), ყვაილის საშუალო ზომა ცვლილებას ფაქტობრივად არ განიცდის, ან მხოლოდ უმნიშვნელო კლებულობს. ასე, მაგ., ალაბებში სიმაღლის 2 კმ-ან გრადინტზე მცირედ იცვლება ($n = 15/22$) ყვაილის საშუალო დიამეტრი (2.2/1.8 სმ²) და წონა (14.7/11.5 გ) (Fabbro, Körner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები). ბიომისის რაოდენობის მხრივ, დაბლობის ბალახთან მცენარეთა ყველაზე დიდ ინვესტიციას წარმოადგენს მომწიფებელი საყვაილე ღერო - ის ორგანო, რომელიც მაღალმთის მცენარეებში ბევრად უფრო მცირეა (Körner, Renhardt, 1987; Bauert, 1993). გადარეულ მცენარეებზე ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა (Clausen et al., 1948; Neuffer, Bartelheim, 1989) აჩვენეს, რომ ყვაილების ზომა მკვეთრად არის დამოკიდებული გერონტიკურ კომპონენტზე და პაბიტატის პოტენტირულ სიმაღლეზე. დიდი ზომის ყვაილები ხშირად 2-3 კვირის განმავლობაში ჩრდილვას ფოთლების სისტემას (ფერადი ჩანართი 1 წიგნის ბოლოს) და, შესაბამისად, ყვაილობის ხარჯი ბევრად უფრო მეტია, ვიდრე უშუალოდ ყვაილის შექმნაზე დახარჯული სტრუქტურული თუ მეტაბოლური დანახარჯები. თუკი მცენარეებს ყვაილობის ხანგრძლივობის მხრივ განვალკებთ, აღმოჩნდება, რომ ფოტოსინთეზის შემეუობით ნახშირბადის ფიქსაციის პოტენციური მაქსიმუმის 20%-მდე ყვაილის მიერ ფოთლების დამრდილის

გამო იხარჯება (მაგ., *Silene acaulis*, *Androsace alpina*, *Phlox sp.*). დაბლობის მცენარეებთან შედარებით, ასეთი შემცირებული წარმადობა, შესაძლოა, კომპენსირდებოდეს უფრო მცირე ზომის საყვაილე ღეროს შექმნის ხარჯზე ყველა ასეთი მაგალითი ნაღვალ ექვეყნება, რომ მაღალმთის მცენარეთა უმეტესობაში ყვაილობის უპირატესობა ენიჭება. ნახშირბადის დაგროვებასთან შედარებით.

მაღალმთის მცენარეთა ყვაილების შეფერვა ხშირად საკამათო საკითხია. მათი ყვაილები მეტწილად ინტენსიურად არის შეფერილი, თუმცა არის გამონაკლისებიც. მაგალითად, ახალი ზელანდიის მაღალმთის მრავალფეროვანი ფლორა, მცირე გამონაკლისის გარდა, არსებითად "თეთრია" (Mark, Adams, 1979). ჩვენს მიერ შესწავლილი ეკვატორული მაღალმთის ფლორაც არ გამოირჩევა ფერთა სიუხვით. როგორც ჩანს, ყვაილების შეფერვის მრავალფეროვნება მაქსიმუმს აღწევს სუბტროპიკების და ზომიერი სარტყლის ყველაზე მაღალ განედებზე და შედარებით კლებულობს უფრო დიდ სიმაღლეებზე (თუმცა, რადგანდაც ჩვენთვის არის ცნობილი, ეს მოხარება რაოდენობრივად არ არის დადასტურებული). ამიტომ, ზღ. დ-დან მდებარეობის სიმაღლე ვერ იქნება ან ფენომების ახსნის ერთადერთი სარწმუნო მიზეზი, თუმცა მხედველობაში უნდა მივიღოთ ის გარემოება, რომ შრის მაღალი რადაიცაა სიგმენტაციასზე გარკვეულ ზეგავლენას ახდენს (იხ. მე-8 და მე-14 თავები). აღბანი, ლოგიკურია ის მოსაზრება, რომ მაღალმთის პაბიტატების ფრაგმენტაციის მაღალი ხარისხი, რასაც თან ერთვის ყვაილობის ხანმოკლე პერიოდი და ხშირი ქარი, "მოითხოვს" ყვაილების შეფერვის მრავალფეროვნებას, თუკი სელექციის ძალეი - დამტვერავები - ხელმისაწვდომია (იხ. ქვემოთ).

ყვაილების დომინანტური შეფერილობის მხრივ არსებობს აგრეთვე სეზონური ცვლებადობა ("საკექტები"). მაგალითად, ჰიმალაებში საყვეტაციო სეზონი იწყება ცისფერი (*Gentiana, Primula*). გადაღის ყვითელში (*Ranunculus, Taraxacum*) და შებდვ. სეზონის მაქსიმუმის დაწვებისას - თეთრში (*Anemone*), რომელიც, ივლისში მუსონის სეზონის დადგომასთან ერთად, ეხამება ყვითელ და წითელ ფერებს (*Polygonum, Potentilla, Geum*). ავგისტროში წითელი და ცისფერი ბატონობს (*Polygonum, Cyanthus*), ხოლო მას მოსდევს სექტემბრის თეთრი ფერი (*Selinum, Anaphalis*) და ბოლოს, სეზონი სრულდება ცისფერი ფერთა - ისევ *Gentiana*-ს და *Cyanthus*-ს ხარჯზე (Ram et al., 1988). შესაძლებელია, ასეთი პერიოდულობა დაკავშირებული იყოს დამტვერვის "გემოვნებასთან", თუმცა იგი შესაძლოა ასახალებს ერთი გვარის მიერ მეორის დანაგვრის ტრივიალურ ვითარებასაც ყოველგვარი მეორა-

დი ფუნქციის არსებობის გარეშე. ვეროპის ალპებში ფერადი ასპექტების ცვლილება ასე მკვეთრად გამოხატული არ არის, თუმცა ზოგან სათიბებზე ყვითელი ფერი მკვეთრად იცვლება თეთრით, ხოლო მოვიანებით (ყვავილობის მაქსიმუმის ფაზაში) ფერადი პალიტრა უფრო მრავალფეროვანი ხდება; მატულობს ვარდისფერი და ცისფერი ფერები. ალპებში, მაღალმთის მდელოებზე ადრეულ სეზონზე თეთრი ფერი ჭარბობს, ხოლო ზაფხულში ყვითელი ფერი (*Leontodon. Hierarchy*) ბატობობს. ამავე დროს, ქვალორადი სუბსტრატზე კი შეიძლება შევხედოთ ფერების მრავალფეროვნებას.

იმის გათვალისწინებით, რომ წარმატებული დამტვერვა დათმავ ტემპერატურებზე რთულდება (იხ. ქვემოთ), ადაპტაციური მექანიზმად შესაძლებელია მივიჩნიოთ მაღალმთის მცენარეების მიერ შხის სხივების მოცივების უნარი ("ქელიტროპიზმი"). ეს მოხაზურება შემოწმდა *Ranunculus acris*-ის მაგალითზე (Totland, 1996). როდესაც მცენარეებს სინათლის მიღების საშუალება არ ეძლეოდა. მიუხედავად ამისა, მაინც დაფიქსირდა წარმატებული რეპროდუქცია და განსხვავება კონტროლთან შედარებით არ აღინიშნა. სიზნალობილია, რომ ქელიტროპიზმი "შოსარგებლემ" მცენარეებში ყვავილის ტემპერატურა უფრო მაღალი იყო (Kevan, 1975; Luzar, Gottsberger, 2001). აღსანიშნავია, რომ მაღალმთის მცენარეთა ქელიტროპიზმი სინათლის სპექტრისადმი მგრძობიარეა. ამ მხრივ, ყვითელ ყვავილებზე ცისფერი სინათლე ყველაზე დიდ ეფექტს ახდენს (Stanton, Galen, 1993).

თუკი უფრო ზოგად, მაღალმთასთან დაკავშირებულ ლიტერატურულ წყაროებს ვენდობით, შეგვექმნება შთაბეჭდილება, რომ დამტვერვაების სიმრავლე და აქტიუობა სიმაღლის მატებასთან ერთად კლებულობს, რაც მაღალმთის მცენარეებს პრობლემებს უქმნის. შეჯერების სისტემების შესწავლამ და უფრო დეტალურმა ანალიზმა (Kalin-Arroyo et al., 1992; Philipp et al., 1990; Totland, 2001) არ დადასტურა ამ მოსაზრების მართებულობა. მაგალითად, ერჰარდტმა (Erhardt, 1993) შეამჩნია, რომ ედელვაისის (*Leontopodium alpinum*) ყვავილიე მასპინძლობს შვეების 29 სხვადასხვა გვარის წარმომადგენლებს, ხოლო მათ შორის ყველაზე მნიშვნელოვანია ბუხები. სიმაღლის მატებასთან ერთად დამტვერვაების სპექტრი იცვლება. პელების და ზოგოების გაკლენა სიმაღლის მატების კვალობაზე კლებულობს, ხოლო კრაზანის (*Bombus spp.*) და ბუხების (ალპებში გვარის *Rhynchotrichops* წარმომადგენლები ფრიად მნიშვნელოვან დამტვერვაებს წარმოადგენენ; Franz 1979, გვ. 253) როლი მატულობს. *Campanula rotundifolia*-ზე ჩატარებულმა კვლევებმა (Bingham, Orthner, 1998) აჩვენეს, რომ რეალური დამტვერვის ხა-

რისი ხსვადახსვა სიმაღლეზე არ განსხვავდება, თუმცა მაღალ სიმაღლეზე მწერების მიერ ყვავილების მონახულების ინტენსივობა კლებულობს. ავტორებმა შემოგვთავაზეს ამ მოვლენის ასეთი ახსნა:

ბუტკოს დინგის მიერ დამტვერვისადმი მგრძობიარობის პერიოდი მნიშვნელოვნად უფრო ხანგრძლივია; მწერის მიერ ყოველ მონახულებაზე მტერიანის თანდათანობითი დეგრადირება მაღალ სიმაღლეებზე ბევრად უფრო მნიშვნელოვანია.

Campanula-ს დაბალ სიმაღლეებზე გავრცელებული პოპულაციები დამტვერვისადმი მზადყენაში იყენენ 1.46 დღის განმავლობაში, ხოლო მაღალმთის პოპულაციები - 2.36 დღის განმავლობაში. როგორც ჩანს, მაღალმთაში გახანგრძლივებული ყვავილობა ზოგადი მოვლენაა. ჩილეს ანდებში აღმოჩინეს, რომ ყვავილობის საშუალო ხანგრძლივობა 2310 მ-ზე შეადგენს 4.1 დღეს, ხოლო 3550 მ-ზე - 9.0 დღეს (Arroyo et al., 1981). გარდა ამისა, იგივე ავტორებმა აღმოაჩინეს, რომ სახეობების ყვავილობის პერიოდის ანდებში სიმაღლის ტრანსექტზე იზრდება 3.2-დან 10.8 კვირამდე. შესაბამისად, დამტვერვისადმი მგრძობიარე ყვავილების საერთო რაოდენობა სიმაღლის მატებასთან ერთად აგრეთვე მატულობს. ადრემოყვავილე *Saxifraga oppositifolia*-ს კვლევისას აღმოჩნდა, რომ მაღალ და დაბალ სიმაღლეებზე დამტვერვაის, როგორც შემზღუდელი ფაქტორის ეფრისა უსაფუძვლოა (Bingham, Orthner, 1998; Gugerli, 1998).

ბინგემისა და ორტნერის (Bingham, Orthner, 1998) შრომის მიხედვით, ყვავილების უმეტესობა დამტვერილი იყო ნაკლებად ეფექტური ცალკეული ფუტკრების მიერ, მაშინ, როდესაც მაღალ სიმაღლეზე მდებარე კაბიტატებში ძირითადი დამტვერვა იყო ბაზი, რომელიც ბევრად უფრო მეტ მტერის მარცვალს ატარებდა. ამ ავტორებმა კიდევ ერთხელ გაამაზიერეს ყვავილობა მაღალმთის მცენარეებისათვის ბაზების მნიშვნელობაზე. ბინგემმა და თანაავტორებმა (Bergmann et al., 1996) წარმოადგინეს ამის კლიმატოლოგიური და ქვეითი ახსნა. კერძოდ, ბაზი დაფრინავდა 4°C-ზე (პეპელა - 6°C) და 8 მწმ-1 ქარის (პეპელა - 6 მწმ-1) სიჩქარის პირობებში. პელები დაკვირვებების მხოლოდ 0.9%-ში იყენენ შემწეული ყვავილებზე, ხოლო კრაზანები - 69%-ში. ბაზი, აგრეთვე ნაკლებად არჩეულ ყვავილებს: 18 სახეობიდან მათ 17 მონახულებს, ხოლო უკლებმა მხოლოდ 4 სახეობა და მათ შორის *Silene acaulis*-ის ინდივიდები ორ შესაძენს წარმოადგენენ. ვეროპის ალპებში, იელისის დასაწყისში (ურარუბლო აინდში, მაქსიმალური ყვავილობის პერიოდში) სტუდენტების

მეორე ჩატარებული კვლევის დროს აღწუსებული იყო ყვავილების მონახულების სტატისტიკა (ნაკეიო 2 ნახ. 4.2-ზე), რომელმაც არ აჩვენა ბაზების ასეთი მნიშვნელობა, როგორც ეს აღწერილი იყო სკანდებში. იყო ბევრი ბუხი და პეპლის სახეობა. მაგრამ ფუტკარი ან ბაზი ნაკლებად იყო წარმოდგენილი.

სიმაღლის მატრებასთან ერთად დამტვერავების რაოდენობის ცვლელადობა ასევე შეიძლება სუბტროპიკებში და ტროპიკებში: ჩიტებს და პეპლებს ნაკლები ზეგავლენა აქვს დამტვერვის პროცესზე, ხოლო ბუხების, ფუტკრების და ბაზების მნიშვნელობა მატულობს (Berry, Calvo, 1994; Loope, Medeiros, 1994). *Espeletia*-ს მთავარი დამმტვერავებია *Bombus*-ის სახეობები, მაგრამ 3900 და 4300 მ სიმაღლეებს შორის *Espeletia*-ს აგრეთვე ინახულებდა კოლიბრის ორი სახეობა და მათ შორის ერთ-ერთი მაშინაც კი მიფრინავდა ყვავილებამდე, როდესაც წვიმა ან ხანმოკლე სეტყვა მოდიოდა, ე.ი. იმ დროს, როცა მწერები აქტიურები არ იყვნენ. ამ აუტორებმა აგრეთვე ჩაატარეს მცენარის ბაღით დაფარვის ექსპერიმენტი, რომელმაც გამოავლინა, რომ *Espeletia*-ს სახეობები, შესაძლოა ნაწილობრივ მაინც, კარით იმტვერებოდნენ (Beny, Calvo, 1994).

ენერჯის დანახარჯი, რადგან იგი იმატებს ზომაში, ხდება განმწვევითვის საჭირო სპეციალური სტრუქტურების ფორმირება, იქნება გამაგრებულების მოსახილად საჭირო მიზმილდება პერიკარპი და ა.შ. თესლის გარსზე ენერჯის დანახარჯის ოდენობა შეიძლება სარგებლობად აჭარბებდეს თვით თესლის ფორმირებისთვის დანახარჯულ ენერჯისა. შესაბამისად, ნაყოფის და თესლის ფორმირებისთვის საკმარისი დრო, თერმული ენერჯია და რესურსებია საჭირო. მცენარე როგორც უნდა აბალანსებდეს თავის პროდუქტიულობას არსებულ ენერჯეტიკულ მარაგებთან, რაც ნიშნავს ერთ ნაყოფში განაყოფიერების უნარის მქონე თესლკეიტების რაოდენობის რეგულირებას (მრავალთესლიან ნაყოფებში), და რაც საბოლოოდ განაპირობებს ნაყოფის ზომას (პირველი დაწერილებითი მიმოხილვა იხ. Szyrunki, 1938). რებროლუქციულ პროცესში ინვესტირების საბოლოო კონტროლის მთავარი ნაწილი განხორციელდა მაშინ, როდესაც მცენარის ყვავილედების ზომა და ყვავილების რაოდენობა საბოლოოდ იქნა განსაზღვრული. მეორე სტადიაში კონტროლის მექა-

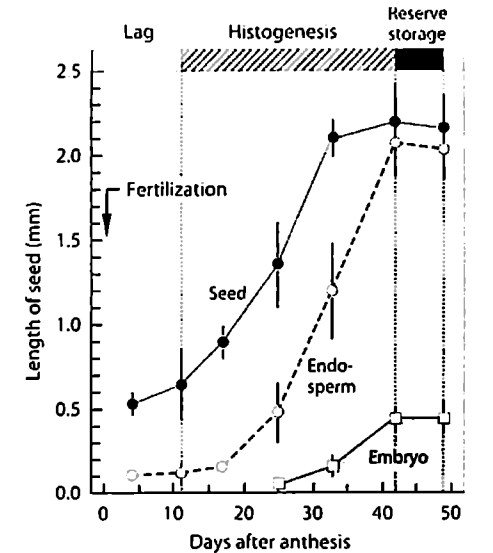
თესლის განვითარება და ზომა

წარმატებულ დამტვერვას მოსდევს მეორე მნიშვნელოვანი ნაბიჯი – თესლის განვითარება. ისევე როგორც ეკოლოგიურად მნიშვნელოვან განვითარების პროცესებს, მაღალმთის ემბრიოლოგიასაც არ ექვევად ვეროვანი ყურადღება. ეს სამდელიად გასაკვირია, თუკი გაკითვალისწინებთ იმ სირთულეებს, რომლებსაც მაღალმთის ბევრი მცენარე განიცდის თესლის მომწიფების პროცესში.

იმიტომ, რომ განაყოფიერებული თესლკეიტები განვითარდეს გალიეებისუნარიან თესლად, საჭიროა სამი, ნაწილობრივ ურთიერთგადასაყვარავი, განვითარების სტადიის გავლა:

1. უჯრედის დაყოფა (ემბრიონის კისტოგენეზი, მომავალი სამარავო ქსოვილი და გარსი);
2. ემბრიონის და გარსის ლიფერენცირება და ენდოსპერმის შექმნა მარაგით;
3. თესლის რეპირატაცია (15% ტენის შემცველობამდე) და გარსის გამაგრება.

თესლის განვითარებასთან პარალელურად ბუტკო იქნეს ნაყოფის ფორმას, რომელსაც ასევე სჭირდება



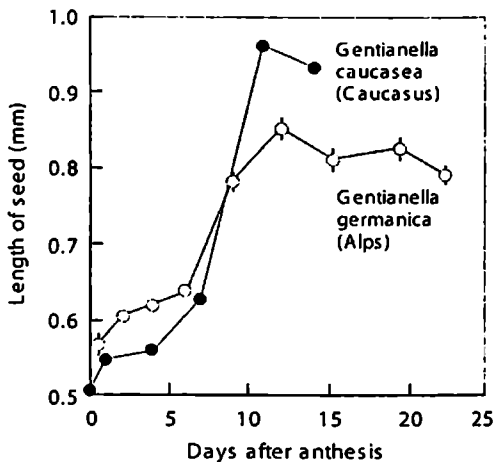
ნახ. 16.7 *Caerx curvula*-ს თესლის განვითარება პუნებზე პირობებში – გამოხატული როლიც მთლიანად თესლის ენდოსპერმის და ემბრიონის სიგრძეშია მატება. (მთა პატერკოველი, 2240 მ, ტროლის ცენტრალური ალპები, ავსტრია; Wagner, Reichhager, 1997).

ნიში მოიცავს ზედმეტი თესლკვირების თავიდან მოცილებას. რაც განაყოფიერების მომენტიდან საკმაოდ ჩქარა უნდა მოხდეს. სანამ თესლის განვითარებაზე მნიშვნელოვანი ენერჯია დაიხარჯება. ასეთი რეველიორების მექანიზმის და მათი განხორციელების სტრატეგიის შესახებ არსებობს საკმაოდ მდიდარი ლიტერატურა. მაღალმთის მცენარეების ამ ასპექტების შესწავლას დიდი მნიშვნელობა აქვს (Stückli, Favre, 1994). ამ პროცესების პირდაპირი შედეგია თესლი/თესლკვირტი შეფარდება (Molau, 1993), რომელიც იშვიათად აღწევს 1.0 მნიშვნელობას და უფრო ხშირად 0.3-0.7 ფარგლებში მერყეობს (იხ. ნახ. 16.6 და ადრე მოყვანილი განხილვა). მაგალითად, *Gentiana caucasea*-ს ეს მაჩვენებელი 0.5-0.9 ფარგლებშია (Akhalkatsi, Wagner, 1996), ხოლო *Carex*-ის სახეობებში — 0.5-0.6 (Wagner, Reichegger, 1997; იხ. ქვემოთ).

უნდა ითქვას, რომ თესლის განვითარებაში ყველაზე დიდი ენერგეტიკული დანახარჯები მე-2 სტადიაშია. არსებული მონაცემების მიხედვით, სწორედ 1-ლი სტადია არის ტემპერატურისადმი ყველაზე მგრძობიარე და შესაბამისად, განპირობებს თესლის წარმატებით ფორმირებას. ალბებში *Carex curvula*-ზე და *Carex firmula*-ზე ჩატარებულმა დეტალურმა კვლევებმა (Wagner, Reichegger, 1997) აჩვენეს, რომ უჯრედის ზომის ან რაოდენობის გაზომვად ოდენობამდე მომატებასა და თესლის განვითარებას შორის 8-16 დღიანი შეკავების პერიოდია. ამ დროს ემბრიოგენეზი ან საერთოდ არ მიმდინარეობს, ანდა მხოლოდ პირველი რამდენიმე უჯრედი იწყებს დაყოფას (Erschbamer et al., 1994). ასეთი შეკავების მიზეზი უცნობია, მაგრამ თუკი დავეყრდნობით იმ ფაქტს, რომ მაღალმთის მცენარეებს დასაკარგი დრო არ აქვთ, იგი უნდა მოიცავდეს განვითარების მნიშვნელოვან პროცესებს. ლოკალური ტემპერატურული რეჟიმის შესაბამისად, ერთ-ერთი ძირითადი წრფივული პროცესი — ჰისტოგენეზი, ე.ი. მომავალი თესლების უჯრედების და ქსოვილების რაოდენობრივი მატება — ისლემში გრძელდება 30-40 დღე. ამ პროცესის ტემპერატურისადმი მგრძობიარობის დემონსტრირება ჩატარდა მკვეთრად განსხვავებული ექსპოზიციის ფერდობებზე გაორცილებულ მცენარეთა ჰისტოგენეზის შედარებით, რომლის საშუალო მაჩვენებელი ჩრდილოეთ და სამხრეთ ფერდობებზე 8-10 დღით განსხვავდებოდა. როგორც ნახ. 16.7-დან ჩანს, ყველაზე დიდი დრო სჭირდება ენდოსპერმის განვითარებას, რომელიც საბოლოოდ მომწიფებული თესლის 90%-ზე მეტს შეადგენს. ემბრიონი ზომამში ყველაზე უფრო მატულობს ჰისტოგენეზის ბოლო ორი კვირის განმავლობაში. ქსოვილის ფორმირების დასრულების შემდეგ ენდოსპერმის რეზერვებით შევსებას და თესლის მომწიფებას 10 დღეზე ნაკლები

სჭირდება. ერთობლივად, ამ ორ მოყვავილეს ისლის სახეობას თესლის განვითარებისთვის ესაჭიროება 49-56 დღე (ერთ განსაკუთრებულ შემთხვევაში 69).

თესლის ბევრად უფრო ჩქარი განვითარება იყო შემჩნეული მაღალმთის ყველაზე გვიანმოყვავილეს ორ სახეობაში: *Gentiana caucasea*-ში (ცენტრალური კავკასიონი, 2200-2700 მ) და *Gentiana germanica*-ში (ცენტრალური ალპები, 2000 მ; ნახ. 16.8; Akhalkatsi, Wagner, 1996; Wagner, Mitterhofer, 1998). კავკასიონზე ჩატარებულმა გამოკვლევამ არ აჩვენა თესლის განვითარების რაიმე შეკავების ფენომენი. ენდოსპერმის ბირთვმა განაყოფიერების მომენტიდან უმაღლეს დიწყო განვითარება და როდესაც თავისუფალი ბირთვები რაოდენობა 128-ს მიღწეწია, მათ დაიწვეს თავის ორგანოზე უჯრედების შენება და შესაბამისად ენდოსპერმს უჯრედული სტრუქტურა განუვითარდა. ზოგოტის პირველ დაყოფას ადგილი ჰქონდა მაშინ, როდესაც ენდოსპერმის ბირთვებმა დაყოფის მეოთხედი ციკლი დაიწყეს. განაყოფიერებიდან 16-20 დღეში მომწიფებული თესლები გაიზარდა (*Carex*-ის ორი სახეობის თესლების ზომის დაახლოებით ნახევარი). ალბებში შესწავლილი *Gentiana*-ს პოპულაციები დაყოფილი იყო გვიან- და შედარებით გვიანმოყვავილეს გენოტიპებად. შედარებით



ნახ. 16.8 შუა აგვისტოში მოყვავილეს ცენტრალურ-სახეობის თესლის განვითარება ბუნებრივ პირობებში (*G. caucasea*; 2200-2700 მ, ცენტრალური კავკასიონი, საქართველო; *G. germanica*; 2000 მ, ტორლის ცენტრალური ალპები, ავსტრია; Akhalkatsi, Wagner, 1996; Wagner, Mitterhofer, 1998).

გვიანმოყვავილე გენოტიპებში თესლის პროდუქციას დასჭირდა 22 დღე, ხოლო გვიანმოყვავილებს – 33 დღე და ეს პერიოდი მოიცავს ოქტომბრის ცივ დღეებსაც. თერმული დროის (გრადუსების საერთო ჯამი დღეების რაოდენობაზე გადაანგარიშებით) ჯამი ორივე გენოტიპისათვის საკმაოდ მსგავსი აღმოჩნდა (დაახლოებით 250 თერმალური დრო). მაშინ როდესაც ენდოსპერმის შეესებას და მომწიფებას *Carex*-ის შემთხვევაში სჭირდებოდა თასლის განვითარების პერიოდის მხოლოდ მცირე ნაწილი, *Gentianella*-ში ეს პროცესი თესლის განვითარების დროის ნახევარს იკავებდა, მაგრამ პისტოგენეზი უფრო ნაკლებად იყო გერმონ-

ბიარე ტემპერატურების ცვლილებისადმი. შესაბამისად, *Carex*-ისგან განსხვავებით, *Gentianella*-ში თესლის განვითარების დაჩქარება გამოწვეული იყო შეკავების ფაზის არარსებობით, უფრო ჩქარი პისტოგენეზით და მცირე ზომით. როდესაც ალბებში შესწავლილ ორივე გენოტიპში შეუარდება თესლი/თესლკვირტი 0.95-ს მიღწევდა, მიუხედავად ყვავილობის ძალიან გვიანი დაწყებისა (ზოგი მცენარე ყვავილობას სექტემბერში იწყებდა), ეს ნიშნავდა რეპროდუქციის მაღალ წარმატებას, რაც შესაძლოა მიუთითებდეს თვითდატექტერის მაღალ ხარისხზე.

ტყის ზედა საზღვართან და უფრო დაბალ

ცხრილი 16.1 ზომიერი სარტყლის დაბლობისა და მაღალბოს ბალახოვან მცენარეთა ლასპორის წონა (µგ; ყველა მონაცემი ავტორისველია გარდა ა.ბ.ც)

პაბიტატი	სახეობათა რიცხვი ზომის თესლი	ყველაზე მცირე	ყველაზე მძიმე თესლი	საშუალო (მითითებულია სტანდარტული შეცდომა)
დაბლობის მდელო, 550 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია, 47°N	17	50	1450	525±114
დაბლობის მდელო, 370 მ, აბისკო, შედელი, 68°N	9	2	980	415±110
მთის მდელო, 1700 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია, 47°N	19	3	2000	635±130
მაღალბოს მდელო, 2600 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია, 47°N	18	4	960	442±80
მინერალისპირა პაბიტატი, 1960 მ, შვეიცარიის ალპები, 47°N	9ა	40	1220	369±123
მაღალბოს პაბიტატები, 2300-3000 მ, შვეიცარიის ალპები, 47°N	12ბ	40	1380	598±95
სუბარქტიკული მაღალბოს ქვიანი პაბიტატი, 1150 მ, აბისკო, შედელი, 68°N	7	4	840	339±110
სუბტროპიკული მაღალბოთა, 4250 მ, კუმბრეს კალჩაკუეისი, არგენტინა, 26°N	20	8	1540	411±92
საერთო ჯამი ყველა პაბიტატისთვის (წ=8)	2	2000	467±38	
შედარებისთვის: მდელო ბრიტანეთში	53ც	20	2550	818±143

a Stocklin, Bauer (1996).

b Urbanska, Schütz (1986); მოყვანილია მხოლოდ *Caryophyllacae*-ს და *Asteraceae*-ს წარმომადგენელთა მონაცემები; *Cirsium spinosissimum*-ის ცალკეული მონაცემი (2340 µg) მხედველობაში არ არის მიღებული.

c Grime et. al. (1988). შედარებაში მოყვანილია მხოლოდ ის ორლებიანი ბალახოვანი მცენარეები, რომლებიც იზრდებიან შიან ადგილებში, ან კარგად დრენირებულ სუბსტრატზე, ან შედარებით დუბინარებულ და უსასუქო პაბიტატებში. *Ambrosia artemisiifolia* (5180 µg), *Centaurea scabiosa* (7460 µg) და *Heracleum spongyllum* (5520 µg) არ მიიღებოდა მხედველობაში, რადგან მათ ლასპორას უწყველად დიდი ზომა ჰქონდა. ამ საშუალო მონაცემების განხილვა იხ. ტექსტი.

სიმაღლეზე *Festuca rubra*-ს ფენოფაზების და თესლის განვითარების პროცესის შედარებისას დადგინდა (Larcher, 1996), რომ ზღ. დ-დან უფრო მაღალ სიმაღლეზე მდებარე პაბიტატებში შემწეული შეფერვება ძირითადად გამოწვეული იყო ფოთლების დიფერენციაციის პროცესის და თესლისა და ემბრიონის ქსოვილის ფორმირების ვაკუანურებით და ნაკლებად იყო დამოკიდებული ზრდა-განვითარების და ქსოვილების მომწეოების პროცესების შენელებაზე (თესლის შევება). ინტენსივობებს შორის განსხვავება მეტწილად აისახებოდა სხვადასხვა თერმული ვაშებით. სუბარქტიკის მაღალმაში თესლების აღმოცენებაზე (ე.ი. ხარისხზე) ჩატარებულმა ცხრაწლიანმა გამოკვლევებმა (Laine et al., 1995) აჩვენა ამ პარამეტრის სავარძობი წლიური ვარიაცია (ზოგიერთ სახეობაში ნულსაც კი უტოლდებოდა), რაც აგრეთვე შესაძლოა აისხნას ზრდის პერიოდში შესაბამისი თერმული ვაშების არსებობით. თუკი გაეთვალისწინებთ იმას, რომ ამ 9 წლის განმავლობაში თენისი-ავიესტოს თევების ტემპერატურების ვაშის საშუალო გადახრა $+1.5^{\circ}\text{C}$ უტოლდებოდა, ეს ალბათ ასეთ ცივ კლიმატში ფოთლის განვითარების პროცესის ტემპერატურაზე დამოკიდებულების ყველაზე ნათელი და თვალსაჩინო მაგალითია იქნება.

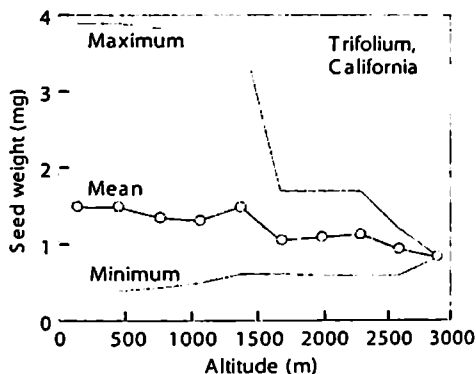
ადრე- (*Carex*) და გვიანმოყვავილე (*Geniainella*) მაღალმთის მცენარეების ორმა სხვადასხვა კვლევამ აჩვენა ზომიერი სარტყლის მაღალმაში თესლის განვითარების შესასრლო ამპლიტუდა (ექსტრემალური მონაცემების 16 და 69 დღე). ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი შედეგი რომელიც ამ კვლევების შედეგად გამოვიდნოდა, არის ის, რომ თესლის განვითარებას ცივ გარემოში ძირითადად ზღუდავენ ქსოვილის (უჯრედების) ფორმირება და არა თესლის ქსოვილების მომდევნო რაოდენობრივი შევება. ამგვარად, როგორც ეს აგრეთვე ნაჩვენებია იყო ევკუტაციური განვითარების განხილვისას (მე-12 და მე-13 თავები), ფორმირების პროცესები ბევრად უფრო მნიშვნელოვნად ზღუდავენ ზრდას, ვიდრე ასიმილაციებით არასაკმარისი მომაკვება. ეს კი იმაზე მიუთითებს, რომ მაღალმთის მცენარეთა მიერ ინვესტირება სექსობრივ გამრავლებაში აისახება მათ ენერჯიასა და ზომაში, რაც პარადიგმურად კონტროლირდება რესურსების არსებობით (Siccklin, Favre, 1994).

ამ პროცესების საბოლოო პროდუქტია მომწეოებულის თესლები. თუკი გაეთვალისწინებთ იმ ფაქტს, რომ მაღალმთის მცენარეთა ზომაში ბევრად უფრო პატარაა, ვიდრე დაბლობისა, მოსალოდნელი იყო გვევარაუდა, რომ დასაპირებულ აგრეთვე პატარა ზომის იქნებოდა. თუმცა, როგორც ჩანს, ეს ასე არ არის (ცხრ. 16.1; აგრეთვე იხ. Thompson, Rabinovitz, 1989). მიუხედავად იმისა, რომ დასაპირის წონა შესაძლოა 2-დან 2000 μg -მდე ფარგ-

ლებში მერყეობდეს, მაღალმთის და დაბლობის ნაირბალახებში აღებული შემთხვევითი სინჯები გასაკვირად ერთნაირია და საშუალოდ 470 μg უტოლდება (ორქედების მიკროსკოპული თესლების და მასიური, ერთიანი, პარამეტრები და ა.შ., პერიკარპის მქონე დისპორების გამოკლებით). ცხრ. 16.1 მოყვანილი მიმოსხლევა, რატომ უნდა, არ არის ამომწურავი და შემდგომმა კვლევამ შესაძლოა რაიმე ახალი თავისებურებებიც კი გამოავლინოს. მიუხედავად ამისა, ეს მონაცემები იმას მაინც აჩვენებს, რომ, განსხვავებით ფოთლებისა და თეთვ მცენარის ზომისგან, ზღ. დ-დან სიმაღლის მიხედვით დასაპირის წონაში არავითარი განსაკუთრებული სხვაობა არ შეინიშნება.

ცხრ. 16.1-ში მოყვანილია მრავალი გვარი, რომლებიც ხასიათდება თესლისა და ნაყოფების კომბინირებული ვარიანტებით (კაკულუკა ნაყოფი, კაკალი, რომელსაც "სამოზაურად" სხვადასხვა წანაზარდი აქვს განვითარებული). მხოლოდ თესლის მქონე დასაპირების შემთხვევაში საშუალო მონაცემები შედარებით უფრო დაბალი იქნებოდა. ცხრ. 16.1-ში მოყვანილი მასალის მიხედვით, ძლიერ მსუბუქე დასაპირის (ძირითადად თესლების) მქონე სახეობების, როგორცაა მაღალმთის Caryophyllaceae, Saxifragaceae და ზოგიერთი Asteraceae (მაგ., *Gnaphalium* და *Antemaria*), და ძლიერ მძიმე დასაპირის მქონე სახეობების, როგორცაა ზოგიერთი Asteraceae, Ranunculaceae, Rosaceae და განსაკუთრებით Apiaceae, Fabaceae და Polygonaceae (მაგ., *Rumex*) წარმომადგენლები, შეტანამ საშუალო მონაცემები საკმაოდ დაამახინჯა. სიმაღლეზე და განედზე დამოუკიდებლად ყველაზე მძიმე ნამდვილი თესლი, როგორც წესი, დამახასიათებელია მხოლოდ პარკონსებისთვის (ცხრ. 16.1-ში შეტანილი არ არის), რომლებიც ბოლო დროს სულ უფრო იშვიათად გვხვდება მაღალმაში.

ბრიტანეთში შესწავლილ ბალახოვან სახეობათა საშუალო მონაცემები ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე ცხრ. 16.1-ში მოყვანილი ციფრები (Grime et al., 1988). ბრიტანეთში ჩატარებულ კვლევებში 6 ბალახოვანი პარკონსის თესლის საშუალო წონა ($1380 \pm 330 \mu\text{g}$) ნამდვილად ამბავებს ასეთ განსხვავებებს, მაგრამ სრულად ვერ ხსნის მის გამოწვევებზე. მაღალმთის პარკონსებში კიდევ უფრო მაღალი მონაცემი ($2180 \pm 480 \mu\text{g}$) დაფიქსირდა (Urbanska, Schütz, 1986). ბრიტანეთში შესრულებულ გამოკვლევაში მოყვანილი ჩარეხ-ის 6 სახეობის თესლის საშუალო წონა $1088 \pm 480 \mu\text{g}$ -ის ტოლია, ხოლო მონაცემთა სრული სპექტრი 370-1880 μg -ის ფარგლებშია მოქცეული და გადაფარავს 420 გ და 1620 μg -ს, რომელიც ვაგნერისა და რაიპვეგერის (Wagner, Reichegger, 1997) მიერ მოყვანილია შესაბამისად *Carex firma*-სა და *Carex curv-*



ნახ. 16.9 კალიფორნიაში გავრცელებული *Trifolium*-ის სახეობების თესლის ზომის ცვალებადობა სიმაღლის მიხედვით (განხილვა იხ. ტექსტი; Baker, 1972).

la-სთვის. როგორც ჩანს, ტიპური მაღალმთის ბალახოვანი მცენარეებისთვის ანალოგიური მონაცემები არ არსებობს, თუ მხედველობაში არ მივიღებთ გრამინსა და თანავეტორების (Grime et al., 1988) მიერ მიღებულ შედეგებს Poaceae-ს 24 წარმომადგენლის თესლისთვის, რომლებიც ეთანხმება ცხრ. 16.1-ში გამოყენებულ კრიტერიუმებს და ბრიტანეთში შესწავლილ ნაირბალახთა მონაცემებს (საშუალო = 853±170 მკ (სრული გამეტერი = 20-2400 მკ, რომლიდანაც აშკარად გამოიყოფა *Bromus erectus*-ის თესლის წონა – 4230 მკ).

მაღალმთის ფლორის დასაპირების ზომის ფუნქციონალური ინტერპრეტაცია საკმაოდ რთულად ვკუთხება. კლასიკური მოსაზრება იმის თაობაზე, რომ პიონერი მცენარეები მცირე ზომის თესლებით გამოირჩევა, ხოლო კვიამაქსურ სტაღიაში მყოფი მცენარეულობა კი მძიმე და დიდი ზომის თესლით (Körner, 1871; Salisbury, 1974), შეიძლება შემოწმდეს მხოლოდ ტაქსონომიურად მონათესავე ეგზემპტში. მაღალმთის *Asteraceae*-ში და *Rosaceae*-ში ასეთი ტენდენცია, როგორც ჩანს, შესაძლებელია (ზოგიერთი თოვლისპირა სახეობები უკიდურესად მცირე ზომისა და წონის თესლით გამოირჩევა), მაგრამ, ზოგადად ამის შესამოწმებლად არსებულ მონაცემთა რაოდენობა მუტად მცირეა. მაღალმთის გვიანმოყვანილ სახეობებში არის მცირე ზომის თესლის განვითარების ტენდენცია, მაგრამ მათი უმეტესობაც სუქუ-სის გვიანდელ სტაღიაში მყოფი მცენარეული თანაზოგადობებიდანაა. მძიმე წონის თესლებს მქონე ადრე მოყვანილ *Ranunculaceae*-ს წარმომადგენლებისგან გან-

სხვებით, ძალიან ადრემოყვანილ ზოგიერთი მცენარე ივითარებს მცირე ზომის თესლებს (მაგ., *Saxifragaceae*-ს წარმომადგენლები). ნათელია, რომ ეს საკითხი უფრო სიტყმბატორ შესწავლას საჭიროებს. ზოგადად, დასაპირის წონა არის გვარისა და სახეობის დამახასიათებელი თავისებურება (Urbanska, Schütz, 1986; Thompson, Rabinovitz, 1989) და მხოლოდ ამ ტაქსონომიურ (და არა ოჯახის) დონეზე შესაძლებელი ეკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ტენდენციების გამოვლენა. თუმცა, ამ ავტორების მიხედვით, შანსები ფრად დაბალია, რადგან დასაპირის, თუ თესლის წონა მცენარის საკმაოდ კონსერვატულ თვისებას წარმოადგენს. დაბლობის და მთის სახეობებში ჩატარებულმა კვლევამ ვერ გამოავლინა სიმაღლეს მატებასთან დაკავშირებული რაიმე მნიშვნელოვანი ტენდენცია (Landolt, 1967), მაგრამ ზოგიერთ ეგზემპტში გამოიკვეთა სიმაღლის მატებასთან ერთად დასაპირის ზომის გაზრდისადმი მიდრეკილება. კალიფორნიაში გავრცელებული სახეობების (მაღალმთის მცენარეების ჩათვლით) ფართო მიმოხილვაში ბიეკრმა (Baker, 1972) დაასკვნა, რომ ბალახოვანი მცენარეებში სიმაღლის მატებასთან ერთად თესლის ზომა კლებულობს და ეს ტენდენცია ნაწილებში იყო გვარის დონეზე *Penstemon*-ში და *Trifolium*-ში. ნახ. 16.9 მოყვანილი *Trifolium*-ის მონაცემები ამ ტენდენციის მიზეზების ილუსტრაციაა. ეს მხოლოდ და მხოლოდ გამოწვეულია დაბლობის რამდენიმე სახეობის შემთხვევაში ძალიან მძიმე თესლების არსებობით, მაშინ, როდესაც მცირე თესლის შემთხვევაში მისი ზომა სიმაღლესთან ერთად მატულობს. თუკი ეს მძიმეწონიანი თესლის მქონე სახეობები დაბლობის შშრალი ჰაბიტატებიდან იქნებოდნენ (რაც კალიფორნიაში საესეთი შესაძლებელია), შედარება არასწორი იქნებოდა, რადგან ამ შემთხვევაში სიმაღლის კი არა, სიმშრალის გრადიენტთან გვექნებოდა საქმე (იხ. მე-3 თავი). *Plantago asiatica*-ზე ჩატარებულმა კვლევამ აჩვენა, რომ დაბლობის სახეობებისათვის მრავალი პატარა თესლია დამახასიათებელი, ხოლო სიმაღლის მატებასთან ერთად თესლის რაოდენობა კლებულობს, მაგრამ მათი ზომა მატულობს (Sawada et al., 1994).

ყოველივე ზემოთქმულიდან გამომდინარე, შეიძლება თქვას, რომ მაღალმთის ბალახოვანი მცენარეების დასაპირის წონა იგივე, ან (სახეობების ზოგიერთი ეგზემპტისთვის) ოდნავ ნაკლებია, ან (სხვა ეგზემპტში) უფრო მეტიც კი, ვიდრე დაბლობის მცენარეებში, მაგრამ ეს შედარება ძალიან რთულია და მოვლენის ტაქსონომიასთან შეჭიდულობის გამო. თამამად შეიძლება ვთქვათ, რომ ძალიან მძიმე (>4 მგ) დასაპირები მაღალმთაში არ გვხვდება. სუბტროპიკულ, ზომიერი სარტყლის და სუბარქტიკის მაღალმთის მცენარეების დასაპირის ზომის შედარება ვეაჩვენებს, რომ საეგვეტა-

ციო სეზონის ხანგრძლივობა ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს თესლის წინაზე. აქედან გამომდინარე, შესაძლოა დავასკვნათ, რომ დასასობრის ზომა არ არის ძლიერ დამოკიდებული კლიმატურ პირობებზე და რესურსების არსებობაზე. მაგრამ ამ დასკვნის საბოლოოდ მისაღებად საჭიროა არქტიკაში და ტროპიკებში მეტი მონაცემის მოპოვება.

ალმოცინება

მაღალმთის სახეობების უმეტესობაში თესლის აღმოცენების უნარი საკმაოდ მაღალია, თუკი მათ გაიარეს ადეკვატური მოხვედრების სტადია და/ან განიცადეს დაბალი ტემპერატურით წინასწარი დამუშავება. მაღალმთის მცენარეთა თესლის აღმოცენების უნარზე პირველი კვლევა ჩაატარეს ბრაუნმა (Braun, 1913), ლუდიმ (Lildi, 1933) და სიორინკიმ (Söyrinki, 1938). ბრაუნმა შეისწავლა ევროპის ალპებში თოვლის საზღვრის ზემოთ გავრცელებული თითქმის მთელი მცენარეულობა. მაშინ არ იყო ცნობილი, რომ ხანგრძლივი მოსვენების პერიოდი და/ან დაბალი ტემპერატურით წინასწარი დამუშავება აჩქარებს აღმოცენების პროცესს, და ამიტომ იგი ხშირად აღმოცენების უნარის დაბალ მაჩვენებლებს აფიქსირებდა. მიუხედავად ამისა, მან მაინც შეაშინა, რომ გაზოფულზე მოგროვილ თესლს შემდგომად მოგროვილ თესლზე უფრო მაღალი აღმოცენების უნარი გააჩნდა. ზოგადად, მაღალმთის სეზონური კლიმატის პირობებისათვის, ეს ავტორები ყველაზე მნიშვნელოვან დასკვნებად შემოვიდნენ:

მიდინარე სეზონის თესლს (ე.ი. რომელსაც ზამთარი არ ჰქონდა გადატანილი) ან სულ არ გააჩნია, ან ძლიერ დაბალი აღმოცენების უნარი აქვს; ზამთრის სევენების შემდეგ, სახეობების უმრავლესობის თესლის აღმოცენების უნარი მატულობს (>50%);

თოვლის დადნობას უმაღლეს მოყვება აღმოცენების ინტენსიური პერიოდი;

აღმოცენების მომდევნო სერიები მნიშვნელოვნად არის დროში განაწილებული.

ეს დაკვირვებები ძირითადად ეხება კონტროლირებად პირობებში, უმეტესად კი თბილ გარემოში თესლის აღმოცენების საკითხებს. ბუნებრივი ჰაბიტატებისთვის დამახასიათებელ პროცესებზე და აღმონაცენების გადარჩენაზე მოგვიანებით ვისაუბრებთ. ბუნებრივ პირობებში ჩატარებულ კვლევათაგან აღსანიშნავია სიორინკის (Söyrinki, 1938) მიერ სუბარქტიკულ მაღალმთაში ჩა-

ტარებული საკმაოდ ინტენსიური დაკვირვებების სერია. მან შეისწავლა 197 კა-ზე გავრცელებული 91 სახეობა და შემდეგ დასკვნად მივიდა: ზამთრის დაბალ ტემპერატურებზე თესლის შენახვა არ იყო აუცილებელი, თუცა სახეობათა უმეტესობაში ეს აღმოცენებადობას საგრანობად უწყობდა ხელს. მოგვიანებით, დაგროვილმა გამოცდილებამ (იხ. ქვემოთ) აჩვენა, რომ უმეტეს (მარგამ არა ყველა) შემთხვევაში, სწორედ რამდენიმე თვის მოსვენების პერიოდი (და არა აუცილებლად დაბალი ტემპერატურა) იყო პასუხისმგებელი გაზოფულზე თესლების აღმოცენებადობის ბევრად უფრო უკეთეს ხარისხზე. მოსვენების პერიოდი შეიძლება გაიზარდოს თესლების შერალ პირობებში შენახვის შემკვირებითაც.

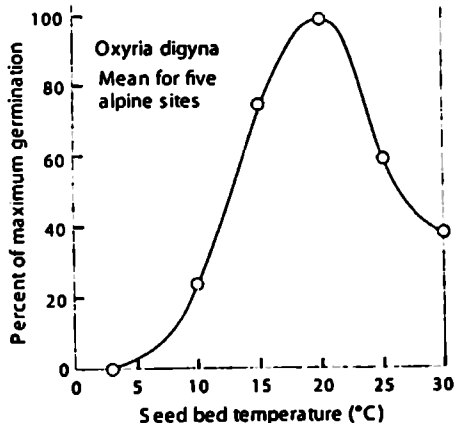
მაღალმთის მცენარეები 4°C შენახვისას რამდენიმე წლის განმავლობაში ინარჩუნებდნენ აღმოცენების უნარს (Weilenmann, 1981), ხოლო ზოგ შემთხვევაში (*Hutchinsia*, *Arabis*, *Dryas*), აღმოცენების უნარი დროთა განმავლობაში მატულობს. გაყინვასთან მიახლოებულ ტემპერატურებზე თესლის სიცოცხლისუნარიანობა, როგორც ჩანს, უსაზღვროა (Billings, Mooney, 1968).

სიორინკის (Söyrinki, 1938) მიერ შესწავლილი 91 სახეობიდან მხოლოდ 12-მა ვერ მოახერხა ზამთრის სევენების პერიოდის გავლის შემდეგ აღმოცენება, მაგრამ ამ შემთხვევაში ადგილი ჰქონდა ან მოუწოდებელი თესლების არსებობას, ან სხვა საკითხებზე მოვლენას. შესაბამისად, თამამად შეიძლება ითქვას, რომ სახეობების 90%-ზე მეტმა მოახერხა აღმოცენება. მათ ნახევარში ყველა თესლის 60%-ზე (ძირითადად კი 80%) მეტი აღმოცენდა. აღმოცენების ყველაზე დაბალი უნარი (1-20%) აღმოაჩნდა *Viola*-ს, *Pinguicula*-ს, *Carex*-ის ათი სახეობიდან სამს და *Ericaceae*-ს შეიდი სახეობიდან სამს. ტიპურ თოვლისპირა ჰაბიტატებში გავრცელებული მცენარეები ყველაზე წარმატებულ ათეულში მოხვდა. ასეთივე ტენდენციები იყო შემჩნეული უფრო ადრე ბრაუნის (Braun, 1913) მიერ ალპებში, რომელმაც დაასკვნა, რომ თოვლის საზღვარზე ზემოთ არსებული გარემო პირობები არ უშლიან ხელს თესლის მოწიფებას და მცენარეთა გავრცელებას. ძალიან მაღალ სიმაღლეებზე მცენარეთა გავრცელება არ არის დამოკიდებული უფრო დაბალი სიმაღლეებიდან თესლის იმპორტზე.

