

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/321097263>

Structural and functional aspects of plant reproductive strategy (მცენარის რეპროდუქციული სტრატეგიის სტრუქტურულ-ფუნქციური ასპექტები)

Book · November 2017

DOI: 10.19080/Saari.2017.11.555581

CITATIONS

0

READS

348

1 author:



Maia Akhalkatsi

Ilia State University

103 PUBLICATIONS 1,504 CITATIONS

SEE PROFILE

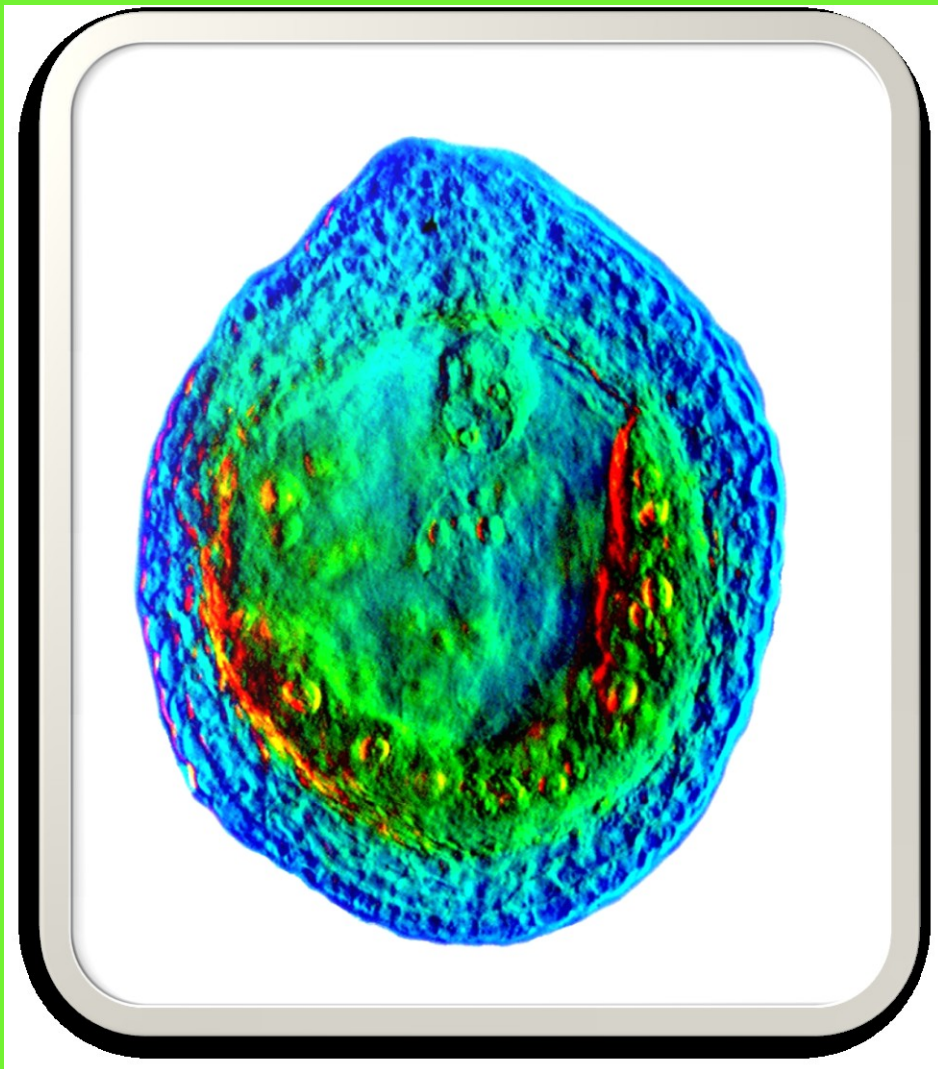
Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Humboldt- View project

მანია ახალკაცი

მცენარის რეპროდუქციული სტრატეგიის
სტრუქტურულ-ფუნქციური ასპექტები



ბოტანიკის ინსტიტუტი,
თბილისი, 2017 წელი

რედაქტორი: გურანდა ღვალაძე, ბიოლოგიური მეცნიერებათა დოქტორი, ბოტანიკის ინსტიტუტის მცენარეთა გენეტიკური რესურსების განყოფილება, ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტი;

ტექსტის რედაქტორი: ლევან თითმერია;

ფოტოების ავტორი: პროფ. დოქტ. მაია ახალკაცი;

ფოტო გარეკანზე: *Gentianella germanica*-ს თესლკვირტი, ჩანასახის პარკი და თესლი.

გამომცემლობა: ბოტანიკის ინსტიტუტის მცენარეთა გენეტიკური რესურსების განყოფილების გამგის გამომცემლობა;

მისამართი: ქ. ჩოლოყაშვილის 3/5, თბილისი, 0162, საქართველო.

სარჩევი		
1.	შესავალი	5
2.	ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურის სეზონური ცვლილებები და თესლკვირტის როლი მდედრობითი გამეტოფიტის კვებაში თეთრყვავილაში- <i>Galanthus nivalis</i> (Amaryllidaceae)	14
3.	რაოდენობრივი ემბრიოლოგიური მეთოდების გამოყენება მცენარეთა განვითარების ბიოლოგიასა და რეპროდუქციულ ეკოლოგიაში	50
4.	ურთიერთკავშირი რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურასა და მცენარის სასიცოცხლო ციკლს შორის Gentianaceae-ს ოჯახში	64
5.	ნადველა- <i>Gentianella caucasea</i> -ს და <i>Gentiana pyrenaica</i> -ს რეპროდუქციული ფენოლოგია, თესლის განვითარება და რეპროდუქციული მაჩვენებლები განსხვავებულ ჰაბიტატებში ცენტრალურ კავკასიონზე	102
6.	თესლკვირტისა და თესლის განვითარების სტრუქტურული ასპექტები და კანონზომიერი აბორტი ძიძოში- <i>Melilotus officinalis</i> (Fabaceae)	125
7.	რესურსების ლიმიტაციის ეფექტი თესლის განვითარებაზე და გაღვივებაზე ულუმბოში - <i>Trigonella caerulea</i> (Fabaceae)	147
8.	წყლის რეჟიმი და ზრდის თავისებურებები თესლის გაღვივებისა და აღმონაცენის განვითარებისას ულუმბოში- <i>Trigonella caerulea</i> (Fabaceae)	165
9.	დასკვნები	183
10.	ლიტერატურა	190

მცენარის რეპროდუქციული
 სტრატეგიის სტრუქტურულ-
 ფუნქციური ასპექტები:
 მაია ახალკაცი,
 ბიოლოგიურ მეცნიერებათა
 დოქტორი,
 ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის
 პროფესორი,
 ბოტანიკის ინსტიტუტის მცენარეთა
 გენეტიკური რესურსების
 განყოფილების გამგე;



მაია ახალკაცის წიგნის ხარისხი არის დისერტაციის სამეცნიეროს მიერ "ბიოლოგიურ მეცნიერებათა დოქტორი" და საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის უფლება აქვს: "მცენარის რეპროდუქციული სტრატეგიის სტრუქტურულ-ფუნქციური ასპექტები". ცოდნა არის ბოტანიკურ ემბრიოლოგიაზე და მათი კვლევით გრძელდება ბოტანიკის ინსტიტუტში. სწავლა ორიენტირებულია თავდაპირველად მსუბუქი მიკროსკოპიის და ელექტრონული მიკროსკოპული სტრუქტურა მდედრობითი გამეტოფიტი და მისი სტრუქტურული ცვლილების დროს არის წინასწარი ყვავილის ფაზაში. მოგვიანებით, ყურადღება გამახვილდა მთელ რეპროდუქციულ ფაზაში, მათ შორის ყვავილზე, რეპროდუქციული ეკოლოგიით მზარდი აქცენტით. ნაწილი ამ სამუშაოს უკვე შეაფასეს რამდენიმე თვე საზღვარგარეთ დუსელდორფის უნივერსიტეტი, გერმანია; პორტლანდის უნივერსიტეტი, აშშ; ინსბრუკის უნივერსიტეტი, ავსტრია და ჩატარდა დოქტ. მაია ახალკაცი ახალი ცნებებით და მეთოდებით შეიტყო 2006 წელს. კვლევა ეფუძვნებოდა კავშირის კონცეფციას სტრუქტურულ ცვალებადობას, სახეობების სიცოცხლის ციკლს და ჰაბიტატის სპეციფიკურ მოთხოვნებს შორის. ეს ასპექტი უფრო მჭიდროდ იქნა შესწავლილი ნაღველას 3 გვარი - *Gentiana*, *Gentianella*, *Gentianopsis* და 9 სახეობის *Gentianaceae*-ს ოჯახისგან. იყო სიცოცხლის ციკლის ხანგრძლივობა და ანტიპოდის სტრუქტურას შორის ნათელი კორელაცია. ამდენად არის სახეობები ოჯახების მიხედვით: თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae); ძიძო-*Melilotus officinalis* (L.) Pall. (Fabaceae); ულუმბო-*Trigonella caerulea* (L.) Ser. (Fabaceae). მრავალწლიანი სახეობა ხასიათდება პროლიფერებად ანტიპოდები და მოკლე ხანგრძლივობა სათესლე განვითარების, რომელსაც ეფემერული ანტიპოდები და მნიშვნელოვნად ხანგრძლივი დროა სათესლეს წყობა, როგორც ულტრასტრუქტურული კვლევების აჩვენა პროლიფერებად ანტიპოდები არიან მეტაბოლიზმის აქტიური და საშუალებას სწრაფი ემბრიოგენეზის განსხვავებით იმ სახეობას, რომელიც ფორმირების შემდეგ, ქსოვილის ენდოსპერმალენი იყენებს ემბრიონის განვითარებას. ქალბატონი პროფესორი/დოქტორი მაია ახალკაცი გამოიყურება სტრუქტურულ და ფუნქციურ ცვლილებებს და რეპროდუქციულ ქსოვილებში ხედავს. მნიშვნელოვანი ევოლუციური ნაბიჯი, რომელმაც გამოიწვია ის ფაქტი, რომ თბილი და ტენიანი ტროპიკული, მშრალი და გრილი კლიმატური ზონების ორიგინალური გენიალური სეზონიდან ასევე შეიძლება წარმატებით დასახლდნენ. წიგნის ავტორი არის მცენარეთა ბოტანიკის ინსტიტუტის განყოფილების კვლევებზე.

1. შესავალი

1.1. თემის აქტუალობა

თესლწარმოქმნის პროცესი ფარულთესლოვანი მცენარეების სასიცოცხლო ციკლის ყველაზე მნიშვნელოვანი რგოლია, რომელიც განსაზღვრავს სახეობის გადარჩენას და განაპირობებს მის განსახლებას კონკრეტულ არეალში. ყვავილოვანი მცენარის რეპროდუქციული ორგანოების აგებულებას სწავლობს კლასიკური ემბრიოლოგია (Schnarf, 1929; Maheshvari, 1950; Rutishauser, 1969).

დღეისათვის ფარულთესლოვანთა ოჯახების, გვარების და სახეობების ემბრიოლოგიის შესახებ დიდძალი მონაცემები არსებობს (Батыгина, Яковлев, 1981, 1983, 1985, 1987, 1990; Johri et al., 1992).

ამან განაპირობა ფარულთესლოვანი მცენარეების შედარებითი ემბრიოლოგიის გადაქცევა ისეთ ფუნდამენტურ მეცნიერებად, რომელიც წარმატებით გამოიყენება განვითარების ბიოლოგიაში, ტაქსონომიასა და ევოლუციურ სწავლებაში.

ემბრიოლოგიის შედეგები გამოიყენება ფიზიოლოგიურ გამოკვლევებშიც, ძირითადად, განაყოფიერების პროცესის, რეპროდუქციული პროცესის ჰორმონული რეგულაციის, აგრეთვე, ასიმილაციის თესლსა და ნაყოფში დაგროვების კანონზომიერების ასახსნელად (Marshall, Grace, 1992).

შედარებითი ემბრიოლოგია, რომელიც სწავლობს რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურულ ვარიაციას, აქტუალურია დღემდე, რადგან ეს მონაცემები მნიშვნელოვანია მცენარეთა მრავალფეროვნებისა და ტაქსონომიური საკითხების დასადგენად.

მცენარეთა ფილოგენეზის მიმართულებების კლადისტიკური ანალიზისას მორფოლოგიური, ანატომიური და ემბრიოლოგიური მონაცემები დიდ როლს ასრულებს. ამიტომ, ამ მონაცემთა დაგროვება და მეცნიერთათვის მიწოდება პუბლიკაციების სახით მეტად მნიშვნელოვანია.

ამ მიმართულებით, ჩვენ უპირატესობას ვანიჭებთ საქართველოში გავრცელებულ სახეობებს. შესწავლილია შემდეგი გვარების სახეობები: გლერმი-*Astragalus*, თეთრყვავილა - *Galanthus*, ნადველა-*Gentiana*, *Gentianella*, *Gentianopsis*, ფურისულა-*Primula*, გაბლუარა-*Swertia*, ძიძო-*Melilotus*, ულუმბო-*Trigonella*, და სხვ. აგრეთვე, ჩვენი კვლევის ინტერესში მოხვდა რამოდენიმე ეგზოტური სახეობა, *Peperomia* spp. (Piperaceae), *Nelumbo nucifera* Gaertn. (Nelumbonaceae) და სხვ. გაცილებით ნაკლები ინფორმაცია მოიპოვება თესლწარმოქმნის თავისებურებებზე მცენარის გავრცელების ბუნებრივ ჰაბიტატში და ამ პროცესებში გარემო ფაქტორების როლზე.

კვლევის ობიექტს წარმოადგენდა მცენარის შემდეგი სახეობები: *Galanthus nivalis* L. – ოჯახი Amaryllidaceae; *Gentiana angulosa* M.Bieb. სინონიმია *Gentiana verna* subsp. *pontica* (Soltok.) Hayek-ში; *Gentiana cruciata* L., *Gentiana pontica* Soltok. სინონიმია *Gentiana verna* subsp. *pontica* (Soltok.) Hayek-ში, *Gentiana pyrenaica* L., *Gentiana septemfida* Pall., *Gentianella caucasea* (Lodd. ex Sims) Holub, *Gentianella germanica* (Willd.) Börner, *Gentianopsis blepharophora* (Bordz.) Galushko სინონიმია *Gentianopsis ciliata* subsp. *blepharophora* (Bordz.) Holub-ში, *Swertia iberica* Fisch. ex C.A.Mey – ოჯახი Gentianaceae; *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Trigonella caerulea* (L.) Ser. (= *Trigonella coerulea* (L.) Ser.) - ოჯახი Fabaceae. მცენარეები, ძირითადად, საქართველოს ტერიტორიაზე შეგროვდა. გამონაკლისია თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ი (ოჯახი Gentianaceae), რომლის ბოლქვები ინტროდუცირებული იყო კარპატებიდან (სლოვაკეთი) თბილისის ცენტრალურ ბოტანიკურ ბაღში. *Gentianella germanica*-ზე დაკვირვებები წარმოებდა და მასალა შეგროვდა ქ. ინსბრუკში, ცენტრალური ალპები (ავსტრია). ორეგონის შტატში (აშშ) *Melilotus officinalis*-ის ერთი პოპულაციის მასალა შეგროვდა.

კვლევის დროს გამოყენებული იყო შემდეგი მეთოდები:

1. სინათლის მიკროსკოპია;
2. ინტერფერენციულ-კონტრასტული მიკროსკოპია;
3. ფლურესცენტული მიკროსკოპია;
4. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპია;
5. კლიმატის მონიტორინგი მონაცემთა ლოგერით;
6. თესლის გაღივების მეთოდი მანიტოლით მიღებული სუბსტრატის წყლის პოტენციალის გრადიენტის მქონე ხსნარებზე;
7. ტეტრაზოლიუმის ტესტი;
8. წყლის რეჟიმის განსაზღვრა ნამის წერტილის მეთოდიკით;
9. თხელშრიანი ქრომატოგრაფია;
10. ფენოლოგიური დაკვირვებები;
11. ბიომეტრული მეთოდები;
12. სტატისტიკური ანალიზი.

ამგვარი გამოკვლევები მნიშვნელოვანია პოპულაციური და გენური ეკოლოგიის საკითხების გადასაჭრელად. იგი, ფენოლოგიურ მონაცემებთან ერთად, მნიშვნელოვან ინფორმაციას წარმოადგენს ჰაბიტატის დასახასიათებლად (**Urbanska, Landolt, 1990; Wagner, Reichegger, 1997; Theurillat, Schluessel, 2000**) და რეპროდუქციის პროცესზე და მცენარეთა გავრცელების ხასიათზე გლობალური კლიმატური ცვლილების ეფექტის შესასწავლად.

1990-იანი წლებიდან ნ. კეცხოველის სახ. ბოტანიკის ინსტიტუტის ემბრიოლოგიის განყოფილებაში დაინერგა თემატიკა, რომელიც გულისხმობდა კლასიკური სტრუქტურული ემბრიოლოგიის სინთეზს რეპროდუქციულ ეკოლოგიასთან. ამ კვლევების ჩასატარებლად შემუშავდა სპეციალური მეთოდიკა ავსტრიელ მეცნიერ ი. ვაგნერთან ერთად ქ. ინსბრუკის ბოტანიკის ინსტიტუტში, ავსტრია (**Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995**).

მას შემდგომში ეწოდა ფენოემბრიოლოგია. ამ მეთოდიკის არსი მდგომარეობს კლასიკური სტრუქტურული ემბრიოლოგიისა და რეპროდუქციული ეკოლოგიის მეთოდების სინთეზში, რაც საშუალებას გვაძლევს დავადგინოთ თესლწარმოქმნის პროცესის რაოდენობრივი მაჩვენებლების სტრუქტურული საფუძვლები. ზოგადად, სტრუქტურული ემბრიოლოგიის მეთოდების გამოყენება რეპროდუქციული ბიოლოგიისა და ეკოლოგიის საკითხების შესწავლისას საშუალებას გვაძლევს მივიღოთ ხარისხობრივად განსხვავებული შედეგი, რაც ამ დარგების ცალკე გამოყენების შემთხვევაში შეუძლებელი იქნებოდა. რეპროდუქციული ეკოლოგიის მთავარი ამოცანაა დადგინდეს რა რაოდენობით თესლის წარმოქმნა შეუძლია მცენარეს კონკრეტულ გარემო პირობებში, რაც გამოისახება თესლის გამონასკვის პროცენტით და შეფარდებითი რეპროდუქციული წარმადობის ინდექსით (**Stephenson, 1981; Wiens, 1984**).

ემბრიოლოგიური კვლევა კი საშუალებას გვაძლევს გამოვავლინოთ თესლის აბორტის მიზეზები, ანუ გამოწვეულია ეს რეპროდუქციული ორგანოების ანომალური განვითარებით, დამტვერვის დეფიციტით, თუ პოსტბიოგოტური გენეტიკური შეუთავსებლობით (**Akhalkatsi, Wagner, 1996; Akhalkatsi et al., 1999**).

ეს კი საშუალებას გვაძლევს დავადგინოთ, თუ რა სტრუქტურული პროცესები განსაზღვრავს მცენარის მიერ წარმოქმნილი თესლის რაოდენობასა და ხარისხს. მსგავსი კვლევების ჩატარება განსაკუთრებულ მნიშვნელობას იძენს გლობალური კლიმატური ცვლილებების ფონზე, როდესაც საჭიროა განვსაზღვროთ მცენარის გამრავლების ტენდენციები ცვლად გარემოში. ამ დროს, თესლწარმოქმნასთან ერთად, განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი ხდება თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის კონკრეტულ გარემოში დამკვიდრების პირობების განსაზღვრა.

ამ მიმართულებით პირველად იქნა შესწავლილი თესლის გაღივების დროს წყლის რეჟიმის ეტაპობრივი ცვლილებაა ულუმბოში-*Trigonella caerulea*. ეს თემა, დაფინანსებულია ა. ფონ ჰუმბოლდტის ფონდის მიერ, შესრულდა დუსელდორფში ჩვენი მივლინების დროს. კვლევის შედეგებმა საშუალება მოგვცა განგვესაზღვრა მცენარის თესლის გაღივებისათვის აუცილებელი ზღვრული მოთხოვნილებები წყლის პოტენციალზე. ამას კი დიდი მნიშვნელობა აქვს

აღმონაცენის კონკრეტულ გარემოში დამკვიდრების მოთხოვნილების დასადგენად და ზოგადად მცენარეების განსახლების მოდელირებისათვის.

ეს მიმართულება ამჟამად დაწინაურებულია მცენარის რეპროდუქციის კვლევის ლაბორატორიაში და ეფექტურად გამოიყენება ისეთი საკითხების გადასაწყვეტად, როგორცაა ტყის ზედა საზღვარზე ხემცენარეთა აღმონაცენების გავრცელების ტენდენციის გამოვლენა. მცენარის რეპროდუქციული ორგანოების მორფოლოგია და ბიომეტრული ანალიზი სრულიად ახალი მიმართულებაა ჩვენს კვლევაში.

ჩვენ ვსწავლობთ ყვავილის, ნაყოფის და თესლის მორფოლოგიას და ვახდენთ მათი ზომების ბიომეტრულ ანალიზს. ამას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ბოლო დროს მსოფლიოში მიმდინარე კვლევაში, რომლის მიზანია ჰიბრიდიზაციის პროცესის შესწავლა და, აგრეთვე, შიდასახეობრივი და სახეობათშორისი მრავალფეროვნების შედარებითი ანალიზი.

1.2. კვლევის მიზანი და ამოცანები

წინამდებარე ნაშრომში მოცემულია იმ კვლევის შედეგები, რომლებიც აღწერს მცენარის რეპროდუქციულ სტრატეგიასა და გამრავლების ორგანოების სტრუქტურას შორის არსებულ ურთიერთკავშირს. კვლევის ძირითადი მიზანს შეადგენდა კლასიკური ემბრიოლოგიისა და რეპროდუქციული ეკოლოგიის კვლევის მეთოდების სინთეზის საფუძველზე, დაგვედგინა მცენარის სქესობრივი გამრავლების სტრუქტურული, რაოდენობრივი და ფიზიოლოგიური ასპექტები გამეტოფიტის ჩამოყალიბებიდან თესლის გაღვივებისა და აღმონაცენის დამკვიდრების ფაზამდე. თემის შესრულების დროს განისაზღვრა შემდეგი ამოცანები: 1. დაგვედგინა თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურის სეზონური ცვლილება და განგვესაზღვრა თუ რომელი სტრუქტურული თავისებურებაა უშუალოდ დაკავშირებული განაყოფიერების პროცესის განხორციელებასთან და რომელი განაპირობებს უჯრედის ცხოველმყოფელობას; 2. შეგვემუშავებინა კვლევის ახალი მეთოდი, რომელიც საშუალებას მოგვცემდა მოგვეხდინა სტრუქტურული ემბრიოლოგიისა და რეპროდუქციული ეკოლოგიის კვლევის მეთოდების სინთეზი; 3. შეგვესწავლა *Gentianaceae*-ს ოჯახის სახეობათა შედარებითი ემბრიოლოგია და გამოგვევლინა თესლკვირტისა და ჩანასახის პარკის სტრუქტურული ვარიანტების მიზეზი; 4. გამოგვეკვლია ჰაბიტატის გარემო პირობების გავლენა თესლწარმოქმნის პროცესზე ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს და *Gentiana pyrenaica*-ს პოპულაციებში ცენტრალურ კავკასიონზე; 5. დაგვედგინა ერთთესლიანობის ფენომენის სტრუქტურული და ფუნქციური საფუძველი მიძო-*Melilotus officinalis*-ში; 6.

განგვესაზღვრა წყლის დეფიციტის ეფექტი თესლის რაოდენობასა და ხარისხზე ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში; 7. შეგვესწავლა თესლის გაღვივების დროს წყლის რეჟიმის ეტაპობრივი ცვლილება *Trigonella caerulea*-ში; 8. განგვესაზღვრა მცენარის თესლის გაღვივებისათვის აუცილებელი ზღვრული მოთხოვნილებები წყლის პოტენციალზე *Trigonella caerulea*-ში.

1.3. კვლევის სტრატეგია

ფარულთესლოვანი მცენარეების კლასიკური ემბრიოლოგიის ფუძემდებლების ვ. ჰოფმაისტერის (**Hofmeister, 1847, 1849**) და ე. შტასბურგერის (**Starsburger, 1877**) ნაშრომების გამოკვყენების შემდეგ, XIX-XX საუკუნეში მრავალი მკვლევარის მოღვაწეობის შედეგად ამ დარგში დაგროვდა უამრავი მონაცემი, რომელიც თითქმის სრულყოფილად აღწერს ფარულთესლოვანი მცენარეების რეპროდუქციული ორგანოების აგებულებას და თესლწარმოქმნის პროცესის ფუნქციურ თავისებურებებს. ე. ბატალიას (**Battaglia, 1987**) განმარტებით შეიძლება ვუწოდოთ განვლილ პერიოდს უდიდესი მორფოლოგიური აღმოჩენების ეპოქა, რომლის დროსაც შეგროვდა დიდი რაოდენობით ინფორმაცია მცენარის რეპროდუქციული ორგანოების აგებულების შესახებ. დღეისათვის, ძირითადი პრობლემა მცენარეთა ემბრიოლოგიაში ისაა, რომ მრავალრიცხოვანმა ექსპერიმენტულმა გამოკვლევებმა გამოავლინა ფარულთესლოვანი მცენარეების რეპროდუქციული ორგანოების დიდი სტრუქტურული ვარიაბელობა (**Батыгина, Яковлев, 1981, 1983, 1985, 1987, 1990; Johri et al., 1992**).

ამ მხრივ განსაკუთრებით გამოირჩევა მდედრობითი გამეტოფიტი, რომლის ფორმათა სიმრავლის და სტრუქტურულ-ფუნქციური ვარიაბელობის მექანიზმის და მიზეზის ახსნა დღემდე ვერ ხერხდება. მიუხედავად იმისა, რომ, ამჟამად, მცენარეთა ემბრიოლოგიაში აქტიურად გამოიყენება კვლევის მოლეკულურ ბიოლოგიური მეთოდები, რომელიც ნათელს ჰყენს თესლწარმოქმნის პროცესის გენეტიკური კონტროლის მექანიზმს (**Moore et al., 1997; Grossniklaus, Schneitz, 1998; Lester et al., 2004**), იგი მაინც არ იძლევა ერთმნიშვნელოვან ახსნას თუ რა განაპირობებს რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურულ ვარიაბელობას. უფრო მეტი, ინფორმაციის სწრაფი ზრდა კიდევ უფრო გაართულებს მათ ანალიზს, თუ არ მოხდა სტრუქტურის ვარიაბელობის გამომწვევი მიზეზის თეორიული ინტერპრეტაცია.

თანამედროვე მცენარეთა ემბრიოლოგიის პრობლემა გვაგონებს 1960-იან წლებში პოპულაციურ გენეტიკაში არსებულ სიტუაციას, რომელიც, იმ დროს, მოლეკულური ბიოლოგიის მეთოდების გამოყენებამ მეცნიერთა დიდი აღფრთოვანება გამოიწვია, ისინი ვარაუდობდნენ, რომ ცალკეული ინდივიდის გენოტიპური ცვალებადობის შესწავლა ნათელს

მოკვნიდა მანამდე უცნობ ბევრ პრობლემას. მაგრამ, შემდეგში რ. ლევონტინი (Левонтин, 1978) გულისტკივილით დასძენს: “ჩვენ ვცდილობდით აგვეხსნა ცვალებადობა, რომელიც ბუნებაში არსებობს. მაგრამ, ჩვენი თავდაპირველი აღტაცება იცვლებოდა იმედგაცრუებით, რადგან არც ერთი განმარტება არ შეიძლებოდა დამაკმაყოფილებლად ჩაგვეთვალა და ის გაურკვეველობა, რაც ადრე დაკვირვებებში ვლინდებოდა, ახლა თეორიულ სქემებში იჩენდა თავს”.

ჩვენი აზრით, მცენარეთა კლასიკური ემბრიოლოგიის მთავარი პრობლემა ისაა, რომ რეპროდუქციული ორგანო განიხილება, როგორც იზოლირებული სტრუქტურა და ყურადღება არ ექცევა ისეთ საკვანძო მოვლენებს, როგორცაა ორგანიზმის ადაპტაცია საცხოვრებელ გარემოსთან, სახეობის გავრცელება და განსახლება. კლასიკური ემბრიოლოგიისათვის ფაქტიურად არ არის ცნობილი, თუ როგორ აკონტროლებს გარემო ველური მცენარის რეპროდუქციულ პროცესებს ბუნებრივ თანასაზოგადოებებში, რაც რეპროდუქციული ეკოლოგიის კვლევის საგანია (Stephenson, 1981; Wiens, 1984), რომელიც თავის მხრივ არც რეპროდუქციული ეკოლოგიის კვლევებში იღებს მხედველობაში რეპროდუქციული ორგანოს სტრუქტურულ თავისებურებებს. ჩვენ შევეცადეთ ჩვენს კვლევებში, ემბრიოლოგიის საკითხებთან ერთად, დიდი ყურადღება დაგვეთმო რეპროდუქციული ეკოლოგიის საკითხებისათვისაც, ანუ მოგვეხდინა ამ ორი მიმართულებით კვლევების ერთგვარი სინთეზი, რაც უკეთ გამოავლენდა მცენარის თესლით გამრავლების მიზეზშედეგობრივ ურთიერთობებს, პასუხს გაცემდა ბევრ ბუნდოვან და აუხსნელ კითხვას, გაარკვევდა ურთიერთობებს რეპროდუქციული ორგანოს სტრუქტურულ თავისებურებებსა და მცენარის რეპროდუქციულ სტრატეგიას შორის. ფარულთესლოვანი მცენარეების თესლწარმოქმნის თავისებურებების ასახსნელად ჩვენ შევიმუშავეთ კონცეფცია, რომელიც სამ პოსტულატს ეფუძნება:

1. სქესობრივი რეპროდუქცია წარმოადგენს ინდივიდთა რიცხვის ფაქტიურ ზრდას პოპულაციაში და მოიცავს გამეტოფიტების ფორმირებას, განაყოფიერებას, თესლწარმოქმნას, თესლის გაღვივებას და აღმონაცენის დამკვიდრებას. და, არ შემოიფარგლება მხოლოდ თესლის ფორმირებით, როგორც ამას კლასიკური ემბრიოლოგია ასახავს;
2. ფარულთესლოვანთა მდებრობითი გამეტოფიტის სტრუქტურის ფორმირება წარმოადგენს ადაპტაციური ევოლუციის შედეგს, რომელიც სამი ძირითადი მიმართულებით ხორციელდება: (1) ადაპტაცია მამრობით გამეტოფიტთან, (2) სპოროფიტთან და (3) გარემო პირობებთან;
3. რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურის გენოტიპური და მოდიფიკაციური ცვალებადობა წარმოადგენს სახეობათწარმოქმნის დროს მიმდინარე იზოლაციის და დივერგენციის პროცესის საფუძველს.

1.4. ნაშრომის მეცნიერული სიახლე

ჩვენი კვლევის დასაწყისში, 1985-1992 წწ, შევისწავლეთ თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურის სეზონური ცვლილება. აღმოჩნდა, რომ შემოდგომაზე ბოლქვში ფორმირებული ჩანასახის პარკის უჯრედების აგებულება მკვეთრად განსხვავდება მათი ულტრასტრუქტურული თავისებურებებიდან გაზაფხულზე, როდესაც ხორციელდება დამტვერვა და თესლწარმოქმნა. ჩანასახის პარკში მიმდინარე პროცესები შემოდგომაზე ემსახურება მის მომზადებას გამოზამთრების მკაცრი პირობების გადასატანად, რაც გამოიხატება სამარაგო ნივთიერებების სინთეზში და კვერცხუჯრედის აპარატის გარშემო უჩვეულო მთლიანი პოლისაქარიდული გარსის ფორმირებაში, რომელსაც დაცვის ფუნქცია უნდა ჰქონდეს. განაყოფიერების განხორციელებისათვის აუცილებელი სტრუქტურული წარმონაქმნები, როგორცაა ძაფისებური აპარატი სინერგიდებში და პლაზმალემა ან პლაზმალემა კონტაქტი კვერცხუჯრედის აპარატის ქალაქურ ბოლოში, წარმოიქმნება გაზაფხულზე, ყვავილის გაშლის დროს.

ამ მონაცემებმა გვაფიქრებინა, რომ სტრუქტურული ცვლილებები ჩანასახის პარკის ონტოგენეზის დროს თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში წარმოადგენს გარემო პირობებისადმი ადაპტაციის მექანიზმს, რაც უზრუნველყოფს სახეობის კონკრეტული სასიცოცხლო ციკლის წარმატებულ განხორციელებას. ჩვენს მიერ რეპროდუქციული ეკოლოგიისა და ემბრიოლოგიის სინთეზის საფუძველზე შემუშავებულმა მეთოდმა (**Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995**).

საშუალება მოგვცა დაგვედგინა მდედრობითი გამეტოფიტის სტრუქტურული ვარიანტების ურთიერთკავშირი მცენარის სასიცოცხლო ციკლთან, Gentianaceae-ს ოჯახში. ამ ოჯახის სხვადასხვა წარმომადგენელში გამოვლინდა კავშირი ანტიპოდების აგებულებას, თესლკვირტის ფორმასა და თესლწარმოქმნის ხანგრძლივობას შორის. ნაჩვენები იყო, რომ ანტიპოდების პროლიფერაცია იწვევდა ანატროპული თესლკვირტის ფორმის შეცვლას ჰემიტროპულად და განაპირობებდა თესლის მომწიფების ვადის შემცირებას 40-დან 16 დღემდე.

ეს გამოწვეული იყო იმით, რომ ანტიპოდების პროლიფერირებული ქსოვილი ჩანასახის განვითარების საწყის ეტაპზე ასრულებდა ენდოსპერმის ფუნქციას, მაშინ, როცა ეფემერული ანტიპოდების არსებობის შემთხვევაში, ჩანასახი განვითარებას იწყებდა მხოლოდ ენდოსპერმის გაუჯრედების შემდეგ. შემდგომში კვლევის ეს მეთოდი გამოყენებული იქნა სხვა მცენარეთა რეპროდუქციული სტრატეგიისა და ადაპტაციის მექანიზმების გამოსავლენად.

თესლწარმოქმნის პროცესებზე ჰაბიტატის გარემო პირობების ზეგავლენის შესწავლამ ერთწლოვან ნაღველას-*Gentianella caucasea*-სა და მრავალწლოვან ნაღველას-*Gentiana pyrenaica*-ს პოპულაციებში, ცენტრალურ კავკასიონზე, გამოავლინა თავისებურებები, თუ როგორაა შეგუებული რეპროდუქციული სტრატეგია მცენარის სასიცოცხლო ციკლთან. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ანტიპოდების პროლიფერაციამ ერთწლოვან ნაღველას-*Gentianella caucasea*-ში განაპირობა მისი ეფემერული სასიცოცხლო ციკლის წარმოშობა ევილუციის პროცესში.

ემბრიოლოგიურმა კვლევამ საშუალება მოგვცა დაგვედგინა ერთთესლიანობის ფენომენის მიზეზი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში. კვლევა ჩატარდა საქართველოსა და ორეგონში (აშშ). ამ მცენარეში თავდაპირველად ფორმირებული რვა თესლკვირტიდან ვითარდება მხოლოდ ერთი თესლი, მაშინ, როცა ადგილი არა აქვს ანომალიებს, დამტკერვის დეფიციტს და გენეტიკურ შეუთავსებლობას. აღმოჩნდა, რომ განაყოფიერებული თესლკვირტების აბორტის კონტროლს განაპირობებს დედა მცენარე თესლის და ნაყოფის ზომებს შორის არსებული შეუსაბამობის გამო.

გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ევოლუციის პროცესში წარმოიშვა მუტაცია, რომელმაც განაპირობა თესლის ზომის გაზრდა, მაშინ, როცა, სხვა ლოკუსში მოთავსებული ნაყოფის ზომის განმსზღვრელი გენი უცვლელი დარჩა, რამაც გამოიწვია ნორმალური თესლების აბორტი. კიდევ ერთ პრობლემას წარმოადგენს რესურსის ლიმიტაციის ეფექტი წარმოქმნილი თესლის რაოდენობასა და ხარისხზე.

ეს საკითხი შესწავლილი იქნა ჩვენს მიერ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში, სადაც გამოვლენილი იქნა წყლის დეფიციტის რაოდენობრივი და ფუნქციური ეფექტი თესლწარმოქმნის პროცესზე. წყლის რეჟიმის გავლენის შესასწავლად მივმართეთ ფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდებს. ცდები ჩატარდა დუსელდორფის უნივერსიტეტის მცენარის ეკოფიზიოლოგიისა და გეობოტანიკის ინსტიტუტში.

პირველად არის შესწავლილი წყლის რეჟიმი თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის დამკვიდრების თანმიმდევრულ სტადიებზე ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში. ექსპერიმენტი მიზნად ისახავდა შეგვემოწმებინა ჰიპოთეზა იმის თაობაზე, რომ სუბსტრატის წყლის პოტენციალმა შესაძლოა განსაზღვროს მცენარის ადგილსამყოფელი თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის დამკვიდრების ფაზაში. დადგენილია თესლის გაღივებისათვის აუცილებელი წყლის პოტენციალის ზღვრული ნორმები ამ სახეობისათვის. ეს კვლევა საშუალებას იძლევა დადგინდეს სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული მაჩვენებელი ბუნებაში გავრცელებული მცენარის ნებისმიერი სახეობისათვის.

ეს საკითხი განსაკუთრებულ აქტუალობას იძენს მოსალოდნელი კლიმატური ცვლილებების ფონზე, როდესაც არიდულობის შესაძლომატებამ შეიძლება გამოიწვიოს ნიადაგის გამოშრობა, შესაბამისად შემცირდება წყლის პოტენციალის მაჩვენებელი, რაც ამ არეალში მოზარდი მცენარეების თესლის გაღვივების შესაძლებლობას შეასუსტებს და გაღვივებისათვის უკეთეს პირობას შეუქმნის უფრო არიდულ ადგილსამყოფელთან შეგუებულ სახეობებს. ეს კი გამოიწვევს მცენარეული საფარის შეცვლას მოცემულ რეგიონში. ცალკეული დისციპლინების ინტეგრაციის პროცესი თანამედროვე მეცნიერების დამახასიათებელი ტენდენციაა.

ხშირად, ამოუხსნელი პრობლემის გადაწყვეტა შესაძლებელია მხოლოდ მეცნიერების განსხვავებული დარგების მიერ დაგროვილი ცოდნის სინთეზის საშუალებით. ისეთი საკითხების შესწავლა, რომელიც მხოლოდ აღწერით არ შემოიფარგლება და ფაქტების განზოგადებას მოითხოვს, ეფექტურად სწორედ ინტერდისციპლინური კვლევის შედეგად შეიძლება გადაიჭრას. წინამდებარე ნაშრომში წარმოდგენილია სწორედ იმ მოდელური კვლევის შედეგები, რომლებშიც ინტერდისციპლინური კვლევის საფუძველზე გამოვლენილია მცენარის რეპროდუქციული სტრატეგიის სტრუქტურული, რაოდენობრივი და ფუნქციური საფუძვლები.

1.5. ნაშრომის პრაქტიკული მნიშვნელობა

ჩვენი კვლევის შედეგები შესაძლოა გამოყენებული იქნეს მეცნიერების განვითარების ბიოლოგია, ტაქსონომია, ეკოლუციურ სწავლება, ფიზიოლოგია, პოპულაციური და გენური ეკოლოგია და სხვ. რაოდენობრივი, ემბრიოლოგიური და ფენოლოგიური მონაცემები მნიშვნელოვან ინფორმაციას იძლევა ჰაბიტატის დასახასიათებლად, აგრეთვე, რეპროდუქციის პროცესზე და მცენარეთა გავრცელების ხასიათზე გლობალური კლიმატური ცვლილების ეფექტის შესასწავლად.

წყლის რეჟიმის ეფექტის შესწავლა თესლის წარმოქმნისა და გაღვივების თავისებურებებზე განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია აღმონაცენის კონკრეტულ გარემოში დამკვიდრების პირობების განსაზღვრისათვის. ამას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს აღმონაცენის დამკვიდრებისათვის საჭირო სუბსტრატის წყლის პოტენციალზე მცენარის მოთხოვნილების დასადგენად კონკრეტულ გარემოში, მაგ., არიდულ ჰაბიტატში, ტყის ზედა საზღვარზე, ან სხვა ექსტრემალურ გარემოში. იგი, ზოგადად, მცენარეების განსახლების მოდელირების საშუალებას გვაძლევს, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს კლიმატის შეცვლის შედეგად მცენარეთა მრავალფეროვნების შესაძლო ცვლილების პროგნოზირებისათვის.

2. ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურის სეზონური ცვლილებები და თესლკვირტის როლი მდედრობითი გამეტოფიტის კვებაში თეთრყვავილაში - *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae)

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis* L. მიეკუთვნება ეფემეროიდებს, რომლებიც ადრე გაზაფხულზე (მარტ-აპრილში) ყვავილობს (Горышина, 1969). ყვავილობისა და თესლის გავრცელების შემდეგ მისი მიწისზედა ორგანოები ჭკნება და რჩება მხოლოდ მიწაში მოთავსებული ბოლქვი, რომელშიც შემოდგომაზე (ოქტომბერ-ნოემბერში) წარმოიქმნება ყვავილის პრიმორდიუმები. მათი განვითარება ზამთრის პერიოდში შეჩერებულია და შემდგომი განვითარების ინიციაცია და ყვავილობა მხოლოდ გაზაფხულზე, თოვლის დნობის შემდეგ ხდება.

შემოდგომაზე ფორმირებულ ყვავილის პრიმორდიუმში განვითარება სრულდება თესლკვირტების და მტვრიანების წარმოქმნით. მოსვენების მდგომარეობაში გადასვლისას, თესლკვირტში დასრულებულია მეგასპოროდა მეგაგამეტოგენეზი, ხოლო სამტვრე პარკში მიკროსპორო- და მიკროგამეტოგენეზი. ზამთრის დადგომისათვის თესლკვირტში მდედრობითი გამეტოფიტი ფაქტიურად უკვე ჩამოყალიბებულია. იგი წარმოადგენს შვიდუჯრედიან *Polygonum*-ტიპის ჩანასახის პარკს (Erdelska, 1975; Gvaladze, 1983; Gvaladze, Akhalkatsi, 1988; Ахалкаци, Гваладзе, 1992; Ахалкаци, 1994).

ფარულთესლოვანი მცენარეების უმრავლესობაში, როგორც ცნობილია, განაყოფიერების პროცესი მეგაგამეტოფიტის ჩამოყალიბებისთანავე ხორციელდება. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში, სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებიდან გამომდინარე, მეგაგამეტოგენეზი და ჩანასახის პარკის ფორმირება ხდება შემოდგომაზე, რის შემდეგ იგი იზამთრებს მიწისქვეშ, ხოლო განაყოფიერების პროცესს ადგილი აქვს მხოლოდ გაზაფხულზე (Gvaladze, Akhalkatsi, 1988; Ахалкаци, Гваладзе, 1988, 1992; Чиампорова, Ахалкаци, Гваладзе, 1988; Ахалкаци, 1994).

ამის გამო, ჩანასახის პარკი გარკვეულ პერიოდს ატარებს არახელსაყრელ კლიმატურ პირობებში. ეს კი იმაზე მიუთითებს, რომ მას უნდა გააჩნდეს ზამთრის დაბალ ტემპერატურასთან ადაპტაციის გარკვეული მექანიზმი. მოსალოდნელია, რომ ადაპტაცია სტრუქტურულ დონეზეც უნდა იყოს გამოხატული, რაც ჩანასახის პარკის ულტრა-სტრუქტურულ ორგანიზაციასაც უნდა შეეხოს.

აქედან გამომდინარე, საინტერესო იყო შეგვესწავლა თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შემოდგომისა და გაზაფხულის ჩანასახის პარკების ულტრასტრუქტურა და მოგვეხდინა მათი აგებულების შედარებითი ანალიზი.

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ი ხასიათდება თესლწარმოქმნის ძალიან დაბალი პროცენტით, როგორც თავისი ბუნებრივი გავრცელების არეალში, ასევე ქ. თბილისის ცენტრალურ ბოტანიკურ ბაღში ინტროდუქციის შემთხვევაში. ამ ფაქტიდან გამომდინარე ისმება კითხვა ხომ არ არსებობს რაიმე სტრუქტურული ანომალიები ამ სახეობის რეპროდუქციული ორგანოების აგებულებაში, რომლებიც ხელს შეუშლიან თესლწარმოქმნის ნორმალურ გახორციელებას.

უნდა ვივარაუდოთ, რომ დაბალი ტემპერატურა შესაძლოა იწვევდეს გარკვეული სტრუქტურული ანომალიების წარმოქმნას, რაც ხელს უნდა უშლიდეს თესლწარმოქმნის პროცესის ნორმალურად გახორციელებას (Ахалкаци, Гваладзе, 1988, 1992; სურ.2.1).



სურათი 2.1. A, B - თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis* L.

ამასთან, საინტერესო იყო დაგვედგინა თესლკვირტის სტერილური ქსოვილების როლი მდედრობითი გამეტოფიტის კვებაში.

ცნობილია (Ахалкаци, Гваладзе, 1992; Johri, 1990; Drews et al., 1998; Yadegari, Drews, 2004), რომ თესლკვირტის აგებულებას გავლენა აქვს მდედრობითი გამეტოფიტის სტრუქტურის თავისებურებების განსაზღვრაში. თესლკვირტის სტრუქტურა და ფუნქცია იცვლება განვითარების პროცესში. ამიტომ, განვითარების სტადიის შერჩევას კვლევისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს.

სტრუქტურის და ფუნქციის ზუსტი დახასიათებისათვის მიზანშეწონილია თესლკვირტის შესწავლა განვითარების ბოლო სტადიაზე, როდესაც იგი შეიცავს ზრდასრულ ჩანასახის პარკს.

რადგანაც, ამ სტადიამდე, იგი ბოლომდე არ არის ჩამოყალიბებული, ხოლო განაყოფიერების შემდეგ იგი უკვე თესლს წარმოადგენს და მასში მიმდინარეობს სულ სხვა პროცესები, რომლებიც თესლის ჩამოყალიბებას განაპირობებენ.

ამიტომ, ჩვენ შევისწავლეთ თესლკვირტის აგებულება ზრდასრული ჩანასახის პარკის სტადიაზე (Чиампорова, Ахалкаци, Гვალაძე, 1988).

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ი საქართველოში ბუნებრივად არ იზრდება. მისი გავრცელების არეალი მოიცავს ცენტრალურ და აღმოსავლეთ ევროპას.

2.1. შემოდგომის ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურა

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ბოლქვები შეგროვებული იყო ქ. ბრატისლავის (სლოვაკეთი) მიდამოებში და ინტროდუცირებული იყო ქ. თბილისის ცენტრალურ ბოტანიკურ ბაღში. ამ სახეობის შერჩევა კვლევისათვის განპირობებული იყო იმ ფაქტით, რომ ჩვენ 1985-1988 წწ. ვმონაწილეობდით ერთობლივ სამეცნიერო კვლევაში სლოვაკ და უკრაინელ მეცნიერებთან ერთად რომლის მიზანი იყო თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის რეპროდუქციის პროცესის, კომპლექსური შესწავლა რეპროდუქციული ეკოლოგიის, ჰისტოქიმიის და ელექტრონული მიკროსკოპიის მეთოდების გამოყენებით. ჩვენი განაკვეთი იყო ამ სახეობის რეპროდუქციული ორგანოების ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევა.

ფიქსაციისათვის, შემოდგომაზე (ნოემბერი) თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ბოლქვიდან გამოცალკევდა ყვავილის პრიმორდიუმები. ხოლო გაზაფხულზე (მარტი-აპრილი) შეგროვდა განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი კოკრები, ყვავილები და ნაყოფები.

სინათლის მიკროსკოპიისათვის თესლკვირტები და თესლები განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე ფიქსირდებოდა FAA⁷⁰-ში (ფორმალინი, ცინულოვანი ძმარმჟავა, 70% ეთანოლი: 5:5:90). მასალა ჩაყალიბებული იყო პარაფინში, იჭრებოდა 12 მკმ სისქეზე და იღებებოდა ჰემალაუნით მაიერის ცნობილი მეთოდის მიხედვით.

ანათლების ანალიზი ხდებოდა რაიხერტის ფირმის (ავსტრია) სინათლის მიკროსკოპის, “პოლივარის” საშუალებით. ელექტრონული მიკროსკოპიისათვის, განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი თესლკვირტები და თესლები ფიქსირდებოდა 3% გლუტარალდეჰიდში ოთახის ტემპერატურაზე 2 სთ-ის განმავლობაში, 0,1 მოლი ფოსფატის ბუფერზე, pH 7,2. შემდგომ ფიქსაცია გრძელდებოდა 2% ოსმიუმის ოთხჟანგით ღამის განმავლობაში.

დაფიქსირებული მასალის გაუწყლოება ხდებოდა სპირტის და აცეტონის მზარდი კონცენტრაციის ხსნარებით. მასალა ყალიბდებოდა ეპონში. ულტრათხელი ანათლები მზადდებოდა ულტრატომ **LKB-V**-ის (შვეცია) საშუალებით. ანათლები იღებებოდა ტყვის ციტრატით. გამოკვლევა წარმოებდა ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპების **JEM 1200 EX**, იაპონია (სანკტ-პეტერბურგი, კომაროვის სახ. ბოტანიკური ინსტიტუტი) და თესლა **BS500**-ის საშუალებით, ჩეხეთი (თბილისი, ნ. კეცხოველის სახ. ბოტანიკის ინსტიტუტი).

თეთრყვავილას ნასკვი სამი ნაყოფის ფოთლისაგან შედგება. იგი სამბუდიანია, სინკარპული. პლაცენტაცია ცენტრალურია. თესლკვირტი ანატროპულია (**სურ. 2.2.1; 2.2.2; 2.2.6**), ორი ინტეგუმენტით, კრასინუცელარული.

მიკროპილე, ენდოსტომია ე.ი. მხოლოდ შიდა ინტეგუმენტისგანაა წარმოქმნილი. ორივე ინტეგუმენტი ორშიანია, გარდა შიდა ინტეგუმენტის მიკროპილური ნაწილისა, რომელიც 4-5 შრისგან შედგება.

გარე და შიდა ინტეგუმენტები მჭიდროდ არ ეკვრიან ერთმანეთს და შედეგად მათ შორის თავისუფალი სივრცეა დარჩენილი (**სურ. 2.2.2**) ნუცელუსი თავდაპირველად უჯრედების მრავალი შრისაგან შედგება, რომელთა დეგენერაცია უკვე მეგასპოროგენეზის დამთავრების-თანავე იწყება.

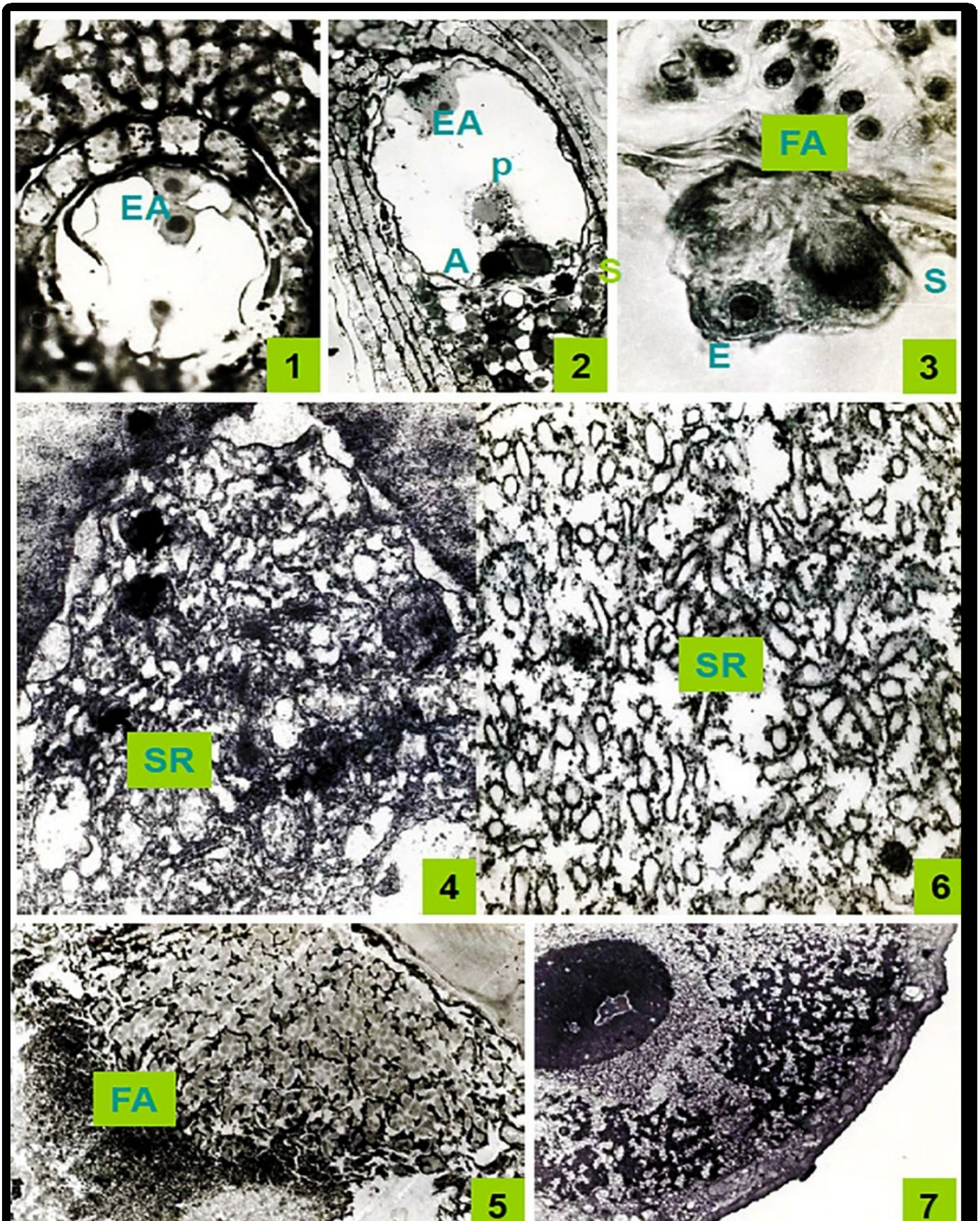
პირველად დეგენერირდებიან მეგაგამეტოფიტის მიმდებარე უჯრედები განაყოფიერების მომენტისათვის ნუცელუსის ლატერალური და მიკროპილური უჯრედები მთლიანად დაშლილია და ჩანასახის პარკი უშუალოდ ესაზღვრება შიდა ინტეგუმენტს.

ამ დროისათვის ნუცელუსი მხოლოდ ქალაძურ უბანშია შემორჩენილი. გამტარი კონა მოთავსებულია ცილინდრული ფორმის ფუნუკულუსში და მთავრდება ქალაძაში.

ფუნუკულუსის და ქალაძის პარენქიმა დიდი ზომის უჯრედებითაა წარმოდგენილი. გარე ინტეგუმენტის ფუძესთან წარმოქმნილია რქისებური გამონაზარდი, რომელიც ამ სახეობის დამახასიათებელ სისტემატიკურ ნიშანს წარმოადგენს.

მეგასპორო- და მეგაგამეტოგენეზის პროცესები თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში ოქტომბერ-ნოემბერში მიმდინარეობს. შედეგად წარმოიქმნება *Polygonum*-ტიპის ჩანასახის პარკი, რომელიც შეიცავს კვერცხუჯრედს, ორ სინერგიდას, ცენტრალურ უჯრედს და სამ ანტიპოდას (**სურ. 2.2.1**) ჩანასახის პარკის სიგრძე ამ დროისათვის შეადგენს $160 \pm 9,8$ მკმ-ს. ზამთრის განმავლობაში ჩანასახის პარკის ზომა უცვლელი რჩება.

გაზაფხულზე იგი მნიშვნელოვნად მატულობს ზომაში და მისი სიგრძე განაყოფიერების წინ შეადგენს $650 \pm 75,5$ მკმ-ს (**სურ. 2.2.2**)



სურათი 2.2. თეთრყვავილა - *Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკი. 1- შემოდგომის ჩანასახის პარკი, x250; 2- გაზაფხულის ჩანასახის პარკი, x160; 3- კვერცხუჯრედის აპარატი გაზაფხულზე, x280; 4-5- სინერგიდა შემოდგომაზე (4) და გაზაფხულზე (5), x6000, x5000; 6- ენტრალური უჯრედი შემოდგომაზე, x7000; 7- ანტიპოდა გაზაფხულზე, x5000; A- ანტიპოდა, E-კვერცხუჯრედი, EA-კვერცხუჯრედის აპარატი, FA-ძაფისებური აპარატი, P- პოლარული ბირთვი; S-სინერგიდა, SR-აგრანულოვანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმი.

2.1.1. კვერცხუჯრედი

ჩანასახის პარკში, კვერცხუჯრედი ჩვეულებრივ მოთავსებულია სინერგიდებს შორის და მათზე ოდნავ ქვემოთ, ისე, რომ მისი მიკროპილური ბოლო არ ეხება ჩანასახის პარკის გარსს. მას პოლარული აგებულება აქვს (სურ. 2.2.3).

მიკროპილურ ნაწილში მოთავსებულია დიდი ზომის ვაკუოლი, ბირთვი კი ციტოპლაზმით მდიდარ ქლამურ ნაწილში მდებარეობს. კვერცხუჯრედი შემოდგომაზე სუსტადაა ვაკუოლიზირებული. ბირთვს სფერული ფორმა აქვს. ნუკლეოპლაზმა მკვრივია. ქრომატინი დიფუზურია.