სიორინკის (Söyrinki, 1938) კვლევებში *Oxytropis campestris*, *Oxyria digyna*, *Cerastium alpinum*, *Cardamine resedifolia*, *Silene acaulis*, *Taraxacum officinale*, *Dryas octopetala*, *Gnaphalium norvegicum* და კიდევ რამდენიმე სახეობას ახასიათებდა ძალიან სწრაფი აღმოცენება (დატენიანებიდან 1 კვირის განმავლობაში). ბალახოვნებში ყველაზე "სწრაფი" აღმოჩნდნენ *Poa alpina* და

ცხრილი 16.2 ციფ-შმაღლ, ან ციფ-ნესტიან პირობებში 90 დღის განმავლობაში კულტივირებულ მაღალმთის მცენარეთა 50%-იანი ადმოცენებისათვის საჭირო დრო. ნიადაგის ტემპერატურის რეჟიმი იყო 18/4-ი (დღე/ღამე). ნიმუშები აღებულია ბეარითუსის პლატოდან. 3050 მ, მონტანა, აშშ; Chambers et al. (1987).

სახეობები	ციფ-ნესტიანი პირობები	ციფ-შმაღლი პირობები
<i>Festuca idahoensis</i>	1	10
<i>Artimisia scopulorum</i>	4	10
<i>Deschampsia caespitosa</i>	5	9
<i>Potentilla diversifolia</i>	5	10
<i>Geum rusii</i>	5	16
<i>Calamagrostis purpurascence</i>	6	15
<i>Sibbaldia procumbens</i>	7	14
<i>Polemonium viscosum</i>	10	18
საშუალო±სტანდარტული გადახრა	5.4±2.6	12.8±3.4



ნახ. 16.10 ორი ციფის განმავლობაში, ტენიან პირობებში, სხვადასხვა ტემპერატურაზე *Oxyria digyna*-ის ადმოცენებელი თესვების პროცენტული წილი აღმონაცემის უდიდესი წილი მიიღოდა 20°C-ის პირობებში და მინიმუმ იქნა 100%-ად. მასალა აღებულია მაღალმთის 5 კაბიტატიდან (კალიფორნიის სერა-ნევის მთები და კლოფანი მთები; გამოთვლილია Mooney, Billings, 1961 მონაცემებზე დაყრდნობით).

Festuca ovina. ადმოცენების პირველ, სწრაფ ტალღას სახეობების შესამდომ რამდენიმე კვირის შემდეგ მოყვებოდა ადმოცენების დამატებითი შემთხვევები. საინტერესოა ზოგიერთი სახეობის ქვეყის სტრატეგია: ისინი (მაგ., *Carex*-ის ათი სახეობიდან ექვსი) მთელი წლის განმავლობაში ადმოცენდებოდნენ ორ დროში მკვეთრად დამორჩეულ პერიოდში. ეს კი, განსაკუთრებით არახელსაყრელი სეზონის შემთხვევაში, საგრანობლად აძვირებს წარუმატებელი განახლების რისკს. სოიირიკიმ შენიშნა, რომ რამდენიმე სახეობას, განსაკუთრებით *Luzula*-ს და *Pedicularis*-ს, რომლებიც ძალიან ცუდად ადმოცენდნენ მის მიერ ჩატარებულ ტესტში მაღალ ტემპერატურებზე, ხშირად ასევე უჭირდათ ბუნებრივ პირობებშიც ადმოცენება. ლუდიმ (Lüdi, 1933) აგერეთვე აღინშნა ადმოცენებელი თესვების მაღალი ეფექტურობა წილი საერთო მასაში. მის მიერ შესწავლილ ალპური მდელოების 38 სახეობაში მხოლოდ ორმა (*Agrostis capillaris* და *Calamagrostis varia*) ვერ მიახერხა ადმოცენება ტენიან ქაღალდზე თბილი ოთახში. ამ სამივე ადრეულ პირობაში მკვლევარებმა შეამჩნიეს ადმოცენებასთან დაკავშირებული სახეობისთვის საეკოფიზიო ქვეყის თვისებურებები. ეს მცირედი შენიშვნები საკმარისი უნდა იყოს სეზონურიობის გამოარჩეული სხვა მაღალმთის პირობებისათვის დამანახსიათებელი სავარაუდო ტენდენციების დემონსტრირებისათვის.

ზომიერი და სუბარქტიკული სარტყლების მაღალმთაში ინფორმაცია თესვის ადმოცენების შესახებ მრავალფეროვანია (Amen, 1966 – მობოხილვა; Billings, Mooney, 1968; Bliss, 1971; Fossati, 1980; Urbanska,

Schütz, 1986; Chambers et al., 1987; Laine et al., 1995; Stücklin, Bäumler, 1996 და სხვ.). როგორც ჩანს, თესვის ადმოცენება მაღალმთის მცენარეთა ცხოვრების სწორედ ის ასპექტია, რომელიც გამოირჩევა ყველაზე უფრო მაღალი ფუნქციონალური ცვალებადობით. აღსანიშნავია, რომ მაღალმთის მცენარეებისათვის საერთო "ტიპიური სურათის" დასატვა შეუძლებელია ვინაიდან აქ თავმოყრილია ურიითერთკავშირების მთელი "აბლაბუდა": გენოტიპური მასსათებლების ურიითერთქმედება, თესვის ზრდის პირობები, სეზონების პერიოდის ისტორია, თოვლის დნობის დრო და სუბსტრატის ფაქტორები მდგომარეობა.

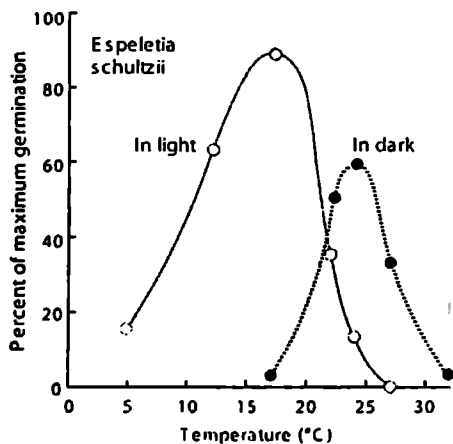
ერთსა და იმავე ვანდზე დაბლობისა და მაღალმთის მცენარეთა შედარებისას რაიმე განსაკუთრებული განმარტავებელი ელემენტი არ გამოიკვეთება გარდა, ალბათ, მაღალმთაში ადმოცენებაზე ზამთრის სეზონის მიმართ უფრო გამოკვეთილი მოთხოვნისა, მაგრამ ეს საკითხიც კი დღეა კითხვის ნიშნის ქვეშ ჩრდილოეთ ამერიკაში ჩატარებული კვლევების შედეგად (Billings, Mooney, 1968). ამ ავტორების მიხედვით, ზამთრის სეზონა უზეტესად განპირობებულია გარეგანი პირობებით და არა თესვით არსებული მკონტროლირებული მექანიზმებით, ან საერთოდ რაიმე საჭიროებით.

ასეთი დასკვნა მეტწილად ეყრდნობა თბილ გარემოში თესლის წარმატებით აღმოცენების ფაქტს, რომელსაც, თოვლისპირა გარემო პირობებისგან განსხვავებით, ზეერ სახეობაში შეუძლია "დაჯანსაღოს" სეენების მოთხოვნილება. ადრემოცვილედ და თესლების ადრე შექმნულ სახეობებს გასაკუთრებით შეექმნებოდა პრობლემები, თუკი იხინი აღმოცენდებოდნენ თბილი ზაფხულის ბოლოს (იხ. განხილვა Urbanska, Schütz, 1986). სოირინკის (Sbyrinki, 1938) ზემოთ განხილული მონაცემები ნათლად მიუთითებს შემოდგომზე აღმოცენების უნარის დაქციობაზე (ბევრმა სახეობამ ვერ მოახერხა აღმოცენება). რამდენიმე სახეობა, როგორც ჩანს, აღმოცენებაზე საჭიროებს დაბალი ტემპერატურების ზეგავლენას, და შესაბამისად მშრალად შენახვის მეთოდით მათ ვერ "შემატყუებთ", ყოველ შემთხვევაში აღმოცენების უნარი ბევრად უფრო მატულობს დაბალი ტემპერატურების ზეგავლენის შემდეგ, ვიდრე მშალ და თბილ გარემოში ყოფნისას (მაგ., *Lucula spicata*, *Viola hiflora*). სხვა ვარიანტებთან ერთად სეენების პერიოდის დამრღვევ ერთ-ერთ ფაქტორად აგრეთვე განხილული იყო თოვლის გაყინვა-გაულობის შემდეგ თესლის კანის "იარები" დაფარვა (Bliss, 1971 და ამ შრომაში მოყვანილი ლიტერატურული წყაროები). ტროპიკული *Espeletia*-ს თესლები დაბალი ტემპერატურების ზემოქ-

მელების გარეშე არ იწყებდნენ აღმოცენებას (Pannier, 1969; იხ. ქვემოთ). აგრეთვე აღმოჩნდა, რომ დაბალ ტემპერატურაზე თესლის აღმოცენებაზე მოქმედებს ტენიანობა. კერძოდ, უფრო მაღალი ტენიანობა თესლების უფრო სწრაფ აღმოცენებას უწყობს ხელს (ცხრ. 16.2). ზემოთ განხილული იყო აღმოცენების პოტენციური უნარი სტანდარტული თბილი გარემო პირობებისათვის. საინტერესოა: გარემოს რომელი კომპონენტი შეიძლება იყოს აღმოცენების შემაფერხებელი ფაქტორი მას შემდეგ, რაც სეენების პროცესი დასრულდება? ლიტერატურაში ამასთან დაკავშირებით არსებობს კონსენსუსი: ტემპერატურა ყველა სხვა პოტენციურ ფაქტორზე უფრო მნიშვნელოვანია და მაღალბოის ტენიან გარემოში ზოგჯერ თესლებს უკავს არ "აღარდებს" ამ დროს არსებული განათების რეჟიმი. თუმცა ამასთან დაკავშირებით, არსებობს იმის მონაცემები, რომ თითქმის ყველა ტესტში სინთლე/სინათლე ზემოქმედების სერია იწყვედა მარველურადვე ეფექტს, რომლის ზემოქმედების მამართულების წინასწარმეტყველება შეუძლებელი იყო (Chambers et al., 1987). ასევე იყო გამოკვლეული ბუნებრივი სუბსტრატების ზეგავლენა აღმოცენების პროცესზე, მაგრამ რაიმე განსხვავება არ დაფიქსირებულა (Fossati, 1980; Weilenmann, 1981).

ზუსტი ექსპერიმენტის ჩატარების პირველი მცდელობა ჰქონდათ მუნისა და ბილინგსს (Mooney, Billings, 1961) *Oxyria digyna*-ზე ჩატარებულ კვლევაში. ეს ტიპური, არქტიკულ და მაღალბოის ცივ გარემოსთან შეგუებული სახეობა ვერ ასწრებდა აღმოცენებას 3°C-ზე და მაქსიმალურ აღმოცენებას 20°C-ზე აღწევდა (ნახ. 16.10). საყურადღებოა, რომ აღმოცენების უნარი 10°C-ზე უფრო დაბალი იყო, ვიდრე 30°C-ზე, როდესაც წინასწარ 3°C-ზე დამუშავებული თესლები 20°C-იან გარემოში გადაქონდათ, მათი აღმოცენების უნარი სწრაფად აჭარბებდა იმ ინდივიდების იგივე მაჩვენებელს, რომლებიც თავიდანვე 20°C-ზე იმყოფებოდა. ოპტიმალური აღმოცენებისთვის ასეთი ვასაკვირად მაღალი ტემპერატურები ყოფილა საჭირო, ხოლო აღმოცენების პროცესში ტემპერატურის მაღალი ამლიტუდით წრიული მონაცვლეობა ამ პრცესს კი არ აწელებდა, არამედ აჩქარებდა.

არქტიკულ და მაღალბოის მცენარეებზე სხვადასხვა ავტორის უფრო მოგვიანებით ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა დადასტურა ის მოსაზრება, რომ ცივ კლიმატურ პირობებს შეგუებულ მცენარეებს შედარებით მაღალი აღმოცენების ტემპერატურა გააჩნიათ (Billings, Mooney, 1968; Wildner-Eccher, 1988; Schütz, 2002). აღმოცენების ქვედა ტემპერატურული საზღვარი, როგორც ჩანს, 5°C-ს აღწევდა (Amen, 1966, რომელიც 10°C-საც კი ვარაუდობდა), მაგრამ 2-4°C და 9-13°C



ნახ. 16.11 კენესულის პარამში *Espeletia schultzii*-ს თესლის სინათლეში აღმოცენების დამოკიდებულება ტემპერატურაზე (24°C-ის ინტერვალში სტრატოციკრიული). 100% შეესაბამება სიცოცხლისუნარიანი თესლის რაოდენობას, რომელიც დადგინდა ტეტრაზოლიუმის მეთოდით (Pannier, 1969).

შორის ტემპერატურის მერყეობა. როგორც ეს სწორად ბუნებრივ პირობებში ხდება, დადებით შედეგებს იძლეოდა. როგორც ჩანს, ოპტიმალური აღმოცენებისათვის ტროპიკების მაღალმთის მცენარეებსაც კი სჭირდებათ მაღალი ტემპერატურები. პანიერ (Pannier, 1969) შესწავლა *Espelletia schultzei*-ის თესლის აღმოცენების ტემპერატურაზე დამოკიდებულება. როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, *Espelletia* არ იწყებდა აღმოცენებას, სანამ 30 დღის განმავლობაში არ დამუშავდებოდა 2°C ტემპერატურით. თესლზე მუდმივი ტემპერატურების: 5, 12, 22, 24, 27 და 30°C (17°C გარდა) ზემოქმედება დაბალი ტემპერატურით დამუშავების გარეშე არ იწყებდა აღმოცენებას, ხოლო 17°C ტემპერატურაზე 25%-იან აღმოცენებას აქონდა ადგილი. თუმცა, მუდმივად სინათლეზე ყოფნისას, დაბალი ტემპერატურით დამუშავებული თესლი სწრაფად იწყებდა აღმოცენებას და პიკი 17°C-ზე მიიღწეოდა (ნახ. 16.11). სრულ სიბნელეში აღმოცენების უნარი კლებულობდა (17°C ქვეით აღმოცენებას ადგილი სურათოდ არ აქონდა), ხოლო პიკს 24°C-ზე აღწევდა. პერმანენტული ტენიანობისგან განსხვავებით, სიმშრალის და ტენიანობის მონაცვლეობა საგრძობლად აუმჯობესებდა აღმოცენების უნარს.

ბლისმა (Bliss, 1971) და მოგვიანებით სხვა ავტორებმა, დაადგინეს, რომ დღე-ღამის ტემპერატურული მერყეობა 10-20°C-ის ფარგლებში იწყებდა ყველაზე მაღალი აღმოცენების უნარის ჩამოყალიბებას. პანიერ (Pannier, 1969; იხ. ზემოთ) მიერ ჩატარებული დამკვირვების მიხედვით, ჩვენ შევიძლია გავაფართოვოთ ეს მოსაზრება და ზოგადად გარემო პირობების ცვალებადობა (ფიზიოლოგიურ დონეზე) ჩათვალოთ მასტიმულირებელ ფაქტორად. ბილინგსი და მუნემ (Billings, Mooney, 1968), განიხილავენ რა ლიტერატულ წყაროებს, აღნიშნავენ, რომ ზორბალში და სხვა მარცვლოვნებში აღმოცენების ტემპერატურული ზღვარი იგივეა, ან

უფრო დაბალიც კი. ამგვარად, აღმოცენება, მცენარის სასიცოცხლო ციკლში განვითარების მხრივ ერთ-ერთი ყველაზე მარტივი პროცესი, როგორც ჩანს, ტემპერატურაზე დამოკიდებულების მხრივ არ განსხვავდება ზომიერ განედებში ცივ კლიმატურ პირობებს შეგუებული დაბლობის მცენარეებისგან. შრის რადიაციის მიერ ნიადაგის გათბობა გარემომცველი ჰაერის ტემპერატურაზე უფრო მეტად მაღალმთის მცენარეების გაღივების ერთ-ერთი უმთავრეს წინაპირობად უნდა მივიჩნიოთ. ამავე დროს, აღმონაცენებისთვის იგი ყველაზე დიდ საშიშროებას წარმოადგენს, რადგან ნიადაგის მომდევნო სწრაფი გამოშრობა შესაძლოა მომავლინებელიც კი გახდეს. თავისთავად, ნიადაგის ძლიერი გათბობა არ არის გამოორიცხული, რომ სასიცოცხლო აღმოჩნდეს შიშველ ნიადაგზე დაუცველად გაბნეული თესლისთვის (იხ. მე-4 და მე-8 თავები). ზაფხულში სწრაფი აღმოცენება მცენარეს საშუალებას აძლევს გამოიყენოს ის ინტერვალი, რომელიც არსებობს სიცოცხის დადგენისა და სვეტტაციო ლეზონის განმავლობაში სხვა არსებულ საშიშროებებს შორის. ბილინგსმა და მუნემ (Billings, Mooney, 1968) იყარაუდეს, რომ აღმოცენების მაღალი ტემპერატურული ზღვარი ზრდის აღმონაცენის სიცოცხლის დასაწყისის წელიწადის ყველაზე ხელსაყერელ პერიოდზე დამოხვევის ალბათობას.

მაღალმთის მცენარეების თესლის ბანკი და ბუნებრივი განახლება

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ბუნებრივ პირობებში თესლის აღმოცენების შესწავლასთან დაკავშირებული მასალა მწირია. თუმცა ლიტერატურაში არსებული წყაროები, დაწყებული სოირინკის (Söyrinki, 1938) მიმოხილვიდან, მოუთითებენ მაღალმთის მცენარეების

ცხრილი 16.3 მცენარისპირა კაბიტატში ყოველი წრისთვის გამოთვლილი პროცენტული წილი დადგინდა ამ წრეში დატყვევებული თესლების საერთო რაოდენობის მიხედვით და მატებად პერიოდებზე კორექტირების გათვალისწინებით (Stocklin, Baumler, 1966).

სახეობები	წყაროდან მოპოვება (სმ)				თესლის წონა
	14	39	114	214	
<i>Trifolium pallescens</i>	100	-			688
<i>Oxyria digyna</i>	94	6	-		907
<i>Linaria alpina</i>	92	5	3		253
<i>Achillea moschata</i>	83	17	-		232
<i>Saxifraga aizoides</i>	68	22	10	-	40
<i>Epilobium fleischeri</i>	32	47	5	16	132*

რამდენიმე ფართის, წვერის, ბუსუსის მატების მიხედვით.
* გრძელი ფართის ჩათვლით

რეთა თანასაზოგადოებების უმეტესობაში არსებული აღმონაცენების დიდ მრავალფეროვნებაზე. მაღალი სიკე-დილიანობის გამო აღმონაცენების მხოლოდ მცირე ნაწილი გადარჩება. ბუნებრივ პირობებში მცენარის სასიცოცხლო ციკლის ამ კრიტიკული ნაწილის გასარკვევად მოგაწოდებთ მასალას თესლის პროდუქციაზე და გაერცელებაზე. ხოლო შემდეგ თქვენს ყურადღებას შევაჩერებთ მაღალმთის თესლის ბანკზე და ბუნებრივ განახლებაზე (ანუ პოპულაციის რაოდენობრივ მატებაზე ახალგაზრდა ინდევილების რაოდენობის გაზრდის ხარჯზე). ქვემოთ მოყვანილი ტერმინი "თესლი" ყველგან გულისხმობს დასაპირის ყველა ნაირსახეობას.

სისტემატური დაკვირვებები მცენარეთა თესლის გაერცელების სტრატეგიაზე დაიწყო ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში (Kerner, 1871). ამ საკმარის საინტერესო ნაშრომში ყურადღება გამახვილებულია რამდენიმე მნიშვნელოვან საკითხზე. ავტორი განასხვავებს ახლო და შორ მანძილებზე თესლის გადატანის სტრატეგიებს და აღნიშნავს, რომ ახლო მანძილზე თესლის გადასატანად მოსახერხებულ სტრატეგიას მტწილად იყენებენ სუცესიის ხანგრძლივ სტადიაში მყოფი მცენარეთა თასაზოგადოებები, ხოლო შორ მანძილზე თესლის გადატანის სტრატეგიას – სუცესიის ადრულ სტადიაში მყოფი თანასაზოგადოებები. მან იყარა და, რომ პიონერულ მცენარულ თანასაზოგადოებებში თესლის დაკვების (ე.წ. თესლის წვიმის) სისხშირე მაღალი უნდა იყოს, ხოლო უფრო ძველ, დაკორდებულ

მცენარეულობაში კი დაბალი. თუმცა გაოცებული დარჩა, როდესაც აღმოაჩინა, რომ წინა წლის თოვლგროვაზე შეგროვილი თესლი ზუსტად ასახავდა მხოლოდ მუხობლად მყოფ ახალგაზრდა მორენებზე განვითარებული მცენარული თანასაზოგადოების სტრუქტურას და არცერთი უცხო მცენარის თესლი იქ არ მოიპოვებოდა. სხვაგვარად რომ ეთქვათ, თესლის შორ მანძილზე ტრანსპორტირება არ აღმოჩნდა რეალურად ისეთი "შორი", როგორც ეს თესლზე მრავალი "ფრთის", "პარა-შუტის" თუ სხვა სამარჯვის არსებობით შეიძლება რომ გვევარაუდა. I მგ-ის წონის თესლებზე კერნერის (Kerner, 1871) მიერ ჩატარებულმა აერონავტიკულმა ექსპერიმენტმა აჩვენა, რომ (ქარის თანაბარი სიჩქარის პირობებში და ერთი და იგივე პლატფორმიდან გამეხისას) "ფრთების" მქონე თესლების მიერ საშუალოდ დაფარული დისტანცია 2-3-ჯერ აღემატებოდა უფრო თესლების მიერ დაფარულ მანძილს. მან დაასკვნა, რომ მაღალმთის მცენარეთა უმეტესობაში თესლი ვრცელდება შედარებით მოკლე მანძილზე. მოგვიანებით ეს მოსაზრება, მთლიანად დადასტურდა თესლის ბანკის ანალიზისა და გაერცელების თანამედროვე გამოკვლევების შედეგად (იხ. ქვემოთ).

შტოკლინისა და ბიომულერის (Stöcklin, Bäumler, 1996) მიერ შევიცარიაში მორტერაჩის მყინვართან 1 კმ²-ზე ჩატარებულმა კვლევებმა, რომლებშიც გამოყენებული იყო წყლით სავსე "თესლის ზაფანგი", აჩვენებს ახლო-მახლო გაერცელებულ მცენარეთა თანასაზოგა-

ცხრილი 16.4 მაღალმთის მცენარეთა აღმონაცენები (უმრავლესობა) თესლის ბანკის მავალიები (სათბურის თბილ პირობებში აღმოცენებაზე დაკვირვების საშუალო მონაცემები). სახეობათა რაოდენობა მოიცავს იმეთა მცენარეებსაც, უცხო სახეობათა რაოდენობა სამს არადროს აჭარბებს.

მცენარეულობის ტიპი/ჰაბიტატი	სახეობათა ხაერთო რიცხვი (მხოლოდ თესლის ბანკი)	თესლის ბანკი (n ± 2)	ლიტერატურა*
დოლომიტურ სუბსტრატზე განვითარებული მდელო, ალაქები (2400 მ)	35(11)	1400	1
მაყვე სილიკატურ ნიადაგზე განვითარებული მდელო, ალაქები (2450 მ)	44(15)	1900	1
მდელო/ჭვალ-ლორდანი ჰაბიტატი, ალაქები (2600 მ)	57(33)	1350	2
<i>Carex firma</i> -ს თანასაზოგადოება, ალაქები (2300 მ)	56(22)	1500	2
მდელო ესტეპა-ს დომინირებით, კავკასიონი (2750 მ)	55(24)	1190	3
მაღალალპაჩეულობა, კავკასიონი (2700 მ)	38(16)	3850	3
თოვლისპირა მცენარეულობა, კავკასიონი (2700 მ)	22(19)	2800	3
<i>Galium</i> -ის კოდი, ბეათუსის მთები (3200 მ)	54(44)	3800	4

* 1 - Hatt (1991); 2 - Diemer, Prock (1993); 3 - Onipchenko, Blinnikov (1994); 4 - Chambers (1993).

დოებთან მჭიდრო კავშირი (სხვა მაგალითები იხ. შრომებში: Weiling, Laine, 2000; Erschbamer et al., 2001). 95 დღის ხანგრძლივობის მქონე ნაყოფობის სეზონის განმავლობაში მათ 1 მ²-ზე გადანაგარიშებით "დატყვევებს" 125-დან 2000-მდე თესლი, რაც დამოკიდებული იყო არსებობდა თანასაზოგადოების სუქცესიური სტადიის ასაკზე, რომელიც მერყეობდა 5-დან 45 წლამდე (თოვლისგან განთავისუფლების მომენტიდან). სულ მოგროვილი იყო 34 სახეობის თესლი. თესლების ყველაზე დიდი რაოდენობა აღმოჩნდა 45 წლის ასაკის მქონე სუქცესიური სტადიის მცენარეულობიდან (სუქცესიის ჯერ კიდევ ადრეული სტადია). "თესლის წვიმაში" აღმოჩენილი მრავალფეროვნება და სიმდიდრე (შორ მანძილზე გავრცელება) მიუთითებს გამრავლების მექანიზმების ეფექტურობაზე და ნაირგვარობაზე. მოპოვებული თესლების 65%-ს "პარაშუტისტიკა" (მაგ., *Epilobium. Hieracium*) შეადგენდა, 30%-ს ქეზნაო ფრთები (მაგ., *Oxyria. Rumex*) და მხოლოდ 5%-ს არ გააჩნდა რაიმე დამატებითი სამარჯევი, მაგრამ სამაგიეროდ, მეტად მცირე ზომისა იყო (მაგ., *Saxifraga*). "თესლის წვიმა", მიუხედავად იმისა, რომ წაავება რევიონში არსებული სახეობების სუქცესიის, მანკ სრულად ვერ ასახავდა მათ რეალურ სიმრავლეს. აუტორებმა ასევე შეისწავლეს თესლის ახლო მანძილზე გავრცელება ექვს პიონირული სახეობაში, რომლებიც სხვადასხვა "აერონავტიკული ტალანტი" გამოირჩევიდნენ (ძალიან მცირე ზომის, ან ფრთის მოყვანილობის თესლი, ან მიმე მრგვალი თესლი; ცხრ. 16.3). არცერთი სახეობის თესლი, გარდა *Epilobium fleischeri*-ს ძალიან მსუბუქი და ფრთისებრი თესლისა, არ იქნა მოპოვებული წარმოშობის წყაროდან 40 სმ-ზე მეტი მანძილიდან.

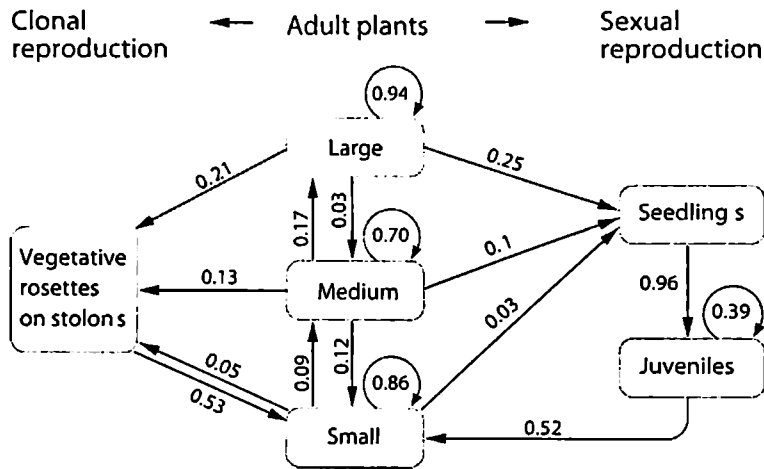
თესლის გავრცელების კანონზომიერებათა დასადგენად საკმაოდ სრულყოფილი კვლევა ჩატარდა კლდო-

ვანი მიების თოვლისპირა ჰაბიტატებში გავრცელებულ *Ranunculus adoneus*-ის სახეობებზე (Scherffl et al., 1994). წებოვანი "თესლის საფანგის" გამოყენებით აუტორებმა დაადგინეს, რომ ამ სახეობის თითქმის ყველა თესლი დედა მცენარისგან არაუშტეტეს 16 სმ-ით იქნა დამორბეული. სანტერესია, რომ იგივე ფენომენი იქნა შემწეული 5 "არაპარაშუტისტ" სახეობაშიც (Stöcklin, Büttner, 1996). მეორადა გავრცელებამ, რომელიც გამოწვეული იყო თოვლის დაკრების, მდინარი წყლის ან წვიმის მიერ, ფერდობის დასერილობის მიმართულებით პირველადი გავრცელების მანძილს მხოლოდ 10 სმ დამატა. შერფი და თანაავტორები (Scherffl et al., 1994) გავრცელების და საკმაოდ კონსერვატიულ სტრატეგიას სწინა თოვლისპირა ჰაბიტატებისთვის დამახასიათებელი სივრცის სპეციფიკური შეზღუდვით და ამ სახეობების გამოკვეთილი დამოკიდებულებით მიკორიზაზე, "სასიცოცხლო ნიშის" ფარგლებს გარეთ შესაძლო გავრცელებას, როგორც ჩანს, ნაკლებად შესაძლებელია. რეკომენდაციას ეუწევთ ამ აუტორების შრომას, როგორც გვრცელების სტრატეგიების და ნიშის თეორიის საუკეთესო მიმოხილვას, რომელიც მიესადაგება მაღალმთის ვარეზო პირობებს, ამ ორი შრომისგან გამომდინარე, საყარულოა, რომ თესლის მოკლე მანძილზე გავრცელება არა მატრო თოვლისპირა ჰაბიტატებისთვისაა ტიპური, არამედ მაღალმთის მცენარეულობისთვის დამახასიათებელი უფრო ზოგადი ფენომენია.

ზემოთ მოყვანილი მაგალითები ეხებოდა ახალგაზრდა თანასაზოგადოებებს. ახალ ზელანდიაში, კრაიგე-ბურნის ქედზე, სპენსმა (Spence, 1990) შეადარა მაღალმთის 4 სხვადასხვა ტიპის სუქცესიის გვიანდელ სტადიაზე მყოფი თანასაზოგადოების "თესლის წვიმა" და 1 მ²-ზე მიიღო: 340 (ქვა-ლორიანი ჰაბიტატიდან), 1050 (დაკორდებული მარცვლოვანი მდელოდან), 1630 (ნაირბალახოვანი მდელოდან) და 5000 (თოვლისპირა ჰაბიტატიდან) თესლი. ამ თანასაზოგადოებებში 10-32 სახეობიდან 5-13 სახეობის (საშუალოდ 40-50%) თესლი აღმოჩნდა წარმოშობის ადგილიდან 50 მ-ზე ნაკლებ მანძილზე. მონტანას შტატში, ზეარტუზის მიდებში ჩემბერსმა (Chambers, 1993) შეისწავლა სუქცესიის გვიანდელ სტადიაში მყოფი ორი ნაკვეთი: მაღალმთის დაკორდებული მცენარეულობა (90% დაფარულობა; 54 სახეობა) და მეზობლად არსებულ უსწორმასწორო რელიეფზე განვითარებული 35 წლის ასაკის მცენარეულობა (25% დაფარულობა; 43 სახეობა). 3 წლის საშუალო მონაცემი დაკორდებული ნაკვეთის 1 მ²-ზე იყო 5200 თესლი, ხოლო უსწორმასწორო ნაკვეთზე (რომლის თესლით დაფარვა საკმაოდ რთულია) გავრცელებულ ახალგაზრდა მცენარეულობაში - 10700 თესლი. "თესლის საფანგებში" აღმოჩენილი სახეობების სპე-

ცხრილი 16.5 მაღალმთის მცენარეთა ოთხი თანასაზოგადოების თესლის ბანკის აღმოცენებადობის (ეფერენტულობის) შედარება და ეფერენტულობის გავრცელება ბუნებრივი და სათბურის პირობებში ჩრდილო-დასავლეთ კავკასიონზე. სათბურდან მიღებული მონაცემები ცხრ. 16.4-ში მოყვანილი მონაცემების ანალოგიურია; სახეობათა რაოდენობა მოცემულია ფრენხილებში (Semenova, Onipchenko, 1994).

ჰაბიტატი	% ზედა 2 სმ	სათბური	მდელო
ლიქენებით დაფარული გაუდამრუებელი ჰაბიტატი	88	350(21)	272(20)
<i>Festuca</i> -ს მდელო	93	1190(24)	108(12)
მდელო	70	3850(16)	846(15)
თოვლისპირა მდელო	95	2810(19)	256(12)



ნახ. 16.12 ალბუმში მცენარისხიას გავრცელებული *Geum reptans*-ის (პიონერული მცენარე, რომელიც ერთდროულად იყენებს სქესობრივ და ვეგეტატიურ გამრავლებას) სასიცოცხლო ციკლი. ციფრებით აღნიშნულია სტადიისათვის საუკეთესო კვლილების შესასლულობა, ან აღმონაგენის და ვეგეტატიური როზეტის პროდუქცია ერთ წელიწადზე გადამანარეშებით (Weppeler, Stöcklin, პირადი შეტყობინება; იხ. აგრეთვე Rusterholz et al., 1993).

ქტრი მსგავსი აღმოჩნდა. ამ ორ ნაკვეთზე თესლის რაოდენობაში განსხვავების ცველაზე დიდი წილი მოდიოდა *Deschampsia*-ზე (შესაბამისად 4100 და 340 თესლი) და *Cerastium*-ზე (1400 და 200 თესლი). ყოველივე ამას ემატებოდა აგრეთვე განსხვავებები პიონერ მარცვლოვან მცენარეებში. პირველ ნაკვეთზე, დაკორდებულ მცენარეულობაში "თესლის წვიმაში" გამოვლენილი სიმრავლე არ ასახავდა სახეობების რეალურ მრავალფეროვნებას, რადგან ხანგრძლივად მცხოვრები დომინანტური სახეობები, რომლებიც ვეგეტატიურად მრავლდებიან, ბევრად ნაკლებად იყო განვითარებული, ვიდრე უსწორმასწორო ნაკვეთზე, სადაც ხანმოკლე სიცოცხლის მქონე დომინანტები თესლის ძირითადი წყარო იყო. ამრიგად, "თესლის წვიმის" შემადგენლობის ძირითადი განმსაზღვრელი ფაქტორი სახეობების სიცოცხლის ისტორია აღმოჩნდა. ეს ასახულია თესლის ბანკის ქვემოთ მოყვანილ მონაცემებშიც, განსაკუთრებით სემიონოვასა და ონიპჩენკოს (Semenova, Onipchenko, 1994) შრომაში. მათ მიერ შესწავლილ თესლის ბანკებში თესლების უმეტესობა არადომინანტურ სახეობებს ეკუთვნოდა.

თესლის სხვადასხვა დანაკარგებისა ("თესლის წვიმა", მისი საკვებად მოხმარება და სხვ.) და აღმოცენების ნეტო-ბალანსია თესლის ბანკი, რომელიც წარმოებული

თაობების მონაცვლეობით უზრუნველყოფს მცენარეთა თანასაზოგადოებების აღდგენა-განახლებას (ცხრ. 16.4). მაღალმთის თესლის ბანკები კარგად ასახავენ "თესლის წვიმის" შემადგენლობას, ადასტურებს თესლის მოკლე მანძილზე გავრცელების სტრატეგიის დომინანტობას და იშვიათად შეიცავს უცხო სახეობების თესლს. თესლის ბანკში რაოდენობის წლიური ბალანსის შესანარჩუნებლად ყოველწლიურად უნდა გაქრეს იმდენივე (1 მ² გათვლით) თესლი, რამდენიც ემატება მიმდინარე წელს. რეინოლდსი (Reynolds, 1984a), მაღალმთის სამი ერთწლიანი მცენარის შესწავლისას, მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ცალკეული ინდივიდები ცველაზე დიდი რაოდენობით იღუპებოდა თესლის გაბნევიდან აღმოცენების დასრულებამდე პერიოდში.

სემიონოვა და ონიპჩენკო (Semenova, Onipchenko, 1994; მონაცემები ცხრ. 16.4-ში მოტანილი არ არის) აჩვენებს, რომ მაღალმთაში ზავსით დაფარულ გაუდაბურებულ და დაჭაობებულ კაბიტატებს შორის თესლების რაოდენობებში უკიდურესი სხვაობაა (შესაბამისად, რამდენიმე ასეული და 10000-ზე მეტი თესლი 1 მ²-ზე). ამავე დროს, ნიადაგის ზედაპირის მაღალი დაფარულობის მქონე მაღალმთის მცენარეულობის თესლის ბანკების რაოდენობრივი საექტრი ბევრ სხვადასხვა კაბი-

ტატში საკმარის მსგავსია და შეესაბამება დაბლობში ანალოგიურ მანქანებს (Thompson, 1978). სემიონოვა და ონიპენკო (Semenova, Onipchenko, 1994) შეადარეს სათბორიდან და ბუნებრივი კაბიტატებიდან მოპოვებული თესლის ბანკები და აკრთველ შესრულებულ თესლის ბანკის ევრტიკალური გაანალიზება ნიადაგის სიღრმეში (ცხრ. 16.5). საყველ პირობებში მოგროვილ მასალაში აღმოჩნდა სათბურის თესლების რაოდენობის მხოლოდ 9-22%. გარდა ძალიან "ღარიბი" საესიანი უნდაზის თესლის ბანკისა, რომლის საყველ პირობებში აღმოცენების უნარი სათბურის იგივე მანქანების 78%-ს აღწევდა. ბუნებრივ კაბიტატებში თესლის 68-96% აღმოცენებას იწყებდა პირველივე წელს. ძირითადად ზუსტად. მოპოვებული თესლის 70-95% ამოღებული იყო ნიადაგის ზედა 2 სმ-იანი შრიდან, დანარჩენი კი 2-10 სმ სიღრმეში, ხოლო 6 სმ-ზე ღრმა შრეებში თესლი თითქმის არ მოპოვებოდა. სხვა ავტორები (Chambers, 1993) ნიადაგის 6 სმ-ზე უფრო ღრმა პორიზაციისთვის მოკაფი უნდაზები დიდი რიცხვი (10%). ბუნებრივ პირობებში ყველა თესლის 68-96% ღივდება პირველ წელს. უმთავრესად გაზაფხულზე. ნიადაგში ჩამარხული გაუღებელი თესლის არსებობის ხანგრძლივობა იზრდება ზღ. დ-დან სიმაღლის მატებასთან ერთად (Cavieres, Kalyn-Arroya, 2001).

თუკი ამ მონაცემებს შევჯამებთ, აღმოჩნდება, რომ ამა თუ იმ პაბიტატში არსებული სახეობების უმრავლესობა არის წარმოდგენილი განვითარების შროლის მჭიდვ თესლის ბანკებში. მეორე ნახევარი კი გამოირჩევა ან ძლიერ ღრმა სევენების ფაზაში მყოფი თესლით. ან მათი მაღალი სიკვდილიანობით. სათბურის თბილ პირობებში აღმოცენებული მცენარეთა თესლის მხოლოდ მცირე ნაწილი აღწევს ბუნებრივ პირობებში წარმატებას. ყველა შემოწმებულ თესლის ბანკში თესლების გაბერი რაოდენობა ზუსტად ასახავდა რადენიმე სახეობის არსებობას, ხოლო სუქციების გვიანდელ სტადიაში მყოფ თანასაზოგადოებაში მუქციებს წარმოდგენილია ძლიერ მცირე ზომის თესლის მჭიდვ სუბლომანტური სახეობები. აქედან გამოძინარე, თესლის გაბერი რაოდენობა ნაკლებად ინფორმაციულია, ვიდრე სახეობრივი შემადგენლობა და ამა თუ იმ სახეობის თესლის სიმრავლე.

მაღალბოსის მცენარეების სასიკოცხოლო ციკლის ბოლო შინშენელოვანი განსახილველი საკითხია აღმოცენება და დამკვიდრება. მცენარის ცხოვრების ამ ფაზაში, მისი გაკრეცილების ყველა სიმაღლეზე, თითქმის ყველა გენეტი იკარგება. თუკი აღმონაცენი ვერ მოასწერებს სწრაფად და სუსტრატში ღრმად გამაგრებას, იგი იღუპება. როგორც წინა თავებში იყო განხილული, ნიადაგის ზედა პორიზაციის გამოშრობა, მისი ზე-

დაბირის გადახურება, ლამით წერილი ნესისიხები ფორმის ყირილის ნაწილაკების წარმოქმნა - ყველაფერი ეს მცენარის აღმონაცენისთვის დამლუჯველია. გარდა ამისა, სეზონური კლიმატის მჭიდვ პაბიტატებში კრიოგენული პროცესების არსებობა აღმონაცენების მხოლოდ მცირეოდენ ნაწილს უტოვებს გადარჩენის შანსს. კლოვან მიბებში ტრანსექტზე შესწავლულია *Sedum lanceolatum*-ის თესლების რაოდენობა (Jolls, Brock, 1983). 2.30 მ-ზე (მაღალბოსის ქვედა საზღვარი) აღმოჩნდა 25 თესლი. 3500 მ-ზე (ტყის ზედა საზღვარი) - 2, ხოლო 3700 მ-ზე (ალბური მდელოები) - თესლის საშუალო რაოდენობა 0-ზე ოდნე მეტი იყო. რადგან, ყველა სიმაღლეზე ზრდასერილი ინდივიდების რაოდენობა მაღალი აღმოჩნდა, ავტორებს იკარავთ, რომ თესლების სიმრავლე და გადარჩენის უნარი გასაპრობებულია არა იმ პირობებით, რომლებიც არეგულირებენ მოზარდი მცენარეების გაერეცვლებას, არამედ სხვა ფაქტორებით. თესლის დაკარგვა ან იყო თანაბარი სეზონის განმავლობაში. ყველაზე მაღალი იგი სეზონის დასაწყისში იყო და, რაც ყველაზე გასაკვირია, ცალკეული ინდივიდების გადარჩენის უნარი არ განსხვავდებოდა სიმაღლის ცვლილებასთან ერთად, კიდევ ერთხელ უნდა აღვნიშნოთ, რომ აღმონაცენების ასოსულტური რაოდენობრივი მონაცემები პოპულაციების ბედის პროგნოზირების საზარულად არაფერს არ გვეუბნება. პოპულაციური დინამიკის მოდელირებისთვის საჭიროა აღბათობის სურული მატრიცების (როგორც ეს ნახ. 16.12-ზე არის მოცემული; Rusticholz et al., 1993) და ბლოკ-სქემების (Chambers, 1995a) შემუშავება.

მცენარის გადარჩენისათვის სასიკოცხოლო შინშენელობა აქვს მინისტქემა მასაში ენერჯის ინვესტირებას. მაგალითად, *Oxyria*-ს არ გააჩნია არავითარი ამონაყარი შემდეგი წლის დადგომამდე, ხოლო ზრდის პირველი სეზონი ძირითადად ფესვების სისტემის ჩამოყალიბებას ხმარდება (Billings, Mooney, 1968). ლიტერატურაში მოყვანილია რადენიმე მაგალითი, როდესაც ფიზიკური სტრესების ზეგავლენის შედეგად თესლის სიკვდილიანობა კლებულობს, თუკი მცენარე სხვა მცენარის "შეარეულობის" ქვეშ მოქცევა ("ფასცილიტაციური ეფექტი"). ბალინა ფორმის მცენარეები ასე "შეარეულ მცენარეებად" განიხილება (Bliss, 1971; Urbanska, Schütz, 1986; Scheriff et al., 1994). ხშირად აღმონაცენები ერთად, ცალკე აღებული ვეუფით, იზრდებიან, რაც ასევე მანიშნებს მიკროარეუფის, ან მეზობელი მცენარის მიერ გამოწვეული "შეარეულ" ეფექტზე (Järvinen, 1984; Diemer, 1992). თუმცა, მეზობელ მცენარეებს შეუძლიათ ნეგატიური ზეგავლენაც, მაგ., შვის რადაციის, ან ნიადაგის ზედაპირის გათბობის ეფექტის შექცირების გზით (Moeli, 1993). ექსპლანანი დაკვირვების მიხედვით,

Ranunculus glacialis-ის შემოსაზღვრულ ექსპერიმენტულ კვლავებში სასუქების დამატება არანაირად არ უწყობდა ხელს თესლების გადარჩენას (Diemer, 1992), მაგრამ ნიადაგის ზედაპირზე არსებული ნაწილაკების ზომას, ამ მხრივ, გადამწყვეტი მნიშვნელობა ჰქონდა (Chambers, 1995b).

არ არსებობს იმის ზუსტი ახსნა, თუ რა არის თესლისთვის უფრო მომავდინებელი: ზრდის პირველი სეზონი, თუ პირველი ზამთარი, ასე, მაგალითად, 100%-

ცნობილი 16.6 მაღალმისი მცენარეთა ვეგეტაციური გამრავლება. შეფასების აღებში გაერყვლებული 228 სახეობის მცენარის კლასიფიკაცია სამ ძირითად ჯგუფად (Hartman, 1957).

მცენარეთა ოჯახი (სახეობათა რაოდენობა)	A	B	C
<i>Cyperaceae</i>	9	0	0
<i>Juncaceae</i>	6	0	0
<i>Poaceae</i>	20	2	0
<i>Asteraceae</i>	29	5	1
<i>Scrophulariaceae</i>	7	1	2
<i>Ranunculaceae</i>	4	2	0
<i>Primulaceae</i>	6	6	0
<i>Stixifragaceae</i>	4	9	0
<i>Gentianaceae</i>	2	5	2
<i>Rosaceae</i>	1	11	0
<i>Campamilacae</i>	0	6	0
<i>Caryophyllaceae</i>	0	14	6
<i>Brassicaceae</i>	0	9	6
<i>Fabuceae</i>	0	1	8
არამძირითადი ოჯახები	6	33	5
ძირითადი ოჯახების ჯამი (184 სახ.)	88	71	25
ყველა სახეობის ჯამი (228 სახ.)	94	104	30
ძირითადი ოჯახები (%)	47.8	38.6	13.6
ყველა სახეობა (%)	41.2	45.6	13.2

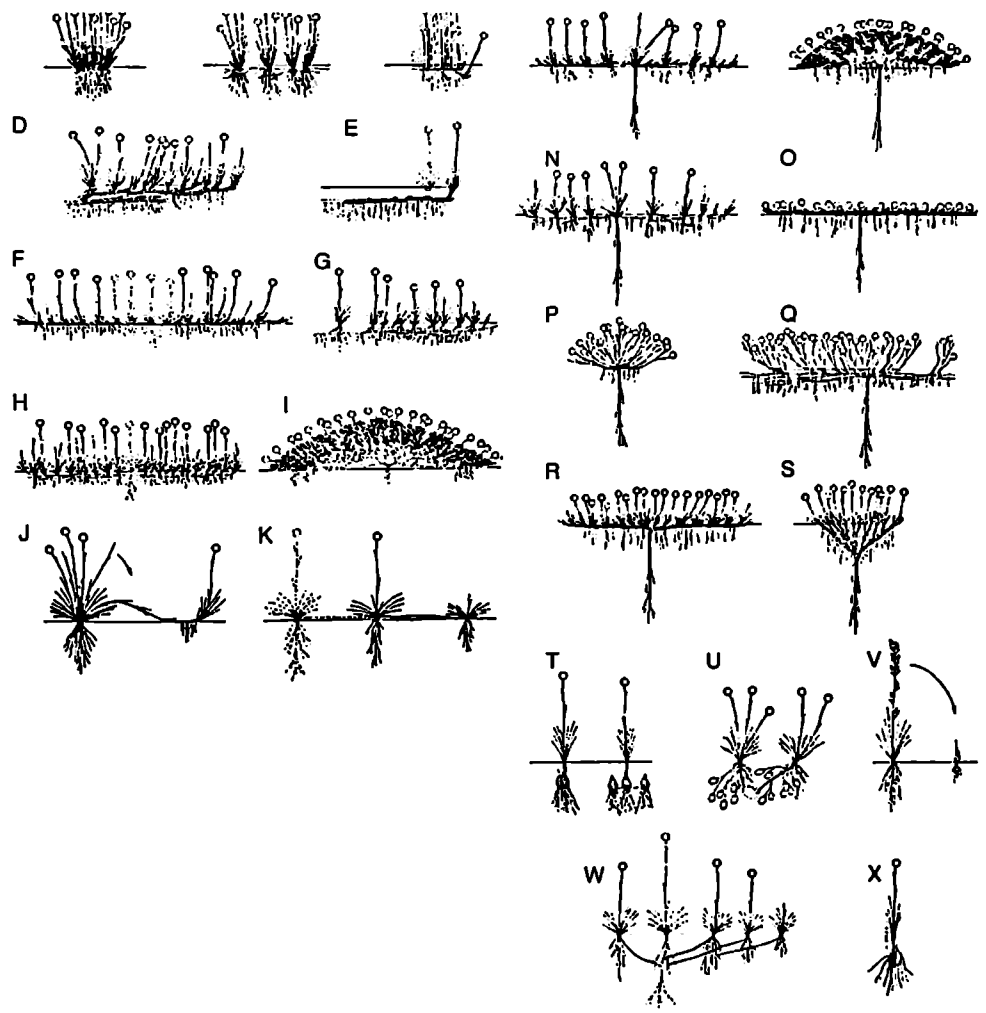
ძირითადი ოჯახები მოიცავენ 5 ან მეტ სახეობას, არამძირითადი – 1-4 სახეობამდე. ოჯახები რანფორებულია შემდეგი ფაქტორების გათვალისწინებით: ჯერ აღებულია ისეთები, რომელთა ნაწილი ექვეა A ჯგუფში, ხოლო შემდეგ B ჯგუფში. A - ობლივატორულად ვეგეტაციური გამრავლების მქონე სახეობები – ძირითადი ფესვთა სისტემა არ არის შენარჩუნებული; B - ნაწილობრივ ვეგეტაციური გამრავლების მქონე სახეობები – ძირითადი ფესვთა სისტემა შენარჩუნებულია, მაგრამ ადგილი აქვს დამატებითი ფესვების და სატლიტური რამეტების ფორმირებას; C - არავეგეტაციური გამრავლების მქონე (ან მხოლოდ შემთხვევით ვეგეტაციური გამრავლების მქონე, მაგ., ნიადაგში ჩამარხვის შედეგად) სახეობები, უმეტესად მთავარდობიანი ფესვთა სისტემით.

იანი დაფრულობის მქონე ექვსი ჰაბიტატიდან ოთხში ყველაზე მეტი აღმონაცენი დაიკარგა ზაფხულში, ერთში – ზამთარში, ხოლო ერთს კი საერთოდ არ ჰქონია დანაკარგი (Urbanska, Schütz, 1986). *Biscutella levigata*-ს შემთხვევაში აღმონაცენები, ჰაბიტატების პირობებისგან დამოუკიდებლად, თანაბრი რაოდენობით ილუპობოდენ პირველი ზრდის სეზონის, პირველი ზამთრის და მეორე ზრდის სეზონის განმავლობაში. შტოკლინმა და ბიოუმერმა (Stöcklin, Bäumler, 1996) ძლიერ დნობადი მყინვარის მიმდებარე ტენიან ტერიტორიაზე გაერცელებული სუქცივისის სხვადასხვა სტადიაში მყოფ მცენარეთა თანასაზოგადოებებში აღნიშნეს მცენარეთა აღმონაცენების უმრავლესი სიკვდილიანობა ზაფხულში და გაცილებით უფრო დიდი სიკვდილიანობა – ზამთარში. აღმონაცენების სიკვდილიანობის ასეთივე განაწილება მათ დაფიქსირეს მყინვარისგან დიდი ხნის წინათ განთავისუფლებულ და შესაბამისად, კარგად დრენირებულ ჰაბიტატებშიც. ლიტერატურაში არსებული მონაცემების მიხედვით, მცენარეთა აღმონაცენების სიკვდილიანობის სპექტრი ყველა შესაძლო მნიშვნელობას მოიცავს – 0-დან 100%-მდე. 12 თვეზე გადამგარიშებით, დიდი ზომის თესლებში სიკვდილიანობა ზმირად 50%-ს აჭარბებს, ხოლო მცირე ზომისაში – 99%-ს (იხ. ნახ. 16.12).

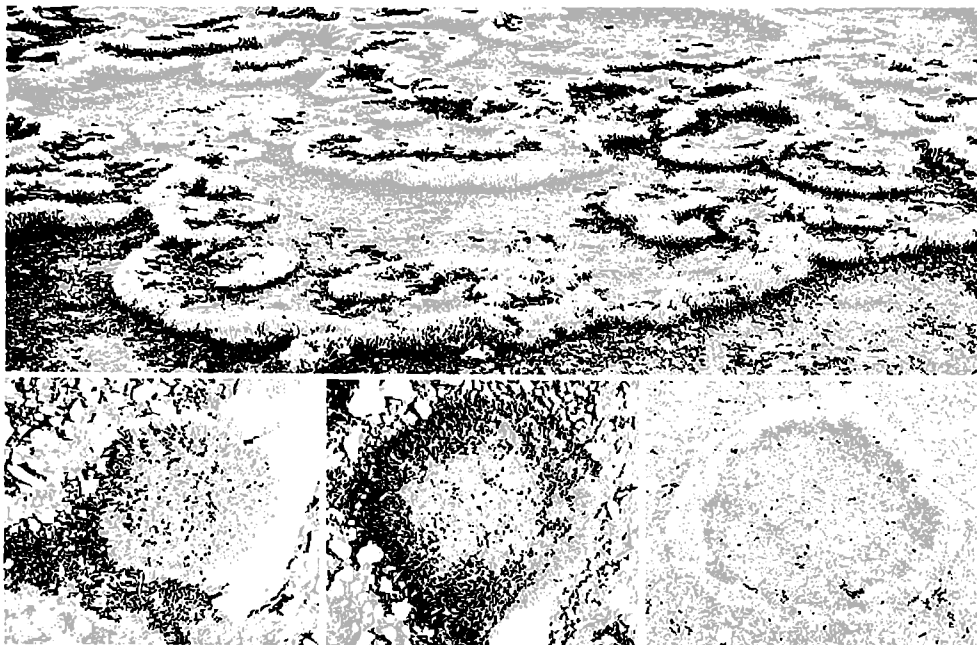
იმის გათვალისწინებით, რომ ზრდის ერთი სეზონის განმავლობაში *Ranunculus glacialis*-ის ერთი ინდივიდი წარმოქმნის 500 დიდი ზომის თესლს, ხოლო *Epilobium fleischeri*-ის ერთი ინდივიდი – 60000 პატარა ზომის ფრთიან თესლს (Järvinen, 1994; Stöcklin, Bäumler, 1996), ასეთი დანაკარგებისათვის, როგორც ჩანს, საკმარისი რეზერვი უნდა არსებობდეს. რამდენიმე ავტორმა აღწერა აღმონაცენების სიმდიდრის წლიდან წლამდე მერყეობა, რასაც არ ემთხვეოდა იუვენულიური და ზრდასრული პოპულაციების ცვალებადობა (იხ. მაგ., Diemer, 1992). ეს კანონზომიერება მიუთითებს პოპულაციის დონეზე ზრდის არახელსაყრელი სეზონების ერთგვარ ბუფერულ ფუნქციას. ზემოხსენებული ავტორების უმეტესობამ გაკვირება გამოხატა მაღალმისი მცენარეთა რეპროდუქციული სისტემის მაღალ ეფექტურობასთან დაკავშირებით და ხაზი გაუსვა (თუმცა ზოგჯერ არასაკმარისად) მაღალმისი უკიდურესად მკაცრ პირობებშიც კი სქესობრივი გამრავლების მნიშვნელობას.

ჰეგეტაციური გამრავლება

მაღალმისი უმეტეს რეგიონში მცენარეულობა ყველაზე პერიოდში გამოირჩევა ხასხასა ფერების გან-



ნახ. 16.13 მალაღობის მცენარეთა ვეგეტატიური გამრავლების მაგალითები (Hartmann, 1957 მიხედვით). პირველ ჯგუფს (A-K) განეუთვნება ის სახეობები, რომლებსაც ან არასდროს ან სქონდათ დედა რამბეტის ძირითადი ფესვი (მარცვლოვნები), ან ეს უკანასკნელი დაკარგეს. მეორე ჯგუფს (L-X) განეუთვნება სახეობები, რომლებსაც ავტორი მიიჩნევს ნაწილობრივ ვეგეტატიური გამრავლების მქონეს, რადგან ისინი უმეტესად რჩებიან განლაგებული ძირითადი ფესვის ირგვლივ. მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი კლასიფიცირება ლოგიკურია, საველე პირობებში ამას დადგენა საკმაოდ რთულია და შესაძლებელია ტექსტში მოცემილ გამარტივებულ კლასიფიკაციაში იგი არ არის გამოყენებული (ტიპები: 5, 6 და 8 ამ მაგალითებში წარმოდგენილი არ არის). ფოთლის გამოსახელება სქემატურია. ტექსტში მოცემილი მითითებები, რომლებიც ასივით არის მოცემული, არ ითვალისწინებს ფესვთა სისტემის თავისებურებებს.



ნახ. 16.14 *Estica*-ს კლასურა "ვანლანდების" ვენესისა (4250 მ, მაღალი ანდეზი, ჩრდილო-დ. სავლეთ არგენტინა).

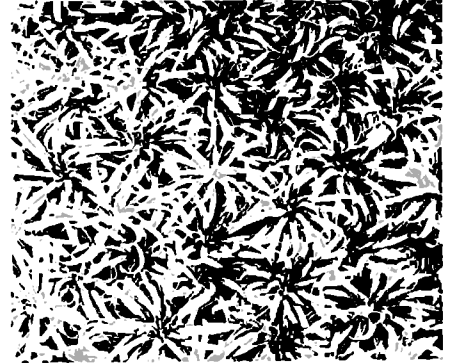
საკუთრებული სიმდიდრით, რაც საყოველთაო ალტაცების მიზეზია. თუმცა, როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, პერიოდულად ყვავილობა და თესლწარმოქმნა, შესაძლოა, მკაცრ პირობებში გამრავლების საკმაოდ სარისკო მეთოდად იქცეს. მაღალმთის მცენარეებს გააჩნიათ გამრავლების ალტერნატიული გზებიც (ვეგეტატიური გამრავლების სხვადასხვა ფორმა), რისი მეშვეობითაც ისინი თავიდან იცილებენ უშედეგო განახლების რისკს. ვეგეტატიური გამრავლების ეკოლოგიური როლი ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასთან ერთად იზრდება (Bliss, 1971; Billings, 1974).

როგორც სოირინკი (Süyrinki, 1938) მოითითა სკანდინავიის ალპურ სარტყელში ჩატარებულ კლასიკურ გამოკვლევებში, ვიზუალურმა შთაბეჭდილებამ შესაძლოა შეცდომაში შეგვიყვანოს. ხშირად, მცენარეულ თანასაზოგადოებაში ვეგეტატიური გამრავლება ახასიათებს არა სიმრავლით გამორჩეულ სახეობებს, არამედ მათ, რომლებიც ფიტომასის დიდ რაოდენობას წარმო-

ქმნიან. ავტორი აღნიშნავს, რომ ჩრდილო-აღმოსავლეთ ლაპლანდიაში შესწავლილ ჭურჭლოვან მცენარეთა 197 სახეობიდან მხოლოდ 52%-ში აღინიშნება ვეგეტატიური გამრავლების რომელიმე ფორმა; 44%-ში ეს კარგად არის გამოხატული და მათი უმეტესობა ბორეალურ, ან მაღალმთის ფლორისტულ ელემენტს წარმოადგენს. სკანდინავიის მაღალმთის ამ რეგიონში გავრცელებულ საკუთრივ მაღალმთის სახეობებში, განსაკუთრებით ისეთებში, რომლებიც ცხოვრობენ უკიდურესად მკაცრ პირობებში, როგორცაა თოვლისპირა ჰაბიტატები (მაგ., ობლიგატორული თესლწარმოქმნელები: *Sibbaldia-s.*, *Veronica*-ს და *Gnaphalium*-ის გვარების წარმომადგენლები), ვეგეტატიური გამრავლება არ არის მკვეთრად გამოხატული. ავტორის მიერ ქვა-ღორღზე და ნაშალზე შესწავლილი 58 სახეობიდან გამოკვეთილად მხოლოდ 20 არ მრავლდება თესლით. მათ შორის არის *Carex*-ის 6 და *Ericaceae*-ს ჯუჯა ბუნჩების 4 სახეობა, რომლებიც ობლიგატორულად ვეგეტატიურად



ნახ. 16.15 მადლიანის სარცლოვების ვეგეტაციური გამრავლების "პარტიზანული" (ზემო) და "ფლანგური" (ქვემო) ტიპები: *Carex bigelowii*-ს კლონიური ფოკუსები (1050 მ. ჩრდილოეთ შედეთი.) და *Nardus stricta*-ს ფაშარი კორდა (2000 მ. ალპები; ისრებით ნაჩვენებია აქტური ფონტები).



ნახ. 16.16 სილიანის მქსეხელი სარბადიხეხი: *Celmisia* sp. (1150 მ. კლდოვანი ქვა, სამხრეთის კენჭული, ახალი ზელანდია).

მრავლდება. ეს მონაცემები ეთანხმება არქტიკაში ჩატარებულ კვლევებს (Gruelke, Bliss, 1985). ბილინგსმა (Billings, 1974) ივარაუდა, რომ არქტიკასთან შედარებით, მაღალმთისთვის კლონირებით (ვეგეტაციურად) გამრავლება კიდევ უფრო ნაკლებად არის დამახასიათებელი. ამ მოსაზრების საპირისპიროდ, ზოგიერთი ავტორი (Hartmann, 1957; Stöcklin, 1992) აღნიშნავს, რომ ალპების მდელითა და ნაშალის პაბიტატებში გაერცელებულ მცენარეთა 80-90% კლონირებით მრავლდება. როგორც ჩანს, კლონირებით გამრავლება პიკს აღწევს ქვედა ალპურ სარტყელში და მისი სიხშირე კლებულობს სიმაღლის მატებასთან ერთად (შესაძლოა, ეს ფენომენი დაკავშირებულია პაბიტატის უფრო დიდ ფრაგმენტაციასთან). თუმცა, ასეთი სტატისტიკა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული მცენარეულობის ტიპზე და იმაზე თუ რას უწოდებენ კლონირებით

გამრავლებას და რას არა. ეს საკითხი მცირე განხილვას იმსახურებს.

უმეტესი ცხოველისგან განსხვავებით, მცენარე მოდულარული ორგანიზმია, რომელშიც თითოეულ, სულ ცოტა ერთი კვირის შემდეგ მოდულს (ან სეგმენტს), არსებითად, ცალკე მცენარედ შეუძლია განვითარება. ზოგიერთ შემთხვევაში კვირტიც კი არ არის საჭირო და ახალი აპიკლური მერისტემები შესაძლოა წარმოიქმნას ქსოვილის პიროვეური უბნებიდან, თითო ფესვებიდანაც კი. ფართო გაგებით, ყველა მცენარე პოტენციურად კლონად შეიძლება ჩაითვალოს, მაგრამ ყველა სახეობა არ იყენებს ამ შესაძლებლობას. კლონი, როგორც უფრო პრაქტიკაში გამოიყენებული ტერმინი, ასახავს იმ სიტუაციებს, როდესაც მოდულები ან მათი ჯგუფები იძენენ "დედა-რამეტისგან" (რამეტი – კლონის ცალკეული წარმომადგენელი) გარკვეულ დამოუკიდებლობას, და შესაბამისად, იქცევიან მომდევნო რამეტების წარმოების ცენტრად. გაერცელების ასეთი შეთოდის გამოყენებით ერთი გენეტი შეძლება ნიადაგის დიდი ფართობის დაფარავას.

შეილუული-რამეტები შესაძლოა დარჩნენ დედა-რამეტს ფიზიკურად მიმაგრებული, ან მისგან მთლიანად განცალკევდნ. აგრეთვე, რამეტების ჯგუფს შეუძლიათ შექმნან მაღალინტეგრირებული ერთეულები – IPU (იხ. არქტიკის მაღალმთის ვეგეტაციური გამრავლების მქონე მცენარეების მძობილვა: Jónsdóttir et al., 1996). რამეტების დამოუკიდებლობის ხარისხი, ან დედა-რამეტისგან განცალკევების ფაქტი, ან რამეტების ინტეგრირებული ჯგუფების არსებობა ზოგადად გამოიყენე-



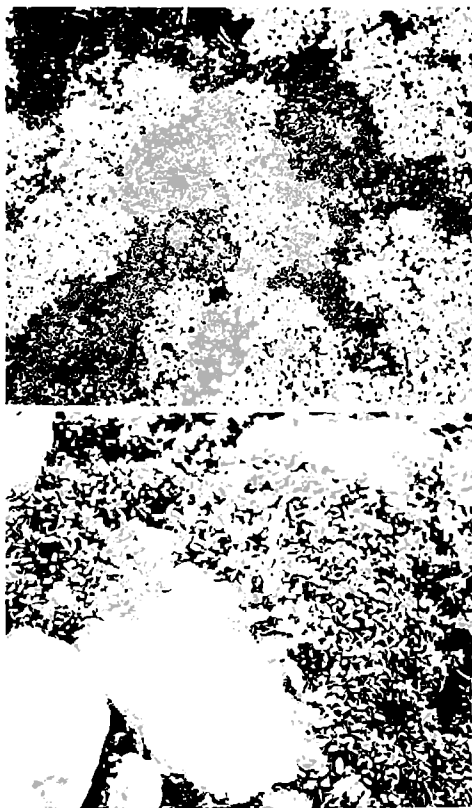
ნახ. 16.17 სტოლონების მქონე ნაირბადახები: *Petastis parviflora* (2100 მ, ლებტალის ალპები, ავსტრია).

ბა ვეგეტატიური გამრავლების მქონე მცენარეების გაბორჩევის კრიტერიუმად. შესაბამისად, სრული დამოუკიდებლობა სულაც არ ნიშნავს ყველა გადაბმის ადგილის ფიზიკურ განცალკევებას, მაგრამ მიუთითებს უფრო დიდ ფუნქციონალურ დამოუკიდებლობაზე, რაც იმას ნიშნავს, რომ რამეცები საკუთარი ფესვების და ფოტოაუტოტროფიის (ფოტოსინთეზის) მეშვეობით სრულიად დამოუკიდებულნი ხდებიან. თუკი მაინც გარკვეული ფიზიკური კავშირი შენარჩუნდება, იგი ხშირად გარეშე ფაქტორების გამსაფრებისას გარკვეულ ფუნქციას იძენს (მაგ., ძოვება, რესურსების ნაკლებობა), როდესაც რამეტებს შეუძლიათ ერთმანეთს "დაესმარონ". ეს კი ვეგეტატიური გამრავლების მქონე მცენარეების გარემოს მკვეთრი ცვლილებებისადმი ადაპტაციის მაღალი უნარის ერთ-ერთი მთავარი მიზეზია. ვეგეტატიური გამრავლება აუცილებელია ეკოსისტემის სტაბილიზაციის ეფექტის შესაქმნელად. თუმცა, თუკი გარემო რადიკალურად არ იცვლება, უპირატესობა ენიჭება რამეტების ადრეულ დამოუკიდებლობას (იხ. 19 ვეგე-

ტატიური გამრავლების მქონე მცენარეზე ჩატარებული კვლევა: Tschurr, 1992). ამ ზოგადი დეფინიციის ჩამოყალიბების შემდეგ, შეგვიძლია ვთქვათ, რომ მაღალმთაში ვეგეტატიური გამრავლების ფორმები მერყეობს ნელა მოძრავი კორდოვანი-ფრონტებიდან ვეგეტატიურ ბოლქვებამდე, რომლებიც თესვებით ვრცელდება.

ვეგეტატიური გამრავლების ტიპები მაღალმთაში

არსებობს მაღალმთის მცენარეთა ვეგეტატიური გამრავლების კლასიფიკაციის რამდენიმე მცდელობა. პარტმანმა (Hartmann, 1957; ნახ. 16.13), მაგალითად, კლასიფიკაცია მიახდინა მორფოლოგიის მიხედვით. იგი განასხვავებს ვეგეტატიური გამრავლების 20 სხვადასხვა ტიპს. ეს ტიპები შეიძლება დაიყოს ორ ძირითად ჯგუფად (ისინი ერთმანეთისგან განსხვავდებიან დღე-ღამეებში მუდმივი მთავარი ფესვის არსებობით) და



ნახ. 16.18 მხოვავი ქინდარა ბუჩქები: *Raoulia hexata*, *Drapetes hali* (ზემოთ: 1600 მ, ბებრის ქედი, ასალი ზღვანდია,) და *Louisekia procumbens* (ქვემოთ: 2600 მ, ცენტრალური ალპები, შვეიცარია).



ნახ. 16.19 ქინდარა ბუჩქი: *Rhododendron ferrugineum* (2000 მ, აკსტრემალური ალპები).

ისინი განსხვავდებიან არავეგეტაციური გამრავლების მქონე სახეობებისგან (ცხრ. 16.6). მაღალმთაში ყველაზე ფართოდ გავრცელებული ოჯახების (*Cyperaceae*, *Poaceae* და *Asteraceae*) წარმომადგენლები თითქმის უკლებლივ ეკუთვნიან "ობლიგატორულად ვეგეტაციური გამრავლების" მქონე მცენარეებს. საპირისპიროდ ამისა, პარკოსნები უმეტესად არავეგეტაციური გამრავლების და მთავარდებთან ფესვთა სისტემის მქონე მცენარეებია. შტოკლინის (Stöcklin, 1992) კლასიფიკაცია აერ-

თიანებს მცენარის მორფოლოგიურ თავისებურებებს მის სასიცოცხლო სტრატეგიასთან. ჰალიომ (Hallouy, 1990) შემოიტანა არქიტექტურული (ზომის) ასპექტები, მაგრამ მისი სისტემა აღწერს მაღალმთის მცენარეთა გამრავლების ყველა ტიპს და შესაბამისად, უფრო განზოგადებულია. მარტივად რომ ვთქვათ, შესაძლებელია ქვემოთ მოყვანილი ვეგეტაციური გამრავლების რვა ძირითადი ფორმისა და აგრეთვე, სპეციალური ტიპების გარჩევა (ჩამონათვალში მოტანილი ასოები აღებულია პარტმანის კლასიფიკაციიდან, რომელიც მოცემულია ნახ. 16.13-ზე, მაგრამ აქ უგულებელყოფილია ფესვთა სისტემები).

1. კორდიანი მარცვლოვნები (*A.B.C*). მარცვლოვნები, ისლები და ლერწამი, რომლებიც ქმნიან რამეტების (ღეროების) მჭიდრო კლასტრებს, სადაც



ნახ. 16.20 ცოცხალშპა მცენარე: *Polygonum viviparum* და *Poa alpina* ssp. *vivipara* (2500 მ, ალაბი).

ახალგაზრდა რამეტები ერთ ბოლოშია, ხოლო სენილური – მეორეში (ვეგეტატიური ზრდის ფალანგური ტიპი; ნახ. 16.4 და 16.5; ფერადი ჩანართი სხ წიგნის ბოლოს). ასეთმა სტრუქტურამ (დამკვიდრების პირველადი ფაზის შემდეგ) სხვადასხვა სახეობაში შესაძლოა მიიღოს სარტყლის. ფრაგმენტირებული კლასტერების ან გვირგვინის ფორმა, რომელიც სუბსტრატზე ძალიან წელა (ხშირად წელიწადში 1 მმ-ზე ნაკლები სიჩქარით) "მოძრაობს". ალბათ, დედამიწის მასშტაბით, ეს მაღალმთის სუქცესიის გვიანდელ სტადიაში მყოფი მცენარეულობის ვეგეტატიური გამრავლების ყველაზე მიწვეულნი სტრატეგიაა. მაგალითები მრავალადა მაღალმთის მცენარეთა ისეთ გვარებში, როგორცაა: *Carex*, *Kobresia*, *Juncus*, *Danthonia*, *Deschampsia*, *Chionochloa*, *Festuca*, *Nardus*, *Poa*, *Stipa*.

2. სტოლონიფერული მარცვლოვნები (*D.E.L.N.W*). მარცვლოვნები, რომელთაც გაანინათ მიწისქვეშა სტოლონები, რომლებსიგანაც ვითარდება სივრცეში ფართოდ გაწვლილი რამეტები. ასეთ მცენარეებს შეუძლიათ ახალი შიშველი სუბსტრატების დაპყრობა (მაღალმთის რუდერალორი მცენარეულობა), ან არსებულ თანასაზოგადოებებში შეჭრა (პარტიზანული ტიპი; ნახ. 16.5).

ზოგიერთი სახეობა იყენებს როგორც ფალანგის. ისე პარტიზანულ მეთოდს (შუბლია ამ ორი მეთოდის მონაცვლეობა). მაღალმთაში ამის მაგალითებია: *Luzula*-ს, *Agrostis*-ის, *Festuca*-ს, იგივე *Carex*-ის წარმომადგენლები და სხვ.

3. ხალიჩის შემქმნელი ნაირბალახები (*F. G. H. I. M. O. R. S*). ნაირბალახოვნების როზეტების კლასტერები (ნახ. 16.6). რომლებიც წელი ცენტრიფუგისებრი განწვილების მეშვეობით, ახერხებენ გენეტების ცალკეულ ფრაგმენტებად დანაწევრებას. ამის მაგალითები არსებობს როგორც რუდერალორ, ისე გვიანსუქცესიურ კაბიტატებში: *Antennaria*, *Celmisia*, *Helichrysum*, *Werneria*, *Hypochaeris*, *Gentiana*, *Plantago*, *Veronica*.

4. სტოლონიფერული ან ფესურიანი ნაირბალახეულობა (*J. K. L. N. W*). იზოლირებული რამეტების ან რამეტების ჯგუფი, რომლებიც თავიდან მაინც იყო დაკავშირებული მიწისზედა ან მიწისქვეშა სტოლონებით, რომლებსაც შუბლიათ შექმნან ცალკეული გენეტების ფართოდ გავრცელებული ქსელი (ნახ. 16.7). მაგალითებია: *Gentiana*-ს, *Primula*-ს, *Soldanella*-ს, *Geum*-ის, *Doronicum*-ის, *Saussurea*-ს, *Senecio*-ს, *Rumex*-ის და სხვა გვარების დიდი ჯგუფი, რომლებიც ხშირად გვხვდება

ნაკლებად კომპაქტურ, არაროგანულ სუბსტრატზე. ფიქლოვან მორიავ ნაშაღებზეა გავრცელებული მეტად თავისებური ვაკუფი, რომელთა წარმომადგენლებს ახასიათებთ გრძელი და ელასტიური მიწისქვეშა ღეროები და მუხლმწირისების სხვადასხვა (ძლიერ ცვალებადი) სიგრძე. ეს თავისებურებანი ხელს უწყობს მუდმივად მოძრავ სუბსტრატთან შეგუებას. ამ შემთხვევაში რამდენიმე განცალკევება ხდება სუბსტრატის ჰორიზონის შედეგად. მაგალითებია: *Campanula*, *Linaria*, *Thlaspi*.

5. მხოთავი კონდარა ბუჩქები. ნიადაგის ზედა შრეში და ჰუმუსის ფენაში მხოთავი გამერქებულღეროიანი მცენარეები, რომლებიც კვირტს ივითარებენ ნიადაგის ზედაპირზე ან მის ოდნავ ზემოთ (ნახ. 16.19). საყურადღებოა, რომ ამ სასიცოცხლო ფორმის მქონე ყველა მცენარეს არ ახასიათებს გამრავლების ეს ტიპი. ბევრი მათგანი დამოკიდებულია პირველადი ღეროს და ფესვების არსებობაზე. კლონური ფრაგმენტები დამოუკიდებლად განვითარებას ახერხებენ ძველი ღეროებიდან შემთხვევით წარმოქმნილი ფესვების მეშვეობით. თუმცა ყველაფერი ეს მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული სუბსტრატის ტენიანობაზე (რაც უფრო ტენიანია ნიადაგი შემთხვევითი ფესვების წარმოქმნის მით უფრო მეტი ალბათობა არსებობს). ზოგიერთი ბრტყელი ბალიშის ფორმის მცენარე (ძირითადად მთავარღერძიანი ფესვთა სისტემის მქონე), რომელიც, როგორც წესი, არ მრავლდება ვეგეტატიურად, აგრეთვე განიცდის ზოგჯერ დანაწევრებას და ქმნის თვითკმყოფავ მყოფ ქვედანაყოფებს, რომლის ზომა, შესაბამისად, არ არის არავითარ კავშირში გენეტიკის ასაკთან. მაგალითებია: *Coprosma*, *Drapetes*, *Dryas*, *Loiseleuria*, *Pernettya*, *Salix*.

6. გათრეული კონდარა ბუჩქები. მაღალმთის კონდარა ბუჩქები, რომელთა მიწისზედა ღეროები და კვირტები ნიადაგის ზედაპირიდან 5-10 სმ-ზე იმყოფება და ზმირად განშრეკვებას განიცდის და ჰუმუსში ან დეტრიტში იმაჩნება (ნახ. 16.20). ახალი ღეროები წარმოიქმნება დამარხული კვირტებიდან. შემთხვევითი ფესვები წარმოიქმნება ბევრად გვიან (ისევე და ისევე დამოკიდებულია ტენიანობაზე), ხოლო გენეტიკის განცალკევებას (თუკი ამას საერთოდ ადგილი ექნა) ილიდ დრო სჭირდება. ამის მაგალითებია: *Empetrum*, *Gaultheria*, *Rhododendron*, *Vaccinium*, *Hebe*, *Hypericum*, *Salix*, *Symphelia*.

7. "ცოცხალშობი" მცენარეები (V). მაღალმთის ზოგიერთი მცენარე ყვაილულზე წარმოქმნის ვეგეტატიურ ყლორტს (ნახ. 16.21). თუმცა ტერმინი "ცოცხალშობი" ფართოდ არის გამოყენებული, იგი არ აღწერს რეალურ ვითარებას, იმ გაგებით, რომ ყლორტი არ არის სქესობრივი გამრავლების და "დაბადების" შედეგი, არამედ წარმოიქმნება დედა ქსოვილიდან და არა ზიგ-

ოტიდან. ზოგ შემთხვევაში წარმოიქმნება ვუჯა მცენარე, როგორც კარგად შესწავლილი *Poa alpina* ssp. *vivipara*-ში. სხვა შემთხვევაში, როგორც მაგ., *Polygonum viviparum*-ში, წარმოიქმნება სასაერო ბოლქვი, ე.ი. ყვაილობის მაგივრად წარმოიქმნება შემჭირვრებული, თესისმაგვარი ყლორტები. "ცოცხალშობა" ხელს უწყობს მცენარის სწრაფ (სასაერო ბოლქვების შემთხვევაში კი ასევე დიდ ფართობზე) გავრცელებას.

8. "შემთხვევითი" ვეგეტატიური გამრავლების მქონე მცენარეები. მაღალმთის მცენარეთა ნაწილი ვეგეტატიურად მრავლდება მხოლოდ გარკვეულ პირობებში. ერთ-ერთი მაგალითია *Ranunculus glacialis*. მისი საყვავილე ღეროს ბაზალური სემემტრი განშრეკდება და, იმ შემთხვევაში თუ იგი დაიმარხება ფაშარ სუბსტრატში, წარმოიქმნება შემთხვევითი ფესვები, რაც იწვევს მცენარის ამ ნაწილის ავტონომიას. მაღალმთის რეგიონების უმეტესობაში *Oxria digyna*-ს ამავე ვაკუფს მიეკუთვნება.

ეს ჩამონათვალი არ არის ამომწურავი და ნაწილობრივ დაკავშირებულია მცენარის ზრდის ფორმასთან, რაზეც ჩვენ მე-2 თავში ვისაუბრეთ. შემდგომში ჩვენ მოვიყვანთ მცენარის გავრცელების მარეგულირებელი გარემო ფაქტორების, შინაგანი კონტროლის მექანიზმების და მათი ურთიქმედების კაობლითებს. არ უნდა დავავიწყდეს, რომ ვეგეტატიური გამრავლება სქესობრივის კი არ ჩანაცვლება, არამედ გამრავლების დამატებით გაზს წარმოადგენს. სქესობრივი გამრავლებით მიღწეულ წარმატებულ განახლებას შორის დროის ინტერვალი შესაძლოა უტოლოდებოდეს ნულს ან ათასებს. ვეგეტატიური გამრავლება, როგორც წესი, მიმდინარეობს სქესობრივის პარალელურად და, მისგან დამოუკიდებლად, უზრუნველყოფს სახეობის შენარჩუნებას მოცემულ კაბიტატში. ენერგეტიკული დანახარჯების მხრივ გამრავლების ამ ორ მეთოდს შორის არსებობს გარკვეული კომპრომისი. მომდევნო მაგალითები აგრეთვე იმიტომ იყო შერჩეული, რომ გვეჩვენებინა ეს ორი ასაკეტი — საკვებელი გადარჩენისათვის და სქესობრივ და ვეგეტატიურ გამრავლებას შორის ენერგეტიკული კონფლიქტი.

მაღალმთის მცენარეთა ვეგეტატიური გამრავლების მახასიათებელი

პირველ მაგალითად აქ მოყვანილია თითქმის ყველა მაღალმთაში გავრცელებული "ფალანგის" ტიპის კორლოვანი მარცლოვანი. *Carex curvula*-ს (ნახ. 8.4 და ნახ. 11.13) ცალკეულ ვეგეტატიურ ღეროს მოშოფებისა და ყვაილობისთვის ესპაჩირობა დაახლოებით 9 წელიწადი (და შემდგომ იღუპება ან ზოგჯერ იღუპება

ყვავილობამდე). დაბადებიდან 3-6 წელიწადში ვეგეტატიური ღერო წარმოქმნის შეიღულულ (მათ შორის განლაგების ჰორიზონტალური კუთხე 120°-ია) და მოგვიანებით, თითოეული მათგანი თავიდან იწყებს ამ სასოცხლო ციკლს (Heid, Kömer, გამოკვ. მონაცემები). ღეროები წელიწადში იზრდება არა უმეტეს 0.5 მმ-ისა (ზოგიერთ პაბიტატში 0.9 მმ იყო დადგენილი; Grabherr et al., 1978). გამოთვლებით დადასტურებულია, რომ დალუგვამდე ისინი ახერხებენ ზრდის მიმართულებით კლონის 4 მმ-ით მომატებას. იმდენად, რამდენადაც საყვავილე ვეგეტატიური ღეროს ბოლო 1/3 იკარგება, სივრცეში ნეტო-მომატება ფაქტობრივად უფრო ნაკლები იქნება. ამდე ღროს, 120°-იანი განტოტება და არაკენტირფუჯული გზა აძიკრებს რადიალური გავრცელების ინტენსივობას. ასაკის ზემოთ მოუყვანილი პირდაპირი გაზომვები კარგად ეთანხმება ამ სასივობის ვეგეტატიური ღეროების 11%-იან წლიურ სიკვდილიანობას (Erschbamer et al., 1994).

ამრიგად, ერთი სივრცლისუნარიანი ვეგეტატიური ღერო დასაბამს აძლევს საშუალოდ ორ ახალ და საუკეთესო შემთხვევაში — ერთ საყვავილე ღეროს. ამგარა, მას შემდეგ რაც სივრცე დაპყრობილი იქნება, იმისათვის რომ შენარჩუნდეს რამეტების სტაბილური პოპულაცია, უფრო მეტი ვეგეტატიური ღერო უნდა დაიღუპოს ვიდრე მხოლოდ ისინი, რომლებიც ყვავილობის შემდეგ იღებებიან (ამ შემთხვევაში, დასალოებით 85 რამეტი 100 სმ⁻². კლონებს შორის არსებული ცარიელი ადგილებს ჩათვლით; ერთდროულად ყვავილობის მხოლოდ 3%). კლონირების ასეთ სისტემას ორი არჩევანი აქვს: გავრცელება დაუსახლებელ სუბსტრატზე (ასეთის არსებობისას), ან მასიური ინტრაკლონური კონკურენცია. ასეთი ტიპის სუქციის გვიანდელ სტადიაში მყოფ თანასაზოგადოებებში რამეტების სივრცისადმი მოთხოვნილება იმდენად მაღალია, რომ ნიადაგის ზედა შრე თითქმის შეუღწევად და სწრაფად გამოშრობად ფესვთა ბაღელ გარდაიქმნება, სადაც *Carex*-ის აღმონაცენები, როგორც ჩანს, ვერ ახერხებენ დამაგრებას (იხ. ქვემოთ), თუმცა მათი თესლის აღმოცენების უნარი სველ ფილტრის ქალაღზე ძალიან მაღალია. მიუხედავად 120°-იანი განტოტებისა (რომელიც კლონს ყველა მიმართულებით გავრცელების საშუალებას მისცემდა), შესაძლებელია კომპაქტური 20-50 ღეროსგან შემდგარი ფაღანგები. შესაბამისად, ზედმეტი ღეროების თავიდან მოცილების პროცესი არ არის უმთხვევითი. პაბიტატის კოლონიზაციის მომენტებიდან უცნობი დროის განმავლობაში (აღბათ 10000 წლის წინ, როდესაც ნიადაგი მყინვარებისგან განთავისუფლდა) ფართობის ერთეულზე გამოჩნდებოდა გენეტების უცნობი რაოდენობა, რომლებიც გაფართოვდებოდნენ და მოგვიანებით

დაიწყებდნენ ურთიერთქმედებას. თანამედროვე მაღალმთის დაკორდებული თანასაზოგადოებები ასახავენ ათასწლეულების მანძილზე სივრცისათვის ბრძოლას. ჩვენ არ შეგვიძლია დავინახოთ ცალკეული კლონების საზღვრები; არ ვიცით, შეერვივნენ ისინი ერთმანეთს თუ განცალკევდნენ; რამდენი კლონი გადაურჩა ამ ურთიერთქმედებას? შესაძლოა, მხოლოდ ერთი ყველაზე წარმატებული გენეტი — "შეგაკლონი"?

ბუნებრივ პირობებში *Carex curvula*-ს დნმ-ის ანალიზის მეშვეობით გენეტების დარუკების მცდელობამ ფრიად საინტერესო შედეგები გამოავლინა (Steinger et al., 1996). რამდენიმე მეტრის რადიუსშიც კი აღმოჩნდა გენეტიკურად განსხვავებული კლონები, რაც მუთითობს მნიშვნელოვან გენეტიკურ მრავალფეროვნებაზე, თუმცა არა იმდენად, როგორც ამას ადგილი ჰქონდა ჩრდილოეთ შედეგში უფრო ადგილად დანაწერებადი მაღალმთის ხავის (*Hylacomium*) კლონების შემთხვევაში (Cronberg et al., 1997). დნმ-ის სინჯების მიხედვით, *Carex*-ის ცალკეული კლონის გავრცელების ფართობმა შესაძლოა 1 მ² გადააჭარბოს (იხ. ნახ. 11.13), ხოლო კლონებს შორის შერევა საშუალოდ ღონეზუა. 90 სმ-ზე მაღლა (რამდენიმე ათასი რამეტი), როგორც ჩანს, მხოლოდ ერთი კლონი მოიპოვება. თუკი მხედველობაში მივიღებთ ერთი გენეტის სივრცეში მაქსიმალურად "გაწელვას" (1.6 მ მანძი) და წლიური გავრცელების რეალისტურ მონაცემებს (იხ. ზემოთ), რამდენიმე ათასი წლის კლონური ასაკი საესებით მოსაღები ჩანს. ეს მაგალითი, ამგნებს, თუ როგორ მიღწევა სივრცის პერმანენტული დაკავების ეფექტი ვეგეტატიური გამრავლების მეშვეობით და როგორ შემოიფარგლება სასქესო გამრავლების ფუნქცია მხოლოდ კოლონიზაციის ფაზით. ყვავილები და თესლები ათასწლეულების განმავლობაში წარმოიქმნებოდა და მათი გენეტიკური კვალის მიგნება კლონებს შორის არსებულ ცარიელ ადგილებში ვერ მოხერხდა. და მაინც, ზოგიერთი ნაღობბაღაზი ახერხებს რამდენიმე აღმონაცენის შექმნას კორდების ამ ვრცელ მატრიცაში. მათ შორის ყველაზე წარმატებულია *Leontodon helveticus*, რომელიც თანასაზოგადოებაში ფიტოცენოლოგიური მნიშვნელობის მხრივ მეორე ადგილზეა.

ვეგეტატიური გამრავლების სრულიად განსხვავებული სტრატეგია აქვს ფართოდ გავრცელებულ არქტოალბურ *Carex bigelowii*-ის (ნახ. 16.15). ჩრდილოეთ შედეგში 1000 მ-ზე ზემოთ ჩატარებულმა მრავალწლიანმა კვლევამ აჩვენა, რომ მას, ზემოთ განხილული ისლის სახეობასთან შედარებით, კიდევ უფრო ოპორტუნისტული სტრატეგია გააჩნია: ახასიათებს გავრცელების შენელებული და სწრაფი ფაზების (ვეგეტატიური და რეპროდუქტიული) მონაცვლობა

(Callaghan, 1976; Carlsson, Callaghan, 1990; Jónsdóttir et al., 1996; Jónsdóttir, Callaghan 1990).

Carex bigelowii-ი "პარტიზანულ" და "ფალანგურ" ვეგეტაციურ ღეროებს ერთობლად წარმოქმნის, მაგრამ მათი რაოდენობრივი თანაფარდობა დამოკიდებულია ჰაბიტატზე და რესურსის მარაგზე. "პარტიზანულ" ღეროებს შეუძლიათ უფრო მეტი ვეგეტაციური პროდუქციის შექმნა, მაშინ, როდესაც "ფალანგური" ღეროები უფრო ხშირად წარმოქმნიან ყვავილებს. პერიოდული "სტოლონიფერული აფექტები" კონტროლირდება სა-მარაგო ნივთიერებების დაგროვების და ყვავილობის ერთობლივი უბმოკმედეგის მეშვეობით. აღწერილი იყო, რომ როგორც ღეროს სიკვდილანობა, ისე ვეგეტაციური ინტენსივობა ძლიერ არის დამოკიდებული ზრდის ზომაზე, და აგრეთვე ნაწიენები იყო ისეთი მაგალითები, როდესაც ყვავილობა დამოკიდებული იყო ორი თანმიმდევრული სეზონის კლიმატურ პირობებზე. წლის განმავლობაში მასობრივი ყვავილობის და თესვარ-მოქმნის შემდეგ, რესურსების ნაკლებობის გამო, რამეტების პოპულაცია ფაქტობრივად კლებულობდა, ანუ ადგილი ჰქონდა ციკლურ ცვალებადობას. ნაგარაუდვი იყო, რომ ყვავილობა პირდაპირ აკონტროლებს ზრდის პროცესს მერისტებულ ქსოვილების მიერ ფოტოსინთეზური ქსოვილის წარმოქმნის შეზღუდვის მეშვეობით. ნახშირბადის იზოტოპით დანიშნავდა აჩვენა, რომ ისლის ამ სახეობაში კლონების შირის ფუნქციონალური კავშირი ინტეგრირებულია, სულ ცოტა 9-11 წლის განმავლობაში, ხოლო ფიზიოლოგიურად დამოკიდებულად ფუნქციონირებადი ერთეული დაახლოებით 5 ურთიერთდაკავშირებულ ღეროს მოიცავს. ღეროებს შორის შეიმჩნევა მკვეთრად გამოკვეთილი იერარქია. შესაბამისად, აბიკლარული დომინანტობის ფუნქციები გავლენას ახდენენ რიზომების სისტემაზე. გასაკვირია, რომ თესლით განასხვავდება არ იქნა შემწვეული.

Geum reptans-ი გამრავლების სტრატეგიის ისეთი მაგალითია, როდესაც ორივე გზა წარმატებით გამოიყენება. ალაბში (2450 მ) მყინვარის მიმდებარე ჰაბიტატში გამოკვლეულ იქნა მისი გამრავლების თავისებურებანი (Rusterholz et al., 1993). ამ სახეობის ყვავილობის მცდელობა და თესვებში ენერჯიის ინვესტირება ძლიერ მაღალია (30000 მძიმე წონის თესვი 100 მ²-ზე). თუმცა ასაღავრდა მცენარეების მხოლოდ 5%-ს ჰქონდა თესვლიდან წარმოშობა. თესლის 86%-მა ვერ მაღლწი ადმოცნების ფაზას, ხოლო ადმოცნებულებიდან მხოლოდ 1%-მა გადაიტანა ზრდის პირველი სეზონი (ნახ. 16.12). პოპულაცია რაოდენობაში მატულობდა უმეტესად ვეგეტაციური გამრავლების ხარჯზე, თუმცა სტოლონიფერული ყლორტების მხოლოდ 20%-მა მოახერხა წარმატებით გამავრება (გამოიღო ფესვი).

თუკი გენეტიკის სიკოცხლის ხანგრძლივობას (სულ ცოტა რამდენიმე ათეული წელიწადი) ვაითვალისწინებთ, თესვებით გამრავლების 5%-იანი წილი უზრუნველყოფს მაღალ გენეტიკურ მრავალფეროვნებას და ხელს უწყობს ახალი სივრცეების სწრაფად დაპყრობას (*G. reptans*-ს ახასიათებს ობლივატორული აუტბრიინგი). იმდენად, რამდენადაც სტოლონის პროდუქცია საშუალოდ ორჯერ მეტ მიწისზედა ბიომასის "დახარჯვას" მოითხოვს, ვიდრე ყვავილობა, ამ ახალი რამეტების 80 %-ის წარმატებალობა ნიშნავს იმას, რომ ვეგეტაციური გამრავლება "მალან ძვირი" გამოდის. ამით შესაძლოა აიხსნას, თუ რატომ ანიჭებს უპირატესობას *Geum reptans*-ის ინვესტირების სტრატეგია მიწისქვეშა სტრუქტურებს, რომელსაც უმეტესად მოჰყვება ყვავილობა და თესვარ-მოქმნა; და მხოლოდ მესამე ფაზაში ხდება სტოლონების შექმნაზე დიდი რაოდენობის რესურსების გამოყოფა. სტოლონების უმეტესობა ძველი და კარგად დამკვირვებელი მცენარეების შთამომავალია. მსგავსი სტრატეგია იყო შემწვეული მალაღმის *Epilobium*-შიც (Stöcklin, Bäumler, 1996).

ბოლო ორი მაგალითი ეკუთვნის ცოცხალშობი მცენარეებს (ნახ. 16.21). მათი ცოცხალშობისადმი მიდრეკილება სიმაღლის ან განედის მატებასთან ერთად იზრდება. შესაბამისად, რაც უფრო მკაცრია გარემო, ასეთი თვისებით მით უფრო გამოიყვითება (ერთი გამონაკლისი შესხვებს იხ. ქვემოთ).

Polygonum viviparum-ი წარმოქმნის როგორც ყვავილებს (ტერმინალურს), ისე სასაქრო (უბის) ბოლქვაკებს, რომლებიც თესლის ნაკლებად ერყვდები. ბაუერტის (Bauer, 1993) მიხედვით, ერთსა და იმავე საყვავილე ღეროზე გამოიყვითება და სასაქრო ბოლქვაკებს შორის არსებობს უარყოფითი კორელაცია: ერთ მოყვავილე ღეროზე კონკრეტულ სივრცეში (მულტიშორისის სივრცეზე) მხოლოდ განსაზღვრული ადგილი ეთმობა ამ ორგანოდან რომელიმეს. განსაკუთრებულ (და იშვიათ) შემთხვევაში შესაძლოა შევხვდეთ ყვავილადი, რომელსაც მხოლოდ ყვავილები ან სასაქრო ბოლქვაკები აქვს, მაგრამ, როგორც წესი, ზღ. დ-დან ყველა სიმაღლეზე ორივე ტიპის ორგანო ერთობლად არსებობს (ნახ. 16.21), ხოლო სასაქრო ბოლქვაკების წილი სიმაღლის მატებასთან ერთად იზრდება.

მალაღმაში ვეგეტაციური გამრავლების დომინირება სულაც არ უშლის ხელს პოპულაციების გენეტიკურ მრავალფეროვნებას, რასაც ადასტურებს იზოენზიმების ანალიზი (Bauer, 1993). სექსობრივი გამრავლება მცირედ მაინც არის შენარჩუნებული და ეს დამოკიდებულია ხელსაყრელ ზრდის სეზონზე. აღმოჩნდა, რომ "ცოცხალშობი" სახეობებში ყვავილობის სრულ მოწოდებას ერთი ან რამდენიმე სეზონი სჭირდება (იხ

პირველი განყოფილება; Diggle et al., 1994). ამავე ავტორებმა მაღალმთის პოპულაციებში შეამჩნიეს მნიშვნელოვანი გენეტიკური ცვალებადობა. გენოტიპის ფარგლებშიც ფენოტიპური ვარიაცია გვხვდება ასევე მაღალი იყო. სასქესო და ვეგეტატიურ გამრავლების შორის არსებული ზემოთ ხსენებული კომპრომისი კარგად არის გამოკვეთილი *Saxifraga cernua*-ს შემთხვევაშიც (Wehrmeister, Bonde, 1977). კოლონადობის ჩატარებულ კვლევებში ნაჩვენებია იქნა, რომ მაღალმთის ეკოტიპებს უფრო დიდი სასაერო ბოლქვები აქვთ, ვიდრე არქტიკულ ეკოტიპებს, ხოლო ამ უკანასკნელებში, მაღალმთის ეკოტიპებისგან განსხვავებით, მტკიანიები სიცოცხლისუნარიანობას ინარჩუნებენ.

სანამ არ აღმოჩნდა, რომ "ცოცხალშობა" ფენოტიპური თვისებაა, *Poa alpina* ssp. *vivipara* თივლებოდა ქვესახეობად. დადგინდა, რომ ტექსტურა და ღლის ხანგრძლივობა გავლენას ახდენს "ცოცხალშობაზე" (Schwarzenbach, 1956; Bachmann, 1980; Heide, 1994; დაწერილებითი ინფორმაციისთვის იხ.: Hermesh, Acharya, 1987; Pahl, Darroch, 1997). ჩვეულებრივ "ცოცხალშობ" მცენარეებში მოყვანილ ინდივიდების წილი მაღალია, თუკი პირველი და მეორადი ყვავილობის ინდუქცია (თბილი ზამთარი და წარმოშობის მიხედვით სხვადასხვა ხანგრძლივობის გრძელი ღლები) ოპტიმალურად წარმართა. ნიადაგის მაღალი ტენიანობის პირობებში უპირატესობა ენიჭება სასაერო ბოლქვებს. ამგვარად, ამ "ცოცხალშობ" სახეობაში სქესობრივი გამრავლება სულაც არ არის მთლიანად დათრგუნული და დამოკიდებულია გარემო ფაქტორებზე.