ბირთვაკი ერთია, შედგება ძირითადად ფიბრილოვანი კომპონენტისაგან და შეიცავს რამოდენიმე ვაკუოლისმაგვარ ზონას. ბირთვის გარსი ლოკალურად გაგანიერებულია, ფორები იშვიათია.

ჰაილოპლაზმა მკვრივია, შეიცავს მრავალრიცხოვან თავისუფალ რიბოსომებს. პოლისომები და ლიპიდის წვეთები იშვიათია. პლასტიდები მცირერიცხოვანი სუსტად დიფერენცირებული ლეიკოპლასტებითაა წარმოდგენილი.

მათი სტრომა მკვრივია, სახამებლის მარცვლები არ გვხვდება, შეიცავს მცირე ზომის პლასტოგლობულებს. მიტოქონდრიები მრავალრიცხოვანია.

მათ ელექტრონულად გამჭვირვალე მატრიქსი და კარგად განვითარებული კრისტების სისტემა აქვს. გოლჯის აპარატი ზომიერად აქტიურია.

დიქტიოსომები უჯრედის პერიფერიაზე არიან განლაგებული და წარმოქმნის მცირე რაოდენობით ფიბრილოვანი ნივთიერების შემცველ გოლჯის ბუშტუკებს.

კვერცხუჯრედში ძლიერაა განვითარებული ენდოპლაზმური რეტკულუმი (ერ), რომელიც წარმოდგენილია გრანულოვანი ერ-ის (გერ) პარალელურად განლაგებული გრძელი ცისტერნებით და აგრანულოვანი ერ-ის (აერ) ელემენტებით, რომელთა ღრუ გაგანიერებულია. კვერცხუჯრედი მთლიანად გარემოცულია უჯრედის ცელულოზოვანი გარსით, რაც არ არის ტიპური ფარულთესლოვანი მცენარეების კვერცხუჯრედისათვის. იგი თხელია, ძირითადად მატრიქსის ნივთიერებებისაგან შედგება და განჭოლილია პლაზმოდესმებით. პლაზმალემას ტალღისებური კონტური აქვს, წარმოქმნის მცირე ზომის პერიპლაზმურ სივრცეს.

2.1.2. სინერგიდები

მათ მსხლისებური ფორმა აქვთ. მიკროპილური ბოლოებით კონტაქტირებენ ჩანასახის პარკის გარსთან. სხვა ფარულთესლოვანი მცენარეების სინერგიდებისაგან განსხვავებით, არ

შეიცავენ ვაკუოლს და ბირთვი მოთავსებულია უჯრედის ცენტრში. მათი ნუკლეოპლაზმა მკვრივია. ბირთვაკში ჭარბობს ფიბრილოვანი კომპონენტი. მრავალია ვაკულისმაგვარი ზონები ბირთვაკში. ბირთვის გარსი მცირერიცხოვანი რიბოსომებითაა. ფორები იშვიათია.

ჰიალოპლაზმა მკვრივია. რიბოსომების ნაწილი წარმოქმნის პოლისომებს. გვხვდება არასწორი ფორმის ლიპიდის წვეთები (სურ. 2.2.4). პლასტიდები შეიცავს პლასტოგლობულებს, სახამებლის მარცვლები არ გვხვდება.

მიტოქონდრიები კრისტების კარგად განვითარებულ სისტემას შეიცავს. გოლჯის აპარატი ზომიერად აქტიურია. ერ-ი წარმოდგენილია აერ-ის მრავალრიცხოვანი ელემენტებით და გერ-ის მოკლე ცისტერნებით. სინერგიდები, კვერცხუჯრედის მსგავსად, მთლიანად არის გარემოცულია უჯრედის გარსით.

არ არის განვითარებული მაფისებური აპარატი. სიმპლასტური კავშირები აქვს კვერცხუჯრედთან და ცენტრალურ უჯრედთან. მიკროპილურ ნაწილში პლაზმოდესმები არ გვხვდება. პლაზმალემა უჯრედის გარსს მჭიდროდ ეკვრის, პერიპლაზმური სივრცე სუსტადაა წარმოდგენილი (სურ. 2.2.4).

2.1.3. ცენტრალური უჯრედი

იგი ძლიერ ვაკუოლიზირებულია. ციტოპლაზმა ძირითადად წარმოდგენილია პერიფერიული შრით და ციტოპლაზმური ჭიმებით. გამოირჩევა სქელი ცენტრალური ჭიმი, რომელშიც მოთავსებულია პოლარული ბირთვები. შემოდგომაზე, ისინი ერთმანეთისაგან დაცილებულია.

მიკროპილური პოლარული ბირთვი მდებარეობს კვერცხუჯრედის აპარატის სიახლოვეს, ხოლო ქალაძური - ანტიპოდებთან ახლოს. პოლარული ბირთვების სტრუქტურა რამდენადმე განსხვავებულია. ქალაძური პოლარული ბირთვი უფრო დიდი ზომისაა, ვიდრე მიკროპილური და მისი ბირთვაკი მეტ ვაკუოლისებრ ზონებს შეიცავს. ორივეს რამდენადმე არასწორი კონტური აქვს.

ნუკლეოპლაზმა მკვრივია, კონდენსირებული ქრომატინის სხეულაკები თანაბრადაა განაწილებული. ბირთვის გარსი აგრანულოვანია, ფორები მრავალრიცხოვანი. ჰიალოპლაზმა დაბალი ელექტრონული სიმკვრივისაა. თავისუფალი რიბოსომები მრავალრიცხოვანია. პოლისომები ხშირად გვხვდება. არასწორი ფორმის ლიპიდის წვეთები მრავალია.

ლეიკოპლასტებში ტილაკოიდების სისტემა უფრო ძლიერაა განვითარებული ვიდრე ჩანასახის პარკის სხვა უჯრედებში.

თუმცა, სახამებლის მარცვლები არც აქ გვხვდება. აღინიშნება პლასტიდების კონტაქტი ლიპიდის წვეთებთან და აერ-ის ელემენტებთან.

მიტოქონდრიები მრავალრიცხოვანია, კრისტების სისტემა კარგადაა განვითარებული. მათი უმეტესობა უჯრედის პერიფერიაზე გვხვდება. გოლჯის აპარატი აქტიურია.

უჯრედში დომინირებს ერ-ი, რომელიც წარმოდგენილია აერ-ის მრავალრიცხოვანი გაგანიერებული ცისტერნებით და მილაკებით (სურ. 2.2.6) და პარალელურად განლაგებული გერ-ის გრძელი ცისტერნებით. ერ-ის ელემენტები კონტაქტირებენ ლიპიდის წვეთებთან და მიკროსხეულაკებთან.

ეს უკანასკნელი სფერული ფორმისაა, მკვრივი მატრიქსით, ზოგჯერ ნუკლეოიდით. ცენტრალურ ვაკუოლთან ერთად უჯრედში გვხვდება მცირე ზომის ვაკუოლები, რომელთა შიგთავსში მოთავსებულია მემბრანების ხვეულები და ბუმბუკები. პლაზმალემა მჭიდროდ ეკვრის უჯრედის გარსს.

სიმპლასტური კავშირი აღინიშნება კვერცხუჯრედის აპარატის უჯრედებთან და ანტიპოდებთან. ცენტრალური უჯრედის ლატერალური გარსი ანტიპოდების ზემოთ მრავალრიცხოვან პროტუბერანცებს წარმოქმნის.

2.1.4. ანტიპოდები

სამი ანტიპოდა ერთ რიგშია განლაგებული. შემოდგომაზე ისინი სუსტადაა ვაკუოლიზირებული. ბირთვი სფერული ფორმისაა, მოთავსებულია უჯრედის ცენტრში. ნუკლეოპლაზმა ელექტრონულად მკვრივია.

ბირთვაკი, ძირითადად, ფიბრილოვანი კომპონენტისაგან შედგება. ბირთვის გარსი აგრანულოვანია, ფორები იშვიათია. ჰიალოპლაზმა ელექტრონულად მკვრივია. თავისუფალი რიბოსომები და ლიპიდის წვეთები იშვიათია.

პლასტიდები და მიტოქონდრიები მცირერიცხოვანია, სუსტად განვითარებული მემბრანული სისტემა აქვს. გოლჯის აპარატი მცირედ აქტიურია. გერ-ი სუსტად არის განვითარებული, წარმოდგენილია მცირე ზომის ცისტერნებით, რომელთა მემბრანებზე მცირე რაოდენობით რიბოსომებია მიმაგრებული. აერ-ი სუსტადაა განვითარებული.

გვხვდება დისკრეტული მცირე ზომის ვაკუოლები, რომელთა შიგთავსი ელექტრონულად გამჭვირვალეა. ანტიპოდები თხელი პოლისაქარიდული გარსით არის გარშემორტყმული. სიმპლასტური კავშირები არსებობს ცენტრალურ უჯრედთან და სხვადასხვა ანტიპოდებს შორის.

2.2. გაზაფხულის ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურა

2.2.1. კვერცხუჯრედი

შემოდგომის ჩანასახის პარკთან შედარებით გაზრდილია ციტოპლაზმის საერთო რაოდენობა. მცირდება ნუკლეოპლაზმისა და ჰიალოპლაზმის სიმკვრივე. იზრდება პოლისომებისა და ლიპიდის წვეთების რიცხვი. სახამებლის მარცვლები პლასტიდებში კვლავ არ გვხვდება.

გოლჯის აპარატი სუსტადაა განვითარებული. **ერ**-ის ელემენტთა რიცხვი მცირდება. **აერ**-ი აღარ გვხვდება, **გერ**-ი წარმოდგენილია ერთეული ვიწრო ცისტერნებით. უჯრედის გარსი კვლავ მთლიანია და არ ამჟღავნებს რაიმე სტრუქტურულ განსხვავებას.

2.2.2. სინერგიდები

შემოდგომის ჩანასახის პარკისაგან განსხვავებით, სინერგიდებში განვითარებულია ძაფისებური აპარატი (**სურ. 2.2.5**).

მისი ფორმირების საწყის ეტაპზე პლაზმალემა სცილდება გარსს და წარმოქმნის პერიპლაზმურ სივრცეს, რომელშიც ფიბრილოვანი ნივთიერებისა და მემბრანის ხვეულების დაგროვება ხდება.

სრულად ჩამოყალიბებული ძაფისებური აპარატი წარმოადგენს მარაოს ფორმის პროტუბერანცების სისტემას. იგი ორი, სტრუქტურულად განსხვავებული, ნაწილისაგან შედგება.

ცენტრალური ნაწილი ელექტრონულად მკვრივია და წარმოქმნილია ცელულოზის მიკროფიბრილებისაგან, ხოლო პერიფერიული - ელექტრონულად ნაკლებად მკვრივია და შედგება მატრიქსის ნივთიერებებისაგან. ძაფისებური აპარატის წარმოქმნის პროცესში აქტიურდება გოლჯის აპარატი.

დიქტიოსომები წარმოქმნის დიდი როდენობით გოლჯის ბუმტუკებს, რომლებიც ფიბრილურ ნივთიერებებს შეიცავს. ძაფისებური აპარატის წარმოქმნის შემდეგ მიტოქონდრიები ძირითადად უჯრედის პერიფერიაზეა განლაგებული, პლაზმალემას უმუალო სიახლოვეს.

აგრეთვე, ძლიერაა განვითარებული **გერ**-ი, ხოლო **აერ**-ის ელემენტები თითქმის აღარ გვხვდება.

2.2.3. ცენტრალური უჯრედი

პოლარული ბირთვების შერწყმა ხორციელდება გაზაფხულზე, განაყოფიერების წინ. შერწყმის დროს ისინი განლაგებულია კვერცხუჯრედის აპარატთან. წარმოქმნილი მეორადი ბირთვი სფერული ფორმისაა.

მის გარსს ტალღისებური კონტური აქვს, ნუკლეოპლაზმა დაბალი ელექტრონული სიმკვრივისაა, ქრომატინი ძირითადად დიფუზურია (სურ. 2.3.1).

ბირთვაკი მრავალ ვაკუოლისებრ ზონებს შეიცავს. უჯრედის ორგანელები მაღალ აქტივობას ამჟღავნებენ. ლეიკოპლასტები ბირთვის გარშემოა კონცენტრირებული (სურ. 2.3.1).

მათი ფორმა ვარირებს, ხშირად წარმოქმნის ინვაგინაციებს. გოლჯის აპარატი აქტიური ხდება, ერ-ი კარგად არის განვითარებული.

გვხვდება გერ-ის პარალელურად განლაგებული გრძელი ცისტერნები. ბირთვის სიახლოვეს გვხვდება აერ-ის ცალკეული ელემენტები. მიკროსხეულაკები და ლიპიდის წვეთები მრავალია. ზოგჯერ ისინი კონტაქტირებენ ვაკუოლებთან.

2.2.4. ანტიპოდები

გაზაფხულზე ანტიპოდები ბევრად უფრო აქტიური უჯრედებია, ვიდრე შემოდგომაზე, რაც გამოიხატება, როგორც ორგანელების რიცხვის ისე მათი მეტაბოლური აქტივობის ზრდით. ბირთვი იმატებს ზომას (სურ. 2.2.7).

იგი ძლიერაა ქრომატინიზირებული. ბირთვაკი ზომასში მომატებულია. ბირთვის გარსი გრანულოვანი ხდება.

ფორების რიცხვი იზრდება. ჰიალოპლაზმა ელექტრონულად მკვრივია. თავისუფალი რიბოსომები და სფერული ფორმის ლიპიდის წვეთები მრავალრიცხოვანია.

იზრდება პლასტიდების და მიტოქონდრიების რიცხვი. მათი შიდა მემბრანული სისტემა კარგადაა განვითარებული. გოლჯის აპარატი ზომიერად აქტიურია (სურ. 2.3.2, 2.4.1).

ერ-ის ძლიერად არის განვითარებული, სჭარბობს აერ-ის გაგანიერებული ცისტერნები. უჯრედში ცენტრალური ვაკუოლი არ გვხვდება. აღინიშნება მცირე ზომის დისკრეტული ვაკუოლები გამჭვირვალე შიგთავსით, ციტოსერესომები და ავტოლიზური ვაკუოლები, რომლებიც შეიცავენ მემბრანულ ხვეულებს (სურ. 2.4.2).

პლაზმალემა ზოგიერთ მონაკვეთებში სცილდება უჯრედის გარსს. წარმოქმნილ პერიპლაზმურ სივრცეში გვხვდება ოსმიოფილური ნივთიერების გროვები.

2.3. განაყოფიერება

2.3.1. დეგენერირებული სინერგიდა

განაყოფიერების დროს მტვრის მილი გაივლის მიკროპილეს და ჩანასახის პარკში, ერთ-ერთი სინერგიდის ძაფისებური აპარატის საშუალებით ხვდება (სურ. 2.5.1). სინერგიდაში წინასწარი დეგენერაციის ნიშნები არ აღინიშნება. დეგენერაციის პროცესი იწყება მტვრის მილის შესვლის შემდეგ ერთ-ერთ სინერგიდაში. ამ დროს ხორციელდება კოაგულაციური ნეკროზი. უჯრედში მკვეთრად იზრდება ჰიალოპლაზმის სიმკვრივე.

სინერგიდის ბირთვი და მტვრის მილის ვეგეტატიური ბირთვი განიცდის პიკნოზს. მათში ქრომოსომები განიცდის სპირალიზაციას, ნუკლეოლიმფა ხდება ელექტრონულად გამჭვირვალე, ბირთვაკი აღარ ვლინდება, ბირთვის გარსი წყვეტილია და დაფარულია ელექტრონულად მკვრივი გრანულებით. რიბოსომები მკვრივ ჰიალოპლაზმაში ფაქტიურად აღარ ვლინდება. პლასტიდები და მიტოქონდრიები კარგავს დამახასიათებელ შიდა მემბრანულ სისტემას.

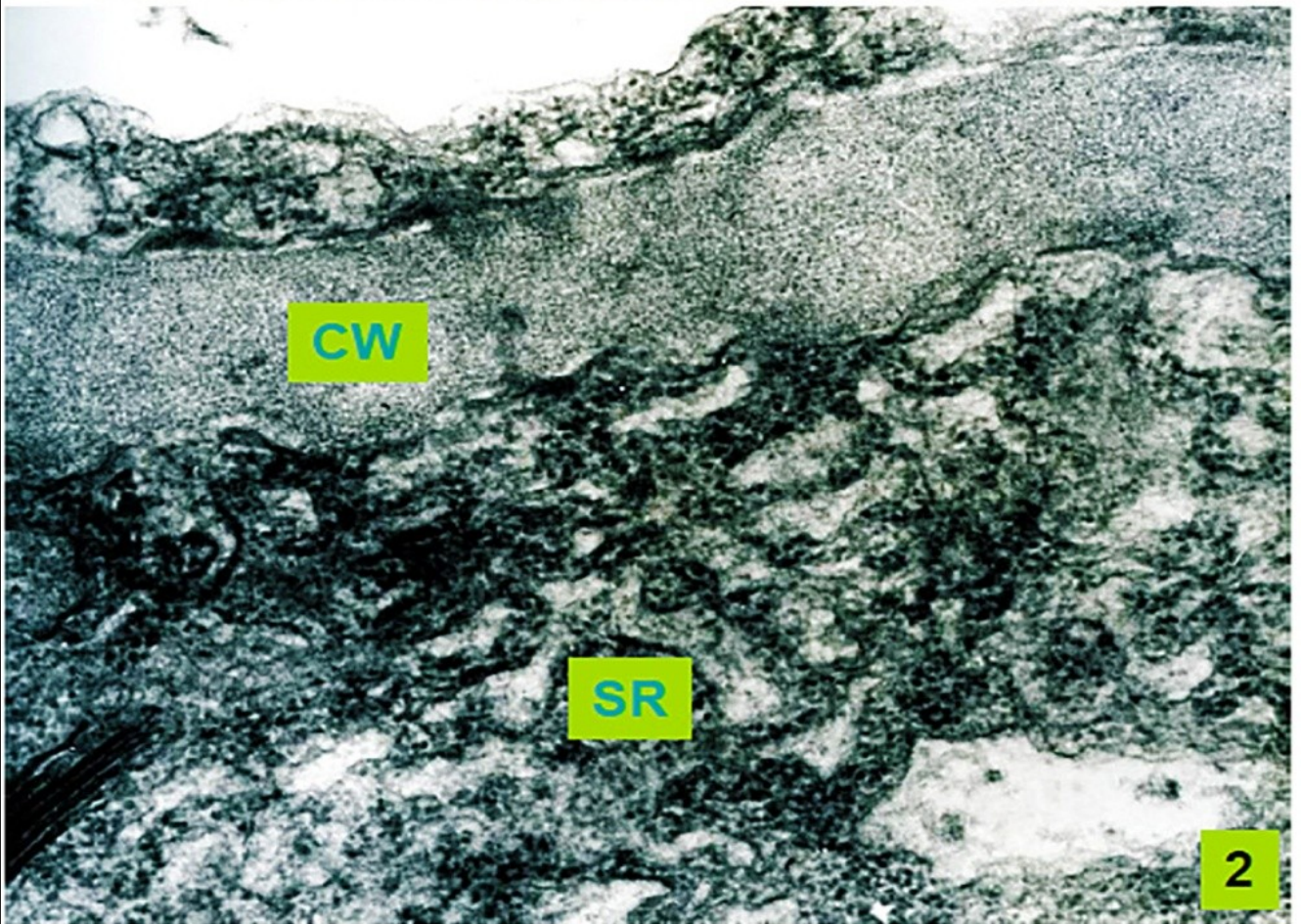
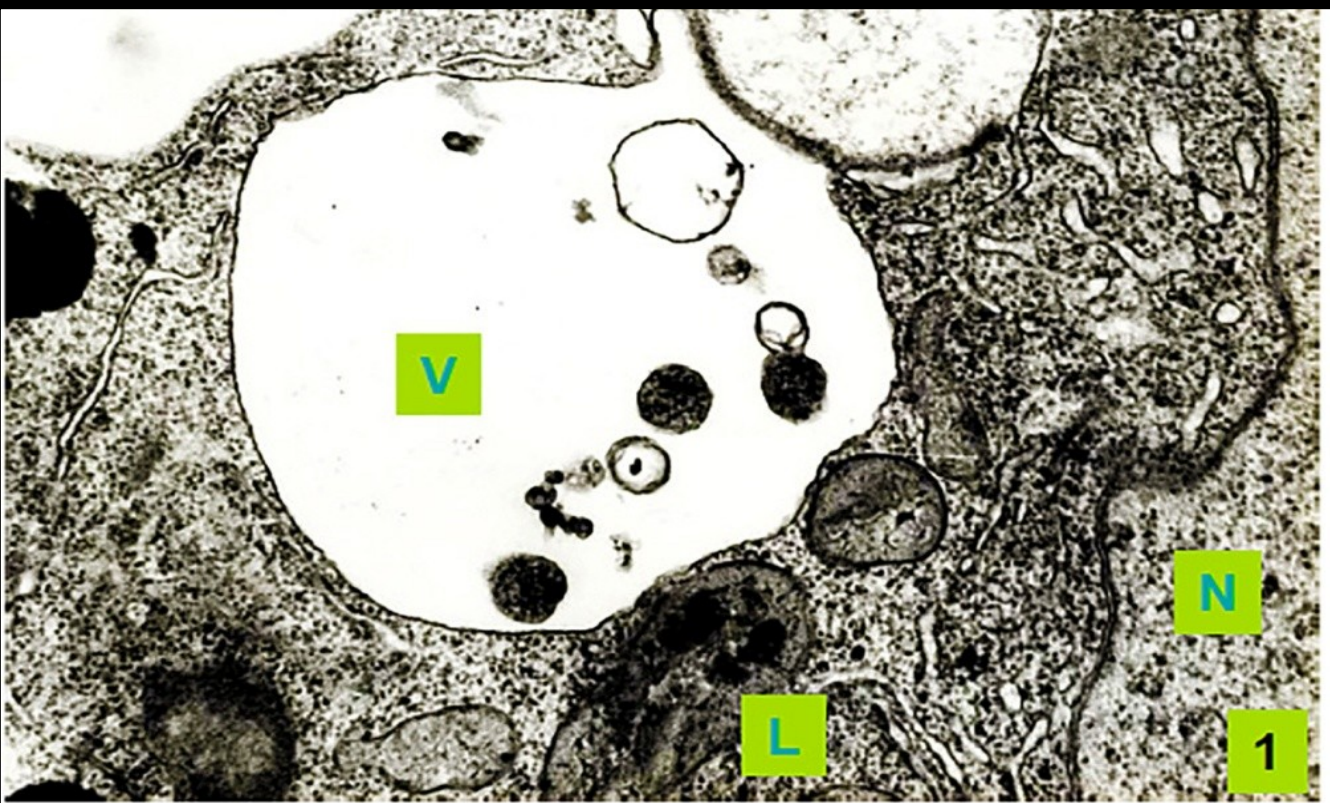
მათ პერიფერიაზე შეინიშნება ოსმიოფილური ნივთიერებების გროვები. დიქტიოსომები და ერ-ის ელემენტების იდენტიფიცირება შეუძლებელია. ვაკუოლი ფრაგმენტირდება მიკროსომებად. მტვრის მილის შესვლის შემდეგ ირღვევა სინერგიდის პოლისაქარიდული გარსის მთლიანობა ქალაძურ ბოლოში და იგი წარმოდგენილია დისკრეტული ფრაგმენტების სახით პლაზმალემებს შორის (სურ. 2.5.1).

2.3.2. შენარჩუნებული სინერგიდა

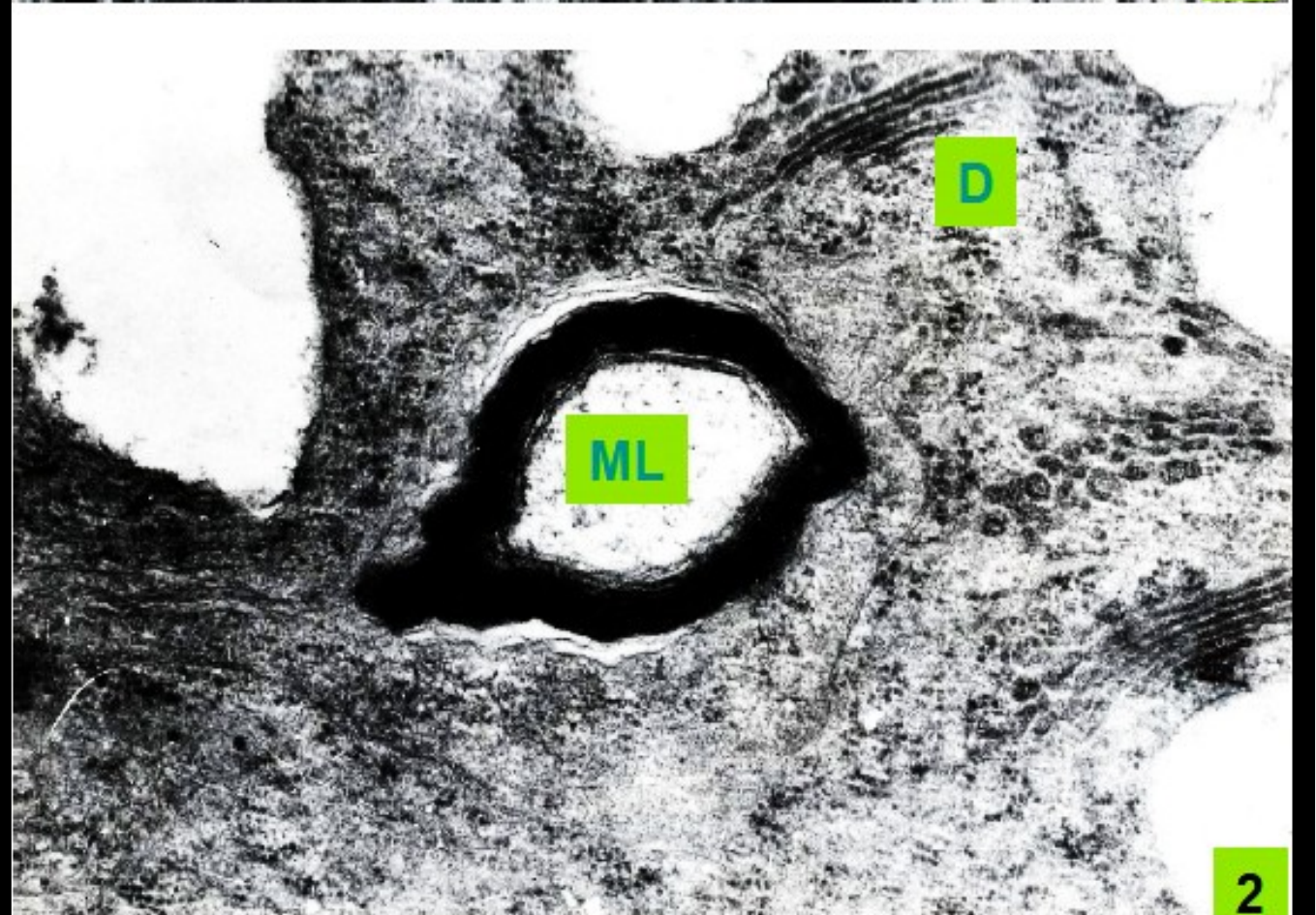
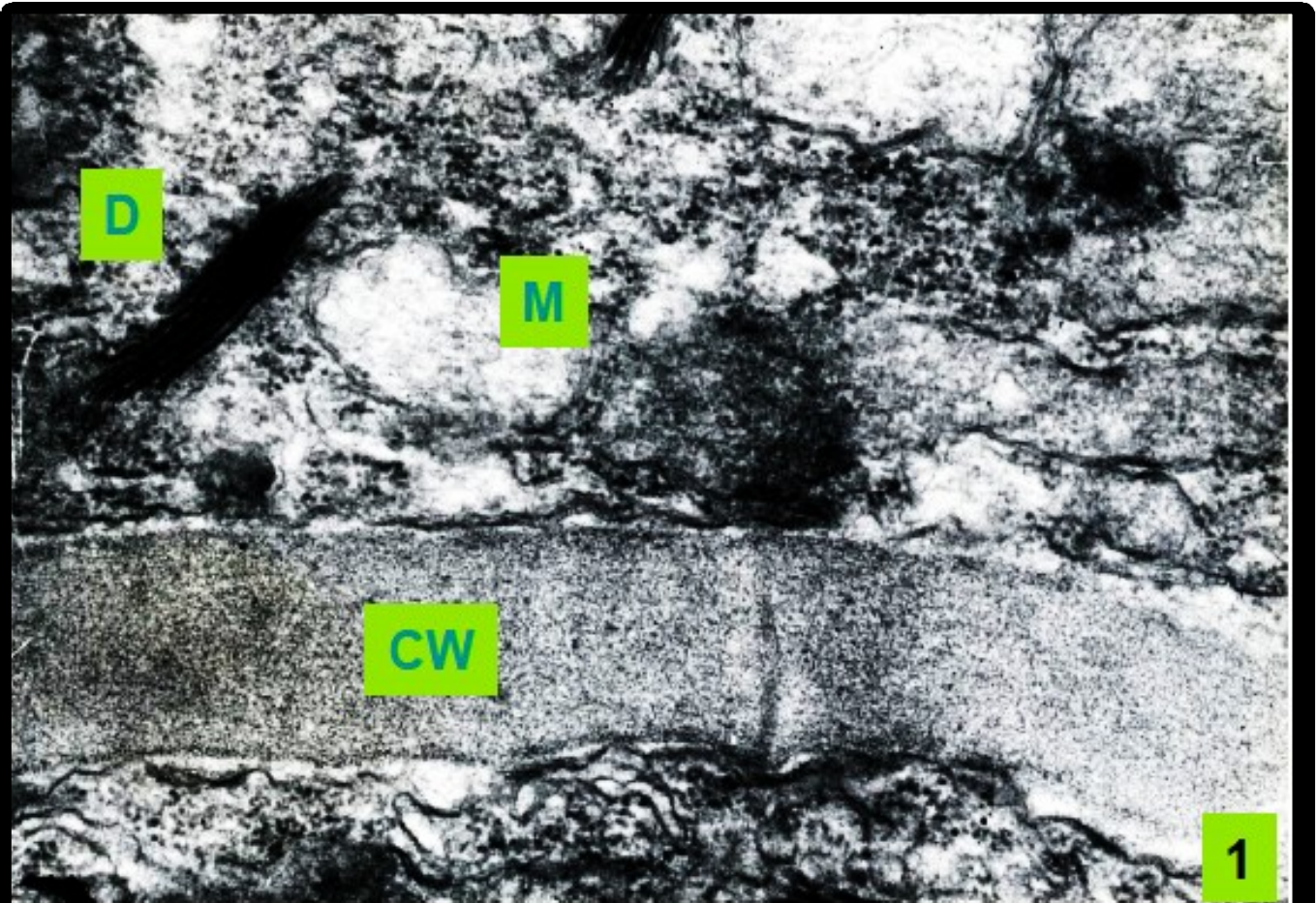
სინერგიდა, რომელშიც არ შედის მტვრის მილი, განაყოფიერების შემდეგ გარკვეული პერიოდის მანძილზე ინარჩუნებს არსებულ სტრუქტურას.

პრონუკლეუსების შერწყმის შემდეგ, სინერგიდა იწყებს დეგენერაციას. მაგრამ, პირველი სინერგიდისაგან განსხვავებით, დეგენერაციის პროცესი აქ ავტოლიზის გზით მიმდინარეობს.

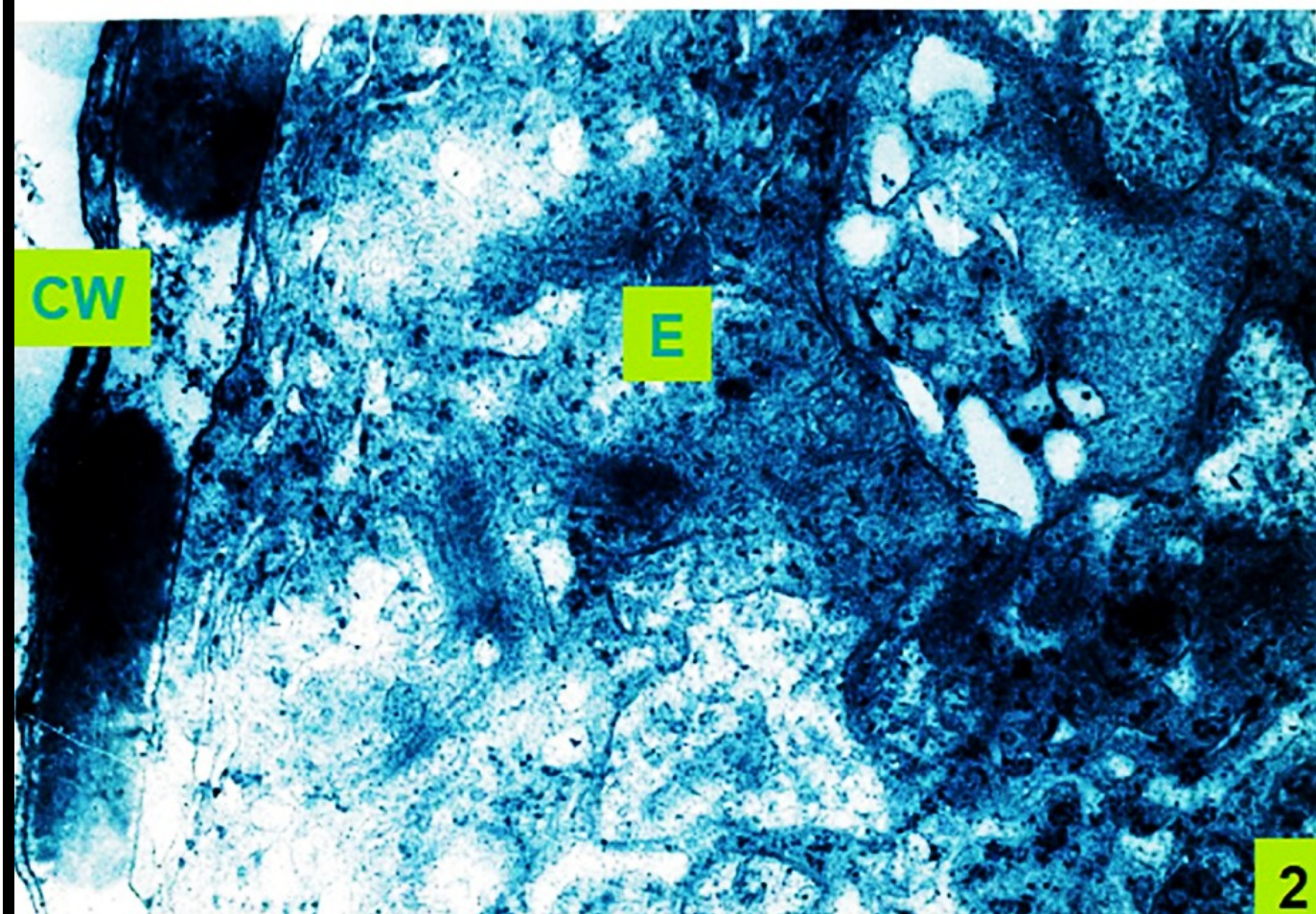
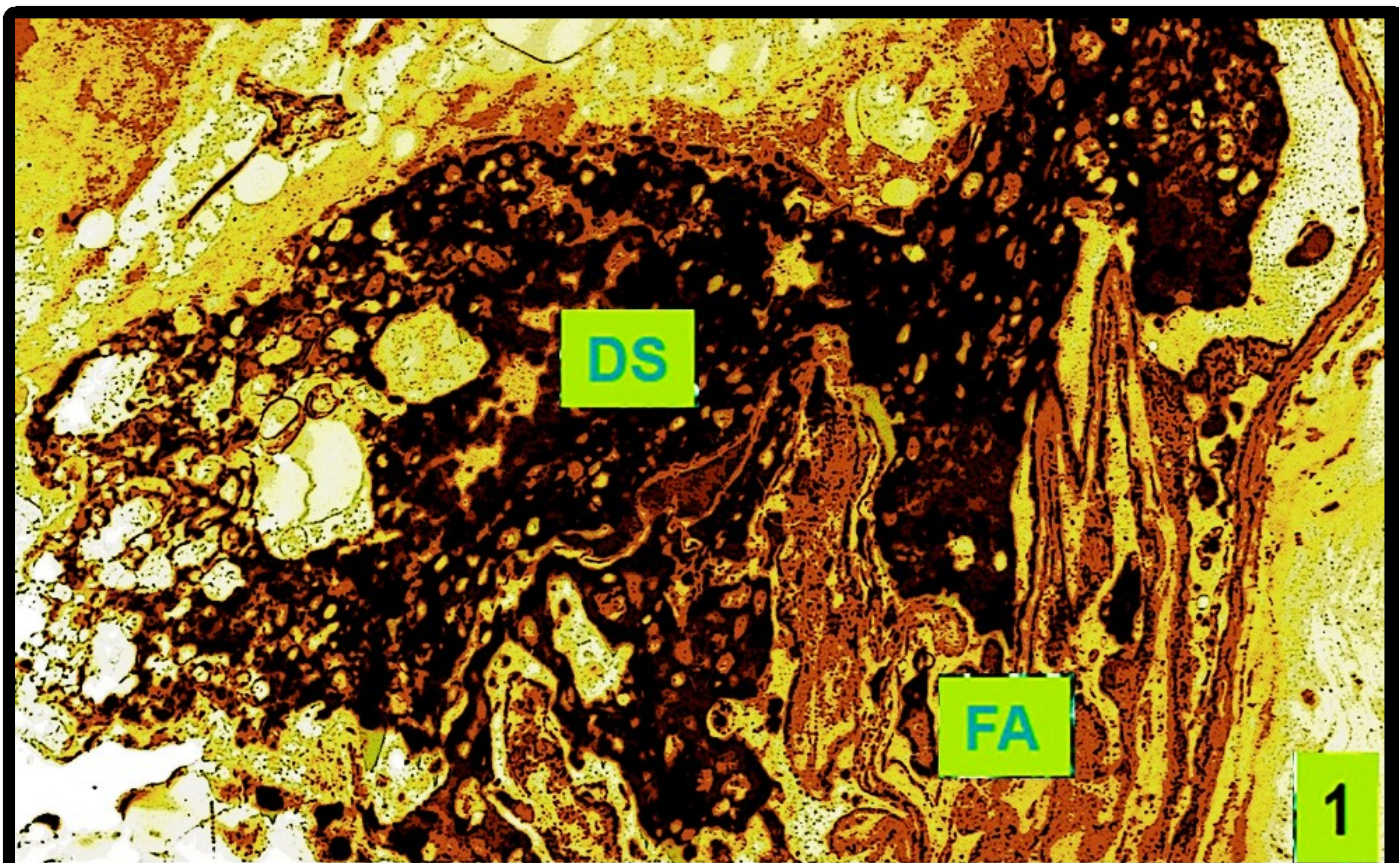
დისკრეტული ვაკუოლები ერთიანდება ერთ დიდ ვაკუოლად, რომლის შიგნით მოთავსებულია ციტოპლაზმის იზოლირებული უბნები ორგანელებით, რომელთა შორის არის ბირთვიც. ციტოპლაზმის ფრაგმენტაცია, როგორც ჩანს, ხორციელდება ერ-ის ცისტერნების მონაწილეობით. ციტოპლაზმის ფრაგმენტების ავტოლიზის შემდეგ მათში რჩება მემბრანული ხვეულები და მიელინის მსგავსი წარმონაქმნები. ვლინდება მათი კონტაქტი ზიგოტის უჯრედის გარსთან.



სურათი 2.3.: 1- ცენტრალური უჯრედის პერინუკლეარული ზონა თეთრყვავილა - *Galanthus nivalis*-ის გაზაფხულის ჩანასახის პარკში, x12000; 2- ანტიპოდის პერიფერიული ზონა გაზაფხულის ჩანასახის პარკში, x12500. CW-უჯრედის გარსი, L-ლეიკოპლასტი, N-ბირთვი, SR-აგრანულოვანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, V-ვაკუოლი.



სურათი 2.4.: 1- გოლჯის აპარატი ანტიპოდის პერიფერიულ ზონაში, x12800; 2- ავტოლიზური ვაკუოლი მიელინისებური ხვეულით, x12900. CW-უჯრედის გარსი, D- დიქტიოსომა, M-მიტოქონდრია, ML- მიელინისებური ხვეული.



სურათი 2.5. განაყოფიერების პროცესი თეთრყვავილა - *Galanthus nivalis*-ში. 1- დეგენერირებული სინერგიდა, x8000; 2- დაშლილი უჯრედის გარსი კვერცხუჯრედის ქალაქურ უბანში, x10000; CW-უჯრედის გარსი, DS- დეგენერირებული სინერგიდა, E- კვერცხურედი, FA-მაფისებური აპარატი.

2.3.3. ზიგოტა

კვერცხუჯრედის ინტაქტური პოლისაქარიდული გარსი შენარჩუნებულია განაყოფიერების მომენტამდე. ჩანასახის პარკში მტვრის მილის შესვლის შემდეგ იგი ფრაგმენტირდება და წარმოდგენილია დისკრეტული პოლისაქარიდული გროვებით, რომლებიც პლაზმალემებს შორის არიან გაბნეული (სურ. 2.5.2). მდედრობითი გამეტის ფორმა იცვლება მასში სპერმის შეღწევის შემდეგ. მნიშვნელოვნად მცირდება უჯრედის მოცულობა. დიდი ზომის ვაკოლი ფრაგმენტირდება და წარმოიქმნება რამოდენიმე მცირე ზომის დისკრეტული ვაკუოლი. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ უჯრედში ეცემა ტურგორი და მანამდე დაჭიმული უჯრედის გარსი იძენს ტალღისებურ კონტურს. აღსანიშნავია, რომ ზიგოტა ინარჩუნებს კვერცხუჯრედისათვის დამახასიათებელ პოლარულ აგებულებას.

ბირთვი კვლავ ქალაძურ უბანშია მოთავსებული, ხოლო დისკრეტული ვაკუოლები - მიკროპილურში. კვერცხუჯრედისაგან განსხვავებით, ზიგოტაში აღინიშნება ორგანელების დამახასიათებელი გადანაწილება. მათი ძირითადი მასა თავმოყრილია ბირთვის მიმდებარე უბანში, იზრდება მათი რიცხვი და იცვლება სტრუქტურა. ბირთვი პრონუკლეუსების შერწყმის შემდეგ ძლიერ ქრომატინიზირებულია. იზრდება თავისუფალი რიბოსომების რიცხვი. მათი ძირითადი ნაწილი პოლისომებს წარმოქმნის, რომელთა შორის გამოირჩევიან დიდი ზომის აგრეგატები. ლიპიდის წვეთების რიცხვი კვლავ მაღალია. პლასტიდებს წაგრძელებული ფორმა აქვს, წარმოქმნის ინვაგინაციებს და ჭიმებს. მათი შიდა მემბრანული სისტემა უფრო ძლიერად არის განვითარებული ვიდრე კვერცხუჯრედში. ვლინდება პატარა ზომის სახამებლის მარცვლები. მიტოქონდრიები ელიფსური ან წაგრძელებული ფორმისაა. კრისტები მათში ძლიერაა განვითარებული. გოლჯის აპარატის აქტივობა იზრდება. ერ-ი უფრო ძლიერაა განვითარებული ვიდრე კვერცხუჯრედში. ზიგოტა მთლიანად გარშემორტყმულია პოლისაქარიდული გარსით, რომელშიც არ ვლინდება პლაზმოდესმები.

2.3.4. ენდოსპერმი

განაყოფიერების წინ პოლარული ბირთვები ერთდება და წარმოიქმნება მეორადი ბირთვი. სპერმისა შერწყმა მეორად ბირთვთან პრემიტოზური ტიპისაა. ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი ზიგოტაზე ადრე იყოფა და დასაბამს აძლევს ბირთვულ ენდოსპერმს. იზრდება ციტოპლაზმის საერთო რაოდენობა. ცენტრალური ვაკუოლი მრავალი ციტოპლაზმური ჭიმით არის დაქსელილი. ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი უფრო ძლიერაა ქრომატინიზირებული, ვიდრე ზიგოტის ბირთვი.

ჰიალოპლაზმა მკვრივია. თავისუფალი რიბოსომები მრავალია, ქმნის პოლისომებს. ძლიერ იზრდება ლიპიდის წვეთების რიცხვი. ისინი ჯგუფებად არის განლაგებული ციტოპლაზმაში და კონტაქტირებს ვაკუოლებთან. პლასტიდებისა და მიტოქონდრიების რიცხვი იზრდება. ლეიკოპლასტებს ელიფსური ფორმა, სახამებლის პატარა მარცვლები, პლასტოგლობულები და სუსტად განვითარებული მემბრანული სისტემა აქვს. მიტოქონდრიებში კრისტები მრავალრიცხოვანია. გოლჯის აპარატი და ერ-ი სუსტად არის განვითარებული. ენდოსპერმში გაუჯრედების პროცესი პროემბრიოს სტადიაზე ხორციელდება.

2.3.5. ანტიპოდები

განაყოფიერების პროცესში ანტიპოდები დიდი ზომისაა და მდიდარია შიგთავსით. მათი სტრუქტურა გაზაფხულის პარკისათვის დამახასიათებელ ნიშნებს ინარჩუნებს. დეგენერაცია იწყება ენდოსპერმის გაუჯრედების დროს. დეგენერაციის პროცესი ხორციელდება კოაგულაციური ნეკროზის გზით. დეგენერირებული ანტიპოდების ნარჩენები ენდოსპერმის უჯრედების მიერ უტილიზირდება.

2.4. ანომალური ჩანასახის პარკები

დამტვერვის შემდეგ ნასკვში დიდი რაოდენობით გაუნაყოფიერებელი თესლკვირტებია, რომლებიც სტრუქტურული ანომალიებით ხასიათდება. ასეთი ჩანასახის პარკის კვერცხუჯრედში მომატებულია ჰიალოპლაზმის სიმკვრივე. ორგანოები მასში უფრო სუსტადაა განვითარებული, ვიდრე ნორმალურ ჩანასახის პარკის კვერცხუჯრედში.

ყურადღებას იპყრობს სამარაგო ნივთიერებების სიმცირე მთლიანად ჩანასახის პარკში. სინერგიდებში ძაფისებრი აპარატი სუსტადაა განვითარებული ან საერთოდ არ გვხვდება. ცენტრალური უჯრედი ძლიერად არის ვაკუოლიზირებული.

მეორადი ბირთვი მოთავსებულია კვერცხუჯრედის აპარატთან, დანარჩენი სივრცე თითქმის მთლიანად ცენტრალურ ვაკუოლს უკავია.

ციტოპლაზმა თხელი პერიფერიული შრითაა წარმოდგენილი. ანტიპოდებში, კვერცხუჯრედის მსგავსად, მომატებულია ჰიალოპლაზმის სიმკვრივე. ბირთვი არ არის ჰიპერტროფული, ერ-ის ელემენტები მცირე რაოდენობითაა.

ზოგიერთ ანომალურ ჩანასახის პარკში მთლიანად დეგენერირებულია კვერცხუჯრედის აპარატი, ან ანტიპოდები. ნაჩხია მთლიანად დეგენერირებული ჩანასახის პარკები.

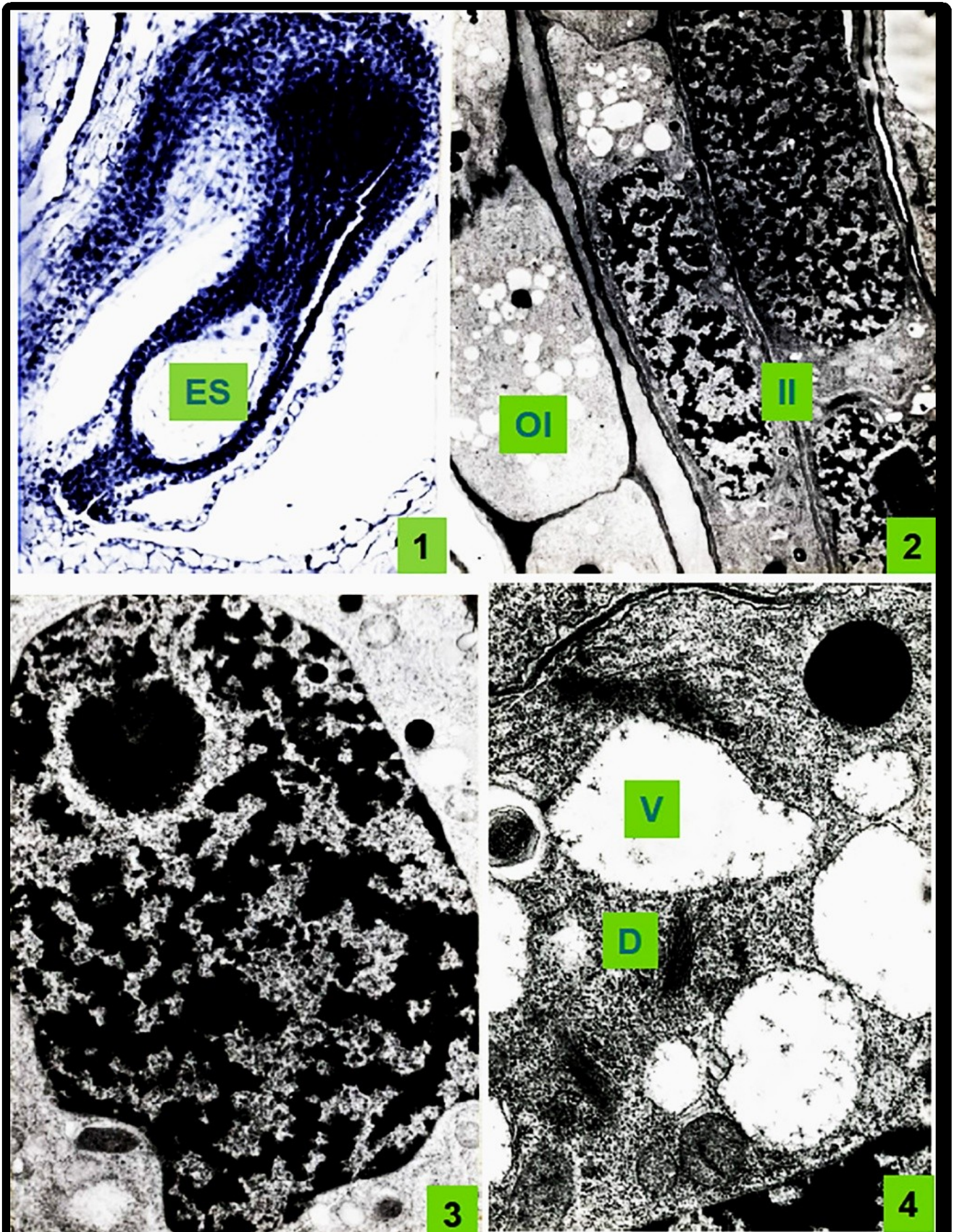
2.5. თესლკვირტის ულტრასტრუქტურა

2.5.1. გარე ინტეგუმენტი

გარე ინტეგუმენტის უჯრედები (სურ. 2.6.1; 2.6.2) სუსტადაა ვაკუოლიზირებული. ბირთვი (სურ. 2.6.3) მოთავსებულია უჯრედის ცენტრში, მოგრძო ფორმისაა და ტალღოვანი კონტური აქვს. ნუკლეოპლაზმა მკვრივია, კონდენსირებული ქრომატინი თანაბრადაა განაწილებული. ბირთვაკების რიცხვი სხვადასხვაა - 1-დან 3-მდე. ისინი სფერული ფორმისაა, შედგება ძირითადად მჭიდროდ განლაგებული ფიბრილოვანი კომპონენტისაგან. ვლინდება ბირთვაკის ორგანიზატორი. ბირთვის გარსზე მიმაგრებულია მცირერიცხოვანი რობოსომები. ფორები იშვიათია. ჰიალოპლაზმა დაბალი სიმკვრივისაა. თავისუფალი რიბოსომები მცირერიცხოვანია.

პლასტიდები სუსტად დიფერენცირებული ელიფსური ლეიკოპლასტებითაა წარმოდგენილი. მათი სტრომა გამჭვირვალეა, ჰომოგენური. შიდა მემბრანული სისტემა სუსტადაა განვითარებული, შედგება ვიწრო ტილაკოიდებისაგან. პლასტოგლობულები მცირე ზომისაა, მრავალრიცხოვანი. სახამებლის მარცვლები არ გვხვდება. მიტოქონდრიები თანაბრადაა განაწილებული უჯრედში, სფერული ან ელიფსური ფორმისაა და სუსტად განვითარებული კრისტების სისტემა ახასიათებს. მატრიქსი დაბალი სიმკვრივისაა. შეიცავს ინტრამიტოქონდრიულ გრანულებს. გოლჯის აპარატი დაბალი აქტივობით გამოიჩევა. დიქტიოსომები იშვიათია, შედგება 3-5 ცისტერნისაგან, რომლებიც მცირერიცხოვან ბუმტუკებს წარმოქმნის. ერ-ი სუსტადაა განვითარებული, წარმოდგენილია გერ-ის მცირერიცხოვანი ცისტერნებით, რომლებიც ძირითადად უჯრედის პერიფერიაზე არიან განლაგებული.

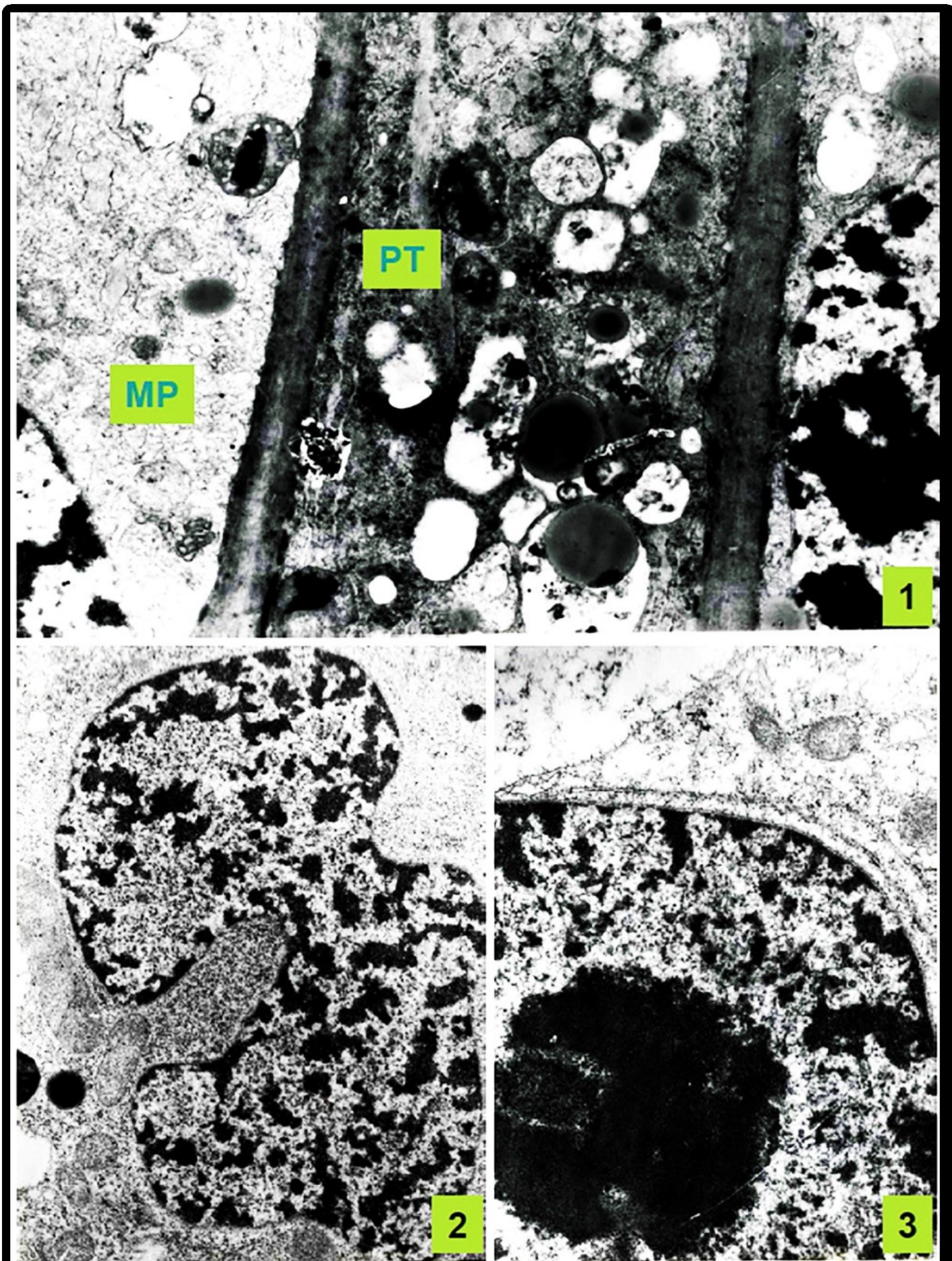
გვხვდება აერ-ის გაგანიერებული მილაკები, რომლებიც მთელ ციტოპლაზმაშია გაბნეული. ვაკუოლები მცირე ზომისაა, ძირითადად გამჭვირვალე შიგთავსით. ზოგჯერ შეიცავს ფიფქისებურ ნალექს და მემბრანის გორგლებს. გვხვდება ციტოსერესომები, რომლებიც შეიცავს ციტოპლაზმას რიბოსომებით, გოლჯის ბუმტუკებით, და იშვიათად მიტოქონდრიით ან პლასტიდით. პლაზმალემა გარსს მჭიდროდ არ ეკვრის. ეს უკანასკნელი წარმოქმნის პროტუბერანცებს. უჯრედის გარსი ჰომოგენური სტრუქტურისაა. შიდა და გარე ტანგენციალური კედლები რამდენადმე გასქელებულია, განივი კი - თხელია და ტალღოვანი კონტური აქვს. პლაზმოდესმები მხოლოდ განივ და რადიალურ კედლებში გვხვდება, ხოლო ტანგენციალურ კედელში, რომელიც ინტეგუმენტის ორ შრეს შორის მდებარეობს, სიმპლასტური კავშირი არ აღინიშნება. ამ ადგილას უჯრედის გარსი განშრევებულია შუა ფირფიტის გასწვრივ და ინტეგუმენტის შრეებს შორის ნაპრალი წარმოიქმნება. უჯრედის გარეთა გარსები დაფარულია კუტიკულით. სიმპლასტური კავშირი არ აღინიშნება, აგრეთვე, შიდა ინტეგუმენტთან.