სასაერო ბოლქვები, ამ შემთხვევაში ფაქტობრივად პატარა, მწკრივ აღმონაცემები, წარმოიქმნება როგორც სომატური, ასევე გენერატიული ქსოვილებიდან. ეს ფენომენი პირველად დეტალურად აღწერა რეზვოლმა (Resvoll, 1917; იხ. აგრეთვე Bachmann, 1980 მიმოხილვა). გრძელ საყვავილე დეროს, როგორც ჩანს, უპირატესობა ენიჭება, რადგან დედა და შვილები რამდენიმე ერთმანეთისგან უფრო მეტი დამორებით განლაგების საშუალებას იძლევა. განმრველების შემდეგ ყვავილსაგანდომი ფუნქციონირებად სტოლონად იქცევა და ინარჩუნებს სასაერო ბოლქვებს მანამ, სანამ დამატებითი ფესვები არ განვითარდება (მხოლოდ ტენიან ნიადაგში). ასეთი "ცოცხალშობი" *Poa alpina*-ს ირგვლივ ხშირად შეიმჩნევა წრიულად განლაგებული მრავალი პატარა შვილიბილი მცენარე. ზოგიერთი *Poa alpina*-ს "ცოცხალშობის პოტენციალი" იმდენად მაღალია, რომ განზარაბული იყო ამ მცენარის გამოყენება კომერციული მიზნებით, კერძოდ, ეროდირებული ნიადაგის ზედაპირის აღსადგენად (Grabherr, 1995). "ცოცხალშობა" დამახასიათებელია ცივ კლიმატურ პირობებში გავრცელებული

Poa-ს სხვა სახეობებისთვისაც და აგრეთვე *Deschampsia*-ს და *Festuca*-ს სახეობებისთვის (Bachmann, 1980). კიდევ ერთი, საკმაოდ კურიოზული, "ცოცხალშობი" მეთოდი აღმონაცემების განვითარება ფოთლის კოლებში. ეს დამახასიათებელია იაპონიაში გავრცელებული მარადმწვანე *Helioniopsis orientalis*-ისთვის (Liliaceae), რომელიც, უპირატესად, დაბალ სიმაღლეზე იზრდება, მაგრამ აგრეთვე გვხვდება მაღალმთაში და თოვლისპირა ჰაბიტატებში, თუცა ასეთ სიმაღლეებზე გამრავლების ეს ფორმა მნიშვნელოვნად იზღუდება (Kawano, Masuda, 1980).

ასევესაუაღური გამრავლების განსაკუთრებული ფორმა აპომიქსისი, როდესაც თესლი ასევესაუაღურიად ფორმირდება და მშობელი მცენარის გენომის ზუსტ ასლს წარმოადგენს. აპომიქსისი უფრო გავრცელებულია მაღალმთაში, ვიდრე დაბლობში და, როგორც ჩანს, უფრო ხშირია პოლიპლოიდურ გენოტიპებში, მაგრამ ფაქტობრივი მიმდინარე პროცესები ფრიად რთულია და მნიშვნელოვნად კვლევადობს სახეობის მიხედვით (Richards, 1997). ხშირად აპომიქსისი განიხილებოდა როგორც ევოლუციის ჩიხი, მაგრამ ეს სულაც არ არის ასე. თუცა უმნიშვნელო აპომიქსისი კლონირების პროცესია, პოპულაციებში აღმოაჩინეს გენეტიკურად განსხვავებული კლონები, და აპომიქსური სახეობები, როგორც ჩანს, ფრიად წარმატებულია, შესაძლოა ყველაზე წარმატებული გენეტიკის სწრაფი გავრცელების სარჯზე. ასევესაუაღურად მიღებული თესლები ინარჩუნებენ წარმატებულ გენოტიპებს. აპომიქსურ სახეობებში ხშირად შემჩნეულია თესლის სქესობრივი გზით წარმოქმნაც. ამით აიხსნება გენეტიკური მრავალფეროვნება. აპომიქსისი უმეტესად გვხვდება *Asteraceae*-ს და *Poaceae*-ს ოჯახების წარმომადგენლებში. მსოფლიო მასშტაბით ისინი მაღალმთის ფლორის ორი ყველაზე მნიშვნელოვანი ოჯახია. აპომიქსურია ისეთი სახეობები, როგორცაა: *Poa alpina* (25 პუბლიკაცია 1930-1974 წლებში – Bachmann, 1980 მიხედვით), *Hieracium*-ის, *Taraxacum*-ის და *Antennaria*-ს სახეობები. ამ ცოტა ხნის წინ აღმოაჩინეს, რომ *Nardus stricta* აპომიქსურია და ვარაუდობენ კიდევ ბევრი სხვა მცენარის აპომიქსურობის დაბტკობას (Molau, 1993; Pahl, Darroch, 1997; Richards, 1997).

დაბოლოს, უნდა დავამატო, რომ ვეგეტატიური გამრავლება ნორმალური მოვლენაა ყველა და განსაკუთრებით მკაცრ პირობებში გავრცელებული ორგანიზმისთვის, მათ შორის, საცემების და ლიქნებისთვის.

მაღალმთის მცენარეთა ასპატი

ზემოთ მოყვანილი ქვეთავიდან აშკარაა, რომ, როდესაც

საკ საქმე ეხება გენეტიკის ვეგეტატიურ გამრავლებას, ასაკი პრობლემატურ საკითხად (ტერმინად) იქცევა. ზოგიერთი ასეთი კლონი შესაძლოა დიდი ასაკის აღმოჩნდეს. *Carex curvula*-ში დნმ-ის ანალიზმა აჩვენა, რომ გენეტიკურ შესაძლოა რამდენიმე ათასი წლისაა კი იყოს — უფრო ასაკოვანი, ვიდრე ნებისმიერი დღემდე აღწერილი პატრიარქალური ხე-მცენარე. იგივე შეიძლება ითქვას *Ericaceae*-ს ჯგუფა ბუჩქებზე, ან მხოვავი *Salix*-ის კლონურ სისტემებზე. ეს მცენარეები შეიძლება ფუნქციონირებოდეს "უკვდავი" კი აღმოჩნდეს.

მეორე მხრივ, არსებობს მალბოს ერთწლოვანი მცენარეები, რომელთა სასიცოცხლო ციკლი 3 თვეზე ნაკლებია (Bliss, 1971; Jackson, Bliss, 1982; Reynolds, 1984b). ზომიერი სარტყლის და სუბარქტიკის მაღალმთაში მათი წილი არ აჭარბებს ადგილობრივი ფლორის 1-2% (მათ შორის ყველაზე ხშირია *Brassicaceae*-ს, *Gentianaceae*-ს და *Poaceae*-ს წარმომადგენლები). ხმელთაშუაზღვის რეგიონის მაღალმთის კაბიტაგებში ერთწლოვანი მცენარეების წილი მატულობს. მაგალითად, კალიფორნიის სიერა ნევადაში (Bliss, 1971), ან უფრო გრძელი სუბეკვატორი პერიოდის მქონე სუბტროპიკულ მაღალმთაში, კერძოდ ცენტრალურ კიბიტაგებში (Ram et al., 1988) მათი წილი 12%-ია. ხშირად, ერთწლოვანი მცენარეების ფარდობითი წილი დამოკიდებულია ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონის ფარდობებში და ზედა ალპურ პაბიტაგებში უსწორმასწორო ადგილების არსებობაზე, რადგან ზოგადად ამ ზონებში ერთწლოვანთა რაოდენობა სიმაღლისა და სუბეკვატორი ასაკის მატებასთან ერთად კლებულობს.

დარწმინილი, მრავალწლოვანი და არავეგეტატიური გამრავლების მქონე მცენარეების ასაკი მერყეობს ორიდან რამდენიმე ასულ წლამდე, მაგრამ სიმაღლის მატებასთან ერთად მცენარის ასაკის მატების ტენდენცია მკვეთრად გამოისატება. ამის კარგი მაგალითია დაბალ სიმაღლეზე გაერეკლებული ორწლოვანი მცენარეები, რომლებიც პირველ წელს ქინძან როზეტებს და მთავარერძიან ფესვს, ხოლო მომდევნო წელს იწყებენ გამრავლებას. მაღალმთაში ასეთ პაპაქსანტურ (ე.ი. მონოკარპულ) ბალახოვან მცენარეებს სასიცოცხლო ციკლის დასასრულდებად 5-10 წელი სჭირდებათ. სამ წელზე უფრო ადრე სასიცოცხლო ციკლი იშვიათად სრულდება (მაგ., რაბის ალპინა). მთავარერძიანი ფესვთა სისტემის მქონე, ან კლონური წარმოშობის მაღალმთის ნაირბალახთა უმეტესობა, როგორც ჩანს, 30-50 წელს ცოცხლობს, თუმცა კლონები მტ ბანსაც ცოცხლობენ.

ჰამირის მაღალმთების მცენარეების მიმოხილვაში (Agakhanyantz, Lopatin, 1978) მოყვანილია მაღალი ასაკის მცენარეები: 400 წლის *Acantholimon diapien-*

soides და 100-300 წლის ზოგიერთი სხვა მთავარერძიანი ფესვთა სისტემისა და ნული ზრდის მქონე სახეობები. ავტორებმა დაასკვნეს, რომ ჰამირზე სიმაღლის მატებასთან ერთად მცენარის ასაკი მატულობს. სეზონური ხასიათის მქონე კლიმატური პირობები საეკვეტაციო პერიოდის შემოკლებას სიმაღლის მატებასთან ერთად შეაქვს გარკვეული კორექტივი (მსგავსად ფოთლის სიცოცხლის ხანგრძლივობის შემთხვევაში; იხ. მე-13 თავი). უფრო შესაბამისი საზომი იქნებოდა აქტიური თევების რაოდენობაზე გადათვლა, რაც გამოთვლებში სრული მოსვენების პერიოდების უკუღებულყოფის საშუალებას მოგვცემდა. მიუხედავად ამისა, მხოლოდ აქტიური პერიოდების გათვალისწინების შემთხვევაშიც კი, გამოთვლილი ასაკი შიდაბეჭდვით იქნებოდა.

ბალიშ სასიცოცხლო ფორმის მცენარეებს შეუძლიათ მაღლიან დიდხანს იცოცხლონ. ისინი სიერციხის ხანგრძლივად დასკრობის პროტოტიპებია, რის მიზეზზემეტეტწლოვად დაკავშირებულია მცენარის საკვები თიერებებით მომარაგებასთან და ნიადაგის სტაბილურობასთან (იხ. მე-4, მე-9 და მე-9 თავები). ახალი ზეულანდის ზოგიერთი ცნობილი გიგანტური ბალიშ მცენარე (მაგ., ლაიულა სპ.), რომელიც წელიწადში რამდენიმე მილიმეტრით მატულობს, შესაძლოა იყოს რამდენიმე ასული წლის. იგივე შეიძლება ითქვას სამხრეთ ანდებში გავრცელებულ "ხესავით მაგარ" ბალიშ მცენარეზე (*Lorella* sp.), რომელიც ნიადაგის ზედაპირის რამდენიმე კმ. მეტრს ფარავს (სიმაღლემ 1 მ-დე იზრდება) და რამდენიმე ათასი წლისაა (იხ. ფერადი ჩანართი 2f წიგნის ბოლოს). ბალიშ მცენარეები, დიდი ასაკის და ზომის სტაბილური მატების გამო (მაგ., 100 წლამდე ასაკის შილენე აცაულის), მაღალმთის და არქტიკის ლანდშაფტებზე გამოყენებული იყო ნიადაგის ფორმების მინიმალური ასაკისა და ეროზიის პარამეტრების დასადგენად (Benedict, 1989).

გიგანტური როზეტული მცენარეები ტროპიკული მაღალმთის მცენარეთა ჯგუფია, რომლის წარმომადგენლები დიდ ასაკს აღწევენ, რადგან "გიგანტურობის" მიღწევას დიდი დრო სჭირდება. ჰავის მაღალმთის ზოგიერთი გიგანტური როზეტული მცენარე (*Argyroxiphium sandwicense*) 90 წლამდე ცოცხლობს, და ყვავილობას, როგორც წესი, 20 წლის ასაკამდე არ იწყებს, ხოლო მოყვავილე ინდივიდების უმეტესობა დაახლოებით 30-50 წლისაა (Rundel, Witter, 1994). აფრიკაში მთა ქინძან გაერეკლებული *Lobelia telekii* ყვავილობს და შუბდე ილუბება 40-70 წლის ასაკში. *L. keniensis*-ში პირველ ყვავილობას ადგილი აქვს 30-60 წლის შემდეგ, თუმცა, ამ სახეობებში ილუბება მოყვავილე როზეტი. ახალი რამეტები წარმოიქმნება ღეროს უშებთან და აგრძელებს ყვავილობას 100-ზე მეტი

წლის განმავლობაში, მაგრამ არა უმეტეს 300-400 წლისა (Young, 1994). *Senecio kenyalundron* 4-5 მ სიმაღლის მიღწევისას აღწევს რამდენიმე ასული წლის ასაკს (Smith, Young, 1994).

გაძირდი სსიპოცხლო ციკლი მაღალმთის მცენარეთა დამახასიათებელი თავისებურებაა. ამის გათვალისწინებით ნათელი ხდება თუ რატომ არიან ისინი ასე გერმობიარე ნებისმიერი ხელისშემშლელი ფაქტორის მიმართ. სივრცის სანგრძობად დაყრობა და ევგეტატიური გამრავლება კომპენსაციის ორი გზაა. აღსანიშნავია, რომ სანგრძობი სივრცელე შესაძლებელია მხოლოდ მაღალმთაში – თოვლისა და ეროზიის ბუნებრივ მექანიზრ ძალებთან და ექსტრემალურ კლიმატურ პირობებთან ბრძოლის პროცესში. ამ სტრესის გასაძლებად საჭიროა "შიერფასი" სტრუქტურები (შესაბამისად, საკმარად შენელებული სეზონური ზრდის დინამიკა) და კომპაქტური ზრდის ფორმები. უნდა ვიცოდეთ და გვახსოვდეს, რომ ზრდის ეს ფორმები არ არის გათვალისწინებული იმისათვის, რომ თხილამურებით გადავჯვავოთ, ან შინაურმა ცხოველებმა მოვონ და ტყენონ. ისიც უნდა გვახსოვდეს, რომ ბალიშა მცენარის ან ჯანდარა ბუჩქის "ხალჩიასზე" ერთი დაბიჯება იწვევს ასობით წლების განმავლობაში შექმნილი კავშირების დარღვევას ზიანის გამოწვორების შანსის გარეშე. ამ საკითხებს განვიხილავთ მე-17 თავში.

მცენარეთა თანასაზოგადოებაში მიმდინარე პროცესები

მაღალმთის მცენარეთა რეპროდუქცია დამოკიდებულია მცენარების შორის მრავალმხრივ ურთიერთქმედებაზე. ცალკეული ინდივიდისთვის ასეთმა ურთიერთქმედებამ შესაძლოა გამოიწვიოს პოზიტიური (ხელშეწყობა ანუ ფასცილიტაცია) ან ნეგატიური (კონკურენცია) ზეგავლენა.

თუკი გაითვალისწინებთ იმ ფაქტს, რომ მცენარის მცირე ზომა და ნიადაგის მჭიდრო დაფარულობა ამ უკანასკნელს ხშირად "განაცალკევებს" ბალახნარის ზევით არსებულ მკაცრი კლიმატური პირობების ზეგავლენისაგან (მე-4 თავი; ნახ. 9.17), ნათელია, რომ მიწისზედა ფიტომასის დაგროვება ამცირებს გარემოში არსებული კლიმატური პირობების ზეგავლენას. არ არის გასაკვირი, რომ ცალკეული ინდივიდის იზოლირება მუშობელი მცენარეებისგან ზოგიერთი მაღალმთის მცენარისათვის არახელსაყრელი აღმოჩნდა (Callaway et al., 2002). თუმცა, ამ გამოკვლევაში არსებული ბალახნარის და ტენიანობის მონაცემებში განსხვავება შედეგებს გარკვეულწილად ნაკლებად საიმედოს ხდის. ნათე-

ლია, რომ დაბალ სიმაღლეებზე, როდესაც თავშესაფარი აღარ იწვევს არახელსაყრელი კლიმატური პირობების მიმართ მდგრადობას მეზობლობის ასეთი პოზიტიური ეფექტი კლებულობს. თუკი განვიხილავთ ცალკეული სახეობების ბუნებას, როგორც პოზიტიური (დომინანტური სახეობები) ისე მოცილების ნეგატიური (დაქვემდებარებული სახეობები) ეფექტი უფრო დიფერენცირებულად გამოიკვეთება (Askerova et al., 1998; Pavlov et al., 1998; Choler et al., 2001). მცენარეულობას მოკლებული ნიადაგი მზის რადიაციით გადაზურების (ნახ. 4.8) და უღრუბლო ღამეების დროს ნიადაგის გაყინვის (ნახ. 6.4) შედეგად იწვევს აღმონაცენის განვითარების შეფერხებას. დომინანტური და უმეტესად ვეგეტატიური გამრავლების მქონე მაღალმთის სახეობები წარმოქმნიან მჭიდრო მიწისზედა მასას, რომელიც ემსახურება როგორც თვით დომინანტს ასევე მის "უმცროს" მეზობლებს. ასევე, უხვიერი და საკეები ელემენტებით ღარიბი ნიადაგი შეიძლება გახდეს უფრო მდგრადი და მინერალებით მდიდარი იმ სახეობების მეშვეობით, რომლებიც უხვად წარმოქმნიან ჰუმუსს (ვეგეტატიური გამრავლების მქონე და ბალიშა მცენარეები), რაც აგრეთვე ქმნის საკეებ გარშის სხვა სახეობებისთვის (ნახ. 4.13; ჩანართი 2b; მაგ., Cavieres et al., 1998; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nunez et al., 1999; იხ. თავი თესლის აღმოცენებაზე). საკეები ღირებულების მხრივ დამხმარე ეფექტი აგრეთვე აღმოჩნდათ მცენარეებს რომლებიც უხვად წარმოქმნიან ნემომალას (Stelzer, Bowman 1998), პარკონებს (Theodose et al., 1996; Jacot et al., 2000, a,b) და, რაც არ უნდა გასაკვირი იყოს, არქტიკის მაღალმთის პემი-პარაზიტებს (Press, 1998).

კონკურენციის ეფექტი შესაძლოა უკავშირდებოდეს ნიადაგის საკეებ ნეოტიერებს (მაგ., Jonasson, 1992; Havstrom et al., 1993; Onipchenko, Blinnikov, 1994; Tomas, Bowman, 1998), მაღალი მგავიანობის მქონე ჰუმუსის პროდუქციას (რომელიც კარგად არის ცნობილი Ericaceae-სა და Cyperaceae-სათვის), რაც იწვევს სახეობების უმეტესობის აღმონაცენის განვითარების შეზღუდვას (Welling, Laine 2002), ან ხშირი და მჭიდრო ბალახნარის განვითარებას (ბევრი კორდოვანი მცენარე), ან ზოგადად ვეგეტატიურ განვითარებას. სუქციის ადრულ სტადიაში მყოფ თანასაზოგადოებებში კონკურენციის ეფექტი ნაკლებად არის გამოხატული ხოლო ხელშეწყობის ეფექტი მატულობს სიმაღლის მატებასთან ერთად (Moeri, 1993). თუმცა, სუქციის გვიანდელ სტადიაში კლონური დომინანტობა აძლერებს კონკურენციის ეფექტს და ხშირად, ზღ. დონიდან მაღალ სიმაღლეებზე, სხვა სახეობებისთვის გადაწვევტ შემზღულად ფაქტორად გვევლინება.

დღეაღმწაზე მცენარის ზრდის პირობები ყოველთვის იცვლებოდა და შეიცვლება. ამ მხრივ, არც მაღალმთა გამონაკლისი (Barry, 1990). აღსანიშნავია, რომ ეს ცვლილებები საკმაოდ ნელა მიმდინარეობს და მათ მეტწილად ფიზიკური ბუნება გააჩნიათ. სხვა საქმეა თანამედროვე ანთროპოგენური ფაქტორებით გამოწვეული ცვლილებები. ისინი საკმაოდ სწრაფია, მოიცავს ქიმიურ (CO₂, ხსნადი აზოტი, მეთაური წვიმები) და ნიადაგის მენეჯმენტით გამოწვეულ ზემოქმედებას, რაც იწვევს აქამდე უპრეცედენტო ცვლილებებს (Messerli, Ives, 1984, 1997; Körner, 1992, 1994; Price, 1995a, b). ბოლო დროს შემჩნეული განსაკუთრებული კლიმატური ცვლილებები (გლობალური დათბობა, მეტი ნალექი, თოვლის საფარის შემცირება) კონკრეტულ ჰაბიტატებში შესაძლოა კრიტიკულიც კი იყოს.

მაღალმთაზე გლობალური ცვლილების ზეგავლენის მთავარი ინდიკატორი შესაძლოა გახდეს მაღალმთის ნიადაგების სტაბილურობა. ფერობაზე ნიადაგი მხოლოდ მცენარეული საფარის არსებობის შემთხვევაში ჩერდება. შესაბამისად, მაღალმთაში ანთროპოგენური ფაქტორების ზემოქმედების შეფასების კრიტერიუმად უნდა იყოს აღებული ნიადაგის მცენარეულობით დაფარულობა და ინტაქტური ფესვთა სისტემა. უნდა აღინიშნოს, რომ მსოფიოს მოსახლეობის 40% სარგებლობს მაღალმთით, ხოლო 10% პირდაპირ არის მასზე დამოკიდებული (Messerli, Ives 1984). ეს თავი წარმოადგენს მნიშვნელოვანი გლობალური ცვლილებების მოკლე მიმოხილვას.

მიწათსარგებლოება მაღალმთაში

მაღალმთაში მიწათსარგებლობის ისტორია ალბათ ისევე ძველია, როგორც ადამიანის არსებობა მთის გარემოში (ნახ. 17.1). ნადირობის და ძოვების ზეგავლენას მაღალმთის მცენარეულობაზე სულ ცოტა 7000 წლის ისტორია აქვს (Patzelt, 1996), ხოლო შედარებით თბილი კლიმატის მქონე რეგიონებში კი უფრო მეტ

ხანსაც. ცენტრალურ ალპებში, ტიროლში, ზღ. დ-დან 3000 მ-ზე, მყინვარის უკან დახევის შედეგად აღმოაჩინეს "ადამიანი ყინულში", ბრინჯაოს ხანის მონადირე ან მწყემსი, რომლის საშობ ტანსაცმელი თითქმის ხელუხლებლად შემორჩა. ეს არის მაღალმთაში ადამიანის მოღვაწეობის ყველაზე ნათელი საბუთი, რომელსაც ადგილი ჰქონდა "ქელი-სკი"-ს (ვერტმურენით თხილაბურობის) გამოგონებაზე ბევრად უფრო ადრე (Eijgenraam, Anderson, 1991; Spindler et al., 1995; Bortenschlager, Oeggel, 1998). აღსანიშნავია, რომ ეს "მირბევი ტიროლელი" ნაპოვნი იყო იმ ადგილას, სადაც ფერმერები დღესაც აძოვებენ საქონელს.

თუკი არ გაითვალისწინებთ ელსტრემალურ სიმაღლეებს ან უკიდურესად ძნელად მისაღწებ კლდეებს და ქვა-ლორღინ ადგილებს, თამამად შეიძლება თთქვას, რომ მაღალმთის მთელ მცენარეულობაზე ანთროპოგენური მიწათსარგებლობის გარკვეული ზეგავლენა აშკარაა. ნადირობის გამო ჩლიქოსანი გარეული ცხოველების რაოდენობამ იკლო (ალპებში გარეული თხა – ibex – ფაქტობრივად მე-19 საუკუნეში ამოწყდა და მხოლოდ ცოტა ხნის წინათ იქნა რე-ინტროდუცირებული) და თანდათანობით მას ჩაენაცვლა შინაური ცხოველები, რომლებიც საძოვრებზე სეზონურად იძიოფებიან (ნახ. 17.2). ტყის ზედა საზღვართან ადამიანის მიერ შექმნილი საძოვრები (იხ. ფერადი ჩანართი 4) ტიპიურია ყველა მაღალმთიანი რეგიონისთვის (მთელი ევრაზია, სამხრეთ ამერიკის ნაწილი), მაგრამ ისინი არ არსებობენ ისტორიულად მომთაბარე ცხოვრების ნირის მქონე ადგილებში (ჩრდილოეთ ამერკა, ავსტრალია). სწორედ ეს საძოვრებია მოგზაურების მიერ მშვენიერი და მრავალფეროვანი მაღალმთის "ხალიჩები" აღფროვანების მიზეზი ალპებში, კარპატებში, კავკასიონზე, პინდეკუმში და ჰიმალაებში. ეს საძოვრები – ხის ღობეებით და ქვის კედლებით, სახლებით და სადგომებით, დრენაჟის და ირიგაციის სისტემებით, ნიადაგის საეცფიკური დინამიკით და განსაკუთრებული ფლორით – წარმოადგენს უნიკალურ კულტურულ მემკვიდრეობას, რომელიც მალე ალბათ გაქრება (Wermer, 1981).



ნახ. 17.1 მიწათსარგებლო აკროპის ალაკში. ტყის ზედა სასლკითან და მის სტოპით განვითარებული მრავალწლოვანი მდელოები ათასწლეულების მანძილზე გამოყენებულა სათიბ-საძოვრად დღეს ეს მდელოები გეოლოგიურად სტაბილურია ბუნებრივი და კულტურული შემცვლადობა (1680 მ. ლუხტლის ალაკები, ავსტრია; იხ. აგრეთვე მე-4 ფურადი ჩანართი წიგნის ბოლოს).

მდგრადი მენეჯმენტის გამო მიწათსარგებლობის ამ ფორმებში ეროზიული მოვლენები იშვიათია. ბოლო პერიოდამდე მაღალმთაში ერთ მილიონამდე ადამიანი ირჩენდა თავს შესაქონლებითი ტრადიციული მაღალმთის საძოვრების მდგრადი მუერნება სასწრაფოდ უნდა დაინერგოს მსოფლიოს ბევრ კუთხეში შემდეგი მიზეზების გამო:

მომავალი თაობებისთვის გაანართული, დაუბინძურებელი საკვების შესანარჩუნებლად;

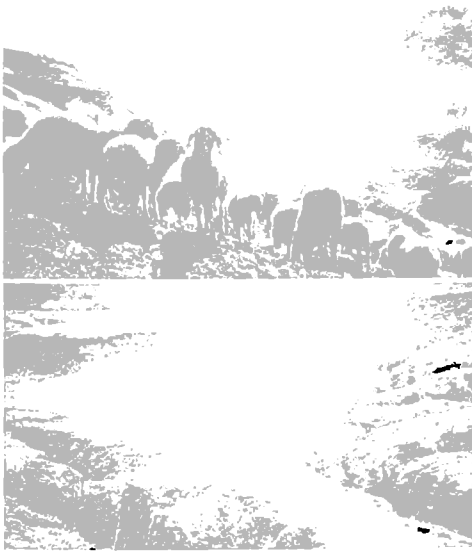
ბიოლოგიურად მრავალფეროვანი, სტაბილური და მიმზიდველი მცენარეული თანასაზოგადოებების დასაცავად;

ათასწლეულებიდან მოყოლებული კულტურული მემკვირდრობის შესანარჩუნებლად.

ტყის ზედა საზღვართან ახლოს მდებარე საძოვრების დაზიანება შესაძლოა მოხდეს სამი მიზეზით: (1) უკონტროლო, არატრადიციული ძოვებით, რომელიც იწვევს წერტილოვან დაზიანებებს; (2) საძოვრის დატვირთვით შესაძლო ლიმიტებზე მეტად ან შეუთავსებლად მსიძე წონის მქონე ცხოველებით (ნახ. 17.2); (3) საძოვრის უეცრად მიტოვება. ყველა ამ მიზეზის გამო შესაძლოა მოხდეს ნიადაგზე ზემოქმედება, რაც

გამოიწვევს მის ეროზიას. საძოვრის მიტოვების შემთხვევაში ადგილი უნდა ჰქონდეს დრენაჟის სიტემის მოშლას (წყლით ნიადაგის ზემეტყუად გაჯერებას) და კორდონ ეროზიას, რომელიც მოძრავი გვიანი თოვლის საფარის მიერ არის გამოწვეული. ასეთი რისკით აღსაყვე გარდაამავალი პერიოდი სულ ცოტა ნახევარ საუკუნეს გასტანს (Cernusca, 1978), მაგრამ ამ პროცესისადმი მგრანობიარობა მერყეობს მცენარეული საფარის და ფერდობის დასრილობის მიხედვით (Gigon, 1984). მომავალში ეროზირებული ფერდობების შესვება ბუჩქებისა და ხეების დარგვით, მეტწილად, არ იქნება შესაძლებელი და დანაკარგი ალუდგენული დარჩება.

ძოვების მიერ გამოწვეული სხვადასხვა ტიპის ზემოქმედებას შორის დატკეპნა ბევრად უფრო დიდ ზიანს აყენებს მდელოს, ვიდრე ძოვება როგორც ასეთი. გვიან-სუქცენიური მაღალმთის კორდიანი მცენარეული საფარი, რომელსაც სწორი ფესვთა სისტემა აქვს, ძოვებისადმი საკმაოდ მდგრადია, მაშინ როდესაც ჯუჯა ბუჩქების თანასაზოგადოებები, როგორც ჩანს, საკმაოდ მგრანობიარეა (Körner, 1980). ძოვების ადექვატურ რეჟიმს შეუძლია გააუმჯობესოს დრენაჟის ხარისხი. ჩატარებული კვლევების მიხედვით (Körner et al., 1989c) ფინანსურად ეს მეტად მომგებიანია (\$150/ჰა წლის



ნახ. 17.2 მსოფლიოს ბევრ კუთხეში ათასწლეულების განმავლობაში შინაურ ცხოველთა ტრადიციულმა ძეგბამ უდიდესი ვალენა იქონია მაღალმთის თანამდროვე მცენარეულობის ფორმირებაზე (შეხოთა: პაპე ტაუერნის ნაციონალური პარკი, 2300 მ. ავსტრია). ძოვებით (ამ შემთხვევაში ველისსისხა საცხენოსო ტურიზმი) მაღალმთის ნიადაგის ზომამზე ძეტად დატვირთვას შედეგად მოკცა ნიადაგის ეროზია (ქიკოთა ტაუ დელ ვალეს მაღალმთი, 2500 მ. ჩრდილოდასავლეთ ავსტრია)

განმავლობაში). ამის საპირისპიროდ, არასწორი ძოვება აქამდე გაუძიარ და ძოვებისადმი მგრანობიარე მდელოების დრენაჟის ხარისხზე უარყოფითად მოქმედებს (Costin, 1958). ასეთმა მიდგომამ სამხრეთ-აღმოსავლეთ ავსტრალიის თოვლიან მიწებში დასაბამი მისცა "კოსტიუმოს ეროვნული პარკის" დაარსებას. განსაკუთრებული პრობლემა უკავშირდება მსოფლიოს ბევრ სხვადასხვა მაღალმთიანეთში გავრცელებულ კორდიან ბალახოვან მცენარეულობას რადგანაც მათ დომინანტ სახეობებს დაბალი საკვები ღირებულება აქვთ. დანერვილია მცენარეული საფარის პერიოდულად გადარწმუნის პრაქტიკა (Mark, Holdsworth, 1979; Mark et al., 1980; Hofstede et al., 1995). შედეგად, დრენაჟის უნარი კლებულობს, ნიადაგიდან საკვები ნივთიერებები გამოირეცხება და მცენარეული საფარი განიცდის დეგრადირებას.

როგორც ზემოთ იყო ნახსენები, "ადაპტირებული"

ტრადიციული ძოვება არ ახდენს ნეგატიურ გავლენას მაღალმთის მცენარეულობაზე. შევიტარის ალპებში ზღ. დ-დან 2500 მ-ზე (ტყის ზედა საზღვრიდან 200-300 მ-ით მაღლა) ამ ცოტა ხნის წინ ჩატარებულმა კვლევამ (S. Schiechl, Ch. Körner, გამოუქვეყნებელი მონაცემები) აჩვენა, რომ მაღალმთის ბალახოვან თანასაზოგადოებაში, სადაც დომინირებდა *Carax curvula*, მსხილფეხა საჭინოსი ძოვების ექვსი სეზონით აკრძალვამ მიულოდნელი შედეგი გამოიღო: მცენარეთა კოცხალი მიწისზედა ჯამური მასა სეზონის პიკზე შეხოლოდით ადგილას 15%-ით შემცირდა და ნათლად გამოიკვთა იმეათი სახეობების კლებაც ამრიგად, ტიპური მაღალმთის ბალახოვანი თანასაზოგადოებები, როგორც ჩანს, ძოვებისგან მხოლოდ იგებენ, როგორც პროდუქტულობის, ისე მრავალფეროვნების თვალსაზრისით. ტრადიციული ძოვების დადებითი ზეგავლენა აღნიშნულია გარხვალის ჰიმალაებშიც (Sundriyal, 1992).

ბიწათსარგებლობის სხვა, უფრო ლოკალური ხასიათის, მაგრამ უფრო უარყოფითი ზეგავლენის მქონე სხეებია: სათხილამურო ტრასები, სატრანსპორტო გზები, საზფხულო ტურიზმი (ნახ. 17.3), ჰიდროელექტრული სისტემები და მადარობები. სათხილამურო ტრასები, თუკი გაეითვალისწინებთ მათ საკმაო განფენილობას, რეგიონალურ დონეზე მნიშვნელოვან ზიანს იწვევს. ხშირად უფრო დიდი ზიანის გამოშეწვევი მათი მომსახურებისთვის გაყვანილი გზები და სხვა ინფრასტრუქტურა (Cernusca, 1977). ცოტა ხნის წინათ დადგენილ იქნა, რომ თოვლის სატკეპნი მანქანების მიერ დამუშავებული ნიადაგის ზედაპირის მდგრადი აღდგენა სამწუხაროდ შეუძლებელია. თავიდან იმედისმომცემად გამსწავნებული მდელო, სუსტი ადაპტაციის გამო, ხშირად შემდეგი სეზონისთვის ქრება. ზოგ ადგილას ფიტონიკინრული მეთოდებით მცენარეული საფარის აღდგენის საკმაოდ რთული და ძვირადღირებული პროცედურა ამ პრობლემას აკვარებს (მაგ., Schiechl, 1988; Urbanska, 1988; Grabherr, 1995), მაგრამ ვერ უზრუნველყოფს ბუნებრივი მცენარეული საფარისათვის დამახასიათებელ ღრმავსევიანი სტრუქტურის შექმნას და შესაბამისად, საჭიროებს მუდმივ მოვლას. სათხილამურო ტრასების გასწვრივ "თოვლის ღობეების" მოწინავე შედეგად იქმნება ახალი მიკროკლიმატები (თოვლგროვის ადგილებში), რომლებშიც გავრცელებულია ახალი, თოვლის საფარზე დამოკიდებული მცენარეულობა. სათხილამურო ტრასების ერთი ადგილიდან მეორეზე გადატანისას, ამ მათი გავრცელების (მაგ., საბაგირო გზების კომპანიის გაკოტრების შედეგად) ასეთი თოვლგროვები აღარ იქმნება, ქრება "თოვლის მცენარეულობა" და მტულობს ფერდობების ეროზიის რისკი. ზელოვნური თოვლიც იწვევს არასასურველ ეფექტებს (Cernusca et



ნახ. 17.3 არცთუ იშვიათად მაღალმთის ტერ. ზმში განაპირობებს სენსიტური ლანდშაფტების მსიმე დეტორთეს, რომელსაც იმედროულად, ადგილობრივი მოსახლეობისთვის გარკვეული ფინანსური მოვება მოაქვს. ამიტომ აუცილებელია ბუნების დაცვის აქტუალურ საკითხებზე მოსახლეობის უფრო ფართო მასების გათვითნობიერება. ზემოთ: ტურისტები მთა ფუჯის "სათოო" ფერდობზე (იაპონია); (ქვემოთ): გრამსკლის უღელტეხილი (შვეიცარია); ქვემოთ: ზეატის ტრანსპორტირება ტურისტულ ბილიკებზე (ლაბეტანგი, ნეპალი).

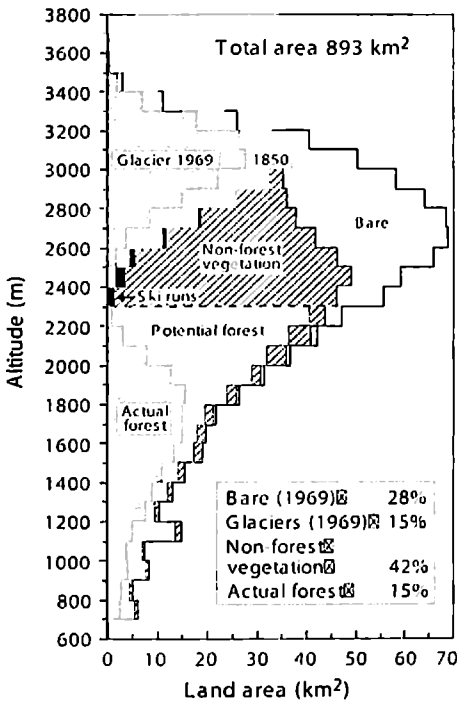
al., 1990), მაგრამ, მეორე მხრივ, იცავს კორდს არასაკმარისი თოვლის საფრის უარყოფითი ზეგავლენისგან. მაღალმთის მცენარეულობის თვითაღდგენის და რეაქციის დაბალი უნარის გათვალისწინებით, ასეთი ლანდშაფტების მენეჯმენტის და მიკროკლიმატის შეცვლის პროცესი გულისხმობს მნიშვნელოვან პასუხისმგებლობას.

უფრო ფართო პერსპექტივაში ტურიზმის სექტორის ასეთი "ჩარევის" ზეგავლენა მაღალმთის ლანდშაფტებზე არაერთგვაროვანია. თუკი ტურიზმიდან შემოსავალი არ იქნება, ტყის ზედა საზღვართან ადამიანის ზეგავლენით შექმნილი ბიოლოგიურად ძვირფასი ლანდშაფტები აღარ იარსებებს. უნდა გაითვალისწინოთ ის ფაქტიც, რომ ტურისტული სტრუქტურების მიერ გამოყენებული მიწების ფართი, სასოფლო-სამეურნეო საეარგოლებთან შედარებით, საკმაოდ მცირეა. მაგრამ, მეორეს მხრივ, ხშირად ტურიზმი ზეგავლენას ახდენს ფრიად მგრძობიარე ტერიტორიაზე, რომლის ხელის ზღუბაც არ არის რეკომენდირებული (მაგ., ქონდრა ბუჩქების თანასაზოგადოებები, ძლიერ დამრეც ფერდობებზე გაერცელებული ფრაგმენტული მცენარეულობა). ნახ. 17.4 აჩვენებს ალპებში საძოვრების დეგრადაციის ისტორიას.

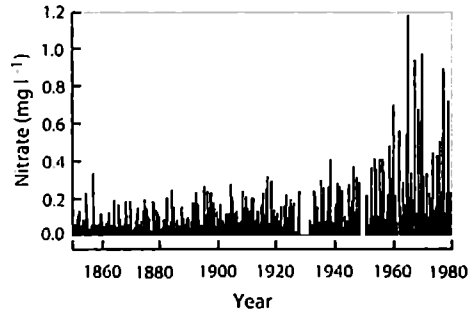
ატმოსფეროს ძიმიური შვადგენლოვის ცვლილების ზიზავლენა

მიუხედავად იმისა, რომ მაღალმთის ლანდშაფტები საკმაოდ დამორებულია ურბანულ ტერიტორიებს და ქიმიური ემისიების წყაროებს, ატმოსფეროს დაბინძურება სხვადასხვა სახით აქ მაინც აღწევს, ხოლო ატმოსფეროში CO₂-ის მატება უკვე გლობალურ ფენომენად იქცა. ევკვარემუა, რომ ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს მაღალმთის ბევრი რეგიონი განიცდის ხსნადი აზოტის დეპოზიტების ზემოქმედებას (ნახ. 17.5; ცხრ. 17.1). ამავე დროს, ცნობილია, რომ მაღალმთის მცენარეულობა საკმაოდ მგრძობიარეა აზოტის მომატებისადმი (მე-10 თავი; ნახ. 17.6), კინაიდან უფრო ინტენსიურად მოზარდი მცენარეები ამ მხრივ გაიცლებით მგრძობიარეა. როგორც წესი, ინტენსიური ზრდის მქონე მცენარეები ვერ ახერხებენ სტრესულ ფაქტორებთან გამკლავებას. აზოტის მატებამ შესაძლოა გამოიწვიოს ეკოსისტემების ზოგადი მდგრადობის დაქვეითება.

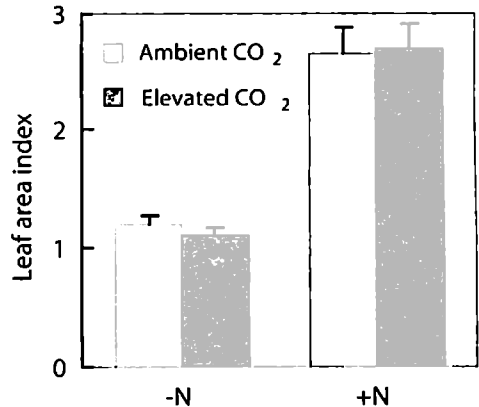
როგორც ცნობილია (Bowman, 1992; Williams et al., 1995) აზოტის მარაგის უდიდესი ნაწილი აკუმულირდება თოვლის სეზონურ გროვებში ("სველი აზოტი"). მისი ყველაზე დიდი კონცენტრაცია მიიღწევა თოვლის



ნახ. 17.4 ოცტალის სეზონში (მთლიანი ფართობი = 893 კმ²; ტიროლის ალპები, ავსტრია) მცენარეულობით დაფარული ფართობის განაწილება ზეობის სიმაღლითი საზღვრება 700-3700 მ. სადაც ფართობის 50% 2500 მ-ზე მაღლაა. ტყის ზედა საზღვარი დაახლოებით 2200 მ-ზეა. ყურადღება მიაქციეთ 1850-1969 წლებში მკინერისგან გამოთავისუფლებული ტერიტორიის სიღრმეს (80კმ² ანუ ზეობის მთლიან ფართობის 9%) და განსხვავებას ტყის პოტენციურ და თანამდროვე ფართობს შორის (160კმ² ანუ 18%). ასეთი სხვაობა, უპირველეს ყოვლისა, გამოწვეულია ათწლეულების მანძილზე ალპური საყარგულების სასოფრებად გამოყენებით. ბუნებრივი რისკების არსებობის გამო, დასახლებები მთელი ფართობის მხოლოდ 5%-ის მოიცავს. მიუხედავად იმისა, რომ სათხილამურო ტრასები და საპაეირო გზები იკავებენ საერთო ფართობის არა უმეტეს 1%-ისა, მათი ინფრასტრუქტურის შექმნისთვის საჭირო კმედებებით, ზეგავლენის ქვეშ მოქცეულია ვაკელებით უფრო დიდი ტერიტორია (Patzelt, 1996).



ნახ. 17.5 ყინულში ნიტრატების კონცენტრაცია (მონტეროზა, 4400 მ, პუეცარია; Dosehet et al., 1995)



ნახ. 17.6 ხსნადი აზოტის დეპოზიტების გავლენა მაღალმთის მდელოებზე: 40 კგ მ⁻²წ⁻¹ დამატებამ (აზოტის ამჟამინდელი დეპოზიტები ცენტრალური ალპების დაბლობ რეგიონებში) ზემოქმედებდა რიგით მკოთხე საცვეტაციო პერიოდში გამოიწვია 2500 მ-ზე არსებული მაღალმთის დაკორდებული მცენარეული თანასაზოგადოების ფოთლის ფართის ინდექსის (LAI) 2,5-ჯერ გაზრდა. ბიომასა გაორმაგდა. ამჟამინდელი დეპოზიტებისათვის იხ. ცხრ. 17.1 შედარებისთვის; 100-300 კგ მ⁻²წ⁻¹ სოფლის მეურნეობაში მიღებული რაოდენობა. LAI: საკუთარი მონაცემები; ბიომასა: Schöppli, Körner (1997).

დნობის პირველ ფაზაში. კლდოვან მიწებში და სიერა ნევადაში აზოტის კონცენტრაციის შედარებით დაბალი

17. გლობალური ცვლილებების ზეგავლენა მაღალმთის გარემოზე

ცხრილი 17.1 ვერპოისა და ჩრდილოეთ ამერიკის ტყის ვაერ-ცვლების კლიმატური ზედა საზღვრის ზემოთ ხსნადი აზოტის დეპოზიტები.

მდებარეობა	აზოტის დეპოზიტი ($\mu\text{g N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)	ლიტერატურა
ალპები (ტიროლი)	7	Psenner, Nickkus (1986)
ალპები (ტიროლი)	8-13	Smidt, Mutsch (1993)
ალპები (შვეიცარია)	14-21	Grabert et. al (1996)
კლდოვანი მთები (კოლორადო)	6	Bowman (1992)
კლდოვანი მთები (კოლორადო)	4	Baron, Campbell (1997)

მანქნებელი შეესაბამება ნიადაგების აზოტის წლიური მინერალიზაციის მანქნებლის დაახლოებით 1/3-ს, ხოლო ვერპოის ალპებში აზოტის რაოდენობა აჭარბებს მისი ბუნებრივი მინერალიზაციის მანქნებელს.

ანთროპოგენური მთავის დეპოზიტები (მთავეური წვიმები) საკმაოდ მნიშვნელოვანია დიდ სიმაღლეებზე და ზოგიერთ შემთხვევაში, აჭარბებს დაბლობის ანალოგიურ მონაცემს (Psenner, Nickus, 1986; Lovett, Kinsman, 1990; Döschner et al., 1995). ტატრებში მთავეური წვიმები განსაკუთრებით ინტენსიური გახდა 1977 წლიდან (Rusek, 1993). აქ შეღავათი ღირ სიმაღლეებზე ნაძვის ტყეებმა ხშირად დაიწვეს. მაღალმთაში განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ხსნადი აზოტი, რადგან იგი მთავეარ როლს თამაშობს მცენარის მეტაბოლიზმში, უშუალო ზეგავლენას ახდენს ზრდის პროცესზე და მრავალფეროვნებაზე (იხ. მე-10 თავი). აღსანიშნავია, რომ მთავეური წვიმა განსაკუთრებით უარყოფითად მოქმედებს წყლის ეკოსისტემაზე (Psenner, Nickus, 1986; Psenner, Schmidt, 1992).

CO₂-ის მომატებული კონცენტრაცია, როგორც ჩანს, ყველაზე დიდ ზეგავლენას ახდენს დიდ სიმაღლეებზე მცენარეთა ფუნქციონირებაზე, ვინაიდან დაბალი პარციალური წნევის გამო, აქ მისი კონცენტრაცია ზოგადად დაბალია (იხ. მე-11 თავი). გაზთა ცვლის კლდეებს აჩვენებს CO₂-ის კონცენტრაციის მომატების სწრაფი (Billings et al., 1961; Mooney et al., 1966; Körner, Diemer, 1987; Ward, Strain, 1997) და ხანგრძლივი (Diemer, 1994; Körner, Diemer, 1994) ძლიერ პოზიტიური ეფექტი მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზთან მიმართებაში. საერაულოდ, ეს გამოიწვევდა შეცვლილი პირობებისადმი ხანგრძლივ შეგუებას (Körner et al., 1991). თუმცა, შვეიცარიაში ჩატარებული კვლევის შედეგები, სადაც ხდებოდა მაღალმთის სათიბი მდელოს *in situ* სტიმულირება CO₂-ის ორმაგი კონცენტრაციით, ამ მოსაზრებას არ ეთანხმება (Schäppi, Körner, 1996; Körner et al., 1997; ფერადი ჩანართი 4). მიწისზედა ბიომასის რაოდენობა საერთოდ არ შეცვლილა, ხოლო მიწისქვეშა ბიომასა მხოლოდ უმნიშვნელოდ გაიზარდა

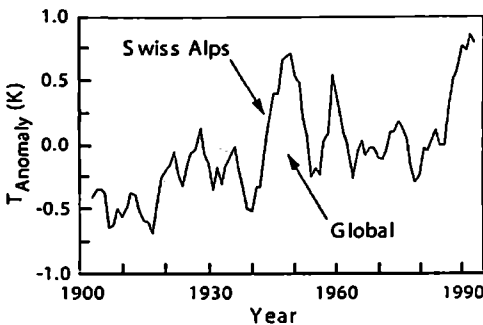
(+12%; P=0.09). პარკონსებზეც კი, მათთვის დამახასიათებელი N₂-ის სიმბიოტური ფიქსაციით, არ იყო დაფიქსირებული რაიმე მასტიმულირებული ზეგავლენა. ეს შედეგები ეთანხმება არქტიკულ ტუნდრაში მარცვლოვანებზე მიღებულ მონაცემებს (თისსუე, ეცკელ, 1987).

ამავე დროს, CO₂-ის კონცენტრაციის ექსპერიმენტულმა გაზრდამ გამოავლინა სახეობებისათვის დამახასიათებელი რეაქციები: უფრო ინტენსიური ზრდა, ცილების ნაკლები შემცველობა და ნახშირწყლების რაოდენობის მატება (Schäppi, Körner, 1997). ამავე დროს, ბალახისმჭამელების (მაგ., კალეების) მიერ მცენარეული მასის მოხმარება მნიშვნელოვნად იზარდა (Körner et al., 1997). უფრო ხანგრძლივ პერსპექტივაში ეს უმნიშვნელო ეფექტები შესაძლოა გადაიქცეს ეკოსისტემაში მნიშვნელოვანი ცვლილების გამოწვევად ფაქტორებად. თუმცა, ოთხი სეზონის შემდეგ, CO₂-ით გამდიდრების ნეტო-ეფექტი ეკოსისტემის ნახშირბადის ბალანსზე ნულს უახლოვებოდა (Körner et al., 1997; Körner, Häntenschwiler, 1998). ზოგადად, CO₂-ის მომატებული კონცენტრაციის ეფექტი ბევრად მცირეა, ვიდრე მაგალითად, ხსნადი აზოტის გამოწვეული ზეგავლენა. ეს უკანასკნელი ვერპოის დაბლობის ბევრ რეგიონში წლიურ ნალექებში ხშირად გეხვდება.

კლიმატის ცვლილება და მაღალმთის რეგიონები

მაღალმთაში გარემოს ცვლილებას განსაზღვრავს კლიმატური და ედაფური პირობების სწრაფი და მცირემასშტაბიანი ცვალებადობა. იმ ცვლილებების და კონტრასტების ფონზე (როგორც ეს ნაჩვენებია მე-4 თავში), რომლებსაც მაღალმთის მცენარეები ამჟამად განიცდიან, გლობალური კლიმატური ცვლილებების სხვადასხვა სცენარის ზეგავლენა თითქმის უგულებელსაყოფია. თუმცა, საერთო დათბობა და მასთან

დაკავშირებული ნაღველების და თოვლის საფარის ცვალებადობა გავლენას მოახდენს მაღალმთის მცენარეულობაზე (Guisan et al., 1995). ამჟამინდელი პროგნოზის მიხედვით, გლობალური დათბობის ეფექტი ყველაზე მინიმალური იქნება ტროპიკებში, ხოლო მაქსიმალური — მაღალმთაში. მე-20 საუკუნეში ევროპის ალპებში გამოვლენილი ტენდენციები ემთხვევა გლობალური დათბობის პროგნოზირებულ საერთო ტენდენციებს (ნახ. 17.7). როგორც ჩანს, ცვლილებები ყველაზე უფრო გამოიკვეთა დასავლეთ ევროპაში და აზიის ცალკეულ რეგიონებში (Diaz, Bradley, 1997). ალპებში ტემპერატურული მინიმუმები ბევრად უფრო გაიზარდა, ვიდრე საშუალოები (20°C-ით; Beniston et al., 1997). როგორც მე-8 თავში იყო განხილული, ზამთრის მინიმალური ტემპერატურები ნაკლებ ზეგავლენას მოახდენენ მაღალმთის მცენარეულობაზე, მაგრამ თუკი ისინი ზეგავლენას მოახდენენ თოვლის საფარის არსებობაზე, ან მის სანგრძლივობაზე, ასეთი ცვლილება ნამდვილად გამოიკვეთება. თუმცა შევიცარიის ალპებში ჩატარებული დაკვირვების მიხედვით თოვლის საფარზე ტემპერატურის ეფექტი სიმაღლის მატებასთან ერთად კლებულობს (Beniston, 1997). ყველაზე მერბილობიარე პაბიტატები განლაგებულია ტყის ზედა საზღვრის ქვემოთ, და ისინი აქ არ არის განხილული. თანდათანობით გროვდება იმის დამადასტურებელი მასალა, რომ ძლიერი წვიმების მომატება (დაკავშირებული დათბობასთან და არა სხვა ექსტრემალურ პირობებთან) გამოიწვევს ეროზიული პროცესების შესაბამის მატებასაც (Rebetz et al., 1997).



ნახ. 17.7 კლიმატის გლობალური დათბობა: ზედაპირის საშუალო ტემპერატურების გლობალური ტენდენციის შედარება ევროპის ალპებში 8 სხვადასხვა სიმაღლის ასევე გასაშუალებულ მონაცემებთან (გრაფიკი მომრეგავლებულია 5-წლიანი ფილტრაციის მეთოდის გამოყენებით; Beniston et al., 1997).

არსებობს პროგნოზები, რომლების მიხედვით დღეს არსებული კავშირი მცენარესა და კლიმატს შორის სანგრძლივად შენარჩუნდება და მცენარეები იზოთერმებთან "ერთად" განიცდიან მიგრაციას (Ozenda, Borel, 1990; Guisan et al., 1998). ასეთი პროგნოზების დროს მცენარეულობის სარტკლებს (რომლებიც ნაწილობრივ შევიძლია ნიადაგებთან და რელიეფთან და შესაბამისად, კონსერვატიულია) დონეზე არსებული ცვლილებები, შესაძლოა, ვაგზადებული იყოს, მაგრამ არასათანადოდ არ უნდა შეფასდეს ცალკეულ სახეობებზე ზეგავლენის ხარისხი, რადგან, ნამარხების კვლევის მიხედვით, სწორედ ამ დონეზე ხდება მიგრაციის პროცესი (Ammann, 1995; Theurillat, 1995). ზოგიერთი მონაზღვრის მიხედვით (Holten, 1993; Saetersdal, Birks, 1997), ტემპერატურების ზეგავლენის ქვეშ ყველაზე ადრე ვიწრო ტემპერატურული ინტერვალის მქონე (ზმირად იშვიათი) სახეობები მოექცევიან.

თვალსაჩინო მასალა იმის შესახებ, რომ მაღალმთის მცენარეულობა ალბათ შესაბამის რეაქციას მოახდენს ტემპერატურის ცვლილებაზე, მომდინარეობს ორი სხვადასხვა მხრიდან: პატარა, ღია სათბურების მეშვეობით სიმულაციის ცდებიდან, რომლებიც ჩატარებული იყო ტუნდრის საერთაშორისო ექსპერიმენტის (ITEX; Henry, Molau, 1997) ფარგლებში და მაღალმთის პაბიტატების განმეორებით მონახულების საფუძველზე (Hofer, 1992; Gottfried et al., 1994; Grabherr, Pauli, 1994). ამ უკანასკნელებმა დაადგინეს, რომ ევროპის ალპებში მცენარეები 10 წლის განმავლობაში 1-4 მ-ით მიიწვედნენ ზემოთ. ამგვარად, დადასტურდა ბრაუნ-ბლანკეს (Braun-Blanquet, 1956) მიერ გამოთქმული ვარაუდი, რომლის მიხედვითაც, 1812-1835 წლებთან შედარებით, 1947-1955 წლებში 3000 მ-ზე ზემოთ შექმნილი იყო მაღალმთის სახეობების მატება.

ტემპერატურის გლობალური მატება იმდენად მცირეა (1-3°C-ით), რომ ალბათ ის ვერ გავრდის მცენარის მეტაბოლიზმს, რადგან ცივ პაბიტატებში მცენარეთა სუნთქვა მისადაგებულია (თუმცა, ალბათ ყოველთვის არა) იქ გაბატონებული ტემპერატურებისადმი (იხ. მე-11 თავი და Criddle et al., 1994; Larigauderie, Körner, 1995). ზომიერ და სუბარქტიკულ სარტკლებში საველე პირობებში ჩატარებული დათბობის ექსპერიმენტების (მაგ., ITEX) მიხედვით ეფექტიური ეფექტი (ზრდა-განვითარება, ბიომასის პროდუქცია) ნაკლებად იყო გამოხატული, მაგრამ, როგორც არქტიკულ, ისე მაღალმთის პაბიტატებში, ადგილი ჰქონდა მნიშვნელოვან ფენოლოგიურ აქსელერაციას (მაგ., ადრეული ყვავილობა; Wookey et al., 1994; Havström et al., 1995; Alatalo, Totland, 1997; Stenström et al., 1997; Suzuki, Kudo, 1997; Molau, 1997; Stenström, Jonsdottir, 1997; ცვლები ჩატა-

რებული იყო ისეთ სახეობებზე, როგორიცაა: *Carex*, *Cassiope*, *Saxifraga*, *Silene*). ეს მონაცემები ეთხვევა პროკისა და კორნერის (Prock, Körner, 1996) მიერ მიღებულ შედეგებს. შესაბამისად, გლობალური დაბობა, რომლის ერთ-ერთი მთავარი გამოხატულება იქნება ჩვეულებრივად ადრე თოვლის დნობა, უმეტესად იმოქმედებს ადრე გაზაფხულის მცენარეებზე (Guisan et al., 1995, 1998; Guisan, 1996). იმ რეგიონებში, სადაც არსებობს წიადავის ზედა შრეების გამოშრობის საშიშროება და შესაბამისად, ადგილი ექნება საკვები მინერალების ნაკლებობას შუა ზაფხულში, თოვლის დროზე ადრე დნობას ნეკროტიკური ეფექტი ექნება (Walker et al., 1995). ზოგიერთი მოსაზრებით (Grubb et al., 1995), მცენარეთა მასობრივი ევრტიკალიზი მიგრაციის მიხედვით ალტერნატივად შეიძლება განვიხილოთ მცენარის მიერ ლოკალური ნიშის დაკავება და მცენარეული მოზაიკის გადახალისება, რაც გამოწვეული იქნება თოვლის განწილების და მიკროკლიმატის ცვლილებით.

მომატებული ულტრაიისფერი-B (UV-B) რადიაციის გავლენა მაღალმთის მცენარეულობაზე ნაკლებად საყარაულოა, რადგან ისინი, დაბლობის მცენარეებისათვის მიღებული კრიტიკული დოზისგან განსხვავებით, კარგად არიან მოზადებული მაღალი UV-B რადიაციის განეიტრალებისათვის (იხ. მე-8 თავი). მაღალ განედებზე მიღებული ექსპერიმენტული მასალაც იგივეს ადასტურებს (Sonesson et al. 1996; Van de Staaij et al., 1997; Weih et al., 1998; დეკორეებზე ჩატარების *Betula*-ს, *Hylocomium*-ის და *Silene*-ს გვარების წარმომადგენლებზე), თუმცა ცნობილია არქტიკულ ტუნდრაში გავრცელებული *Ericaceae*-ს ჯონდარა ბუჩქები (*Vaccinium* spp.), რომლებიც მგრამბოზარეა მაღალი UV-B რადიაციისადმი (Johanson et al., 1995).

შეჯამების სახით აღვნიშნავთ, რომ ტემპერატურის მატება, გაზრდილი საევეტაციო პერიოდი და აზოტის მომატებული კონცენტრაცია ცალ-ცალკე თუ ერთობლივად შეამცირებს მაღალმთის მცენარეების ზრდა-განვითარების იმ შემზღუდავი ფაქტორების ზეგავლენას, რომლებიც აღწერილი იყო ამ წიგნში. ატმოსფეროში CO₂-ის კონცენტრაციის გაზრდა გამოიწვევს გარკვეულ მცენარეთა მრავალფეროვნებისა და სიმრავლის ცვლილებას. გარემო ფაქტორების მალნიმტირებე-

ლი ეფექტი შემცირდება (იხ. 1-ლი თავი). რაც ხელს შეუწყობს დაბალი სიმაღლეებიდან მაღალმთაში "დამყრობელ" სახეობათა შეჭრას და, შესაბამისად, გამოიწვევს მაღალმთის მცენარეების უფრო დიდ სიმაღლეებზე მიგრაციას. რელური მიგრაციის დონე ყოველთვის მნიშვნელოვნად იქნება დამოკიდებული მიგრაციის გზებზე და მთების გადაღასვის საშუალებებზე. მოახერხებს თუ არა მიგრაციის პროცესი არსებული სწრაფი ცვლილებების შესაბამისად წარმართვას – საევეტა. მაღალმთის მცენარეების უმეტესობა მრავლდება საკმაოდ ნელა (ევეტატიური გზით) და, ამგვარად, ისინი სიერცეს ინარჩუნებენ ასეთი კლიმატური ცვლილებების მიუხედავად. მაგალითად, არის მოსაზრება, რომ ალპებში 2500 მ სიმაღლეზე ერთსა და იმავე კამიტატში *Carex curvula*-ს კოლონიები განვითარებულია რამდენიმე ათასი წლის განმავლობაში (Steinger et al., 1996). ამ ხნის მანძილზე კი კლიმატურმა პირობებმა განიცადა არაერთი მნიშვნელოვანი ცვლილება. მოსალოდნელია თესლითი გამრავლების მქონე მცენარეებისა და მაღალმთის "რუდერალური" მცენარეულობის მკვეთრი შემზღუდა. გვიანსუტქესიური შეკრული მცენარეულობა საკმაოდ ნელა შეიცვლება, ან საერთოდ უცვლელი დარჩება (ამ შემთხვევაში აზოტის ზეგავლენას ყველაზე დიდი ეფექტი ექნება).

ზემოთ მოყვანილ ატმოსფერულ ცვლილებებთან შედარებით, ადამიანის უშუალო ზემოქმედება ბევრად უფრო მძაფრი და სწრაფია. ამჟამად, მსოფლიოს მასშტაბით ტყის ზედა საზღვართან არსებული მაღალმთის სარტყლის და ტრადიციული საძოვრების მცენარეულობის დეგრადაცია მოითხოვს სასწრაფო რეაგირებას. მეორეს მხრივ, მაღალმთაში გავრცელებულ მცენარეებს გაანიათ გლობალურ დონეზე ატმოსფერული ზეგავლენის ბიომონიტორინგის უფრო მაღალი პოტენციალი, რადგან ასეთი ცივი კლიმატის პირობებში გავრცელებული მცენარეულობა ყველა განედზე უნიკალურია (ნახ. 2.1). აქედან გამომდინარე, ისტორიულად კარგად აღწერილი და დოკუმენტირებული ექსპერიმენტული ნაკვეთები უნდა მივიჩნიოთ იდეალურ შესაძარებელ მასალად გლობალური კლიმატური ცვლილებების ზეგავლენის შესწავლის პროცესში.

- Abbott RJ, Chapman HM, Crawford RMM, Forbes DG (1995) Molecular diversity and deviations of populations of *Silene acaulis* and *Saxifraga oppositifolia* from the high Arctic and southern latitudes. *Mol Ecol* 4:199-207 [2]
- Abdaladze OG (1987) CO₂-gas exchange in plants of subalpine belt of the central Caucasus. *Bot sh* 72: 1042-1049 [11]
- Agakhanyantz OE, Lopatin IK (1978) Main characteristics of the ecosystems of the Pamirs, USSR. *Arct Alp Res* 10:397-407 [1, 9, 15, 16]
- Agakhanyantz OE, Breckle SW (1995) Origin and evolution of the mountain flora in middle Asia and neighbouring mountain regions. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. *Ecological studies*, vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 63-80 [1, 2]
- Akhalkatsi M, Wagner J (1996) Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the central Caucasus. *Flora* 191:161-168 [16]
- Aksenova AA, Onipchenko VG, Blinnikov MS (1998) Plant interactions in alpine tundra: 13 years of experimental removal of dominant species. *Ecoscience* 5:258-270 [16]
- Alatalo JM, Totland O (1997) Response to simulated climatic change in an alpine and subarctic pollen-risk strategist, *Silene acaulis*. *Glob Change Biol* 3:74-79 [16, 17]
- Amen RD (1966) The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *Quart Rev Biol* 41:271-281 [16]
- Ammann B (1995) Paleorecords of plant biodiversity in the Alps. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. *Ecological studies*, vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp137-149 [2, 17]
- Anchisi E (1985) Quatrieme contribution à l'étude de la flore valaisanne. *Bull Murithienne* 102:115-126 [2]
- Andrews CJ (1996) How do plants survive ice? *Ann Bot* 78: 529-536 [5, 8]
- Archibold OW (1995) Ecology of world vegetation. Chapman and Hall, London [1]
- Ammand AD (1992) Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction. In: Hansen AJ, di Castri F (eds) Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows. *Ecological studies*, vol 92.360-378, Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 360-378 [7]
- Arno SF (1984) Timberline. The Mountaineers, Seattle [7]
- Arnone J, Hirschel G (1997) Does fertilizer application alter the effects of elevated CO₂ on *Carex* leaf litter quality and in situ decomposition in alpine grassland? *Acta Oecol* 18:201-206 [6]
- Arnone JA III (1997) Indices of plant N availability in an alpine grassland under elevated atmospheric CO₂. *Plant Soil* 190: 61-66 [10]
- Arnone JA, Körner C (1997) Temperature adaption and acclimation potential of leaf dark respiration in two species of *Ranunculus* from warm and cold habitats. *Arct Alp Res* 29: 122-125 [11]
- Arroyo MK, Medina E, Ziegler II (1990) Distribution and δ¹³C values of *Portulacaceae* species of the high Andes in northern Chile. *Bot Acta* 103:291-295 [1, 9]
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Villagran C (1981) Plant phenological patterns in the high Andean cordillera in central Chile. *J Ecol* 69:205-223 [16]
- Atkin OK (1996) Reassessing the nitrogen relations of arctic plants: a mini review. *Plant Cell Environ* 19: 695-704 [10]
- Atkin OK, Botman B, Lambers H (1996a) The causes in inherently slow growth in alpine plants: an analysis based on the underlying carbon economics of alpine and lowland *Poa* species. *Funct Ecol* 10: 698-707 [11, 12, 13]
- Atkin OK, Botman B, Lambers H (1996b) The relationship between the relative growth rate and nitrogen economy of alpine and lowland *Poa* species. *Plant Cell Environ* 19: 1324-1330 [11]
- Atkin OK, Collier DE (1992) Relationship between soil nitrogen and floristic variation in late snow areas of the Kosciuszko alpine region. *Aust J Bot* 40: 139-149 [10]
- Atkin OK, Cummins WR (1994) The effect of nitrogen source on growth, nitrogen economy and respiration of two high arctic plant species differing in relative growth rate. *Funct Ecol* 8:389-399 [5, 10]

- Atkin OK, Day DA (1990) A comparison of the respiratory processes and growth rates of selected Australian alpine and related lowland plant species. *Aust J. Plant Physiol* 17:517-526 [11, 13]
- Atkin OK, Westbeek MHM, Cambridge ML, Lambers H, Pons TL (1997) Leaf respiration in light and darkness. A comparison of slow- and fast-growing *Poa* species. *Plant Physiol* 113: 961-965 [11]
- Aulitzky H (1961) Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit. *Mitt Forstl Bundes Versuchsanst Mariabrunn (Wien)* 59:105-125 [7]
- Aulitzky H (1963) Grundlagen und Anwendung des vorläufigen Wind-Schnee-Ökogrammes. *Mitt Forstl Bundes Versuchsanst Mariabrunn (Wien)* 60:763-834 [4]
- Aulitzky H (1984) Die Windverhältnisse an einer zentralalpiner Hangstation und ihre ökologische Bedeutung. *Centralbl Forstwes* 101:193-232 [5]
- Azocar A, Rada F, Goldstein G (1988) Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a "miniature" caulescent rosette species. *Oecologia* 75:156-160 [8, 12]
- Bachmann MA (1980) Oekologie und Breeding System bei *Poa alpina* L. (PhD Thesis, University of Zürich). *Mitt Bot Mus Univ Zürich* 318 [16]
- Bahn M, Körner Ch (1987) Vegetation und Phänologie der hochalpinen Gipfelflur des Glungezer in Tirol. *Ber Natwiss Med Ver Innsbr* 74:61-80 [16]
- Baig MN, Tranquillini W (1980) The effects of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and their significance in desiccation damage at the alpine treeline. *Oecologia* 47:252-256 [4, 7]
- Baker HG (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53:997-1010 [16]
- Ballard TM (1972) Subalpine soil temperature regimes in southwestern British Columbia. *Arct Alp Res* 4:139-146 [7]
- Barbour MG, Berg NH, Kittel TGF, Kunz ME (1991) Snowpack and the distribution of a major vegetation ecotone in the Sierra Nevada of California. *J Biogeogr* 19:141-149 [4]
- Barclay AM, Crawford RMM (1982) Winter desiccation stress and resting bud viability in relation to high altitude survival. *Flora* 172:21-34 [7]
- Barnola LG, Montilla MG (1997) Vertical distribution of mycorrhizal colonization, root hairs and below-ground biomass in three contrasting sites from the tropical high mountains, Merida, Venezuela. *Arct Alp Res* 29: 206-212 [10]
- Baron JS, Campbell DH (1997) Nitrogen fluxes in a high elevation Colorado Rocky Mountain basin. *Hydrol Process* 11:783-799 [17]
- Barry RG (1978) H-B de Saussure: the first mountain meteorologist. *Bull Am Meteorol Soc* 59:702-705 [3]
- Barry RG (1981) Mountain weather and climate. Methuen, London [3, 4, 7]
- Barry RG (1990) Changes in mountain climate and glacio-hydrological responses. *Mount Res Dev* 10:161-170 [17]
- Barthlott W, Lauer W, Placke A (1996) Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50:317-327 [1]
- Baruch Z (1979) Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan Paramos. *Ecology* 60:85-98 [1, 9, 11, 12]
- Baruch Z (1982) Patterns of energy content in plants from the Venezuelan Paramos. *Oecologia* 55: 47-52 [12]
- Bauert MR (1993) Vivipary in *Polygonum viviparum*: an adaptation to cold climate? *Nord J Bot* 13:473-480 [2, 12, 16]
- Bauert MR, Källin M, Baltisberger M, Edwards PS (1998) No genetic variation detected within isolated relict populations of *Saxifraga cernua* in the Alps using RAPD markers. *Mol Ecol* 7:1519-1527 [2]
- Baumgartner A (1980) Mountain climates from a perspective of forest growth. In: Benecke U, Davis MR (eds) *Mountain environments and subalpine tree growth*. New Zealand Forest Service, Wellington, pp 27-40 [7]
- Baumgartner A, Reichel E, Weber G (1983) *Der Wasserhaushalt der Alpen*. Oldenbourg, München [9]
- Baxter R, Bell Sa, Sparks TH, Ashenden TW, Farrar JF (1995): Effects of elevated CO₂ concentrations on three montane grass species. III. Source leaf metabolism and whole-plant carbon partitioning. *J Exp Bot* 46:917-929 [12]
- Beaman JH (1962) The timberline of Izaccihualt and Popocatepetl, Mexico. *Ecology* 43:377-385 [7]
- Beck E (1988) Plant life on top of Mt. Kilimanjaro (Tanzania). *Flora* 181:379-381 [2]
- Beck E (1994) Cold tolerance in tropical alpine plants. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 77-110 [1, 4, 8, 12]
- Beck E (1994) Turnover and conservation of nutrients in the pachycaul *Senecio keniodendron*. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 215-221 [10]
- Beck E, Nauke P, Fetene M (2002) Hotspots der Biodiversitätsentwicklung: Tropische Hochgebirge. *Biologie in unserer Zeit* 32:82-888 [1]
- Beck E, Rehder H, Pongratz P, Scheibe R, Senser M (1981) Ecological analysis of the boundary between the afro-alpine vegetation types "*Dendrosenecio woodlands*" and "*Senecio brassica- Lobelia keniensis*" community on Mt. Kenya. *J East African Nat Hist Soc Natl Mus* 172:1-11 [9]
- Beck E, Schlutter I, Scheibe R, Schulze ED (1984) Growth rates and population rejuvenation of East African

- giant groundsels (*Dendrosenecio keniodendron*). *Flora* 175:243-248 [16]
- Beck E, Scheibe R, Schulze ED (1986) Recovery from fire: observations in the alpine vegetation of western Mt. Kilimanjaro (Tanzania). *Phytocoenologia* 14:55-77 [7]
- Beck E, Senser M, Scheibe R, Steiger HM, Pongratz P (1982) Frost avoidance and freezing tolerance in afroalpine giant rosette plants. *Plant Cell Environ* 5:215-222 [4, 9]
- Becwar MR, Rajashekar C, Hansen-Bristow KJ, Burke MJ (1981) Deep undercooling of tissue water and winter hardiness limitations in timberline flora. *Plant Physiol* 68:111-114 [8]
- Bell KL, Bliss LC (1978) Root growth in a polar semi-desert environment. *Can J Bot* 56:2470-2490 [13]
- Bell KL, Bliss LC (1979) Autecology of *Kobresia bel-lardii*: why winter snow accumulation limits local distribution. *Ecol Monogr* 49:377-402 [4, 5, 8, 12]
- Benecke U (1972) Wachstum, CO₂-Gaswechsel und Pigmentgehalt einiger Baumarten nach Ausbringung in verschiedene Höhenlagen. *Angew Bot* 46:117-135 [7]
- Benecke U, Havranek WM (1980) Gas-exchange of trees at altitudes up to timberline, Craigieburn Range, New Zealand. *N Z Forest Serv Tech Pap* 70:195-212 [7]
- Benecke U, Schulze ED, Matyssek R, Havranek WM (1981) Environmental control of CO₂-assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. I. A comparison of contrasting natural environments. *Oecologia* 50:54-61 [7]
- Benedict JB (1984) Rates of tree-insland migration. Colorado Rocky Mountains. *Ecology* 65:820-823 [6]
- Benedict JB (1989) Use of *Silene acaulis* for dating: the relationship of cushion diameter to age. *Arct Alp Res* 21:91-96 [16]
- Benedict JB (1990) Lichen mortality due to late-lying snow: results of a transplant study. *Arct Alp Res* 22:81-89 [5]
- Beniston M (1997) Variation of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: links to changes in large-scale climatic forcings. *Clim Change* 36: 281-300 [17]
- Beniston M, Diaz HF, Bradley RS (1997) Climatic change at high elevation sites: An overview. *Clim Change* 36:233-251 [17]
- Bennett MD (1987) Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytol* 106:177-200 [14]
- Bennett MD, Smith JB, Heslop-Harrison JS (1982) Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Proc R Soc Lond Biol* 216:179-199 [14]
- Berger-Landefeldt U (1936) Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. *Bibl Bot* 115:38-40 [9]
- Bergmann P, Molau U, Holmgren B (1996) Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive success in an alpine environment, Swedish Lapland. *Arct Alp Res* 28:196-202 [16]
- Bergweiler P (1987) Charakterisierung von Bau und Funktion der Photosynthesemembranen ausgewählter Pflanzener unter den Extrembedingungen des Hochgebirges. PhD Thesis, University of Köln [5, 8, 11]
- Bernoulli M, Körner Ch (1999) Dry matter allocation in treeline trees. *Phyton* 39:7-12 [7]
- Berry PE, Calvo R (1994) An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge, pp 229-249 [16]
- Biddington NL (1985) A review of mechanically induced stress in plants. *Sci Hort* 36:12-20 [4]
- Bilan MV (1967) Effect of low temperature on root elongation in loblolly pine seedlings. *Proc 14 IUFRO-Congress, München. Intern Union Forest Res Org* 4/23:74-82 [7]
- Billings WD (1957) Physiological ecology. *Annu Rev Plant Physiol* 8:375-391 [1]
- Billings WD (1973) Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *Bioscience* 23:697-704 [2, 5]
- Billings WD (1974) Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates. In: Ives JD, Barry RG (eds) Arctic and alpine environments. Methuen, London, pp 403-443 [16]
- Billings WD (1974) Adaptations and origins of alpine plants. *Arct Alp Res* 6:129-142 [1, 10, 12]
- Billings WD (1979) High mountain ecosystems. Evolution, structure, operation and maintenance. In: Webber PJ (ed) High altitude geocology. AAAS Select Symp 12:97-125 [1, 2]
- Billings WD (1987) Constraints to plant growth, reproduction, and establishment in arctic environments. *Arct Alp Res* 19:357-365 [1]
- Billings WD (1988) Alpine vegetation. In: Barbour MG, Billings WD (eds) North American terrestrial vegetation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 392-420 [1, 2]
- Billings WD, Bliss LC (1959) An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology* 40:388-397 [4, 5]
- Billings WD, Clebsch EEC, Mooney HA (1961) Effect of low concentrations of carbon dioxide on photosynthesis rates of two races of *Oxyria*. *Science* 133:1834 [1, 11]
- Billings WD, Clebsch EEC, Mooney HA (1966) Photosynthesis and respiration rates of Rocky Mountain alpine plants under field conditions. *Am Midl Nat* 75: 34-44 [11]
- Billings WD, Mooney HA (1968) The ecology of arctic and alpine plants. *Biol Rev* 43:481-529 [1, 11, 16]

Billings WD, Peterson KM, Shaver GR, Trent AW (1977) Root growth, respiration, and carbon dioxide evolution in an arctic tundra soil. *Arct Alp Res* 9:129-137 [13]

Billings WD, Peterson KM, Shaver GR (1978) Growth, turnover, and respiration rates of roots and tillers in tundra graminoids. In: Tieszen LL (ed) *Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra. Ecological studies*, vol 29. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 415-434 [12]

Billings WD, Shaver GR, Trent AW (1976) Measurement of root growth in simulated and natural temperature gradients over permafrost. *Arct Alp Res* 8:247-250 [4]

Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391:238-239 [16]

Bird MI, Haherle SG, Chivas AR (1994) Effect of altitude on the carbon-isotope composition of forest and grassland soils from Papua New Guinea. *Global Biogeochem Cycles* 8: 13-22 [11]

Björkman O, Holmgren P (1961) Studies of climatic ecotypes in higher plants. Leaf respiration in different populations of *Solidago virgaurea*. *Ann R Agric Coll* 27: 297-304 [11]

Blagowestschenski WA (1935) Über den Verlauf der Photosynthese im Hochgebirge des Pamirs. *Planta* 24:276-287 [1, 11]

Bliss LC (1956) A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. *Ecol Monogr* 26:303-337 [4, 12, 13]

Bliss LC (1964) Leaf water content in two alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecology* 45:163-166 [9]

Bliss LC (1966) Plant productivity in alpine microenvironments on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol Monogr* 36: 125-155 [12, 15]

Bliss LC (1971) Arctic and alpine plant life cycles. *Annu Rev Ecol Syst* 2:405-438 [1, 10, 16]

Bliss LC (1985) Alpine. In: Chabot BF, Mooney HA (eds) *Physiological ecology of North American plant communities*. Chapman and Hall, London, pp 41-65 [1]

Blüschl G, Kirnbauer R, Gutknecht D (1991) Distributed snowmelt simulations in an alpine catchment. I. Model evaluation on the basis of snow cover patterns. *Water Resour Res* 27:3171-3179 [9]

Blum G (1926) Untersuchungen über die Saugkraft einiger Alpenpflanzen. *Beihfte Bot Centralbl* 43 Abt 1:1-100 [8]

Blumer P, Diemer M (1996) The occurrence and consequences of grasshopper herbivory in an alpine grassland, Swiss Central Alps. *Arct Alp Res* 28:435-440 [10, 12, 15]

Blumthaler M, Ambach W, Huber M (1993) Altitude effect of solar UV radiation dependent on albedo, turbidity, and solar elevation. *Meteorol Z N F* 2:116-120 [3, 8]

Boller BC (1980) Bestandesphotosynthese und Assimilatverteilung bei Ökotypen von Weißblee (*Trifolium repens* L.) unter verschiedenen Temperaturen und Tageslängen. PhD Theses ETH Zürich [12]

Bonnier G (1890a) Cultures expérimentales dans les hautes altitudes. *C R Acad Sci Paris* 110:363-365 [1]

Bonnier G (1890b) Influence des hautes altitudes sur les fonctions des végétaux. *C R Acad Sci (Paris)* 111: 377-380 [11]

Bonnier G (1895) Recherches expérimentales. L'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann Sci Nat 7th Ser Bot* 19:219-360 [1, 11]

Bortenschlager S (1977) Ursachen und Ausmaß postglazialer Waldgrenzschwankungen in den Ostalpen. In: Frenzel B (ed) *Dendrochronologie und postglaziale Klimaschwankungen in Europa*. *Erdwiss Forsch* 13:260-266 [7]

Bortenschlager S (1993) Das höchst gelegene Moor der Ostalpen, "Moor am Rofenberg", 2760 m. *Festschrift Zoller*. *Diss Bot* 196:329-334 [7]

Bortenschlager S, Oeggel K (1998) The iceman and its natural environment. *The man in the ice 4*. Springer, Vienna [17]

Bowman WD (1992) Inputs and storage of nitrogen in winter snowpack in an alpine ecosystem. *Arct Alp Res* 24: 211-215 [10, 5, 17]

Bowman WD (1994) Accumulation and use of nitrogen and phosphorus following fertilization in two alpine tundra communities. *Oikos* 70: 261-270 [10]

Bowman WD, Conant RT (1994) Shoot growth dynamics and photosynthetic response to increased nitrogen availability in the alpine willow *Salix glauca*. *Oecologia* 97: 93-99 [10, 11]

Bowman WD, Theodose TA, Fisk MC (1995) Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community response to environmental change. *Oecologia* 101:217-227 [9, 10, 11]

Bowman WD, Theodose TA, Schardt JC, Conant RT (1993) Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology* 74:2085-2097 [1, 10]

Bowman WD, Turner L (1993) Photosynthetic sensitivity to temperature in populations of two C4 *Bouteloua* (Poaceae) species native to different altitudes. *Am J Bot* 80: 369-374 [11]

Bowman WD, Schardt JC, Schmidt SK (1996) Symbiotic N₂-fixation in alpine tundra: ecosystem input and variation in fixation rates among communities. *Oecologia* 108: 345-350 [10]

Bowman WD, Seastedt TR, (eds) (2001) *Structure and function of an alpine ecosystems - Niwot Ridge, Colorado*.

Oxford University Press, Oxford [1, 10]

Boysen Jensen P (1949) Causal plant-geography. Biol Medd (Kopenhagen) 21:1-19 [7]

Braun J (1913) Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Leponthischen Alpen. Ein Bild des Pflanzenlebens an seinen äussersten Grenzen. Neue Denkschr Schweiz Naturforsch Ges 48:1-347 [16]

Braun-Blanquet J (1923) Über die Genesis der Alpenflora. Verh Naturforsch Ges Basel 35:243-261 [2]

Braun-Blanquet J (1956) Ein Jahrhundert Florenwandel am Piz Linard (3414 m). Bull Jard Bot Brux 26:221-232 [17]

Braun-Blanquet J, Jenny H (1926) Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr Schweiz Naturforsch Ges 63 [6]

Breckle SW (1973) Mikroklimatische Messungen und ökologische Beobachtungen in der alpinen Stufe des afghanischen Hindukusch. Bot Jahrb Syst 93:25-55 [8, 9]

Brewer CA, Smith WK (1993) The natural occurrence of leaf surface wetness: structural and functional implications for native plants in the central Rocky Mountains. Bull Ecol Soc Am Suppl 74: 173 [11]

Brewer CA, Smith WK (1997) Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. Plant Cell Environ 20: 1-11 [11]

Brockmann-Jerosch H (1919) Baumgrenze und Klimacharakter. Pflanzengeographische Kommission der Schweiz Naturforschenden Gesellschaft. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme, vol 6. Rascher, Zürich [7]

Broll G (1998) Diversity of soil organisms in alpine and arctic soils in Europe. review and research needs. Pirineos (Jaca) 151-152:43:72 [6]

Brooks PD, Schmidt SK, Williams MW (1997) Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationships to inter-system C and N fluxes. Oecologia 110:403-413 [11]

Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK (1996) Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot Ridge, Colorado. Biogeochemistry 32: 93-113 [10]

Brown WV (1977) The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. Mem Torrey Bot Club 23: 1-97 [11]

Brzoska W (1969) Stoffproduktion und Energiehaushalt der Vegetation auf hochalpinem Standort unter besonderer Berücksichtigung von *Ranunculus glacialis* L. PhD Thesis, University of Innsbruck [15]

Brzoska W (1973) Stoffproduktion und Energiehaushalt von Nivalpflanzen. In: Ellenberg H (ed) Ökosystemforschung. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 225-233 [12]

Brzoska W (1973a) Stoffproduktion und

Energiehaushalt von Nivalpflanzen. In: Ellenberg H (ed) Ökosystemforschung. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 225-233 [15]

Brzoska W (1973b) Dry matter production and energy utilization of high mountain plants in the Austrian Alps. Oecol Plant 8:63-70 [15]

Burga CA (1988) Swiss vegetation history during the last 18 000 years. New Phytol 110:581-602

Burger R, Franz H (1969) Die Bodenbildung in der Pasterzenlandschaft. Wissenschaftl Alpenverein Hefte 21.253-265 [5]

Cabido M, Ateca N, Astegiano ME, Anton AM (1997) Distribution of C₃ and C₄ grasses along an altitudinal gradient in central Argentina. J Biogeogr 24:197-204 [11]

Cabrera HM, Rada F, Cavicres L (1998) Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. Oecologia 114:145-152 [11]

Caine N (1974) The geomorphic processes of alpine environments. In: Ives JD, Barry RG (eds) Arctic and alpine environments. Methuen, London, pp 721-748 [6]

Caldwell MM (1968) Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. Ecol Monogr 38:243-268 [1, 3, 5, 8]

Caldwell MM (1970) The wind regime at the surface of the vegetation layer above timberline in the Central Alps. Centralbl Gesamte Forstwes 87:65-74 [4]

Caldwell MM (1971) Solar UV irradiation and the growth and development of higher plants. Photophysiology 6:131-177 [8]

Caldwell MM, Robberecht R, Billings WD (1980) A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic-alpine life zone. Ecology 61:600-611 [8]

Caldwell MM, Robberecht R, Nowak RS (1982) Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in species from the arctic-alpine life zone. Arct Alp Res 14:195-202 [8]

Caldwell MM, Teramura AH, Tevini M (1989) The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants. Tree 4:363-367 [3, 5, 8]

Caldwell MM, Teramura AH, Tevini M, Bornmann JF, Björn LO, Kulandaivelu G (1995) Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial plants. Ambio 24:166-173 [8]

Caldwell MM, Tieszen LL, Farced M (1974) The canopy structure of Tundra plant communities at Barrow, Alaska, and Niwot Ridge, Colorado. Arctic Alp Res 6:151-159 [15]

Callaghan TV (1976) Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. Oikos 27:402-413 [1, 16]

Callaghan TV, Headley AD, Lee JA (1991) Root function related to the morphology, life history and ecology of tundra plants. In: Atkinson D (ed.) Plant root growth, an ecological perspective. Special publication of the British Ecological Society, no 10. Blackwell, Oxford [13]

Callaway R<, Brooker RW, Choler P, Zaai K, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844-848 [16]

Campbell JS (1997) North American alpine ecosystems. In: Wielgolaski FE (ed) Polar and alpine tundra . Ecosystems of the world. Elsevier, Amsterdam, pp 211-261 [1]

Carlsson BA, Callaghan TV (1990) Effects of flowering on the shoot dynamics of *Carex bigelowii* along an altitudinal gradient in Swedish Lapland. *J Ecol* 78:152-165 [16]

Carmi A, Heuer B (1981) The role of roots in control of bean shoot growth. *Ann Bot* 48:519-527 [13]

Carr GD, Powell EA, Kyhos DW (1986) Self incompatibility in the Hawaiian *Madiinae* (Compositae): an exception to Bakers' rule. *Evolution* 40:430-434 [16]

Cartellieri E (1940) Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. *Sitzungsber Akad Wiss (Wien) Math Naturwiss Kl Abt I* 149(3-6): 95-143 [11]

Castrillo M (1995) Rubilose-1,5-bis-phosphate carboxylase activity in altitudinal populations of *Espeletia schultzii* Wedd. *Oecologia* 101: 193-196 [11]

Cavieres LA, Kalyon-Arroyo MT (2001) Persistent soil seed bank in *Phacelia secunda* L.F. Gmel. (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of Central Chile. *J Ecol* 88:31-39 [16]

Cavieres LA, Penalzoa A, Papic C, Tambutti M (1998) Efecto nodriza del cojin *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andiana de Chile central. *Rev Chil Hist Nat* 71:337-347 [16]

Cernusca A (1976) Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergsrauchbeständen. *Oecol Plant* 11:71-102 [1, 4, 8, 13]

Cernusca A (1977) Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidgürtels in den Hohen Tauern. In: Cernusca A (ed) Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröffentlichungen des Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 1. Wagner, Innsbruck, pp 25-45 [4, 9]

Cernusca A (1977) Schipisten gefährden die Gebirglandschaft. *Umschau* 77:109-112 [17]

Cernusca A (1978) Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. *Veröff Österr MaB-*

Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 2. Wagner, Innsbruck [17]

Cernusca A (ed) (1989) Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programmes vol 13. Österr Akad Wiss Wien and Wagner, Innsbruck, pp 33-47 [1]

Cernusca A, Angerer H, Newesely C, Tappeiner U (1990) Ökologische Auswirkungen von Kunstschnee - Eine Kausalanalyse der Belastungsfaktoren. *Verh Ges Ökol* 19:746-757 [17]

Cernusca A, Decker P (1989a) Faktorenabhängigkeit der respiratorischen Kohlenstoffverluste einer alpinen Grasheide (*Caricetum curvulae*) in 2300m MH in den Hohen Tauern. In: Cernusca A (ed) Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 13. Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 371-396 [11]

Cernusca A, Decker P (1989b) Vergleichende Atmungsmessungen an Graslandökosystemen entlang einer Höhenstufenabfolge zwischen 1612 und 2528 m NN in den Alpen. In: Cernusca A (ed) Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 13. Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 405-418 [11]

Cernusca A, Seeber MC (1981) Canopy structure, microclimate and the energy budget in different alpine plant communities. In: Grace J, Ford ED, Jarvis PG (eds) Plants and their atmospheric environment. *Symp Brit Ecol Soc*. Blackwell, Oxford, pp 75-81 [1, 9]

Cernusca A, Seeber MC (1989) Mesoklimatische Hinweise und Beschreibung von Witterungsablauf und Phänologie während der Oekosystemstudie "Höhentransekt" in den Hohen Trauern. In: Cernusca A (ed) Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms, vol 13. Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 311-330 [15]

Chabot BF, Chabot JF, Billings WD (1972) Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase activity in arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. *Photosynthesis* 6: 364-369 [11]

Chambers JC (1993) Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Can J Bot* 71:471-485 [16]

Chambers JC (1995a) Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. *Am J Bot* 82:421-433 [16]

Chambers JC (1995b) Relationships between seed fates and seedling establishment in an alpine ecosystem. *Ecology*

76:2124-2133 [16]

Chambers JC, MacMahon JA, Brown RW (1990) Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology* 71:1323-1341 [5]

Chambers JC, McMahon JA, Brown RW (1987) Response of an early seral dominant alpine grass and a late seral dominant alpine forb to N and P availability. *Reclam Revog Res* 6: 219-234 [10, 12, 16]

Chapin DM, Bliss LC (1988) Soil-plant water relations of two subalpine herbs from Mount St. Helens. *Can J Bot* 66:809-818 [9]

Chapin DM, Bliss LC, Bledsoe LJ (1991) Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem. *Can J Bot* 69: 2744-2755 [10]

Chapin FS III (1987) Environmental controls over growth of tundra plants. *Ecol Bull* 38:69-76 [10]

Chapin FS III (1974) Phosphate absorption capacity and acclimation potential in plants along a latitudinal gradient. *Science* 183:521-522 [13]

Chapin FS III (1989) The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. *Am Nat* 133: 1-19 [11]

Chapin FS III, Chapin MC (1981) Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* 62: 1000-1009 [12]

Chapin FS III, Körner Ch (1995) Patterns, changes, and consequences of biodiversity in arctic and alpine ecosystems. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Ecological studies vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 313-320 [8]

Chapin FS III, Körner Ch (eds) (1995) Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. Ecological studies, vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York [1]

Chapin FS III, Moilanen L, Kielland K (1993) Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361:150-153 [10]

Chapin FS III, Oechel WC (1983) Photosynthesis, respiration, and phosphate absorption by *Carex aquatilis* ecotypes along latitudinal and local environmental gradients. *Ecology* 64: 743-751 [10, 11]

Chapin FS III, Shaver GR (1989) Lack of latitudinal variations in graminoid storage reserves. *Ecology* 70:269-272 [8, 12]

Chapin FS III, Vitousek PM, Van Cleve K (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *Am Naturalist* 127: 48-58 [10]

Chapin FS, Schulze E-D, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 21: 423-447 [12]

Chapin SF III (1978) Phosphate uptake and nutrient uti-

lization by Barrow tundra vegetation. In: Tieszen LL (ed) *Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra*. Ecological studies, vol 29. Springer, Berlin Heidelberg New York. pp 483-507 [10]

Chatterton NJ, Harrison PA, Bennett JH, Asay KH (1989) Carbohydrate partitioning in 185 accessions of Gramineae grown under warm and cool temperatures. *J. Plant Physiol* 134: 169-179 [12]

Choler P, Michalet R, Callaway RM (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82:3295-3308 [16]

Clausen J, Keck DD, Hiesey WM (1948) Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. Carnegie Inst Wash Publ 581:1-125 [1, 11, 16]

Clements FE, Martin EV, Long FL (1950) Adaptation and origin in the plant world. The role of environment in evolution. Waltham, MA [1]

Coe J (1967) The ecology of the alpine zone of Mount Kenya. Junk, The Hague [16]

Collier DE (1996) No difference in leaf respiration rates among temperate, subarctic, and arctic species grown under controlled conditions. *Can J Bot* 74:317-320 [11]

Combes MR (1910) L'éclaircissement optimum pour le développement des végétaux. *C R Acad Sci (Paris)* 150: 1701-1702 [11]

Comes HP, Kadereit JW (1998) The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution: a molecular perspective. *Trends Plant Sci* 3:432-438 [2]

Costin AB (1958) The grazing factor and the maintenance of catchment values in the Australian Alps. *CSIRO Div Plant Ind Techn Pap* 10:3-13 [17]

Costin AB (1966) Management opportunities in Australian high mountain catchments. *Proceedings of the International Symposium on Forest Hydrology*, Pennsylvania 1965. Pergamon Press, Oxford, pp 565-577 [1, 9]

Costin AB, Gray M, Totterdell CJ, Wimbush DJ (1979) Kosciusko alpine flora. *CSIRO and Collins, Melbourne* [2]

Courtin GM, Mayo JM (1975) Arctic and alpine plant water relations. In: Vernberg FJ (ed) *Physiological adaptation to the environment*. Intext Educational, New York, pp 201-224 [9]

Cowan IR, Farquhar GD (1977) Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: (ed) *Integration of activity in the higher plant*. Cambridge University Press, Cambridge. p 471-505 [9]

Crawford RMM (1992) Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv Ecol Res* 23:93-185 [5]

Crawford RMM, Chapman HM, Hodge H (1994)

Anoxia tolerance in high arctic vegetation. *Arct Alp Res* 26:308-312 [5]

Creber HMC, Davies MS, Francis D (1993) Effects of temperature on cell division in root meristems of natural populations of *Dactylis glomerata* of contrasting latitudinal origins. *Environ Exp Bot* 33:433-442 [14]

Criddle RS, Hopkin MS, McArthur ED, Hansen LD (1994) Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism. *Plant Cell Environ* 17:233-243 [17]

Criddle RS, Smith BN, Hansen LD (1997) A respiration based description of plant growth rate responses to temperature. *Planta* 201:441-445 [14]

Cronberg N, Molau U, Sonesson M (1997) Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity* 78:293-301 [16]

Cuatrecasas J (1986) Speciation and radiation of the Espeletinae in the Andes. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, pp 267-303 [2]

Cuevas JG (2000) Tree recruitment at the Nothofagus pumilio alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *J Ecol* 88:840-855 [7]

Curl H, Hardy JT, Ellermeier R (1972) Spectral absorption of solar radiation in alpine snowfields. *Ecology* 53:1189-1194 [5]

Dahl E (1951) On the relation between summer temperature and the distribution of alpine vascular plants in the lowlands of Fennoscandia. *Oikos* 3:22-52 [4]

Dahl E (1951) On the relation between summer temperature and the distribution of alpine vascular plants in the lowlands of Fennoscandia. *Oikos* 3: 22-52 [11]

Dahl E (1986) Zonation in arctic and alpine tundra and fellfield ecobioes. In: Polunin N (ed) Ecosystem theory application. Wiley, London, pp 35-62 [1, 7, 14, 16]

Dahl E (1987) The nunatak theory reconsidered. *Ecol Bull* 38:77-94 [2]

Dahl E (1990) History of the Scandinavian alpine flora. In: Gjaerevoll O (ed) Alpine plants. The Royal Norwegian Society of Science and Tapir Publishers, Trondheim, pp 16-21 [2]

Dale JE (1988) The control of leaf expansion. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39:267-295 [14]

Dale JE (1992) How do leaves grow? Advances in cell and molecular biology are unraveling some of the mysteries of leaf development. *Bioscience* 42:423-432 [14]

Dale JE, Milthorpe FL (1983) The growth and functioning of leaves. Cambridge Univ Press, Cambridge [14]

Däniker A (1923) Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze, insbesondere über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge. Vierteljahresschr Naturforsch Ges Zürich 68:1-102 [7]

Danneberg OH, Jenisch HS, Richter E (1980) Der Humushaushalt eines alpinen Pseudogleys unter Curvuletum. In: Franz H (ed) Untersuchungen an alpinen Büden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröffentlichungen Österr Maß-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck, pp109-129 [6, 10]

Daubenmire RF (1941) Some ecologic features of the subterranean organs of alpine plants. *Ecology* 22:370-378 [13]

Daubenmire RF (1954) Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. *Butler Univ Bot Stud* 2:119-136 [7]

Davis J, Schober A, Bahn M, Sveinbjornsson B (1991): Soil carbon and nitrogen turnover at and below the elevational treeline in northern Fennoscandia. *Arctic Alpine Res* 23:279-286 [6]

Day TA (1993) Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing-compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants. *Oecologia* 95:542-550 [8]

Day TA, DeLucia EH, Smith WK (1989) Influence of cold soil and snow cover on photosynthesis and leaf conductance in two Rocky Mountain conifers. *Oecologia* 80:546-552 [7]

Day TA, Vogelmann TC, DeLucia EH (1992) Are some plant life forms more effective than others in screening out ultraviolet-B radiation? *Oecologia* 92:513-519 [8]

Dearing D (2001) Plant-herbivore interactions. In: Bowman WD, Seastedt WD (eds) (2001) Structure and function of an alpine ecosystem - Niwot Ridge, Colorado. Oxford University Press, Oxford pp 266-281 [10, 15]

Decker JP (1959) Some effects of temperature and carbon dioxide concentration on photosynthesis of mimules. *Plant Physiol* 34:103-106 [1, 11]

DeLucia EH, Day TA, Vogelmann TC (1992) Ultraviolet-B and visible light penetration into needles of two species of subalpine conifers during foliar development. *Plant Cell Environ* 15:921-929 [8]

Deshmukh I (1986) Ecology and tropical biology. Blackwell, Oxford [7]

Diaz HF, Bradley R (1997) Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Clim Change* 36:253-279 [17]

Diemer M (2002) Population stasis in a high-elevation herbaceous plant under moderate climate warming. *Basic Appl Ecol* 3:77-83 [17]

Diemer M (1996) The incidence of herbivory in high-elevation populations of *Ranunculus glacialis*: a re-evaluation of stress-tolerance in alpine environments. *Oikos* 75:486-492 [11, 12, 15]

Diemer M (1998a) Life span and dynamics of leaves of

herbaceous perennials in high-elevation environments - "news from the elephant's leg". *Funct Ecol* 12:413-425 [13]

Diemer M (1998b) leaf lifespans of high-elevation ascensional Andean shrub species in relation to leaf traits and leaf habitat. *Global Ecol Biogeogr* 7:457-465 [13]

Diemer M, Körner Ch (1996) Lifetime leaf carbon balances of herbaceous perennial plants from low and high altitudes in the central Alps. *Funct Ecol* 10: 33-43 [11]

Diemer M, Körner Ch, Prock S (1992) Leaf life spans in wild perennial herbaceous plants: a survey and attempts at a functional interpretation. *Oecologia* 89:10-16 [12, 13]

Diemer M, Prock S (1993) Estimates of alpine seed bank size in two central European and one Scandinavian subarctic plant communities. *Arct Alp Res* 25:194-200 [16]

Diemer M, Körner Ch (1998) Transient enhancement of carbon uptake in an alpine grassland ecosystem under elevated CO₂. *Arct Alp Res* 30:381-387 [11]

Diggle PK (1997) Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis. *Am J Bot* 84:154-169 [16]

Diggle PK, Lower SS, Ranker TA (1994) Clonal diversity and phenotypic plasticity in three alpine populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae). *Am J Bot Suppl* 81:22 [16]

Dirmhirn I (1964) Das Strahlungsfeld im Lebensraum. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt [3]

Dörscher A, Gäggeler IJW, Schotterer U, Schwikowski M (1995) A 130-year deposition record of sulfate, nitrate and chlorine from a high-alpine glacier. *Water Air Soil Pollut* 85:603-609 [17]