სურათი 2.6.: 1- თეთრყვავილა - *Galanthus nivalis*-ის თესლკვირტი გაზაფხულზე, x120; 2- გარე და შიდა ინტეგუმენტი, x6000; 3-გარე ინტეგუმენტის უჯრედის ბირთვი, x8000, 4-შიდა ინტეგუმენტის უჯრედის ფრაგმენტი, x8000. D-დიქტიოსომა, ES- ჩანასახის პარკი, OI- გარე ინტეგუმენტი, II- შიდა ინტეგუმენტი, V- ვაკუოლი.

2.5.2. შიდა ინტეგრუმენტი

გარე ინტეგრუმენტთან შედარებით, შიდა ინტეგრუმენტის უჯრედები უფრო მდიდარია ორგანოებით, რომლებიც ამავდროულად უფრო მაღალი მეტაბოლური აქტივობით გამოირჩევა. პლასტიდებს უფრო ძლიერადა აქვს განვითარებული შიდა მემბრანული სისტემა (სურ. 2.6.4). ზოგჯერ წარმოქმნის ფიალისებურ ჩაღრმავებებს. შეიცავს ერთეულ მილისებურ ტილაკოიდებს და პერიფერიული რეტიკულუმის ბუმბისებრად გაბერილ ელემენტებს. გვხვდება მცირე ზომის სახამებლის მარცვლები. მიტოქონდრიები ჯგუფებადაა განლაგებული. სფეროსებური ფორმა აქვს და კრისტების კარგად განვითარებულ სისტემას შეიცავს. ინტრამიტოქონდრიული გრანულების რიცხვი უფრო მაღალია. გოლჯის აპარატი ზომიერად აქტიურია (სურ. 2.6.4). გერ-ის 3-5 ცისტერნა ერთმანეთის პარალელურად არის განლაგებული (სურ. 2.6.4). სფეროსებური პეროქსისომები შეიცავს ნუკლეოიდს (სურ. 2.6.4). უჯრედის გარსი გარე ინტეგრუმენტის მსგავსია. აღინიშნება შიდა შრის უჯრედის გარსის კონტაქტი ნუცელუსის უჯრედებთან. ამ ადგილებში გვხვდება პერიპლაზმური სივრცე და პროტუბერანცები. შიდა ინტეგრუმენტის მიკროპილური ზონის უჯრედებში მნიშვნელოვანი ცვლილებები აღინიშნება მიკროპილეში მტვრის მილის გადაადგილების დროს. მტვრის მილი იზრდება მიკროპილეში, რომელიც ვიწრო არხს წარმოადგენს. მტვრის მილი იმეორებს გამომფენი უჯრედების კონტურს. იმ შემთხვევაში, როდესაც მიკროპილეში რამოდენიმე მტვრის მილი აღწევს, ისინი შეიძლება ინტეგრუმენტის უჯრედებს შორის შეიჭრას და უჯრედის გარსის შუა ფირფიტის გასწვრივ გადაადგილდეს. მიკროპილეს არხის გამომფენი უჯრედების ბირთვი მტვრის მილის ზრდის პროცესში მოთავსებულია უჯრედის იმ გარსთან, რომელიც ეკვრის მტვრის მილის კედელს (სურ. 2.7.1). ამავე დროს აღინიშნება ჰიალოპლაზმის სიმკვრივის შემცირება, რიბოსომების რიცხვის გაზრდა და ლიპიდის წვეთების სიმკვრივის შემცირება. აღინიშნება პლასტიდების სტრუქტურის ტრანსფორმაცია (სურ. 2.7.1). ისინი ემსგავსება მტვრის მილის პლასტიდებს. აქვს სწორი მოყვანილობა, ძლიერ განვითარებული ტილაკოიდები, რომლებიც შეიცავს ელექტრონულად მკვრივ შიგთავსს. პლასტოგლობულები პლასტიდის ცენტრშია თავმოყრილი. იზრდება გოლჯის აპარატისა და ერ-ის აქტივობა. გერ-ის ცისტერნები წარმოქმნის გაგანიერებებს, რომლებიც ფიბრილოვანი ნივთიერებითაა შევსებული. წარმოქმნება არასწორი ფორმის რეტიკულური ბუმბუკები, რომლებიც მსგავს ფიბრილურ ნივთიერებას შეიცავენ. გვხვდება აერ-ის ელემენტებიც. პლაზმალემა ძირითადად მჭიდროდ ეკვრის უჯრედის გარსს, თუმცა ზოგ ადგილას გვხვდება პერიპლაზმური სივრცე, რომელიც ელექტრონულად მკვრივი ნივთიერებებით არის ამოვსებული. მტვრის მილის მიმდებარე უჯრედის გარსი მკვრივი აგებულებისაა. ცელულოზის მიკროფიბრილები უჯრედის ზედაპირის პარალელურად არის განლაგებული.



სურათი 2.7.: 1- მტვრის მილის ფრაგმენტი და შიდა ინტეგუმენტის მიკრობილური ზონის უჯრედები თეთრყვავილა -*Galanthus nivalis*-ში, x8600; 2- ნუცელუსის მიკრობილური ზონის უჯრედი; x8000; 3- ფუნიკულუსის პარენქიმის უჯრედი, x8000. MP- მიკრობილეს უჯრედი, PT- მტვრის მილი.

2.5.3. ნუცელუსის მიკროპილური და ლატერალური ზონა

ნუცელუსის მიკროპილური და ლატერალური ზონის უჯრედები მსგავსი აგებულებით ხასიათდება დეგენერაციის პროცესის დაწყებამდე. ისინი სუსტად არის ვაკუოლიზირებული და აქვს მდიდარი შიგთავსი. ბირთვი (სურ. 2.7.2) მოთავსებულია უჯრედის ცენტრში, აქვს არასწორი კონტური და წარმოქმნის ღრმა ინვაგინაციებს. ნუკლეოპლაზმა მკვრივია, კონდენსირებული ქრომატინი თანაბრადაა განაწილებული. ბირთვაკი ერთია, სფერული ან მოგრძო ფორმის.

მის აგებულებაში ჭარბობს გრანულოვანი კომპონენტი. გააჩნია რამოდენიმე პატარა ვაკუოლი და ბირთვაკის ორგანიზატორი. ბირთვის გარსზე მცირერიცხოვანი რიბოსომებია მიმაგრებული. ფორები ხშირია, კარგადაა გამოხატული. ჰიალოპლაზმა დაბალი სიმკვრივისაა. ლიპიდის წვეთები ხშირია. პლასტიდები სუსტად დიფერენცირებული ლეიკოპლასტებია (სურ. 2.7.2), მოგრძო ფორმის, ზოგიერთი ძლიერ წაგრძელებულია. ისინი ძირითადად ბირთვის გარშემოა განლაგებული. სტრომა ელექტრონულად მკვრივია ტილაკოიდების სისტემა სუსტადაა განვითარებული.

სახამებლის მარცვლები არ გვხვდება. პლასტოგლობულები პატარა ზომისაა, მცირერიცხოვანი. მიტოქონდრიები სფერული ფორმისაა, განლაგებულია ჯგუფებად პერინუკლეარულ სივრცეში. მატრიქსი ელექტრონულად გამჭვირვალეა. კრისტები სუსტადაა განვითარებული. ინტრამიტოქონდრიული გრანულები მცირერიცხოვანია. გოლჯის აპარატი აქტიურია.

დიქტიოსომები დიდი რაოდენობითაა, შედგება 4-6 გრძელი ცისტერნისაგან, რომელთა ნაპირებიდან გამოიზრდება და ფორმირდება მცირე რაოდენობის არასწორი ფორმის გოლჯის ბუმტუკები. ერ-ი წარმოდგენილია გერ-ის გრძელი ცისტერნებით, რომლებსაც გააჩნია მცირე რაოდენობით დაკავშირებული რიბოსომები. გვხვდება პეროქსისომები, რომლებიც ცილის კრისტალს შეიცავს.

ცენტრალური ვაკუოლი მხოლოდ ნუცელუსის ეპიდერმისის უჯრედებში გვხვდება. შიდა შრის უჯრედებში რამოდენიმე პატარა ზომის ვაკუოლია. პლაზმალემა ტალღისებურია. გვხვდება პერიპლაზმური სივრცე. უჯრედის გარსი თხელია.

გარეთა გარსი დაფარულია კუტიკულით. ჩანასახის პარკის მიმდებარე გარსი თავდაპირველად მისგან გარსის შუა ფირფიტით არის გამოყოფილი, განვითარების გვიან სტადიაზე კი - ნაპრალით. პლაზმოდესმები გვხვდება ნუცელუსის უჯრედებს შორის. ჩანასახის პარკთან სიმპლასტური კავშირი არ აღინიშნება.

2.5.4. ნუცელუსის ქალაქური ზონა

ნუცელუსის ქალაქური ზონის უჯრედები დიდი ზომით და ორგანელების მაღალი რიცხვითა და აქტივობით გამოირჩევა. ისინი სუსტად არის ვაკუოლიზირებული და ფაშარი განლაგება აქვს, რის გამოც წარმოიქმნება უჯრედშორისი სივრცეები. დიდი აქტივობით გამოირჩევა გერ-ი, რომელიც წარმოდგენილია პარალელურად განლაგებული 3-5 გრძელი, რამდენადმე გაგანიერებული ცისტერნით. ციტოპლაზმაში გვხვდება თანაბრად განაწილებული რეტუკულური ბუშტუკები. გოლჯის აპარატი აქტიურია, დიქტიოსომები მრავალია. ისინი 4-6 გრძელი ცისტერნისაგან შედგება, რომლებიც პარალელურად არის განლაგებული. მათი ღრუ გაგანიერებულია და ელექტრონულად გამჭვირვალეა. პლასტიდები რეტუკულარული ბუდით არის გარშემორტყმული. სახამებლის მარცვლები არ გვხვდება. პლასტოგლობულები ტილაკოიდებს შორის ერთ რიგშია განლაგებული. მიტოქონდრიებს კარგად განვითარებული კრისტების სისტემა აქვს. ინტრამიტოქონდრიული გრანულები იშვიათად გვხვდება. პლაზმალემა მჭიდროდ ეკვრის უჯრედის გარსს. ეს უკანასკნელი მცირედ გასქელებულია და განჭოლილია პლაზმოდესმებით.

2.5.5. ქალაქა და ფუნქიკულუსი

ქალაქის და ფუნქიკულუსის პარენქიმის უჯრედები ძლიერ არის ვაკუოლიზირებული. ბირთვი (სურ. 2.7.3) მოთავსებულია უჯრედის პერიფერიაზე, ელიფსური ფორმისაა. ნუკლეოპლაზმა დაბალი სიმკვრივისაა. კონდენსირებული ქრომატინი თანაბრადაა განაწილებული. ბირთვაკი ერთია, შეიცავს დიდი რაოდენობით გრანულოვან კომპონენტს და ბირთვაკის ორგანიზატორს. ბირთვის გარსზე მცირე რაოდენობით რიბოსომებია მიმაგრებული. ფორები იშვიათია. ჰიალოპლაზმა დაბალი სიმკვრივისაა. თავისუფალი რიბოსომები ხშირია, წარმოქმნის პოლისომებს. ლიპიდის წვეთები იშვიათია. პლასტიდები სწორი ფორმის სუსტად დიფერენცირებული ლეიკოპლასტებია. სტრომა მკვრივია. ტილაკოიდების სისტემა სუსტადაა განვითარებული. სახამებლის მარცვლები იშვიათად გვხვდება. პლასტოგლობულები მცირერიცხოვანია. მიტოქონდრიების მატრიქსი მკვრივია. კრისტები კარგად არის განვითარებული. გოლჯის აპარატი მცირე აქტივობით გამოირჩევა. ერ-ი სუსტადაა განვითარებული. აღინიშნება მულტივეზიკულური სხეულაკები და პეროქსისომები. უჯრედებში გვხვდება ერთი ცენტრალური და რამოდენიმე დისკრეტული პერიფერიული ვაკუოლი. მათი შიგთავსი გამჭვირვალეა. პლაზმალემას ტალღოვანი კონტური აქვს. გვხვდება პერიპლაზმური სივრცე და მცირე ზომის პროტუბერანცები. უჯრედის გარსი თხელია, განჭოლილია პლაზმოდესმებით.

2.5.6. ნუცელუსის დეგენერაცია

ნუცელუსის უჯრედების დეგენერაცია მეგაგეტოფიტის განვითარების ადრეულ სტადიაზე იწყება. თუმცა, ნუცელუსი ემბრიოგენეზის გვიან სტადიამდე შენარჩუნდება. პირველად დეგენერირდება ლატერალური ზონის უჯრედები, რომლებიც უშუალოდ ესაზღვრება ჩანასახის პარკს. შემდგომში, ეს პროცესი ვრცელდება ნუცელუსის მიკროპილური და ქლადური ზონის უჯრედებზე. დეგენერირებული უჯრედების ჩანაცვლება ხდება ახლად წარმოქმნილი უჯრედებით, რომლებიც ჩანასახის პარკიდან დაცილებული უჯრედების მიტოზური დაყოფის შედეგად წარმოიქმნება (სურ. 2.8.1).

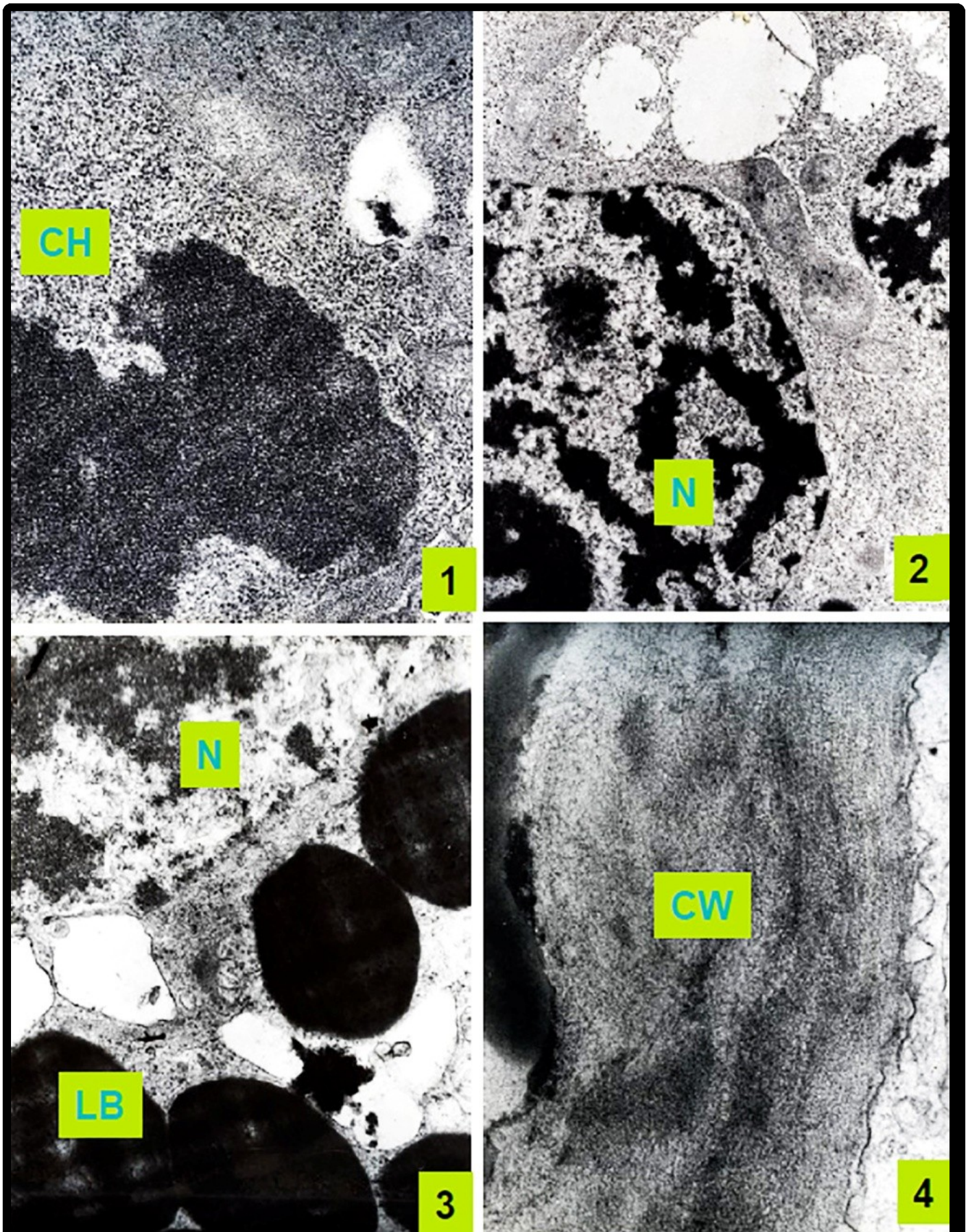
განვითარების ადრეულ სტადიაზე, ნუცელუსის უჯრედებს მერისტემული აგებულება აქვს (სურ. 2.8.2). მიტოქონდრიები და ლეიკოპლასტები სუსტად განვითარებულ შიდა მემბრანულ სისტემას შეიცავს. გოლჯის აპარატი აქტიურია. გერ-ი სუსტადაა განვითარებული. ვაკუოლები პატარა ზომისაა. ჰიალოპლაზმა მკვრივია. პოლისომები იშვიათია. სამარაგო ნივთიერებები მცირე ზომის ლიპიდის წვეთებითაა წარმოდგენილი.

ზრდასრული ნუცელუსის უჯრედებში აღინიშნება დიდი რაოდენობით სამარაგო ნივთიერებების დაგროვება (სურ. 2.8.3), რაც დაკავშირებულია ბევრი ორგანელას გააქტიურებასთან.

პლასტიდების სტრომა მკვრივია. პლასტიდების და მიტოქონდრიების შიდა მემბრანული სისტემა ძლიერაა განვითარებული. გოლჯის აპარატი აქტიურია. გერ-ი ძლიერ პროლიფერირებულია. ზოგიერთი ცისტერნა გაგანიერებულია და შეიცავს ელექტრონულად მკვრივ გრანულოვან ნივთიერებას. ზოგი მათგანი კი წარმოქმნის კონცენტრულ რგოლებს, რომელთა ცენტრში აღინიშნება ელექტრონულად მკვრივი ჩანართები. ეს უკანასკნელი დიდი რაოდენობითაა ჰიალოპლაზმაში. ვაკუოლების შიგთავსში გროვდება ოსმიოფილური ჰომოგენური ნივთიერებები. ჰიალოპლაზმის სიმკვრივე კლებულობს. პოლისომები მრავალრიცხოვანია.

ნუცელუსის უჯრედების დეგენერაცია ხორციელდება კოაგულაციური ნეკროზის გზით. ჰიალოპლაზმა მკვრივდება, რაც გამოწვეულია უჯრედის ჩონჩხის მიკროფილამენტების დაშლით. ამის შედეგად, უჯრედი იჭმუხნება და ჰომოგენურ მასად გადაიქცევა, რომელიც შემდგომში ჩანასახის პარკის მიერ აბსორბირდება ფაშარი გარსის საშუალებით, აპოპლასტური ტრანსპორტის გზით (სურ. 2.8.4).

დეგენერირებული უჯრედების უტილიზაციის უბნებში, ჩანასახის პარკის შიგნით გარსი პროტუბერანცებს ინვითარებს.



სურათი 2.8. ნუცელუსის უჯრედების დეგენერაცია *Galanthus nivalis*-ში. 1- მიტოზური დაყოფა, x12000; 2- ნუცელუსის უჯრედის განვითარების ადრეული სტადია, x11700; 3- საკვები ნივთიერებების დამარაგების სტადია, x10000; 4- ნუცელუსის დეგენერირებული უჯრედი ჩანასახის პარკის გარსთან, x12500. CH-ქრომოსომა, CW-უჯრედის გარსი, LB-ლიპიდის წვეთი, N-ბირთვი.

2.6. ჩანასახის პარკის სტრუქტურის სეზონური ცვლილება

ზომიერ სარტყელში გავრცელებული ფარულთესლოვანი მცენარეების სასიცოცხლო ციკლი შეგუებულია სეზონურ დინამიკასთან. ზამთრის პერიოდში არსებული არახელსაყრელი კლიმატური პირობები განაპირობებს მთელი რიგი ადაპტაციური მექანიზმების არსებობას, რომლებიც მრავალწლოვან მცენარეებს წარმატებული გამოზამთრების საშუალებას აძლევს. ფარულთესლოვანი მცენარეების უმრავლესობაში მათი აქტივობისა და მოსვენების მდგომარეობის მონაცვლეობა გენეტიკურად არის დეტერმინირებული (Little, 1981; Little, Wareing, 1981).

ვეგეტაციის პერიოდი, ჩვეულებრივ, იწყება თოვლის დადნობისთანავე და გრძელდება შემოდგომაზე პირველი ყინვების დაწყებამდე. რეპროდუქციული ორგანოების წარმოქმნა და ფუნქციონირება, აგრეთვე, დამოკიდებულია სეზონის კლიმატურ პირობებზე. მცენარეთა დიდ უმრავლესობაში ყვავილის პრიმორდიუმების წარმოქმნა გაზაფხულზე იწყება, ყვავილობა და თესლწარმოქმნის პროცესი კი შემოდგომაზე მთავრდება.

თუმცა, არსებობს მცენარეთა მთელი რიგი სახეობები, რომლებსაც განვითარების განსხვავებული ციკლი ახასიათებს, კერძოდ, ყვავილის პრიმორდიუმები განვითარებას იწყებენ ზაფხულში ან შემოდგომაზე, ხოლო ყვავილობენ ადრე გაზაფხულზე, რაც მცენარეთა თანასაზოგადოებაში არსებული კონკურენციითაა განპირობებული.

ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე ეფემეროიდების შემთხვევაში, კონკურენცია განათების უკეთესი პირობების მოსაპოვებლად წარმოებს, რომლის დროსაც მცირე ზომის ბალახოვანი მცენარის რეპროდუქციული პერიოდი ტყეში ხეების შეფოთვლამდე, ხოლო მდელოებზე ბალახსაფარის გაზრდამდე უნდა გახორციელდეს, ანუ დაჩრდილვის შედეგად განათების პირობების გაუარესებამდე. ამის გამო, მცენარის რეპროდუქციული ორგანოების ჩამოყალიბება ხდება წინა წელს, რადგან ამ პროცესს ხანგრძლივი დრო და საკმაო რაოდენობის რესურსები სჭირდება. ეს კი იმას ნიშნავს, რომ მცენარეს გარკვეული ადაპტაციის მექანიზმი უნდა გააჩნდეს რეპროდუქციული სტრუქტურების წარმატებული გამოზამთრებისათვის.

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ი იმ მცენარეთა რიცხვს მიეკუთვნება, სადაც ყვავილის პრიმორდიუმი მცენარის მიწისქვეშ არსებულ ბოლქვში ყალიბდება შემოდგომაზე, თესლკვირტის განვითარება ფაქტიურად მთავრდება ზამთრის დადგომამდე და სრულად ჩამოყალიბებული ჩანასახის პარკის მქონე თესლკვირტი იზამთრებს მიწაში. გაზაფხულზე კი, როდესაც ვითარდება მცენარის მიწისზედა ორგანოები მცენარე ყვავილობს და წარმოქმნის თესლებს.

განვითარების ამგვარი ციკლი საშუალებას იძლევა შევადაროთ ზრდასრული ჩანასახის პარკის სტრუქტურა შემოდგომასა და გაზაფხულზე. სტრუქტურული თავისებურებები უნდა ასახავდეს იმ ფუნქციურ დატვირთვას, რომელიც მის უჯრედებს გააჩნია დანიშნულების შესასრულებლად.

ანუ, შემოდგომაზე, ჩანასახის პარკის ძირითადი ამოცანაა გადაიტანოს ზამთრის არახელსაყრელი პირობები, ხოლო გაზაფხულზე კი განახორციელოს თესლწარმოქმნის პროცესი - დამტვერვა, განაყოფიერება, თესლის მომწიფება და გავრცელება.

აქედან გამომდინარე, შეიძლება დავადგინოთ ჩანასახის პარკის ცალკეული უჯრედის ის სტრუქტურული თავისებურებები, რომლებიც წარმატებულ გამოზამთრებასთან, ან უშუალოდ რეპროდუქციის პროცესის გახორციელებასთანაა დაკავშირებული.

მიუხედავად იმ ფაქტისა, რომ თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში ჩანასახის პარკი ზამთრის პერიოდში უკვე არსებობს, მასზე ძალიან დაბალი ტემპერატურის ზემოქმედება არ ხდება, რადგანაც იგი მიწის ქვეშ იზამთრებს.

თოვლის საფარის ქვეშ კი ნიადაგის ტემპერატურა ჩვეულებრივ 0°C -ის ფარგლებშია და იშვიათად იწევს ამ ზღვარს ქვემოთ. ამ მხრივ, უფრო კრიტიკული პერიოდი ადრე გაზაფხულია, როდესაც იგი თოვლის დადნობამდე ყვავილობს და არსებობს მასზე დაბალი ტემპერატურის ზემოქმედების ალბათობა.

ჩვეულებრივ, დაბალ ტემპერატურასთან ადაპტაცია დროებით ხასიათს ატარებს. მაგალითად, ცნობილია (Larcher, 1954, 1970, 1996; Kol, 1968; Perry, 1971; Glerum, 1973; Taschler, Neuner, 2004), რომ სეზონური კლიმატის მქონე რეგიონებში მცენარე შემოდგომაზე იძენს ყინვაგამძლეობას, ხოლო გაზაფხულზე, კვირტების გაშლისას, იგი კარგავს ამ უნარს.

ამიტომ, მცენარისათვის საშიშია სწორედ გაზაფხულის ყინვები, რომელსაც შეუძლია მისი დალუპვა გამოიწვიოს. მცენარე ამ უნარს იძენს ყინვების დაწყებამდე ეგრეთ წოდებული გაკაჟების პროცესის დროს.

ამდენად, მრავალწლოვანი მცენარეების ყინვაგამძლეობა რეგულარულად იცვლება წლის განმავლობაში მინიმალური მაჩვენებლიდან ვეგეტაციის პერიოდში და მაქსიმალურამდე ზამთრის პერიოდში.

ცნობილია დაპროგრამებული ზამთრის მოსვენების მდგომარეობის სამი პერიოდი: 1. მოსამზადებელი ფაზა, როდესაც ადგილი აქვს გაკაჟებისა და სამარაგო ნივთიერებების დაგროვების პროცესს; 2. ღრმა მოსვენების მდგომარეობა; და, 3. მოსვენების მდგომარეობიდან გამოსვლის ფაზა (Altman, Dittmar, 1966; Larcher, Mair, 1969; Larcher, 1996).

გაკაჟების პროცესი მოიცავს უჯრედის სტრუქტურისა და მეტაბოლური აქტივობის მთელ რიგ ცვლილებებს, რომლებიც ციკლოზობით ხასიათდება, ანუ მისადაგებულია კლიმატური ცვლილებების რიტმთან. ეს ცვლილებები, ძირითადად, ვეგეტატიურ ორგანოებს შეეხება (Larcher, 1970), თუმცა, დამახასიათებელია რეპროდუქციული ორგანოებისთვისაც (Crévecour et al., 1983; Pargney, 1987).

ასე მაგალითად, დაბალი ტემპერატურის პირობებში არ მუშაობს ბევრი ფერმენტი, ჩერდება ტრანსკრიპციის პროცესი, მცირდება უჯრედის სუნთქვის მოცულობა, ვლინდება სტრუქტურული ცვლილებები, როგორცაა ვაკუოლების ფრაგმენტაცია, პოლისომების დაშლა მონოსომებად და სხვ.

ჩვენ მიერ თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში ნანახი იქნა სტრუქტურული სხვაობა შემოდგომის და გაზაფხულის ჩანასახის პარკის ერთი და იგივე ტიპის უჯრედების აგებულებაში. შემოდგომაზე ძლიერ არის განვითარებული ერ-ი, რომელიც წარმოდგენილია გერ-ის პარალელური ცისტერნებით, ეგრეთ წოდებული ერგასტოპლაზმით და აერ-ის გაგანიერებული ელემენტებით. ლიტერატურული მონაცემების თანახმად, ერგასტოპლაზმის არსებობა სამარაგო ცილის აქტიური სინთეზის მაჩვენებელია (Figier, 1969), ხოლო აერ-ის ძლიერი განვითარება მეტყველებს აქ მიმდინარე ცხიმოვანი ნივთიერებების სინთეზზე (Василъев, 1977).

უნდა აღინიშნოს, რომ კამბიუმის უჯრედებში ცილის და ცხიმოვანი ნივთიერებების შემცველობა სწორედ ზამთრის მოსვენების მდგომარეობაში გადასვლის წინ აღინიშნება (Riding, Little, 1984).

ამასთან, *Galanthus nivalis*-ის გაზაფხულის ჩანასახის პარკში ერ-ის ელემენტების რიცხვი მკვეთრად შემცირებულია, რაც მისი აქტივობის ციკლურ ხასიათზე მიუთითებს. უნდა ვივარაუდოდ, რომ შემოდგომაზე ერ-ის ძლიერი განვითარება წარმოადგენს სტრუქტურის სწორედ სეზონურ ცვლილებას, რომლის ფუნქცია მდგომარეობს ზამთრის პერიოდში ჩანასახის პარკის სამარაგო ნივთიერებებით უზრუნველყოფაში. ანალოგიური პროცესი აღწერილია ზამთრის მოსვენების მქონე სხვა სახეობებშიც (Glerum, Balatinecz, 1980).

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკში სამარაგო ნივთიერებები ძირითადად ცხიმების და ცილების სახით არის წარმოდგენილი. პლასტიდებში თითქმის არ გვხვდება სახამებლის მარცვლები. საინტერესოა, რომ *Zea*-ს ჩანასახში (Crévecour et al., 1983) და *Marsilea*-ს არქეგონიუმში (Ferrand et al., 1985) სახამებლის სიმცირეს სიცივის ზემოქმედებით ხსნიან.

ეს ფაქტი, ალბათ, იმით არის განპირობებული, რომ დაბალ ტემპერატურაზე უფრო ხელსაყრელია ლიპიდების დამარაგება, რომელიც მეტაბოლიზმის პროცესში უფრო მეტ

ენერგიას გამოათავისუფლებს, ვიდრე სახამებელი, რაც მცენარის ყინვაგამძლეობისათვის დადებით როლს უნდა ასრულებდეს. თუმცა, აღსანიშნავია, რომ თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ბოლქვში, სამარაგო ნივთიერებები ზამთრის განმავლობაში, ძირითადად სახამებლით და ფრუქტანითაა წარმოდგენილი (Orthen, Wehrmeyer, 2004).

მაგრამ, სავარაუდოა, რომ ჩანასახის პარკში ენერგიით უფრო მდიდარი ლიპიდების არსებობა კონკრეტული ადაპტაციის შედეგს უნდა წარმოადგენდეს. განსაკუთრებით გამორჩეული სტრუქტურული თავისებურება თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკში არის კვერცხუჯრედისა და სინერგიდების გარშემო უწყვეტი პოლისაქარიდული უჯრედის გარსის არსებობა განაყოფიერების მომენტამდე. ჩვეულებრივ, ფარულთესლოვანი მცენარეების კვერცხუჯრედი მხოლოდ მიკროპილურ ნაწილშია გარშემორტყმული პოლისაქარიდული გარსით, ხოლო ქალაძური უბანი შემოსაზღვრულია პლაზმალემით (Drews et al., 1998; Yadegari, Drews, 2004).

თუმცა, ჩანასახის პარკის ფორმირების ადრეულ სტადიაზე, სანამ უჯრედების დიფერენცირება გახორციელდება, მცენარის ზოგიერთ სახეობაში აღნიშნულია ერთიანი პოლისაქარიდული გარსის არსებობა კვერცხუჯრედის ირგვლივ.

ესენია წიწმატურა-*Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), ეპიდენდრუმი-*Epidendrum scutellum* (Coccuci, Jensen, 1969), ძალღნიორა-*Ornithogalum caudatum* (Tilton, 1981), ცისტვალა-*Scilla sibirica* (Bhandari, 1984) და ხაშხაში-*Papaver somniferum* (Bhandari et al., 1985).

მაგრამ, კვერცხუჯრედის დიფერენცირების პროცესში გარსი ქალაძურ ბოლოში ქრება და განაყოფიერების მომენტისათვის იგი არც ერთ სახეობაში არ იყო ნანახი.

ამ მხრივ თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ი გამონაკლისია. აქ გარსის დაშლა ხდება მტვრის მილის შესვლის დროს და განაყოფიერების მომენტში მისი ფრაგმენტები ჯერ კიდევ პლაზმალემებს შორის არსებულ სივრცეშია მოთავსებული. იგივე მოვლენას აქვს ადგილი სინერგიდებშიც.

უნდა ვივარაუდოთ, რომ პოლისაქარიდული გარსის დიდი ხნით შენარჩუნება თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში დაკავშირებულია განვითარების იმ თავისებურებასთან, რომ ჩამოყალიბების შემდეგ, ზამთრის განმავლობაში, გარსი უჯრედის დაცვით ფუნქციას ასრულებს და მისი ძირითადი დანიშნულებაა საკვები ნივთიერებების გატარება.

მისი დაშლა და პლაზმალემა-პლაზმალემა კონტაქტის წარმოქმნა განაყოფიერებისას, აადვილებს მამრობითი გამეტის გატარებას. ანუ, გარსის სტრუქტურა უშუალოდაა დაკავშირებული იმ ფუნქციურ დატვირთვასთან, რომელსაც ის განვითარების კონკრეტულ სტადიაზე ასრულებს.

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შემოდგომის ჩანასახის პარკის მეორე სტრუქტურული თავისებურება ის არის, რომ მაფისებური აპარატი არ ვითარდება შემოდგომის ჩანასახის პარკის სინერგიდებში. იგი მხოლოდ გაზაფხულზე წარმოიქმნება. ჩვენი აზრით ეს ფაქტი მაფისებური აპარატის დანიშნულებით არის განპირობებული და მის ფუნქციაზე მიუთითებს.

საერთოდ, მაფისებური აპარატის ძირითად ფუნქციას წარმოადგენს ჩანასახის პარკში მტვრის მილის შეღწევის გაადვილება (Higashiyama, 2002; Johnson, Preuss, 2002; Higashiyama, et al., 2003).

აღმოჩენილია (Jensen, 1965; Went Van, 1970; Palanivelu et al., 2003; Huck et al., 2003; Yadegari, Drews, 2004; Kasahara et al., 2005) სინერგიდების ქემოტროპული აქტივობა, როდესაც მტვრის მილის მიზიდვა მაფისებურ აპარატში გარკვეული ქიმიური ნივთიერებების ექსუდაციის შედეგად ხდება.

თუმცა, არსებობს სხვა მოსაზრებაც (Newcomb, 1973; Mogensen, 1978), რომ მაფისებური აპარატის ძირითადი ფუნქცია ჩანასახის პარკის საკვები ნივთიერებებით მომარაგებაა. ამასთან, ის წარმოადგენს ტიპური პროტუბერანცების სისტემას, რომლის დანიშნულებაც პლაზმალემას ზედაპირის და შესამაბისად ნივთიერებათა აქტიური ტრანსპორტის მოცულობის გაზრდაა.

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ი იმის ნათელი დადასტურებაა, რომ მაფისებური აპარატის ძირითადი ფუნქცია განაყოფიერების პროცესში მონაწილეობაა, რაზედაც მისი ფორმირების დრო მიგვანიშნებს.

თუმცა, ჩვენს მიერ ნაჩვენებია ულტრასტრუქტურული თავისებურებები, როგორცაა მიტოქონდრიების კონცენტრაცია პლაზმალემას გასწვრივ, რაც აქ არსებულ ნივთიერებათა აქტიურ ტრანსპორტზე მიუთითებს.

მაგრამ, თუ ტრანსპორტის ფუნქცია მაფისებური აპარატის ძირითადი დანიშნულებაა, მაშინ ის უკვე შემოდგომის ჩანასახის პარკის სინერგიდაში უნდა ყოფილიყო ფორმირებული, როდესაც ეს უჯრედები მაღალი მეტაბოლური აქტივობით ხასიათდება. ის ფაქტი, რომ მაფისებური აპარატი გაზაფხულზე ვითარდება, ცალსახად ადასტურებს მის მთავარ ფუნქციურ დანიშნულებას, რაც მტვრის მილის შეღწევის გაადვილებაში მდგომარეობს.

განაყოფიერებისას კვერცხუჯრედის მოცულობა მკვეთრად მცირდება და ზიგოტა ბევრად უფრო პატარა ზომისაა. ეს მოვლენა აღინიშნება სხვა ფარულთესლოვან მცენარეებშიც (Jensen, 1968; Kuroiwa et al., 2002), რომლებსაც ძლიერ ვაკუოლიზირებული კვერცხუჯრედი გააჩნია. მოცულობის შემცირება ცენტრალური დიდი ზომის ვაკუოლის ფრაგმენტაციის და რამოდენიმე მცირე დისკრეტული ვაკუოლის ფორმირების შედეგს წარმოადგენს (Kuroiwa et al., 2002).

ამ დროს მცირდება უჯრედის წვენი რაოდენობაც. ეს კი შედეგად ტურგორის შემცირებას უნდა იწვევდეს, რაც თავის მხრივ უჯრედის ფორმის ცვლილებას განაპირობებს. მსხლისებური ფორმის კვერცხუჯრედის მაგივრად წარმოიქმნება სფერული ზიგოტა, უსწორმასწორო კონტურით.

ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ ტურგორის შემცირება ხელს უწყობს სპერმის შესვლას კვერცხუჯრედში, რაც მაღალი ტურგორის შემთხვევაში გაძნელებოდა. აღსანიშნავია მეტაბოლურად აქტიური ანტიპოდების არსებობა თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკში, რომლებიც ენდოსპერმის გაუჯრედებამდე შენარჩუნდება. ზოგადად, ანტიპოდები, ფარულთესლოვან მცენარეთა ჩანასახის პარკის ყველაზე ვარიაბელური ელემენტებია. ცვალებადია მათი რიცხვი და არსებობის ხანგრძლივობა (Drews et al., 1998; Yadegari, Drews, 2004).

ჩვეულებრივ, ჩანასახის პარკში 3 ანტიპოდაა, თუმცა მათი რაოდენობა სხვადასხვა ტიპის ჩანასახის პარკში 0-დან 15-მდე მერყეობს. ზოგ შემთხვევაში ადგილი აქვს ანტიპოდების რიცხვის გაზრდას უკვე ფორმირებულ ჩანასახის პარკში, როდესაც თავდაპირველად ფორმირებული 3 ანტიპოდის მიტოზური დაყოფის გზით იზრდება უჯრედების რიცხვი.

ანტიპოდების ფუნქციის შესახებ მკვლევარებს განსხვავებული შეხედულებები აქვთ. ერთი მოსაზრების თანახმად (Maze, Lin, 1975; Sehgal, 1980; Wilms, 1981; Tilton et al., 1984; Drews et al., 1998; Yadegari, Drews, 2004) ისინი აქტიურ როლს ასრულებენ ქალამიდან საკვები ნივთიერებების შეთვისების პროცესში, რომლებიც ჩანასახის პარკის განვითარების დროს უტილიზდება.

მეორე შეხედულების მიხედვით (Maze, Bohm, 1974; Vijayaraghavan, Bhat, 1980; Bhandari et al., 1986) თვითონ ანტიპოდებში ხორციელდება ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების სინთეზი, რომლებიც არეგულირებს ენდოსპერმის განვითარებას.

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შემთხვევაში, ჩვენი აზრით, მეორე მოსაზრება უფრო მისაღებია. მიგვაჩნია, რომ ანტიპოდები აქტიურ როლს ასრულებს ენდოსპერის განვითარებაში. სწორედ განაყოფიერების შემდეგ აღინიშნება ანტიპოდებში ბირთვების ჰიპერტროფია და ორგანოების გააქტიურება.

განსაკუთრებით აღსანიშნავია აერ-ის ელემენტების დიდი რაოდენობით წარმოქმნა. ცნობილია (Heptmann, 1971; Bean, 1973; Васильев, 1977; Ponya et al., 2004), რომ აერ-ის მილაკებში ხორციელდება ცხიმოვანი ნივთიერებების სინთეზი, როგორცაა ტერპენოიდები და სტეროიდები.

მცენარეული სტეროიდები ცხოველური ჰორმონების იდენტურია (Heptmann, 1963, 1971; Kopcewicz, 1972) და შეუძლიათ მნიშვნელოვანი გავლენა იქონიონ რეპროდუქციული ორგანოების განვითარებაზე.

სწორედ სტეროიდები და არა ფართოდ გავრცელებული მცენარეული ჰორმონები, როგორცაა გიბერელინები, აუქსინი და კინინი განაპირობებს რეპროდუქციული პროცესების რეგულირებას (Heptmann, 1963, 1971; Kopcewicz, 1972; Grunwald, 1975).

უნდა ვივარაუდოთ, რომ თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ანტიპოდებში აერ-ის ელემენტების დიდი რაოდენობით არსებობა აქ მიმდინარე სტეროიდების სინთეზზე მიუთითებს, რაც ენდოსპერმის განვითარებას არეგულირებს. ანტიპოდების ჰორმონული აქტივობის სასარგებლოდ მეტყველებს ის ფაქტიც, რომ მათი აქტივობა გაზაფხულის ჩანასახის პარკში იზრდება განაყოფიერების პროცესის წინ.

თუ ვივარაუდებთ, რომ ანტიპოდებს ნივთიერებათა ტრანსპორტირების ფუნქცია აკისრია, მაშინ ისინი აქტივობას უკვე შემოდგომის ჩანასახის პარკში უნდა ამჟღავნებდნენ, როდესაც ანტიპოდები მეტაბოლურად საკმაოდ აქტიური არიან, მაგრამ ამ დროს მათ გამტარი უჯრედებისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურა არა აქვს, მაგ. პროტუბერანცები, პერიპლაზმური სივრცე და სხვ. აქედან გამომდინარე, ჩვენი აზრით, ანტიპოდების ძირითადი ფუნქცია თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში სწორედ ენდოსპერმის განვითარების ჰორმონული რეგულაციაა.

2.7. თესლკვირტის როლი მდედრობითი გამეტოფიტის კვებაში

საკვები ნივთიერებები მდედრობით გამეტოფიტში და ჩანასახში თესლკვირტის ქსოვილების გავლით ხვდება. თესლკვირტს გააჩნია გამტარი კონა, რომელიც გაივლის ფუნიკულუსს და აღწევს ქალამას.

ფარულთესლოვანი მცენარეების უმრავლესობაში, მათ შორის თეთრყვავილაში, გამტარი კონა მთავრდება ქალამაში. თუმცა, ცნობილია შემთხვევები, როდესაც გამტარი კონა აღწევს ჰიპოსტაზამდე, ნუცელუსამდე და ზოგჯერ ინტეგუმენტებშიც გრძელდება (Brown, Mogensen, 1972; Chopra, Singh, 1976).

იშვიათად, მან შეიძლება მიაღწიოს მიკროპილესაც. იმ შემთხვევაში, როდესაც გამტარი კონა ქალამაში მთავრდება, ნივთიერებები ამ ადგილიდან ჩანასახის პარკამდე სხვადასხვა მიმართულებით შეიძლება გადაადგილდნენ.

ყველაზე ხშირად ნივთიერებები ჩანასახის პარკში აღწევს ბაზალური: სიმინდი-*Zea* (Diboll, 1968), პეტუნია-*Petunia* (Went Van, 1970), აგავა-*Agave* (Tilton, Mogensen, 1979), ნემსიწვერა-*Geranium* (Драгунова, 1985), იშვიათად ლატერალურია მუხა-*Quercus* [*Nicotiana* (Solanaceae)-Mogensen, 1973,1985], ზოგჯერ კი აპიკალურია მხრიდან ოჯახი-Onagraceae (Jalouzot, 1975; Bednara, 1977).

ქსოვილებში მეტაბოლიტების ნაკადის მიმართულების მაჩვენებლად შეიძლება ჩაითვალოს სხვადასხვა ქსოვილის უჯრედებში სამარაგო ნივთიერებების ლოკალიზაციის და გადანაწილების ხასიათი და უჯრედების მეტაბოლური აქტივობა. ამ ნიშნებით თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის თესლკვირტის ქსოვილები მნიშვნელოვნად განსხვავდება ერთმანეთისგან, რაც შესაძლოა მიუთითებდეს მათ განსხვავებულ როლზე ჩანასახის პარკის საკვები ნივთიერებებით მომარაგებაში.

გარეთა ინტეგუმენტის უჯრედები მერისტემული უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ნიშანთვისებებით ხასიათდება და არ გააჩნია სიმპლასტური კონტაქტი შიდა ინტეგუმენტის უჯრედებთან, რაც იმაზე მეტყველებს, რომ იგი იზოლირებულ სტრუქტურას წარმოადგენს და მხოლოდ საკუთარ ცხოველმყოფელობას უზრუნველყოფს. აგრეთვე, პლაზმოდესმები არ აღინიშნა ინტეგუმენტის ორი შრის უჯრედებს შორის, სადაც უჯრედის გარსი განშრევებულია შუა ფირფიტის ადგილზე.

უნდა ვივარაუდოთ, რომ შრეებს შორის სიმპლასტური კავშირები არ არსებობს იმიტომ, რომ ციტოკინეზის დროს გარე ინტეგუმენტის უჯრედები მხოლოდ რადიალური და განივი ტიხრებით იყოფიან. სხვა შემთხვევაში, გვექნებოდა მრავალშრიანი ინტეგუმენტი, სადაც პლაზმოდესმები ყველა უჯრედს შორის აღინიშნება (Boesewinkel, Bauman, 1967).

ამდენად, ეს თავისებურება ორშრიანი ინტეგუმენტის დამახასიათებელი თვისებაა, რომელსაც მისი მორფოგენეზი განაპირობებს. შიდა ინტეგუმენტის უჯრედები ზოგჯერ წარმოქმნის კონტაქტს ნუცელუსის ლატერალური ზონის უჯრედებთან. აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ კონტაქტის ადგილებში როგორც ნუცელუსის, ისე შიდა ინტეგუმენტის მხრიდან გვხვდება პერიპლაზმური სივრცე და პროტუბერანცები, რომლებიც ნივთიერების გადამტანი უჯრედებისათვის არის დამახასიათებელი (Pate, Gunning, 1972) და ნივთიერებათა ტრანსპორტის აპოპლასტური გზის არსებობაზე მიუთითებს. ტრანსპორტის მიმართულებაზე შეიძლება ვიმსჯელოთ კონტაქტში არსებული უჯრედების ულტრასტრუქტურის მიხედვით. შიდა ინტეგუმენტის უჯრედებს, ნუცელუსის ლატერალური ზონის უჯრედებისაგან განსხვავებით, ახასიათებს უფრო აქტიური ბირთვი, გერ-ის, პლასტიდომი და ქონდრიომი.

ეს ნიშნები იმისი მაჩვენებელია, რომ ისინი საკვები ნივთიერებების აქტიურ სეკრეციას ახორციელებს პერიპლაზმურ სივრცეში, საიდანაც უჯრედის გარსის გავლით ხვდება ნუცელუსის უჯრედებში. კუტიკულის არსებობა ინტეგუმენტის და ნუცელუსის უჯრედების გარე გარსზე არ უნდა იქნეს განხილული, როგორც ნივთიერებათა ტრანსპორტისათვის შემაფერხებელი ფაქტორი.

ცნობილია (**Васильев, 1977**), რომ კუტიკულის გავლით შესაძლებელია შაქრების აქტიური ტრანსპორტი. თავის მხრივ, ნუცელუსის ლატერალური ზონის უჯრედებს მერისტემული აგებულება აქვს და შესაძლებელია განხილული იქნეს, როგორც ნივთიერებათა პასიური გამტარებელი უჯრედები.

ნივთიერებათა ტრანსპორტის ეს გზა უფრო ეფექტური შეიძლება გახდეს ნუცელუსის დეგენერაციის შემდეგ, როდესაც შიდა ინტეგუმენტი უშუალოდ ესაზღვრება ჩანასახის პარკს. ამ მონაცემების მიხედვით შეიძლება დავასკვნათ, რომ *Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკში საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტი ლატერალური გზით ხორციელდება.

მართალია, ტრანსპორტის ეს გზა სხვა სახეობებშიც გვხვდება (**Mogensen, 1973, 1985**), მაგრამ იგი არ იყო აქამდე აღნიშნული *Polygonum*-ტიპის ჩანასახის პარკისათვის სადაც ნივთიერებათა ტრანსპორტი ძირითადად ბაზალური გზით ხდება.

ნუცელუსის ქალაძური ზონის უჯრედები თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში უფრო დიდხანს შენარჩუნდა, ვიდრე ლატერალური და მიკროპილური და უფრო დიდი მეტაბოლური აქტივობით გამოირჩევა.

ძლიერ არის განვითარებული გერ-ის, პლასტიდომი და ქონდრიომი. გოლჯის აპარატი სეკრეტორული უჯრედებისათვის დამახასიათებელი აქტივობით გამოირჩევა. განვითარებულია ერგასტოპლაზმა, რომელიც სპეციფიური ცილის სინთეზის მაჩვენებელია (**Figier, 1969**).

აღსანიშნავია რეტიკულური ბუმტუკების ფორმირება, რაც დამახასიათებელია გლიკოპროტეინების სეკრეციის განმახორციელებელი უჯრედებისათვის (**Kristen, 1976**). მსგავსი ბუმტუკების წარმოქმნა აღნიშნულია სხვა მცენარეების ნუცელუსშიც (**Gori et al., 1971**), სადაც ისინი ამ უჯრედების სეკრეტორული ფუნქციის მაჩვენებლად განიხილება. სეკრეტორული პროცესების არსებობაზე მიუთითებს აგრეთვე პლასტიდების გარშემო რეტიკულური ბუდის არსებობა (**Васильев, 1970, 1977**).

თეთრყვავილა - *Galanthus nivalis*-ის ნუცელუსის ქალაძურ ზონაში სწორედ ასეთი ტიპის პლასტიდებია ნანახი.

სეკრეტორული ფუნქციის მქონე ქსოვილს ნუცელუსის ქალაძურ ზონაში, ჩვეულებრივ, ჰიპოსტაზა წარმოადგენს, რომელიც ჩანასახის პარკს ამარაგებს ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებებით, როგორცაა ჰორმონები და ფერმენტები.

ჰიპოსტაზას უჯრედები გამოირჩევიან გასქელებული უჯრედის გარსითა და დიდი უჯრედშორისების არსებობით, რაც ამ ქსოვილს მორფოლოგიურად გამოარჩევს გარემომცველი უჯრედებისაგან. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში ნუცელუსის ქალაძური ზონის უჯრედებს ჰიპოსტაზისთვის დამახასიათებელი სტრუქტურა არ გააჩნია, მაგრამ ულტრასტრუქტურული თავისებურებები გვაფიქრებინებს, რომ ფუნქციურად ეს უჯრედები ჰიპოსტაზის ანალოგიურია.

2.8. თესლკვირტის როლი მტვრის მილის ზრდის პროცესში

განსაკუთრებით უნდა აღინიშნოს ის სტრუქტურული ცვლილებები, რომლებსაც ადგილი აქვს შიდა ინტეგუმენტის მიკროპილური ზონის უჯრედებში მიკროპილეში მტვრის მილის გადაადგილებისას. მტვრის მილი დინგის, სვეტის და თესლკვირტის ქსოვილებში შესაძლებელია გადაადგილდეს არა მხოლოდ სპეციალური სავალების გასწვრივ არსებულ ცარიელ სივრცეში, არამედ შეიძლება შეიჭრას უჯრედშორისებში და ჩაიზარდოს უჯრედის გარსებს შორის შუა ფირფიტის ადგილზე (Jensen, 1972; Willemse, Frenssen-Verheijen, 1986; Bittencourt et al., 2003), ანდა პლაზმალემასა და უჯრედის გარსს შორის (Wilms, Aeist, 1978; Wilms, 1981). თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში მტვრის მილი გადაადგილდება მიკროპილეს არხში და იმეორებს გარემომცველი უჯრედების კონტურს. ზოგჯერ კი, რამოდენიმე მტვრის მილის შესვლის შემთხვევაში, მტვრის მილები იჭრება უჯრედებს შორის და გარსის შუა ფირფიტის გასწვრივ გადაადგილდება. ფარულთესლოვანი მცენარეების ზოგიერთ წარმომადგენელში მტვრის მილის ზრდის დროს იმატებს ბუტკოს მოსაზღვრე უჯრედების სეკრეტორული აქტივობა. მაგალითად, სვეტის არხის გამომფენი უჯრედები გამოყოფს ლორწოს, რაც მტვრის მილს გადაადგილებას უადვილებს (Kronstedt et al., 1986; Willemse, Frenssen-Verheijen, 1986).

ზოგჯერ მტვრის მილის გადაადგილების გზაზე დეგენერირდება ნუცელუსის უჯრედები და მათი ნარჩენების უტილიზაცია ხდება მტვრის მილის მიერ (Jensen, 1968). დეგენერაცია ხორციელდება კოაგულაციური ნეკროზის გზით (An, You, 2004).

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შიდა ინტეგუმენტის უჯრედებშიც აღინიშნა სტრუქტურული ცვლილებები, რაც, ჩვენი აზრით, მტვრის მილის გადაადგილებას უკავშირდება.

კერძოდ, აღინიშნა ბირთვის გადაადგილება ცენტრიდან უჯრედის პერიფერიაზე იმ გარსთან ახლოს, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება მტვრის მილს. ამასთან ერთად იცვლება ბირთვის სტრუქტურაც. გერ-ის ცისტერნებში გროვდება ფიბრილოვანი ნივთიერებები. წარმოიქმნება რეტიკულური ბუმბუკები, რომლებიც ჩვეულებრივ განიხილება, როგორც ეგზოციტოზის განმარტოვებული წარმონაქმნები. პერიპლაზმურ სივრცეში გროვდება ელექტრონულად მკვრივი ნივთიერება. ეს მონაცემები მიუთითებს აქ არსებულ ნივთიერებათა ტრანსპორტზე, რომლებიც შესაძლოა მიკროპილეს უჯრედებიდან მტვრის მილში გადაადგილდებოდნენ.

2.9. ანომალური მოვლენები თესლწარმოქმნის პროცესში

განაყოფიერების პროცესი თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში იშვიათად ხორციელდება და იგი მცირე რაოდენობის თესლს წარმოქმნის. დამტვერილ ყვავილებში ჩვენს მიერ ნანახი იქნა გაუნაყოფიერებელი ჩანასახის პარკები, რომლებიც ინტაქტური რჩება, მათში არ შეინიშნება მტვრის მილის შეღწევის ნიშნები. ამასთან ერთად, როგორც წესი, გაუნაყოფიერებელი ჩანასახის პარკი და მთლიანად თესლკვირტი გამოირჩევა სამარაგო ნივთიერებების ძალიან მცირე რაოდენობის შემცველობით და სტრუქტურის სუსტი განვითარებით. ასე მაგალითად, ასეთ ჩანასახის პარკში სუსტად არის განვითარებული ძაფისებური აპარატი, რაც, ორგანოების დაბალ მეტაბოლურ აქტივობასთან ერთად, შეიძლება ჩაითვალოს იმის წინაპირობად, რომ მოცემულ თესლკვირტს არ შესწევს მტვრის მილის მიღების უნარი.

აღსანიშნავია ის ფაქტიც, რომ სუსტად განვითარებული თესლკვირტების გვერდით, იგივე ნასკვში გვხვდება ნორმალურად ჩამოყალიბებული თესლკვირტები, რომლებიც წარმატებით ახორციელებს თესლწარმოქმნის პროცესს. ეს უნდა მიუთითებდეს იმ ფაქტზე, რომ დედა მცენარეს არ ყოფნის რესურსები ნასკვში თავდაპირველად ფორმირებული ყველა თესლკვირტის სრულყოფილი განვითარების უზრუნველსაყოფად, მათი ნაწილი მოკლებულია განაყოფიერების პროცესისა და თესლის წარმოქმნის შესაძლებლობას.

ჩვეულებრივ, ფარულთესლოვანი მცენარეების უმეტესობაში აღინიშნება თესლკვირტების აბორტის ფენომენი, როდესაც თავდაპირველად ჩამოყალიბებული თესლკვირტების ნაწილი ვერ ახორციელებს თესლწარმოქმნის პროცესს (Stephenson, 1981; Queller, 1983; Lee, 1984; Haig, Westoby, 1986; Diggle et al., 2002).

ამისი მიზეზი რამოდენიმეა, მეგასპორო- და მეგაგამეტოგენეზის ანომალური მიმდინარეობა (Seavy, Carter, 1996), რესურსებისა (Genter et al., 1997) და მტვრის მარცვლების (Fernando, Cass, 1997) ლიმიტაცია, კონსუმერების (Marshall et al., 1985) და პათოგენების (Jones,

1976) გავლენა, არახელსაყრელი აბიოტური ფაქტორები (Lee, Bazzaz, 1982), სპოროფიტსა და გამეტოფიტში არსებული მუტაციები (Seavy, Carter, 1996) და სხვ.

თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შემთხვევაში, ჩვენი აზრით, ანომალური და სუსტად განვითარებული თესლკვირტების მაღალი პროცენტი განპირობებულია იმ ფაქტით, რომ ჩამოყალიბების შემდეგ რეპროდუქციული ორგანოები ხანგრძლივი დროის მანძილზე, ზამთრის არახელსაყრელ პირობებში, იზამთრებს მიწის ქვეშ. ამიტომ, შეიძლება, რომ დედა მცენარეს, ფოტოსინთეზის არარსებობის შემთხვევაში, არ ყოფნის ნივთიერებათა მარაგი, რათა უზრუნველყოს თესლკვირტების ნორმალური განვითარება.