Douglas GW, Bliss LC (1977) Alpine and high sub-alpine plant communities of the north Cascades Range, Washington and British Columbia. *Ecol Monogr* 47:113-150 [4]

Duguay CR (1994) Remote sensing of the radiation balance during the growing season at the Nivot Ridge long-term ecological research site, Front Range, Colorado, USA. *Arct Alp Res* 26:393-402 [4]

Earnshaw MJ, Carver, KA, Gunn TC, Kerenga K, Harvey V, Griffiths H, Broadmeadow MSJ (1990) Photosynthetic pathway, chilling tolerance and cell sap osmotic potential values of grasses along an altitudinal gradient in Papua New Guinea. *Oecologia* 84:280-288 [8]

Earnshaw MJ, Carver, KA, Gunn TC, Kerenga K, Harvey V, Griffiths H, Broadmeadow MSJ (1990) Photosynthetic pathway, chilling tolerance and cell sap osmotic potential values of grasses along an altitudinal gradient in Papua New Guinea. *Oecologia* 84: 280-288 [11]

Eckel O, Thams C (1939) Untersuchungen über Dichte, Temperatur und Strahlungsverhältnisse der Schneedecke von Davos. *Geol Schweiz Hydrol* 3:275-340 [5]

Edelman LE, Ward RT (1984) Phytoedaphic relationships in alpine tundra of north-central Colorado, USA. *Arct Alp Res* 16:343-359 [4]

Ehleringer JR, Miller PC (1975) Water relations of selected plant species in the alpine tundra, Colorado. *Ecology* 56:370-380 [1, 9]

Eijgenraam F, Anderson A (1991) A window on life in the Bronze Age. *Science* 254:187-188 [7, 17]

Elias SA (2001) Paleocology and late Quaternary environments of the Colorado Rockies. In: Bowman WD, Sestadi TR (eds) (2001) Structure and function of an alpine ecosystem - Nivot Ridge, Colorado. Oxford University Press, Oxford, pp 285-303 [7]

Ellenberg H (1958) Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus, I u. II. *Umschau* 22:645-648 [7]

Ellenberg H (1963) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart [7]

Ellenberg H (1996) Paramos und Punas der Hochanden Südamerikas, heute gressenteils als potentielle Wälder anerkannt. *Verh Ges Ökol* 25:17-23 [7]

Engler A (1913) Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. *Mitt Schweiz Zentralanst Forstl Versuchswesen* 10:190-386 [11]

Enquist BJ, Ebersole JJ (1994) Effects of added water on photosynthesis of *Bistorta vivipara*: the importance of water relations and leaf nitrogen in two alpine communities, Pikes Peak, Colorado, USA. *Arct Alp Res* 26:29-34 [9, 11]

Erhardt A (1993) Pollination of the edelweiss, *Leontopodium alpinum*. *Bot J Linn Soc* 111:229-240 [16]

Erschbamer B (1990) Substratabhängigkeit alpiner Rasengesellschaften. *Flora* 184: 389-403 [10]

Erschbamer B (1996) Wachstumsdynamik und Nährstoffgehalt der alpinen Segge, *Carex curvula* subsp. rosae, auf unterschiedlichen Substraten. *Flora* 191: 121-129 [10]

Erschbamer B, Kneringer E, Niederfringer-Schlag R (2001) Seed rain, soil seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. *Flora* 196:304-312 [16]

Erschbamer B, Winkler J, Wagner J (1994) Vegetative und generative Entwicklung von drei *Carex curvula*-Sippen in den Zentralalpen. *Flora* 189:277-286 [16]

Espinosa R (1933) Oekologische Studien über Kordillierenpflanzen. *Englers Botanische Jahrb* 65:121-211 [9]

Evans GR (1980) Phytomass, litter, and nutrients in montane and alpine grasslands, Craigieburn Range, New Zealand. In: Bencke U, Davis MR (eds) Mountain environment and subalpine tree growth. New Zealand Forest Service, Wellington, pp 95-110 [10]

- Eviner VT, Chapin FS (1997) Nitrogen cycle -- plant-microbial interactions. *Nature* 385:26-27 [10]
- Fahney BD (1974) Seasonal frost heave and frost penetration measurements in the Indian Peaks region of the Colorado Front Range. *Arct Alp Res* 6:63-70 [6]
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40:503-537 [9]
- Farquhar GD, Richards RA (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol* 11: 539-552 [11]
- Farrar JF (1988) Temperature and the partitioning and translocation of carbon. *Symp Soc Exp Biol* 42: 203-235 [12]
- Favarger C (1954) Sur le pourcentage des polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes Suisses. 8th Int Bot Congr (Paris) Sect 9-10:51-56 [16]
- Favarger C (1961) Sur l'emploi des nombres des chromosomes en géographie botanique historique. *Ber Geobot Inst ETH (Stiftung Rübel, Zürich)* 32:119-146 [2, 16]
- Felber F, Zhao G-F, Kùpfer P (1996) Étude de la variabilité génétique de la flouve alpine (*Anthoxanthum odoratum* A. & D. Löve) et du mêlèze (*Larix decidua* Miller) dans le'écocline subalpin-alpin. *Bull Murithienne* 114:179-185 [16]
- Fetene M, Gashaw M, Nauke P, Beck E (1998) microclimate and ecophysiological significance of the tree-like life-form of *Lobelia rynchopetalum* in a tropical alpine environment. *Oecologia* 113:332-340 [4]
- Field C, Chiariello N, Williams WE (1982) Determinants of leaf temperature in California Mimulus species at different altitudes. *Oecologia* 55:414-420 [9]
- Fischer FJF (1960) A discussion of leaf morphogenesis in *Ranunculus hirtus*. *N Z J Sci* 3:685-693 [14]
- Fisk MC, Schmidt SK (1995) Nitrogen mineralization and microbial biomass nitrogen dynamics in three alpine tundra communities. *Soil Sci Soc Am J* 59: 1036-1043 [10]
- Flenley JR (1979) The equatorial rain forest: a geological history. Butterworth, London [7]
- Flenley JR (1992) Ultraviolet-B insolation and the altitudinal forest limit. In: Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds) Nature and dynamics of forest savanna boundaries. Chapman and Hall, London. pp 273-282 [2]
- Flenley JR (1995) Cloud forest, the Messenerhebung effect, and ultraviolet insolation. In: Hamilton LS, Juvik JO, Scatena FN (eds) tropical montane cloud forests. *Ecol Stud*, Springer, New York. pp 150-155 [8]
- Fiint SD, Caldwell MM (1983) Influence of floral optical properties on the ultraviolet radiation environment of pollen. *Am J Bot* 70:1416-1419 [8]
- Fliri F (1975) Das Klima der Alpen im Raume von Tirol. Wagner, Innsbruck [3]
- Flohn H (1974) Contribution to a comparative meteorology of mountain areas. In: Ives JD, Barry RG (eds) Arctic and alpine environments. Methuen, London, pp 55-71 [3]
- Fonda RW, Bliss LC (1966) Annual carbohydrate cycles of alpine environments. Methuen, London, pp 55-71 [3]
- Fossati A (1980) Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. *Veröff Geobot Inst ETH (Stiftung Rübel, Zürich)* 73:1-193 [16]
- Fox JF (1981) Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature* 293:564-565 [4, 5]
- Francis D, Barlow PW (1988) Temperature and the cell cycle. *Symp Soc Exp Biol* 42:181-201 [14]
- Franz H (1979) Hochgebirgsökologie. Ulmer, Stuttgart [1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 15, 16]
- Franz H (1980) Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck [6, 15]
- Frey W (1977) Wechselseitige Beziehungen zwischen Schnee und Pflanze -- eine Zusammenstellung anhand von Literatur. *Mitt Eidgenöss Inst Schnee Lawinenforsch* 34 [5, 7]
- French HM (1996) The periglacial environment. Longman, Harlow, 2nd ed [6]
- Friedel H (1961) Schneedeckendauer und Vegetationsverteilungen im Gelände. *Mitt Forstl Bundes Versuchsanst Mariabrunn (Wien)* 59:317-369 [1, 4, 5]
- Friend AD, Woodward FI (1990) Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Adv Ecol Res* 20:59-124 [1, 11]
- Friend AD, Woodward FI, Switsur VR (1989) Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and $\delta^{13}C$ along altitudinal gradients in Scotland. *Funct Ecol* 3: 117-122 [11]
- Furrer G, Graf K (1978) Die subnivale Höhenstufe am Kilimandjaro und in den Anden Boliviens und Ecuadors. In: Troll C, Lauer W (eds) Geoecological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Steiner, Wiesbaden, pp 441-457 [6]
- Gale J (1972) Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations. *Ecology* 53:494-497 [3, 9, 11]
- Galen C (1990) Limits to the distributions of alpine tundra plants: herbivores and the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 59:355-358 [15]
- Galen C, Stanton ML (1995) Responses of snowbed plant species to changes in growing-season length. *Ecology* 76:1546-1557 [4, 5]
- Galen C, Stanton ML (1999) Seedling establishment in alpine buttercups under extremal manipulations of growing season length. *Ecology* 80:2033-2044 [5]

- Galland P (1982) Recherches sur les sols des pelouses alpines au parc national suisse. Bull Bodenkundl Ges Schweiz 6:137-144 [10]
- Galland P (1986) Croissance et strategie de reproduction de deux especes alpines: *Carex firma* L. et *Dryas octopetala* L. Bull Soc Neuchat Sci Nat 109:101-112 [15]
- Gamalei YV, van Bel AJE, Pakhomova MV, Sjutkina AV (1994) Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplastic minor-vein configuration. Planta 194: 443-453 [12]
- Gamper M (1981) Heutige Solifluktionsbeiträge von Erdströmen und klimamorphologische Interpretation fossiler Böden. Ergeb Wiss Untersuchungen Schweiz Nationalpark 15:355-443 [6]
- Gams H (1933) Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Der Begriff des alpinen Florenclements. Jahrb Verein Schutz Alpenpflanz Tiere 5:7-37 [2]
- Gams H (1963) Die Herkunft der hochalpinen Moose und Flechten. Jahrb Verein Schutz Alpenpflanz Tiere 28 [2]
- Gardes M, Dahlberg A (1996) Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question. New Phytol 133: 147-157 [10]
- Garnier BJ, Ohmura A (1968) A method of calculating the direct short wave radiation income of slopes. J Appl Meteorol 7:796-800 [4]
- Gauslaa Y (1984) Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. Holarct Ecol 7:1-78 [1, 4, 8]
- Geiger R (1965) The climate near the ground. Harvard University Press, Cambridge, MA [4, 5]
- Geissler P, Velluti C (1996) L'écocline subalpin-alpin: approche par les bryophytes. Bull Murithienne 114:171-177 [2]
- Germino MJ, Smith WK (1999) Sky exposure, crown architecture, and low-temperature photoinhibition in conifer seedlings at the alpine treeline. Plant Cell Environ 22:407-415 [7, 11]
- Germino MJ, Smith WK (2000) Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. Arct Antarct Alp Res 32:388-396 [7, 11]
- Geyger E (1985) Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Vegetation im nordwestargentinischen Andenhochland. Diss Bot 88 [1, 9, 11]
- Gigon A (1984) Typology and principles of ecological stability and instability. Mountain Res Dev 3:95-102 [17]
- Gjaerevoll O (1956) The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds I. Bruns, Trondheim [4]
- Gjaerevoll O (ed) (1990) Alpine plants. The Royal Norwegian Society of Sciences and Tapir Publishers, Trondheim [1, 2]
- Gjaerevoll O, Ryvarden L (1977) Botanical investigations on J.A.D. Jensens Nunatakker in Greenland. K Nor Vidensk Selsk Skr 4:1-40 [2]
- Gold WC, Bliss LC (1995) The nature of water limitations for plants in a high arctic polar desert. Ecosystems research report, vol 10. European Commission, Brussels, pp 149-155 [9]
- Goldstein G, Drake DR, Melcher P, Giambelluca TW, Iterau J (1996) Photosynthetic gas exchange and temperature-induced damage in seedlings of the tropical alpine species *Argyroxiphium sandwicense*. Oecologia 106: 298-307 [11]
- Goldstein G, Meinzer F, Monasterio M (1985) Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an Andean giant rosette species. Oecol Plant 6:263-275 [1, 9]
- Goldstein G, Meinzer FC, Rada F (1994) Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge, pp 129-149 [7]
- Goldstein G, Rada F, Azocar A (1985) Cold hardness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. Oecologia 68:147-152 [8]
- Goldstein G, Rada F, Canales MO, Zabala O (1989) Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. Acta Oecol Oecol Plant 10:359-370 [9, 11]
- Gonzalez JA (1985) El potencial agua en algunas plantas de altura y el problema del stress hídrico en alta montana. Lilloa 36:167-172 [9]
- Gonzalez JA (1991) The annual TNC (total non-structural carbohydrates) cycles in two high mountain species: *Woodsia montevidensis* and *Calandrinia acaulis*. Botanica Acta Ci Venez 42: 276-280 [12]
- Gonzalez JA, de Riera MQ, de Israilev LA (1993) Chlorophyll concentration and flavonoids in the fern *Woodsia montevidensis* in different light regimes at two altitudes in northwestern Argentina. Acta Oecol 14:839-846 [1, 8]
- Gottfried M, Pauli H, Grabherr G (1994) Die Alpen im "Treibhaus": Nachweis für das erwärmungsbedingte Höhersteigen der alpinen und nivalen Vegetation. Jahrb Ver Schutz Bergwelt 59:13-27 [17]
- Gottfried M, Pauli H, Grabherr G (1998) prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: a new view of the alpine-nival ecotone. Arctic Alp Res 30:207-221 [4]
- Graber WK, Siegwolf RTW, Nater W, Leonardi S (1996) Mapping the impact of anthropogenic depositions on high elevated alpine forests. EnvironSoftware 11:29-64 [10, 17]
- Grabherr G (1976) Der CO₂-Gaswechsel des immergrünen Zwergstrauches *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. in Abhängigkeit von Strahlung, Temperatur, Wasserstress und phänologischem Zustand. Photosynthetica 11:302-310 [4, 5]

- Grabherr G (1995) Renaturierung von natürlichen und künstlichen Erosionsflächen in den Hochalpen. Ber Reinh Tüxen Ges 7:37-46 [16, 17]
- Grabherr G (1997) The high mountain ecosystems of the alps. In Wielgolaski FE (ed) Ecosystems of the world, vol 3: Polar and alpine tundra. Elsevier, Amsterdam, pp 97-121 [1]
- Grabherr G, Brzoska W, Hofer H, Reisigl H (1980) Energiebindung und Wirkungsgrad der Nettoprimärproduktivität in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Ötztaler Alpen. Tirol. Oecol Plant 1: 307-316 [12]
- Grabherr G, Cernusca A (1977) Influence of radiation, wind, and temperature on the CO₂ gas exchange of the Alpine dwarf shrub community *Loiseleurietum cetrariorum*. *Photosynthetica* 11: 22-28 [11]
- Grabherr G, Gottfried M, Gruber A, Pauli H (1995) Patterns and current changes in alpine plant diversity. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Ecological studies, vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp167-181 [1, 2, 17]
- Grabherr G, Mähr E, Reisigl H (1978) Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Ötztaler Alpen. Tirol. Oecol Plant 13:227-251 [15, 16]
- Grabherr G, Pauli MGH (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature* 369:448 [17]
- Gracanic Z (1972) Die Böden der Alpen. In: R Granssen (ed) Bodengeographie mit besonderer Berücksichtigung der Böden Mitteleuropas. Köhler, Stuttgart, pp 172-195 [6]
- Grace J (1977) Plant response to wind. Academic Press, London [3, 4, 7]
- Grace J (1987) Climatic tolerance and the distribution of plants. *New Phytol* 106:113-130 [1]
- Grace J (1988) The functional significance of short stature in montane vegetation. In: Werger MJA, Van der Aart PJM, During HJ, Verhoeven JTA (eds) Plant form and vegetation structure. SPB Academic Publishers, The Hague, pp 201-209 [7, 8]
- Grace J (1989) Tree lines. *Philos Trans R Soc London (Biol)* 324:233-245 [1, 7]
- Grace J (1990) Cuticular water loss unlikely to explain treeline in Scotland. *Oecologia* 84:64-68 [7]
- Grace J, Norton DA (1990) Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree growth-rings. *J Ecol* 78:601-610 [7]
- Graumlich LJ, Brubaker LB (1995) Long-term records of growth and distribution of conifers: integration of paleoecology. In: Smith WK, Hinckley TM (eds) Ecophysiology of coniferous forests. Academic Press, San Diego, pp 37-62 [7]
- Gray DM, Male DH (eds) (1981) Handbook of snow. Principles, processes, management and use. Pergamon Press, Oxford [5]
- Greer DH (1978) Comparative ecophysiology of some snow tussock (*Chionochloa* spp) populations in Otago. PhD Theses, Dunedin, New Zealand [7]
- Grime JP (1979) Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester [15]
- Grime JP (1983) Prediction of weed and crop response to climate based upon measurements of nuclear DNA content. *Aspe Appl Biol* 4:87-98 [14]
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1988) Comparative plant ecology. Unwin Hyman, London [16]
- Gross M (1989) Untersuchungen an Fichten der alpinen Waldgrenze. *Diss Bot* 139 [7]
- Gruber F (1980) Die Verstaubung der Hochgebirgsböden im Glocknergebiet. In: Franz H (ed) Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978. Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröffentlichungen des Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck, pp 69-90 [6]
- Grulke NE, Bliss LC (1985) Growth forms, carbon allocation, and reproductive patterns of high arctic saxifrages. *Arct Alp Res* 17:241-250 [16]
- Gugerli F (1998) Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia* 114:60-66 [16]
- Gugerli F, Eichenberger K, Schneller JJ (1999) Promiscuity in populations of the cushion plant *Saxifraga oppositifolia* in the swiss Alps as inferred from random amplified polymorphic DNA (APD). *Mol Ecol* 8 :453-461 [2]
- Guisan A (1996) Alplandi: évaluer la réponse des plantes alpines aux changements climatiques à travers la modélisation des distributions actuelles et future de leur habitat potentiel. *Bull Murithienne* 114:187-196 [17]
- Guisan A, Hollen JI, Spichiger R, Tessier L (1995) Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Pennoscandian mountains (20 contributions). *Conservatoire Jardin Botaniques (Genève), Publ hors-série* 8, pp 1-184 [17]
- Guisan A, Theurillat JP, Kienast F (1998) Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *J Veg Sci* 9:65-74 [17]
- Gupta RK (1972) Boreal and arcto-alpine elements in the flora of western Himalaya. *Vegetatio* 24:159-175 [2]
- Gurevitch J (1992) Differences in photosynthetic rate in populations of *Achillea lanulosa* from two altitudes. *Funct Ecol* 6: 568-574 [11]
- Hadley EB, Rosen RB (1974) Carbohydrate and lipid contents of *Celmisia* plants in alpine snowbank and herb-

- field communities on Rock and Pillar Range, New Zealand. *Am midl Naturalist* 91:371-382 [12]
- Hadley JL, Smith WK (1983) Influence of wind exposure on needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming, USA. *Arct Alp Res* 15:127-135 [7]
- Hadley JL, Smith WK (1990) Influence of leaf surface wax and leaf area to water content ratio on cuticular transpiration in western conifers, USA. *Can J For Res* 20:1306-1311 [7]
- Hadley KS (1987) Vascular alpine plant distributions within the central and southern Rocky Mountains, USA. *Arct Alp Res* 19:242-251 [2]
- Hager J, Breckle SW (1985) Mikroklima der subalpinen Dornpflasterstufe Kretas. *Verh Ges Ökol* 13:671-676 [9]
- Halloy SRP (1981) La presión de anhídrido carbonico como limitante altitudinal de las plantas. *Lilloa* 35:159-167 [11]
- Halloy SRP (1982) Climatología y edafología de alta montaña en relación con la composición y adaptación de las comunidades bióticas (con especial referencia a las Cumbres Calchaquies, Tucuman, Argentina). PhD Thesis, San Miguel Tucuman. University Microfilm International, Ann Arbor, no 8502967 [1, 2, 4]
- Halloy SRP (1989) Altitudinal limits of life in subtropical mountains: what do we know? *Pacific Sci* 43:170-184 [2]
- Halloy SRP (1990) A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *J Veg Sci* 1:291-304 [2, 10, 15, 16]
- Halloy SRP (1991) Islands of life at 6000 m altitude: the environment of the highest autotrophic communities on earth (Socompa Volcano, Andes). *Arct Alp Res* 23:247-262 [1, 2, 15]
- Halloy SRP, Gonzalez JA (1993) An inverse relation between frost survival and atmospheric pressure. *Arct Alp Res* 25:117-123 [8]
- Halloy SRP, Mark AF (1996) Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. *J R Soc N Z* 26:41-78 [4, 7, 9]
- Hamerlynck EP, Smith WK (1994) Subnivean and emergent microclimate, photosynthesis, and growth in *Erythronium grandiflorum* Pursh, a snowbank geophyte. *Arct Alp Res* 26:21-28 [1, 5]
- Harris C (1981) Periglacial mass-wasting. A review of research. *Geogr Abstr (Norwich), Res Monogr Series* 4 [6]
- Hartman EL, Rottman ML (1987) Alpine vascular flora of the Ruby Range, West Elk Mountains, Colorado. *Great Basin Nat* 47:152-160 [2]
- Hartmann H (1957) Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. *Jahresber Naturf Ges Graubündens (Switzerland)* 86:3-168 [16]
- Haselwandter K (1979) Mycorrhizal status of ericaceous plants in alpine and subalpine areas. *New Phytol* 83: 427-431 [10]
- Haselwandter K (1987) Mycorrhizal infection and its possible ecological significance in climatically and nutritionally stressed alpine plant communities. *Angew Bot* 61:107-114 [6, 10]
- Haselwandter K, Read DJ (1982) The significance of a root-fungus association in two *Carex* species of high-alpine plant communities. *Oecologia* 53: 352-354 [10]
- Haselwandter K, Hofmann A, Holzmann IIP, Read DJ (1983) Availability of nitrogen and phosphorus in the nival zone of the alps. *Oecologia* 57:266-269 [5, 10]
- Häslser R (1982) Net photosynthesis and transpiration of *Pinus montana* on east and north facing slopes at alpine timberline. *Oecologia* 54:14-22 [7]
- Häslser R, Streule A, Turner H (1999) Shoot and root growth of young *Larix decidua* in contrasting microenvironments near the alpine timberline. *Phyton* 39:47-52 [7]
- Hatt M (1991) Samenvorrat von zwei alpinen Böden. *Ber Geobot Inst ETH (Stiftung Rübel, Zürich)* 57:41-71 [16]
- Hättenschwiler S, Handa T, Egli L, Asshoff R, Ammann W, Körner Ch (2002) Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytol* 156:363-375 [7]
- Hättenschwiler S, Smith WK (1999) Seedling occurrence in alpine treeline conifers: a case study from the Central Rocky Mountains, USA. *Acta Oecol* 20:219-224 [7]
- Haunold E, Gludovatz A, Richter E (1980) Stickstoffdynamik in einem alpinen Pseudogley unter Curvetulum. In: Franz H (ed) Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck, pp 131-153 [10]
- Havranek W (1972) Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze. *Angew Bot* 46:101-116 [7]
- Havström M, Callaghan TV, Jonasson S (1993) Differential growth responses *Cassiope tetragona*, an arctic dwarfshrub, to environmental perturbations among three contrasting high- and subarctic sites. *Oikos* 66:389-402 [16]
- Havström M, Callaghan TV, Jonasson S (1995) Effects of simulated climate change on the sexual reproductive effort of *Cassiope tetragona*. *Ecosyst Res Rep (European Commission, Brussels)* 10:109-114 [17]
- Hay RKM, Heide OM (1983) Specific photoperiodic stimulation of dry matter production in a high-latitude cultivar of *Poa pratensis*. *Physiol Plant* 57:135-142 [13]
- Headley EB, Bliss LC (1964) Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol Monogr* 34: 331-357 [12]

- Heber U, Bliigny R, Streb P, Douce R (1996) Photorespiration is essential for the protection of the photosynthetic apparatus of C3 plants against photoinactivation under sunlight. *Bot Acta* 109: 307- 315 [11]
- Hedberg I, Hedberg O (1979) Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33:297-307 [1, 2]
- Hedberg O (1957) Afro-alpine vascular plants. *Symb Bot Ups* 15:1-411 [2, 16]
- Hedberg O (1964) Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeogr Suec* 139 [1, 2, 7]
- Hedberg O (1970) Evolution of the afro-alpine flora. *Biotropica* 2:16-23 [2]
- Heer C, Körner Ch (2002) High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition. *BasicAppl Ecol* 3:39-47 [10]
- Hegg O, Feller U, Dahler W, Scherrer C (1992) Long term influence of fertilization in a Nardetum. *Vegetatio* 103: 151-158 [10]
- Heide OM (1985) Physiological aspects of climatic adaptation in plants with special reference to high-latitude environments. In: Kaurin A, Juntila O, Nilsen J (eds) *Plant production in the north*. Norwegian University Press, Tromsø, pp 1-22 [8]
- Heide OM (1990) Dual floral induction requirements in *Pheum alpinum*. *Ann Bot* 66:687-694 [16]
- Heide OM (1992) Flowering strategies of the high-arctic and high-alpine snow bed grass species *Phippsia algida*. *Physiol Plant* 85:606-610 [13]
- Heide OM (1994) Control of flowering and reproduction in temperate grassland. *New Phytol* 128:347-362 [16]
- Hellmers H, Genthe MK, Ronco F (1970) Temperature affects on growth and development of Engelmann spruce. *For Sci* 16:447-452 [7]
- Helm D (1982) Multivariate analysis of alpine snow-patch vegetation cover near Milner Pass, Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Arct Alp Res* 14:87-95 [4]
- Hemp A (2002) Ecology of the peridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. I. Altitudinal distribution. *Plant Ecol* 159:211-239 [1]
- Hemp A, Beck E (2001) *Erica excelsa* as a fire-tolerating component of Mt. Kilimanjaro's forests. *Phytocoenologia* 31:449-475 [3]
- Henrici M (1918) Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenen-Pflanzen. *Verh Naturforsch Ges Basel* 30:43-136 [1, 5, 11]
- Henrici M (1921) Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten. *Verh Naturforsch Ges Basel* 32:107-172 [11]
- Henry GHR, Molau U (1997) Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Glob Change Biol* 3:1-9 [16, 17]
- Henry GHR, Svoboda J (1994) Comparisions of grazed and non-grazed high-arctic sedge meadows. In: Svoboda J, Freedman B (eds) *Ecology of a polar oasis*. Captus Press Inc, New York. pp 193-194 [15]
- Henry GHR, Svoboda J, Freedman B (1990) Standing crop and net production of sedge meadows of an ungrazed polar desert oasis. *Can J Bot* 68:2660-2667 [15]
- Hermes K (1955) Die Lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze. *Kölnler geographische Arbeiten*, Heft 5. Geographisches Institut, Universität Köln [2, 7]
- Hermesh R, Acharya SN (1987) Reproductive response to three temperature regimes of four *Poa alpina* populations from the Rocky Mountains of Alberta, Canada. *Arct Alp Res* 19:321-326 [16]
- Hiesey WM, Milner HW (1965) Physiology of ecological races and species. *Annu Rev Plant Physiol* 16:203-216 [1, 11]
- Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii HS, Hirose T (2002) Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on mount Kinabalu, Malaysia. *Ecol Res* 17:305-313 [10, 11]
- Hnatiuk RJ (1978) The growth of tussock grasses on an equatorial high mountain and on two sub-antarctic islands. In: Troll C, Lauer W (eds) *Geoeological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains*. *Erdwissenschaftliche Forschung*, vol 11. Steiner, Wiesbaden, pp 159-190 [15]
- Hnatiuk RJ (1994) Plant form and function in alpine New Guinea. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 307-318 [13]
- Hnatiuk RJ, Smith JMB, McVean DN (1976) *Mt Wilhelm Studies 2. The climate of Mt Wilhelm*. Aust Nat Univ Press, Canberra [7]
- Hoch G, Körner Ch (2003) The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. *Oecologia* 135:10-21 [7]
- Hoch G, Popp M, Körner Ch (2002) Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* 98:361-374 [7]
- Hofer HR (1992) Veränderungen in der Vegetation von 14 Gipfeln des Berninagebietes zwischen 1905 und 1985. *Ber Geobot Inst ETH, Stiftung Rübel (Zürich)* 58:39-54 [17]
- Holstede RGM, Chilito EJ, Sandovals EM (1995a) Vegetative structure, microclimate, and leaf growth of al paramo tussock grass species, in undisturbed, burned and grazed conditions. *Vegetatio* 119:53-65 [15]
- Holstede RGM, Mondragon Castillo MX, Rocha Osorio CM (1995) Biomass of grazed, burned, and undisturbed Paramo grasslands, Colombia. I. Aboveground vegetation. *Arct Alp Res* 27:1-12 [15, 17]

- Holch AE, Hertel EW, Oakes WO, Whitwell HH (1941) Root habits of certain plants of the foothill and alpine belts of Rocky Mountain National Park. *Ecol Monogr* 11:327-345 [13]
- Holten JJ (1993) Potential effects of climatic change on distribution of plant species, with emphasis on Norway. In: Holten JJ, Paulsen G, Oechel WC (eds) Impacts of climatic change on natural ecosystems, with emphasis on boreal and arctic/alpine areas. NINA, Trondheim, pp 84-104 [17]
- Holtmeier FK (1974) Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht. Steiner, Wiesbaden [7]
- Holtmeier FK (1994) Ecological aspects of climatically-caused timberline fluctuations. Review and outlook. In: Beniston M (ed) Mountain environments in changing climates. Routledge, London, pp 220-233 [7]
- Holtmeier FK, Broll G (1992) The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Nivot Ridge, Colorado Front Range, U.S.A. *Arct Alp Res* 24:216-228 [4, 6, 7]
- Holzmann HP, Haselwandner K (1988) Contribution of nitrogen fixation to nitrogen nutrition in an alpine sedge community (*Caricetum curvulae*). *Oecologia* 76: 298-302 [10]
- Höner D, Breckle SW (1986) Untersuchungen zum Speicherstoff-Gehalt der Dornpolster in den Hochgebirgslagen Kretas (Griechenland). *Flora* 178: 297-305 [12]
- Hope GS (1976) Vegetation. In: Hope GS, Peterson JA, Radok U, Allison I (eds) The equatorial glaciers of New Guinea. Results of the 1971-73 Australian University expeditions to Irian Jaya: survey, glaciology, meteorology, biology and palaeoenvironments. Balkema, Rotterdam, pp 113-172 [6]
- Hope GS, Peterson JA, Radok U, Allison I (1976) The equatorial glaciers of New Guinea. Results of the 1971-73 Australian University expeditions to Irian Jaya: survey, glaciology, meteorology, biology and palaeoenvironments. Balkema, Rotterdam, pp 113-172 [10]
- Huber B (1956) Die Temperatur pflanzlicher Oberflächen. In: Ruhland W (ed) Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol 3. Springer, Berlin Göttingen Heidelberg, pp 285-292 [4]
- Huber F (1976) Respiratorische Kohlenstoffverbrauch alpiner Zwergstrauchbestände. In: Müller P (ed) Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Wien. NV Publ. The Hague, pp 31-35 [11]
- Hübl E (1985) Zu den nordischen Beziehungen der Vegetation der Alpen. *Flora* 176:309-323 [2]
- Hungerer KB, Kadereit JW (1998) The phylogeny and biogeography of *Gentiana* L. sect. *Ciminalis* (Adans.) Dumort.: a historical interpretation of distribution ranges in the European high mountains. *Respect Plant Ecol Evol Syst* 1:121-135 [2]
- Ingestad T (1981) Nutrition and growth of birch and grey alder seedlings in low conductivity solutions and at varied relative rates of nutrient addition. *Physiol Plant* 52: 454-466 [10]
- Inouye DW, Barr B, Armitage KB, Inouye BD (2000) Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proc Natl Acad Sci (US)* 97:1630-1633 [17]
- Inouye DW, McGuire AD (1991) Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change. *Am J Bot* 78:997-1001 [5]
- Isard SA (1983) Estimating potential direct insolation to alpine terrain. *Arct Alp Res* 15:77-89 [4]
- Isard SA (1986) Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Nivot Ridge, Front Range, Colorado, USA. *Arct Alp Res* 18:83-96 [4, 9]
- Isard SA, Belding MJ (1989) Evapotranspiration from the alpine tundra of Colorado, U.S.A. *Arct Alp Res* 21:71-82 [9]
- Ives JD (1978) Remarks on the stability of timberline. In: Troll C, Lauer W (eds) Geocological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Steiner, Wiesbaden 313-317 [7]
- Ives JD, Barry RG (eds) (1974) Arctic and alpine environments. Methuen, London [1, 3]
- Ives JD, Hansen-Bristow KJ (1983) Stability and instability of natural and modified upper timberline landscapes in the Colorado Rocky Mts, USA. *Mt Res & Dev* 3:149-155 [7]
- Izmailova NN (1977) Wasserhaushalt kryophiler Polsterpflanzen im östlichen Pamir. *Ekol Akad Nauk SSSR* 2:17-22 (in Russian) [1, 9]
- Jackson LE, Bliss LC (1982) Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, USA. *Arct Alp Res* 14:33-42 [2, 16]
- Jacot KA, Lüscher A, Nösberger J, Hartwig UA (2000a) Symbiotic N₂ fixation of various legume species along an altitudinal gradient in the Swiss Alps. *Soil Biol Biochem* 32:1043-1052 [10]
- Jacot KA, Lüscher A, Nösberger J, Hartwig UA (2000b) The relative contribution of symbiotic N₂ fixation and other nitrogen sources to grassland ecosystems along an altitudinal gradient in the Alps. *Plant Soil* 225:201-211 [10, 16]
- Jaeger CII, Monson RK (1992) Adaptive significance of nitrogen storage in *Bistorta bistortoides*, an alpine herb. *Oecologia* 92: 578-585 [10]
- Jaeger III CH, monsoon RK, Fisk MC, Schmidt SK (1999) Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology* 80:1883-

1891 [10]

James JC, Grace J, Hoard SP (1994) Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *J Ecol* 82:297-306 [7]

Järvinen A (1984) Patterns and performance in a *Ranunculus glacialis* population in a mountain area in Finnish Lapland. *Ann Bot Fenn* 21:179-187 [16]

Järvinen A (1987) Microtine cycles and plant production: what is cause and effect? *Oikos* 49:352-357 [15]

Jenny H (1926) Die alpinen Büden. *Denkschr Schweiz Naturforsch Ges* 63:295-344 [6]

Jerusch MC (1903) Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Eine Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage. Engelmann, Leipzig [2]

Jobbagy EG, Jackson RB (2000) Global controls of forest line elevation in the Northern and Southern Hemispheres. *Global Ecol Biogeogr* 9:253-268 [7]

Johanson U, Gehrke C, Björn LO, Callaghan TV (1995) The effects of enhanced UV-B radiation on the growth of dwarf shrubs in a subarctic heathland. *Funct Ecol* 9:713-719 [17]

Johnson DA, Caldwell MM (1975) Gas exchange of four arctic and alpine tundra plant species in relation to atmospheric and soil moisture stress. *Oecologia* 21:93-108 [9, 11]

Johnson DA, Caldwell MM (1976) Water potential components, stomatal function, and liquid phase water transport resistances of four arctic and alpine species in relation to moisture stress. *Physiol Plant* 36:271-278 [9]

Johnson DA, Rumbaugh MD (1986) Field nodulation and acetylene reduction activity of high-altitude legumes in the western United States. *Arctic Alp Res* 18:171-179 [10]

Johnson PL, Billings WD (1962) The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. *Ecol Monogr* 32:105-135 [2, 5, 6]

Jolls CL, Bock AH (1983) Seedling density and mortality patterns among elevations in *Sedum lanceolatum*. *Arctic Alp Res* 15:119-126 [2, 16]

Jonasson S (1986) Influence of frost heaving on soil chemistry and on the distribution of plant growth forms. *Geogr Ann* 68 A:185-195 [6]

Jonasson S (1989) Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos* 56: 121-131 [10]

Jonasson S (1992) Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos* 63:420-429 [16]

Jonasson S, Callaghan TV (1992) Root mechanical properties related to disturbed and stressed habitats in the Arctic. *New Phytol* 122:179-186 [6]

Jonasson S, Havstrom M, Jensen M, Callaghan TV

(1993) In situ mineralisation of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change. *Oecologia* 95: 179-186 [10]

Jonasson S, Michelsen A, Schmidt IK, Nielsen EV, Callaghan TV (1995) Microbial biomass C, N and P in two arctic soils and responses to addition of NPK fertilizer and sugar: implications for plant nutrient uptake. *Oecologia* 106: 507-515 [10]

Jonasson S, Sköld SE (1983) Influences of frost-heaving on vegetation and nutrient regime of polygon-patterned ground. *Vegetatio* 53:97-112 [6]

Jones HG (1992) Plants and microclimate. Cambridge University Press, Cambridge [11]

Jones HG, Flowers TJ, Jones MB (1989) Plants under stress. Cambridge University Press, Cambridge [8]

Jónsdóttir IS, Callaghan TV (1988) Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* 52:120-128 [13]

Jónsdóttir IS, Callaghan TV (1990) Intraclonal translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. using ¹⁵N and nitrate reductase assays. *New Phytol* 114:419-428 [16]

Jónsdóttir IS, Callaghan TV, Headley AD (1996) Resource dynamics within arctic clonal plants. *Ecol Bull* 45:53-64 [16]

Junttila O (1986) Effects of temperature on shoot growth in northern provenances of *Pinus sylvestris* L. *Tree Physiol* 1:185-192 [7]

Junttila O, Robbrecht R (1993) The influence of season and phenology on freezing tolerance in *Silene acaulis* L., a subarctic and arctic cushion plant of circumpolar distribution. *Ann Bot* 71:423-426 [8]

Kainmüller Ch (1975) Temperaturresistenz von Hochgebirgspflanzen. *Anz Math Naturwiss KI Österr Akad Wiss (Wien)*:67-75 [8]

kalin-Arroyo MT, Primack R, Armesto J (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer J Bot* 69:82-97 [16]

Kappen L, Sommerkorn M, Schroeter B (1995) Carbon acquisition and water relations of lichens in polar regions – potentials and limitations. *Lichenologist* 27:531-345 [5, 11]

Karlsson PS (1985) Photosynthetic characteristics and leaf carbon economy of a deciduous and an evergreen dwarf shrub: *Vaccinium uliginosum* L. and *V. vitis-idaea* L. *Holarct Ecol* 8:9-17 [5]

Karlsson PS (1992) Leaf longevity in evergreen shrubs: variation within and among European species. *Oecologia* 91:346-349 [13]

Karlsson PS (1994) Photosynthetic capacity and photosynthetic nutrient-use efficiency of *Rhododendron lapponicum* leaves as related to leaf nutrient status, leaf age and

branch reproductive status. *Funct Ecol* 8: 694-700 [10]

Karlsson PS, Nordell KO (1996) Effects of soil temperature on the nitrogen economy and growth of mountain birch seedlings near its presumed low temperature distribution limit. *Ecoscience* 3:183-189 [7, 10]

Kaspar TC, Bland WL (1992) Soil temperature and root growth. *Soil. Science* 154:290-298 [13]

Kaurin A (1985) Effects of light quality on frost hardening in *Poa alpina*. In: Kaurin A, Juntila O, Nilsen J (eds) Plant production in the north. Norwegian University Press Tromsø, pp 116-126 [12]

Kawano S, Masuda J (1980) The productive and reproductive biology of flowering plants. VII. Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis* (Thunb.) C. Tanaka (Liliaceae). *Oecologia* 45:307-317 [16]

Keller (1962) *Gewässerhaushalt des Festlandes. Eine Einführung in die Hydrogeographie.* Teubner, Leipzig [9]

Keller F, Körner Ch (2003) The role of photoperiodism in alpine plant development. *Arct Antarct Alp Res*, in press [16]

Kelley JJ Jr, Weaver DF, Smith BP (1968) The variation of carbon dioxide under the snow in the arctic. *Ecology* 49:358-361 [5]

Kern H (1975) Mittlere jährliche Verdunstungshöhen 1931-1960. *Schriften Bayerisches Landesamt Wasserwirtschaft (München)* 2 [9]

Kerner A (1869) Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. *Festschrift der 43. Jahresversammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte*, Wagner, Innsbruck, pp 29-45 [1, 7, 8]

Kerner A (1871) Der Einfluss der Winde auf die Verbreitung der Samen im Hochgebirge. *Z Dtsch Alpenverein*, issue of 1871:144-172 [16]

Kerner A (1898) *Pflanzenleben.* Bibliographisches Institut Leipzig [12]

Kessler M, Hohnwald S (1998) Bodentemperaturen innerhalb und ausserhalb bewaldeter und unbewaldeter Blockhalden in den bolivianischen Hochanden. *Erkundung* 52:54-62 [7]

Kevan PG (1975) Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers - Significance for pollination and insects. *Science* 189:723-726 [16]

Kikuzawa K, Kudo G (1995) Effects of the length of the snow-free period on leaf longevity in alpine shrubs: a cost-benefit model. *Oikos* 73:214-220 [1]

Kikvidze Z, Nakhutsrishvili G (1998) Facilitation in subalpine vegetation patches. *J Veg Sci* 9:261-264 [16]

Killham K (1994) *Soil ecology.* Cambridge University Press, Cambridge [10]

Klein RM (1978) Plants and near-ultraviolet radiation. *Bot Rev* 44:1-127 [8]

Klikoff LG (1968) Temperature dependence of mitochondrial oxidative rates of several plant species of the Sierra Nevada. *Bot Gaz* 129: 227-230 [11]

Klimes L, Klimesova J, Osbornova J (1993) Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: effect of burial. *Vegetatio* 109: 153-160 [12]

Klotz G (1990) *Hochgebirge der Erde und ihre Pflanzen- und Tierwelt.* Urania, Leipzig [1]

Klötzli FA (1991a) Dornpolster und Kissenpolster - zwei divergierende Adaptationen. *Festschrift Zoller, Diss Bot* 196:155-162 [2]

Klötzli FA (1991b) Niches of longevity and stress. In: Esser G, Overdieck D (eds) *Modern ecology: Basic and applied aspects.* Elsevier, Amsterdam, pp 97-110 [7]

Klug-Pümpel B (1982) Effects of microrelief on species distribution and phytomass variations in a Caricetum curvulae stand. *Vegetatio* 48:249-254 [5, 15]

Klug-Pümpel B (1989) Phytomasse und Nettoproduktion naturnaher und anthropogen beeinflusster alpiner Pflanzengesellschaften in den Hohen Tauern. In: Cernusca A (ed) *Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern.* Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogrammes, vol 13. Wagner, Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 331-356 [15]

Kogami H, Hanba YT, Kibe T, Terashima I, Masuzawa T (2001) CO₂ transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant Cell Environ* 24:529-538 [11]

Komarkova V (1993) Vegetation type hierarchies and landform disturbance in arctic Alaska and alpine Colorado with emphasis on snowpatches. *Vegetatio* 106:155-181 [4]

Körner Ch (1976) Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. *Verh Ges Ökol* 5:23-30 [4, 5, 9, 11]

Körner Ch (1977a) Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: Cernusca A (ed) *Alpine Grasheide Hohe Tauern.* Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 1. Wagner, Innsbruck, pp 69-81 [11]

Körner Ch (1977b) Evapotranspiration und Transpiration verschiedener Pflanzenbestände im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: Cernusca A (ed) *Alpine Grasheide Hohe Tauern.* Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 1. Wagner, Innsbruck, pp 47-68 [9]

Körner Ch (1980) Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. *Verh Ges Ökol* 8:451-461 [8, 9, 11, 17]

Körner Ch (1982) CO₂ exchange in the alpine sedge

Carex curvula as influenced by canopy structure, light and temperature. *Oecologia* 53:98-104 [7, 11]

Körner Ch (1984) Auswirkungen von Mineraldünger auf alpine Zwergsträucher. *Verh Ges Oekol* 12:123-136 [5, 10]

Körner Ch (1989a) Der Flächenanteil unterschiedlicher Vegetationseinheiten in den Hohen Tauern: eine quantitative Analyse großstäblicher Vegetationskartierungen in den Ostalpen. In: Cernusca A (ed) *Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern*. Veröffentlicht Österr MaB-Programms, vol 13. Österr Acad Wiss and Wagner, Innsbruck, pp 33-47 [2]

Körner Ch (1989b) The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison. *Oecologia* 81:379-391 [5, 7, 10, 13]

Körner Ch (1989c) Der CO₂-Gaswechsel verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel. II. Photosynthetische Kohlenstoffbindung des Bestandes. In: Cernusca A (ed) *Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern*. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms, vol 13. Österr Acad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 357-369 [11]

Körner Ch (1991) Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Funct Ecol* 5:162-173 [1, 7, 12]

Körner Ch (1992) Response of alpine vegetation to global climate change. *CATENA Suppl* 22:85-96 [17]

Körner Ch (1993) Das "Ökosystem Polsterpflanze": Recycling und Aircondition. *Biol Unserer Zeit* 23:353-355 [4, 6, 9]

Körner Ch (1994a) Biomass fractionation in plants: a reconsideration of definitions based on plant functions. In: Roy J, Garnier E (eds) *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. SPB Academic Publishers, The Hague, pp 173-185 [2, 7, 9, 12]

Körner Ch (1994b) Impact of atmospheric changes on high mountain vegetation. In: Beniston M (ed) *Mountain environments in changing climates*. Routledge, London, pp 155-166 [17]

Körner Ch (1995) Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Ecological studies, vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 45-62 [1, 2, 4, 8]

Körner Ch (1998a) Are-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459 [7]

Körner Ch (1998b) Alpine plants: stressed or adapted? In: Press MC, Scholes JD, Barker MG (eds) *Physiological plant ecology*. Blackwell Science, Oxford pp 297-311 [1]

Körner Ch (2000) Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends*

Ecol Evol 15:513-514 [2]

Körner Ch (2002) Mountain biodiversity, its causes and function: an overview. In: Körner Ch, Spehn EM (eds) *Mountain biodiversity. A global assessment*. Parthenon, New York, pp 3-20 [2]

Körner Ch, Allison A, Hilscher H (1983) Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *Flora* 174:91-135 [1, 3, 4, 7, 8, 9, 11, 12]

Körner Ch, Bannister P, Mark AF (1986) Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* 69:577-588 [3, 4, 7, 9, 12]

Körner Ch, Cochrane P (1983) Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia. *Acta Oecol Oecol Plant* 4:117-124 [4, 7]

Körner Ch, Cochrane PM (1985) Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia* 66:443-455 [7, 9, 10]

Körner Ch, De Moraes JAPV (1979) Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecol Plant* 14:109-120 [4, 9, 15]

Körner Ch, Diemer M (1994) Evidence that plants from high altitudes retain their greater photosynthetic efficiency under elevated CO₂. *Funct Ecol* 8:58-68 [17]

Körner Ch, Diemer M, Schläppi B, Niklaus P, Arnone J (1997) The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. *Acta Oecol* 18: 165-175 [10, 12, 17]

Körner Ch, Diemer M, Schläppi B, Zimmermann L (1996) Responses of alpine vegetation to elevated CO₂. In: Koch GW, Mooney HA (eds) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, p 177-196 [6]

Körner Ch, Diemer M (1987) In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Funct Ecol* 1:179-194 [3, 11, 12, 17]

Körner Ch, Farquhar GD, Roksandic Z (1988) A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia* 74: 623-632 [11]

Körner Ch, Larcher W (1988) Plant life in cold climates. *Symp Soc Exp Biol* 42:25-57 [1, 3, 5, 7, 8, 9, 11, 12, 14]

Körner Ch, Farquhar GD, Wong SC (1991) Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia* 88:30-40 [1, 2, 3, 9, 11, 17]

Körner Ch, Hättenschwiler S (1998) Die Alpen und das CO₂ Problem. *Biologische Perspektiven*. vdf, Zürich [17]

Körner Ch, Mayr R (1981) Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 metres above sea level. In: Grace J, Ford ED, Jarvis PG (eds) *Plants and their*

atmospheric environment. Blackwell, Oxford, pp 205-218 [7, 9]

Körner Ch, Neumayer M, Pelaez Menendez-Riedl S, Smeets-Scheel A (1989a) Functional morphology of mountain plants. *Flora* 182: 353-383 [8, 9, 10, 11, 12, 13, 14]

Körner Ch, Meusel H (1986) Zur ökophysiologischen und ökogeographischen Differenzierung nah verwandter *Carlina*-Arten. *Flora* 178:209-232 [2]

Körner Ch, Paulsen J, Pelaez-Riedl S (2003) A bioclimatic characterization of Europe's alpine areas. In: Nagy L, Grabherr G, Körner Ch, Thompson DBA (eds) *Alpine biodiversity in Europe*. Ecological studies, vol 167, Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 13-30 [4]

Körner Ch, Pelaez Menendez-Riedl S (1989) The significance of developmental aspects in plant growth analysis. In: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishers, The Hague, pp 141-157 [1, 10, 11, 14]

Körner Ch, Pelaez Menendez-Riedl S, John PCL (1989b) Why are Bonsai plants small? A consideration of cell size. *Aust J Plant Physiol* 16:443-448 [8, 14]

Körner Ch, Pelaez-Riedl S, van Bel AJE (1995) CO₂ responsiveness of plants: a possible link to phloem loading. *Plant Cell Environ* 18:595-600 [7, 12]

Körner Ch, Renhardt U (1987) Dry matter partitioning and root length /leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia* 74:411-418 [8, 9, 10, 12, 16]

Körner Ch, Scheel JA, Bauer H (1979) Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13: 45-82 [11]

Körner Ch, Spehn EM (eds) (2002) *Mountain biodiversity. A global assessment*. Parthenon, New York

Körner Ch, Wieser G, Cernusca A (1989c) Der Wasserhaushalt waldfreier Gebiete in den österreichischen Alpen zwischen 600 und 2600 m Höhe. In: Cernusca A (ed) *Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern*. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 13. Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 13:119-153 [9, 17]

Körner Ch, Wieser G, Guggenberger H (1980) Der Wasserhaushalt eines alpinen Rasens in den Zentralalpen. In: Franz H (ed) *Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt*. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck, pp 243-264 [9]

Körner Ch, Woodward FI (1987) The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. II. Field studies in *Poa species* between 600 and 3200 m altitude. *Oecologia* 72:279-283 [13]

Krašan F (1882) Über den kombinierten Einfluß der Wärme und des Lichtes auf die Dauer der jährlichen Periode der Pflanzen. Ein Beitrag zur Nachweisung der ursprünglichen Heimatzone der Arten. *Bot Jahrbuch* 3: 74-128 [12]

Kraus G (1869) Einige Beobachtungen über den Einfluß des Lichts und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. *Jahrb Wiss Bot* 7:511-531 [12]

Kudo G (1992) Effect of snow-free duration on leaf life-span of four alpine plant species. *Can J Bot* 70:1634-1688 [5, 13]

Kudo G (1992) Performance and phenology of alpine herbs along a snow-melting gradient. *Ecol Res* 7:297-304 [16]

Kudo G (1993) Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *Am J Bot* 80:1300-1304 [16]

Kudo G (1996a) Intraspecific variation of leaf traits in several deciduous species in relation to length of growing season. *Ecoscience* 3(4):483-489 [12, 13]

Kudo G (1996b) Effects of snowmelt timing on reproductive phenology and pollination process of alpine plants. *Mem Natl Inst Polar Res (Tokyo)*, Spec Issue 51:71-82 [16]

Kudo G, Ito K (1992) Plant distribution in relation to the length of the growing season in a snow-bed in the Taisetsu Mountains, northern Japan. *Vegetatio* 98:165-174 [4]

Kullman L (1989) Geological aspects of episodic permafrost expansion in North Sweden. *Geogr Ann* 71 A:255-262 [6]

Kume A, Ino Y (1993) Comparison of ecophysiological response to heavy snow in two varieties of *Aucuba japonica* with different areas of distribution. *Ecol Res* 8:111-121 [5]

Laine K, Malila E, Siiruaenen M (1995) How is annual climatic variation reflected in the production of germinable seeds of arctic and alpine plants in the northern Scandes? *Ecosystems research report (European Commission, Brussels)* 10:89-95 [16]

LaMarche VC, Mooney HA (1972) Recent climatic change and development of bristlecone pine (*P. longaeva Bailey*) krummholz zone, Mt. Washington, Nevada. *Arct Alp Res* 4:61-72 [7]

Lambers H, Van der Werf A (1989) Variation in the rate of root respiration of two *Carex* species: a comparison of four related methods to determine the energy requirements for growth, maintenance and ion uptake. In: Loughman BC et al (eds) *Structural and functional aspects of transport in roots*. Kluwer, Dordrecht, pp 131-135 [11]

Landolt E (1967) Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. *Bot Jb* 86:463-480 [16]

Landolt E (1983) Probleme der Höhenstufen in den

Alpen. Botanica Helv 93:255-268 [2]

Lange OL (1959) Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretianischer Wüsten- und Savannenpflanzen. Flora 147:595-651 [8]

Lange OL (1961) Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahreslauf. Flora 56:666-683 [8]

Lange OL, Lange R (1963) Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costa Brava, Spanien). Flora 153:387-425 [8]

Lange OL, Metzner H (1965) Lichtabhängiger Kohlenstoff-Einbau in Flechten bei tiefen Temperaturen. Naturwissenschaften 52: 191 [11]

Langlet O (1971) Two hundred years geneecology. Taxon 20:653-722 [1]

Larcher W (1957) Frostrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Veröff. Mus Ferdinandeum (Innsbruck) 37:49-81 [5, 9]

Larcher W (1963a) Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. Ber Naturwiss-Med Verein Innsbruck 53:125-137 [7]

Larcher W (1963b) Zur Frage des Zusammenhanges zwischen Austrocknungsresistenz und Frostharte bei Immergrünen. Protoplasma 57:569-587 [8]

Larcher W (1967) Die Berge -- einzigartiges Versuchsfeld der Natur. Jahrb Vereins Schutze Alpenpflanzen Tiere 32:1-7 [1]

Larcher W (1969) The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. Photosynthetica 3: 167-198 [11]

Larcher W (1970) Aufgaben und Möglichkeiten ökophysiologischer Forschung im Gebirge. Mitt Ostalp Dinarische Ges Vegetationskd 11:95-100 [1]

Larcher W (1972) Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. Ber Dtsch Bot Ges 85:315-327 [9]

Larcher W (1975) Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der venezolanischen Anden. Anz Math Naturwiss Kl Österr Akad Wiss (Wien) 11:194-213 [1, 7, 9]

Larcher W (1977) Ergebnisse des IBP-Projekts "Zwergstrauchheide Patscherkofel". Sitzungsber Österr Akad Wiss (Wien) Math Naturwiss Kl Abt I 186:301-371 [1, 4, 6, 8, 9, 10, 11, 15]

Larcher W (1980) Klimastress im Gebirge Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. Rheinisch Westfäl Akad Wiss (Düsseldorf) Naturwiss Vortr 291:49-88 [1, 4, 5, 8, 16]

Larcher W (1981) Resistenzphysiologische Grundlagen der evolutiven Kälteakklimatisierung von Sprosspflanzen. Plant Syst Evol 137:145-180 [1]

Larcher W (1983) Ökophysiologische

Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen. Ber Dtsch Bot Ges 96:73-85 [11]

Larcher W (1985a) Winter stress in high mountains. Ber Eidgenöss Anst Forstl Versuchswes 270:11-20 [5, 7]

Larcher W (1985b) Six chapters on freezing resistance. In: Sorauer P (founder) Handbuch der Pflanzenkrankheiten, vol 1(5)7. Parey, Berlin, pp 107-287 [8]

Larcher W (1987) Stress bei Pflanzen. Naturwiss 74:158-167 [8]

Larcher W (1994) Hochgebirge: An den Grenzen des Wachstums. In: Morawetz W (ed) Ökologische Grundwerte in Österreich. Österr Akad Wiss Wien, pp 304-343 [1]

Larcher W (2003) Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups, 4th edn. Springer, Berlin Heidelberg New York [8, 9]

Larcher W (1996) Das Verpflanzungsexperiment als Forschungsansatz für phänologische Analysen: Reproduktive Entwicklung von Rotschwingelgras in 600 m und 1920 m Meereshöhe. Weiter Leben for 1996, 1-2:125-140 [16]

Larcher W, Bauer H (1981) Ecological significance of resistance to low temperature. Encyclopedia of plant physiology, vol 12A(1). Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 403-437 [8]

Larcher W, Siegwolf R (1985) Development of acute frost drought in *Rhododendron ferrugineum* at the alpine timberline. Oecologia 67:298-300 [4, 5, 8, 9]

Larcher W, Vareschi V (1988) Variation in morphology and functional traits of *Dictyonema glabratum* from contrasting habitats in the Venezuelan Andes. Lichenologist 20: 269-277 [11]

Larcher W, Wagner J (1976) Temperaturgrenzen der CO₂-Aufnahme und Temperaturreistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand. Oecol Plant 11:361-374 [4, 8, 11]

Larcher W, Wagner J (1983) Ökologische Zeigerwert und physiologische Konstitution von *Sempervivum montanum*. Verh Ges Ökol 11:253-264 [2, 11]

Larigauderie A, Körner Ch (1995) Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. Ann Bot 76: 245-252 [11, 17]

Larson RA, Garrison WJ, Carlson RW (1990) Differential responses of alpine and non-alpine *Aquilegia species* to increased ultraviolet-B radiation. Plant Cell Environ 13:983-987 [8]

Lauer W (1988) Zum Wandel der Vegetationszonierung in den Lateinamerikanischen Tropen seit dem Höhepunkt der letzten Eiszeit. In: Buchholz HJ, Gerold G (eds) Jahrbuch der Geographischen Gesellschaft zu Hannover, Lateinamerikaforschung, Hannover. Selbstverlag der Geographischen Gesellschaft, Hannover, pp 1-45 [2, 7]

Lauscher F (1966) Die Tagesschwankung der

Lufttemperatur auf Höhenstationen in allen Erdteilen. In: Steinhauser F (ed) 60.-62. Jahresbericht des Sonnblick-Vereins für die Jahre 1962-1964. Kommissionsverlag Springer, Wien, pp 3-17 [3]

Lauscher F (1976) Weltweite Typen der Höhenabhängigkeit des Niederschlags. *Wetter Leben* 28:80-90 [3]

Lauscher F (1976/1977) Ergebnisse der Beobachtungen an den nordchilenischen Hochgebirgsstationen Collahuasi und Chuquicamata. 74./75. Jahresbericht des Sonnblickvereines für die Jahre 1976-1977. Kommissionsverlag Springer, Wien, pp 43-67 [3]

Lautenschlager-Fleury D (1955) Über die Ultraviolett-durchlässigkeit von Blattepidermen. *Ber Schweiz Bot Ges* 65:343-386 [8]

Lavin M (1983) Floristics of the upper Walker River, California and Nevada. *Great Basin Nat* 43:93-130 [2]

Lawler DM (1988) Environmental limits of needle ice: a global survey. *Arct Alp Res* 20:137-159 [6]

Ledgard NJ, Baker NJ (1988) Mountain forestry. 30 years research in the Craigieburn Range, Forest research Institute Christchurch, New Zealand, Bulletin no. 145 [7]

Lee DW, Lowry JB (1980) Solar ultraviolet on tropical mountains: Can it affect plant speciation? *Am Nat* 115:880-883 [8]

Lescia P, Antibus RK (1986) Mycorrhizae of alpine fell-field communities on soils derived from crystalline and calcareous parent materials. *Can J Bot* 64: 1691-1697 [10]

Leuschner C, Schulte M (1991) Microclimatological investigations in the tropical alpine shrubs of Maui, Hawaii: evidence for a drought-induced alpine timberline. *Pac Sci* 45:152-168 [9]

Leuschner Ch (1996) Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world: elevation, structure and floristics. *Vegetatio* 123:193-206 [7]

Li MH, Hoch G, Kömer Ch (2002) source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees* 16:331-337 [7]

Lipp CC, Goldstein G, Meinzer FC, Niemczura W (1994) Freezing tolerance and avoidance in high elevation Hawaiian plants. *Plant Cell Environ* 17:1035-1044 [1, 8]

Lipson DA, Monson RK (1998) plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events. *Oecologia* 113:406-414 [10]

Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK (1999) Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology* 80:1623-1631 [10]

Litaor MI (1988) Soil solution chemistry in an alpine watershed front range, Colorado, USA. *Arct Alp Res* 20:485-491 [6]

Löffler E (1975) Beobachtungen zur periglazialen Höhenstufe in den Hochgebirgen von Papua New Guinea. *Erdkunde Arch Wiss Geogr* 29:285-292 [6]

Lohr PL (1919) Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. PhD Thesis, Universität Basel [9]

Loope LL, Medeiros AC (1994) Biotic interactions in Hawaiian high elevation ecosystems. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 337-354 [16]

Loris K (1981) Dickenwachstum von Zirbe, Fichte und Lärche an der alpinen Waldgrenze/Patscherkofel. Ergebnisse der Dendrometermessungen 1976-79. Mitt Forst Bundes Versuchsanst Wien 142:416-441 [7]

Löschn R (1994) Photosynthetic characteristics of high-mountain endemic species from mid-Atlantic islands as functional adaptations to their peculiar habitat. *Rev Valdotaïne IIlist Nat Suppl* 48:405-409 [11]

Lüscher R, Kappen L, Wolf A (1985) Productivity and temperature biology of two snowbed bryophytes. *Polar Biol* 1:243-248 [5]

Löve D (1970) Subarctic and subalpine: where and what? *Arct Alp Res* 2:63-73 [2, 7]

Lovett GM, Kinsman JD (1990) Atmospheric pollutant deposition to high-elevation ecosystems. *Atm Environ* 24A(11):2767-2786 [17]

Lüdi W (1933) Keimungsversuche mit Samen von Alpenpflanzen. *Mitt Naturforsch Ges Bern* (for 1932), pp 46-50 [16]

Lüdi W (1936) Experimentelle Untersuchungen an alpinen Vegetation. *Ber Schweiz Bot Ges* 46: 632-681 [10]

Lüdi W (1938) Mikroklimatische Untersuchungen an einem Vegetationsprofil in den Alpen von Davos III. *Ber Geobot Inst ETH, Stift Rübel*, issue 1938:29-49

Lütz C (1987) Cytology of high alpine plants. II. Microbiology activity in leaves of *Ranunculus glacialis* L. *Cytologia* 52:679-686 [8, 12]

Luzar N, Gottsberger G (2001) Flower heliotropism and floral heating of five alpine plant species and the effect on flower visiting in *Ranunculus montanus* in the Austrian Alps. *Arct Antarct Alp Res* 33:93-99 [16]

Mabberley DJ (1986) Adaptive syndromes of the afroalpine species of *Dendrosenecio*. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, New York, pp 81-102 [2]

Mächler F, Nösberger J (1977) Effect of light intensity and temperature on apparent photosynthesis of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens* L. *Oecologia* 31: 73-78 [11]

Mähr E, Grabherr G (1983) Wurzelwachstum und -produktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulac*) der Hochalpen. In: Böhm W, Kutschera L, Lichtenegger E (eds) *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung*.

Bundesanstalt Alpenländische Landwirtschaft, Gumpenstein-Irdning (Austria), pp 405-416 [13, 15]

Mähringer W (1964) Untersuchungen von Boden- und Felstempereuren auf dem Hohen Sonnblick (3100 m). 60.-62. Jahresbericht des Sonnblick-Vereines, 1962-1964. Kommissionsverlag Springer, Wien, pp 17-31 [4]

Malyshev L (1993) Levels of the upper forest boundary in northern Asia. *Vegetatio* 109:175-186 [7]

Mancinelli RL (1984) Population dynamics of alpine tundra soil bacteria. Nivot Ridge, Colorado Front Range, U.S.A. *Arct Alp Res* 16:185-192 [6]

Marchand PJ (1991) Life in the cold. 2nd edn. University Press of New England, Hannover [3, 4, 5, 7]

Marchand PJ, Chabot BF (1978) Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington, New Hampshire. *Arct Alp Res* 10:105-116 [7]

Mariko S, Bekku Y, Koizumi II (1994) Efflux of carbon dioxide from snow-covered forest floors. *Ecol Res* 9:343-350 [5]

Mark AF (1970) Floral initiation and development in New Zealand alpine plants. *N Z J Bot* 8:67-75 [16]

Mark AF (1975) Photosynthesis and dark respiration in three alpine snow tussocks (*Chionochoa* spp.) under controlled environments. *N Z J Bot* 13:93-122 [1, 4, 11]

Mark AF (1994) Patterned ground activity in a southern New Zealand high-alpine cushionfield. *Arct Alp Res* 26:270-280 [6]

Mark AF, Adams NM (1979) New Zealand alpine plants. Reed, Wellington [2]

Mark AF, Dickenson KJM, Hofstede RGM (2000) Alpine vegetation, plant distribution, life forms, and environments in a perhumid New Zealand region: oceanic and tropical high mountain affinities. *Arct Antarct Alp Res* 32:240-254 [2]

Mark AF, Holdsworth DK (1979) Yield and macronutrient content of water in relation to plant cover from the snow tussock grassland zone of eastern and central Otago, New Zealand. *Prog Water Technol* 11:449-462 [9]

Mark AF, Holdsworth DK (1979) Yield and macronutrient content of water in relation to plant cover from the snow tussock grassland zone of Eastern and Central Otago, New Zealand. *Prog Water Technol* 11:449-462 [17]

Mark AF, Rowley J, Holdsworth DK (1980) Water yield from high-altitude snow tussock grassland in Central Otago. *Tussock Grassl Mt Lands Inst Rev (N Z)* 38:21-33 [9, 17]

Markgraf V (1969) Moorkundliche und vegetationsgeschichtliche Untersuchungen an einem Moorsee an der Waldgrenze im Wallis. *Bot Jahrb* 89:1-63 [7]

Masuzawa T (1987) A comparison of the photosynthetic activity of *Polygonum weyrichii* var. alpinum under field conditions at the timberline of Mt. Fuji and in the laboratory. *Bot Mag Tokyo* 100:103-108 [1]

Matson PA, Harriss RC (1988) Prospects for aircraft-based gas exchange measurements in ecosystem studies. *Ecology* 69:1318-1325 [11]

Matsuoka N (1994) Continuous recording of frost heave and creep on a Japanese alpine slope. *Arct Alp Res* 26:245-254 [6]

Maupetit F, Wagenbach D, Weddelling P, Delmas RJ (1995) Seasonal fluxes of major ions to a high altitude cold alpine glacier. *Atm Environ* 29:1-9 [5]

Mawson BT, Cummins WR (1989) Thermal acclimation of photosynthetic electron transport activity by thylakoids of *Saxifraga cernua*. *Plant Physiol* 89: 325-332 [11]

May DS, Villarreal HM (1974) Altitudinal differentiation of the Hill Reaction in populations of *Taraxacum officinale* in Colorado. *Photosynthetica* 8: 73-77 [11]

McCracken JJ, Wardle P, Benecke U, Buxton RP (1985) Winter water relations of tree foliage at timberline in New Zealand and Switzerland. *Ber Eidgenöss Anst Forstl Versuchswes* 270:85-93 [7, 8]

McCutchan C, Monson RK (2001) Night-time respiration rate and leaf carbohydrate concentrations are not coupled in two alpine perennial species. *New Phytol* 149:419-430 [11]

McGraw JB (1985a) Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes: relative response to competitors. *New Phytol* 100:233-241 [5]

McGraw JB (1985b): Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. III Environmental factors and plant growth. *Arct Alp Res* 17:229-239 [5]

McGraw JB (1995) Patterns and causes of genetic diversity in arctic plants. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. Ecological studies, vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 33-43 [5]

McIntire EJB, Hik DS (2002) Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*). *J Ecol* 90:348-359 [15]

McNulty AK, Cummins WR, Pellizzar A (1988) A field survey of respiration rates in leaves of arctic plants. *Arctic* 41: 1-5 [11]

Medina E, Delgado M (1976) Photosynthesis and night CO₂ fixation in *Echeveria columbiana* v. Poellnitz. *Photosynthetica* 10:155-163 [2, 9, 11]

Meinzer FC, Goldstein GH, Rundel PW (1985) Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecologia* 65:278-283 [1, 9]

Meinzer FC, Goldstein G, Rada F (1994) Paramo microclimate and leaf thermal balance of Andean giant rosette plants. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press,

Cambridge, pp 45-59 [4]

Merxmüller H (1952-1954) Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Jahrb Verein Schutz Alpenpflanz Tiere 17:88-105, 18:135-158, 19:97-139 [2]

Merxmüller H, Poelt J (1954) Beiträge zur Florengeschichte der Alpen. Ber Bayer Bot Ges 30:91-101 [2]

Messerli B (1983) Stability and instability of mountain ecosystems: introduction to a workshop sponsored by the United Nations University. Mountain Res Dev 3:81-94 [2]

Messerli B, Ives JD (1984) Mountain ecosystems: stability and instability. Mountain Res Development 3 (2, Spec Issue) [17]

Messerli B, Ives JD (1997) Mountains of the world -- a global priority. Parthenon, Carnforth [17]

Meteorst (1995) Meteororm, Verzeichnis der Globalstrahlung und der Temperatur für die Gemeinden der Schweiz. Bundesamt für Energiewirtschaft, Bern

Meurk CD (1978) Alpine phytomass and primary productivity in Central Otago, New Zealand. N Z J Ecol 1:27-50 [15]

Michaelis P (1934) Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes. Jahrb Wiss Bot 80:169 [7]

Michaelis P (1934) Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. V. Osmotischer Wert und Wassergehalt während des Winters in den verschiedenen Höhenlagen. Jahrb Wiss Bot 80:336 [8]

Michelsen A, Jonasson S, Sleep D, Havström M, Callaghan TV (1996b) Shoot biomass, $\delta^{13}C$, nitrogen and chlorophyll responses of two arctic dwarf shrubs to in situ shading, nutrient application and warming simulating climatic change. Oecologia 105:1-12 [11]

Michelsen A, Schmidt IK, Jonasson S, Quarmby C, Sleep D (1996) Leaf ^{15}N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. Oecologia 105: 53-63 [10]

Miehe G (1989) Vegetation patterns on Mount Everest as influenced by monsoon and foehn. Vegetatio 79:21-32 [2, 7]

Miehe G (1991) Der Himalaya, eine multizonale Gebirgsregion. In: Walter H, Breckle S-W (eds) Ökologie der Erde vol 4. Fischer. Stuttgart, pp 181-230 [2]

Miehe G, Miehe S (1994) Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. Phytocoenologia 24:53-110 [7]

Mikola P (1962) Temperature and tree growth near the northern timber line. In: Kozłowski TT (ed) Tree growth. Ronald, New York, pp 265-274 [7]

Miller AF, Bowman WD (2002) Variation in nitrogen¹⁵ natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occur-

ring alpine species: do species partition by nitrogen form? Oecologia 130:609-616 [10]

Miller PC, Stoner WA, Ehleringer JR (1978) Some aspects of water relations of arctic and alpine regions. In: Tieszen LL (ed) Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra. Ecological studies, vol 29. Springer, Berlin Heidelberg New York, 343-357 [9]

Miroslavov EA, Kravkina IM (1991) Comparative analysis of chloroplasts and mitochondria in leaf chlorenchyma from mountain plants grown at different altitudes. Ann Bot 68: 195-200 [11, 14]

Miroslavov EA, Kravkina IM, Bubolo LS (1991) Structural aspects of plant adaptation to high altitudes and Far North. Ecologia 4: 35-42 [11]

Moen J (1993) Positive versus negative interactions in a high alpine block field: Germination of *Oxyria digyna* seeds in a *Ranunculus glacialis* community. Arct Alp Res 25:201-206 [16]

Molau U (1993) Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. Arct Alp Res 25:391-402 [5, 6]

Molau U (1997) Responses to natural climatic variation and experimental warming in two tundra plant species with contrasting life forms: *Cassiope tetragona* and *Ranunculus nivalis*. Glob Change Biol 3:97-107 [17]

Molau U, Larsson EL (2000) Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradients in Swedish Lapland. Can J Bot 78:728-747 [16]

Monasterio M (1986) Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean desert paramo. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, pp 49-80 [2, 7, 8, 9]

Monasterio M, Sarmiento L (1991) Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. TREE 6:387-392 [1]

Mooney HA, Billings WD (1960) The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. Am J Bot 47: 594-598 [12]

Mooney HA, Billings WD (1961) Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Ecol Monographs 31:1-29 [8, 10, 11, 13, 16]

Mooney HA, Billings WD (1965) Effects of altitude on carbohydrate content of mountain plants. Ecology 46:750-751 [8, 12]

Mooney HA, Billings WD, Hillier RD (1965) Transpiration rates of alpine plants in the Sierra Nevada of California. Am Midl Nat 74:374-386 [9]

Mooney HA, Strain BR, West M (1966) Photosynthetic efficiency at reduced carbon dioxide tensions. Ecology 47:490-491 [11, 17]

Mooney HA, Wright RD, Strain BR (1964) The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zona-

tion in the White Mountains of California. *Am Midl Nat* 72:281-297 [7, 11]

Morales D, Jimenez MS, Iriarte J, Gil F (1982) Altitudinal effects on chlorophyll and carotenoid concentrations in gymnosperms leaves. *Photosynthetica* 16:362-372 [8]

Morecroft MD, Marrs RH, Woodward FI (1992b) Altitudinal and seasonal trends in soil nitrogen mineralization rate in the Scottish Highlands. *J Ecol* 80: 49-56 [10]

Morecroft MD, Woodward FI (1990) Experimental investigations on the environmental determination of $\delta^{13}\text{C}$ at different altitudes. *J Exp Bot* 41: 1303-1308 [11]

Morecroft MD, Woodward FI (1996) Experiments on the causes of altitudinal differences in the leaf nutrient contents size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *New Phytol* 134:471-479 [10, 11, 12]

Morecroft MD, Woodward FI, Marrs RH (1992a) Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Funct Ecol* 6: 730-740 [10]

Mörkhofer W (1932) Das Hochgebirgsklima. In: Loewy A (ed) *Physiologie des Höhenklimas*. Springer, Berlin, pp 12-65 [3]

Moser M (1966) Die ektotrophe Ernährungsweise an der Waldgrenze. *Allg Forstz* 77:120-127 [7]

Moser W, Brzoska W, Zachhuber K, Larcher W (1977) Ergebnisse des IBP-Projekts "Hoher Nebelkogel 3184 m". Sitzungsber Oesterr Akad Wiss (Wien) Math Naturwiss Kl Abt I 186:387-419 [1, 4, 5, 8, 11, 16]

Mullen RB, Schmidt SK (1993) Mycorrhizal infection, phosphorus uptake, and phenology in *Ranunculus adoneus*: implications for the functioning of mycorrhizae in alpine systems. *Oecologia* 94: 229-234 [10]

Müller H (1881) *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben*. Wilhelm Engelmann, Leipzig [16]

Müller W (1965) Zur Schätzung der Gebietsverdunstung im Gebirge. *Arch Meteorologie, Geophys Bioklimatol Ser B* 13:193-205 [9]

Munn LC, Buchanan BA, Nielsen GA (1978) Soil temperatures in adjacent high elevation forests and meadows of Montana. *Soil Sci Am J* 42:982-983 [7]

Nadelhoffer K, Shaver G, Fry B, Giblin A, Johnson L, McKane R (1996) ^{15}N natural abundances and N use by tundra plants. *Oecologia* 107: 386-394 [10]

Nägeli W (1971) Der Wind als Standortfaktor bei Aufforstungen in der subalpinen Stufe (Stillbergalp im Dischmatal, Kanton Graubünden). Mitt Schweiz Anstalt Forstl Versuchswes 47:35-147 [4]

Nakano T, Ishida A (1994) Diurnal variations of photosynthetic rates and xylem pressure potentials in four dwarf shrubs (Ericaceae) in an alpine zone. *Proc NIPR Symp Polar Biol* 7:243-255 [9]

Nakhutshvili GS, Gamsemlize SG (1984) Plant life under extreme high mountain conditions (exemplified by the central Caucasus). *Isdatjelstwo Nauka, Leningrad* (in Russian) [1, 12]

Nakhutshvili G (1975) *Ökologische Untersuchungen auf der Hochgebirgsstation Kasbegi*. Publ ZK, KP Grus (USSR), Tbilissi [15]

Nakhutshvili G (1976) Plant life in extreme high mountain conditions of the Caucasus. *Is Akad Nauk Gruz SSR Ser Biol*, 2:132-140 (in Russian) [1]

Nakhutshvili GS, Körner Ch (1982) Water relations of sub-alpine plants in the central Caucasus. *Dokl Akad Nauk SSSR* 267:243-245 (in Russian) [9]

Neales TF, Incoll LD (1968) The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. *Bot Rev* 34: 117-121 [12]

Neuffer B, Bartelheim S (1989) Gen-ecology of *Capsella bursa-pastoris* from an altitudinal transect in the Alps. *Oecologia* 81:521-527 [16]

Neuner G, Braun V, Buchner O, Tascher D (1999) Leaf resette closure in the alpine rock species *Saxifraga paniculata* Mill.: significance for survival of drought and heat under high irradiation. *Plant Cell Environ* 22:1539-1548 [9]

Neuwinger I (1970) Böden der subalpinen und alpinen Stufe in den Tiroler Alpen. *Mitt Ostalpin-Dinarische Ges Vegetationskd (Innsbruck)* 11:135-150 [6, 7]

Neuwinger I (1972) Standortuntersuchungen am Sonnberg im Sellrainer Obertal, Tirol. *Mitt Forstl Bundes Versuchsanst Wien* 96: 177-207 [10]

Neuwinger I (1980) Erwärmung, Wasserrückhalt und Erosionsbereitschaft subalpiner Böden. *Mitt Forstl Bundes Versuchsanst (Wien)* 129:113-144 [5, 9]

Neuwinger I (1980) *Oekologische Kennzeichnung von Bodenreliefsreihen längs eines Höhengradienten im Gebiet des Tauernbaches am Grossglockner (Hohe Tauern, Oesterreichische Alpen)*. In: Cernusca A (ed) *Veröffentlichungen Österr MAB Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 13*. Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 50-93 [6]

Newesely C, Cernusca A, Bodner M (1994) Entstehung und Auswirkung von Sauerstoffmangel im Bereich unterschiedlich präparierten Schipisten. *Verhandl Ges Oekol* 23:277-282 [5]

Nicolussi K, Bortenschlager S, Körner Ch (1995) Increase in tree-ring width in subalpine *Pinus cembra* from the central Alps that may be CO_2 -related. *Trees* 9:181-189 [7]

Niklaus PA, Körner C (1996) Responses of soil microbiota of late successional alpine grassland to long term CO_2 enrichment. *Plant Soil* 184: 219-229 [10]

Nilsson O (1986) *Nordisk fjällflora*. Bonniers, Göteborg

- [2] Noble IR (1993) A model of the response of ecotones to climate change. *Ecol Appl* 3:396-403 [7]
- Nosko P, Bliss LC, Cook FD (1994) The association of free-living nitrogen-fixing bacteria with the roots of high arctic graminoids. *Arct Alp Res* 26:180-186 [10]
- Nunez CI, Aizen MA, Ezurra C (1999) Species association and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *J Veg Sci* 10:357-364 [16]
- O'Lear HA, Seastedt TR (1994) Landscape patterns of litter decomposition in alpine tundra. *Oecologia* 99:95-101 [5]
- Oberbauer SF, Billings WD (1981) Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. *Oecologia* 50:325-331 [9]
- Oberhuber W, Thomaser G, Mayr S, Bauer H (1999) Radial growth of Norway spruce infected by *Chrysomyxa rhododendri*. *Phyton* 39:147-154 [7]
- Ohsawa M (1990) An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South- and East-Asian mountains. *J Ecol* 78: 326-339 [7]
- Oksanen L and Oksanen T (1989) Natural grazing as a factor shaping out barren landscapes. *J Arid Environ* 17:219:219-233 [15]
- Oksanen L, Ranta E (1992) Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. *J Veg Sci* 3:175-186 [15]
- Onipchenko VG, Blinnikov MS (eds) (1994) Experimental investigation of alpine plant communities in the northwestern Caucasus. Veröffentlich Geobot Inst ETH (Stiftung Rübel, Zürich) 115:3-118 [1, 16]
- Öquist G, Martin B (1986) Cold climates. In: Baker NR, Long SP (eds) *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier, Amsterdam, pp 237-293 [11]
- Osmond CB, Austin MP, Berry JA, Billings WD, Boyer JS, Dacey JWH, Nobel PS, Smith SD, Winner WE (1987) Stress physiology and the distribution of plants. The survival of plants in any ecosystem depends on their physiological reactions to various stresses of the environment. *Bioscience* 73:38-48 [8]
- Osmond CB, Ziegler H, Stichler W, Trimbom P (1975) Carbon isotope discrimination in alpine succulent plants supposed to be capable of crassulacean acid metabolism (CAM). *Oecologia* 18:209-217 [11]
- Ostler WK, Harper KT, McKnight KB, Anderson DC (1982) The effects of increasing snowpack on a subalpine meadow in the Uinta Mountains, Utah, USA. *Arct Alp Res* 14:203-214 [5]
- Oswald H (1963) Verteilung und Zuwachs der Zirbe (*Pinus cembra* L.) der subalpinen Stufe an einem zentralalpinen Standort. *Mitt Forstl Versuchswes Österr* 60:437-499 [7]
- Ott E (1978) Über die Abhängigkeit des Radialzuwachses und der Oberhöhen bei Fichte und Lärche von der Meereshöhe und Exposition im Lötschental. *Schweiz Z Forstwes* 3:169-193 [7]
- Oulton K, Williams GJ III, May DS (1979) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase from altitudinal populations of *Taraxacum officinale*. *Photosynthetica* 13:15-20 [11]
- Ozenda P (1988) Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. Fischer, Stuttgart [1, 2, 4]
- Ozenda P (1993) Etage alpin et toundra de montagne: parente ou convergence? *Fragm Florist Geobot Suppl* (Krakow) 2:457-471 [2]
- Ozenda P, Borel JL (1990) The possible responses of vegetation to a global climatic change. Scenarios for Western Europe, with special reference to the Alps. In: Boer MM, De Groot RS (eds) *Landscape-ecological impact of climatic change*. IOS Press, Amsterdam, pp 221-249 [17]
- Packer JG (1974) Differentiation and dispersal in alpine floras. *Arct Alp Res* 6:117-128 [2]
- Pahl M, Darroch B (1997) The effect of temperature and photoperiod on primary floral induction in three lines of alpine bluegrass. *Can J Plant Sci* 77:615-622 [16]
- Pandey OP, Bhadula SK, Purohit AN (1984) Changes in the activity of some photosynthetic and photorespiratory enzymes in *Selinum vaginatum* Clarke grown at two altitudes. *Photosynthetica* 18:153-155 [11]
- Pangley YPS, Rawal RS, Bankoti NS, Samant SS (1990) Phenology of high altitude plants of Kumaun in Central Himalaya, India. *Int J Biometeorol* 34:122-127 [1, 5, 8]
- Pannier F (1969) Untersuchungen zur Keimung und Kultur von *Espeletia*, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone ("Páramos") der venezolanischen-kolumbianischen Anden. *Ber Dtsch Bot Ges* 82:359-371 [16]
- Pantis JD, Diamantoglou S, Margaris NS (1987) Altitudinal variation in total lipid and soluble sugar content in herbaceous plants on Mount Olympus (Greece). *Vegetatio* 72:21-25 [8, 12]
- Passama L, Ghorbal MH, Hamze M, Salsac L, Wacquant JP (1975) Sur quelques facteurs ecophysiologiques de differentiation entre calcicoles et calcifuges en milieu calcaire. *Rev Ecol Biol Sol* 12: 309-327 [10]
- Patzelt G (1996) Modellstudie Ötztal – Landschaftsgeschichte im Hochgebirgsraum. *Mitt Österr Geogr Ges* 138:53-70 [17]
- Paulsen J, Kömer Ch (2001) GIS analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *J Veg Sci* 12:817-824 [7]
- Paulsen J, Weber UM, Körner Ch (2000) Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arctic Antart Alp Res* 32:14-20 [7]
- Pavlov VN, Onipchenko VG, Aksenova AA, Volkova EV, Zueva OL, Makarov MI (1998) The role of competition

in Alpine plant communities (the Northwestern Caucasus): an experimental approach. Zh Obshch boil 59:453-476 [16]

Perez FL (1987) Soil moisture and the upper altitudinal limit of giant paramo rosettes. J Biogeogr 14:173-186 [9]

Perfect E, Miller RD, Burton B (1988) Frost upheaval of overwintering plants: field study of the displacement process. Arct Alp Res 20:70-75 [6]

Perkins TD, Adams GT (1995) Rapid freezing induces winter injury symptomatology in red spruce foliage. Tree Physiol 15:259-266 [7]

Péwé TL (1983) Alpine permafrost in the contiguous United States: a review. Arct Alp Res 15:145-156 [6]

Pflüsch WA (1988) Microenvironment and the distribution of two species of *Draba* (Brassicaceae) in a Venezuelan paramo. Arct Alp Res 20:333-431 [6]

Pickering CM (1995) Variation in flowering parameters within and among five species of Australian alpine *Ranunculus*. Aust J Bot 43:103-112 [16]

Pignatti E, Pignatti S (1983) La vegetazione delle Vette di Feltre al di sopra del limite degli alberi. Stud Geobot 3:7-57 [2]

Pipp E, Larcher W (1987) Energiegehalte pflanzlicher Substanz: II. Ergebnisse der Datenverarbeitung. Sitzungsber Österr Akad Wiss (Wien) Math Naturwiss Kl Abt I 196:249-310 [12]

Pisek A (1956) Der Wasserhaushalt der Meso- und Hydrophyten. In: Stocker O (ed) Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol 3. Springer, Berlin Göttingen Heidelberg, pp 825-853 [6]

Pisek A (1960) Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges. In: Ruhland W (ed) Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol 5. Springer, Berlin Göttingen Heidelberg, pp 377-413 [1, 11]

Pisek A, Cartellieri E (1934) Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen III. Alpine Zwergsträucher. Jah Wiss Bot 79:131-190 [9]

Pisek A, Cartellieri E (1941) Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jahrb Wiss Bot 90:282-291 [9]

Pisek A, Larcher W (1954) Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Innergrünen. Protoplasma 44:30-45 [1, 8]

Pisek A, Larcher W, Unterholzner R (1967) Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. 1. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. Flora, Abt B 157:239-264 [5]

Pisek A, Larcher W, Unterholzner R (1967) Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. 1. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der

Blätter. Flora Abt B 157:239-264 [8]

Pisek A, Larcher W, Vegis A, Napp-Zinn K (1973) The normal temperature range. In: Precht H, Christophersen J, Hensel H, Larcher W (eds) Temperature and life. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 102-194 [11]

Pisek A, Sohm H, Cartellieri E (1935) Untersuchungen über osmotischen Wert und Wassergehalt von Pflanzen und Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe. Beihefte Bot Centralbl (Praga) 52:634-675 [9]

Pisek A, Winkler E (1958) Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedenen Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 51: 518-543 [7, 11]

Pisek A, Winkler E (1959) Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Planta 53:532-550 [7]

Polle A, Mossnang M, Schonborn A, Sladkovic R, Rennerberg H (1992) Field studies on Norway spruce trees at high altitudes. New Phytol 121:89-99 [8]

Pollock CJ, Lloyd EJ (1987) The effect of low temperature upon starch, sucrose and fructan synthesis in leaves. Ann Bot 60: 231-235 [12]

Pollock KM (1979) Aspects of the water relations of some alpine species of Chionochloa. PhD Theses, University of Dunedin, NZ [9]

Polunin O, Stainton A (1988) Flowers of the Himalaya. Oxford University Press, Oxford [2]

Posch A (1980) Bodenkundliche Untersuchungen im Bereich der Glocknerstrasse in den hohen Tauern. In: Franz H (ed) Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröffentlichungen des Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck, pp 90-107 [6]

Press MC (1998) Dracula or Robin Hood? A functional role for root hemiparasites in nutrient-poor ecosystems. Oikos 82:609-611 [16]

Price M, Heywood I (eds) (1994) Mountain environments and geographic information systems. Taylor and Francis, Basingstoke, UK [4]

Price MF (1995a) Mountain research in Europe: an overview of MAB research from the Pyrenees to Siberia. Parthenon, Carnforth [17]

Price MF (1995b) Climate change in mountain regions: a marginal issue? Environmentalist 15:272-280 [17]

Proeck S (1994) Vergleichende ökologische Untersuchungen zur Phänologie, Blattlebensdauer und Biomasseallokation von krautigen Tal- und Gebirgspflanzen aus der Alpenregion, der Subarktis und der Arktis. PhD

Thesis, University of Innsbruck [13]

Prock S, Körner C (1996) A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in arctic and temperate zone herbaceous plants from contrasting altitudes. *Ecol Bull* 45: 93-103 [1, 3, 5, 8, 12, 13, 16, 17]

Psenner R, Nickus U (1986) Snow chemistry of a glacier in the Central Eastern Alps (Hintereisferner, Tyrol, Austria). *Z Gletscherk Glazialgeol* 22:1-18 [10, 17]

Psenner R, Schmidt R (1992) Climate-driven pH control of remote alpine lakes and effects of acid deposition. *Nature* 356:781-783 [17]

Purohit AN, Nautiyal AR, Thapliyal P (1988) Leaf optical properties of an alpine perennial herb *Selinum vaginatum* Clarke grown at two altitudes. *Biol Plant (Praha)* 30:373-378 [1]

Pyankov VI, Mokronosov AT (1993) General trends in changes of the earth's vegetation related to global warming. *Russian J Plant Physiol* 40:515-531 [9]

Pyankov VI, Voznesenskaya EV, Kuzmin AN, Demidov ED, Vasilev AA, Dzyubenko OA (1992) C4 photosynthesis in alpine species of the Pamirs, Soviet. *Plant Physiol* 39:421-430 [1]

Pyankov VI, Voznesenskaya EV, Kuzmin AN, Demidov ED, Vasilev AA, Dzyubenko OA (1992) C4 photosynthesis in alpine species of the Pamirs, Soviet. *Plant Physiol* 39: 421-430 [11]

Rabotnov TA (1987) The biocoenoses of alpine tundra (for example, the northwestern Caucasus) (russ). *Istadel'stvo Nauka, Moscow (in Russian)* [1, 10]

Rada F, Azocar A, Briceno B, Gonzalez J, Garcia-Nunez C (1996) Carbon and water balance in *Polyleptis sericea*, a tropical treeline species. *Trees* 10:218-222 [7]

Rada F, Azocar A, Gonzalez J, Briceno B (1998) Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd, a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecol* 19:73-79 [11]

Rada F, Goldstein G, Azocar A, Meinzer F (1985) Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *J Exp Bot* 36: 989-1000 [12]

Rada F, Goldstein G, Azocar A, Torres F (1987) Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *J Exp Bot* 38:491-497 [1]

Rahn H, Carey C, Balmas K, Bhatia B, Paganelli C (1977) Reduction of pore area of the avian eggshell as an adaptation to altitude. *Proc Natl Acad Sci USA* 74: 3095-3098 [11]

Rahn H, Paganelli CV (1982) The role of gas-phase diffusion at altitude. In: Loeppky JA, Riedesel ML (eds) *Oxygen transport to human tissues*. Elsevier/North Holland, Amsterdam, pp 214-221 [11]

Ram J, Singh SP, Singh JS (1988) Community level phe-

nology of grassland above treeline in central Himalaya, India. *Arct Alp Res* 20:325-332 [13, 16]

Rau W, Hofmann H (1996) Sensitivity to UV-B of plants growing in different altitudes in the Alps. *J Plant Physiol* 148:21-25 [8]

Rauh W (1939) Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. *Nova Acta Leopold* 7:272-505 [4, 9]

Rauh W (1940) Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. *Bot Arch* 40:289-462 [2, 4]

Rauh W (1978) Die Wuchs- und Lebensformen der tropischen Hochgebirgsregionen und der Subantarktis, ein Vergleich. In: Troll C, Lauer W (eds) *Geoecological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains*. Steiner, Wiesbaden, pp 62-92 [2]

Raven PH (1973) Evolution of subalpine and alpine groups in New Zealand. *N Z J Bot* 11:177-200 [2]

Rawat AS, Purohit AN (1991) CO2 and water vapour exchange in four alpine herbs at two altitudes and under varying light and temperature conditions. *Photosynth Res* 28:99-108 [9, 11]

Rawat GS, Pangtey YPS (1987) Floristic structure of snowline vegetation in central Himalaya, India. *Arct Alp Res* 19:195-201 [6]

Read DJ, Haselwander K (1981) Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytol* 88: 341-352 [10]

Rebetez M, Lugon M, Baeriswyl PA (1997) Climatic change and debris flows in high mountain regions: The case study of the Ritigraben torrent (Swiss Alps). *Climatic change* 36:371-389 [17]

Rehder H (1970) Zur Ökologie insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge). *Diss Bot* 6 [6, 10]

Rehder H (1976) Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. I. Phytomass and nutrient relations in four mat communities of the northern calcareous Alps. *Oecologia* 22:411-423 [15]

Rehder H (1976a) Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. I. Phytomass and nutrient relations in four mat communities of the northern calcareous Alps. *Oecologia* 22: 411-423 [10]

Rehder H (1976b) Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. II. Phytomass and nutrient relations in the *Caricetum firmae*. *Oecologia* 23: 49-62 [10]

Rehder H (1994) Soil nutrient dynamics in East African alpine ecosystems. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 223-228 [6]

Rehder H (1994) Soil nutrient dynamics in East African alpine ecosystems. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC

(eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge, pp 223-228 [10]

Reich PB (1993) Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: 'the blind men and the elephant retold'. *Funct Ecol* 7:721-725 [13]

Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:13730-13734 [13]

Reisigl H, Pitschmann H (1958) Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Öztaler Alpen (Tirol). *Vegetatio* 8:93-129 [2]

Resvoll TR (1917) Om planter som passer til kort or kald sommer. Johansen, Kristiania (Oslo). (in Norwegian) [16]

Retzer JL (1974) Alpine soils. In: Ives JD, Barry RG (eds) Arctic and alpine environments. Methuen, London, pp 771-802 [6]

Reynolds DN (1984) Alpine annual plants: Phenology, germination, photosynthesis, and growth of three Rocky Mountain species. *Ecology* 65: 759-766 [11]

Reynolds DN (1984a) Populational dynamics of three annual species of alpine plants in the Rocky Mountains. *Oecologia* 62:250-255 [16]

Reynolds DN (1984b) Alpine annual plants: phenology, germination, photosynthesis, and growth of three Rocky Mountain species. *Ecology* 65:759-766 [16]

Richards AJ (1997) Plant breeding systems (2nd ed)

Richards JH (1985) Ecophysiological characteristics of seedling and sapling subalpine larch, *Larix hyalii*, in the winter environment. *Ber Eidgenöss Anst Forstl Versuchswes* 270:103-112 [7]

Richardson SG, Salisbury FB (1977) Plant responses to the light penetrating snow. *Ecology* 58:1152-1158 [5]

Rieger JB (1974) Geomorphic processes in the arctic. In: Ives JD, Barry RG (eds) Arctic and alpine environments. Methuen, London, pp 703-720 [6]

Rikhari HC, Negi GCS, Pant GB, Rana BS, Singh SP (1992) Phytomass and primary productivity in several communities of a central Himalayan alpine meadow, India. *Arct Alp Res* 24:334-351 [15]

Robberecht R, Caldwell MM (1983) Protective mechanisms and acclimation to solar ultraviolet-B radiation in *Oenothera stricta*. *Plant Cell Environ* 6:477-485 [8]

Robberecht R, Caldwell MM, Billings WD (1980) Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone. *Ecology* 61:612-619 [5, 8]

Roberts J, Wareing PF (1975) A study of the growth of four provenances of *Pinus contorta* Dougl. *Ann Bot* 39:93-99 [7]

Rochefort RM, Little RL, Woodward A, Peterson DL (1994) Changes in sub-alpine tree distribution in western

North-America: a review of climatic and other causal factors. *Holocene* 4:89-100 [7]

Rozema J, vandeStaij J, Bjorn LO, Caldwell M (1997) UV-B as an environmental factor in plant life: Stress and regulation. *Trend Ecol Evolut* 12:22-28 [8]

Rübel E (1925) Alpine und arktische Flora und Vegetation. I. Alpenmatten-Überwinterungsstadien. Veröffentlichungen Geobot Inst (Stiftung Rübel, Zürich) 3:37-53 [16]

Rundel PW (1994) Tropical alpine climates. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge, pp 21-44 [3, 7]

Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (1994) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge [1, 2]

Rundel PW, Witter MS (1994) Population dynamics and flowering in a Hawaiian alpine rosette plant, *Argyroxiphium sandwicense*. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge, pp 295-306 [12, 16]

Rusek J (1993) Air-pollution-mediated changes in alpine ecosystem and ecotones. *Ecol Applicat* 3:409-416 [17]

Russell RS (1948) The effect of arctic and high mountain climates on the carbohydrate content of *Oxyria digyna*. *J Ecol* 36:91-95 [12]

Rusterholz H-P, Stöcklin J, Schmid B (1993) Populationsbiologische Studien an Geum reptans L. *Verh Ges Ökol* 22:337-346 [16]

Ruthsatz B (1977) Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Nordwest-Argentiniens. *Diss Bot* 39 [1, 9, 10, 11]

Ruthsatz B, Hofmann U (1984) Die Verbreitung von C4-Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blattanatomie ausgewählter Beispiele. *Phytocoenologia* 12:219-249 [9, 11]

Ryser P (1996) The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Funct Ecol* 10: 717-723 [12]

Ryser P, Lambers H (1995) Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant Soil* 170: 251-265 [12]

Saetersdal M, Birks HJB (1997) A comparative ecological study of Norwegian mountain plants in relation to possible future climatic change. *J Biogeogr* 24:127-152 [17]

Sage RF, Sage TL (2002) Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C4 grass from the White Mountains, California [11]

Sage RF, Schöpfi B, Körner C (1997) Effect of atmospheric CO2 enrichment on Rubisco content in herbaceous

species from high and low altitude. *Acta Oecol* 18: 183-192 [11]

Sakai A, Larcher W (1987) Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. *Ecological studies*, vol 62. Springer, Berlin Heidelberg New York [4, 5, 7, 8, 12]

Salgado-Labouriau ML (1986) Late Quaternary paleoecology of Venezuelan high mountains. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, New York, pp 202-217 [2]

Salisbury E (1974) Seed size and mass in relation to environment. *Proc R Soc Lond Biol* 186:83-88 [16]

Salisbury FB, Spomer GG (1964) Leaf temperatures of alpine plants in the field. *Planta* 60:497-505 [4]

Sandvik SM, Totland O, Nylehn J (1999) Breeding system and effects of plant size and flowering time on reproductive success in the alpine herb *Saxifraga stellaris* L. *Arct Antarct Alp Res* 31:196-201 [16]

Sarapultsev IE (2001) The phenomenon of pseudoviviparity in alpine and arctomontane grasses (*Deschampsia Beauv.*, *Festuca L.*, and *Poa L.*). *Russ J Ecol* 32:170 [16]

Sarmiento G (1986) Ecological features of climate in high tropical mountains. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, New York, pp 11-45 [3]

Sauberer F, Dirmlhirn I (1958) Das Strahlungsklima. In: Steinhäuser F, Eckel O, Lauscher F (eds) *Klimatographie von Österreich*. Springer, Wien, pp 13-102 [3]

Sawada S, Nakajima Y, Tsukuda M, Sasaki K, Hazama Y, Futatsuya M, Watanabe A (1994) Ecotypic differentiation of dry matter production processes in relation to survivorship and reproductive potential on *Plantago asiatica* populations along climatic gradients. *Funct Ecol* 8:400-409 [16]

Schachtschabel P, Blume HP, Hartge KH, Schwertmann U (1982) *Lehrbuch der Bodenkunde*. Enke, Stuttgart [6]

Schäppi B (1996) Growth dynamics and population development in an alpine grassland under elevated CO₂. *Oecologia* 106:93-99 [13]

Schäppi B, Körner Ch (1996) Growth responses of an alpine grassland to elevated CO₂. *Oecologia* 105:43-52 [13, 17]

Schäppi B, Körner C (1997) In situ effects of elevated CO₂ on the carbon and nitrogen status of alpine plants. *Funct Ecol* 11: 290-299 [12, 10, 17]

Schenk K, Härtef O (1937) *Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Alpenpflanzen am natürlichen Standort*. Mit einem Beitrag zur Bodenkunde eines alpinen Standortes. *Jahrb Wiss Bot* 85:592-640 [9]