ის ფაქტი, რომ შემოდგომის ჩანასახის პარკში დიდი რაოდენობით ხდება ლიპიდების სინთეზი და დამარაგება, უნდა მიუთითებდეს იმაზე, რომ ზამთრის პერიოდში რეპროდუქციული ორგანო მეტაბოლურად აქტიური რჩება და საჭიროებს დიდი რაოდენობით ენერჯიას. ამ დროს ჩანასახის პარკის ყველა უჯრედი, განსაკუთრებით კი ცენტრალური უჯრედი შეიცავს დიდი რაოდენობით პლასტიდებს და მიტოქონდრიებს, პროლიფერირებულ აერ-ის ელემენტებს და მრავალრიცხოვან მიკროსხეულაკებს. ეს ულტრასტრუქტურული სურათი მიუთითებს იმაზე, რომ ამ უჯრედებში ხორციელდება დიდი ენერჯიის მქონე ცხიმოვანი ნივთიერებების სინთეზი. ლიპიდების დამარაგება უნდა წარმოადგენდეს დაბალი ტემპერატურისადმი ადაპტაციის მექანიზმს, რაც უზრუნველყოფს სახეობის კონკრეტული სასიცოცხლო ციკლის წარმატებით გახორციელებას.

თუმცა, ზოგიერთ შემთხვევაში, შესაძლოა ნივთიერებათა მარაგი ზამთრის განმავლობაში იხარჯება ისეთი დიდი რაოდენობით, რომ ის აღარ ყოფნის უკვე გაზაფხულზე განსახორციელებელ სტრუქტურულ ცვლილებებს, როგორცაა მაგ. ძაფისებური აპარატის ფორმირება.

შედეგად, ჩანასახის პარკში არ ხორციელდება ის სტრუქტურული ცვლილებები, რომელიც ამზადებს მდედრობით გამეტოფიტს თესლწარმოქმნის პროცესისათვის. მოსალოდნელია, რომ ანალოგიურ შეზღუდვებს ადგილი აქვს მამრობით გამეტოფიტშიც, მაგრამ ეს პროცესი ჩვენ არ შეგვისწავლია.

ამგვარად, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ თეთრყვავილას მდედრობითი გამეტოფიტის კვლევა ონტოგენეზში საშუალებას გვაძლევს დავადგინოთ ის ულტრასტრუქტურული თავისებურებები, რომლებიც უშუალოდ განაპირობებს ამ სახეობის თავისებური სასიცოცხლო ციკლის და რეპროდუქციული სტრატეგიის წარმატებით გახორციელებას.

3. რაოდენობრივი ემბრიოლოგიური მეთოდების გამოყენება მცენარეთა განვითარების ბიოლოგიასა და რეპროდუქციულ ეკოლოგიაში

ყვავილოვანი მცენარეების კლასიკური ემბრიოლოგია სწავლობს სახეობების მორფოლოგიურ და ციტოლოგიურ თავისებურებებს, რომელთაც ადგილი აქვს მამრობითი და მდედრობითი გამეტოფიტების, ჩანასახის და თესლის განვითარების დროს (Schnarf, 1929; Maheshvari, 1950; Rutishauser, 1969). ფარულთესლოვანი მცენარეების ოჯახების, გვარების და სახეობების ემბრიოლოგიის შესახებ დიდძალი მონაცემები არსებობს (Батыгина, Яковлев, 1981, 1983, 1985, 1987, 1990; Johri et al., 1992).

ამან განაპირობა ის, რომ ფარულთესლოვანი მცენარეების შედარებითი ემბრიოლოგია გადაიქცა ისეთ ფუნდამენტურ მეცნიერებად, რომელიც წარმატებით გამოიყენება განვითარების ბიოლოგიაში, ტაქსონომიასა და ევოლუციურ სწავლებაში. მორფოლოგიური ემბრიოლოგიის შედეგები გამოიყენება ფიზიოლოგიურ გამოკვლევებშიც, ძირითადად, განაყოფიერების პროცესის, რეპროდუქციული პროცესების ჰორმონული რეგულაციის, აგრეთვე, ასიმილატების თესლსა და ნაყოფში დაგროვების კანონზომიერების ასახსნელად (Marshall, Grace, 1992).

ამასთან, შედარებითი ემბრიოლოგია იძლევა მდიდარ მასალას მოლეკულური ბიოლოგიისათვის, რამდენადაც იგი სწავლობს გენების განსხვავებული აქტივობის და გამოვლენის შედეგებს. რითაც, მყარ მეცნიერულ საფუძველს იძლევა ჩანასახის განვითარების პროცესის ხელოვნური რეგულაციის განსახორციელებლად (Thomas, 1993).

გაცილებით ნაკლები ინფორმაცია მოიპოვება თესლწარმოქმნის თავისებურებებზე მცენარის გავრცელების ბუნებრივ ჰაბიტატში და ამ პროცესებში გარემო ფაქტორების როლზე. ფაქტიურად არ არის ცნობილი, თუ როგორ აკონტროლებს გარემო ველური მცენარის რეპროდუქციულ პროცესებს ბუნებრივ თანასაზოგადოებებში. ეს საკითხები მნიშვნელოვანი კვლევის ობიექტი შეიძლება გახდეს მომავალში (Lyndon, 1992).

ამგვარი გამოკვლევები მნიშვნელოვანია პოპულაციური და გენური ეკოლოგიის საკითხების გადასაჭრელად. იგი, ფენოლოგიურ მონაცემებთან ერთად, მნიშვნელოვან ინფორმაციას წარმოადგენს ჰაბიტატის დასახასიათებლად (Urbanska, Landolt, 1990; Wagner, Reichegger, 1997; Theurillat, Schluessel, 2000) და რეპროდუქციის პროცესზე და მცენარეთა გავრცელების ხასიათზე გლობალური კლიმატური ცვლილების ეფექტის შესასწავლად.

დღეისათვის არსებული ლიტერატურული მონაცემები მოწმობს, რომ იმ შემთხვევაში, თუ დამტკვერვა წარმატებულად გახორციელდა, განვითარების მომდევნო კრიტიკული ეტაპს წარმოადგენს თესლის განვითარება (**Körner, 2003**). მაღალმთის მცენარეების ემბრიოლოგია, ამ პროცესებზე ეკოლოგიური ფაქტორების ზემოქმედების გათვალისწინებით, თითქმის არ არის შესწავლილი. მეორეს მხრივ, სწორედ თესლწარმოქმნის პროცესი განსაზღვრავს მცენარის წარმატებულ გავრცელებას ისეთ ექსტრემალურ ჰაბიტატში, როგორცაა მაღალმთა. იმისათვის, რომ განაყოფიერებული თესლკვირტი თესლად ჩამოყალიბდეს, განსახორციელებელია განვითარების სამი ეტაპი (**Körner, 2003**): 1) უჯრედთა დაყოფა და ჩანასახში, ენდოსპერმსა და თესლის გარსში ჰისტოგენეზის მიმდინარეობა; 2) ჩანასახის და თესლის გარსის დიფერენცირება და ენდოსპერმის შევსება სამარაგო ნივთიერებებით, და 3) თესლის გაუწყლოება და თესლის გარსში წყლის შეუღწევადობის გამომუშავება. თესლის გარდა ამ დროს ვითარდება ნაყოფიც, რაც, აგრეთვე, მოითხოვს გარკვეული რესურსების ალოკაციას მისი ზომაში ზრდის და ზედაპირის ჩამოყალიბებისათვის. ამ უკანასკნელს მნიშვნელობა აქვს ნაყოფის გავრცელებისათვის, მაგ. ვითარდება პერიკარპი, რომელიც გარკვეულ ენერგეტიკულ და ბიომასის დანახარჯებთანაა დაკავშირებული. ამ პროცესების გახორციელება, თავისთავად მოითხოვს გარკვეულ დროს, თერმულ ენერგიას და საკმარის რესურსებს. ამის გამო, მცენარემ რეპროდუქციული პროცესი უნდა გააკონტროლოს არსებული რესურსების გათვალისწინებით. ეს ნიშნავს, რომ უნდა განისაზღვროს, რამდენი თესლკვირტი შეუძლია მას განავითაროს თესლის სტადიამდე და რა ზომებს მიაღწევს ნაყოფი და თესლი (**Mizukami, Fischer, 2000**).

რეპროდუქციული ინვესტირების მოცულობა თავდაპირველად განისაზღვრება მცენარის მიერ, როდესაც ყალიბდება ყვავილეთი ამ ყვავილების გარკვეული რიცხვით. მეორე ეტაპზე, ინვესტირების კონტროლი ხორციელდება ჭარბი თესლკვირტების აბორტის გზით, რომელიც, როგორც წესი, ხორციელდება უშუალოდ განაყოფიერების შემდეგ, სანამ რესურსების მნიშვნელოვანი რაოდენობის ალოკაცია მოხდება თესლის განვითარებისათვის. ამ პროცესს ლიტერატურაში რაოდენობრივად გამოსახავენ თესლის და თესლკვირტების რიცხვთა შეფარდებით (**Molau, 1993**). იგი, როგორც წესი, ნაკლებია ერთზე და ჩვეულებრივ მერყეობს 0,3-სა და 0,7-ს შორის. მაღალმთის ერთწლოვანი ნალველა-*Gentianella caucasea*-სათვის ეს მაჩვენებელი მერყეობდა 0,5-სა და 0,9-ს შორის (**Akhalkatsi, Wagner, 1996**).

თუმცა თესლში რესურსების ინვესტირება, ძირითადად, მეორე ეტაპზე ხორციელდება, პირველი ეტაპი, როდესაც ყალიბდება ყვავილის პრიმორდიუმები უფრო მგრძობიარეა გარემო ფაქტორების მიმართ და დიდწილადაა დამოკიდებული ტემპერატურაზე, რაც მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს თესლწარმოქმნის მოცულობას.

ლიტერატურული მონაცემები გვიჩვენებს, რომ დაბალ ტემპერატურაზე თესლწარმოქმნის პროცესების გახანგრძლივება, ძირითადად, ჰისტოგენეზის პროცესების შენელებით არის გამოწვეული და ნაკლებად არის დამოკიდებული თესლის შევსების ფაზის ცვლილებებზე (Larcher, 1996). შედეგად, უჯრედების დაყოფის პროცესი უფრო მკძნობიარეა დაბალი ტემპერატურის მიმართ, ვიდრე სამარაგო ნივთიერებებით მათი შევსების ფაზა (Körner, 2003). ამდენად, ჩანასახისა და თესლის სამარაგო ქსოვილის განვითარებისა და ზრდის პროცესების რაოდენობრივი შეფასება მნიშვნელოვან წარმოდგენას იძლევა მცენარის ფუნქციური და რეპროდუქციულ-ეკოლოგიური ასპექტების შესახებ. თესლის განვითარების შედარებითი გამოკვლევა კლიმატურად განსხვავებულ ჰაბიტატებში შესაძლებელს ხდის დადგინდეს ერთი სახეობის რეაქციის ნორმა. ამგვარი გამოკვლევებისათვის განსაზღვრული და გაზომილი უნდა იქნეს სხვადასხვა ემბრიოლოგიური პარამეტრი და უნდა დაგროვდეს დიდი რაოდენობით მონაცემები, რათა გაკეთდეს შესაბამისი დასკვნები. ეს კი შესაძლებელი იქნება მხოლოდ შესაბამისი კვლევის მეთოდებისა და შესატყვისი კომპიუტერული პროგრამების შემუშავების შედეგად. სწორედ ამგვარი მეთოდი შემუშავდა ჩვენს მიერ (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995), კავკასიაში და ალპებში მოზარდი მონათესავე მცენარეების შესწავლის საფუძველზე, რომელიც ნაშრომის ამ თავშია წარმოდგენილი.

3.1. კვლევის მეთოდიკა

3.1.1. კვლევის ობიექტი

კვლევა ტარდებოდა კავკასიაში - ნაღველა-*Gentiana pyrenaica* L., *Gentianella caucasea* (Lodd. ex Sims) Holub, და ევროპის ალპებში შეგროვებულ სახეობებზე - *Gentianella germanica* (Willd.) Börner. აგრეთვე გამოვიყენეთ სხვა ავტორების მიერ გამოქვეყნებული მონაცემები შემდეგი სახეობებისათვის: ისლი-*Carex curvula* All. (Cyperaceae), თეთრა-*Cerastium uniflorum* Clairv. (Caryophyllaceae), ფურისულა-*Primula minima* L. (Primulaceae), ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* L. (Saxifragaceae).

3.1.2. სინჯების აღება

ხანგძლივი კვლევისათვის შერჩეულ ადგილებში ან მარკირებული მცენარეებიდან ხდება სტატისტიკურად საკმარისი რაოდენობის ემბრიოლოგიური მასალის შეგროვება კვირტის გამოსვლიდან ნაყოფის მომწიფების ფაზამდე. მასალის აღება განსაკუთრებით ხშირად უნდა მოხდეს ყვავილობის პერიოდში. სასურველია კვირაში ორჯერ, ან თუ საჭიროა, ყოველ დღიურადაც შეგროვდეს მასალა. პარალელურად უნდა მოხდეს მცენარის ან პოპულაციის ფენოლოგიური სტადიების აღწერა და მისი რაოდენობრივი მაჩვენებლების განსაზღვრა.

3.1.3. მასალის დაფიქსირება და შენახვა

მთლიანი კვირტები, ყვავილები, ან ნაყოფები მოკრეფისთანავე თავსდება ფიქსატორში, რომელიც შედგება ფორმალინის, ყინულოვანი ძმარმჟავას და 50% ეთილის სპირტისაგან პროპორციით 5:5:90. დამუშავებამდე მასალა ინახება ფიქსატორში 5°C-ზე.

3.1.4. მასალის მომზადება მიკროსკოპული კვლევისათვის

თესლკვირტები და თესლები სტერეომიკროსკოპის ქვეშ გამოცალკევდება ფიქსატორის ხსნარში მოთავსებული კვირტიდან, ყვავილიდან ან ნაყოფიდან და მოთავსდება სასაგნე მინაზე, რომელზეც დაწვეთებულია ჰერის გამჭვირვალე ხსნარი (Herr, 1971).

ეს უკანასკნელი წარმოადგენს 85%-იანი რძემჟავას, ქლორალჰიდრატის, ფენოლის, მიხაკის ზეთის და ქსილოლის ნარევის პროპორციით 2:2:2:2:1. ნარევის სინათლის გარდატეხის მაჩვენებელი ობიექტის იგივე პარამეტრის მსგავსია, რის გამოც თესლკვირტი მთლიანად გამჭვირვალე ხდება და შესაძლებელია მისი მიკროსკოპით დათვალიერება. ობიექტი რომ გამჭვირვალე გახდეს, ამას მცენარის სხვადასხვა სახეობისათვის და ორგანოსათვის განსხვავებული დრო სჭირდება, რაც მასალის თვისებებით და ზომით არის განპირობებული. საშუალოდ, ეს დრო განისაზღვრება ორი საათიდან ორ დღემდე. მეთოდის სისწრაფე საშუალებას გვაძლევს მოკლე დროში გამოვიკვლიოთ დიდი რაოდენობით მასალა, რაც აუცილებელია მონაცემთა სტატისტიკური დამუშავებისათვის. ფაქტიურად მასალის შეგროვებიდან რამოდენიმე კვირაში შესაძლებელია სამუშაოს დასრულება. ამასთან, ეს მეთოდი საშუალებას გვაძლევს გადავიღოთ მიკროფოტოები და ამგვარად, მოვახდინოთ მასალის დოკუმენტირება.

3.1.5. ინტერფერენციული მიკროსკოპია

გამჭვირვალე ობიექტების გამოკვლევა შესაძლებელია ნომარსკის ოპტიკით აღჭურვილი ინტერფერენციულ-კონტრასტული მიკროსკოპით. ამ ტექნიკის გამოყენებით, პრეპარატის შიგნით სხვადასხვა ოპტიკურ სიბრტყეში მოთავსებული სტრუქტურები გამოჩნდება განსხვავებული კონტრასტით.

ეს წარმოადგენს სერიული ანათლების მეთოდის ალტერნატივას და განაპირობებს დროის დიდ დაზოგვას. თუმცა, ამ მეთოდის გამოყენება შეზღუდულია მასალის ზოგიერთი თვისების გამო. მაგალითად, გამჭვირვალე ხსნარი ეფექტურია იმ ობიექტებისათვის, რომელთა სისქე არ აღემატება 0,5 მმ-ს.

უფრო სქელი ობიექტებისათვის კი გამჭვირვალობის ხარისხი დამაკმაყოფილებელი არ არის. სიძნელეებს ქმნის, აგრეთვე, ფენოლის ნალექის წარმოქმნა თესლკვირტის საფარველზე, რაც ამცირებს გამჭვირვალებას. ტანინის შემცველობა თესლის სამარაგო ქსოვილებში, აგრეთვე, მეტად არახელსაყრელია სრულყოფილი პრეპარატის მოსამზადებლად. ასეთ შემთხვევებში, რეკომენდებულია გაუმჭვირვალე თესლკვირტებიდან და თესლებიდან მათი კომპონენტების გამოცალკეება და დანაწევრება.

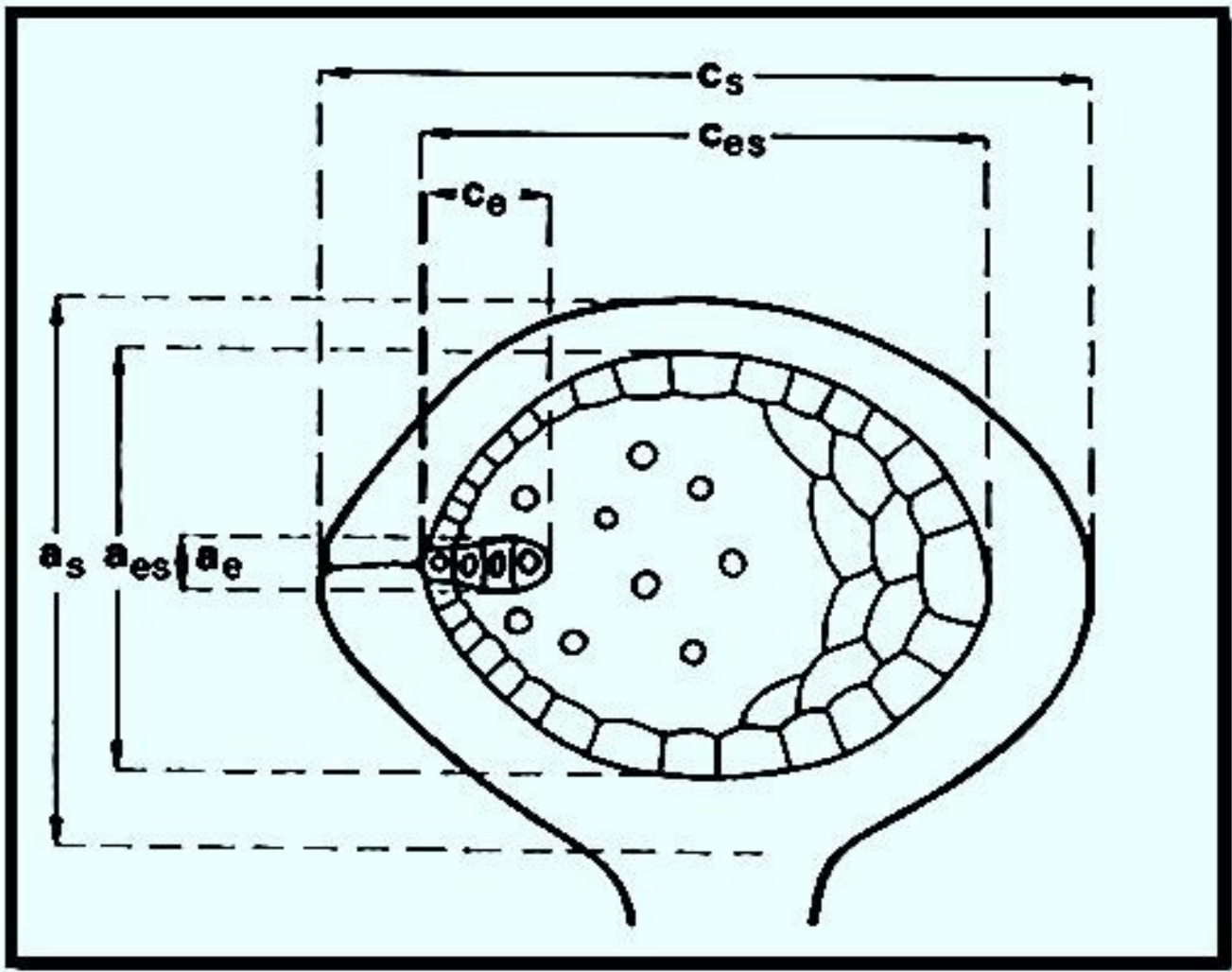
მაგალითად, ადვილად შეიძლება ჩანასახის გამოყოფა თესლიდან საპრეპარაციო ნემსის გამოყენებით. დიდი ზომის მასალის შესასწავლად რეკომენდებულია საფარი მინის ორივე მხარეზე დავაწებოთ მინის ზოლები, რომელზეც დაიდება საფარი მინა, რაც შექმნის საკმარის სივრცეს იმისათვის, რომ არ მოხდეს ობიექტის გასრესვა ან დეფორმირება. თუმცა, ამგვარი მეთოდის გამოყენება არახელსაყრელია მიკროსკოპში მათი დიდი გადიდებით დათვალიერებისას, რადგან საფარი მინის დაცილება სასაგნე მინის ზედაპირიდან ამცირებს გამოსახულების სიმკვეთრეს, განსაკუთრებით კი ფოტოგადაღებების დროს.

3.1.6. გაზომვები

თვითეული სინჯისათვის უნდა გახორციელდეს სხვადასხვა ყვავილიდან შეგროვებული სულ მცირე 30 თესლკვირტის ან თესლის გამოკვლევა და გაზომვა. ამ დროს ოკულარმიკრომეტრის გამოყენებით იზომება თესლკვირტის, თესლის, ჩანასახის პარკის ან ჩანასახის სამი ურთიერთპერპენდიკულარული ღერძის სიგრძე. ანატროპული თესლკვირტებში გრძელი ღერძი (C) მდებარეობს ფუნიკულუსის პარალელურ სივრცეში, ხოლო ჰემიტროპულ და კამპილოტროპულში მის პერპენდიკულარულად (სურ. 3.1).

იმ შემთხვევაში, თუ ჩანასახის პარკი ან ჩანასახი მოხრილია, ოკულარმიკრომეტრით იზომება მისი სწორი მონაკვეთები და ხდება ამ მონაცემთა შეჯამება, რის შედეგადაც დგინდება საერთო სიგრძე. ობიექტის პრეპარატზე მდებარეობის მიხედვით შესაძლებელია განისაზღვროს მხოლოდ ერთ-ერთი განივი ღერძთაგანი.

გაზომვების სრული აღწერა წარმოდგენილია ტაბულის სახით და შეიცავს ფენოლოგიურ და მორფომეტრიულ ყველა მონაცემს, ემბრიოლოგიურ პარამეტრებს, ცალკეული გაზომვის შედეგებს და გადიდების მაჩვენებელს, რომლის მიხედვითაც ხდება ოკულარმიკრომეტრის დანაყოფის გადაანგარიშება აბსოლუტურ სიდიდეზე (მკმ).



სურათი 3.1. *Gentianella germanica*-ს ჰემიტროპული თესლკვირტის სქემატური გამოსახულება იმ ღერძების მითითებით, რომელთა გაზომვის საფუძველზე ხდება თესლკვირტის და თესლის სიგრძის, სიგანის, სისქის და მოცულობის განსაზღვრა. ნახატზე აღნიშნულია შემდეგი ღერძები: სიგრძე - თესლკვირტის (C_s), ჩანასახის პარკის (C_{es}), ჩანასახის (C_e); სიგანე ან სისქე (თითოეული თესლკვირტისათვის, პრეპარატზე მდებარეობის მიხედვით, ხდება მხოლოდ ერთ-ერთი პარამეტრის გაზომვა) - თესლკვირტის (a_s), ჩანასახის პარკის (a_{es}), ჩანასახის (a_e);

3.2. გაზომვის შედეგების დაანგარიშება

მრავალრიცხოვანი რიცხვითი მონაცემების გამოსათვლელად და ვიზუალიზაციისათვის გამოყენებული იქნა სპეციალურად შემუშავებული კომპიუტერული პროგრამა “Embryo” (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995). იგი დაწერილია QBasic-ის ენით და იმართება შემდეგი ოპერაციული დონეებით.

3.2.1. მონაცემთა შეტანა

ცალკეული გაზომვის მონაცემების შეტანა პროგრამაში ხდება ოკულარმიკრომეტრის დანაყოფის ერთეულებში. იქმნება მონაცემთა მწკრივები და ინახება მონაცემთა ბაზაში, ისე, რომ მათი შევსება და კორექტირება ყოველთვის შესაძლებელია.

3.2.2. მონაცემთა დაანგარიშება

ოკულარმიკრომეტრის დანაყოფები მრავლდება გადიდების მაჩვენებელზე და მონაცემები წარმოდგება რეალურ საზომ ერთეულში, ამ შემთხვევაში მიკრომეტრში. ამ მონაცემებიდან გამოითვლება საშუალო და სტანდარტული გადახრა თვითოეული ღერძისათვის. პირველადი მონაცემებიდან გამოითვლება თანმიმდევრული ალომეტრიული შეფარდებები (a/b , a/c) და ფართობები. განზომილების მნიშვნელოვან ერთეულს წარმოადგენს ჩანასახის ინდექსი ეგრეთ წოდებული “ემბრიონინდექსი”-EI. იგი გამოითვლება, როგორც ჩანასახის და თესლის სიგრძეების შეფარდება (Smirnova, 1965) და წარმოადგენს ჩანასახის განვითარების დონის რაოდენობრივ მაჩვენებელს. გამოთვლები შესაძლებელია გახორციელდეს მონაცემთა სხვადასხვა კრიტერიუმის შესაბამისად დაჯგუფების საფუძველზე, მაგალითად, მასალის შეგროვების რიცხვის შესაბამისად, ანდა ფენოლოგიური ან ემბრიოლოგიური სტადიების მიხედვით.

3.2.3. გრაფიკული წარმოსახვა

პროგრამა საშუალებას იძლევა გრაფიკულად გამოისახოს თესლკვირტის, თესლის და მათი ნაწილების ზომების შეფარდებები განვითარების განსხვავებულ სტადიებზე. თესლკვირტის და თესლის რეალურ ზომებში სქემატური გამოსახვის მოდელი ეფუძნება მარტივი ელიფსოიდის მოცულობის გამოთვლას სამი ღერძის სიგრძის საფუძველზე. ეს საშუალებას იძლევა დავაკვირდეთ, როგორ იცვლება განვითარების პროცესში თესლის ცალკეული კომპონენტის მოცულობითი შეფარდება. თუმცა ამ მოდელით არ ხერხდება თესლის და მისი კომპონენტების სტრუქტურისა და ფორმის ზუსტი გამოსახვა.

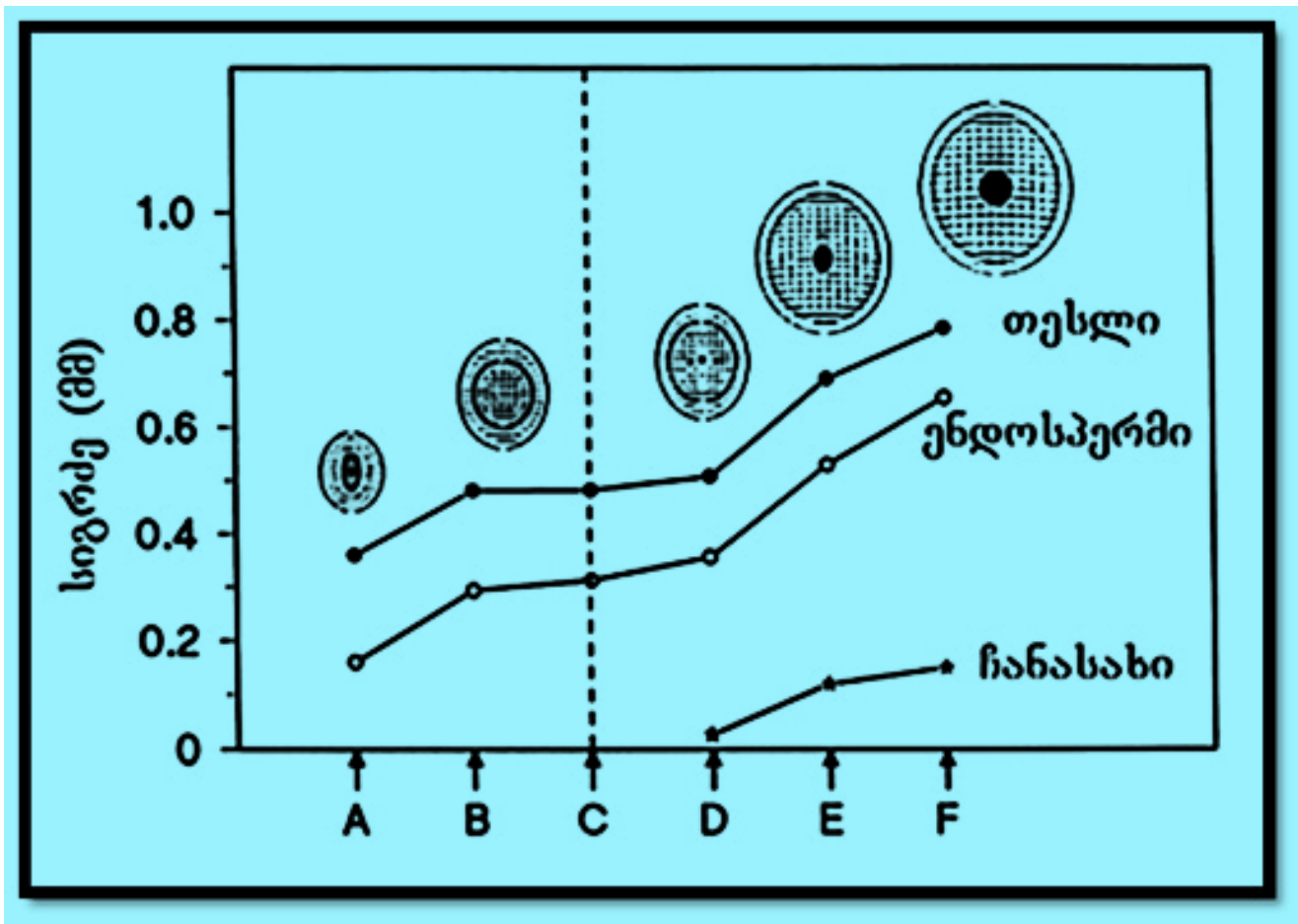
3.3. რაოდენობრივ-ემბრიოლოგიური მეთოდების გამოყენება

ზემოთ აღწერილი მეთოდი გამოიყენება რიგი ემბრიოლოგიურ-ფენომეტრული ანდა განვითარების ბიოლოგიისა და რეპროდუქციული ეკოლოგიის საკითხების გადასაწყვეტად. ამის მაგალითად მოვიყვანთ რამოდენიმე ექსპერიმენტს, რომლის ჩატარება და შესაბამისი დასკვნების გაკეთება შესაძლებელი გახდა სწორედ ამ მეთოდის გამოყენებით.

3.3.1. თესლწარმოქმნის ემბრიოლოგიური სტადიების რაოდენობრივი დახასიათება

ჩანასახის პარკის ფორმირება, განაყოფიერების პროცესი და მწიფე თესლის ფორმირება მოიცავს რიგ თანმიმდევრულ სტადიას. ჩვეულებრივ, ჩანასახის პარკი ვითარდება ქალაძური

მეგასპორიდან და შეიცავს კვერცხუჯრედის აპარატს, ანტიპოდებს და ცენტრალურ უჯრედს მეორადი ბირთვით. განაყოფიერების შემდეგ ტრიპლოიდური ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი დასაბამს აძლევს ბირთვულ ენდოსპერმს. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში, მცენარის სახეობის მიხედვით, განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე იწყება. ზოგ შემთხვევაში კი ენდოსპერმი არ ვითარდება და პერისპერმი ან ლეზნების სამარაგო ქსოვილი შეენაცვლება მის ფუნქციას. ემბრიოგენეზი შემდეგ სტადიებს მოიცავს: ზიგოტის გაყოფა და საკიდარის განვითარება, კვადრანტების და ოქტანტების სტადიები (ოთხ- და რვა-უჯრედიანი ჩანასახი), სფეროსებრი სტადია (მრავალუჯრედიანი სფეროსებური ჩანასახი), გულისებრი სტადია (როდესაც ორლებნიანებში ყალიბდება ლეზნების პრიმორდიუმები), ტორპედოს სტადია (ჩანასახი იმატებს სიგრძეში ჰიპოკოტილის დაგრძელების ხარჯზე), ბოლო სტადიებზე ჩანასახის ღერძი და ლეზნები შესაძლებელია კიდევ უფრო გაიზარდოს. მაღალმთის ჩვენს მიერ შესწავლილ მცენარეებში, როგორც წესი, ენდოსპერმის ფორმირება წინ უსწრებს ჩანასახის განვითარებას. ზიგოტის გაყოფის დროს უკვე არსებობს ენდოსპერმის რამოდენიმე ბირთვი, რომლებიც, როგორც წესი, პერიფერიაზეა განლაგებული. ენდოსპერმის გაუჯრედების პროცესი ხშირად სფეროსებრი ჩანასახის სტადიაზე იწყება. ამავე დროს იწყება სამარაგო ნივთიერებების დაგროვება ენდოსპერმში. განვითარების უფრო გვიან სტადიებზე ხდება თესლის ზომამში მატება, ძირითადად, სამარაგო ქსოვილის ზრდის ხარჯზე. ამავე დროს იწყება თესლის გარსის ფორმირება. თესლის განვითარების ბოლო სტადიაზე ხორციელდება თესლის გარსის გამაგრება და მიმდინარეობს მოსვენების მდგომარეობაში გადასვლისათვის აუცილებელი ფიზიოლოგიური პროცესები, როგორცაა გაუწყლოება და თესლის გარსის იმპრეგნაცია წყალგაუმტარი ნივთიერებებით. აღსანიშნავია, რომ განვითარების თანმიმდევრულ სტადიებს თან სდევს თესლკვირტის და თესლის ზომამში მატება, და, აგრეთვე, მის შემადგენელ კომპონენტებს შორის (ჩანასახი, სამარაგო და თესლის გარსი) არსებული რაოდენობრივი თანაფარდობების ცვლილება (სურ. 3.2). ჩანასახის მომწიფების ხარისხზე და თესლისა და სამარაგო ნივთიერებების მდგომარეობაზე განვითარების სხვადასხვა სტადიასა და განსხვავებულ გარემო პირობებში წარმოდგენას ვვამყარებთ თესლის ზომამში მატების ხასიათი და ჩანასახის, ენდოსპერმისა და თესლის გარსის განვითარებისას, მათი ზომების არათანაბარი მატების შედეგად მიღებულ რაოდენობრივ მონაცემთა შორის წარმოქმნილი თანაფარდობის ცვლილება. თესლის განვითარების თანმიმდევრული სტადიების მიმდინარეობის ხასიათი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია იმ მცენარეებისათვის, რომლებსაც განვითარების ხანმოკლე პერიოდი გააჩნია. მათ რიცხვს განეკუთვნება მაღალმთის სახეობები მოკლე სავეგეტაციო პერიოდით.



სურათი 3.2. *Gentianella germanica*-ს თესლის, ენდოსპერმის და ჩანასახის სიგრძეში ზრდა განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე. A-მეგაგამეტოგენეზი; B - ჩანასახის პარკის ფორმირება; C- განაყოფიერება; D - პროემბრიო და ბირთვული ენდოსპერმი; E - სფეროსებრი ჩანასახი და უჯრედული ენდოსპერმი; F - გულისებრი ჩანასახი, თესლის მომწიფება. მრუდის გარდა გრაფიკზე გამოსახულია სქემები, რომელიც წარმოადგენს პროგრამა “ემბრიო“-ს საშუალებით გამოთვლილი თესლკვირტისა და ჩანასახის პარკის მოცულობის რეალური ზომების ამსახველ გამოსახულებებს განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე.

ასეთი მცენარეებისათვის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია სამარაგო ქსოვილის წარმოქმნა, რომელსაც შეუძლია უზრუნველყოს ჩანასახის ფორმირების დასრულება იმ კრიტიკულ შემთხვევაშიც კი, როდესაც ადრეული შემოდგომის პირობებში დედა მცენარე იძულებულია შეწყვიტოს ჩანასახის საკვებით მომარაგება. ამისი მაგალითია, მაღალმთის ერთწლოვანი მცენარე *Gentianella germanica* (Willd.) Börner, სადაც ენდოსპერმის სწრაფი განვითარება უზრუნველყოფს ჩანასახის მომწიფებას უკვე თესლის გავრცელების შემდეგ. თესლის დაცვენის მომენტისათვის ჩანასახი ახალი გადასულია სფეროსებრი სტადიიდან გულისებრში. მიწაზე დაცვნილი თესლები შეიცავს გულისებრ სტადიაში მყოფ ჩანასახს. გაღივების უნარს ჩანასახი იძენს უკვე ზრდის დამთავრების შემდეგ, ტორპედოს სტადიაზე. ფიტოჰორმონ გიბერელინის მჟავას გამოყენებით ჩატარებულმა ცდებმა აჩვენა, რომ განუვითარებელ ჩანასახს გააჩნდა გაღივების უნარი და იგი გაღივებას იწყებდა უკვე გლობულარულ სტადიაზე.

3.3.2. მაღალმთის მცენარეების თესლწარმოქმნის პროცესის ხანგრძლივობა

ასახავს სურათი 3.3 თესლის განვითარების ხანგრძლივობას მაღალმთის ერთი ერთწლოვანი და ერთი მრავალწლოვანი ნაღველას სახეობებისათვის, რომლებიც იზრდება ცენტრალურ კავკასიონზე 2100-2200 მ-ზე ზღვის დონიდან. ერთწლოვანი ნაღველა-*Gentianella caucasea* (Lodd. ex Sims) Holub ყვავილობას იწყებს აგვისტოს პირველ დეკადაში და პირველი მწიფე თესლები ორი კვირის შემდეგ უკვე ჩამოყალიბებულია.

ჩვენ მასალა ავიღეთ ორ განსხვავებულ გარემოში მოზარდი პოპულაციიდან: ერთი იზრდება ჩრდილო-აღმოსავლეთის ექსპოზიციის მდელოზე, რომელიც გარშემორტყმულია არყნარით და ქარის მიმართულებით დაცულ ტერიტორიას წარმოადგენს; მეორე პოპულაცია კი იზრდება ქარიან ამინდში, ძლიერ გამოვილ სამხრეთის ფერდობზე.

თესლის ფორმირება ორივე პოპულაციაში თანაბარ დროს საჭიროებდა. განსხვავება იყო თესლის ზომაში, რომელიც უფრო დიდი იყო ჩრდილო-აღმოსავლეთის ნაყოფიერ მდელოზე მოზარდ პოპულაციაში. რაც შეეხება, იგივე სიმაღლეზე და მსგავს გარემო პირობებში გავრცელებულ მრავალწლოვან ნაღველა-*Gentiana pyrenaica* L., იგი გაცილებით მეტ დროს ანდომებდა თესლწარმოქმნის პროცესს, ვიდრე ერთწლოვანი ნაღველა-*Gentianella caucasea*.

ნაღველა - *Gentiana pyrenaica* ყვავილობას იწყებს ივნისში და თესლის მომწიფებისათვის დაახლოებით 30 დღე სჭირდება. თესლის გავრცელების მომენტისათვის ჩანასახი ტორპედოს სტადიაშია და მისი სიგრძე შეადგენს 332 მკმ-ს. ნაღველა-*Gentianella caucasea*, ამისგან განსხვავებით, დაცვნილ თესლში შეიცავს გულისებრ სტადიაში არსებულ ჩანასახს, რომლის სიგრძე თესლის გავრცელების მომენტში შეადგენს 224 მკმ-ს.

ნაღველას გამოკვლეული სახეობების რეპროდუქციული პროცესების რაოდენობრივი ანალიზი მნიშვნელოვან სხვაობებს იძლევა: ჩანასახის და საკვები ქსოვილის განვითარების ხანგრძლივობა და ალომეტრიული ზრდის რიტმი გენეტიკურად დეტერმინირებულია, ხოლო რეპროდუქციული ორგანოების ზომები დამოკიდებულია დედა მცენარის საკვებით მომარაგების და ასიმილაციების ვეგეტატიურ ორგანოებში განაწილების ხასიათზე. თესლწარმოქმნის დროს განვითარების პროცესების დასახასიათებლად განსაკუთრებით მოსახერხებელია ჩანასახის ინდექსის გამოყენება. გვიჩვენებს სურათი 3.4 ცენტრალური ალპების მთიანეთის ალპურ და სუბნივალურ ზონებში გავრცელებული 4 მცენარის თესლწარმოქმნის პროცესის ხანგრძლივობას.

ესენია, ალპურ მდელოზე (2500 მ) მოზარდი ისლი-*Carex curvula* All. (Wagner, Reichegger, 1997), უხვთოვლიან ადგილებში (2000 მ) გავრცელებულია ფურისულა-*Primula minima* L., ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* L. (2300 მ) და თეთრა-*Cerastium uniflorum* Clairv. სუბნივალური

ზონიდან 3250 მ (Wagner, Tengg, 1993). ფურისულა-*Primula minima* და ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* ყვავილის პრიმორდიუმებს ინვიტარებს წინა წლის ზაფხულში და ზამთრის დაწყებამდე კოკრები ფაქტიურად ჩამოყალიბებულია (Zachhuber, Larcher, 1978; Larcher, 1980).

ისე, რომ ყვავილები გაზაფხულის დადგომისთანავე იშლება. ასევე, ისლი-*Carex curvula* პრიმორდიუმებს ინვიტარებს წინა წლის ზაფხულში და ზამთრის დაწყებამდე კოკრები ფაქტიურად ჩამოყალიბებულია (Zachhuber, Larcher, 1978; Larcher, 1980).

ისე, რომ ყვავილები გაზაფხულის დადგომისთანავე იშლება. ასევე, ისლი-*Carex curvula* იზამთრებს უკვე ჩამოყალიბებული ყვავილის პრიმორდიუმით და ყვავილობს ივნისის პირველ დეკადაში. რაც შეეხება თეთრა-*Cerastium uniflorum*-ს, აქ პრიმორდიუმის დიფერენცირება იწყება ზამთარში, თოვლის საფარის ქვეშ და კოკრის ფორმირება მთავრდება ადრე გაზაფხულზე, ვეგეტატიური პერიოდის დაწყებიდან ერთი თვის განმავლობაში (Zachhuber, Larcher, 1978).

ყვავილობის პერიოდი ამ უკანასკნელში შუა ზაფხულში დგება. აღსანიშნავია, რომ თეთრა-*Cerastium uniflorum*-ში ჩანასახის განვითარება, ყველა სხვა შესწავლილ სახეობასთან შედარებით, უფრო სწრაფად მიმდინარეობს. იმისდა მიუხედავად, რომ გარემო პირობები მისი გავრცელების ადგილას, სუბნივალურ ზონაში, უფრო არახელსაყრელია, ვიდრე სხვა სახეობების გავრცელების ადგილებში.

აღმონაცენები ყველაზე ნელა ვითარდება ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia*-ში. ამ უკანასკნელში ყვავილობა იწყება ძალიან ადრე გაზაფხულზე. ყვავილობის დამთავრებისთანავე იწყება ვეგეტატიური ზრდის პროცესი. ზაფხულის განმავლობაში ადგილი აქვს სამარაგო ცხიმების დაგროვებას ღეროში და მთავარღერძიან ფესვში (Zachhuber, Larcher, 1978).

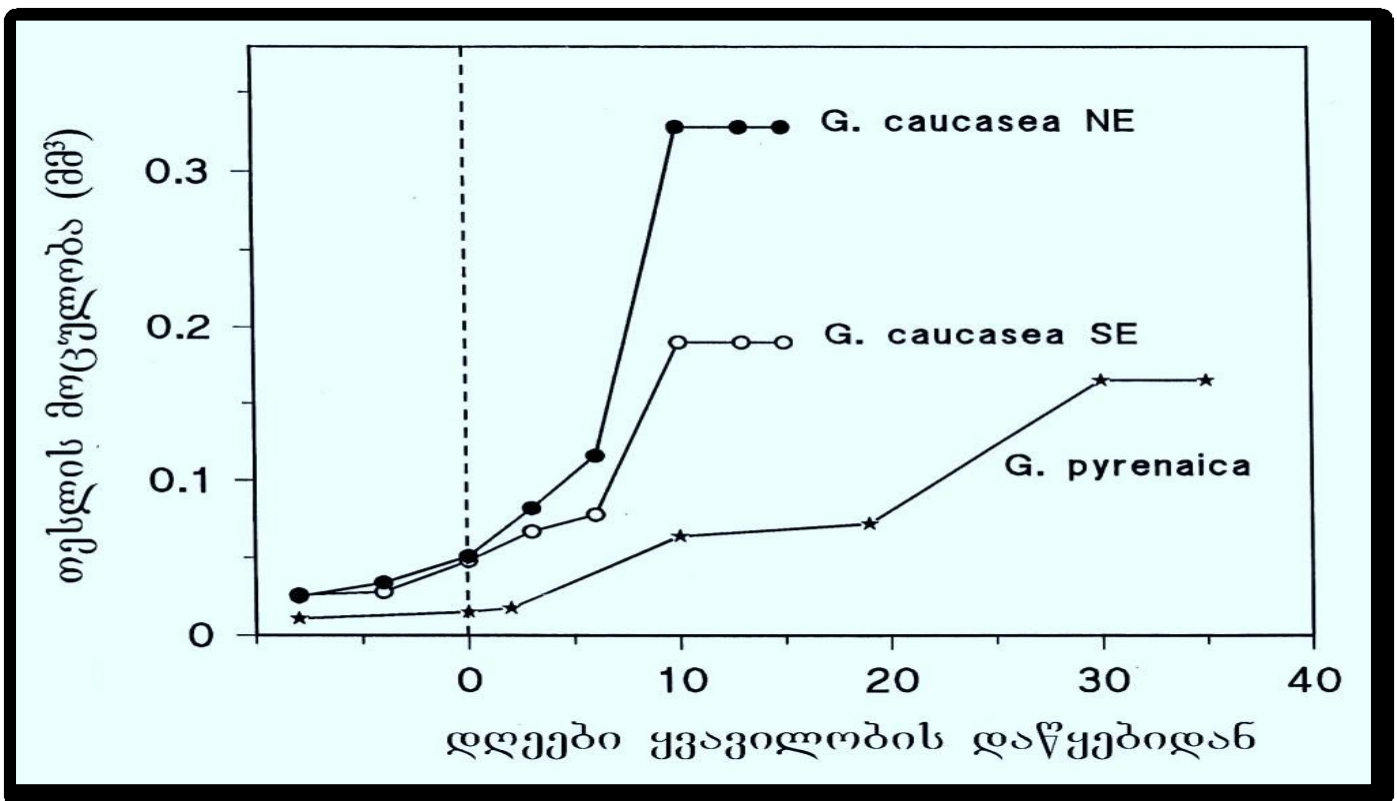
ალბათ, სწორედ ეს პროცესები განაპირობებს თესლწარმოქმნის პროცესების გახანგრძლივებას, რადგანაც მცენარე დიდ ენერგიას ხარჯავს მარაგის შექმნაზე.

აგრეთვე, ისლი-*Carex curvula*-ში აღინიშნება გახანგრძლივებული თესლწარმოქმნის პროცესი, რაც იმით შეიძლება აიხსნას, რომ ამ სახეობაში გამრავლება ძირითადად ვეგეტატიურად ხდება, კლონების წარმოქმნის გზით, და ამის გამო რეპროდუქციული ალოკაცია შესუსტებულია (Grabherr et al., 1978).

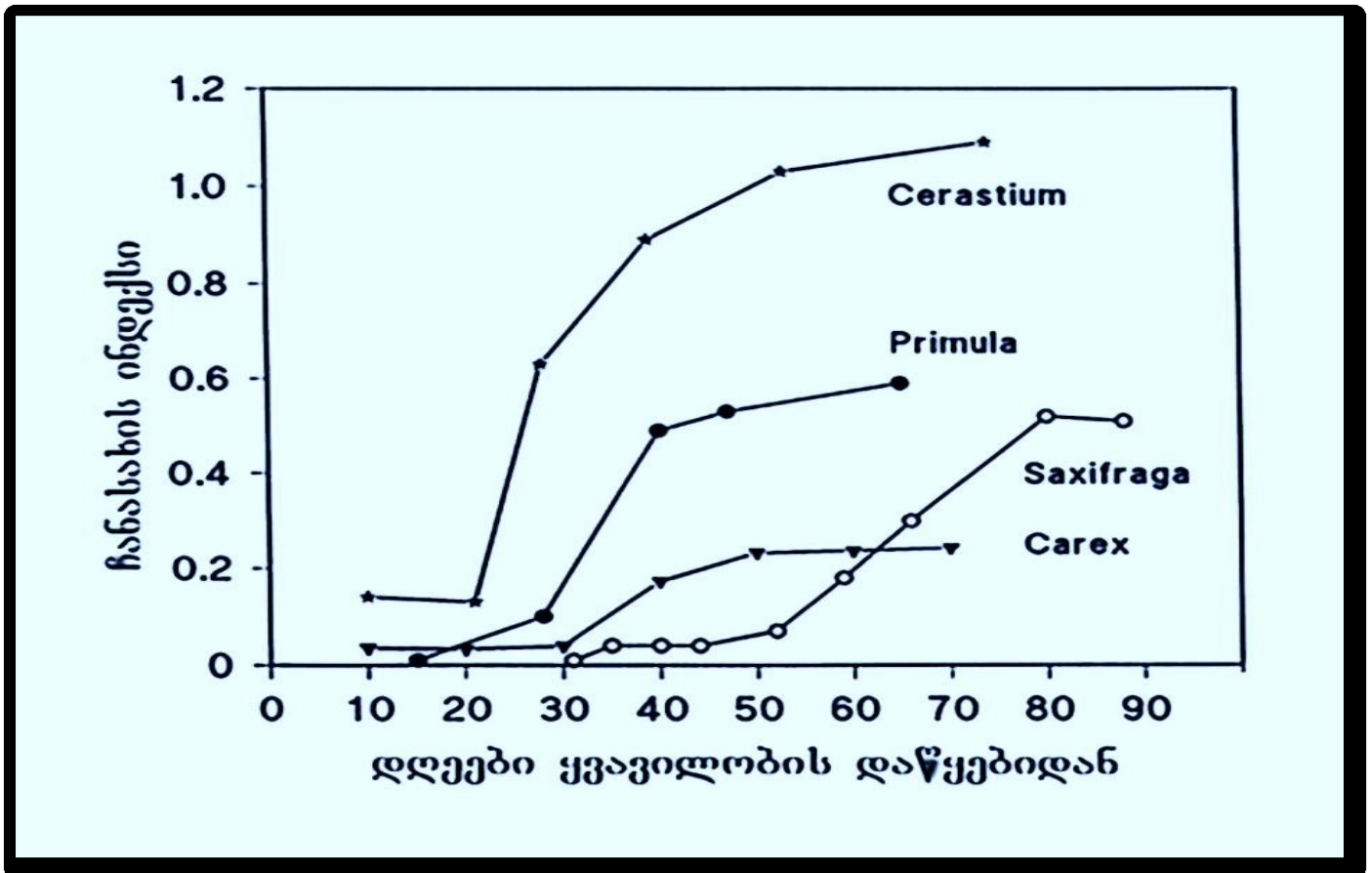
ფურისულა-*Primula minima* და ამ გვარის სხვა წარმომადგენლები, ვეგეტატიური გამრავლების ნაცვლად, თესლწარმოქმნის პროცესს ანიჭებენ უპირატესობას. ამ მცენარეში რეპროდუქცია სწრაფად ხორციელდება და მისი დამთარების შემდეგ ხდება სამარაგო ნივთიერებების დაგროვება.

3.3.3. თესლწარმოქმნის სპეციფიური პერიოდი მაღალმთის სახეობებში და ჰაბიტატზე დამოკიდებული პოტენციური რეპროდუქციული პერიოდი

ჩანასახის და სამარაგო ქსოვილის ფორმირების პროცესები დროის განსხვავებულ მონაკვეთს საჭიროებს სხვადასხვა მცენარეში. დროის მონაკვეთი დამტვერვიდან თესლის მომწიფებამდე განსაზღვრულია, როგორც სპეციფიური რეპროდუქციული პერიოდი (Wagner, Teng, 1993). ზღვის დონიდან სიმაღლის ზრდასთან ერთად, კლიმატურად განპირობებული პოტენციური ვეგეტაციური პერიოდი, რომელიც წარმოადგენს დროის მონაკვეთს გაზაფხულზე თოვლის დნობიდან შემოდგომაზე დღიური ტემპერატურის შემცირებამდე 0°C-იანი ზღვრის ქვემოთ, როდესაც პირველი თოვლის საფარი წარმოიქმნება, მცირდება (Svoboda, 1977). მცენარე, როგორც წესი, გამრავლებისათვის ვერ იყენებს მთელ პოტენციურ ვეგეტაციურ პერიოდს. ამისათვის გამოყენებულია მხოლოდ დროის მონაკვეთი ყვავილობის დაწყებიდან ზამთრის დადგომამდე. აქედან გამომდინარე, პოტენციური რეპროდუქციული პერიოდი განსაკუთრებით შეზღუდულია გვიან მოყვავილე მცენარეებისათვის. ეს თვალნათლივ ჩანს სურათზე (სურ. 3.5). ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* ყვავილობს თოვლის დნობისთანავე, ადრე გაზაფხულზე (2300 მ-ზე). მას თესლის წარმოქმნისათვის 70-80 დღე სჭირდება.

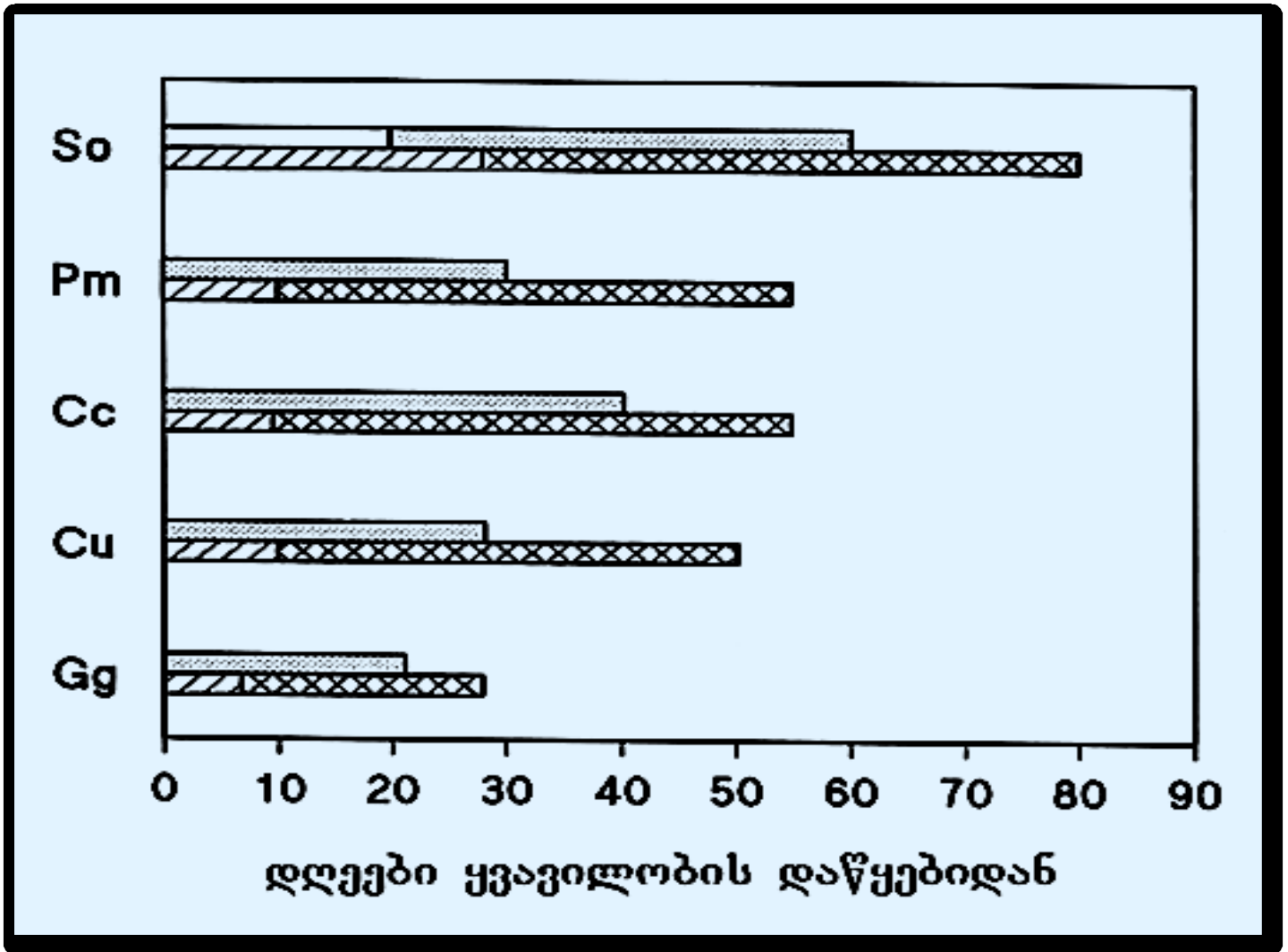


სურათი 3.3. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-სა და ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს ორი პოპულაციის (ჩრდილო-აღმოსავლეთი (NE) და სამხრეთ-აღმოსავლეთი (SE) ფერდობიდან, 2100-2200 მ ზღვის დონიდან) თესლის მოცულობაში ზრდის დინამიკა. *Gentiana pyrenaica*-ს პოპულაცია იზრდება აღმოსავლეთი ექსპოზიციის ფერდობზე იგივე სიმაღლეზე.



სურათი 3.4. ჩანასახის ინდექსის ზრდა თესლის განვითარების დროს ცენტრალური ალპების ოთხ სახეობაში: თეთრა-*Cerastium uniflorum*, ფურისულა-*Primula minima*, ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* და ისლი-*Carex curvula*.

ფურისულა-*Primula minima* და ისლი-*Carex curvula* მათის ბოლოს ან ივნისის დასაწყისში ყვავილობენ და მათი სპეციფიური რეპროდუქციული პერიოდი დაახლოებით 55 დღეს შეადგენს. უფრო ხანმოკლე დრო, 40 დღე, სჭირდება თეთრა-*Cerastium uniflorum*-ის თესლის განვითარებას. თუმცა, ეს დრო, ივლისში მოყვავილე და სუბნივალურ ზონაში მოზარდი მცენარისათვის საკმაოდ შეზღუდულია, რათა მან მოასწროს თესლის განვითარება ყინვის დაწყებამდე. უფრო გვიან, აგვისტოში, მოყვავილე ერთწლოვანი *Gentianella germanica* კი მხოლოდ ერთ თვეს ანდომებს თესლის ფორმირებას. თუ შევადარებთ განსხვავებული სახეობების სპეციფიური რეპროდუქციის პერიოდის ხანგრძლივობას მათი გავრცელების ჰაბიტატში არსებულ დროის მონაკვეთს ყვავილობის დაწყებიდან ზამთრის პირველ ყინვებამდე, ვნახავთ, რომ ამ მცენარეებს საკმარისი დრო აქვს რეპროდუქციის პროცესის წარმატებით გახორციელებისათვის. 2000-2500 მ სიმაღლეზე გავრცელებული *Primula minima*, *Carex curvula* და *Saxifraga oppositifolia* იყენებენ რეპროდუქციისათვის ხელსაყრელი პერიოდის მხოლოდ 40-50%-ს. სუბნივალურ ზონაში მოზარდი *Saxifraga oppositifolia* და *Cerastium uniflorum* არიან 70-85%-ზე. აგრეთვე, აგვისტოში მოყვავილე *Gentianella germanica* ახერხებს ხელსაყრელი დროის 65%-ში მოასწროს მწიფე თესლების ჩამოყალიბება.



სურათი 3.5. ენდოსპერმის და ჩანასახის განვითარების დრო ცენტრალური ალპების სახეობებში: ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* (So), ფურისულა-*Primula minima* (Pm), ისლი-*Carex curvula* (Cc), თეთრა-*Cerastium uniflorum* (Cu) და *Gentianella germanica* (Gg). წერტილოვანი სვეტი ასახავს ენდოსპერმის განვითარების დროს, დახაზული - ზიგოტის, ხოლო ჯვარედინი ხაზებით დაშტრიხული - ჩანასახის განვითარების ხანგრძლივობას (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995).

ამდენად, შეიძლება დავასკვნათ, რომ მაღალმთის მცენარეებს თესლწარმოქმნის წარმატებით გახორციელებისათვის გააჩნიათ დროის გარკვეული რეზერვი, რომელიც მათ საშუალებას აძლევს დაიკავონ ვერტიკალური გავრცელების შესაბამისი არეალი, და აგრეთვე, გადაიტანონ კლიმატური ფლუქტუაციები არახელსაყრელ წლებში. მიმდინარე გლობალური კლიმატური ცვლილებები ამ მიმართებით ნაკლებ გავლენას მოახდენს მცენარეთა რეპროდუქციული პერიოდის შეზღუდვაზე, მაგრამ იგი მნიშვნელოვნად შეცვლის თესლის ზომებს, რასაც დიდი მნიშვნელობა ექნება სახეობებს შორის კონკურენციის მიმდინარეობაზე. ამან კი შესაძლოა გამოიწვიოს მაღალმთის მცენარეთა თანასაზოგადოებების სახეობრივი შემადგენლობის შეცვლა და განსაზღვროს მცენარეთა მიგრაციის ახალი მიმართულებები.

4. ურთიერთკავშირი რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურასა და მცენარის სასიცოცხლო ციკლს შორის GENTIANACEAE-ს ოჯახში

რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურა მცენარეთა თითოეული ტაქსონომიური ჯგუფისათვის, როგორც წესი, გენეტიკურად დეტერმინირებული კონსტანტური ნიშანია. ისეთი მახასიათებლები, როგორცაა თესლკვირტის აგებულება, ჩანასახის პარკის ტიპი, ენდოსპერმის და ემბრიონის განვითარების ხასიათი და სხვ., ხშირად მსგავსია ცალკეული ოჯახის, გვარის ან სახეობის ყველა წარმომადგენლისათვის. თუმცა, არის შემთხვევები, როდესაც რომელიმე ნიშანი ვარირებს, როგორც დიდი ტაქსონის ფარგლებში, მაგალითად ოჯახის ან გვარის, ასევე სახეობის ინდივიდებს შორისაც.

ნაღველასებრთა ოჯახი (Gentianaceae) ემბრიოლოგიური ნიშნების ოჯახის და გვარის ფარგლებში ცვალებადობის ერთ-ერთ თვალსაჩინო მაგალითს წარმოადგენს. ნაღველასებრთა ოჯახი მოიცავს 80-ზე მეტს გვარს და დაახლოებით 1000 სახეობას (Тахтаджян, 1987). გვხვდება თითქმის ყველა კონტინენტზე და ძირითადად მაღალმთაშია გავრცელებული. მათი უმეტესობა ბალახოვანი ავტოტროფებია (მაგ. *Centaurium*, *Gentiana*, *Gentianella*, *Gentianopsis*, *Swertia*, და სხვ.). თუმცა, გვხვდებიან პარაზიტებიც – *Bartonia*, *Cotylanthera*, *Voyria*, *Voyriella*.

საქართველოში გავრცელებულია ამ Gentianaceae ოჯახის 8 გვარი – *Blackstonia*, *Centaurium*, *Comastoma*, *Gentiana*, *Gentianella*, *Gentianopsis*, *Lomatogonium*, *Swertia*. ნაღველასებრთა ოჯახში, ყველაზე დიდ გვარს წარმოადგენს *Gentiana* L., რომელიც თანამედროვე კლასიფიკაციის თანახმად (Ho, Liu, 1990) დაყოფილია 15 სექციად და მსოფლიო მასშტაბით 361 სახეობას მოიცავს. რიგი მორფოლოგიური, ანატომიური, კარიოლოგიური, მოლეკულური და სხვ. ნიშნების საფუძველზე გვარები *Gentianella* Moench და *Gentianopsis* Ma გამოყოფილი იქნა გვარი *Gentiana*-დან მოგვიანებით (Ma, 1951; Faverger, 1985; Yuan, Küpfer, 1995).

თუმცა, დღემდე, *Gentianella*-სა და *Gentianopsis*-ის გვარების კლასიფიკაცია და ფილოგენეზი ბოლომდე გარკვეული არ არის და საჭიროებს შემდგომ შესწავლას, მათ შორის მოლეკულური სისტემატიკის მეთოდების გამოყენებით (Gielly, Taberlet, 1996).

ემბრიოლოგიურმა კვლევამ (Stolt, 1921, 1927; Öhler, 1927; McCoy, 1949; Maheswari, 1962; Bouman, Schrier, 1979; Sankara Rao, Nagaraj, 1982; Lakshminarayana, Maheswari, 1985; Шамров, 1987; Bouman, Louis, 1989; Shamrov, 1996; Akhalkatsi, Wagner, 1997; Wagner, Mitterhofer, 1998) Gentianaceae-ს ოჯახის სხვადასხვა სახეობაში გამოვლინდა რამდენიმე ცვლადი სტრუქტურული ნიშნები.

ასე მაგალითად, თესლკვირტის აგებულება სახეობათა უმეტესობაში ანატროპულია - *Gentiana* spp., *Gentianopsis* spp., ზოგჯერ გვხვდება ორთოტროპული - *Halenia elliptica* D. Don. (Stolt, 1921), *Cotylanthera tenuis* Blume, *Voyriella parviflora* (Miq.) Miq. (Öhler, 1927), *Voyria* spp., ჰემიტროპული - *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyok., *Gentianella* spp. (Stolt, 1921), ანდა ანაკამპილოტროპული - გაბლუარა-*Swertia* spp. (Shamrov, 1991, 1996) ფორმებიც. თესლკვირტი ყველა სახეობაში ტენუინუცელატეა, როგორც წესი, ერთი ინტეგუმენტი. თუმცა, ზოგიერთ პარაზიტულ სახეობებში ინტეგუმენტი საერთოდ არ გვხვდება - *Cotylanthera tenuis*, *Voyria* spp. (Öhler, 1927).

ვარიანებულ ნიშნად ითვლება ინტეგუმენტის სისქე. მისი შრეების რიცხვი შესწავლილ სახეობებში ცვალებადობს 2-დან 20-მდე. ინტეგუმენტური ტაპეტუმი ნაწახია ორ სახეობაში: ნაღველა-*Gentiana cruciata* L. და ლუარა-*Swertia iberica* Fisch. ex Boiss., ჰიპოსტაზა დამახასიათებელია ბევრი მათგანისათვის (Shamrov, 1996).

ჩანასახის პარკი ყოველთვის *Polygonum*-ტიპის მიხედვით ვითარდება, თუმცა, მწიფე ჩანასახის პარკის სტრუქტურა სხვადასხვა სახეობაში მკვეთრად განსხვავდება ანტიპოდების რიცხვისა და აგებულების მიხედვით.

ამ ნიშნით Gentianaceae-ს ოჯახში გამოყოფენ სახეობათა სამ ჯგუფს (Шамров, 1987):

1. ანტიპოდები ერთბირთვიანია, სუსტად განვითარებული, დეგენერირდება განაყოფიერებამდე, მათი ნაღველას რიცხვი შეიძლება იყოს 3 (*Gentiana prostrata* Haenke; Stolt, 1927), ან 3-9 (*Gentiana asclepiadea* L., *Gentiana lutea* L., *Gentiana tibetica* King ex Hook.f.);
2. ანტიპოდების რიცხვი ყოველთვის სამია, კარგადაა განვითარებული, დეგენერირდებიან განაყოფიერების შემდეგ (*Enicostema littorale* Blume, *Exacum affine* Balf.f. ex Regel, *Hoppea dichotoma* Willd.);
3. ანტიპოდები მრავალბირთვიანია, ან შეიცავს პოლიპლოიდურ ბირთვებს (*Swertia*), ჰიპერტროფული, რიცხვით 3 (*Halenia elliptica*), ან 6 (*Comastoma tenellum*), ანდა 6-ზე მეტი (*Gentianella amarella* (L.) Harry Sm., *Gentianella caucasea* (Lodd. ex Sims) Holub, *Gentianella germanica* (Willd.) Börner, *Gentianella uliginosa* Boern.).

მკვლევართა აზრით (Guérin, 1903; Maheswari, Satyanarayana, 1971; Dahlgren, 1991; Shamrov, 1996), ემბრიოლოგიურ ნიშნებს ყურადღება უნდა მიექცეს Gentianaceae-ს ოჯახის ტაქსონომიური კვლევისას. განსაკუთრებით საგულისხმოა თესლკვირტის და ჩანასახის პარკის სტრუქტურული თავისებურებები. ამ საფუძველზე ცალსახადაა დადგენილი გვარი *Gentianella*-ს გამოყოფის მიზანშეწონილობა გვარი *Gentiana*-დან (Ma, 1951; Faverger, 1985; Yuan, Küpfer,

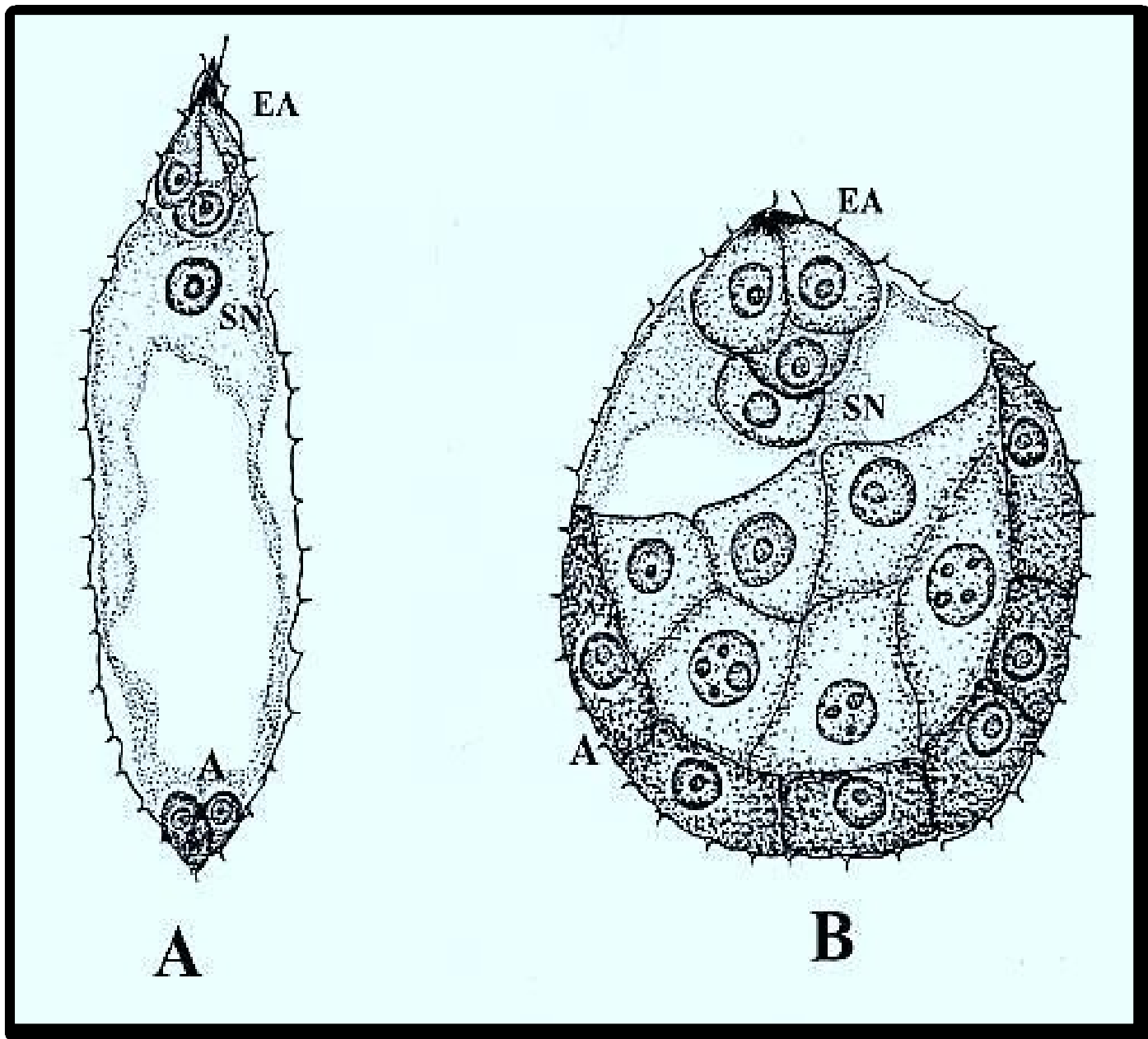
1995), რადგან აღნიშნული გვარები განსხვავდება როგორც თესლკვირტის ფორმით, ასევე ანტიპოდების რიცხვით (Shamrov, 1996).

Gentiana-ს სახეობებს ახასიათებს ანატროპული თესლკვირტი 3-9 ეგემერული ანტიპოდით. *Gentianella*-ს სახეობებს კი გააჩნია ჰემიტროპული თესლკვირტი მრავალრიცხოვანი ჰიპერტროფული ანტიპოდებით. გაბლუარა-*Swertia*-ს და *Gentianopsis*-ს, ახასიათებს 3 ანტიპოდა პოლიპლოიდური ბირთვებით. თუმცა, თესლკვირტის ფორმა განსხვავებულია - ანატროპული *Gentianopsis*-ში და ანა-კამპილოტროპული გაბლუარა - *Swertia*-ში. გარდა ამისა, არსებობს მთელი რიგი ემბრიოლოგიური ნიშნები, რომლებიც სპეციფიურია ცალკეული გვარის ან სახეობისათვის, რის გამოც მიზანშეწონილია ტაქსონომიური კვლევის დროს მათი გათვალისწინება. ამ მონაცემების საფუძველზე, ჩვენს მიერ გამოთქმული იქნა მოსაზრება, რომ რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურული სხვაობა უდავოდ უნდა მიანიშნებდეს მათ განსხვავებულ ფუნქციურ დატვირთვაზე. ჩვენ შევისწავლეთ (Akhalkatsi, Wagner, 1996, 1997) *Gentianaceae*-ს ოჯახის მაღალმთის სამი სახეობის შედარებითი ემბრიოლოგია და ამავდროულად მათი ფენოლოგია და რეპროდუქციული ეკოლოგია. შესწავლილი სახეობებიდან ერთი - *Gentiana pyrenaica* მრავალწლოვანი ბალახოვანი მცენარეა, ხოლო ორი - ნაღველა-*Gentianella caucasea* და *Gentianella germanica* ერთწლოვანი, მონოკარპული ეგემერებია.

აღნიშნულ სახეობებს შორის სტრუქტურული სხვაობა ისაა, რომ მრავალწლოვან *Gentiana pyrenaica*-ს აქვს ანატროპული თესლკვირტი, 8-10 შრიანი ინტეგუმენტი და 3 სუსტად განვითარებული ეგემერული ანტიპოდა (სურ. 4.1). *Gentianella*-ს გვარის ორივე წარმომადგენლის დამახასიათებელი ნიშნებია ჰემიტროპული თესლკვირტი, 4-5 შრიანი ინტეგუმენტი და 16 პროლიფერირებული ანტიპოდა (სურ. 4.1). ამავდროულად, შესამჩნევი სხვაობა იქნა ნანახი ამ სახეობების ემბრიონისა და ენდოსპერმის განვითარების ტემპების სინქრონულობაში.

კერძოდ, თუ ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ში ზიგოტის პირველი დაყოფა ხდებოდა ენდოსპერმის 128 ბირთვის ჩამოყალიბების შემდეგ, ე.ი. ენდოსპერმი 7 მიტოზით წინ უსწრებდა ჩანასახის განვითარებას, ნაღველა-*Gentianella caucasea*-სა და *Gentianella germanica*-ში ზიგოტა იყოფოდა ენდოსპერმოგენეზის უკვე 8-ბირთვიან სტადიაზე, ე.ი. ენდოსპერმი მხოლოდ 3 მიტოზით უსწრებდა ჩანასახის განვითარებას. როგორც ცნობილია, ენდოსპერმი წარმოადგენს ქსოვილს, რომელიც ჩანასახის კვებას ემსახურება. ამიტომ, ჩანასახის ნორმალური ზრდა განვითარებისათვის აუცილებელია, რომ ენდოსპერმი, მისი ფუნქციური დატვირთვიდან

გამომდინარე, უკვე არსებობდეს ზიგოტაში მიტოზური დაყოფის დაწყებამდე (Гваладзе, 1966, 1976).



სურათი 4.1. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს (A) და *Gentianella caucasea*-ს (B) მწიფე ჩანასახის პარკის სქემატური გამოსახულება. A-ანტიპოდები; EA-კვერცხუჯრედის აპარატი; SN-მეორადი ბირთვი.

მართლაც, როგორც წესი, ენდოსპერმის განვითარება წინ უსწრებს ჩანასახის განვითარებას. ენდოსპერმის განვითარების ტემპი სახეობის მიხედვით განსხვავებულია. ვიდრე ამ საკითხს შევხებოდეთ, მოკლედ შევაჩერებთ ყურადღებას ანტიპოდებზე. მკვლევართა ვარაუდით (Strasburger, 1877, 1900; Герасимова-Навашина, 1954; Гваладзе, 1972, 1976; Gvaladze, Akhalkatsi, 1990; Halbmayr, 1990; Гваладзе, Ахалкаци, 1992) ანტიპოდების ევოლუციაში გამოიკვეთა ორი მიმართულება: ყვავილოვანთა ნაწილში ანტიპოდები შენარჩუნებულია,

როგორც კვების პროცესში აქტიურად მონაწილე უჯრედი. მაშინ, როცა ფარულთესლოვანთა უმეტესობაში მან დაკარგა ფუნქცია და დეგენერირდა. ჩანასახის პარკის ქალამური ნაწილისა და ფუნქციადაკარგული ანტიპოდების კვლევის საფუძველზე გამოითქვა მოსაზრება (Гваладзе, 1976; Gvaladze, Akhalkatsi, 1990; Гваладзе, Ахалкаци, 1992) იმის შესახებ, რომ ყვავილოვანი მცენარეების ჩანასახის პარკის ევოლუცია მიმდინარეობდა მისი ქალამური ნაწილის რედუქციის გზით, რაც გამოიხატა ანტიპოდების ნაადრევი დეგენერაციით, ან ჩანასახის პარკის თავისებური პოლარიზაციით, როცა ქალამურ ნაწილში საერთოდ არ ხდება ანტიპოდების წარმოქმნა. კვების პროცესში მონაწილე აქტიურმა ანტიპოდებმა განიცადა მორფოლოგიური გარდაქმნები, მაგალითად, ანტიპოდები წარმოდგენილია მრავალუჯრედიანი ქსოვილის სახით, ზოგჯერ ანტიპოდები მცირერიცხოვანია, მაგრამ მრავალბირთვიანია, ან შეიცავს პოლიპლოიდურ ბირთვებს, ზოგჯერ იზრდება ანტიპოდების პლოიდურობაც და რიცხვიც და სხვ. განსაკუთრებით აღსანიშნავია, რომ ემბრიოლოგიურ ლიტერატურაში არაფერია ნათქვამი ვარიანტული ემბრიოლოგიური ნიშნების, მათ შორის ანტიპოდების სტრუქტურულ-ფუნქციური ნაირგვარობის გამომწვევ მიზეზებზე, მით უმეტეს ევოლუციურად ისეთ ახლონათესაურ სახეობებში, როგორცაა ერთი ოჯახის სხვადასხვა გვარის წარმომადგენლები. გამოთქმული იქნა მოსაზრება, რომ *Gentianella*-ს გვარის წარმომადგენლებში ჰიპერტროფული ანტიპოდები ემბრიოგენეზის საწყის ეტაპზე ასრულებენ ენდოსპერმის ფუნქციას და ჩანასახს საკვები ნივთიერებებით და ჰორმონებით ამარაგებენ. ეს აჩქარებს ემბრიონის განვითარების პროცესს და საშუალებას აძლევს ეფემერული სასიცოცხლო ციკლის მქონე მცენარეებს თესლის მომწიფების პროცესი დაამთავროს ძალიან სწრაფად. ამ სახეობებისათვის განაყოფიერებიდან თესლის მომწიფემდე საშუალოდ ორი კვირაა საჭირო. მრავალწლოვანი ნაღველა-*Gentiana pyrenaica* კი ამ პროცესს ერთ თვეზე მეტ დროს ანდომებს (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995). აქედან გამომდინარე ჩვენ ვივარაუდებთ, რომ ევოლუციის პროცესში მონათესავე გვარებს შორის წარმოქმნილი სტრუქტურული სხვაობა ამჟღავნებს ურთიერთკავშირს ამ მცენარეების განსხვავებულ სასიცოცხლო ციკლთან, და შესაბამისად განაპირობებს გარემო პირობებისადმი შეგუების სპეციფიური მექანიზმის არსებობას.

ამ სამუშაო ჰიპოთეზის საფუძველზე მიზანშეწონილად ჩავთვალეთ შეგვესწავლა *Gentianaceae*-ს ოჯახის სხვადასხვა სახეობის ემბრიოლოგიური ნიშნები მათი სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებების გათვალისწინებით და მოგვებდინა ამ მონაცემთა შედარებითი ანალიზი. ამ მიზნით, შევისწავლეთ აღნიშნული ოჯახის საქართველოში და ევროპის ალპებში გავრცელებულია ნაღველას 8 სახეობა: *Gentiana angulosa*, *G. cruciata*, *G. pontica*, *G. pyrenaica*, *G. septemfida*, *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica*, *Gentianopsis blepharophora*, და ერთი არის

ლუარა: *Swertia iberica*. გარდა ამისა, გავაანალიზეთ ლიტერატურაში არსებული მონაცემები ამ და სხვა შესწავლილი სახეობების შესახებ.

4.1. კვლევის ობიექტი

შესწავლილი იქნა Gentianaceae-ს ოჯახის ოთხი გვარის 9 სახეობა. ამათგან ექვსი ნაღველას სახეობა ემბრიოლოგიურად პირველად იქნა შესწავლილი - *Gentiana angulosa*, *Gentiana pontica*, *Gentiana pyrenaica*, *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica* და *Gentianopsis blepharophora*. დამატებითი მონაცემები შეგროვდა სამი სახეობის შესახებ, რომლებიც ადრე შესწავლილი იყო სხვა ავტორების მიერ - *Gentiana cruciata* (Шамров, 1988), *Gentiana septemfida* (Шамров, 1987) და ლუარა-*Swertia iberica* (Shamrov, 1991).

ეს სახეობა “ევროპის ფლორაში” (Tutin et al., 1972) გაიგივებულია *Gentiana verna*-სთან, ზოგი მკვლევარი კი მას ამ უკანასკნელის სახესხვაობად განიხილავს. ორივე მათგანი მრავალწლოვანი მცენარეა, მაგრამ ნაღველა-*Gentiana angulosa*-ს ვეგეტატიური სხეული და ყვავილებიც უფრო დიდი ზომისაა. ძირითადი განმასხვავებელი ნიშანი არის ჯამის აგებულება, რომლის კბილები და მილი ნაღველა-*Gentiana angulosa*-ში ნათლად გამოხატული ფრთებითაა, ხოლო ნაღველა-*Gentiana verna*-ში ფრთები არ არის მკვეთრად გამოხატული.

ვეგეტატიური ღეროები ფაშარი როზეტებითაა, რეპროდუქციული კი თითქმის სწორმდგომია, წიბოებიანი, 2-20 სმ სიმაღლის, მთავრდება ყვავილით. ბაზალური ფოთლები როზეტადაა შეკრებილი, ელიფსურ-ლანცეტა ან ფართო კვერცხისებრი, 3-ძარღვიანი, წაწვეტებული, 12 მმ სიგრძის და 3-6 მმ სიგანის. ღეროსეული ფოთლები 1-3 ჯგუფებად, უფრო პატარა, ნიჩბის ფორმის. ყვავილები კენწრულია, მარტოული, მუქი ცისფერი, იშვიათად, ღია ცისფერი, 15-30 მმ სიგრძის. ფერი იცვლება ადგილსამყოფელის მიხედვით. ჯამი 15 მმ სიგრძის მილითაა, წიბოებიანი, ვიწრო ფრთებით, კბილები ლანცეტაა, 3-6 მმ სიგრძის, ერთძარღვიანი, ძლიერ წაწვეტებული. გვირგვინი ვიწრო მილით, 25 მმ სიგრძის, გარედან მომწვანო-ლურჯი, თვითეულ ნაკვეთეზე თეთრი ზოლებით, მთავარი ნაკვეთები ოვალურია, ბლაგვად წაწვეტებული, მეორადი ნაკვეთები ორ კბილიანია. მტვრიანას ძაფები ორ მესამედამდე შერწყმულია გვირგვინის ფურცელთან, სამტვრე პარკი თავისუფალია. საქართველოში გვხვდება ყველა მაღალმთიან რეგიონში. კავკასიის გარდა ნაღველა-*Gentiana angulosa* გავრცელებულია ჩრდილოეთ აზიაში, ციმბირში, თურქმენეთში, მონღოლეთში. იზრდება მაღალმთაში და მთისწინებში როგორც კირქვაზე, ასევე სილიციუმიან ნიადაგებზე.

გვხვდება კლდეებზე, მორენებზე, ნათელ ტყეებში, საძოვრებზე, ბუჩქნარებში, მშრალ მდელოებზე, 2000-3600 მ სიმაღლეზე. ვეგეტატიური პერიოდი გრძელდება მაისიდან აგვისტოს

ჩათვლით. ყვავილობს მაის-ივნისში. მრავალწლოვანი, როზეტის მქონე, სწორმდგომი 15-40 სმ სიმაღლის ბალახოვანი მცენარეა, დაუტოტავი, ხშირად მეწამული ელფერით. ქვედა ფოთლები როზეტულია, ოვალურ-ლანცეტა, ბლაგვი, ფუძე ხალთადაა შეზრდილი, 3-ძარღვიანია, 10-12 სმ სიგრძის და 2 სმ სიგანის. ღეროსეული ფოთლები ჯვრისებრ მოპირისპირეა, უფრო მოკლე და ვიწრო, მრავალრიცხოვანი, მუხლთაშორისები მოკლეა. ყვავილები ზედა ფოთლის იღლიებში კონებადაა შეკრებილი, კომბლისებრი ფორმის, შუაში გაბერილი, 4 წევრიანი, მონაცრისფრო ლურჯი, შიგნიდან მოცისფერო ლურჯი, ზოგჯერ მომწვანო ელფერით. 2,5 სმ სიგრძის. ჯამი ზარისებრია, 6 მმ სიგრძის, 4 კბილით, ვიწრო ხაზური. გვირგვინი ოვალური გადანაღუნით, მთავარი ნაკვთები მკვეთრად წაწვეტებულია. გვირგვინის მეორადი ნაკვთები ორადაა გაყოფილი, მთავარი ნაკვთის სიგრძის ნახევარი. სამტვრე პარკები თავისუფალია, მტვრიანას ძაფები ნახევრამდე შეზრდილია გვირგვინის ფურცლებთან. კოლოფი თითქმის მჯდომარეა, ძალიან მოკლე გინოფორათი. თესლები უფროა. გავრცელებულია: საქართველოს ყველა მთიან რაიონში, კავკასიაში, ევროპაში, მცირე აზიაში, ციმბირში, თურქმენეთში, ირანში. იზრდება მშრალ, დაბალ ბალახოვან მდელოებზე, ხშირად კირქვაზე, მზიან ფერდობებზე, საძოვრებზე, ტყისპირებში. ნახევრად ჩრდილის ამტანია, წარმოადგენს არიდულობის ინდიკატორს. 500-1600 მ სიმაღლეზე. ვეგეტატიური სეზონი გრძელდება ივნისიდან ოქტომბრამდე. ყვავილობს ივლის-აგვისტოში.

ეს სახეობა, ისევე როგორც ნაღველა-*Gentiana angulosa*, გაიგივებულია ნაღველა-*Gentiana verna*-სთან (Tutin et al., 1972). მკვლევართა ნაწილი მას თვლის ქვესახეობად ნაღველა-*Gentiana verna* ssp. *pontica*. იგი განსხვავდება ნაღველა-*Gentiana verna*-საგან ფოთლის ფორმით, რომლებიც უფრო განიერია, კვერცხისებრი და ბლაგვი. ყვავილები გვირგვინის ბლაგვი მთავარი ნაკვთებითაა, ჯამი ფრთებითაა, 2-3 მმ სიგრძის.

ღერო სწორმდგომია, წიბოებიანი, 2-15 სმ სიმაღლის, მთავრდება ყვავილით. ბაზალური ფოთლები როზეტადაა შეკრებილი, ელიფსურ-ლანცეტური ფორმის, 3-ძარღვიანი, წაწვეტებული. 15 მმ სიგრძის და 3-6 მმ სიგანის. ყვავილები კენწრულია, მარტოული, ცისფერი, ან ღია ცისფერი, 15-30 მმ სიგრძის. ჯამი 15-20 მმ სიგრძის, 15 მმ სიგრძის მილით, წიბოებიანი, 3-6 მმ სიგრძის ფრთებით, კბილები ლანცეტა, ერთძარღვიანი, ძლიერ წაწვეტებული. გვირგვინი ვიწრო მილით, 30-40 მმ სიგრძის, გვირგვინის მთავარი ნაკვთები ოვალურია, ბლაგვი. მტვრიანას ძაფები ორ მესამედამდე შეზრდილია გვირგვინის ფურცელთან. სამტვრე პარკი თავისუფალია.

გავრცელებულია მცირე აზიაში, აღმოსავლეთ ანატოლიაში, ირანში. იზრდება მაღალმთაში და მთისწინებში როგორც კირქვაზე, ასევე სილიციუმის ნიადაგებზე. კლდეებზე, მორენებზე,

ნათელ ტყეებში, საძოვრებზე, ბუჩქნარებში, მშრალ მდელოებზე. 500-3000 მ სიმაღლეზე. ყვავილობს მაის-ივნისში.

მრავალწლოვანი კორდიანი მცენარეა. ღერო წამოწეულია, 3-10 სმ სიმაღლის, მთავრდება ყვავილით. ფოთლები ხაზურ-ლანცეტაა, ერთძარღვიანი, კრამიტისებრ განწყობილი, 12-25 მმ სიგრძის, წაწვეტებული. ყვავილები კენწრულია, მარტოული, მუქი ცისფერი, ან იისფერი, 20-40 მმ სიგრძის. ჯამი 6 მმ სიგრძის, კბილები ლანცეტა, ძლიერ წაწვეტებული. გვირგვინი ვიწრო მილით, 20 მმ სიგრძის, გვირგვინის მთავარი ნაკვთები ოვალურია, ბლაგვი. მტვრიანას ძაფები ნახევრამდე შეზრდილია გვირგვინის ფურცელთან. სამტვრე პარკი თავისუფალია.

გავრცელებულია ევროპაში, მცირე აზიაში, აღმოსავლეთ ანატოლიაში, ირანში. იზრდება სუბალპურ და ალპურ სარტყელში, მდელოებზე. 2000-3500 მ სიმაღლეზე. ყვავილობს ივნის-ივლისში, მეორადი ყვავილობა შესაძლებელია აგვისტო-ოქტომბერში.

მრავალწლოვანი, სწორმდგომი ბალახოვანი მცენარეა, 20-30 სმ სიმაღლის. ღერო 2-6 შეუბუსავი. ღეროსეული ფოთლები მოპირისპირეა, ოვალურ-ლანცეტა ფორმის, ძალიან ვარიაბელური. ქვედა ფოთლები ქერქლისებრია, ზემოთ ოვალური და ვიწრო ოვალური, წაწვეტებული, 5-7 ძარღვიანი, 40 მმ სიგრძის და 15 მმ სიგანის, ზოგჯერ ბევრად უფრო განიერია, გულისებრი ფუძით. ყვავილები კენწრულია, შეკრებილია 8-15 ყვავილიან მკვრივ თავაკისებრ ყვავილედად, ზოგჯერ მარტოულია. ყვავილი თითქმის მჯდომარეა, მუქი ლურჯი ფერის, შიგნით ნათელი და დაწინწკლული, ზარისებრი, 3-4 სმ სიგრძის და 18 მმ დიამეტრის, 5-6 წევრიანი. ჯამი მილისებრ-ზარისებრია, ნახევრამდე გაყოფილი, 12-24 მმ სიგრძის, კბილები ლანცეტურ-ხაზურია, წვეტიანი, მილი და კბილები თანაბარი სიგრძისაა და 3 მმ სიგანის. გვირგვინის მილი გრძელია, 4 სმ-მდე სიგრძის, გადანაღვნი პატარაა, გვირგვინის მთავარი ნაკვთები ფართო ოვალურია, მეორადი ფოჩიანი ნაკვთები ორჯერ მოკლეა. მტვრიანას ძაფები ნახევრამდე შეზრდილია გვირგვინის ფურცლებთან, სამტვრე პარკები თავისუფალია. კოლოფი მოკლე გინოფორაზეა. თესლები უფრთაა.

გავრცელებულია: მცირე აზიაში, კავკასიაში, ყირიმში, ირანში, ალტაიში, თურქმენეთში. იზრდება სუბალპურ და ალპურ ზონებში. ხშირად მშრალ ადგილებში, წიწვოვან ტყეებში, ალპურ ხალებზე. ჩრდილის ამტანია. 1500-3200 მ სიმაღლეზე. ვეგეტაციის პერიოდი გრძელდება ივლისიდან ოქტომბრამდე. ყვავილობს აგვისტო-სექტემბერში.

ერთწლოვანი ეფემერია, სწორმდგომი დატოტვილი ღეროთი, 6-20 სმ სიმაღლის. ფოთლები მოგრძო კვერცხისებრია. 15-30 მმ სიგრძის. ყვავილები ყუნწიანია, ფოთლის ილღიებში განლაგებული, 18-40 მმ სიგრძის.

ჯამის მილი ნახევრამდე განკვეთილია, კბილები ვიწრო ხაზურია, ხშირად ნამგლისებრ მოხრილი. გვირგვინი იისფერი, ცისფერი, მოყვითალო ან თეთრია. ხახაში ფოჩებისგან შექმნილი რგოლია.

გავრცელებულია კავკასიაში, მცირე აზიაში, ირანში. იზრდება სუბალპურ და ალპურ სარტყელში, მდელოებზე. 1800-3200 მ სიმაღლეზე. ყვავილობს ივლისიდან ოქტომბრამდე ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლის მიხედვით.

ორწლოვანი მონოკარპული მცენარეა, სწორმდგომი დატოტვილი, მოწითალო ელფერის მქონე ღეროთი, 5-15 სმ სიმაღლის. ბაზალური ფოთლები ქმნის როზეტებს, უკუკვერცხისებრია, ბლაგვი. ღეროსეული ფოთლები ოვალურ-ლანცეტაა, ან თითქმის სამკუთხა ფორმის, ბლაგვი, შეუბუსავი. ყვავილები ყუნწიანია, ფოთლის ილღიებში განლაგებული, 15-40 მმ სიგრძის. ჯამის კბილები თითქმის თანაბარი საგრძისაა, ლანცეტა.

გვირგვინი მოწითალო-იისფერია, იშვიათად თეთრი. გავრცელებულია დასავლეთ და ცენტრალურ ევროპაში. იზრდება ბუჩქნარებში, ტყის პირებში, ტენიან და ნათელ მდელოებზე, დაჭაობებულ ადგილებში. 1500-2700 მ სიმაღლეზე. განსხვავებული ეკოტიპები ყვავილობენ მაისიდან ოქტომბრამდე ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლის მიხედვით.

ორწლოვანი ან მრავალწლოვანი ბალახოვანი მცენარეა, ღერო მარტოულია ან რამოდენიმე, სწორმდგომი, მარტივი ან დატოტვილი, წიბოებიანი, 5-30 სმ სიმაღლის. ღეროსეული ფოთლები მოპირისპირეა, ლანცეტა ან ხაზურ-ლანცეტა, წაწვეტებული, ერთმარღვიანი, ბასრკიდებიანი, ძირითადად 4-6 თანაბრად დაცილებული მუხლთაშორისებით, რომელიც ყვავილის ყუნწის სიგრძის ტოლია.

ყვავილები კენწრულია, მარტოული, იშვიათად გვხვდება გვერდით ტოტებზე, 4 წევრიანი, სწორმდგომი, ზარისებრი, ღია ცისფერი, იშვიათად თეთრი, 4-4,5 სმ სიმაღლის, ხახაში ფოჩიანი რგოლი არ ვითარდება, მაგრამ გადანაღუნის მთავარი ნაკვთების კიდები ხშირად ფოჩიანია. ჯამი ზარისებრია, კბილები თანაბარი, ხაზურ-ლანცეტა, მილის ნახევარი სიგრძის. გვირგვინი 25-35 მმ სიგრძის, გადანაღუნის მთავარი ნაკვთები ოვალურია, მილის სიგრძე. კოლოფი კომბლის ფორმის გინოფორაზეა.

გავრცელებულია ევროპაში, კავკასიაში, წინა აზიაში, ირანში. გვხვდება მშრალ მდელოებზე, ტყისპირებში, კირქვიანებზე, იშვიათად დაჭაობებულ ადგილებში. 1500-2500 მ სიმაღლეზე. ვეგეტაციის პერიოდი ივლისი-სექტემბერი. ყვავილობს აგვისტო-სექტემბერში.

ყვავილები იხსნება 15 გრადუსზე. ფესვები შეიცავენ გენციანინს, მცენარის მთლიანი სხეულია გენციოპიკრინსზე.

მრავალწლოვანი მცენარეა. ღერო მარტივია, სწორმდგომი, 25-70 სმ სიმაღლის. ქვედა ფოთლები ფართო ელიფსურია, 5-20 სმ სიგრძის და 3-10 სმ სიგანის, ბლაგვი, ბრტყელი ყუნწით.

ღეროსეული ფოთლები ლანცეტაა, მოკლექუნწიანი, მორიგეობით განლაგებული, იშვიათად მოპირისპირე, მჯდომარე, ოვალური ან ლანცეტა. 15-30 ყვავილი შეკრებილია კენწრულ საგველასებრ ყვავილედად სწორმდგომ ღერძზე. ყვავილი 5-წევრიანია, გრძელი ყუნწით. ჯამი და გვირგვინი თითქმის ძირამდეა გაყოფილი.

ჯამის კბილები ვიწრო-ლანცეტა ან ხაზურია, 5-7 მმ სიგრძის. გვირგვინი მკრთალი ყვითელია, ყავისფერი ლაქებით დაფარული. 10-14 მმ სიგრძის.

გადანალუნის ნაკვეთები მოგრძო ლანცეტაა, ძირში ორი მომრგვალო კიდეზე ფოჩიანი სანექტრე ფოსოთი.

ნაყოფი ერთბუდიაანი მჯდომარე კოლოფია. საქართველოში გვხვდება თითქმის ყველა მაღალმთიან რაიონში. გავრცელებულია კავკასიაში, მცირე აზიაში. იზრდება სუბალპურ და ალპურ სარტყელში, ტენიან მდელოებზე და ტყისპირებში.

4.2. კვლევის მეთოდика

მასალა შეგროვდა 1985-2003 წწ საქართველოს სხვადასხვა რეგიონში. კოკრებს, გაშლილ და დამჭკნარ ყვავილებს ვაფიქსირდებდით FAA-ში (ფორმალინი-ყინულოვანი ძმარმჟავა-70%-იანი ეთილის სპირტი, შეფარდებით 5:5:90). ნაღველა-*Gentiana angulosa*, *G. cruciata*, *G. pontica* და *G. septemfida*-ს მასალის დამუშავება და პარაფინში ჩაყალიბება ხდებოდა ტრადიციული ციტოემბრიოლოგიური მეთოდის მიხედვით. 10-12 მკმ სისქის ანათლები მზადდებოდა Reichert-ის ფირმის როტაციული მიკროტომის საშუალებით. ანათლებს ვღებავდით ჰემატოქსილინით, მაიერის ცნობილი მეთოდის მიხედვით (Jensen, 1962).

პრეპარატების ანალიზი ხორციელდებოდა 2001-2003 წწ რაიხერტის ფირმის სინათლის მიკროსკოპის “პოლივარის” საშუალებით. მიკროფოტოებს ვიღებდით დიგიტალური ფოტოაპარატით, Nikon CoolPix 5000-ის საშუალებით. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*, *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica*, *Gentianopsis blepharophora* და ლუარა-*Swertia iberica* შევისწავლეთ ჰერის მეთოდის გამოყენებით (Herr, 1971).

მთლიანი თესლკვირტები თავსდებოდა ჰერის ხსნარში (რძემჟავა - ქლორალჰიდრატი - ფენოლი - მიხაკის ზეთი - ქსილოლი, შეფარდებით 2:2:2:2:1), სადაც ისინი ხდებოდნენ გამჭვირვალე და პირდაპირ თავსდებოდნენ სასაგნე მინაზე. შესწავლა ხდებოდა სინათლის მიკროსკოპით PZO, პოლონეთი.

ელექტრონული მიკროსკოპისათვის, ნალველა-*Gentiana pyrenaica*-სა და *Gentianella caucasea*-ს განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფ თესლკვირტებს და თესლებს ვაფიქსირებდით 3% გლუტარალდეჰიდში ოთახის ტემპერატურაზე 2 სთ-ის განმავლობაში, 0,1 მოლ ფოსფატის ბუფერზე, pH 7,2. შემდგომ ფიქსაცია გრძელდებოდა 2% ოსმიუმის ოთხჯანგით ღამის განმავლობაში. დაფიქსირებული მასალის გაუწყლოება ხდებოდა სპირტის და აცეტონის მზარდი კონცენტრაციის ხსნარებით. მასალას ვაყალიბებდით ეპონში. ულტრათხელი ანათლები მზადდებოდა ულტრატომ LKB-V-ის (შვეცია) საშუალებით. ანათლები იღებებოდა ტყვიის ციტრატით. გამოკვლევა წარმოებდა ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპის Tesla BS500-ის საშუალებით, ჩეხეთი 1992-1994 წწ.

4.3. შედეგები

4.3.1. ფენოლოგია

შესწავლილი სახეობებიდან შესაძლებელია გამოიყოს განსხვავებული სასიცოცხლო ფორმის მქონე მცენარეების ორი ჯგუფი: მრავალწლოვანი პოლიკარპები - ნალველა-*Gentiana angulosa*, *G. cruciata*, *G. pontica*, *G. pyrenaica* *G. septemfida*, ლუარა-*Swertia iberica*, და მონოკარპები, მათ შორის არიან ერთწლოვანი ნალველა-*Gentianella caucasea*, და ორწლოვანი-*Gentianella germanica* და *Gentianopsis blepharophora*. წარმოდგენილია ცხრილი 4.1-ში მრავალი წლის სავსე დაკვირვებების შედეგად დადგენილი თესლწარმოქმნის ხანგრძლივობა თვითოეული სახეობისათვის. ემბრიოლოგიურმა კვლევამ შესწავლილი სახეობებისათვის გამოავლინა რიგი საერთო ნიშნები. მტვრიანა ოთხბუდიანია, იხსნება სიგრძივი ნაპრალით. სამტვრე პარკის კედელი შედგება ეპიდერმისის, ენდოტეციუმის და ჯირკვლოვანი ტაპეტუმის 1-3 შრისაგან. ტაპეტუმის უჯრედები ერთბირთვიანია. ნალველა-*Gentiana cruciata*-ში ტაპეტუმის ბირთვები ენდომიტოზის შედეგად ტეტრაპლოიდური ხდება. ტეტრაედრის ფორმის მიკროსპორების ტეტრადა სიმულტანური ციტოკინეზის შედეგად წარმოიქმნება. მწიფე მტვრის მარცვალი 2-უჯრედიანია. ნასკვი ზედაა, ცენოკარპული, პარაკარპული, ჩვეულებრივ ორი, იშვიათად სამი ნაყოფის ფოთლით. თვითოეულ ნაყოფის ფოთოლში სამი გამტარი კონაა. სვეტი მოკლეა, დინგი ორნაკვთიანი. თესლკვირტები წარმოიქმნება პარიეტალურ მარგინალურ პლაცენტებზე, რომლებიც ნაყოფის ფოთლის კიდეებზეა განლაგებული. თვითოეული თესლკვირტი მარადდება თითო გამტარი კონით, რომელიც პლაცენტას გაივლის და ფუნიკულუსთან მთავრდება. გამტარი კონა თესლკვირტში არ დიფერენცირდება. ნასკვი მოთავსებულია გინოფორაზე, რომლის სიგრძე ვარირებს სახეობებს შორის.

ცხრილი 4.1. 1 - სასიცოცხლო ფორმა (P - მრავალწლოვანი; A - ერთწლოვანი, B - ორწლოვანი), 2- თესლკვირტის ტიპი (A - ანატროპული, H - ჰემიტროპული, AC - ანა-კამპილოტროპული), 3- ინტეგუმენტის შრეების რიცხვი, 4- ანტიპოდების რიცხვი, 5- ანტიპოდების ბირთვების პლოიდურობა, 6- ენდოსპერმის ბირთვების რიცხვი გაუჯრედების სტადიაზე, 7- ენდოსპერმის ბირთვების რიცხვი ზიგოტის პირველი გაყოფისას და 8- თესლის განვითარების ხანგრძლივობა (დღეები) Gentianaceae-ს ოჯახის 9 სახეობაში.

N	სახეობა	1	2	3	4	5	6	7	8
1.	<i>Gentiana angulosa</i>	P	A	5-8	3-6	n	128	128	> 40
2.	<i>Gentiana cruciata</i>	P	A	6-10	6	2n	128	128	> 30
3.	<i>Gentiana pontica</i>	P	A	9-10	3	n	128	128	> 40
4.	<i>Gentiana pyrenaica</i>	P	A	8-10	3	n	128	128	> 30
5.	<i>Gentiana septemfida</i>	P	A	8-10	3,4,6	n	128	128	> 30
6.	<i>Gentianella caucasea</i>	A	H	4-5	9-16	pn	128	8	<20
7.	<i>Gentianella germanica</i>	AB	H	4-5	16	pn	8	8	<25
8.	<i>Gentianopsis blepharophora</i>	B	A	4-5	9	n	128	128	>30
9.	<i>Swertia iberica</i>	P	AC	8-9	9-16	pn	128	8	<25

4.3.2. ემბრიოლოგია

თესლკვირტი ანატროპული (სურ. 4.2.1), ჰემიტროპული (სურ. 4.2.2) ან ანა-კამპილოტროპულია, ერთსაფარველიანი, ტენუინუცელარული. ნუცელუსი ჩანასახის პარკის ფორმირების პროცესში დეგენერირდება.

არქესპორიუმი ჰიპოდერმულია, ერთუჯრედიანი, დაყოფის გარეშე აძლევს დასაბამს მეგასპორების დედა უჯრედს. მეგასპოროგენეზის შედეგად წარმოიქმნება მეგასპორების ხაზური ტეტრადა (სურ. 4.2.3).

ქალაძური მეგასპორა დასაბამს აძლევს *Polygonum*-ტიპის ჩანასახის პარკს (სურ. 4.2.4). პოლარული ბირთვების შერწყმა ხდება განაყოფიერებამდე (სურ. 4.2.5) და წარმოიქმნება მეორადი ბირთვი (სურ. 4.2.6).

მწიფე ჩანასახის პარკი შედგება სამუჯრედიანი კვერცხუჯრედის აპარატისაგან (სურ. 4.2.6, 4.2.7, 4.2.8), ცენტრალური უჯრედისაგან, რომლის მეორადი ბირთვი მოთავსებულია

კვერცხუჯრედის აპარატის გვერდით (სურ. 4.2.6, 4.2.7, 4.2.8) და განსხვავებული რიცხვის და აგებულების მქონე ანტიპოდებისაგან (სურ. 4.2.5, 4.2.8, 4.2.9, 4.2.10).

განაყოფიერება პოროგამულია, მტვრის მილი მიკროპილეს გავლით შედის ერთ-ერთ სინერგიდაში. სამმაგი შერწყმა წინ უსწრებს სინგამიას. ორმაგი განაყოფიერება პრემიტოზური ტიპისაა.

ენდოსპერმის პირველადი ბირთვის დაყოფა ხორციელდება ზიგოტის დაყოფამდე. დაყოფის წინ ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი გადაადგილდება ჩანასახის პარკის ცენტრალურ ნაწილში (სურ. 4.3.1) და განიცდის თანამიმდევრულ მიტოზურ დაყოფებს (სურ. 4.3.2), რის შედეგადაც წარმოიქმნება ნუკლეარული ენდოსპერმი.

ენდოსპერმოგენეზის საწყის სტადიებზე ბირთვების მიტოზური გაყოფები სინქრონულია. ჩანასახი ვითარდება Solanad ტიპის მიხედვით (სურ. 4.3.3, 4.3.4, 4.3.5).

მწიფე თესლი (სურ. 4.3.9) შეიცავს ჩანასახს ადრეული ტორპედოს სტადიაზე (სურ. 4.3.8), უჯრედულ ენდოსპერს (სურ. 4.3.6) და თესლის გარსს, რომელიც წარმოქმნილია ინტეგუმენტის ეპიდერმისის უჯრედების გარსის გასქელების შედეგად (სურ. 4.3.7).

შუალედური შრის უჯრედები გარსის ფორმირებისას დეგენერირდება. შიდა შრის უჯრედებისაგან კი ვითარდება თხელი აკვისებრი წარმონაქმნი, რომელიც უშუალოდ გარს ერტყმის ენდოსპერსს.

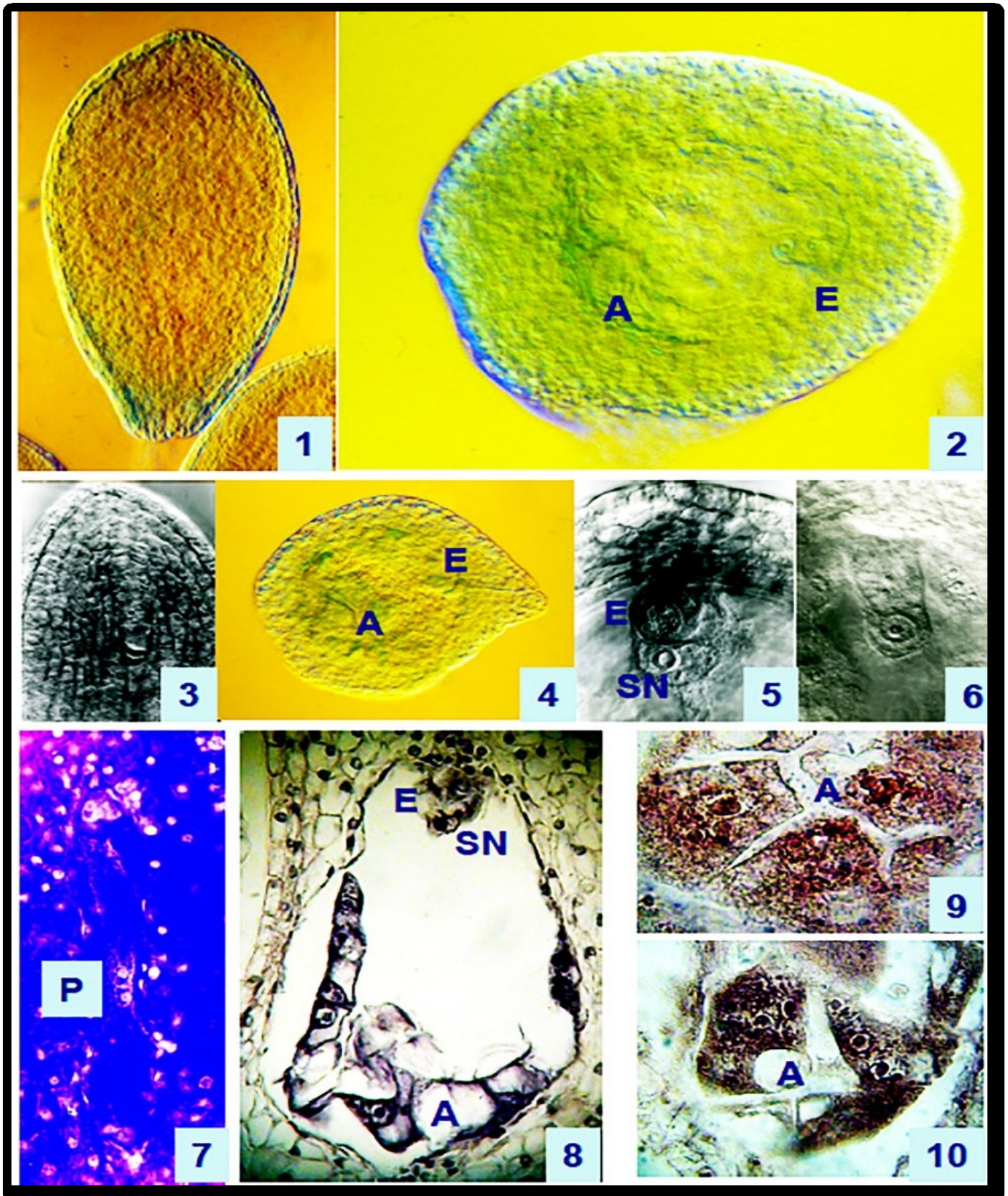
ემბრიოლოგიური პრეპარატების ანალიზისას, ჩვენ განსაკუთრებულ ყურადღებას ვუთმობდით იმ ნიშან თვისებების შესწავლას, რომლებიც ოჯახის ფარგლებში ხასიათდება სახეობათშორისი ცვალებადობით.

ესენია - თესლკვირტის ფორმა, რომელიც შეიძლება იყოს ანატროპული, ჰემიტროპული ან ანა-კამპილოტროპული, ინტეგუმენტის შრეების რიცხვი, ანტიპოდების რიცხვი და აგებულება, ენდოსპერმის და ჩანასახის განვითარების ტემპების სინქრონულობა.