Scherff EJ, Galen C, Stanton ML (1994) Seed dispersal, seedling survival and habitat affinity in a snowbed plant: limits to the distribution of the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Oikos* 69:405-413 [16]

Schimper AFW (1898) *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. 2-nd ed. Fischer, Jena [1, 3, 9]

Schimper AFW (1898) *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. Fischer, Jena [9]

Schimper AFW, von Faber FC (1935) *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*, 2nd edn. Fischer, Jena [1]

Schinner F (1982b) Soil microbial activities and litter decomposition related to altitude. *Plant Soil* 65:87-94 [6]

Schinner F (1983) Litter decomposition, CO₂-release and enzyme activities in a snowbed and on a windswept ridge in an alpine environment. *Oecologia* 59:288-291

Schinner F, Gstraunthaler G (1981) Adaptation of microbial activities to the environmental conditions in alpine soils. *Oecologia* 50:113-116 [6]

Schinner F, Margesin R, Pümpel T (1992) Extracellular protease-producing psychrotrophic bacteria from high alpine habitats. *Arct Alp Res* 24:88-92 [6]

Schmidt L (1977) *Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände*. *Oecol Plant* 12:195-213 [15]

Schönenberger W, Frey W (1988) *Untersuchungen zur Ökologie und Technik der Hochlagenaufforstung*. Forschungsergebnisse aus dem Lawinenanrissgebiet Stillberg. Schweiz Z Forstwes 139:735-820 [7]

Schrüfer C (1908/1926) *Das Pflanzenleben der Alpen*. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. Raustein, Zürich [2, 7, 8, 9]

Schulze ED (1982) Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. *Encycl Plant Physiol N Ser* 12B:616-676, Springer, Berlin Heidelberg New York. [15]

Schulze ED, Beck E, Scheibe R, Ziegler P (1985) Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plants. *Oecologia* 65:207-213 [1, 4, 9, 11]

Schulze ED, Chapin FS III (1987) Plant specialization to environments of different resource availability. *Ecological studies*, vol 61. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 120-148 [9]

Schulze ED, Mooney HA, Dunn EL (1967) Wintertime photosynthesis of bristlecone pine (*Pinus aristata*) in the White Mountains of California. *Ecology* 48:1044-1047 [7]

Schütz W (2002) Dormancy characteristics and germination timing in two alpine *Carex* species. *Basic Appl Ecol* 3:125-134 [16]

Schütz W, Stöcklin J (2001) Seed weight differences between alpine and lowland plants. *Verh Ges Ökol (Göttingen)* 31:55

Schwartz Clements E (1905) The relation of leaf structure to physical factors. *Trans Am Microsc Soc* 26:19-101 [9]

Schwarz W (1970) *Der Einfluß der Photoperiode auf das*

Austreiben, die Frosthärte und die Hitzeresistenz von Zirben und Alpenrosen. Flora 159:258-285 [8]

Schwarzenbach FII (1956) Die Beeinflussung der Viviparie bei einer Grönländischen Rasse von *Poa alpina* L. durch den jahreszeitlichen Licht- und Temperaturwechsel. Ber Schweizer Bot Ges 66:204-223 [16]

Schweingruber F, Dietz H (2001) Annual ridges in the xylem of dwarf shrubs and perennial dicotyledonous herbs. Dendrochronologia 19:115-126 [16]

Schweingruber FH (1987) Flächenhafte dendroklimatische Temperaturrekonstruktionen für Europa. Naturwissenschaften 74:205-212 [7]

Schweingruber FH, Bartholin T, Schaer E, Briffa KR (1988) Radiodensitometric-dendroclimatological conifer chronologies from Lapland (Scandinavia) and the Alps (Switzerland). Boreas 17:559-566 [7]

Scott D, Billings WD (1964) Effects of environmental factors on standing crop and productivity of an alpine tundra. Ecol Monogr 34:243-270 [5, 10, 11, 12, 15]

Scott D, Hillier RD, Billings WD (1970) Correlation of CO₂ exchange with moisture regime and light in some Wyoming subalpine meadow species. Ecology 51:701-702 [7]

Scott PA, Bentley CV, Fayle DCF, Hansell RIC (1987) Crown forms and shoot elongation of white spruce at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada. Arct Alp Res 19:175-186 [7]

Scuderi LA, Schaaf CB, Orth KU, Band LE (1993) Alpine treeline growth variability: simulation using an ecosystem process model. Arct Alp Res 25:175-182 [7]

Sestedi TR Vaccaro L (2001) Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in Alpine Tundra, Colorado, USA. Arct Antarct Alp Res 33:100-106 [10]

Sestedi TR, Walker MD, Bryant DM (2001) Controls on decomposition processes in alpine tundra. In: Bowman WD, Sestedi TR (eds) (2001) Structure and function of an alpine ecosystem - Niwot Ridge, Colorado. Oxford University Press, Oxford, pp 222-235 [6]

Semenova GV, Onipchenko VG (1994) Soil seed banks. In: Onipchenko VG, Blinnikov MS (eds) Experimental investigation of alpine plant communities in the northwestern Caucasus. Veröff Geobot Inst (Stiftung Rübél, Zürich) 115:3-118 [16]

Semichatowa OA (1965) About respiration of high mountain plants. Isdatelstwo Nauka Prob Bot 7:142-158 (in Russian) [1, 11]

Senn G (1922) Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verh Schweiz Naturforsch Ges 149-169 [13]
Seybold A, Egle K (1940) Über die Blattpigmente der Alpenpflanzen. Bot Arch 40:560-570 [8, 11]

Shanks REC (1956) Altitudinal and microclimatic relationships of soil temperature under natural vegetation. Ecology 37:1-7 [7]

Shaver GR, Billings WD (1975) Root production and root turnover in a wet tundra ecosystem, Barrow, Alaska. Ecology 56:401-409 [13]

Shaver GR, Chapin FS III (1986) Effect of fertilizer on production and biomass of tussock tundra, Alaska, USA. Arct Alp Res 18: 261-268 [10]

Shibata O (1985) Altitudinal botany. Uchida Rokakuho, Tokyo (in Japanese) [1]

Shibata O, Arai T, Kinoshita T (1975) Photosynthesis in *Polygonum reynoutria* L. ssp. *asiatica* grown at different altitudes. J Fac Sci 10: 27-34 [11]

Shibata O, Nishida T (1993) Seasonal changes in sugar and starch content of the alpine snowbed plants, *Primula cuneifolia* ssp. *hakusanensis* and *Fauria crista-galli*, in Japan. Arct Alp Res 25:207-210 [1, 12]

Simpson BB, Todzia CA (1990) Patterns and processes in the development of the high Andean flora. Am J Bot 77:1419-1432 [2]

Skre O (1985) Allocation of carbon and nitrogen in Norwegian alpine plants. Aquilo Ser Bot 23: 23-35 [10, 11, 12]

Slatyer RO (1976) Water deficits in timberline trees in the Snowy Mountains of south-eastern Australia. Oecologia 24:357-366 [7, 11]

Slatyer RO (1978) Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. VII. Relationship between gradients of field temperature and photosynthetic temperature optima in the Snowy Mountains area. Aust J Bot 26:111-121 [1, 7]

Slatyer RO, Ferrar PJ (1977) Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. V. Rate of acclimation to an altered growth environment. Aust J Plant Physiol 4:595-609 [7]

Slatyer RO, Noble IR (1992) Dynamics of montane tree-lines. In: Hansen AJ, di Castri F (eds) Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows. Ecological studies, vol 92. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 346-359 [7]

Smeets N (1980) Mineralstoffverhältnisse in einem Krummseggenrasen (*Caricetum vuvuluae*) im Glocknergebiet. Flora 170: 51-67 [10]

Smidt S, Mutsch F (1993) Messungen der nassen Freilanddeposition an alpinen Höhenprofilen. Proc Int Symp "Stoffeinträge aus der Atmosphäre und Waldbodenbelastung in den Ländern der ARGE ALP und ALPEN ADRIA". GSF-Bericht (Neuherberg - München) 39/93: 21-29 [17]

Smith AP (1980) The paradox of plant height in an Andean giant rosette species. J Ecol 68:63-73 [13]

- Smith AP (1994) Introduction to tropical alpine vegetation. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press. Cambridge, pp 1-19 [2, 9, 13]
- Smith AP, Young TP (1987) Tropical alpine plant ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 18:137-158 [1]
- Smith AP, Young TP (1994) Population biology of *Senecio keniodendron* (Asteraceae) – an afroalpine giant rosette plant. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge, pp 273-293 [7, 16]
- Smith DJ (1987) Frost-heave activity in the Mount Rae area, Canadian Rocky Mountains. *Arct Alp Res* 19:155-166 [6]
- Smith JD (1975) Resistance of turfgrasses to low-temperature-basidiomycete snow mold and recovery from damage. *Can Plant Dis Surv* 55:147-154 [5]
- Smith JMB, Klinger LF (1985) Aboveground: belowground phytomass ratios in Venezuelan paramo vegetation and their significance. *Arct Alp Res* 17:189-198 [15]
- Smith WK, Carter GA (1988) Shoot structural effects on needle temperatures and photosynthesis in conifers. *Am J Bot* 75:496-500 [4, 7]
- Smith WK, Geller GN (1979) Plant transpiration at high elevations: theory, field measurements, and comparisons with desert plants. *Oecologia* 41:109-122 [4, 9]
- Sobrevila C (1989) Effects of pollen donors on seed formation in *Espeletia schultzii* (Compositae) populations at different altitudes. *Plant Syst Evol* 166:45-67 [16]
- Solhaug KA (1991) Long day stimulation of dry matter production in *Poa alpina* along a latitudinal gradient in Norway. *Holarct Ecol* 14:161-168 [13]
- Sonesson M (1986) Photosynthesis in lichen populations from different altitudes in Swedish Lapland. *Polar Biol* 5: 113-124 [11]
- Sonesson M (1989) Water, light and temperature relations of the epiphytic lichens *Parmelia olivacea* and *Parmeliopsis ambigua* in northern Swedish Lapland. *Oikos* 56:402-415 [5]
- Sonesson M, Callaghan TV, Carlsson BA (1996) Effects of enhanced ultraviolet radiation and carbon dioxide concentration on the moss *Hylocomium splendens*. *Glob Change Biol* 2:67-73 [17]
- Sonesson M, Hoogesteger J (1983) Recent tree-line dynamics (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in northern Sweden. *Collect Nord* 47:47-54 [7]
- Sonesson M, Schipperges B, Carlsson BA (1991) Seasonal patterns of photosynthesis in alpine and subalpine populations of the lichen *Nephroma arcticum*. *Oikos* 65:3-12 [1]
- Sørensen T (1941) Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. *Medd Grönl* 125(9) [8]
- Sowell JB, Koutnik DL, Lansing AJ (1982) Cuticular transpiration of whitebark pine (*Pinus albicaulis*) within a Sierra Nevada timberline ecotone, USA. *Arct Alp Res* 14:97-103 [7]
- Söyrinki N (1938) Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. *Ann Bot Soc Zool Bot Fenn Vanamo* (Helsinki) 11:1-311 [16]
- Spatz G, Mühlshlegel F, Jussel U, Weis GB (1989) Zur Futterqualität von Pflanzenbeständen entlang einem Höhengradienten an der Glocknerstraße. In: Cernusca A (ed) Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms, vol 13. Österr Akad Wiss (Wien) and Wagner, Innsbruck, pp 515-530 [12]
- Spence JR (1990) Seed rain in grassland, herbfield, snowbank and fellfield in the alpine zone, Craigieburn Range, South Island, New Zealand. *N Z J Bot* 28: 439-450 [16]
- Spence JR, Shaw RJ (1981) A checklist of the alpine vascular flora of the Teton Range, Wyoming, with notes on biology and habitat preferences. *Great Basin Nat* 41:232-242 [2]
- Spindler K, Wilfing H, Rastbichler-Zessernig E, ZurNedden D, Nothdurfter H (1995) Human mummies. The man in the ice 3. Springer, Vienna [17]
- Spinner H (1936) Stomates et altitude. *Ber Schweiz Bot Ges* 46:12-27 [9]
- Spomer GG (1964) Physiological ecology studies of alpine cushion plants. *Physiol Plant* 17:717-724 [2]
- Squeo A, Rada F, Azocar A, Goldstein G (1991) Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86:378-382 [1, 7]
- Squeo FA, Rada F, Azocar A, Goldstein G (1991) Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86:378-382 [8]
- Squeo FA, Rada F, Garcia C, Ponce M, Rojas A, Azocar A (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105:552-555 [8]
- Squeo FA, Veit H, Arancio G, Gutierrez JR, Arroyo MTK, Olivares N (1993) Spatial heterogeneity of high mountain vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mountain Res and Dev* 13:203-209 [5]
- Stanton ML, Galen C (1993) Blue light controls solar tracking by flowers of an alpine plant. *Plant Cell Environ* 16:983-989 [16]
- Stanton ML, Rejmanek M, Galen C (1994) Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the Mosquito Range, Colorado, USA. *Arct Alp*

Res 26:364-374 [4, 5, 6]

Stehlik I, Holderegger R, Schneller JJ, Abbott RJ, Bachmann K (2000) Molecular biogeography and population genetics of alpine plant species. *Bull Geobot Inst ETH* 66:47-59 [2]

Steinger T, Körner Ch, Schmid B (1996) Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia* 105:94-99 [2, 5, 16, 17]

Steinhilber H (1970) Gebietsverdunstung und Wasservorrat in verschiedenen Seehöhen Österreichs. *Österr Wasserwirtsch* 22:163-170 [9]

Steltzer H, Bowmann WD (1998) differential influence of plant species on soil nitrogen transformations within moist meadow Alpine tundra. *Ecosystems* 1:464-474 [16]

Stenström A, Jonsdotir IS (1997) Responses of the clonal sedge, *Carex bigelowii*, to two seasons of simulated climate change. *Glob Change Biol* 3:89-96 [17]

Stenström M, Gugerli F, Henry GHR (1997) Response of *Saxifraga oppositifolia* L. to simulated climate change at three contrasting latitudes. *Glob Change Biol* 3:44-54 [16, 17]

Stenström M, Molau U (1992) Reproductive biology in *Saxifraga oppositifolia*: phenology, mating system and reproductive success. *Arct Alp Res* 24:337-343 [16]

Stewart WS, Bannister P (1974) Dark respiration rates in *Vaccinium* spp. in relation to altitude. *Flora* 163: 415-421 [11, 12]

Stocker O (1935) Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbaume. *Planta* 24: 402-445 [11]

Stöcklin J (1992) Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen - eine Übersicht. *Bot Helv* 102:3-21 [16]

Stöcklin J, Bäumler E (1996) Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *J Veg Sci* 7:45-56 [16]

Stöcklin J, Favre P (1994) Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. *J Ecol* 82:735-746 [16]

Screb P, Shang W, Feirabend J, Bligny R (1998) Divergent strategies of photoprotection in high-mountain plants. *Planta* 207:313-324 [11]

Sturges DL (1989) Response of mountain big sagebrush to induced snow accumulation. *J Appl Ecol* 26:1035-1041 [5]

Sullivan JH, Teramura AH, Ziska LH (1992) Variation in UV-B sensitivity in plants from a 3000-m elevational gradient in Hawaii. *Am J Bot* 79:737-743 [1, 8]

Sundblad LG, Andersson B (1995) No difference in frost hardness between high and low altitude *Pinus sylvestris* (L.) offspring. *Scand J For Res* 10:22-26 [7]

Sundriyal RC (1992) Structure, productivity and energy flow in an alpine grassland in the Garhwal Himalaya. *J Veg Sci* 3:15-20 [17]

Sundriyal RC, Joshi AP (1992) Annual nutrient budget for an alpine grassland in the Garhwal Himalaya. *J Veg Sci* 3:21-26 [1, 10]

Suzuki S, Kudo G (1997) Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan. *Glob Change Biol* 3:108-115 [16, 17]

Sveshnikova VM (1973) Water regime of plants under the extreme conditions of high-mountain deserts of Pamirs. Plant response to climatic factors. *Proc Uppsala Symp* 1970. Unesco, pp 555-561 [1, 9]

Swan LW (1992) The aeolian biome. Ecosystems of the earth's extremes. *Bioscience* 42:262-270 [2, 15]

Szeicz JM, MacDonald GM (1993) A dendroecological analysis of white spruce stand dynamics at the subarctic alpine treeline. *Bull Ecol Soc Am Suppl* 74:452 [7]

Takahashi K (1944) Die Baum- und Waldgrenze im Hida-Gebirge (japanische Nordalpen). Ein Beitrag zur Baum- und Waldgrenze Ostasiens. *Jpn J Bot* 13: 269-343 [7]

Tappeiner U, Cernusca A (1996) Microclimate and fluxes of water vapour, sensible heat and carbon dioxide in structurally differing subalpine plant communities in the central Caucasus. *Plant Cell Environ* 19:403-417 [1, 9, 11]

Tappeiner U, Cernusca A, Nakhutsrisivili GS (1989) Bestandesstruktur und Lichtklima ausgewählter Pflanzenbestände der subalpinen Stufe des Zentralkaukasus. *Sitzungsber Österr Akad Wiss (Wien) Math Natwiss Kl Abt I* 197:395-421 [15]

Tatewaki M (1968) Distribution of alpine plants in northern Japan. In: Wright HE Jr, Osburn WH (eds) *Arctic and alpine environments*. Indiana University Press, Bloomington, pp 119-136 [2]

Terashima I, Masuzawa T, Ohba H (1993) Photosynthetic characteristics of a giant alpine plant, *Rheum nobile* Hook. f. et Thoms. and of some other alpine species measured at 4300 m, in the eastern Himalaya, Nepal. *Oecologia* 95: 194-201 [11]

Terashima I, Masuzawa T, Ohba H, Yokoi Y (1995) Is photosynthesis suppressed at higher elevations due to low CO₂ pressure? *Ecology* 76: 2663-2668 [11]

Tevini M, Thoma U, Iwanzik W (1983) Effects of enhanced UV-B radiation on germination, seedling growth, leaf anatomy and pigments of some crop plants. *Z Pflanzenphysiol* 109:435-448 [8]

Theodose TA, Bowman WD (1997) Nutrient availability, plant abundance and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology* 78:1861-1872 [10]

Theodose TA, Jaeger CH, Bowman WD, Schardt JC (1996) Uptake and allocation of N-15 in alpine plants:

Implications for the importance of competitive ability in predicting community structure in a stressful environment. *Oikos* 75: 59-66 [10]

Theurillat J-P (1995) Climate change and the alpine flora: some perspectives. In: Guisan A, Holten JI, Spichiger R, Tessier L (eds) Potential ecological impacts of climate change in the alps and Fennoscandian mountains. Ed Conserv Jard Bot, Geneva, pp 121-127 [17]

Theurillat J-P, Guisan A (2001) Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change* 50:77-109 [17]

Theurillat J-P, Schlüssel A (1996) L'éco-cline subalpin: diversité et phénologie des plantes vasculaires. *Bull Murithienne* 114:163-169 [2]

Thomas BD, Bowmann WD (1998) Influence of N₂-fixing *Trifolium* on plant species composition and biomass production in alpine tundra. *Oecologia* 115:26-31 [16]

Thomas WH, Duval B (1995) Sierra Nevada, California, USA, snow algae: snow albedo changes, algal-bacterial interrelationships, and ultraviolet radiation effects. *Arct Alp Res* 27:389-399 [5]

Thompson K (1978) The occurrence of buried viable seed in relation to environmental gradients. *J Biogeogr* 5:425-430 [16]

Thompson K, Rabinowitz D (1989) Do big plants have big seeds? *Am Nat* 133:722-728 [16]

Tieszen LL, Bonde EK (1967) The influence of light intensity on growth and chlorophyll in arctic, subarctic, and alpine populations of *Deschampsia caespitosa* and *Trisetum spicatum*. *Univ Color Stud Ser Biol* 25: 1-21 [11]

Tieszen LL, Senyimba MM, Imbamba SK, Troughton JH (1979) The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia* 37:337-350 [9, 11]

Till-Bottraud I, Gaudel M (2002) Intraspecific genetic diversity in alpine plants. In: Körner Ch, Spehn E (eds) Mountain biodiversity. A global assessment. Parthenon, New York, pp 23-34 [2]

Tissue DT, Oechel WC (1987) Response of *Eriophorum vaginatum* to elevated CO₂ and temperature in the Alaskan tussock tundra. *Ecology* 68:401-410 [17]

Todaria NP (1988) Ecophysiology of mountain plants: I. Photosynthesis. *Acta. Physiol Plant* 10:199-226 [11]

Todaria NP, Thapliyal AP, Purohit AN (1980) Altitudinal effects on chlorophyll and carotenoid contents in plants. *Photosynthetica* 14:236-238 [8, 11]

Tosca C, Labroue L (1981) Calcicoles et calcifuges: composition minérale de quelques espèces des pelouses d'altitude. *Oecol Plant* 2: 149-154 [10]

Totland O (1993) Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two

plant communities. *Can J Bot* 71:1072-1079 [16]

Totland O (1996) Flower heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): Effects on flower temperature, insect visitation, and seed production. *Am J Bot* 83:452-458 [16]

Totland O (1997) Effects of flowering time and temperature on growth and reproduction in *Leontodon autumnalis* var. *tataxaci*, a late-flowering alpine plant. *Arct Alpine Res* 29:285-290 [16]

Totland O (2001) Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. *Ecology* 82:2233-2244 [16]

Tranquillini W (1960) Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. In: Ruhland W (ed) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, vol 5: Die CO₂-Assimilation. Springer, Berlin Göttingen Heidelberg, pp 304-317 [3]

Tranquillini W (1963) Climate and water relations of plants in the sub-alpine region. In: Rutler AJ, Whitehead FH (eds) *The water relations of plants*. Blackwell, London, pp 153-167 [7, 9]

Tranquillini W (1964) The physiology of plants at high altitudes. *Annu Rev Plant Physiol* 15:345-362 [11]

Tranquillini W (1976) Water relations and alpine timberline. In: Lange OL, Kappen L, Schulze ED (eds) *Analysis and Synthesis. Ecological studies*, vol 19. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 473-491 [8]

Tranquillini W (1979) Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special references to the European Alps. *Ecological studies* vol 31. Springer, Berlin Heidelberg New York [1, 4, 7]

Tranquillini W (1982) Frost drought and its ecological significance. *Encycl Plant Plant Physiol* 12B: 379-400 [7]

Tranquillini W (1982) Frost-drought and its ecological significance. *Encyclopedia of Plant Physiol* 12B: 380-400 [9]

Tranquillini W, Plank A (1989) Oekophysiologische Untersuchungen an Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) in verschiedenen Höhenlagen Nord- und Südtirols. *Centralbl Gesamte Forstwe* 106:225-246 [7]

Tranquillini W, Platter W (1983) Der winterliche Wasserhaushalt der Lärche (*Larix decidua* Mill.) an der alpinen Waldgrenze. *Verh Ges Ökol* 11:433-443 [7]

Troll C (1944) Strukturböden, Solifluktion und Frostklima der Erde. *Geol Rundsch* 34:545-694 [6]

Troll C (1959) Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. *Bonn Geogr Abh* 25 [7]

Troll C (1961) Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. *Naturwissenschaften* 9:332-348 [2, 7]

Troll C (1968) The Cordilleras of the tropical Americas.

In: Troll C (ed) Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas. Dümmler, Bonn, pp 15-55 [2]

Troll C (1973) The upper timberlines in different climatic zones. Arct Alp Res 5:A3-A18 [2, 7]

Troll C (1978) *Polylophus - Hagenia - Leucosidea*. In: Troll C, Lauer W (eds) Geocological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Steiner, Wiesbaden, pp 561-563 [7]

Troll C, Lauer W (eds) (1978) Geobkologische Beziehungen zwischen der temperierten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebieten. Steiner, Wiesbaden [1, 2, 3]

Tschager A, Hilscher H, Franz S, Kull U, Larcher W (1982) Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von *Loiseleuria procumbens* und anderen Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide. Oecol Plant 3: 119-134 [12]

Tschurr FR (1992) Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsverhalten bei alpinen Pflanzen. Veröff Geobot Inst ETH (Stiftung Rübel, Zürich) 108:1-41, 84-121 [16]

Turesson G (1925) The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. Hereditas 6:147-236 [1]

Turesson G (1931) The geographical distribution of the alpine ecotype of some eurasiatic plants. Hereditas 15:329-346 [1]

Turesson G (1933) Untersuchungen über Grenzplasmolyse- und Saugkraftwerte in verschiedenen Ökotypen derselben Art. Jahrb Wiss Bot 66:721-746 [8, 9]

Turner H (1958a) Über das Licht- und Strahlungsklima einer Hanglage der Ötztaler Alpen bei Obgurgl und seine Auswirkung auf das Mikroklima und auf die Vegetation. Arch Meteor Geophys Bioklimatol, Ser B 8:273-325 [3]

Turner H (1958b) Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. Wetter Leben 10:1-12 [4]

Turner H (1968) Über "Schneeschliff" in den Alpen. Wetter Leben 20:192-200 [7]

Turner H, Häsler R, Schönenberger W (1982) Contrasting microenvironments and their effects on carbon uptake and allocation by young conifers near alpine treeline in Switzerland. In: Waring RH (ed) Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management. Proc UUFRO P 1.07-00, Ecology of subalpine zones. Oregon State University, Corvallis, pp 22-30

Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 40:19-38 [7]

Ulmer W (1937) Ueber den Jahresgang der Frosthärtigkeit einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. Unter Berücksichtigung von osmotischem Wert, Zuckerspiegel und Wassergehalt. Jahrb Wiss Bot 84: 553-

592 [12]

Urbanska CM, Schütz M (1986) Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot Helv 96/1:43-61 [16]

Urbanska KM (1988) High altitude revegetation research in the Swiss Alps: experimental establishment and performance of native plant populations in machine-graded ski runs above the timberline. Proc 8th HAR workshop. Color State Univ Info Ser 59:115-128 [17]

Van Bel AJE, Gamalei YV (1992) Ecophysiology of phloem loading in source leaves. Plant Cell Environ 15: 265-270 [12]

van de Staaij JWM, Bolink E, Rozema J, Ernst WHO (1997) The impact of elevated UV-B (280-320 nm) radiation levels on the reproduction biology of a highland and a lowland population of *Silene vulgaris*. Plant Ecol 128:172-179 [17]

Van der Hamunen T, Cleef AM (1986) Development of the high Andean paramo flora and vegetation. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, pp 153-201 [2]

VanTatenhove F, Dikau R (1990) Past and present permafrost distribution in the Turtmanntal, Wallis, Swiss Alps. Arct Alp Res 22:302-316 [6]

Väre H, Vestberg M, Ohtonen R (1997) Shifts in mycorrhiza and microbial activity along an oroarctic altitudinal gradient in northern fennoscandia. Arct Alp Res 29:93-104 [10]

Vareschi V (1951) Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Subtropen. Planta 40:1-35 [1]

Vareschi V (1970) Flora de los Paramos de Venezuela. Universidad de los Andes, Merida, Venezuela [2]

Veit H (1993) Holocene solifluction in the Austrian and southern Tyrolean Alps: dating and climatic implications. In: Frenzel B (ed.) Solifluction and climatic variation in the Holocene, vol 11. Fischer, Stuttgart, pp 25-32 [6]

Veit H (1996) Southern westerlies during the Holocene deduced from geomorphological and pedological studies in the Norte Chico, Chile (27-33°S). Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol 123:107-119 [6]

Veit H, Höfner T (1993) Permafrost, gelifluction and fluvial sediment transfer in the alpine/subnival ecotone, central Alps, Austria: present, past and future. Z Geomorphol NF Suppl 92:71-84 [6]

Veit H, Stingl H, Emmerich KH, John B (1995) Zeitliche und räumliche Variabilität solifluidaler Prozesse und ihre Ursachen. Eine Zwischenbilanz nach acht Jahren Solifluktionsmessungen (1985-1993) an der Messtation "Glorer Hütte", Hohe Tauern. Oesterr Z Geomorphol NF Suppl 99:107-122 [6]

- Veit M, Bilger W, Mühlbauer T, Brummer W, Winter K (1996) Diurnal changes in flavonoids. *J Plant Physiol* 148:478-482 [8]
- Villalba R, Leiva JC, Rubulls S, Suarez J, Lenzano L (1990) Climate, tree-ring, and glacial fluctuations in the Rio Frias Valley, Rio Negro, Argentina. *Arct Alp Res* 22:215-232 [7]
- Virtanen R, Henttonen H, Laine K (1997) Lemming grazing and structure of a snowbed plant community – a long term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos* 79:155-166 [15]
- Vitousek PM, Aplet G, Turner D, Lockwood JJ (1992) The Mauna Loa environmental matrix: foliar and soil nutrients. *Oecologia* 89:372-382 [6]
- Volko P (1971) Das kurzwellige Strahlungsfeld der Atmosphäre - Richtwerte für Ingenieure und Architekten. *Schweiz Blätter Heizung Lüftung* 38:121-126 [3]
- Voznesenskaya EV (1996) Structure of the photosynthetic apparatus in arborescent plants inhabiting the eastern Pamirs. *Russ J Plant Physiol* 43:342-348 (Transl. from *Fiziol Rast* 43:391-398) [11]
- Vuilleumier BS (1971) Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 183:771-780 [2]
- Vuilleumier F, Monasterio M (eds) (1986) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, Oxford [1]
- Wagner A (1892) Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. *Sitzungsber Math Naturwiss Kl Kais Akad Wiss Wien* 101:487-547 [1, 9, 11]
- Wagner J, Larcher W (1981) Dependence of CO₂ gas exchange and acid metabolism of the Alpine CAM plant *Sempervivum montanum* on temperature and light. *Oecologia* 50: 88-93 [11]
- Wagner J, Mitterhofer E (1998) Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germanica* in climatically varying years. *Bot Acta* 111:159-166 [16]
- Wagner J, Reichegger B (1997) Phenology and seed development of the alpine sedges *Carex curvula* and *Carex finna* in response to contrasting topoclimates. *Arct Alp Res* 29:291-299 [16]
- Walker D (1968) A reconnaissance of the non-arboreal vegetation of the Pindaunde Catchment, Mount Wilhelm, New Guinea. *J Ecol* 56:445-465 [1]
- Walker DA, Halfpenny JC, Walker MD, Wessman CA (1993) Long-term studies of snow-vegetation interactions. *Bioscience* 43:287-301 [4]
- Walker MD (1995) Patterns and causes of arctic plant community diversity. In: Chapin FS III, Körner Ch (eds) *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Ecological studies vol 113. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 3-20 [2]
- Walker MD, Ingersoll RC, Webber PJ (1995) Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs. *Ecology* 76:1067-1083 [5, 16, 17]
- Walker MD, Webber PJ, Arnold EH, Ebert-May D (1994) Effects of interannual climate variation on above-ground phytomass in alpine vegetation. *Ecology* 75:393-408 [15]
- Wallace LL, Harrison AT (1978) Carbohydrate mobilization and movement in alpine plants. *Am J Bot* 65:1035-1040 [12]
- Walter H (1931) Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Untersuchungen über den osmotischen Wert. Fischer, Jena [8, 9]
- Walter H (1973) Vegetation of the earth in relation to climate and ecophysiological conditions. English University Press, London [7]
- Walter H, Breckle SW (1991-1994) *Ökologie der Erde*, vols 1-4. Fischer, Stuttgart [1]
- Walter H, Medina E (1969) Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. *Ber Dtsch Bot Ges* 82:275-281 [7]
- Ward JK, Strain BR (1997) Effects of low and elevated CO₂ partial pressure on growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana* from different elevations. *Plant Cell Environ* 20:254-260 [17]
- Wardle P (1968) Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Engel.) at its upper limits on the Front Range, Colorado. *Ecology* 49:483-495 [7]
- Wardle P (1971) An explanation for alpine timberline. *N Z J Bot* 9:371-402 [7]
- Wardle P (1993) Causes of alpine timberline: a review of the hypotheses. In: Alden J, Mastrantonio JJ, Odum S (eds) *Forest development in cold climates*. Plenum Press, New York, pp 89-103 [7]
- Wardle P (1998) Comparison of alpine timberlines in New Zealand and the Southern Andes. *Roy Soc New Zealand Miscel Publ* 48:69-90 [7]
- Wardle P (1974) Alpine timberlines. In: Ives JD, Barry RG (eds) *Arctic and alpine environments*. Methuen, London, pp 371-402 [1, 2, 7]
- Wardle P (1981a) Is the alpine timberline set by physiological tolerance reproductive capacity, or biological interactions? *Proc Ecol Soc Aust* 11:53-66 [7]
- Wardle P (1981b) Winter desiccation of conifer needles simulated by artificial freezing. *Arct Alp Res* 13: 419-423 [7]
- Watson A, Miller GR, Green FHW (1966) Winter browning of heather (*Calluna vulgaris*) and other moorland plants. *Trans Bot Soc Edinb* 40(2):201-203 [5]

- Waughman GJ, French JRJ, Jones K (1981) Nitrogen fixation in some terrestrial environments. In: Broughton WJ (ed) Nitrogen fixation, vol 1: Ecology. Clarendon Press, Oxford, pp 135-192 [10]
- Webber PJ, Ebert May D (1977) The magnitude and distribution of belowground plant structures in the alpine tundra of Niwot Ridge, Colorado. *Arct Alp Res* 9:157-174 [6]
- Webster GL (1961) The altitudinal limits of vascular plants. *Ecology* 42:587-590 [1, 2]
- Wehrmeister RR, Bonde EK (1977) Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine populations of *Saxifraga cernua* L. *Arct Alp Res* 9:401-406 [16]
- Weih M, Johanson U, Gwynn-Jones D (1998) Growth and nitrogen utilization in seedlings of mountain birch (*Betula pubescens* ssp *tortuosa*) as affected by ultraviolet radiation (UV-A and UV-B) under laboratory and outdoor conditions. *Trees* 12:201-207 [17]
- Weih M, Karlsson PS (2001) Growth responses of mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytol* 150:147-155 [10]
- Weilenmann K (1981) Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. *Ber Geobot Inst ETH (Stiftung Rübel, Zürich)* 48:68-119 [16]
- Welker JM, Bowmann WD, Seastedt TR (2001) Environmental change and future directions in alpine research. In: Bowmann WD, Seastedt WD (eds) Structure and function of an alpine ecosystem - Niwot Ridge, Colorado. Oxford University Press, Oxford, pp 304-322 [17]
- Welling P, Laine K (2002) Regeneration by seeds in alpine meadow and heath vegetation in sub-arctic Finland. *J Veg Sci* 13:217-226 [16]
- Werner P (1981) Almen: Bäuerliches Wirtschaftsleben in der Gebirgsregion. Callwey, München [17]
- Werner P (1988) La flore. Pillet, Martigny [2]
- Wesche K (2000) The high-altitude environment of Mt. Elgon (Uganda, Kenya): climate vegetation, and the impact of fire. *Ecotropical monographs* 2, JF Carthaus, Bonn
- Whitfield CJ (1932) Ecological aspects of transpiration. I. Pikes peak region: climatic aspects. *Bot Gaz* 93:436-452 [9]
- Wielgolaski FE (ed) (1975) Fennoscandian tundra ecosystems. Springer, Berlin Heidelberg New York [1]
- Wieser G (1997) Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. *Tree Physiol* 17:473-477 [7]
- Wieser G, Körner Ch, Cernusca A (1984) Die Wasserbilanz von Graslandökosystemen in den österreichischen Alpen. *Verhandl Ges Oekologie (Bern)* 12:89-99 [9]
- Wijmstra TA (1978) Palaeobotany and climate change. In: Gribbin J (ed) Climatic change. Cambridge University Press, Cambridge, pp 25-45 [7]
- Wildi B, Lütz C (1996) Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes. *Plant Cell Environ* 19:138-146 [5, 8, 11]
- Wildner-Eecher MT (1988) Keimungsverhalten von Gebirgspflanzen und Temperatursistenz der Samen und Keimpflanzen. PhD Thesis, University of Innsbruck [16]
- Williams LD, Barry RG, Andrews JT (1972) Application of computed global radiation for areas of high relief. *J Appl Meteorol* 11:526-533 [4]
- Williams MW, Bales RC, Brown AD, Melack JM (1995) Fluxes and transformations of nitrogen on a high-elevation catchment, Sierra Nevada. *Biogeochemistry* 28:1-31 [17]
- Williams RW (1987) Patterns of air temperature and accumulation of snow in subalpine heathlands and grasslands on the Bogong High Plains, Victoria. *Aust J Ecol* 12:153-163 [4]
- Wilson JW (1954) The influence of "midnight sun" conditions on certain diurnal rhythms in *Oxyria digyna*. *J Ecol* 42: 81-94 [12]
- Winiiger M (1981) Zur thermisch-hygrischen Gliederung des Mount Kenya. *Erdkunde* 35:248-263 [7]
- Wohlgenuth T (1993) Der Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz (Welten und Sutter 1982) auf EDV: Die Artenzahlen und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren. *Bot Helv* 103:55-71 [2]
- Wojciechowski MF, Heimbrook ME (1984) Dinitrogen fixation in alpine tundra, Niwot Ridge, Front Range, Colorado, USA. *Arct Alp Res* 16:1-10 [6, 10]
- Wolfsegger M, Posch A (1980) Der Wasserhaushalt von Böden am Südhang des Hochofers (Hohe Tauern). In: Franz H (ed) Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröffentlichungen Österr MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, vol 3. Wagner, Innsbruck, p 223-242 [9]
- Woodward FI (1975) The climatic control of the altitudinal distribution of *Sedum rosea* (L.) Scop. and *S. telephium* L. II. The analysis of plant growth in controlled environments. *New Phytol* 74:335-348 [13]
- Woodward FI (1979a) The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes. II. Analyses of the control and morphology of leaf extension and specific leaf area of *Phleum bertolonii* D.C. and *P. alpinum* L. *New Phytol* 82:397-405 [12, 13]
- Woodward FI (1979b) The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes. I. Growth analysis of *Phleum alpinum* L., *P. bertolonii* D.C., *Sesleria albicans* Kit. and *Dactylis glomerata* L. *New Phytol* 82:385-395 [12, 13]
- Woodward FI (1983) The significance of interspecific

- differences in specific leaf area to the growth of selected herbaceous species from different altitudes. *New Phytol* 95:313-323 [1, 12]
- Woodward FI (1986) Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia* 70: 580-586 [10, 11]
- Woodward FI (1987) Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Cambridge [8]
- Woodward FI, Friend AD (1988) Controlled environment studies on the temperature responses of leaf extension in species of *Poa* with diverse altitudinal ranges. *J Exp Bot* 39:411-420 [13]
- Woodward FI, Körner Ch, Crabtree RC (1986) The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. I. Field observations on temperature responses at one altitude. *Oecologia* 70:222-226 [13]
- Wookey PA, Welker JM, Parsons AN, Press MC, Callaghan TV, Lee JA (1994) Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* to simulated environmental change at a high arctic polar semi-desert. *Oikos* 70:131-139 [17]
- Woolhouse HW (1986) Adaptation of photosynthesis to stress: a critical appraisal of current approaches and future perspectives. In: Baker NR, Long SP (eds) *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier, Amsterdam, pp 1-12 [11]
- Wyka T (1999) Carbohydrate storage and use in an alpine population of the perennial herb, *Oxytropis sericea*. *Oecologia* 120:198-208 [12]
- Yoshimura Y, Koshima S (1997) A community of snow algae on a Himalayan glacier: change of algal biomass and community structure with altitude. *Arct Alp Res* 29:126-137 [2]
- Yoshino MM (1975) Climate in a small area. University of Tokyo Press, Tokyo [3]
- Young DR, Smith WK (1983) Effect of cloudcover on photosynthesis and transpiration in the subalpine understory species *Arnica latifolia*. *Ecology* 64: 681-687 [11]
- Young TP (1994) Population biology of Mount Kenya lobelias. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 251-272 [16]
- Zachhuber K, Larcher W (1978) Energy contents of different alpine species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. *Photosynthetica* 12: 436-439 [12]
- Zalenskij OV (1955) Photosynthesis and frost resistance of plants under the conditions of high mountains. *Exp Bot* 10:194-227 (in Russian) [1]
- Zimov SA, Zimova GM, Daviodov SP, Daviodova AI, Voropaev YV, Voropaeva ZV, Prosiannikoh SF, Prosiannikova OV, Semilatova IV, Semiletov IP (1993) Winter biotic activity and production of CO₂ in Siberian soils: a factor in the greenhouse effect. *J Geophys Res* 98:5017-5023 [5]
- Ziska LH, Teramura AH, Sullivan JH (1992) Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *Amer J Bot* 79:863-871 [1, 8]
- Zoller H (1987) Zur Geschichte der Vegetation im Spätglazial und Holozän der Schweiz. *Mitt Naturforsch Ges Luzern* 29:123-149 [7]
- Zoller H (2000) La decouverte des Alpes de Petrarque a Gessner. In: Pont JC, Lacki J (eds) *Une cordee originale*. Georg, Geneva, pp 417-428
- Zoller H, Lenzin H, Erhardt A (2002) Pollination and breeding system of *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). *Plant Syst Evol* 233:1-14
- Zukrigl K (1975) Zur Geschichte der Hochlagenwälder in den Seetaler Alpen (Steiermark). Eine pollenanalytische Untersuchung des kleinen Moores im Winterleitenkessel. *Centralbl Gesamte Forstwes* 92:175-188 [7]
- Zumbrunn R, Friedli HJ, Nefel A, Rauber D (1983) CO₂ measurements with an infrared laser spectrometer on flask samples collected at Jungfraujoch high-altitude research station (3500 meters asl) and with light aircraft up to 8000 meters over Switzerland. *J Geophys Res* 88:6853-6857 [3, 11]

ფერადი ჩანარები

ჩანართი 1. მალალმთისთვის დამახასიათებელი მცენარეთა სასიცოცხლო ფორმები. მიუხედავად იმისა, რომ მალალმთის მცენარეთა უმეტესობა მცირე ზომისაა, აქ ვხვდებით მალალბალახეულობის წარმომადგენლებსაც (ა); ნაჩვენებია ვენესუელის ანდეზები ზღ. დ-დან 4000 მ-ზე გავრცელებული *Senecio formosus*. მალალმთის ფლორის უმთავრესი ელემენტია კორდოვანი მარცვლოვნები (ბ); აქ წარმოდგენილია *Festuca sp.* და *Muehlenbergia sp.* (პიკო დი ორიზაბა, 4100 მ, მექსიკა). ქონდარა ბურქისა (*Podocarpus lawrencii*, 2050 მ, კოსტიუშკოს ნაციონალური პარკი, სამხრეთ-აღმოსავლეთ ავსტრალია) (ც) და ბალომა (*Silene acaulis*, 2600 მ, მთა გლუნგეზერი, ტიროლის ალპები, ავსტრია) (დ) სასიცოცხლო ფორმები ხელს უწყობენ სითბოს შენარჩუნებას. მალალმთისთვის დამახასიათებელია მხოხავი მცენარეები (ე); მაგალითისთვის ნაჩვენებია ზინარია ალპინა (ოცტალის ალპები, 3000 მ, ავსტრია). ვხვდებით აგრეთვე გიგანტურ როზეტულ მცენარეებს (ფ) – *Espeletia sp.* (მთა ელ ანჯელი, 3600 მ, ეკუადორი). თუმცა, ყველა მალალმთისთვის ტიპური ბევრად უფრო პატარა ზომის, კომპაქტური და სუბსტრატში ღრმად ჩამჯდარი როზეტული სასიცოცხლო ფორმის მცენარეები. პიონერი კრიბტოგამები: გ – წყალმცენარეთა "ქერქი" და უმცირესი ზომის ბრიოფიტები, რომლებიც ამაგრებენ ნიადაგის ზედაპირს; ხ – ლიქენებს (*Rhizocarpon sp.* და სხვ.) შეუძლიათ დასახლდნენ ყველაზე არახელსაყრელ პირობებში – შიშველ კლდეებზეც კი.

ჩანართი 2. მალალმთის სასიცოცხლო ზონას გააჩნია მრავალი "სახე" და მცირე მანძილზეც კი დიდ მრავალფეროვნებას ამჟღავნებს. სიცოცხლისათვის უკიდურესი ზედა საზღვრები: ა – ნაშალი და კლდე (ტიან-შანი, ყაზახეთი, 3200-4000 მ); ბ – ნაშალის მცენარეულობა ცენტრალურ ალპებში 2600 მ-ზე. ალპური მდელოები, სადაც ხშირად დომინირებენ ისლები, განვითარებულია როგორც ძლიერ ნოტივი (ც), ასევე კარგად დრენირებულ და მშრალ (დ) ნიადაგებზე (ალპები, 2500 მ). ე – მალალმთის ნახევრადუდაბნო (ტენერიფე, კანარის კუნძულები, 2500 მ); ფ – მკვირვკორდიანი მდელოები (კუმბრეს კალჩაქუეისი, ჩრდილო-დასავლეთი არგენტინა, 4250 მ) (*Festuca sp.*; ნინა პლანზე – *Azorella-s* გიგანტური ბალიშები). მალალმთის სასიცოცხლო ზონის ქვედა სარტყლები ხშირად დაფარულია ბურქებთან და გართობული ბურქენარით: გ – პარამო, ვენესუელა, 3800 მ და ხ – მთა პერიმერის ფერდობი, 2050 მ, სამხრეთ-აღმოსავლეთ ავსტრალია.

ჩანართი 3. მალალმთის მცენარეები უმკლავებიან მრავალ სტრესულ გარემო ფაქტორს. მალალმთაში შეხვედებით ძალიან ცხელ მიკროპაბიტიტებს, სადაც სუბსტრატის ტემპერატურა 60°C-ს აჭარბებს. ასეთ პირობებში განვითარებულია "შინიუდაბნოები", სადაც სახლობენ *Sempervivum montanum*-ის მაგვარი CAM-მცენარეები (ა). მათგან სულ რამდენიმე მეტრში შესაძლებელია აღმოვაჩინოთ თოვლგროვა, რომლის მდნობარე კიდეზე, სრულად იყენებს რა მეტად ახანოკული სავეგეტაციო პერიოდს, უკვე ყვავილობს *Soldanella pusilla* (ბ). ორივე მაგალითი მოყვანილია ცენტრალური ალპებიდან (2300 მ). ც – მალალმთის მცენარეები (ამ შემთხვევაში *B- Empetrum nigrum*, ჩრდილოეთი სკანდები, შვედეთი) აგრძელებენ თავიანთ სასიცოცხლო ციკლს ყინულის თხელი საფარველის ქვეშაც, მსგავსად "ყინულის სათბურისა", სადაც ინარჩუნებენ აქაირი სითბოს. დ – მალალმთაში მცენარეები გაყინვის საფრთხისგან არ არიან დაცულნი ზაფხულშიც კი (*Anemone sulphurea*, 2500 მ, შვეიცარიის ალპები, 8 ივლისი, 1998). ე – გვიანი, უხვთოვლიანი და ნესტიანი ვაზაფხული შეიცავს "თოვლის ობის" (სოკოვანი დაავადება, რომლის გამომწვევია *Fusarium nivale*; რედ.) განვითარების საფრთხეს. აქ ნაჩვენებია "თოვლის ობით" დაზიანებული *Calluna vulgaris*-ის საფარველი (2200 მ, ტიროლის ალპები, ავსტრია). ფ – თოვლისგან მცენარის უფრო გამონათვისყოფლებას შეიძლება ფოტოდეგრადირებული პროტეინები მოჰყვეს. ამიტომ ახალგაზრდა ქსოვილები აღჭურვილი არიან ე.წ. დამცველი პიგმენტებით: კაროტინოიდებით, ფლავონოიდებით და ანთოციანინებით (სურათზე ნაჩვენებია *Rumex alpinus*-ის თოვლისგან ახლადგამოთვისყოფილი ალმონიტები; შვეიცარიის ალპები, 2500 მ). გ – მობილური სუბსტრატის ხშირად ინოვაცი ფაქტორულ მექანიკურ დაზიანებებს. ამიტომ ეს პაბიტიკი ვინრო სპეციალისტების ნიშია (*Cerastium uniflorum*; ოცტალის ალპები, 3250 მ, ავსტრია). ხ – მცენარის უსაფრთხოების განვითარება: *Empetrum nigrum*-ის და *Vaccinium vitis-idaea*-ს ერთი და იგივე ლეროები ჩრდილოეთ შვედეთის სუბარქტიკულ-ალპურ სარტყელში; მარცვლი – გვიანი ზამთარი (12 მაისი; მცენარის სვენების ფაზა; თვალსაწიროა დამცველი პიგმენტების მალალი კონცენტრაცია – ფოთლების შეფერვილობა მონითალო-მოყავისფროა); მარჯვნივ – მცენარის მაქსიმალური აქტივობის პერიოდი (20 ივლისი; ფოთლები მწვანეა).

ჩანართი 4. მაღალმთაში მიწათსარგებლობის ფორმები ათასწლეულების მანძილზეა ჩამოყალიბებული. a – ალპური საძოვრები *Kubresia*-სა და *Levntopodium*-ის ("ედელვაისი") მონანილეობით (ცენტრალური აზია, ტიან-შანი, ყაზახეთი, 2600 მ). b – სათიბი მდელოები *Poa*-ს, *Nardus*-ის, *Anthoxanthum*-ის, *Alchemilla*-ს და სხვათა დომინირებით (ლესტალი, ტიროლის ალპები, ავსტრია, 1700 მ). ამ ნივთში განხილული კვლევის შედეგების დიდი ნაწილი მიღებულია: c – ნიუორტ რიჯში (კოლორადოს მთების ფრონტალური ქედი, 3500-3600 მ) და d – ფურკას ულელტეხილზე (შვეიცარიის ალპები, 2500 მ). მაღალმთის მცენარეთა სამყაროს ეკოლოგიური შესწავლისათვის აუცილებელია როგორც სავსე დაკვირვებები ბუნებრივ პირობებში, ასევე გარემო ფაქტორების კონტროლირება (ხელოვნური ცვლილება): e და f – ფოტოსინთეზის *in situ* შესწავლა მთა გლუნგეზერზე, ტიროლის ალპები, 2600 მ; g და h – ხელოვნურად ვენტილირებადი მზის კამერა (ინსტრუქი, ავსტრია) და ღია კამერები (ფურკას ულ., შვეიცარია) მაღალმთის მცენარეებზე კლიმატის გლობალური ცვლილების (ამ შემთხვევაში CO₂-ის კონცენტრაციის გაზრდა) ზეგავლენის შესასწავლად (იხ. მე-11 და მე-17 თავები).