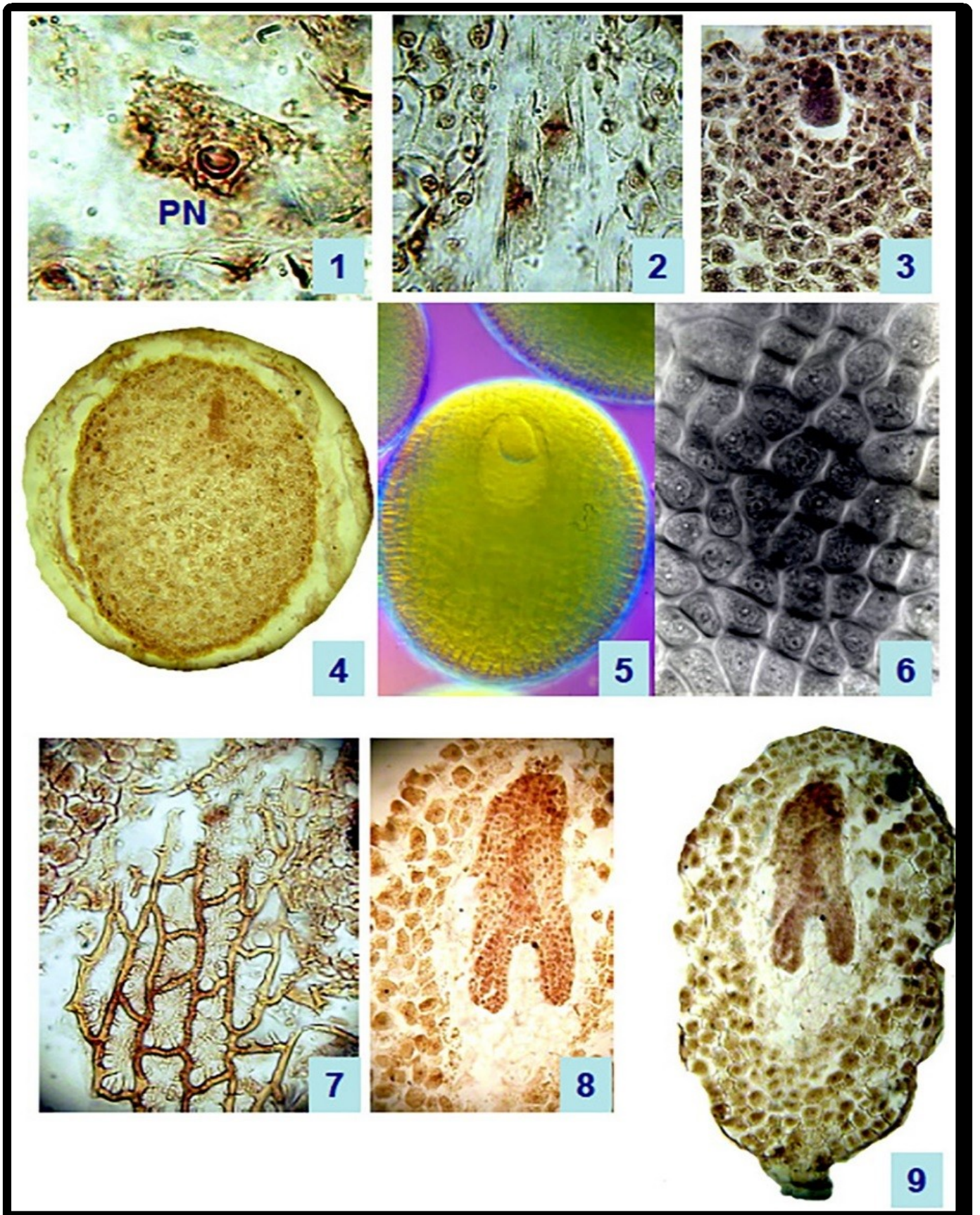
Gentiana angulosa: თესლკვირტი ანატროპულია. ინტეგუმენტი ჩანასახის პარკის ლატერალურ კედლებთან შედგება უჯრედების 5-, მიკროპილესთან კი 8 შრისაგან (სურ. 4.4.1). მიკროპილე 140 მკმ-ის სიგრძისაა. მწიფე ჩანასახის პარკი შეიცავს 3-6 ანტიპოდს (სურ. 4.4.2, 4.4.3).

ანტიპოდები შენარჩუნდება განაყოფიერებამდე და დეგენერირდება ენდოსპერმის განვითარებამდე. ანტიპოდების ბირთვები არ განიცდის პოლიპლოიდიზაციას ან ჰიპერტროფიას.

გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ამ დროს ხორციელდება ზიგოტის მიტოზური დაყოფა.



სურათი 4.2.: 1 - ანატროპული თესლკვირტი ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ში, x150; 2- ჰემიტროპული თესლკვირტი ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ში, x180; 3 - მეგასპოროგენეზი *Gentiana pyrenaica*-ში, x250; 4- ახლად ფორმირებული *Polygonum* ტიპის ჩანასახის პარკი *Gentianella caucasea*-ში, x150; 5,6- კვერცხუჯრედის აპარატი *Gentianella caucasea*-ში; 7- ახლად ფორმირებული *Polygonum* ტიპის ჩანასახის პარკი *Gentiana septemfida*-ში, x180; 8 - სრულად ფორმირებული *Polygonum* ტიპის ჩანასახის პარკი *Gentianella caucasea*-ში, x200; 9,10- ჰიპერტროფული ანტიპოდები *Gentianella caucasea*-ში, x400; A-ანტიპოდა, E -კვერცხუჯრედის აპარატი, P - პოლარული ბირთვი, SN - მეორადი ბირთვი.



სურათი 4.3.: 1- *Gentiana angulosa*-ს ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი, x480; 2- ენდოსპერმის პირველადი ბირთვის მიტოზური გაყოფა *Gentiana pontica*-ში, x450; 3- უჯრედული ენდოსპერმი *Gentianella caucasea*-ში, x240; 4- *Gentiana pontica*-ს თესლი ფორმირების სტადიაში, x180; 5- *Gentianella germanica*-ს მწიფე თესლი, x200; 6- უჯრედული ენდოსპერმი *Gentianella germanica*-ში, x400; 7- *Gentiana angulosa*-ს თესლის გარსის უჯრედები, x450; 8- *Gentiana angulosa*-ს ჩანასახი ტორპედოს სტადიაზე. 9- *Gentiana angulosa*-ს მწიფე თესლი, x180. PN- ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი.

Gentiana cruciata: თესლკვირტი ანატროპულია. ინტეგუმენტი ჩანასახის პარკის ლატერალურ კედლებთან შედგება უჯრედების 6-, მიკროპილესთან კი 10 შრისაგან (სურ. 4.4.4). მიკროპილე 170 მკმ-ის სიგრძისაა. გამოვლენილია ინტეგუმენტური ტაპეტუმის შრე, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება ჩანასახის პარკს. ნანახია ჰიპოსტაზას სტრუქტურის მქონე უჯრედების ჯგუფი თესლკვირტის ქალაძურ უბანში და პროკამბიური ჭიმი ფუნქულუსში, რომელიც გამტარი კონის ფუნქციას უნდა ასრულებდეს. მწიფე ჩანასახის პარკი შეიცავს 3 ან 6 ანტიპოდას (სურ. 4.4.5, 4.4.6). ჩანასახის პარკის მომწიფებისას ანტიპოდების ბირთვები დამატებით მიტოზურად იყოფა ციტოკინეზის გარეშე, შემდეგ, ცენტრალური უჯრედის პოლარული ბირთვების შერწყმის პარალელურად ორბირთვიანი ანტიპოდების ბირთვები ერთიანდება და წარმოიქმნება დიპლოიდური ბირთვები. ანტიპოდები შენარჩუნდება განაყოფიერებამდე და დეგენერირდება ენდოსპერმის განვითარებამდე. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ზიგოტის მიტოზური გაყოფა კი ხორციელდება ენდოსპერმის განვითარების 8 ბირთვიან სტადიაზე.

Gentiana pontica: თესლკვირტი ანატროპულია. ნაღველა-*Gentiana angulosa*-საგან განსხვავდება იმით, რომ ინტეგუმენტი შედგება უჯრედების 9-10 შრისაგან (სურ.4.4.7), ხოლო მიკროპილე უფრო გრძელია - 160 მკმ. მწიფე ჩანასახის პარკი შეიცავს 3 ანტიპოდას (სურ. 4.4.8, 4.4.9), რომლებიც დეგენერირდება განაყოფიერების დროს. ანტიპოდების ბირთვები არ განიცდიან პოლიპლოიდიზაციას ან ჰიპერტროფიას. ენდოსპერმში გაუჯრედების პროცესი იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ამავე დროს ხორციელდება ზიგოტის მიტოზური გაყოფა.

Gentiana pyrenaica: თესლკვირტი ანატროპულია (სურ.4.5.1, 4.5.2, 4.5.3). ინტეგუმენტი შედგება უჯრედების 8-10 შრისაგან (სურ. 4.5.4, 4.5.5) და წარმოქმნის გრძელ მიკროპილეს. მას გააჩნია ტიპური *Polygonum* ტიპის ჩანასახის პარკი 3 სუსტად განვითარებული ანტიპოდით (სურ. 4.5.6, 4.5.7, 4.5.8). სინერგიდებს აქვს კარგად განვითარებული ძაფისებრი აპარატი და ღრმადაა შეჭრილი მიკროპილეში (სურ.4.5.8, 4.5.9). ანტიპოდები დეგენერირდება ენდოსპერმის განვითარებამდე. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ამ დროს ხორციელდება ზიგოტის მიტოზური გაყოფა.

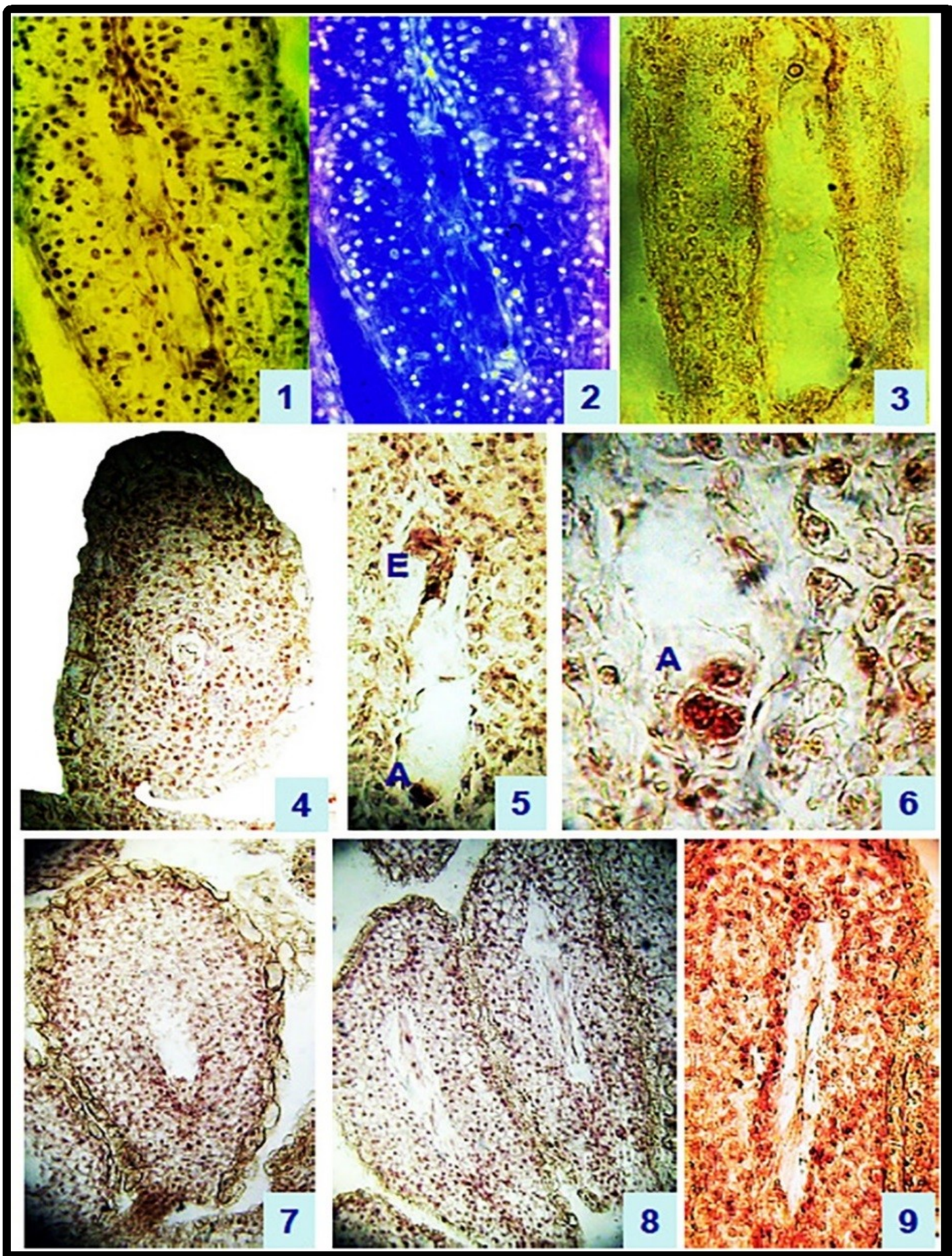
Gentiana septemfida : თესლკვირტი ანატროპულია (სურ. 4.6.1). ინტეგუმენტი შედგება უჯრედების 8-10 შრისაგან (სურ. 4.6.2, 4.6.3) და წარმოქმნის გრძელ მიკროპილეს - 170 მკმ. მწიფე ჩანასახის პარკი შეიცავს 3 (სურ. 4.6.4, 4.6.5), 4 (სურ. 4.6.6, 4.6.8) ან 6 ანტიპოდას (სურ. 4.6.7). ანტიპოდები შენარჩუნდება განაყოფიერებამდე. ანტიპოდების ბირთვები არ განიცდიან პოლიპლოიდიზაციას ან ჰიპერტროფიას. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128

ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ამ დროს ხორციელდება ზიგოტის მიტოზური გაყოფა. მწიფე თესლი შეიცავს ჩანასახს ადრეული ტორპედოს სტადიაზე, უჯრედულ ენდოსპერმს და თესლის გარსს, რომელიც წარმოქმნილია ინტეგუმენტის ეპიდერმისისა და შიდა შრის უჯრედებისაგან. შუალედური შრის უჯრედები გარსის ფორმირებისას დეგენერირდებიან.

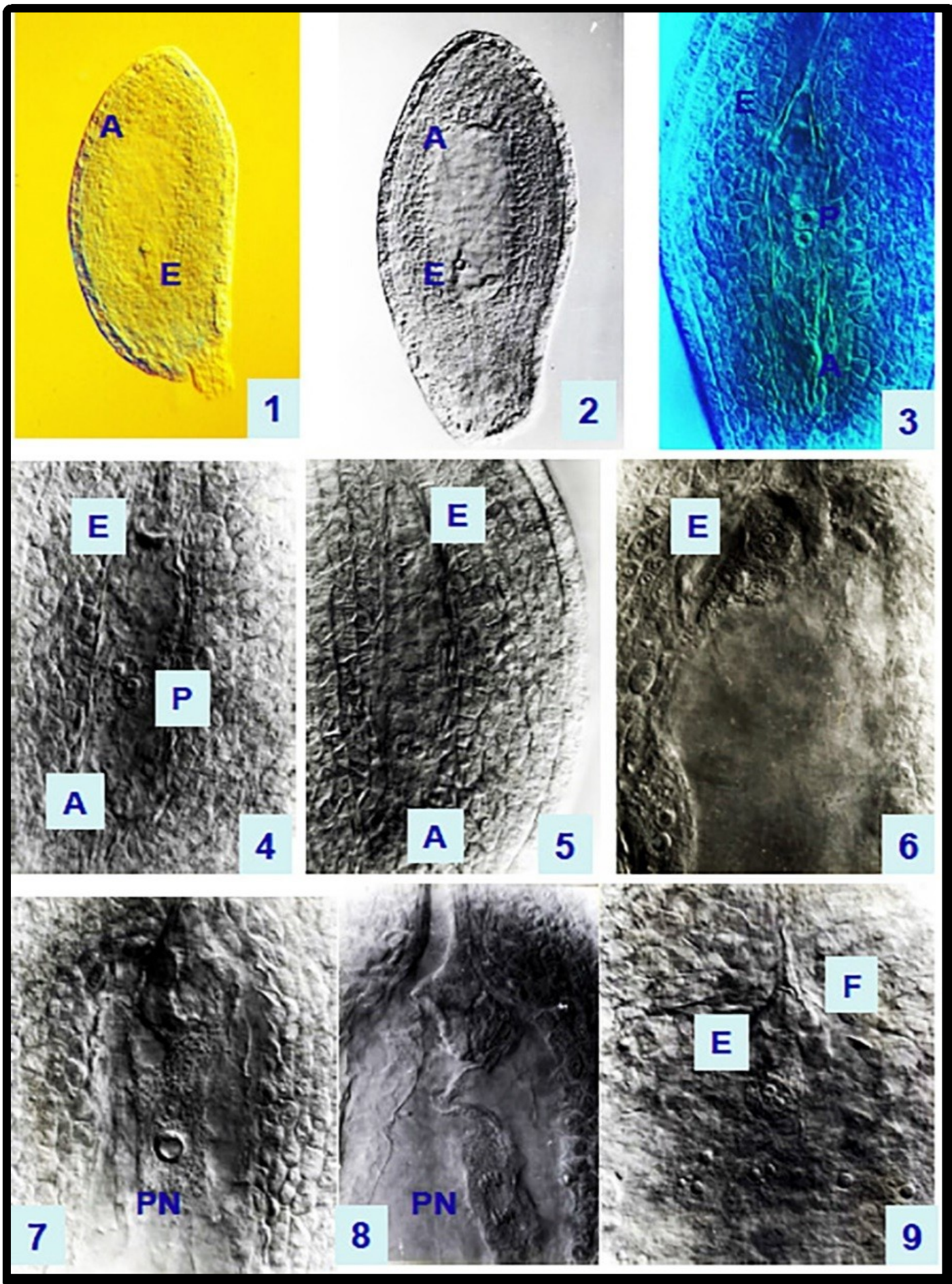
Gentianella caucasea: თესლკვირტი ჰემიტროპულია (სურ. 4.7.1, 4.7.2). ერთადერთი ინტეგუმენტი 4-5 შრიანია და მოკლე მიკროპილეს ქმნის (სურ. 4.7.3, 4.7.4). თავდაპირველად ყალიბდება 7-უჯრედიანი ჩანასახის პარკი, კვერცხუჯრედით, ორი სინერგიდით, ცენტრალური უჯრედით და სამი ანტიპოდით (სურ. 4.2.4). ჩანასახის პარკის ზრდის პროცესში ანტიპოდები იყოფა და წარმოიქმნება 9-16 უჯრედისაგან შემდგარი ანტიპოდური ქსოვილი (სურ. 4.7.1, 4.7.2). ანტიპოდები შეიცავს რამოდენიმე ბირთვს ან ერთ ჰიპერტროფულ ბირთვს მრავალი ბირთვით (სურ. 4.2.8, 4.2.9, 4.2.10). სავარაუდოდ ეს ბირთვები განიცდის პოლიპლოიდიზაციას. ანტიპოდები შენარჩუნდება განაყოფიერების შემდგომ ენდოსპერმის გაუჯრედების სტადიამდე. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ (სურ.4.7.4, 4.7.5, 4.7.6). ზიგოტის მიტოზური გაყოფა ხდება ენდოსპერმის განვითარების 8 ბირთვიან სტადიაზე.

Gentianella germanica: ეს სახეობა ძალიან დიდ მსგავსებას ამჟღავნებს *Gentianella caucasea*-სთან. თესლკვირტი ჰემიტროპულია (სურ. 4.8.1, 4.8.2). ერთადერთი ინტეგუმენტი 4-5 შრიანია და მოკლე მიკროპილეს ქმნის. თავდაპირველად ჩანასახის პარკში სამი ანტიპოდაა (სურ.4.8.3). ჩანასახის პარკის ზრდის პროცესში კი ანტიპოდები იყოფა და წარმოიქმნება 16 უჯრედისაგან შემდგარი ქსოვილი (სურ. 4.8.1, 4.8.2, 4.8.4). ანტიპოდები შეიცავს რამოდენიმე ბირთვს ან ერთ ჰიპერტროფულ ბირთვს მრავალი ბირთვით. სავარაუდოდ, ეს ბირთვები განიცდის პოლიპლოიდიზაციას. ანტიპოდები შენარჩუნდება განაყოფიერების შემდგომაც, ენდოსპერმის გაუჯრედების სტადიამდე. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ (სურ. 4.8.5). ზიგოტის მიტოზური გაყოფა ხდება ენდოსპერმის განვითარების 8 ბირთვიან სტადიაზე. მწიფე თესლი შეიცავს უჯრედულ ენდოსპერმს და გულისებრ ჩანასახს (სურ. 4.8.6).

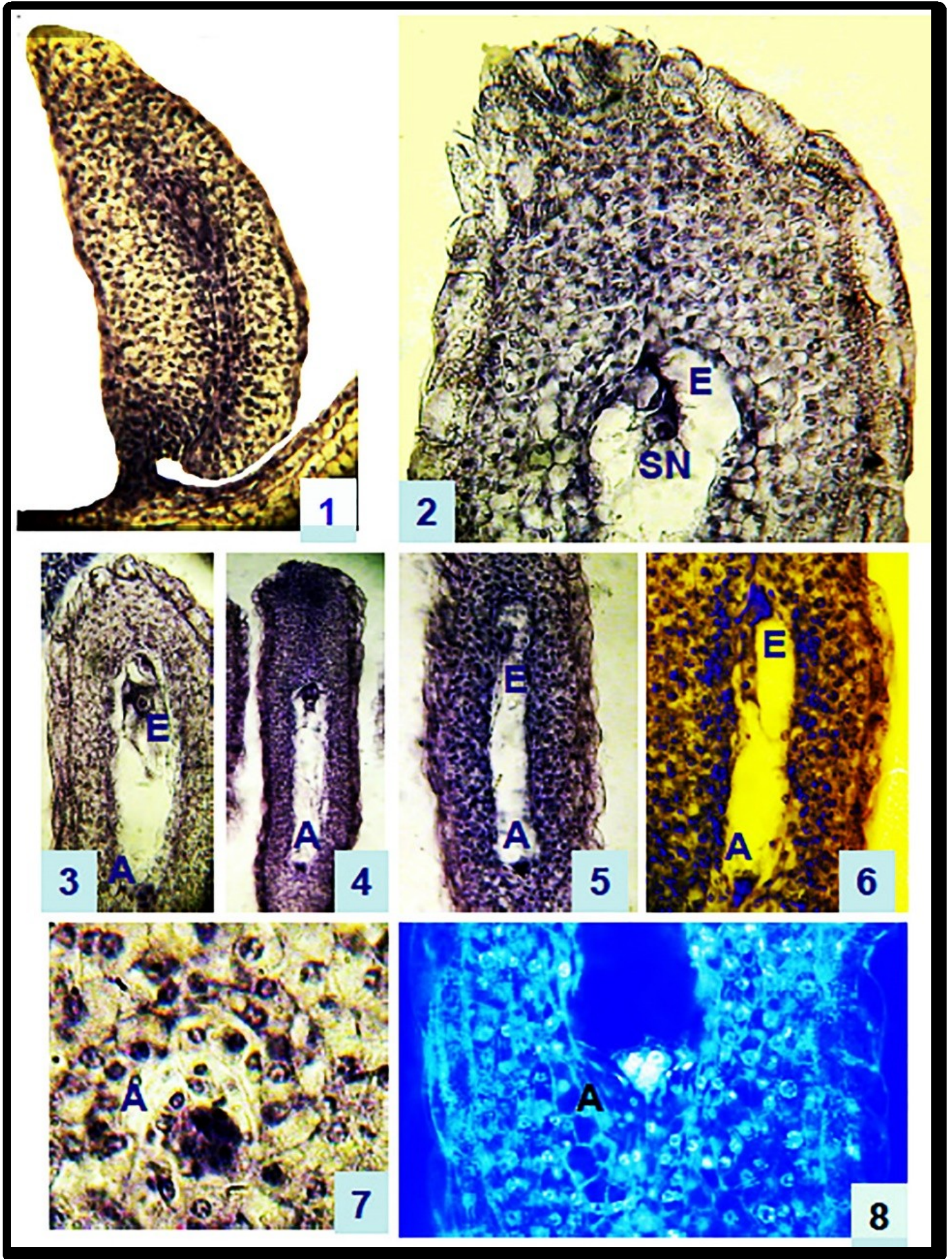
Gentianopsis blepharophora: თესლკვირტი ანატროპულია. ერთადერთი ინტეგუმენტი შედგება უჯრედების 4-5 შრისაგან და წარმოქმნის მოკლე მიკროპილეს. მწიფე ჩანასახის პარკი შედგება სამუჯრედიანი კვერცხუჯრედის აპარატისაგან, ცენტრალური უჯრედისაგან, სადაც მეორადი ბირთვი. *Gentianopsis blepharophora* მოთავსებულია კვერცხუჯრედის აპარატის გვერდით და 9 ანტიპოდისაგან. ანტიპოდები დეგენერირდება განაყოფიერებამდე. ანტიპოდების ბირთვები არ განიცდის პოლიპლოიდიზაციას ან ჰიპერტროფიას.



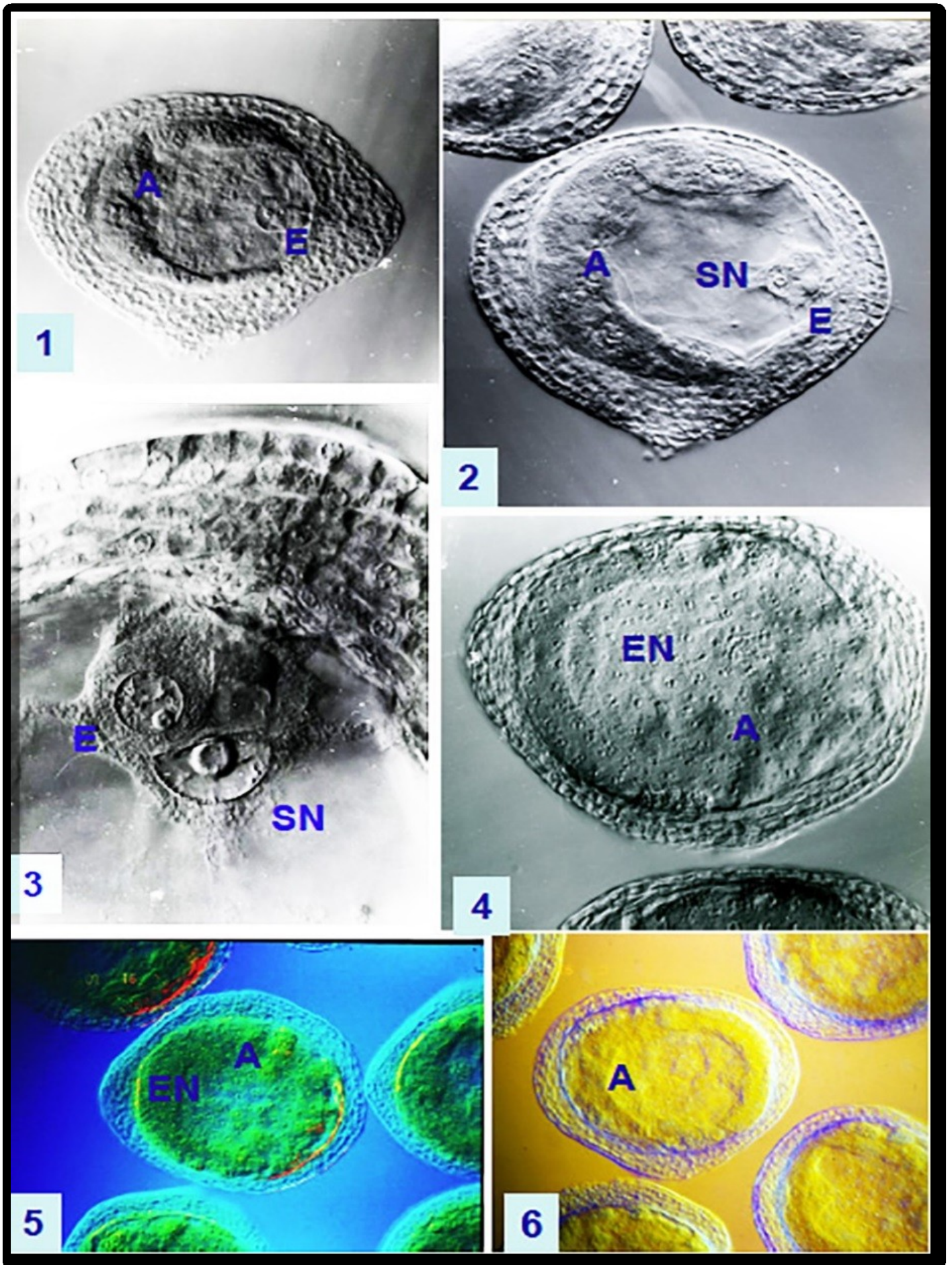
სურათი 4.4.: 1-3– ნაღველა-*Gentiana angulosa*-ს თესლკვირტი და ჩანასახის პარკი, 1-x150, 2-x180, 3-x150; 4-6- ნაღველა-*Gentiana cruciata*-ს თესლკვირტი, ჩანასახის პარკი და ანტიპოდები, 4-x150, 5-x200, 6-x380; 7-9- ნაღველა-*Gentiana pontica*-ს თესლკვირტი, 7, 8, 9-x200. A- ანტიპოდა, E- კვერცხუჯრედის აპარატი.



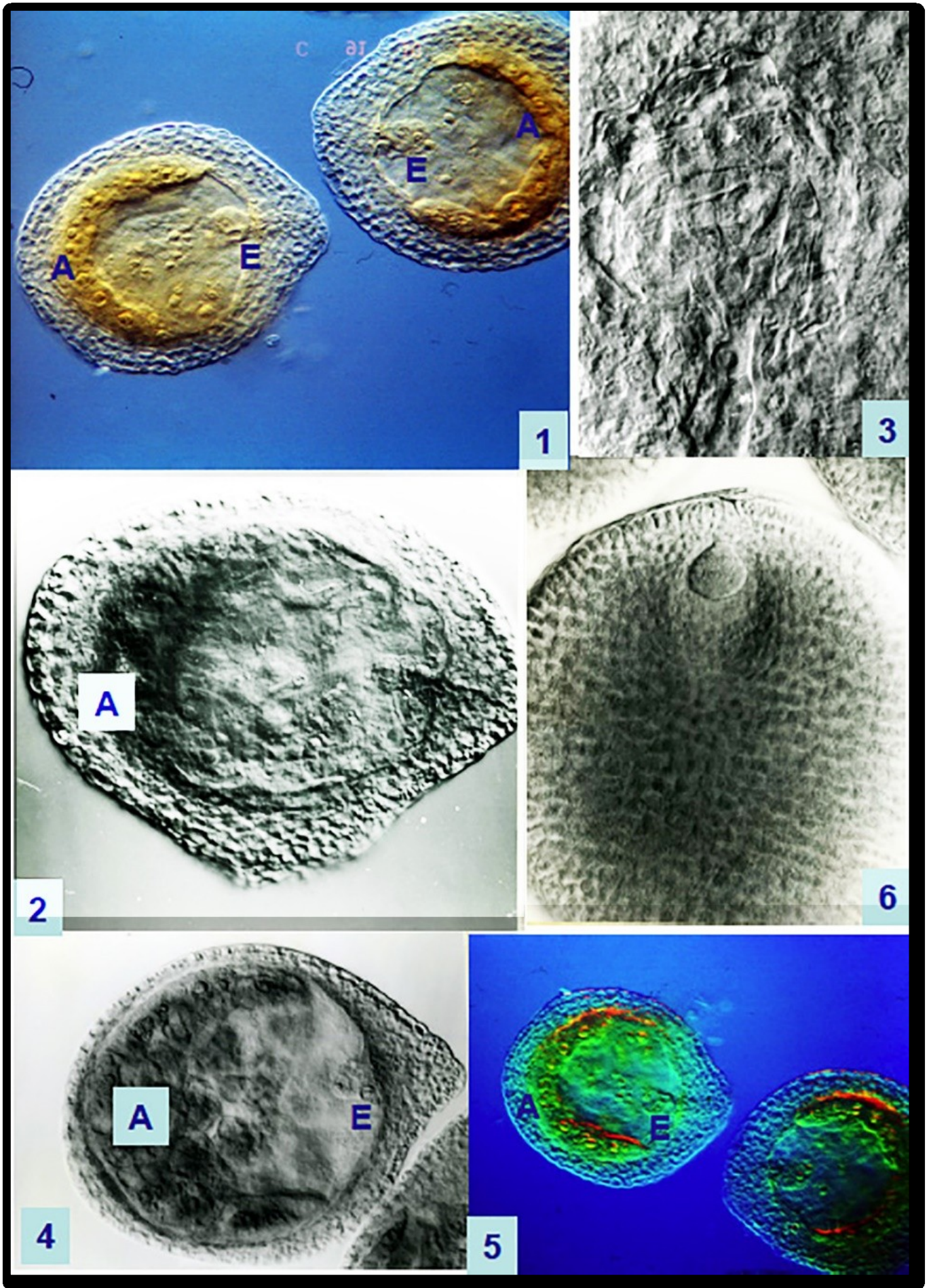
სურათი 4.5. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს თესლკვირტი და ჩანასახის პარკი, 1-x200, 2-x200, 3-x280; 4-x300, 5-x300, 6-x360, 7-x350, 8-x380, 9-x400. A- ანტიპოდა, E- კვერცხუჯრედის აპარატი, F- ძაფისებრი აპარატი, P-პოლარული ბირთვი, PN- ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი.



სურათი 4.6. *Gentiana septemfida*-ს თესლკვირტი, ჩანასახის პარკი და ანტიპოდები, 1-x150, 2-x240, 3-x200, 4-x200, 5-x200, 6-x270, 7-x350, 8-x390. A- ანტიპოდა, E-კვერცხუჯრედის აპარატი, SN- მქორადი ბირთვი.



სურათი 4.7. ნადველა-*Gentianella caucasea*-ს თესლკვირტი, ჩანასახის პარკი და თესლი, 1-x150, 2-x170, 3-x250, 4-x180, 5-x150, 6-x150. A-ანტიპოდა, E-კვერცხუჯრედის აპარატი, EN-ენდოსპერმი, SN-მეორადი ბირთვი.



სურათი 4.8. *Gentianella germanica*-ს თესლკვირტი, ჩანასახის პარკი და თესლი, 1-x150, 2-x160, 3-x250, 4-x180, 5-x150, 6-x150. A- ანტიპოდა, E- კვერცხუჯრედის აპარატი.

გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ამ დროს ხორციელდება ზიგოტის მიტოზური გაყოფა.

Swertia iberica: *Gentiana*-ს გვარის წარმომადგენლებისაგან განსხვავებით თესლკვირტს ანაკამპილოტროპული ფორმა აქვს. ინტეგუმენტი შედგება უჯრედების 8-9 შრისაგან. ამ სახეობისათვის დამახასიათებელია ერთშრიანი ინტეგუმენტური ტაპეტუმი, მრავალშრიანი ჰიპოსტაზა და სუსტად დიფერენცირებული გამტარი კონა. ანტიპოდების რიცხვი შესაძლოა მერყეობდეს სამიდან 16-მდე. მათი ბირთვები განიცდის პოლიპლოიდიზაციას და ჰიპერტროფიას. თავდაპირველად წარმოდგენილია სამი ანტიპოდა, მათი ბირთვი იყოფა და წარმოიქმნება ორბირთვიანი უჯრედები. ცენტრალური უჯრედის პოლარული ბირთვების შერწყმის პარალელურად ანტიპოდის ორი ბირთვი ერთიანდება და წარმოქმნება დიპლოიდური ბირთვი. ამის შემდგომ, დიპლოიდური ბირთვი მიტოზურად იყოფა და წარმოიქმნება 2, 4-ბირთვიანი უჯრედები, რომელთა ბირთვები, შესაბამისად, დიპლოიდურია. მოგვიანებით, ადგილი აქვს ამ ბირთვების შერწყმას და ფორმირდება პოლიპლოიდური ბირთვები. ამ გზით შესაძლოა წარმოიქმნას ოქტაპლოიდური ბირთვები.

თუმცა, გარკვეულ შემთხვევებში, მიტოზურ დაყოფასთან სდევს ციტოკინეზი, და მრავალბირთვიანი უჯრედების ნაცვლად, წარმოიქმნება ცალკეული უჯრედები დიპლოიდური ბირთვებით. ანტიპოდების რიცხვი შესაძლოა იყოს 9-16. გაუჯრედების პროცესი ენდოსპერმში იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ზიგოტის მიტოზური გაყოფა კი ხდება უფრო ადრე, ენდოსპერმის განვითარების 8 ბირთვიან სტადიაზე.

4.3.3. ულტრასტრუქტურა

ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევა ჩატარდა ორ ობიექტზე - ნაღველა- *Gentiana pyrenaica*-სა და *Gentianella caucasea*-ზე. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს აქვს 7-უჯრედიანი *Polygonum*-ტიპის ჩანასახის პარკი. კვერცხუჯრედის აპარატი შედგება კვერცხუჯრედისაგან და ორი სინერგიდისაგან. კვერცხუჯრედი მოთავსებულია სინერგიდებს შორის, მათზე ცოტა ქვემოთ, იმგვარად, რომ არ ეხება ჩანასახის პარკის მიკროპილური ბოლოს გარსს.

კვერცხუჯრედი ხასიათდება ტიპური პოლარიზაციით - მიკროპილურ ნაწილში მოთავსებულია ვაკუოლი, ხოლო ქალაძურში ბირთვი და ციტოპლაზმის ძირითადი მასა. ბირთვი სფეროსებური ფორმისაა სწორი კონტურით. ქრომატინი, ძირითადად, დიფუზურია. ნუკლეოპლაზმა მაღალი სიმკვრივისაა. ბირთვაკი შედგება, ძირითადად, ფიბრილარული კომპონენტისაგან. ბირთვის გარსზე მიმაგრებულია მცირეოდენი რიბოსომები. ბირთვის ფორები პატარა ზომისაა. ჰიალოპლაზმა დაბალი სიმკვრივისაა. თავისუფალი რიბოსომები

მცირერიცხოვანია, მათი ნაწილი შეკრებილია პოლისომებად. ლიპიდის წვეთები მცირერიცხოვანია, პატარა ზომის.

პლასტიდები წარმოდგენილია სუსტად დიფერენცირებული ლეიკოპლასტებით, სტრომა მკვრივია. ტილაკოიდების სისტემა განვითარებულია სუსტად, წარმოდგენილია მოკლე დაგრებილი ტილაკოიდებით და პერიფერიული რეტიკულუმის პატარა ზომის ელემენტებით. სახამებლის მარცვლები არ გვხვდება. მიტოქონდრიებს ახასიათებს გამჭვირვალე მატრიქსი და მცირერიცხოვანი პერიფერიული კრისტები.

გოლჯის აპარატი ზომიერად აქტიურია. დიქტიოსომები მცირერიცხოვანია, მაგრამ წარმოქმნის საკმაო რაოდენობის მსხვილ გოლჯის ბუშტუკებს. ენდოპლაზმური რეტიკულუმი (ერ) წარმოდგენილია ძირითადად გრანულოვანი ფორმით. გრანულოვანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმის (გერ) 2-3 ცისტერნა განლაგებულია ერთმანეთის პარალელურად. დიდი მიკროპილური ვაკუოლის გარდა ქალაძურ ნაწილში გვხვდება რამოდენიმე მცირე დისკრეტული ვაკუოლი, რომლებიც წარმოქმნის კონტაქტს ლიპიდის წვეთებთან.

კვერცხუჯრედის გარსი არაერთგვაროვანი სტრუქტურისაა. ტიპური პოლისაქარიდული გარსი გვხვდება უჯრედის მიკროპილურ ნაწილში. ქალაძური ბოლოს მიმართულებით მისი სისქე მცირდება და კვერცხუჯრედის ქალაძური ბოლო შემოსაზღვრულია მხოლოდ პლაზმალემით, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება ცენტრალური უჯრედის პლაზმალემას.

მათ ტალღისებური კონტური აქვთ. მათ შორის არსებულ სივრცეში გვხვდება მცირე ზომის ბუშტუკები და ნაფიფქის მსგავსი ნივთიერების გროვები. ორი უჯრედის პლაზმალემებს შორის მცირე მონაკვეთებზე შეინიშნება მჭიდრო კონტაქტები.

სინერგიდები სუსტადაა ვაკუოლიზირებული და მდიდარია შიგთავსით. კვერცხ-უჯრედისაგან განსხვავებით, აქ ძალიან აქტიურია გოლჯის აპარატი, განსაკუთრებით, ძაფისებური აპარატის ფორმირებისას. დიქტიოსომები წარმოქმნის დიდი რაოდენობით გოლჯის ბუშტუკებს, რომლებიც შეიცავს ფიბრილარულ კომპონენტს. გოლჯის ბუშტუკები ერწყმის პლაზმალემას სინერგიდას მიკროპილურ ნაწილში. პლაზმალემა წარმოქმნის მრავალ გამონაზარდს ციტოპლაზმაში, რომლებიც ივსება უჯრედის გარსის მატრიქსის ნივთიერებებით და წარმოიქმნება პროტუბერანცები. მათი ერთიანობა ქმნის ძაფისებურ აპარატს. სინერგიდების მეორე განმასხვავებელ ნიშანს წარმოადგენს დიდი რაოდენობით გერ-ის პარალელური ცისტერნების არსებობა, რომელთა მემბრანებზე მიმაგრებულია მრავალრიცხოვანი რიბოსომები.

ცენტრალური უჯრედი ყველაზე აქტიურია ჩანასახის პარკში. იგი წარმოადგენს სამარაგო ნივთიერებების დეპოს. ციტოპლაზმის ძირითადი რაოდენობა კონცენტრირებულია

კვერცხუჯრედის აპარატთან, აქვეა მოთავსებული მეორადი ბირთვიც. დიდი რაოდენობითაა ლიპიდის წვეთები, რომლებიც მთელს ციტოპლაზმაში თანაბრადაა განაწილებული, დიდი ზომისაა, ოვალური ფორმის და კონტაქტირებს პატარა ვაკუოლებთან. პლასტიდები წარმოდგენილია ამილოპლასტებით, რომლებიც შეიცავენ 15-მდე სახამებლის მარცვალს. ეს უკანასკნელი ხშირად ნეგატიური კონტრასტით ხასიათდება. პლასტიდებთან კონტაქტირებენ მრავალრიცხოვანი მიტოქონდრიები. მათ გააჩნიათ მილისებური კრისტები და გამჭვირვალე მატრიქსი. გოლჯის აპარატი და ერ-ი ზომიერად აქტიურია. რიბოსომები მრავალრიცხოვანია, ქმნის პოლისომებს. პლაზმალემა გვერდით კედლებთან უსწორმასწოროა, მაგრამ არ წარმოქმნის პროტუბერანცებს. ანტიპოდები პატარა ზომისაა, სუსტად ვაკუოლიზირებული. სამარაგო ნივთიერებები მცირე რაოდენობითაა. გვხვდება ლიპიდის წვეთები, რომლებიც კონტაქტირებს ვაკუოლებთან. ნანახია მიელინისებური წარმონაქმნები. პლასტიდები და მიტოქონდრიები მცირერიცხოვანია და სუსტად განვითარებული მემბრანული სისტემა აქვს. პლასტიდებში არ გვხვდება სახამებლის მარცვლები. გოლჯის აპარატი მცირე აქტივობით გამოირჩევა. ერ-ი სუსტადაა განვითარებული და წარმოდგენილია აგრანულოვანი ერ-ის მილისებური ელემენტებით.

ანტიპოდები შეიცავენ პატარა ვაკუოლებს გამჭვირვალე შიგთავსით. უჯრედის გარსი მთლიანია და ტიპური აგებულება აქვს. ინტეგუმენტის უჯრედები სუსტადაა ვაკუოლიზირებული (სურ. 4.9.1).

ბირთვი მოთავსებულია უჯრედის ცენტრში. მას გააჩნია ელიფსური ფორმა და ტალღისებური კონტური. კონდენსირებული ქრომატინი თანაბრადაა განაწილებული ნუკლეოპლაზმაში. ბირთვაკი ერთია, ძირითადად შედგება ფიბრილოვანი კომპონენტისაგან. ბირთვის გარსი აგრანულოვანია. ჰიალპლაზმა მკვრივია. თავისუფალი რიბოსომები მცირერიცხოვანია. ლიპიდის წვეთები იშვიათად გვხვდება.

პლასტიდები წარმოდგენილია სუსტად დიფერენცირებული ლეიკოპლასტებით, რომლებიც შეიცავენ სახამებლის მარცვლებს. მიტოქონდრიები მრავალრიცხოვანია, ხშირად უჯრედის პერიფერიაზეა განლაგებული.

გოლჯის აპარატი სუსტად აქტიურია. ერ-ი წარმოდგენილია გერ-ის გრძელი ცისტერნებით, რომლებიც ხშირად პლაზმალემას პარალელურადაა განლაგებული. პირველადი პოლისაქარიდული უჯრედის გარსები განჭოლილია პლაზმოდესმებით. ინტეგუმენტის ეპიდერმისის გარე გარსი დაფარულია კუტიკულით. ეპიდერმისის უჯრედები შეიცავს ქლოროპლასტებს (სურ. 4.9.2).

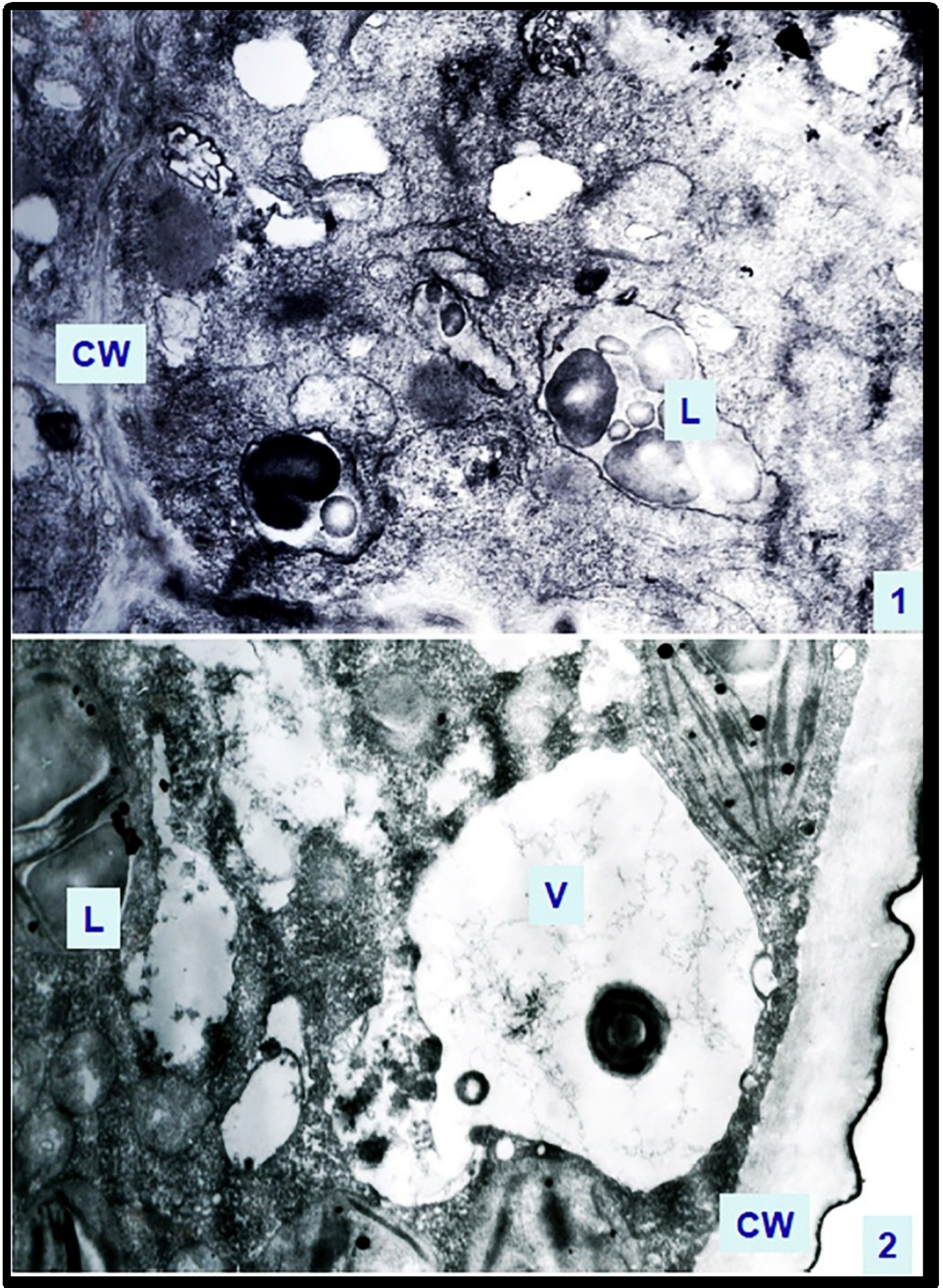
განაყოფიერების შემდეგ მათში გროვდება დიდი რაოდენობით სახამებლის მარცვლები. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-სათვის ყველაზე მნიშვნელოვან თავისებურებას წარმოადგენს პროლიფერირებული ანტიპოდები, რომლებიც ძალიან მაღალი მეტაბოლური აქტივობით გამოირჩევა. კვერცხუჯრედის აპარატი და ცენტრალური უჯრედი, პირიქით, ძლიერაა ვაკუოლიზირებული და მოკლებულია მეტაბოლურად აქტიური უჯრედის თვისებებს. გარდა ამისა, მათში ძალიან ცოტა რაოდენობითაა სამარაგო ნივთიერებები. ანტიპოდები მდიდარია შიგთავსით. ბირთვი ძლიერ ჰიპერტროფულია. მას ნაკვეთიანი ფორმა აქვს. ნუკლეოპლაზმა მკვრივია. ბირთვაკი, ჩვეულებრივ, რამოდენიმეა. იგი შეიცავს ვაკუოლისმაგვარ ზონებს და გრანულოვან კომპონენტს. ნუკლეოპლაზმაში ვლინდება ბირთვული სხეულაკები. ბირთვის გარსი გრანულოვანია. ჰიალოპლაზმა მკვრივია. თავისუფალი რიბოსომები მრავალრიცხოვანია, შეკრებილია პოლისომებად. ლიპიდის წვეთები ძალზედ მრავალრიცხოვანია (სურ. 4.10.1), ზოგჯერ კონტაქტირებს ვაკუოლებთან. პლასტიდები ლეიკოპლასტებია (სურ. 4.10.2), შეიცავს სახამებლის მარცვლებს. მიტოქონდრიები მრავალრიცხოვანია (სურ. 4.11.1). გოლჯის აპარატი და ერ-ი განვითარებულია ზომიერად (სურ. 4.11.1, 4.11.2).

ვაკუოლი რამოდენიმეა, პატარა ზომის, გამჭვირვალე შიგთავსით. უჯრედის გარსი თხელია, პოლისაქარიდული, ქლადური ბოლოს გარდა შეიცავს პლაზმოდესმებს. ქლადურ ბოლოში ანტიპოდები კონტაქტირებს ჩანასახის პარკის გარე გარსთან.

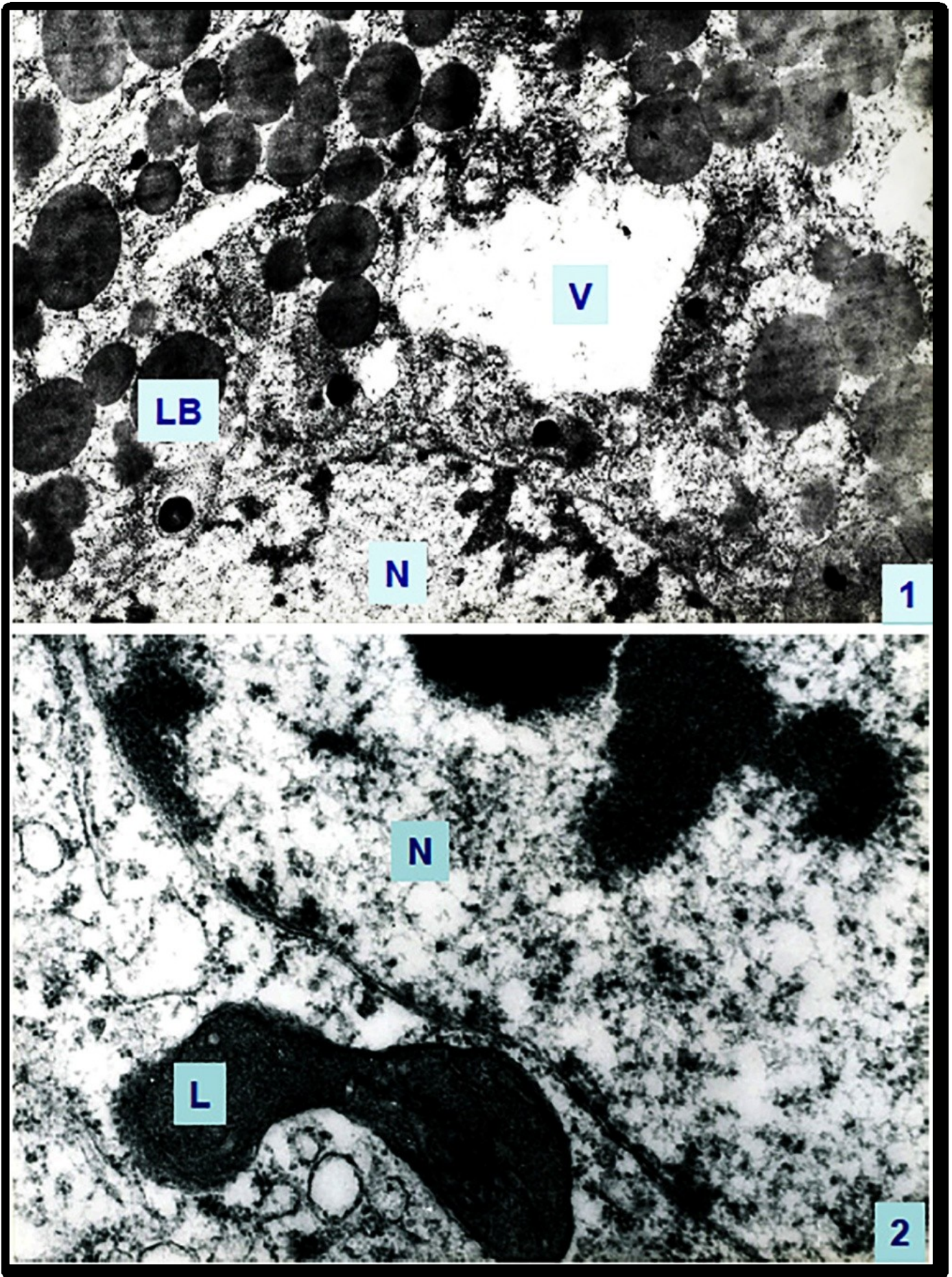
ანტიპოდების დეგენერაციის დროს ხორციელდება კოაგულაციური ნეკროზი. ანტიპოდების ნარჩენების შეთვისება ხდება ენდოსპერმის უჯრედების მიერ. უნდა აღინიშნოს, რომ ენდოსპერმის უჯრედები აგრეთვე ხასიათდებიან მაღალი მეტაბოლური აქტივობით. ინტეგუმენტის უჯრედები უფრო ძლიერაა ვაკუოლიზირებული, ვიდრე ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ში (სურ. 4.12.1).

ორგანელების ძირითადი რაოდენობა მოთავსებულია ბირთვის ირგვლივ. განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია პოლისომები და მიტოქონდრიები. გოლჯის აპარატი აქტიურია. განაყოფიერების შემდეგ ინტეგუმენტის ეპიდერმისის პლასტიდებში გროვდება დიდი რაოდენობით სახამებელი (სურ. 4.12.2).

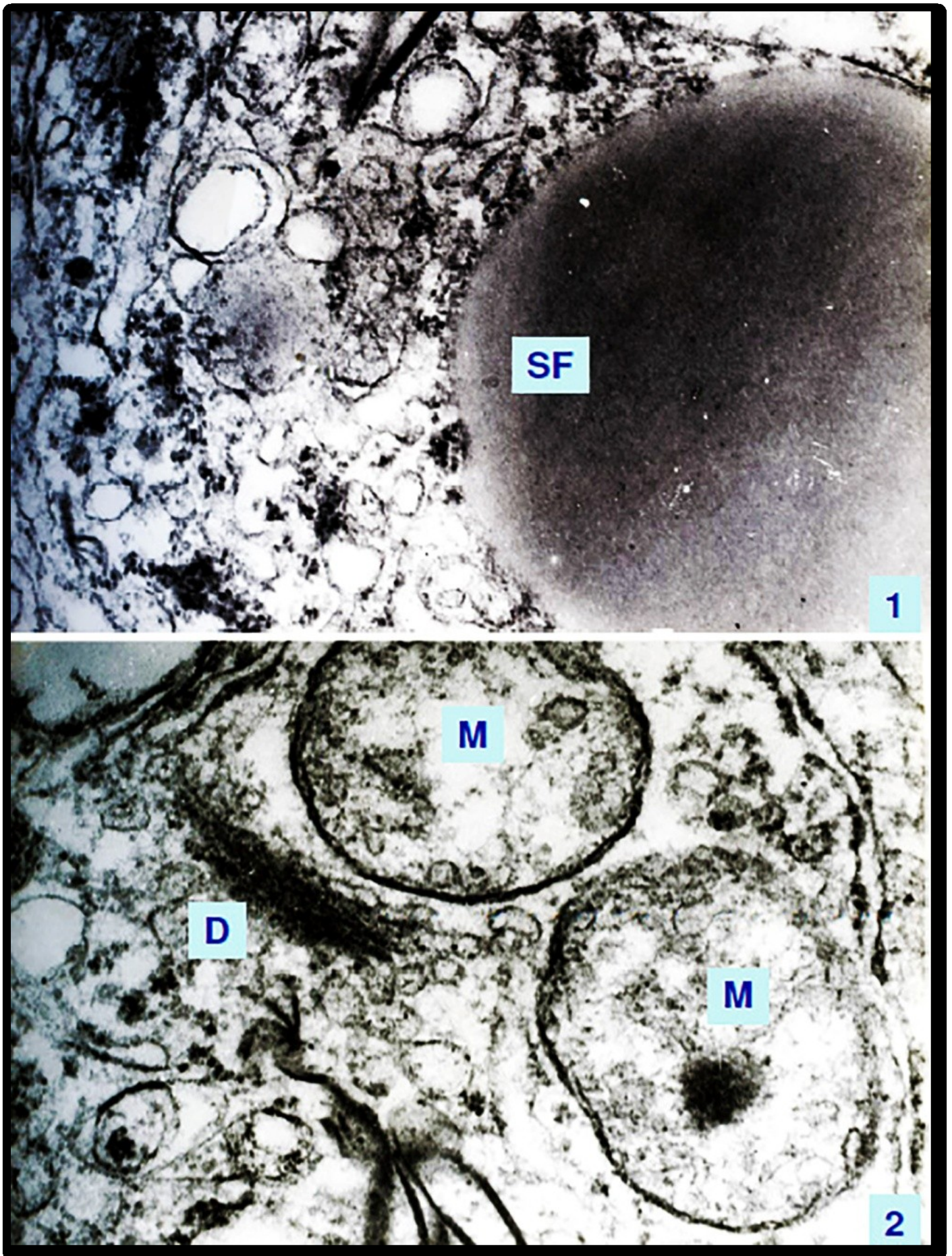
ვაკუოლებში ჩნდება ფიფქისებური ნალექი და ოსმიოფილური ნივთიერება, რომელიც ლოკალიზებულია ტონოპლასტზე. რამდენადმე გააქტიურებულია უჯრედის სხვა ორგანელებიც. ინტეგუმენტის შიდა შრე იკუმშება და დეგენერირდება. მათი შიგთავსი იშლება ავტოლიზის გზით, ხოლო გარსები იწნიხება და წარმოქმნის თხელ აპკს, რომელიც გარს ერტყმის ენდოსპერმს.



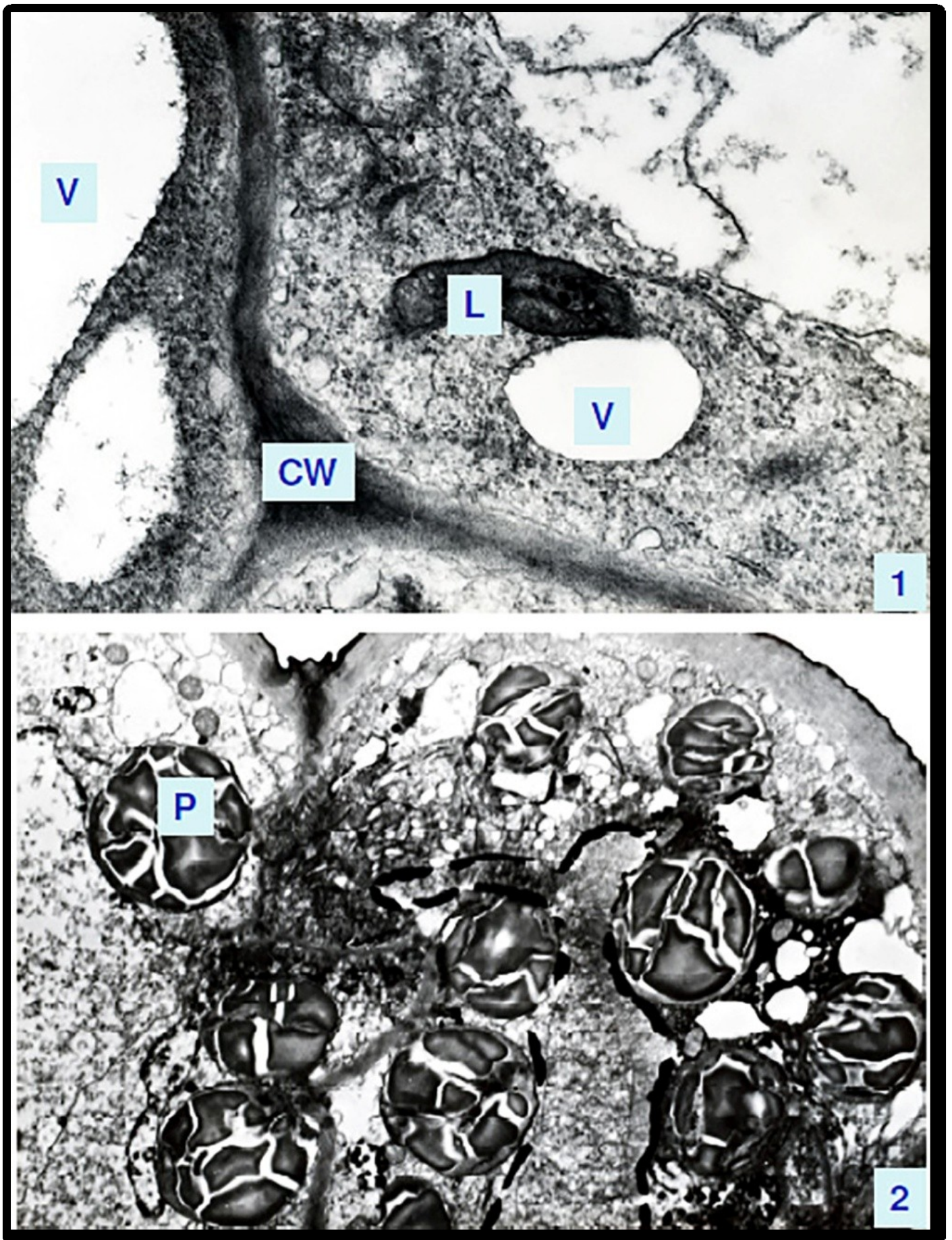
სურათი 4.9. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს თესლკვირტის გარე ინტეგუმენტის უჯრედები. 1- შიდა შრე, x7600; 2 - ეპიდერმისი, x8000. CW-უჯრედის გარსი, L- ლეიკოპლასტი, V- ვაკუოლი.



სურათი 4.10. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს პროლიფერირებული ანტიპოდის უჯრედები. 1- ბირთვი და ლიპიდის წვეთები, x8000; 2- ბირთვი, ბირთვაკი და პლასტიდა. x12000. L- ლეიკოპლასტი, LB-ლიპიდის წვეთი, N-ბირთვი, V- ვაკუოლი.



სურათი 4.11. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს პროლიფერირებული ანტიპოდის უჯრედები. 1- სფეროსომა და ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, x12000; 2- ბირთვი, ბირთვაკი და პლასტიდა. x12000. D- დიქტიოსომა, M- მიტოქონდრია, SF- სფეროსომა.



სურათი 4.12. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს გარე ინტეგუმენტის უჯრედები. 1- შიდა შრის უჯრედები, x9000; 2- ეპიდერმისი სახამებლის შემცველი ქლოროპლასტებით. x12000. CW-L-ლეიკოპლასტი, P-ლიპიდის წვეთი, V- ვაკუოლი.

4.3.4. ანომალიები

ჩვენს მიერ შესწავლილ სახეობებში გამოვლინდა მთელი რიგი გადახრები და ანომალიები. ანომალიები ძალიან იშვიათად გვხვდებოდა და როგორც წესი იწვევდა მდედრობითი გამეტოფიტის განვითარების შეფერხებას. ისინი შესაძლოა განხილულ იქნეს, როგორც შემთხვევითი ანომალიები.

დარღვევებს შორის აღსანიშნავია შემდეგი:

1. გინეკეუმი შედგება სამი ნაყოფის ფოთლისაგან. ამის შედეგად დინგი სამნაკვითიანია, ხოლო ნასკვში თესლკვირტების 4 რიგის მაგივრად ვითარდება 6 რიგი ნაყოფის ფოთლების კიდების გასწვრივ (*Gentiana pyrenaica*, *Gentiana septemfida*, *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica*);
2. თესლკვირტში არ ვითარდება არქესპორიუმი და, შესაბამისად, ჩანასახის პარკი;
3. მეგასპორების დედა უჯრედი დეგენერირდება;
4. მეგასპორების ტეტრადა წარმოიქმნება, მაგრამ დეგენერირდება მთლიანად;
5. ორი ან მეტი მეგასპორა იწყებს განვითარებას, მაგრამ დეგენერირდება ჩანასახის პარკის ფორმირების მოგვიანებით სტადიებზე;
6. ჩანასახის პარკის ფორმირების ორბირთვიან სტადიაზე აღინიშნება პოლარიზაცია 0-2, რაც იწვევს განვითარების შეჩერებას;
7. ჩანასახის პარკის ფორმირების ოთხბირთვიან სტადიაზე აღინიშნება პოლარიზაცია 1-3, რაც აგრეთვე იწვევს განვითარების შეჩერებას;
8. აღინიშნება ტყუპი ჩანასახის პარკის წარმოქმნა ორი მეგასპორიდან. მათი შემაერთებელი ტიხარი ქრება და 16, ზოგჯერ 12 ბირთვი უწესრიგოდაა მოთავსებული ცენტოციტურ წარმონაქმნში;
9. მწიფე ჩანასახის პარკში პოლარული ბირთვები არ ერთდება და განლაგებულია უჯრედის ცენტრში ან კვერცხუჯრედის სიახლოვეს;
10. ჩანასახის პარკს გააჩნია არასწორი ფორმა.

ყველა ზემოთჩამოთვლილი ანომალია შეუძლებელს ხდის განაყოფიერების პროცესს და განაყოფიერებული თესლკვირტების გვერდით ნასკვში გვხვდება ანომალური თესლკვირტები, რომლებიც თანდათან დეგენერირდებიან.

4.4. განხილვა

შესწავლილი სახეობების რეპროდუქციული ორგანოები ხასიათდება რიგი საერთო ნიშნებით, რომლებიც ლიტერატურული მონაცემების მიხედვით (Schnarf, 1931; Шампов, 1987; Johri et al., 1992) დამახასიათებელია Gentianaceae-ს ოჯახის ყველა წარმომადგენელისათვის, კერძოდ, ოთხბუდიანი მტვრიანა; 2-უჯრედიანი მწიფე მტვრის მარცვალი; ზედა, ცენოკარპული, პარაკარპული ნასკვი; ერთსაფარველიანი, ტენუინუცელარული თესლკვირტი; ჰიპოდერმული, ერთუჯრედიანი არქესპორიუმი; მეგასპორების ხაზური ტეტრადა; *Polygonum*-ტიპის ჩანასახის პარკი; პრემიტოზური ტიპის განაყოფიერება; ბირთვული ენდოსპერმი; შოლანად ტიპის ჩანასახი და სხვ. შესწავლილი სახეობები განსხვავდება ზოგიერთი სტრუქტურული და რაოდენობრივი ნიშნით (ცხრილი 4.1).

თესლკვირტის ფორმა სხვადასხვა სახეობაში არის ანატროპული - *Gentiana angulosa*, *G. cruciata*, *G. pontica*, *G. pyrenaica*, *G. septemfida*, *Gentianopsis blepharophora*, ჰემიტროპული - *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica* და ანაკამპილოტროპული - ლუარა-*Swertia iberica*.

ვარიაბელური ნიშანია, აგრეთვე, უჯრედების შრეების რიცხვი ინტეგუმენტში. თესლკვირტის ტიპი და ინტეგუმენტის შრეების რიცხვი თავის მხრივ განაპირობებს თესლკვირტის და შემდგომში თესლის ფორმას და მისი ზედაპირის ტექსტურას, რაც სისტემატიკურ ნიშანს წარმოადგენს.

ცნობილია (Miège, Wüest, 1984; Yuan, 1993), რომ *Gentiana*-ს გვარის წარმომადგენლებში თესლის ფორმა და მისი გარსის ზედაპირის სტრუქტურა ძალიან ვარიაბელურია.

მათთვის დამახასიათებელია მოგრძო თესლი, რომელიც წარმოიქმნება ანატროპული თესლკვირტიდან და თესლის გარსის ზედაპირის ბადისებური სტრუქტურა (Akhalkatsi, Wagner, 1997).

თესლის ზედაპირის სტრუქტურის შექმნაში მონაწილეობს ინტეგუმენტის შრეები. მეორეს მხრივ, *Gentianella*-ს გვარის სახეობებში თესლის მორფოლოგია უფრო ერთფეროვანია. ამ უკანასკნელ შემთხვევაში, ჰემიტროპული თესლკვირტი დასაბამს აძლევს სფერული ფორმის თესლს და ინტეგუმენტის მცირერიცხოვანი შრეები წარმოქმნის თესლის თხელ გარსს, რომელსაც თითქმის გლუვი ზედაპირი აქვს (Akhalkatsi, Wagner, 1997).

Gentianaceae-ს ოჯახის ერთ-ერთი საერთო დამახასიათებელი ნიშანია ერთი ინტეგუმენტის არსებობა. ერთსაფარველიანი თესლკვირტები გვხვდება სხვა სიმპეტალურ ტაქსონებშიც, როგორცაა *Asteranae* და *Lamianae* (Netolitzky, 1926; Schnarf, 1931; Davis, 1966; Corner, 1976).

ერთადერთი ინტეგუმენტის წარმოქმნაში მონაწილეობს პლაცენტის ეპიდერმული და სუბეპიდერმული ქსოვილები (**Bouman, Schrier, 1979**).

ერთი ინტეგუმენტი მეორადი მოვლენაა და ვითარდება ორი ინტეგუმენტიდან სამიდან ერთი შესაძლებელი გზით:

1. ერთ-ერთი ინტეგუმენტის რედუქცია;
2. ინტეგუმენტის პრიმორდიუმების შერწყმა;
3. ინტეგუმენტების გადაადგილება.

ამ უკანასკნელ შემთხვევაში სუბეპიდერმული შრე უფრო ინტენსიური დაყოფის ხარჯზე გადაფარავს ეპიდერმულს და ხდება მათი შერწყმა (**Bouman, 1977**).

ეს უკანასკნელი მოვლენა აღწერილია, აგრეთვე, Ranunculaceae-სა და Rosaceae-ში. ნავარაუდებია, რომ Gentianaceae-შიც იგივე პროცესთან გვაქვს საქმე (**Bouman, Schrier, 1979**).

თუმცა, Gentianaceae-ს ოჯახის ყველა წარმომადგენელს ინტეგუმენტის ერთნაირი აგებულება არ ახასიათებს.

მაგალითად, *Exacum*-ში და *Centaurium*-ში ინტეგუმენტი მხოლოდ ეპიდერმული წარმოშობისაა, ხოლო ზოგიერთ ტროპიკულ ტაქსონში (*Voyria*, *Voyriella*, *Leiphaimos* და *Cotylanthera*) ინტეგუმენტი საერთოდ არ ვითარდება, ან რუდიმენტის სახით არის წარმოდგენილი (**Öhler, 1927**).

აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ ერთსაფარველიანი თესლკვირტები, როგორც წესი, ტენუინუცელარულებია (**Bouman, Schrier, 1979**).

გამონაკლისს წარმოადგენს მხოლოდ Convolvulaceae-ს, Polemoniaceae-ს, Boraginaceae-ს და Carpilifoliaceae-ს ზოგიერთი სახეობა, რომლებსაც ერთი ინტეგუმენტი და კრასინუცელარული თესლკვირტები გააჩნია (**Шампов, 1987**).

ჩვენს მიერ შესწავლილი ყველა სახეობა ტენუინუცელარულია. ნუცელუსი წარმოდგენილია ფაქტიურად ერთი ეპიდერმული შრით, რომელიც ჩანასახის პარკის ფორმირების პროცესში დეგენერირდება. ინტეგუმენტის შრეების რიცხვი, Gentianaceae-ს ოჯახის ფარგლებში მერყეობს 2-3 უჯრედიდან (*Gentianopsis ciliata* L.) 20 უჯრედამდე (*Gentiana lutea* L.; **Шампов, 1987, 1988**).

ჩვენს მიერ შესწავლილ სახეობებში (**ცხრილი 4.1**) ყველაზე სქელი ინტეგუმენტი აქვს *Gentiana pontica*-ს (9-10 უჯრედის შრე), *G. pyrenaica*-ს და *G. septemfida*-ს (8-10 შრე), ყველაზე თხელი (4-5 უჯრედის შრე) კი ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს, *Gentianella germanica*-სა და *Gentianopsis blepharophora*-ს.

შესწავლილ სახეობებში ბუტკო ერთნარი აგებულებისაა, ისე, როგორც მთლიანად Gentianaceae ოჯახში (Sankara Rao, Nagaraj, 1982). თუმცა, ცალკეულ ინდივიდებში შესაძლებელია ორის ნაცვლად სამი ნაყოფის ფოთლის არსებობა.

ყვავილის ანომალია, როდესაც ადგილი აქვს მისი ნაწილების რიცხვის გაზრდას, აღნიშნულია Gentianaceae-ს ოჯახის სხვა წარმომადგენლებშიც (Ritter-Studnička, 1955; Туманян, 1972).

ამგვარი დარღვევების მიზეზად ზოგიერთი ავტორი თვლის მწერების მიერ განვითარების ადრეულ სტადიაზე ყვავილის ტერატომულ დაზიანებას (Ritter-Studnička, 1955).

სხვა ავტორების თანახმად, მსგავსი ანომალიების წარმოქმნას განაპირობებს გარემო ფაქტორები. ასე მაგალითად, *Gentiana cruciata*-ს ინტროდუცირებისას ბოტანიკურ ბაღში (Туманян, 1972), ადგილი ჰქონდა რამოდენიმე ყვავილის შეზრდას და ამის შედეგად ნაყოფის ფოთლების რიცხვის გაზრდას.

ჩვენს მიერ შესწავლილ მასალაში, სამი ნაყოფის ფოთოლი აღენიშნა ნაღველა - *Gentiana pyrenaica*-ს, *Gentiana septemfida*-ს, *Gentianella caucasea*-ს და *Gentianella germanica*-ს, თუმცა, არ გამოვლენილა რაიმე დაზიანება. სამივე ნაყოფის ფოთოლი თანაბარი ზომისაა განსხვავებით *Gentiana crispata*-საგან (Ritter-Studnička, 1955), სადაც გვხვდება 3-5 ნაყოფის ფოთოლი, რომელთა სიგრძე ვარირებს და განაპირობებს მოღუნული ტერატომული გინეცემის ფორმირებას.

ჩვენ მიგვაჩნია, რომ ჩვენს მიერ შესწავლილ შემთხვევაში, აღნიშნული თვისება შესაძლოა უკავშირდებოდეს ამ სახეობაში ჩვეულებრივ ხუთწევრიანი ყვავილის მქონე ინდივიდებში ექვსწევრიანი ყვავილების არსებობას. ეს კი, თავის მხრივ, შესაძლებელია იწვევდეს აგრეთვე ნაყოფის ფოთლების რიცხვის ზრდას.

ყვავილის ექვსწევრიანობა მკვლევარების მიერ განიხილება პრიმიტიულ ნიშნად და სახეობები, რომელთაც ეს ნიშანი გააჩნია მესამეული პერიოდის რელიქტებად მიიჩნევა.

სინერგიდების სტრუქტურა განსხვავებულია შესწავლილ სახეობებში. *Gentiana angulosa*, *Gentiana cruciata*, *Gentiana pontica*, *Gentiana pyrenaica*, *Gentiana septemfida* და *Gentianopsis blepharophora* ხასიათდება წაგრძელებული სინერგიდებით, რომლებიც ღრმადაა შეჭრილი მიკროპილეში და გააჩნია ძლიერ განვითარებული ძაფისებური აპარატი. *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica* და ლუარა-*Swertia iberica* შეიცავს მსხლის ფორმის სინერგიდებს, სუსტად განვითარებული ძაფისებური აპარატით. ეს თვისება გარკვეულ კორელაციაშია თესლკვირტის ფორმასთან.

ამ ოჯახის წარმომადგენლებში ანტიპოდების რიცხვი და აგებულება მერყევი ნიშანია (ცხრილი 4.1) სამი ეფემერული, სუსტად განვითარებული ანტიპოდა აქვს *Gentiana pyrenaica*-ს და *Gentiana pontica*-ს; სამი ან ექვსი ეფემერული ანტიპოდა აღინიშნება *Gentiana angulosa*-ში, *G. cruciata*-ში და *G. septemfida*-ში; ცხრა ეფემერული ანტიპოდა იქნა ნანახი *Gentianopsis blepharophora*-ში. პროლიფერირებული ანტიპოდები დამახასიათებელია *Gentianella caucasea*-ს, *Gentianella germanica*-სა და ლუარა-*Swertia iberica*-სათვის.

აღსანიშნავია, რომ ყველა სახეობას, რომლებსაც ეფემერული ანტიპოდები აქვს, გააჩნია ანატროპული ტიპის თესლკვირტი, ხოლო სახეობები პროლიფერირებული ანტიპოდებით ხასიათდება ჰემიტროპული ან ანა-კამპილოტროპული ტიპის თესლკვირტებით.

განსხვავებულია, აგრეთვე, ანტიპოდის ბირთვის პლოიდურობა: ტიპიური ჰაპლოიდური ბირთვები გვხვდება *Gentiana angulosa*-ში, *G. pyrenaica*-ში, *G. pontica*-ში, და *G. septemfida*-ში. *G. cruciata*-ს ახასიათებს 6 ანტიპოდა თვითი ერთი დიპლოიდური ბირთვით. *Gentianella caucasea*-ს, *Gentianella germanica*-სა და ლუარა-*Swertia iberica*-ს პროლიფერირებული ანტიპოდები შეიცავენ ერთ ან მეტ პოლიპლოიდურ ბირთვს. დადგენილია აგრეთვე გარკვეული სინქრონულობა ემბრიოგენეზსა და ენდოსპერმის განვითარების ტემპებს შორის (ცხრილი 4.1).

ზიგოტის მიტოზურ გაყოფას ადგილი აქვს ენდოსპერმის 128 ბირთვის ფორმირების შემდეგ ქვემოთ ჩამოთვლილ ანატროპული თესლკვირტისა და ეფემერული ანტიპოდების მქონე სახეობებში - *Gentiana angulosa*, *G. cruciata*, *G. pontica*, *G. pyrenaica*, *G. septemfida*, *Gentianopsis blepharophora*.

ჰემიტროპული თესლკვირტის მქონე სახეობებში - *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica*, რომლებსაც ამავდროულად გააჩნია პროლიფერირებული ანტიპოდები, ზიგოტის მიტოზურ გაყოფა ხდება ენდოსპერმის განვითარების 8-ბირთვიან სტადიაზე. თუმცა, ენდოსპერმის გაუჯრედების პროცესი ყველა სახეობაში იწყება ენდოსპერმის 128 ბირთვის ფორმირების შემდეგ.

გამონაკლისს წარმოადგენს *Gentianella germanica*, სადაც ენდოსპერმის ცელულარიზაციას ადგილი აქვს უკვე 8 ბირთვიან სტადიაზე.

თესლკვირტისა და თესლის განვითარების დროს გამოვლენილი სტრუქტურული თავისებურებები გარკვეულწილად დაკავშირებულია სახეობების სასიცოცხლო ციკლთან. სახეობები, რომლებსაც პროლიფერირებული ანტიპოდები გააჩნია ხასიათდება თესლის სწრაფი განვითარებით.

მაგალითად, *Gentianella caucasea* თესლის მომწიფებისათვის საჭიროებს 16-20 დღეს (Akhalkatsi, Wagner, 1996), *Gentianella germanica* 20-25 დღეს (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995), ლუარა-*Swertia iberica* კი დაახლოებით 25 დღეს.

სახეობები ეფემერული ანტიპოდებით - *Gentiana angulosa*, *G. cruciata*, *G. pontica*, *G. pyrenaica*, *G. septemfida*, *Gentianopsis blepharophora*, გაცილებით დიდ დროს ანდომებენ თესლწარმოქმნის პროცესს.

იმ სახეობებში, რომელთაც თესლის განვითარების ხანმოკლე პერიოდი ახასიათებთ, პროლიფერირებული ანტიპოდების არსებობა მიგვანიშნებს იმაზე, რომ აღნიშნული ანტიპოდები აქტიურად მონაწილეობს კვების პროცესში, კერძოდ, ენდოსპერმის ჩამოყალიბებამდე ასრულებს ჩანასახის კვების ფუნქციას და განაპირობებს ზიგოტის ადრეულ გაყოფას.

მსგავსი მოვლენა, როდესაც ანტიპოდები ასრულებს ჩანასახის საკვებით მომარაგების ფუნქციას, აღნიშნულია სხვა ფარულთესლოვან მცენარეებში (Schulz, Jensen, 1971; Bednara, 1978; Sehgal, 1980; Bhandari et al., 1985).

განსაკუთრებით იმ სახეობებში, სადაც გვხვდება პროლიფერირებული ანტიპოდები (Cameron, Prakash, 1990).

ითვლება, რომ ანტიპოდები წარმოქმნის და გამოყოფს ზრდის მაკონტროლებელ ნივთიერებებს, რაც არეგულირებს ენდოსპერმის განვითარებას (Willemse, Went Van, 1984).

ეს რომ მართლა ასე, დაადასტურა ჩვენს მიერ ჩატარებულმა ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევამ.

გაირკვა, რომ *Gentianella caucasea*-ს პროლიფერირებული ანტიპოდები ხასიათდება მაღალი მეტაბოლური აქტივობით, მდიდარია შიგთავსით, შეიცავს მრავალრიცხოვან რიბოსომებს, მიტოქონდრიებს და გრანულოვანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ელემენტებს. მათში დიდი რაოდენობითაა წარმოდგენილი სამარაგო ნივთიერებები ლიპიდის წვეთებისა და სახამებლის მარცვლების სახით.

ამასთან, განსაკუთრებით აღსანიშნავია, რომ პროლიფერირებული ანტიპოდების არსებობასთან ერთად, ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს სუსტადა აქვს განვითარებული პროტუბერანცების სისტემა ჩანასახის პარკის ყველა უჯრედში და ძაფისებური აპარატი სინერგიდებში, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ კვების ფუნქცია მთლიანად კონცენტრირებულია ანტიპოდებში.

ეფემერული ანტიპოდების მქონე ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს შემთხვევაში კი პირიქით, ანტიპოდები დაბალი მეტაბოლური აქტივობით გამოიჩევა, ხოლო სინერგიდებში ძლიერაა

განვითარებული მაფისებური აპარატი, რაც განიხილება (Pate, Gunning, 1972; Maze, Lin, 1975) საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტირების საშუალებად.

ჩვენი აზრით, ამისი შედეგია, რომ ეფემერული ანტიპოდების მქონე ანატროპული თესლკვირტებში, საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტი ხორციელდება მიკროპილური ბოლოდან, ხოლო პროლიფერირებული ანტიპოდების მქონე ჰემიტროპულ თესლკვირტებში, ქალაძური ბოლოდან.

უნდა აღინიშნოს, რომ Gentianaceae-ს ოჯახის წარმომადგენლების თესლკვირტში არ ვითარდება გამტარი კონა და წყალი და მინერალური ნივთიერებები ჩანასახის პარკს მიეწოდება ფუნიკულუსის და ინტეგუმენტის უჯრედების გავლით.

ჩვენ მიგვაჩნია, რომ ანატროპული თესლკვირტში ნივთიერებების გადაადგილების ეს ტიპი შეიძლება ეფექტური იყოს მხოლოდ დაბალი მატაბოლური აქტივობის მქონე ეფემერული ანტიპოდების მოსამარაგებლად.

მაგრამ, როდესაც ჩანასახის პარკის ქალაძურ ბოლოში განვითარებულია ანტიპოდების მეტაბოლურად აქტიური მრავალი უჯრედი, მათი მომარაგება ქალაძის უჯრედების გრძელი რიგის გავლით გამწვანებული უნდა იყოს.

შესაძლებელია ვივარაუდოთ, რომ ანტიპოდების პროლიფერაცია ევოლუციის პროცესში, თავდაპირველად განხორციელდა ანატროპული თესლკვირტში. შემდგომში, გამტარი კონის არ არსებობა და მომარაგების სირთულე გახდა ანატროპული თესლკვირტის ფორმის ჰემიტროპულით შეცვლის მიზეზი, სადაც ქალაძის სიგრძე შემცირებულია უჯრედების 6-7 შრემდე.

ეს კი რასაკვირველია, აადვილებს საკვები ნივთიერებების გადაადგილების პროცესს. ამ მოსაზრებაზე დაყრდნობით, შესაძლებელია გამოვთქვათ ვარაუდი, რომ Gentianaceae-ს ოჯახისათვის თესლკვირტის თავდაპირველი ფორმა იყო ანატროპული სამი ეფემერული ანტიპოდით.

ევოლუციის პროცესში, კი განხორციელდა ანტიპოდების პროლიფერაცია, რამაც დააჩქარა თესლის მომწიფების პროცესი და განაპირობა თესლკვირტის შეცვლა ჰემიტროპული ან ანაკამპილოტროპული ფორმით.

ნაღველასებრთა ოჯახის ევოლუცია დაკავშირებულია კლიმატურ ცვლილებებთან, რომელსაც ადგილი ქონდა ცარცული პერიოდის ბოლოსა და პალეოგენში. ამ დროს ხდება აცივება და მატულობს არიდულობა.

იქმნება მესამეული პერიოდის ნაღველასებრთა გადაშენების საფრთხე, რაც განაპირობებს ახალი მორფოლოგიური ტიპის წარმოქმნას ქსერომორფული ნიშნებით. ცვლილებები შეეხო გვირგვინის აგებულებას, დინგის ნაკვეთებს, სანექტრებს, ფოთლებს და სხვ.

შედეგად, ყველაზე უკეთ ადაპტირებული აღმოჩნდა ის სახეობები, რომლებსაც გამოუმუშავდა ცივ და არიდულ კლიმატთან შეგუების ნიშნები.

დადგენილია ნაღველასებრთა ევოლუციის მსვლელობის ძირითადი მიმართულებები:

1. ფართო დინგი შეიცვალა ვიწროთი;
2. გაყოფილი გვირგვინი შეზრდილით, რომელიც ცუდ ამინდში იხურება;
3. სიმპოდიალური მთავარი ღერო შეიცვალა მონოპოდიალურით;
4. ფართო ფოთლები შეიცვალა ვიწროთი. ეს ნიშნები თანამედროვე Gentianaceae-ს წარმომადგენლებში სხვადასხვა კომბინაციით გვხვდება და სისტემატიკოსებისათვის ტაქსონომიურ ნიშნებს წარმოადგენს.

ჩვენი აზრით, არახელსაყრელ გარემო პირობებთან შეგუების ერთ-ერთ ფორმას წარმოადგენს ერთწლოვანი სახეობების წარმოქმნა, როდესაც სასიცოცხლო ციკლის შემცირება მაღალმთის ცივ და არიდულ პირობებთან შეგუების ეფექტური საშუალებაა. ეს მოსაზრება მართებულია იმ სახეობებისათვის, როდესაც ორივე ნიშანი - პროლიფერირებული ანტიპოდები და ერთწლოვანი სასიცოცხლო ფორმა ერთდროულად გვხვდება.

ლუარა-*Swertia iberica*-ში პროლიფერირებული ანტიპოდები განსაზღვრავს თესლ-წარმოქმნის სწრაფ ტემპს, თუმცა, თვითონ მცენარე მრავალწლოვანია. ცნობილია, აგრეთვე, ერთწლოვანი *Gentiana prostrata*, რომელსაც სამი ეფემერული ანტიპოდა გააჩნია (Stolt, 1927).

შედეგად, თესლწარმოქმნის პროცესი ამ სახეობაში საკმაოდ გახანგრძლივებულია. აღნიშნული მონაცემები ადასტურებს ჩვენს მიერ ადრე გამოთქმულ მოსაზრებას იმის თაობაზე, რომ თესლკვირტისა და ჩანასახის პარკის სტრუქტურული თავისებურებები მჭიდროდაა დაკავშირებული მცენარის სასიცოცხლო ციკლთან.

ამგვარად, ჩვენს მიერ ჩატარებული კვლევის შედეგები მიუთითებენ, რომ Gentianaceae ოჯახში მდედრობითი გამეტოფიტის სტრუქტურული თავისებურებები აშკარად უკავშირდება, ერთის მხრივ, თესლკვირტის სტერილური ქსოვილების აგებულებას და, მეორეს მხრივ, მცენარის სასიცოცხლო ციკლის გარემო ფაქტორებთან ადაპტაციის ხასიათს.

თავისთავად, ჩანასახის პარკის ფორმირებისას მიმდინარე სტრუქტურული ცვლილებები ავლენს მიზეზშედეგობრივ ურთიერთკავშირს მცენარისათვის სასიცოცხლო მნიშვნელობის პროცესებთან, რომლებიც განაპირობებს მის არსებობას კონკრეტულ გარემო პირობებში და უზრუნველყოფს წარმატებულ რეპროდუქციას.

5. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს და *Gentiana pyrenaica*-ს რეპროდუქციული ფენოლოგია, თესლის განვითარება და რეპროდუქციული მაჩვენებლები განსხვავებულ ჰაბიტატებში ცენტრალურ კავკასიონზე

მესამე თავში აღწერილი მეთოდის საფუძველზე, ჩვენ შევისწავლეთ ნაღველასებრთა (*Gentianaceae*) ოჯახის ორი სახეობის ნაღველა-*Gentianella caucasea*-სა და *Gentiana pyrenaica*-ს რეპროდუქციული ეკოლოგია და ჩავატარეთ შედარებითი ემბრიოლოგიური კვლევა, რათა გაგვეჩვენებინა გარემო პირობების ზეგავლენის ეფექტი აღნიშნული სახეობების რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურაზე, ფენოლოგიასა და თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ მახასიათებლებზე. რეპროდუქცია განაპირობებს სახეობის გავრცელებას და დამაგრებას კონკრეტულ არეალში. რეპროდუქციის ეფექტურობა დამოკიდებულია საარსებო გარემოსთან ინდივიდის ადაპტაციის ხარისხზე. ვეგეტაციის პერიოდში არსებული არახელსაყრელი კლიმატური პირობები გავლენას ახდენს არა მხოლოდ მეტაბოლიზმზე და ზრდის პროცესზე, არამედ მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს რეპროდუქციის ხასიათს. თესლწარმოქმნის პროცესების შესწავლა ერთი სახეობის სხვადასხვა პოპულაციებში საშუალებას იძლევა დადგინდეს სახეობის რეაქციის ნორმის ამპლიტუდა.

კლასიკური ემბრიოლოგიის მეთოდები საშუალებას გვაძლევს შევისწავლოთ ორგანოს მორფოლოგიური და ციტოლოგიური აგებულება, მაგრამ იგი არ განიხილავს გარემო ფაქტორების გავლენის ეფექტს სტრუქტურულ თავისებურებებზე. ემბრიოლოგიური მონაცემების შესწავლისას აუცილებელია მათი როგორც სტრუქტურული ისე რაოდენობრივი მახასიათებლების თანადროული ანალიზი.

ასეთი კვლევის შედეგად შესაძლებელია დადგინდეს, თუ რა გავლენას ახდენს გარემო პირობები იმ სტრუქტურული მოდიფიკაციების წარმოქმნაზე, რომლებიც, თავის მხრივ, განაპირობებს თესლის ზომასა და რაოდენობას, რასაც გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს კონკურენტული ურთიერთობებისა და სახეობის რეპროდუქციული სტრატეგიის წარმატებით განხორციელებისათვის. გარემო პირობები და მათთან მცენარის ადაპტაციის ხარისხი, ფაქტიურად განსაზღვრავს ინდივიდთა რაოდენობას პოპულაციაში და სახეობის საერთო მდგომარეობას. ეს გავლენა განსაკუთრებით ნათლად არის გამოხატული ისეთ კლიმატურ ზონებში, სადაც მოკლე სავეგეტაციო პერიოდი და ტემპერატურის ძლიერი მერყეობა აღინიშნება. ასეთ ზონებს მიეკუთვნება არქტიკა და მაღალმთა (Larcher, 1980; Körner, Larcher, 1988).

მესამე და მეოთხე თავში მოცემულია ჩვენი კვლევის შედეგები (**Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995; Akhalkatsi, Wagner, 1996, 1997**) Gentianaceae-ს ოჯახის სახეობის თესლწარმოქმნის პროცესების ხანგრძლივობის შესახებ. შესწავლილი სახეობებიდან ერთი ნაღველა – *Gentiana pyrenaica* მრავალწლოვანი ბალახოვანი მცენარეა, ხოლო მეორე ნაღველა *Gentianella caucasea* ერთწლოვანი მონოკარპული ეფემერია. როგორც კვლევის შედეგებმა აჩვენა, აღნიშნული სახეობები განსხვავდებოდნენ თესლის მომწიფებისათვის საჭირო დროის ხანგრძლივობით. კერძოდ, ერთწლოვანი მცენარეები უფრო სწრაფად ახორციელებენ თესლის მომწიფების პროცესს, ვიდრე მრავალწლოვანი. ერთწლოვანი მცენარეების შედარებით ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლი განიხილება არახელსაყრელი გარემო პირობებისადმი ადაპტაციად.

თესლის წარმოქმნა აუცილებელია მცენარის პოპულაციის შესანარჩუნებლად. ამდენად, ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლის მქონე სახეობებმა ევოლუციის პროცესში გამოიმუშავეს სხვადასხვა სტრატეგია შთამომავლობის შესანარჩუნებლად. ძირითადი სტრატეგიული მიმართულებებია მაღალი ფენოტიპური პლასტიურობა (**Harper et al., 1970**), დაჩქარებული რეპროდუქციული ციკლი (**Bazzaz, Morse, 1991**), ფაკულტატური თვითდამტვერვა, თესლის დიდი რაოდენობით წარმოქმნა და მაღალი რეპროდუქციული წარმადობა (**Bazzaz, Morse, 1991**).

მიუხედავად მაღალი პლასტიურობისა, ერთწლოვანი და ორწლოვანი ტეროფიტები იშვიათ სასიცოცხლო ფორმას წარმოადგენს მაღალმთაში და არქტიკაში (ტყის საზღვრის ზემოთ მათი რაოდენობა ფლორის 15%-ზე ნაკლებია; (**Raunkiaer, 1934; Jackson, Bliss, 1982**).

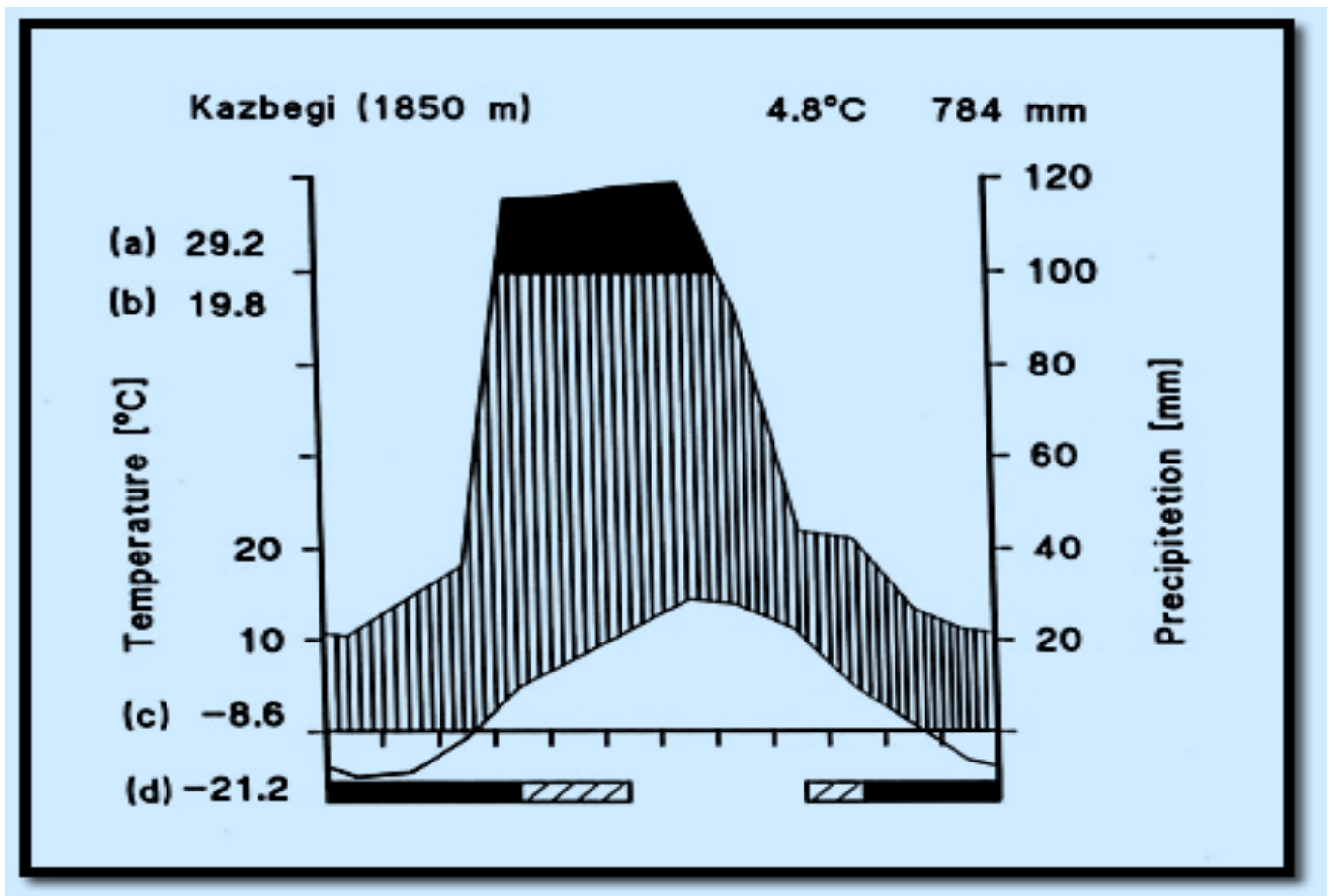
ცივი კლიმატისა და მოკლე სავეგეტაციო პერიოდის რეგიონებში გავრცელებული ეფემერული მცენარეები თავიანთ სასიცოცხლო ციკლს რამოდენიმე კვირის განმავლობაში განახორციელებს. განსაკუთრებით აღსანიშნავია გვიან მოყვავილე მცენარეები, როგორცაა *Gentianella*-ს გვარის ზოგიერთი წარმომადგენელი, რომლებიც ყვავილობას იწყებენ გვიან ზაფხულში და შესაბამისად, შემოდგომის პირველ ყინვებამდე მათ ძალიან მოკლე ინტერვალი გააჩნიათ. არსებობს მოსაზრება, რომ ეფემერული Gentianaceae-ს სახეობების ფართე გავრცელებას მაღალმთაში ხელი შეუწყო პალეოგენში და ნეოგენში მიმდინარე კონტინენტების გადანაცვლებასთან დაკავშირებულმა კლიმატურმა ცვლილებებმა. ამ პერიოდში, Gentianaceae-ს ევოლუცია ევრაზიის ჩრდილოეთ ნაწილში მიმდინარეობდა არიდულ და ცივ კლიმატთან შეგუების მიმართულებით. *Gentianella*-ს გვარი დღემდე განიცდის აქტიურ ევოლუციას, რაც განაპირობებს მის ფართე ადაპტაციის უნარს. ეს ტაქსონი გავრცელებულია მთიან რეგიონებში, ძალზე განსხვავებულ ჰაბიტატებში მთისწინებიდან სუბნივალურ სარტყლამდე. არსებობს მრავალი ეკოტიპი გასხვავებული მორფოლოგიური ნიშნებით და ყვავილობის სხვადასხვა პერიოდით გაზაფხულიდან გვიან შემოდგომამდე (**Wettstein, 1895; Zopfi, 1991; Wagner,**

Mitterhofer, 1998). ჩენი კვლევის მიზანს წარმოადგენდა შეგვესწავლა ფენოლოგია, თესლწარმოქმნის თავისებურებები და თესლის პროდუქტიულობა ნადველა-*Gentianella caucasea*-ს ოთხ, და *Gentiana pyrenaica*-ს ორ პოპულაციაში, რომლებიც იზრდებიან განსხვავებულ მცენარეულ თანასაზოგადოებებში ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლეზე. რეპროდუქციული თავისებურებები განხილულია ჰაბიტატის გარემო პირობების გათვალისწინებით.

5.1. კვლევის მეთოდика

5.1.1. კვლევის ადგილი

კვლევა ჩატარდა დაბა ყაზბეგის შემოგარენში, საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტის ყაზბეგის მაღალმთის ეკოლოგიური ცენტრის ბაზაზე. ქვედა სუბალპური ზონის მეზოკლიმატი (სურ. 5.1.) ზომიერიცივია საშუალო წლიური ტემპერატურით 5°C . ივლისსა და აგვისტოში ჰაერის დღიური საშუალო ტემპერატურაა 15°C .



სურათი 5.1. ყაზბეგის მეტეოსადგურის მონაცემების საფუძველზე შედგენილი კლიმატური დიაგრამა. (a) ჰაერის მაქსიმალური ტემპერატურა; (b) საშუალო დღიური მაქსიმუმი ყველაზე ცხელი თვისათვის; (c) საშუალო დღიური მინიმუმი ყველაზე ცივი თვისათვის; (d) ჰაერის მინიმალური ტემპერატურა; შავი სვეტი - ზამთრის ყინვების პერიოდი; დახაზული სვეტი - ლამის ყინვების პერიოდი.

წლიური ნალექი შეადგენს დაახლოებით 800 მმ. ნალექების ძირითადი რაოდენობა მოდის ადრე ზაფხულზე. სუბნივალური ზონის ზედა ზღვარზე (მეტეოროლოგიური სადგური 3650 მ ზღვის დონიდან) საშუალო წლიური ტემპერატურა შეადგენს -6.1°C . ივლისის და აგვისტოს საშუალო დღიური ტემპერატურაა 10°C .

5.1.2. კვლევის ობიექტი

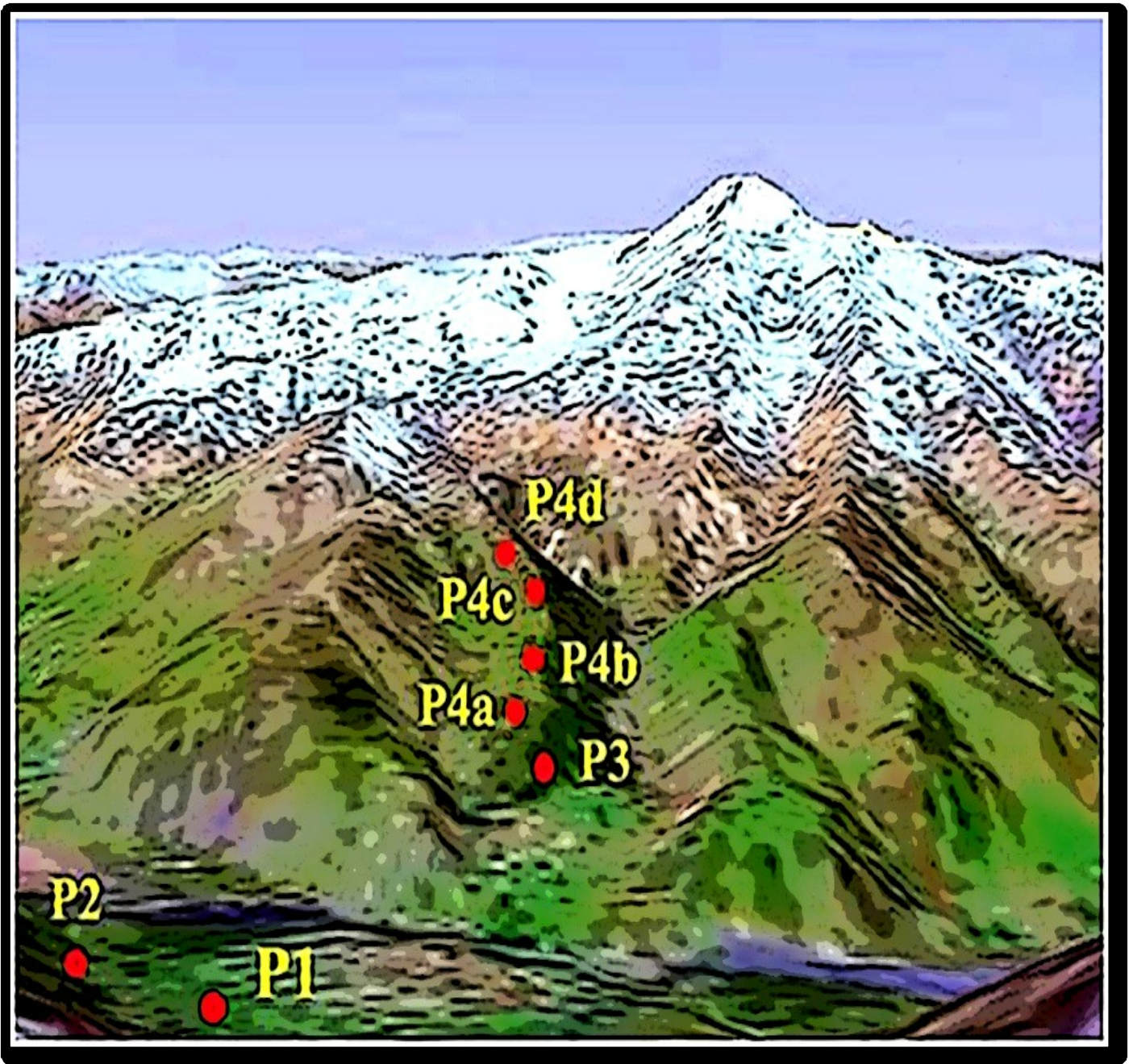
ნაღველა-*Gentianella caucasea* (Lodd. ex Sims) Holub (სინონიმია-*Gentiana caucasica* M.Bieb.) წარმოადგენს პოლიმორფულ ერთწლოვან მცენარეს, რომელიც იზრდება სუბალპურ სათიბ მდელოებზე, ცხვრის ინტენსიურ საძოვრებზე, ან მარცვლოვან ალპურ მდელოებზე, თვით სუბნივალურ სარტყელამდე. ასეთ განსხვავებულ ჰაბიტატებში მოხარდი სახეობა დაყოფილია პოპულაციებად, რომლებიც განსხვავებული მორფოლოგიური და ფენოლოგიური თავისებურებებით გამოირჩევა. იგი გავრცელებულია კავკასიაში, მცირე აზიასა და ირანში. ცენტრალურ კავკასიონზე, სადაც სიმაღლის მიხედვით გამოყოფილია შემდეგი ზონები: სუბალპური 1800-2500 მ; ალპური 2500-3000 მ და სუბნივალური 3000-3600 მ, ეს სახეობა გვხვდება მარცვლოვან მდელოებზე 1800 მ-დან 3200 მ სიმაღლემდე ზღვის დონიდან. ამ ჰაბიტატების გარემო პირობების, მცენარეთა მორფოლოგიური და ფუნქციური ტიპების, და მცენარეთა თანასაზოგადოებების შემადგენლობის და პროდუქტიულობის დეტალური აღწერა მოცემულია ლიტერატურაში (Нахуцришвили, 1971; Nakhutsrishvili, 2003). მასალა შევაგროვეთ ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს სხვადასხვა პოპულაციებიდან, რომლებიც მდებარეობს 1900 მ-სა და 2700 მ სიმაღლეთა შორის (სურ. 5.2). ჰაბიტატები 1 და 2 მდებარეობს მდ. თერგის აღმოსავლეთით, მთ. ყუროს ფერდობებზე, რომელიც აგებულია იურული პერიოდის ფიქალისა და ქვიშაქვისაგან. ჰაბიტატები 3 და 4 არის მდ. თერგის დასავლეთით, მთ. ყაზბეგის მასივის ფერდობებზე, რომელიც ვულკანური წარმოშობისაა და შედგება გრანიტის და ბაზალტისაგან.

5.1.3. ჰაბიტატი-P1

პოპულაცია ერთი (P1) იზრდება სუბალპურ სათიბ-საძოვრად მდელოზე, 1900 მ ზღვის დონიდან, ვაკე ადგილი ($5-8^{\circ}\text{C}$ დახრილობა), სამხრეთის ექსპოზიცია, ზომიერად ტენიანი და ქარისაგან დაცულია. სადაც დომინანტი სახეობაა შვრიელა-*Bromus variegatus* M.Bieb. (სინონიმია *Bromopsis variegata* (M.Bieb.) Holub) და ნამიკრეფია-*Agrostis vinealis* Schreb. (სინონიმია-*Agrostis planifolia* K.Koch). მცენარეთა დაფარულობა 100%-ია, ბალახეულობის საშუალო სიმაღლე შეადგენს 25-30 სმ-ს. ამ ჰაბიტატში ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს ინდივიდები, სხვა პოპულაციებთან შედარებით, უფრო მაღალია (ცხრილი 5.1).

5.1.4. ჰაბიტატი-P2

1930-1940 მ წლების დონიდან, დამრეცი ფერდობი (30°C დახრილობა), ჩრდილოეთი ექსპოზიცია, ზომიერად მშრალი და ქარიანი. პოპულაცია 2 (P2) იზრდება წივანას ტიპის ცხვრის სამოვარზე. დომინანტი სახეობებია ლერწამქუჩი-*Festuca varia* Haenke (Poaceae) და ისლი-*Carex tristis* M.Bieb. (Cyperaceae). მცენარეთა დაფარულობა შეადგენს 80%-ს, ბალახეულობის საშუალო სიმაღლეა 5-8 სმ. ჰაბიტატი-2-ში ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს ინდივიდები, ყველა სხვა პოპულაციებს შორის, ყველაზე პატარაა.



სურათი 5.2. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს შესწავლილი პოპულაციების ადგილმდებარეობა დ. ყაზბეგის მდინარეში.

ცხრილი 5.1. მცენარის სიმაღლე და ყვავილების რიცხვი ერთ მცენარეზე ნადველა-*Gentianella caucasea*-ს პოპულაციებში (P). საშუალო და სტანდარტული გადახრა. n=20.

პოპულაცია	საშუალო სიმაღლე ზღვის დონიდან (მ)	მცენარის სიმაღლე (სმ)	ყვავილების რიცხვი ერთ მცენარეზე
P1	1900	18,1±3,7	12,1±6,2
P2	1935	5,7±1,2	5,1±3,8
P3	2100	17,2±5,6	8,4±2,5
P4a	2225	7,0±2,2	5,2±3,6
P4b	2375	7,1±2,5	5,7±3,0
P4c	2525	7,6±1,3	7,0±4,7
P4d	2725	8,5±2,1	5,6±3,9

5.1.5. ჰაბიტატი-P3

2100-2105 მ ზღვის დონიდან, ოდნავ დამრეცი ფერდობი (15°C დახრილობა), ჩრდილო-დასავლეთი ექსპოზიცია, ტენიანი და ქარისგან დაცული ადგილია, არყნარით-*Betula litwinowii* Doluch. (Betulaceae) გარშემორტყმული. პოპულაცია 3 (P3) იზრდება მეორად სუბალპურ სათიბ მდელოზე Poaceae დომინანტი სახეობებით ლერწამქუჩი-*Festuca varia* და *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. მცენარეთა დაფარულობა 100%-ია. ბალახეულობის საშუალო სიმაღლეა 25-30 სმ.

5.1.6. ჰაბიტატი-P4a,b,c,d

წარმოადგენს ტრანსექტას 2200 მ-დან 2700 მ-მდე სიმაღლეზე ზღვის დონიდან. სამხრეთ-აღმოსავლეთის ექსპოზიციის ფერდობია, დახრილობა მერყეობს 15°C-დან 40°C-მდე. ჰაბიტატი ზომიერად მშრალია და ქარიანი. პოპულაცია 4a (P4a, 2200-2250 მ) და 4b (P4b, 2350-2400 მ) მდებარეობს სუბალპურ მდელოზე, რომელიც ძროხის საძოვარია, 4c (P4c, 2500-2550 მ) და 4d (P4d, 2700-2750 მ) კი ალპურ მარცვლოვან მდელოზე. მცენარეულობის ტიპი ამ ნაკვეთზე წარმოდგენილია Nardetum-Caricetum თანასაზოგადოებით, სადაც დომინირებს ძიგვა-*Nardus stricta* L. (Poaceae), *Kobresia capillifolia* (Decne.) C.B. Clarke და *Kobresia humilis* (C.A. Mey. ex Trautv.) Serg. (Cyperaceae). მცენარეთა დაფარულობა 90-95%-ია, ბალახეულობის სიმაღლე 5-7 სმ.

5.1.7. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს

მრავალწლოვანი პოლიკარპული, კორდიანი ბალახოვანი მცენარეა. ყვავილი ერთია, კენწრული. გავრცელებულია ევროპაში, მცირე აზიაში, აღმოსავლეთ ანატოლიაში, ირანში. იზრდება სუბალპურ და ალპურ სარტყელში, მდელოებზე. 2000-3500 მ. სიმაღლეზე. ყვავილობს ივნის-ივლისში, მეორადი ყვავილობა შესაძლებელია აგვისტო-ოქტომბერში. ცენტრალურ კავკასიონზე, ძირითადად, სუბალპურ და ალპურ მდელოებზე იზრდება.

5.1.8. პოპულაცია P1

მდებარეობს ტრანსექტაზე სამების ეკლესიის უკან მყინვარწვერის მიმართულებით 2200-2500 მ-ს შორის (სურ. 5.3). მცენარეები სუბალპურ მდელოზე თანაბრად არიან განაწილებულნი, მდელო წარმოადგენს ძროხის საძოვარს. ვეგეტაციის პერიოდი ამ მრავალწლოვანი მცენარისათვის საკმაოდ ხანგრძლივია. პოპულაციაში ინდივიდები სხვადასხვა დროს ყვავილობენ. ახალი კოკრები წარმოიქმნება ყლორტის წვეროებზე 6-7 კვირის განმავლობაში, ივნის-ივლისის განმავლობაში.



სურათი 5.3. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს შესწავლილი პოპულაციების ადგილმდებარეობა და ყაზბეგის მიდამოებში.

5.1.9. პოპულაცია P2

წარმოადგენს პირველის გაგრძელებას ტრანსექტაზე 2700-2800 მ (სურ. 5.3). იგი იზრდება ალპურ მარცვლოვან მდელოზე. ის უფრო გვიან ყვავილობს, ვიდრე პირველი პოპულაცია, ივლის-აგვისტოში.

5.1.10. საველე დაკვირვებები და მასალის შეგროვება

1992-1993 წწ სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში, შესწავლილი იქნა ფენოლოგიური სტადიების ხანგრძლივობა. დაკვირვება ხორციელდებოდა 2-3 დღის ინტერვალით თვითოეულ პოპულაციაში. ინდივიდები მონიშნული იყო და მასალის აღების დღეს ერთი ინდივიდიდან ფიქსირდებოდა 5 კოკორი, ყვავილი ან ნაყოფი, სტადიის მიხედვით. ერთ ჯერზე ვაფიქსირებდით 20 ინდივიდიდან შეგროვილ მასალას. განსაზღვრული იყო შემდეგი ფენოლოგიური სტადიები: კოკორი, დამტკერვა, ნაყოფის განვითარება, ნაყოფის მომწიფება და თესლის გავრცელება. მცენარის საშუალო სიმაღლე და ყვავილების რიცხვი ისაზღვრებოდა 20 ინდივიდზე, თვითოეულ პოპულაციაში.

5.1.11. ემბრიოლოგიური კვლევა

განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე ყვავილებსა და ნაყოფებს ვაფიქსირებდით FPA50-ში (ფორმალინი პროპიონის მჟავა-50% ეთანოლი, 5:5:90). მასალას ვინახავდით 70% ეთილის სპირტში, ხოლო მწიფე თესლები ინახებოდა ალუმინის ფოლგაში. თესლკვირტებსა და თესლებს ვაცალკევებდით ნასკვიდან და ვათავსებდით სასაგნე მინაზე ჰერის (Herr, 1971) ხსნარში. დაკვირვებას ვაწარმოებდით Reichert-ის ფირმის მიკროსკოპით, რომელსაც ჰქონდა დიფერენციალური ინტერფერენციული კონტრასტული ოპტიკა (DIC). მასალის თვითოეული სინჯიდან ოკულარ მიკრომეტრის გამოყენებით, $\times 100$ გადიდებაზე, ვზომავდით 5 ყვავილიდან აღებული დაახლოებით 30 თესლკვირტის და თესლის სიგრძეს, სიგანეს და სისქეს. დეგენერირებული თესლკვირტების იდენტიფიცირებას ვახდენდით მიკროსკოპში და ცალ-ცალკე ვადგენდით ანომალური (ჩანასახის პარკი არ ფორმირდება ან სხვა დარღვევებს აქვს ადგილი მეგაგამეტოფიტის ფორმირებისას) და აბორტული (გაუნაყოფიერებელი თესლკვირტები და თესლი, სადაც ჩანასახის განვითარება შეფერხდა განვითარების რომელიმე სტადიაზე) თესლკვირტების რიცხვს. ეს მაჩვენებელი გამოისახებოდა, როგორც თესლკვირტების საერთო რიცხვის პროცენტი. თესლის გამონასკვის პროცენტი განისაზღვრებოდა, როგორც შეფარდება ნორმალურად განვითარებულ თესლებსა და ნასკვში

წარმოქმნილი თესლკვირტების საერთო რიცხვს შორის. მიკროსკოპის საშუალებით განისაზღვრებოდა თვითეული ბუტკოს დინგზე მიმაგრებული მტვრის მარცვლების რიცხვი. დამტვერვის ხარისხი შეფასებული იყო დამტვერვის ინდექსის (დი) საშუალებით, რომელიც განისაზღვრებოდა შემდეგნაირად: 0-200 მტვრის მარცვალი/დინგზე: დი=1; 200-400: დი=2; 400-600: დი=3; და 600-ზე მეტი: დი=4.

5.1.12. მონაცემთა დამუშავება და სტატისტიკური ანალიზი

მონაცემთა ყოველი რიცხვთა მწკრივისათვის გამოითვლებოდა საშუალო და სტანდარტული გადახრა. პოპულაციებს შორის განსხვავებული პარამეტრების შედარებისას გამოყენებული იყო ერთრიგიანი ANOVA (სტატისტიკური პროგრამა SPSS) მნიშვნელოვანი განსხვავების გამოსათვლელად ($P < 0.05$, სტუდენტ-ნიუმან-კოილის ტესტი). ემბრიომეტრული მონაცემების ანალიზს ვახდენდით სპეციალური კომპიუტერული პროგრამის საშუალებით (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995). თესლის მოცულობა გამოთვლილი იყო, როგორც მისი პარამეტრებით მიღებული ელიპსოიდის მოცულობა.

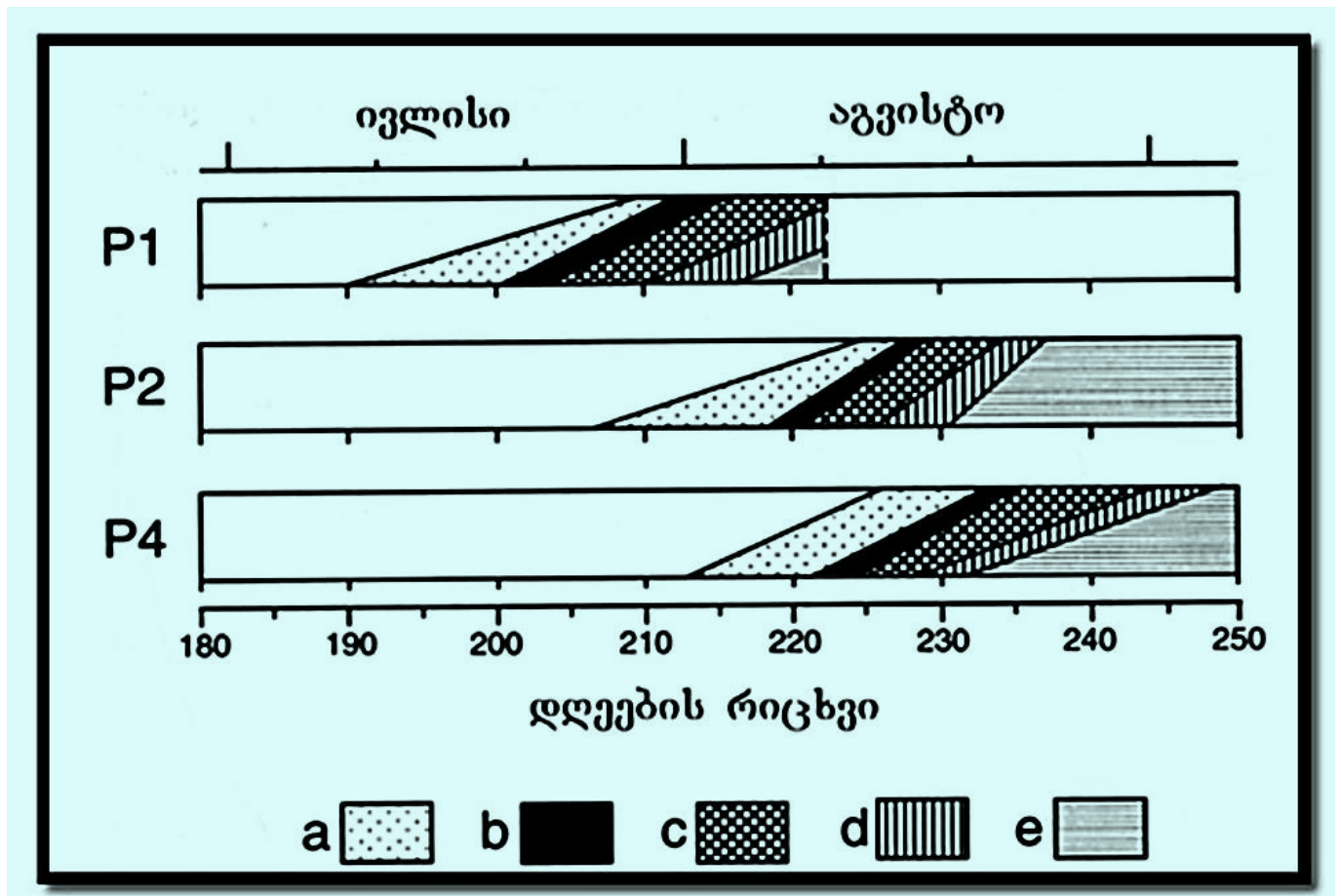
5.2. შედეგები

5.2.1. ფენოლოგია და რეპროდუქციული ბიოლოგია

5.2.1.1. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს: ერთწლოვანი *Gentianella caucasea* სრულ სასიცოცხლო ციკლს ახორციელებს 4-5 კვირის განმავლობაში. უკვე რამოდენიმე ფოთლის ჩამოყალიბების შემდეგ ფორმირდება ყვავილის კენწრული პრიმორდიუმი. ღეროს სიმადლეში ზრდის პარალელურად ახალი კოკრები წარმოიქმნება ბაზიპეტალურად, გვერდითი ყლორტების იდლიებში.

პრეფლორაციული პერიოდი (ანუ დრო პრიმორდიუმის წარმოქმნიდან ყვავილის გაშლამდე; Molau, 1993) მერყეობს 9-13 დღეს შორის სხვადასხვა პოპულაციაში (სურ. 5.4). ერთი პოპულაციის ფარგლებში ყველა ინდივიდი ერთდროულად ყვავილობს. შესაძლებელია გამოვლინდეს რამოდენიმე გვიან მოყვავილე ინდივიდი, ეს ძირითადად იმ მიკროჰაბიტატებში მოზარდი მცენარეებია, სადაც თოვლის საფარი უფრო დიდ ხანს შენარჩუნდება.

სახეობა პროტანდრულია. კოკორის გაშლის მომენტში დინგის ნაკვთები კვლავ ერთმანეთთან მიწებებული რჩება და გადაიხსნება მხოლოდ ყვავილის სრული გაშლის შემდეგ. დამტვერვა ხორციელდება მხოლოდ მზიან ამინდში.



სურათი 5.4. რეპროდუქციული ფენოფაზები ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს P1, P2 და P4 პოპულაციებისათვის 1993 წლის მონაცემებით. პოპულაცია P3-ის ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა ემთხვევა P4-ის მონაცემებს. ფენოფაზები: a - კოკორი; b - დამტვერვა; c - გვირგვინის ჭკნობა და ნაყოფის დაგრძელება; d - ნაყოფის მომწიფება; e - ნაყოფის გახსნა და თესლის გავრცელება. P1-ში ფენოფაზის ადრეული შეწყვეტა გამოწვეულია პოპულაციის მოთიბებით.

წვიმიან ამინდში ყვავილი დახურულია და შეიძლება დაუმტვერავი დარჩეს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში. ცალკეული ყვავილის დამტვერვას საშუალოდ 2-5 დღე სჭირდება ამინდისა და დამამტვერიანებლის ვიზიტის მიხედვით. აპიკალური ყვავილის დამტვერვის შემდეგ ახალი პრიმორდიუმების წარმოქმნა აღარ ხორციელდება. ამ დროისათვის უკვე არსებული პრიმორდიუმები აგრძელებენ დიფერენციაციას და რამოდენიმე ბაზალური კოკორის გარდა ყველა ამთავრებს განვითარების სრულ ციკლს.

პირველი ყვავილის გაშლიდან 6-10 დღის შემდეგ, ერთ მცენარეზე შესაძლებელია სხვადასხვა ფენოლოგიურ სტადიაზე მყოფი ყვავილების ნახვა კოკორიდან დაჭკნობამდე. დამტვერვიდან 11-15 დღის შემდეგ გაშლილი ყვავილები იშვიათია და ჭარბობს მწვანე ნაყოფები.

თესლის განვითარებისას კოლოფი გრძელდება და მისი თავი დამჭკნარი გვირგვინიდან ამოყოფილია სიგრძის დაახ. 1/5-ზე. მწიფე კოლოფის წვერი იხსნება ნაყოფის ფოთლების

კიდების გასწვრივ და თესლი ძირს ცვივა. სხვადასხვა პოპულაციაში გახსნილი კოლოფები ნანახი იყო ყვავილობის დაწყებიდან 16-20 დღის შემდეგ. თესლის გავრცელების პერიოდში მცენარის ვეგეტატიური სხეული იწყებს ჭკნობას და მთლიანად ხმება. თესლი გამოიზამთრებს ნიადაგის ზედაპირულ შრეში, თოვლის საფარველის ქვეშ.

ნალველა-*Gentianella caucasea*-ს შესწავლილი პოპულაციები განსხვავდებიან რეპროდუქციული პერიოდების ხანგრძლივობით და დაწყების დროის მიხედვით (სურ. 5.4). P1 და P2 პოპულაციებს, რომლებიც მ. ყუროს ფერდობებზე იზრდება, სჭირდება სულ მცირე, 24-25 დღე კოკორის ჩამოყალიბების, ყვავილობისა და თესლის მომწიფებისათვის. P1, რომელიც მზიან ადგილზე იზრდება, სადაც თოვლი ადრე დნება, 18 დღით ადრე ყვავილობს, ვიდრე P2, რომელიც ჩრდილოეთ ფერდობზე ხარობს. P3 და P4 ყვავილობას იწყებს P2-ზე 3-4 დღით გვიან, მაგრამ სჭირდება მხოლოდ 18 დღე რეპროდუქციული პროცესის დასასრულებლად. ფაქტიურად არ გამოვლინდა რაიმე სხვაობა ფენოლოგიური სტადიების ხანგრძლივობის თვალსაზრისით P4-ის 2200 და 2700 მ სიმაღლეებს შორის აღებულ მასალაში.

5.2.1.2. ნალველა-*Gentiana pyrenaica*-ს: ყვავილობის ინიციაცია ინდივიდურად მიმდინარეობს პოპულაციაში და გრძელდება რამოდენიმე კვირა. შესაბამისად, პოპულაციის ყვავილობის პერიოდი გახანგრძლივებულია. ყვავილები იხსნება მზიან ამინდში, მაგრამ დინგი ახლად გახსნილ ყვავილში დიდხანს რჩება დახურული.

წვიმიან ამინდში ყვავილი იხურება, რომლის დროსაც გვირგვინი სპირალურად ეხვევა. სანექტრეები განლაგებულია ბუტკოს ძირში. დამტვერვა ხდება მწერების საშუალებით. ნალველა-*Gentianella caucasea*-საგან განსხვავებით, ნალველა-*Gentianella pyrenaica*-ს გააჩნია გრძელი გინოფორა და მოკლე ნასკვი. დინგი შებუსვლია.

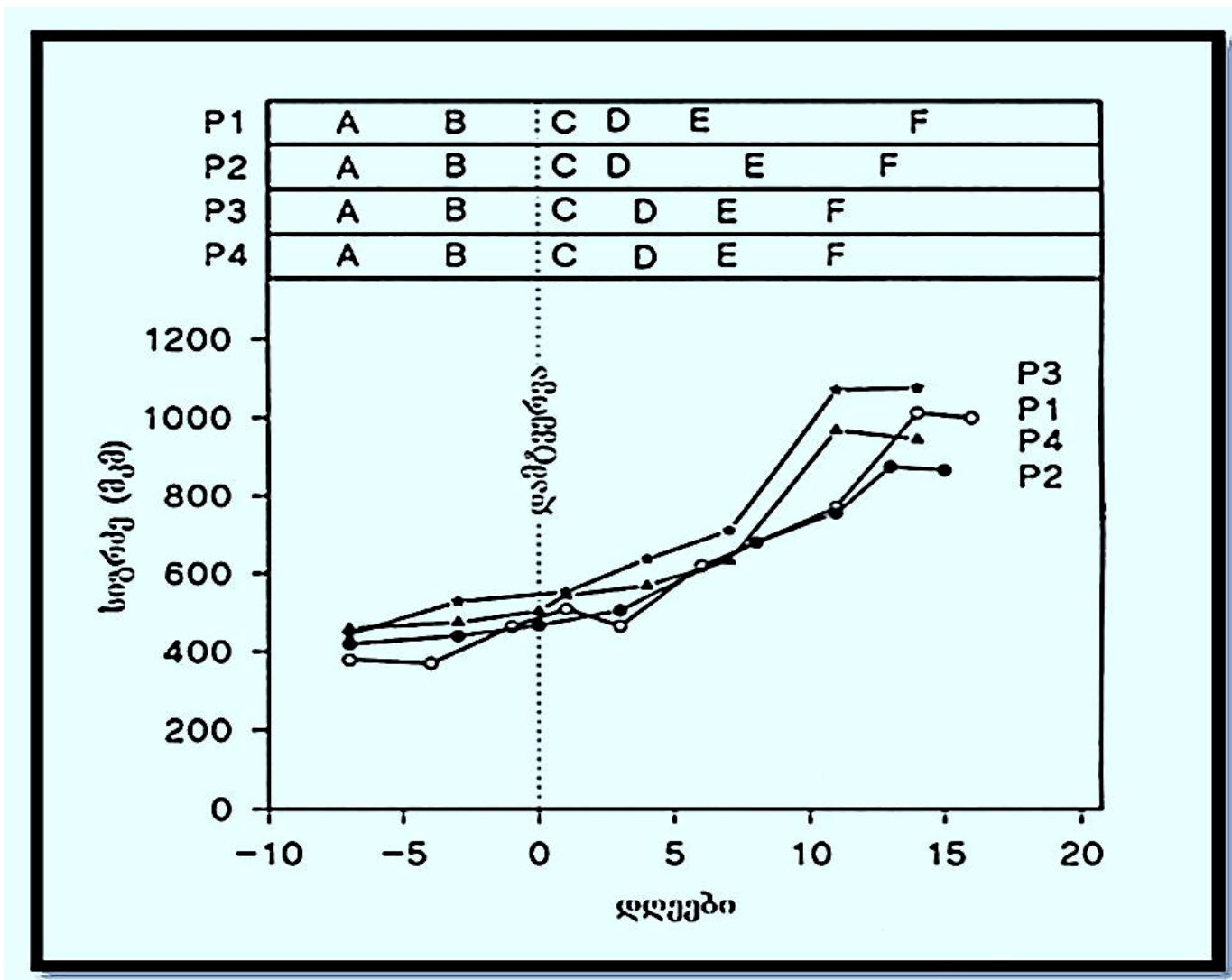
მტვრის მარცვლები, ძირითადად, დინგის ნაპირებზეა მიმაგრებული. დამტვერვის შემდეგ ყვავილი იხურება და ბუტკო მთლიანად დაფარულია გვირგვინით. თესლების მომწიფებისას სიგრძეში იზრდება მხოლოდ გინოფორა,

ნასკვი კი მხოლოდ სიგანეში მატულობს. შედეგად, ნაყოფი იღებს დისკოსებურ ფორმას. ზრდა ხორციელდება ნაყოფის ფოთლების შეზრდილი ნაპირების გასწვრივ. ამ ადგილას არ გვხვდება თესლები. გინოფორი იზრდება სიგრძეში და ნასკვი მთლიანად ამოდის გვირგვინის ზემოთ.

თესლების მომწიფების შემდეგ, კოლოფი გინოფორამდე იხსნება შეზრდილი ნაყოფის ფოთლების ნაპირების გასწვრივ და თესლები ცვივა. თესლის გაღივება ხორციელდება შემდეგ წელს თოვლის საფრის ქვეშ, გამოზამთრების მერე.

5.2.2. თესლის განვითარება

5.2.2.1. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს: დადგინდა თვითოეული ფენოლოგიური სტადიის შესატყვისი ემბრიოლოგიური ფაზა. ახლად წარმოქმნილ კოკორში (4-6 მმ სიგრძის) ჩანს თესლკვირტის პრიმორდიუმი, რომელსაც ნასკვის პლაცენტაზე მიმაგრებული პატარა გამონაზარდის ფორმა აქვს. თესლკვირტის რიცხვი იზრდება ნასკვის სიგრძეში ზრდასთან ერთად. თესლკვირტის პრიმორდიუმის 90°C-ით შემოტრიალების შემდეგ ყალიბდება ჰემიტროპული თესლკვირტი, რომელიც შედგება ერთი ინტეგუმენტისა და ნუცელუსისაგან. ეს პროცესი გრძელდება 5 ან 6 დღე. 8-9 მმ სიგრძის კოკორში მიმდინარეობს მეგასპორო- და მეგაგამეტოგენეზი, რომელიც 2-3 დღეს გრძელდება (სურ. 5.5 ფაზა A).



სურათი 5.5. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს თესლის ზრდა სიგრძეში განვითარების სტადიებზე შესწავლილ პოპულაციებში. ნულოვანი დღე არის ყვავილის გაშლის და დამტვერვის სტადია. ემბრიოლოგიური სტადიები აღნიშნულია ლათინური ასოებით ფაზა: A - მეგაგამეტოგენეზი; B - ჩანასახის პარკის ფორმირება; C - განაყოფიერება; D - პროემბრიო და ბირთვული ენდოსპერმი; E - სფეროსებრი ჩანასახი და უჯრედული ენდოსპერმი; F - გულისებრი ჩანასახი, თესლის მომწიფება. მონაცემები მნიშვნელოვნად განსხვავებულია პოპულაციებს შორის, $P < 0,01$. $n=30$.

10-12 მმ სიგრძის კოკორში ჩანასახის პარკი განიცდის შემდგომ ცვლილებებს. ანტიპოდების რიცხვი იზრდება 9-მდე ან 16-მდე. ანტიპოდების ზომაში ზრდა იწვევს თვით ჩანასახის პარკის ზრდას და სრულად ფორმირებული ჩანასახის პარკი თითქმის მთლიანად იკავებს თესლკვირტს. ამ პროცესს სჭირდება 1-2 დღე (**ფაზა B**). განაყოფიერება ხორციელდება თითქმის დამტვერვისთანავე (**ფაზა C**). განაყოფიერების შემდეგ ენდოსპერმის ბირთვი შესვენების გარეშე იწყებს დაყოფას და დასაბამს აძლევს ბირთვულ ენდოსპერმს. პირველი მიტოზური გაყოფები სინქრონულია. 7 მიტოზის შედეგად წარმოიქმნება 128 ბირთვი, რომელთა ფორმირების შემდეგ ხდება ენდოსპერმის გაუჯრედება. ზიგოტის მიტოზური გაყოფა ხორციელდება 8-ბირთვიანი ენდოსპერმის სტადიაზე. თესლის განვითარების ეს საწყისი ფაზები ძალიან სწრაფად, ყვავილის დაქვანობასთან ერთად მიმდინარეობს. პოპულაციის მიხედვით, განაყოფიერებიდან 3-6 დღის შემდეგ თესლკვირტი უკვე შეიცავს უჯრედულ ენდოსპერმს და რამოდენიმე უჯრედიან პროემბრიოს (**ფაზა D**). განაყოფიერებიდან 6-10 დღის შემდეგ თესლი იზრდება ენდოსპერმის ქსოვილის ზრდის ხარჯზე (**ფაზა E**) და, შესაბამისად, ნაყოფის სიგრძეც მატულობს. ამ დროს ჩანასახი განვითარების სფეროსებურ სტადიაზეა. შემდგომი 5 დღის განმავლობაში თესლში მიმდინარეობს საბოლოო შევსების და მომწიფების პროცესი (**ფაზა F**). მწიფე თესლი შეიცავს ჩანასახს გულისებრ სტადიაზე, ენდოსპერმს და თესლის გარსს. პოპულაციების მიხედვით თესლის გავრცელება ხდება დამტვერვიდან 16-20 დღის შემდეგ. თესლის სიგძეში ზრდის პერიოდი ვარირებდა პოპულაციებს შორის (**სურ. 5.5**). პირველ და მე-2 პოპულაციებში თესლებს მეტი დრო სჭირდებოდა მომწიფებისათვის, ვიდრე მე-3 და მე-4 პოპულაციაში. მე-4 პოპულაციის სხვადასხვა მიკროჰაბიტატებში შეგროვილი მასალის შედარებითმა ანალიზმა, როგორც ფენოლოგიის შემთხვევაში, აქაც არანაირი სხვაობა არ მოგვცა. ჰაბიტატის ეფექტი აშკარა იყო თესლის მოცულობაზე (**ცხრილი 5.2**): P3-ის მცენარეები წარმოქმნის უფრო დიდი ზომის თესლებს, ვიდრე სამოვარზე და დაბალბალახოვან მცენარეულობაში მოზარდი ინდივიდები.

5.2.2.2. ნადველა-*Gentiana pyrenaica*-ს: ფენოფაზების ხანგრძლივობის დადგენა პოპულაციისათვის არ ხერხდება, რადგან ინდივიდების ყვავილობა ასინქრონულია. მხოლოდ სხვადასხვა ინდივიდებზე ჩატარებული დაკვირვების შედეგად შეიძლება დადგინდეს ფაზის საშუალო ხანგრძლივობა. ყვავილის პრიმორდიუმების ჩასახვა ჩვენ არ შეგვისწავლია. დაკვირვება პოპულაციაზე დაიწყო მაშინ, როცა კოკრები უკვე ჩამოყალიბებული იყო.

1-10 დღე: ფენოლოგიური სტადია წარმოდგენილია მხოლოდ კოკრებით. თესლკვირტები ყალიბდება პლაცენტაზე ნაყოფის ფოთლების შერწყმული კიდეების გასწვრივ. ისინი მხოლოდ ერთი ინტეგუმენტიტაა დაფარული. ზრდის პროცესში პრიმორდიუმი შემობრუნდება **180°C**–

ით და წარმოიქმნება ანატროპული თესლკვირტი, რომელიც შედგება 8-9 შრიანი ინტეგუმენტის, 4-5 შრიანი ნუცელუსისა და არქესპორიუმის უჯრედისაგან. მეგასპორო- და მეგაგამეტოგენები კოკორში იწყება, მაგრამ ჩანასახის პარკის ფორმირება ყვავილის გახსნის შემდეგ მთავრდება. გინოფორი მოკლეა. ერთ ინდივიდში კოკრის ფაზა დაახლოებით 10 დღე გრძელდება, პოპულაციაში კი - 40 დღე.

11-15 დღე: გახსნილ ყვავილში ბუტკო დამტვერვისათვის მზად არ არის. დინგის ნაკვთები დახურულია მანამ, სანამ თესლკვირტში ჩანასახის პარკის მომწიფების პროცესი არ დასრულდება. ერთ ნასკვში მდებარე სხვადასხვა თესლკვირტში შეიძლება გვხვდებოდეს მეგასპორო- და მეგაგამეტოგენების სხვადასხვა სტადია. თუმცა, დინგი იხსნება მხოლოდ მაშინ, როცა ყველა თესლკვირტში დასრულდება ჩანასახის პარკის მომწიფების პროცესი. მტვრის მარცვლები კი ყვავილის გახსნის მომენტისთვის მომწიფებულია, რაც განსაზღვრავს ამ სახეობის პროტანდრულობას და ჯვარედინ დამტვერვას. ყვავილი გახსნილი რჩება დამტვერვამდე, რასაც განსხვავებული დრო სჭირდება, ჩვეულებრივ 3-დან 10 დღემდე, ამინდისა და დამამტვერიანებლების ვიზიტის მიხედვით.

16-20 დღე: დამტვერვის შემდეგ ყვავილი ჭკნობას იწყებს. ამ დროს ყვავილი იხურება და გვირგვინი მთლიანად ფარავს ბუტკოს. განაყოფიერების შემდეგ ვითარდება ბირთვული ენდოსპერმი, რომელშიც უჯრედის გარსის ფორმირება იწყება 128 ბირთვის წარმოქმნის შემდეგ. ამ სტადიამდე არ იყოფა ზიგოტაც. ამ დროს ნაყოფი ზომამდე არ იმატებს. ფაზის ხანგრძლივობა 7-10 დღეა.

21-30 დღე: თესლის მომწიფების პროცესის დროს, უპირველეს ყოვლისა, ადგილი აქვს ნაყოფის აქტიურ ზრდას. გინოფორი მნიშვნელოვნად გრძელდება და ნასკვს ამოწევს გვირგვინის ზემოთ. ნასკვი იზრდება სიგანეში და ხდება დისკოსებრი, გამობერილი ნაპირებით. თესლი ზომამდე იმატებს. იგი შეიცავს უჯრედულ ენდოსპერმს და ჩანასახს ადრეულ ტორპედოს სტადიაზე. ინტეგუმენტის გარე შრისაგან წარმოიქმნება თესლის გარსი, ზედაპირის სპეციფიური სტრუქტურით. თესლის ზომამდე მატების გამო, ნასკვში მათი ხაზური განლაგება იცვლება და ისინი მოუწესრიგებლად არიან მოთავსებული. ფაზა გრძელდება 10-12 დღე.

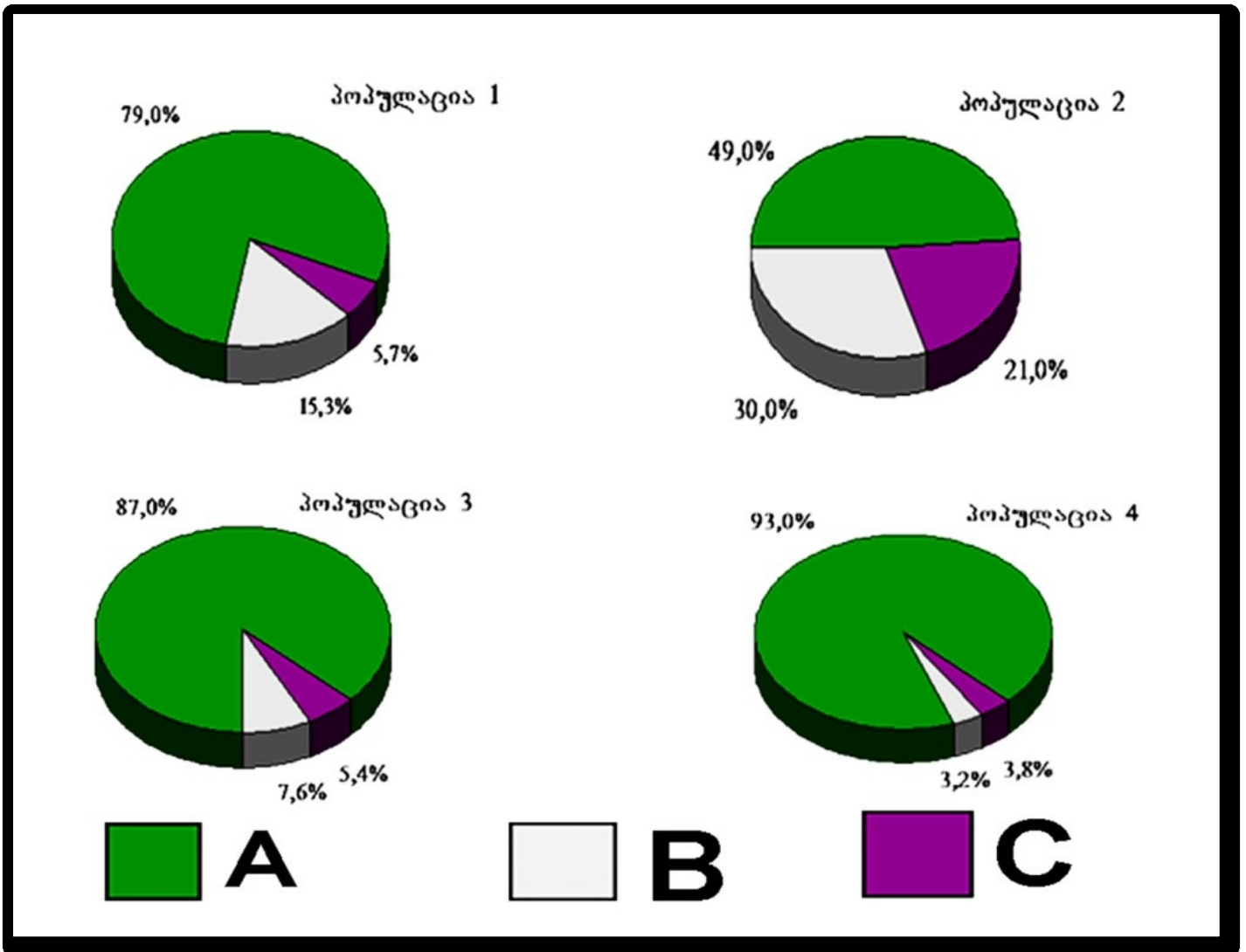
31-40 დღე: თესლის გავრცელებას განაპირობებს ნაპირების გასწვივ კოლოფის გინოფორამდე გახსნა. კოლოფი ამ დროს ყვავილის დამჭკნარი ჯამისა და სპირალურად დახვეული გვირგვინის ზემოთ არის მოთავსებული. კოლოფის გახსნის შემდეგ თესლები მთლიანად ცვივა, გამოიზამთრებს მიწის ზედაპირზე და გაღვივდება შემდეგ წელს.

ცხრილი 5.2. თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში (საშუალო და სტანდარტული გადახრა) - თავდაპირველად ფორმირებული, ანომალური, აბორტული და ნორმალურად განვითარებული თესლკვირტები; თესლის გამონასკვის და დამტვერვის ინდექსი და თესლის საშუალო მოცულობა (მმ³) *Gentianella caucasea*-ს პოპულაციებში. თესლის გამონასკვის ინდექსი გამოთვლილია, როგორც ნორმალურად განვითარებული თესლკვირტების რიცხვის შეფარდება თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვთან. ერთიდაიგივე ასოებით ცხრილში მარკირებულია ის მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან ($P>0,05$) რიცხვთა მწკრივში. განსხვავებული ასოებით აღნიშნულია მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდება ($P<0,001$) მწკრივში. $n=20$.

პოპულაცია ნიშანთვისება	P1	P2	P3	P4A	P4B	P4C	P4D
თესლკვირტების საერთო რიცხვი ერთ ნასკვში	112,2 ±8,9 a	81,9 ±13,2 b	114,4 ±8,8 a	88,0 ±16,9 bc	94,9 ±17,3 c	95,6 ±10,8 c	92,0 ±10,4 b,c
ანომალური თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში	6,4 ±7,9 a	17,2 ±17,8 b	6,1 ±8,8 a	4,0 ±3,7 a	3,2 ±4,6 a	5,3 ±6,7 a	0,9 ±1,2 a
აბორტული თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში	17,6 ±27,7 ab	24,5 ±16,8 a	8,5 ±19,8 bc	1,9 ±4,2 bc	1,4 ±3,5 bc	2,7 ±4,6 c	6,2 ±17,1 bc
ნორმალურად განვითარებული თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში	88,2 ±28,0 a	40,3 ±25,4 b	99,7 ±26,3 a	82,1 ±14,7 a	90,3 ±19,4 a	87,6 ±14,9 a	84,0 ±20,4 a
თესლის გამონასკვის ინდექსი	0,79	0,49	0,87	0,95	0,95	0,92	0,92
თესლის მოცულობა (მმ ³)	0,21 ±0,06 a	0,20 ±0,02 a	0,33 ±0,04 b	0,19 ±0,03 a	0,21 ±0,03 a	0,19 ±0,02 a	0,18 ±0,02 a
დამტვერვის ინდექსი	2,3 ±0,7 a	1,8 ±0,4 b	2,5 ±0,7 a	2,8 ±0,4 a	2,4 ±0,8 a	2,6 ±0,7 a	2,8 ±0,9 a

5.2.3. რეპროდუქციული მაჩვენებლები

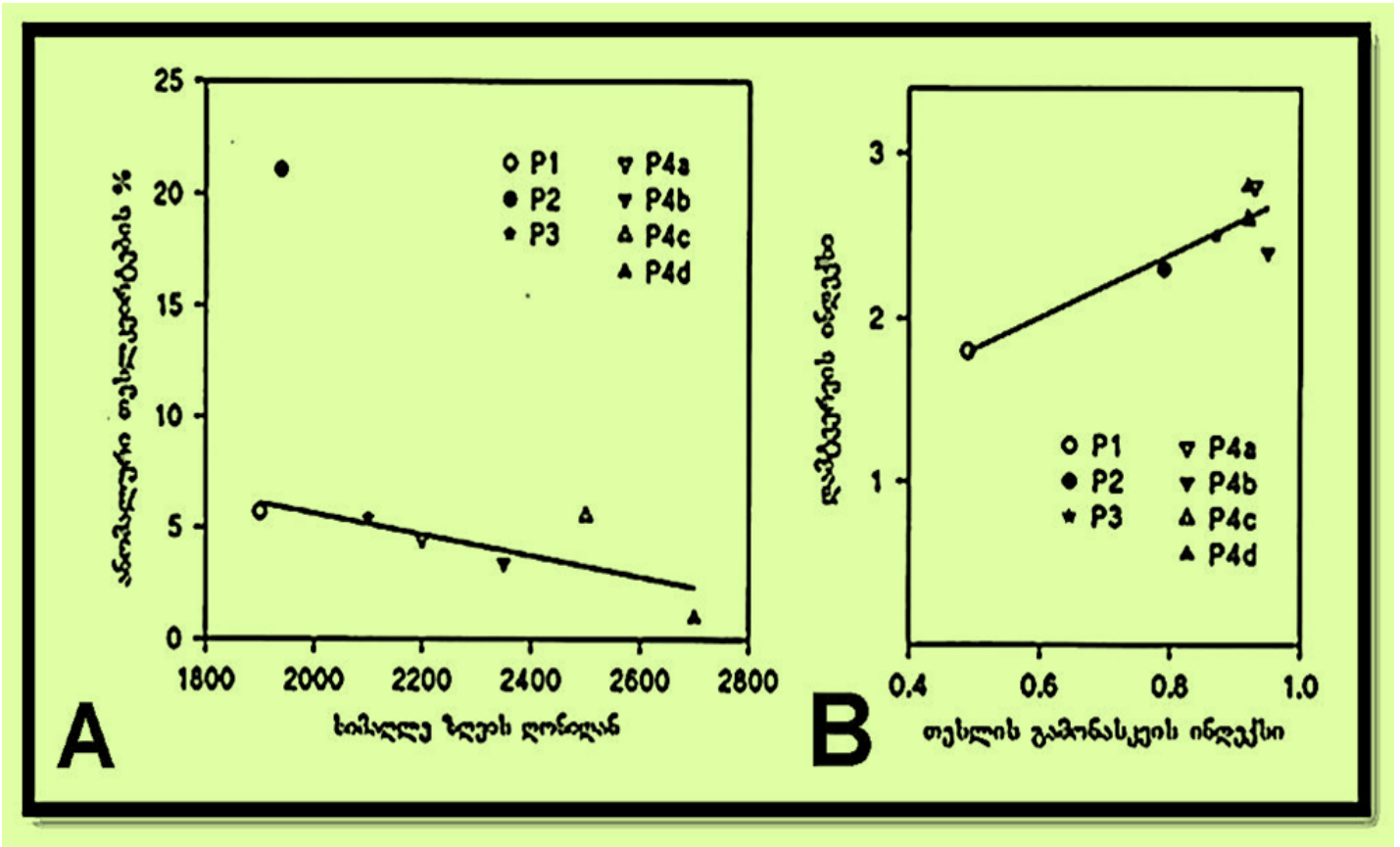
5.2.3.1. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს: ცხრილი 2 პოპულაციების მიხედვით აჯამებს მონაცემებს, რომლებიც გავლენას ახდენს თესლის გამონასკვის მაჩვენებელზე. თესლის გამონასკვის პროცენტი ყველაზე მაღალი იყო მეოთხე პოპულაციაში (0.93-0.95), რაც განპირობებული იყო ანომალური და აბორტული თესლკვირტების დაბალი მაჩვენებლით (სურ. 5.6).



სურათი 5.6. ნორმალურად განვითარებული თესლების, ანომალური და აბორტული თესლკვირტების პროცენტული შეფარდება *Gentianella caucasea*-ს შესწავლილ პოპულაციებში. A - თესლის გამონასკვის პროცენტი; B - აბორტული თესლკვირტები; C - ანომალური თესლკვირტები.

იგი ყველაზე დაბალი იყო P2-ში (0.49), ამის მიზეზი იყო შესწავლილ პოპულაციებში ანომალური და აბორტული თესლკვირტების ყველაზე მაღალი მაჩვენებელი. პრეზიგოტური ანომალიები აშკარად კლებულობს პოპულაციის გავრცელების სიმაღლის გრადიენტის მატებასთან ერთად.

წარმოადგენს P2, სხვა შემთხვევაში, რაც მეტია სიმაღლე ზღვის დონიდან, მით ნაკლებია ანომალური თესლკვირტების რიცხვი (სურ. 5.7A). აშკარა კორელაცია გამოვლინდა თესლის გამონასკვის პროცენტსა და დამტვერვის ინდექსს შორის (სურ. 5.7B). თესლის გამონასკვის დაბალი მაჩვენებელი P2-ში განპირობებულია დაბალი დამტვერვის ინდექსით, მაშინ როცა მისი ყველაზე მაღალი მაჩვენებელი დადგენილია P4-ში.



სურათი 5.7. A. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს ერთ ნასკვში ანომალური თესლკვირტების რიცხვის კორელაცია პოპულაციის გავრცელების სიმაღლესთან ზღვის დონიდან. $y = -0,0047x + 15,03$ ($r = -0,743$). B. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს თესლის გამონასკვის და დამტვერვის ინდექსებს შორის არსებული კორელაცია სხვადასხვა პოპულაციაში. $n = 20$; $y = 1,904x + 0,86$ ($r = 0,896$). $n = 20$.

5.2.3.2. ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს: თესლკვირტების რიცხვი *Gentiana pyrenaica*-ში თითქმის ერთნაირი იყო ორივე პოპულაციაში - 107.75 ± 15.86 და 106.6 ± 13.11 , შესაბამისად (ცხრილი 5.3). ანომალური თესლკვირტების რიცხვი შეადგენდა 5.25 ± 5.07 და 6.82 ± 3.6 . დამტვერვის ინდექსი უდრიდა $1.7 \pm 0,06$ და $1.5 \pm 0,03$. გამონასკვის ინდექსი კი $0,56$ და $0,71$ -ს.

ცხრილი 5.3. თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში (საშუალო და სტანდარტული გადახრა) - თავდაპირველად ფორმირებული, ანომალური, აბორტული და ნორმალურად განვითარებული თესლკვირტები; თესლის გამონასკვის და დამტვერვის ინდექსი ნალველა-*Gentiana pyrenaica*-ს პოპულაციებში. თესლის გამონასკვის ინდექსი გამოთვლილია, როგორც ნორმალურად განვითარებული თესლკვირტების რიცხვის შეფარდება თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვთან. ერთიდაიგივე ასოებით ცხრილში მარკირებულია ის მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან ($P>0,05$) რიცხვთა მწკრივში. განსხვავებული ასოებით აღნიშნულია მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდება ($P< 0,001$) მწკრივში. $n=20$.

პოპულაცია ნიშანთვისება	P1	P2
თესლკვირტების საერთო რიცხვი ერთ ნასკვში	107.75±15.86 a	106.6±13.11 a
ანომალური თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში	5.25±5.07 b	6.82±3.6 b
აბორტული თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში	50,18±19,6 c	32,8±12,5 c
ნორმალურად განვითარებული თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში	52,33±3,24 d	66,98±5,94 d
თესლის გამონასკვის ინდექსი	0,56 a	0,71 a
დამტვერვის ინდექსი	1.7±0,06 a	1.5±0,03 a

5.3. განხილვა

ერთწლოვანი მცენარეების რეპროდუქციული შეგუება დამოკიდებულია წარმოქმნილი თესლების რაოდენობასა და ხარისხზე. ნალველა-*Gentianella caucasea*-ში ნანახი იქნა როგორც თესლის გამონასკვის მაჩვენებლის, ისე თესლის ზომების ცვალებადობა განსხვავებული ჰაბიტატების ბიოტური და აბიოტური ფაქტორების შესაბამისად. ნალველა-*Gentiana pyrenaica*-ს განსხვავებული რეპროდუქციული სტრატეგია გააჩნია. აქ განვითარების ტემპი შენელებულია. ჩანასახის პარკის განვითარება ყვავილის გაშლის შემდეგაც გრძელდება, მაშინ, როცა ნალველა-*Gentianella caucasea*-ში ეს პროცესი ყვავილის გაშლის მომენტისათვის თითქმის დამთავრებულია. ეს ფაქტი მიუთითებს იმაზე, რომ, თუმცა ორივე სახეობა პროტანდრულია და ჯვარედინმტვერია, ერთწლოვან სახეობაში შემცირებულია დრო ერთი ყვავილის შიგნით მტვრის მარცვლების გავრცელებასა და დინგის დამტვერვის პროცესებს შორის. რაც პრინციპულად არ გამოირიცხავს ფაკულტატური თვითდამტვერვის განხორციელებას. მაშინ, როცა, მრავალწლოვან სახეობაში ეს ორი პროცესი დროის ხანგრძლივი მონაკვეთითაა

გამიჯნული და გამორიცხავს თვითდამტვერვის შესაძლებლობას. საერთოდ, ფაკულტატური თვითდამტვერვა განიხილება, როგორც ერთწლოვანი მცენარეების ერთ-ერთი ეფექტური რეპროდუქციული სტრატეგია, რომელიც განაპირობებს დიდი რაოდენობით თესლის წარმოქმნას (Wiens, 1984). ორწლოვანი ნაღველა-*Gentiana prostrata* და ნაღველა-*Gentianella tenella*-ს შედარებამ მრავალწლოვან ნაღველა-*Gentiana newberryi*-სთან ცხადჰყო (Spira, Pollak, 1986), რომ ორწლოვანი სახეობები წარმოქმნის დიდი რაოდენობით თესლებს, ხოლო მრავალწლოვანი სახეობა გამოირჩევა რეპროდუქციული ბიომასის 2-3,5-ჯერ ნაკლები ალოკაციით და მცირე რაოდენობით თესლების წარმოქმნით ყოველწლიურად. ამასთან, აღნიშნულია, რომ თესლის პროდუქტიულობა უფრო მაღალია თვითმტვერია მცენარეებში და დაბალი ჯვარედინ მტვერიაში (Bawa, Webb, 1984; Spira, Pollak, 1986).

ამასთან, თვითდამტვერვა უფრო დამახასიათებელია ერთწლოვნებისათვის, ვიდრე პოლიკარპული მრავალწლოვნებისათვის. მაგალითად, ერთწლოვანი *Gentianella uliginosa*-სათვის თესლის გამონასკვის მაჩვენებელი თვითდამტვერვის ხარჯზე აღწევს 92-94%-ს (Petanidou et al., 1998). მრავალწლოვანი *Gentiana cruciata* და *Gentiana pneumonanthe*-ს შემთხვევაში, თუმცა ორივე სახეობა თვითშეთავსებადია, უპირატესობა მაინც ჯვარედინ დამტვერვას ენიჭება და თესლის პროდუქტიულობა შეზღუდულია დამამტვერიანების დეფიციტისა და გარემო პირობების ზემოქმედების გამო (Petanidou et al., 1995 a, b).

ზოგადად, მონოკარპებს ახასიათებს მაღალი რეპროდუქციული წარმადობა (Spira, Pollak, 1986) იმის შედეგად, რომ ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლის გამო ნაკლებად იძოვებიან, ახასიათებს თვითდამტვერვის უნარი და ბიომასის დიდი წილის ალოკაცია რეპროდუქციულ ორგანოებში. მრავალწლოვნებში კი სხვა რეპროდუქციული სტრატეგიაა, აქ დიდ როლს ასრულებს აგრეთვე ვეგეტატიური გამრავლება და წლების განმავლობაში დაგროვილი თესლის ბანკი.

ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ში, P1 გამოირჩევა ინდივიდთა ყველაზე მაღალი რიცხვით და ერთ მცენარეზე განვითარებული ყვავილების რაოდენობით (ცხრილი 5.1). თესლის გამონასკვის მაჩვენებელი (0.79) ცოტათი დაბალია სხვა ერთწლოვანი მცენარეებისათვის ცნობილ ანალოგიურ სიდიდეზე (0.85; Wiens, 1984). შესაძლებელია ეს გამოწვეული იყოს დამტვერვის ინდექსის საშუალო მაჩვენებლით, რომელიც ამ პოპულაციაში (სურ. 5.7B) უთანაბრდება “მტვრის მარცვლების დატვირთვას” - 2 მტვრის მარცვალი ერთ თესლკვირტზე (Bertin, 1988), რაც მტვრის მარცვლების ლიმიტაციაზე მიანიშნებს. დამტვერვის საშუალო მაჩვენებელი ამ კერძო შემთხვევაში შესაძლებელია უკავშირდებოდეს ბალახსაფარის მჭიდრო სტრუქტურას. P2 იზრდება სამოვარზე, რომელიც დიდი ხნის განმავლობაში დაფარულია თოვლით, და ამასთან

მლიერ იმოვება და იტკეპნება ცხვრის მიერ. ზრდა და რეპროდუქცია, როგორც ჩანს, შეზღუდულია რიგი ფაქტორების ნეგატიური ზემოქმედების შედეგად. თესლის გამონასკვის მაჩვენებელი შეადგენს პოტენციურად შესაძლებელი სიდიდის (P4) მხოლოდ ნახევარს, ხოლო ანომალური და აბორტული თესლკვირტების რიცხვი ორჯერ უფრო დიდია, ვიდრე სხვა პოპულაციებში. ლიტერატურიდან ცნობილია, რომ თესლის გამონასკვის მაჩვენებელი მცირდება და აბორტის შემთხვევები იზრდება იმ მცენარეებში, რომლებიც ძოვების მკვეთრი პრესის ქვეშაა და კარგავს ფოთლების ნაწილს (Stephenson, 1981; Hendrix, 1988; Obeso, 1993a,b). პრეზიგოტური ანომალიების განსაკუთრებით მაღალი დონე შესაძლებელია აიხსნას მკაცრი გარემო პირობების შედეგად წარმოქმნილი დედა მცენარის გავლენის დეფიციტით (ეგრეთ წოდებული მატერნალური დეფიციტი). P3 იკავებს შუალედურ ადგილს P1-სა და P4-ს შორის.

ეს მიანიშნებს ამ ჰაბიტატში (სათიბი მდელო) არსებული მცენარეული თანასაზოგადოების ტიპის და მთ. ყაზბეგის ფერდობისათვის დამახასიათებელი ხელსაყრელი კლიმატური და ედაფური ფაქტორების კომბინირებულ ზემოქმედებაზე. P4 რეპროდუქციული მახასიათებლების მხრივ ჰომოგენური აღმოჩნდა. ოთხ სხვადასხვა ადგილზე შესწავლილი მცენარეები, რომლებიც 500 მ-ის ინტერვალით იყო ერთმანეთისაგან დაცილებული სიმაღლის აღმავალი გრადიენტის გასწვრივ, სუბალპურიდან ალპურ ზონამდე, ხასიათდება მცენარის საშუალო სიმაღლის და თესლის გამონასკვის ერთნაირი მაჩვენებლებით. ამ პოპულაციის გამორჩეული თვისებაა ანომალური და აბორტული თესლკვირტების დაბალი პროცენტულობა. შესწავლილ პოპულაციებს შორის P4-ში იქნა ნანახი დამტვერვის უმაღლესი ინდექსი (“მტვრის მარცვლების დატვირთვა” უდრის 5 მტვრის მარცვალს ერთ თესლკვირტზე). დიდ სიმაღლეზე მტვრის მარცვლების სიჭარბე, როგორც ჩანს უკავშირდება ყვავილების რიცხვთან დამამტვერიანებლების მაღალ შეფარდებას. რეპროდუქციის შედეგი მიუთითებს არა მხოლოდ მცენარის სახეობის გამრავლების სტრატეგიაზე, არამედ, ამავდროულად, იგი წარმოადგენს ჰაბიტატში არსებული რესურსებისა და ლიმიტირებადი ფაქტორების მგრძობიარე ინდიკატორს. შესწავლილი პოპულაციები განსხვავდება ფენოლოგიური მონაცემებით, რაც გარემო ფაქტორებისა და ანთროპოგენური ზემოქმედების შედეგს წარმოადგენს.

მდელოს მენეჯმენტმა შესაძლოა განაპირობოს განსხვავებული ყვავილობის პერიოდის მქონე ეკოტიპების მიზანმიმართული სელექცია (Wettstein, 1895; Zopfi, 1991, 1993; Lennartsson, 1997). P1-ში, ადამიანის ზემოქმედება თიბვის სახით, აგვისტოს პირველ დეკადაში, შესაძლოა წარმოადგენდეს იმ ფაქტორს, რომელმაც განაპირობა ადრე მოყვავილე ეკოტიპის ჩამოყალიბება და სტაბილიზაცია (სურ. 5.4). ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს P4-ში, რომელიც იზრდება 2200-დან 2700 მ-მდე სიმაღლეზე ზღვის დონიდან, მცირე განსხვავებები იქნა გამოვლენილი

ფენოლოგიასა და თესლის განვითარებაში. სიმაღლის ასეთი ტრანსექტის გასწვრივ მოსალოდნელი იყო გვენახა განვითარების პროცესების კავშირი ტემპერატურასთან, რომელიც სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება. მაგრამ ცნობილია (**Tappeiner, Cernusca, 1996**), რომ მზის გამოსხივების შედეგად წარმოქმნილი ტემპერატურა მცენარეულობის შრისა და მიწის ზედაპირის დონეზე დამოკიდებულია ბალახსაფარის სტრუქტურაზე.

ეს განსაკუთრებით ეხება დაბალ მცენარეულ თანასაზოგადოებებს. შესაბამისად, ზაფხულის განმავლობაში, განსაკუთრებით სამხრეთის ექსპოზიციის ფერდობებზე, მცენარის ღეროს საშუალო ტემპერატურა მაღალმთის მცენარეებში მცირდება მხოლოდ 0.4 K/100 მ სიმაღლეზე (**Wilson et al., 1987; Körner, Larcher, 1988**), რაც განსხვავდება ჰაერის ტემპერატურის ადიაბატური კლების მაჩვენებლისაგან (0.65 K/100 მ). მხოლოდ სუბნივალურ ზონაში, 2900 მ-ზე ზევით, სადაც ალპური მდელოს მცენარეულობა იცვლება ალპური ხალებით, *Gentianella caucasea*-ს პოპულაცია ყვავილობს განსხვავებულ დროს, სექტემბრის ბოლოს.

ჰეპატანტური სახეობებისათვის, რომლებიც გვხვდება მოკლე ვეგეტაციის პერიოდის მქონე რეგიონებში, როგორცაა მაღალმთა და, ზოგჯერ, დარღვეული ჰაბიტატები, მნიშვნელოვანია ადექვატური პლასტიურობის ქონა, რაც საშუალებას მისცემს მათ შეუფარდონ სასიცოცხლო ციკლი არსებულ ექსტრემალურ გარემო პირობებს (**Bazzaz, Morse, 1991; Theurillat, Schluessel, 2000**). ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ში თესლის მომწიფების პერიოდი მერყეობს 16-დან 20 დღემდე, პოპულაციისა და ჰაბიტატის პირობების მიხედვით. ნავარაუდებია, რომ სპეციფიური რეპროდუქციული პერიოდი, ანუ დროის მონაკვეთი განაყოფიერებასა და თესლის მომწიფებას შორის (**Wagner, Tengg, 1993**) დეტერმინირებულია განეტიკურად და მხოლოდ მცირედ ვარირებს გარემოს კლიმატური ფაქტორების გავლენით.

ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს მოკლე რეპროდუქციული პერიოდი, სხვა ფაქტორებთან ერთად, განპირობებული უნდა იყოს პროლიფერირებული ანტიპოდების არსებობით *Gentianella*-ს სახეობების ჩანასახის პარკში (**Akhalkatsi, Wagner, 1997; Wagner, Mitterhofer, 1998**). გადიდებული და აქტიური ანტიპოდები მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ჩანასახის პარკის საკვებით მომარაგებაში (**Cameron, Prakash, 1990**).

ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ ანტიპოდების არსებობა ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ში აჩქარებს თესლის განვითარებას, განსაკუთრებით მის საწყის ფაზაში, სანამ ჩამოყალიბდება ენდოსპერმის ქსოვილი. ამგვარად, ეს სტრუქტურული თავისებურება განაპირობებს ამ სახეობის მოკლე ეფემერული სასიცოცხლო ციკლის არსებობას.

მაღალმთის მცენარეებს მოკლე ვეგეტაციის პერიოდი აქვს. სიმაღლის ზრდასთან ერთად ვეგეტაციის საშუალო ხანგრძლივობა მცირდება 120 დღიდან ტყის საზღვართან, 70-80 დღემდე

ალპურ მდელოებზე (Larcher, 1980). მაღალმთაში ვეგეტაციის პერიოდს განსაზღვრავს არა მხოლოდ ტემპერატურა, არამედ თოვლის საფარის ხანგრძლივობაც, რომელიც დამოკიდებულია ბიოტოპზე და ვარირებს წლების მიხედვით.

ვეგეტაციის პოტენციური პერიოდი (Svoboda, 1977) არის დროის მონაკვეთი გაზაფხულზე თოვლის დადნობასა და შემოდგომაზე პირველ ყინვებს შორის. სპეციფიური რეპროდუქციის პერიოდი კი არის (Wagner, Tengg, 1993) დროის მონაკვეთი ყვავილის გაშლიდან თესლის მომწიფებამდე.

აღსანიშნავია, რომ ეს ორი პარამეტრი ერთმანეთთან მკაფიო კორელაციას ამჟღავნებს. მაგალითად, თეთრა-*Cerastium uniflorum*-ის სპეციფიური რეპროდუქციის პერიოდი 35 დღეა, ხოლო პოტენციური ვეგეტაციის პერიოდი მის ადგილსამყოფელში 80 დღე, მაგრამ, ზოგიერთ წლებში ეს პერიოდი ცუდი ამინდის გამო მცირდება 50 დღემდე, ეს კი არ არის საკმარისი ამ მცენარისათვის, რომ მან ნორმალურად განახორციელოს რეპროდუქცია. თესლწარმოქმნამდე მას სჭირდება დაახლოებით 30 დღე ვეგეტატიური ორგანოების განვითარებისათვის. აქედან გამომდინარე, წარმატებული გამრავლებისათვის მნიშვნელობა აქვს არა მხოლოდ რეპროდუქციული, არამედ ვეგეტატიური ორგანოების განვითარების ტემპებს.

ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* ყვავილობს თოვლის დადნობისთანავე (2300 მ-ზე, მაისის შუა რიცხვებში), მას თესლის განვითარებისათვის 70-80 დღე სჭირდება (Wagner, Tengg, 1993; Ladinig, Wagner, 2005). ფურისულა-*Primula minima* მინიმა ყვავილობს ვეგეტაციური ზრდის დაწყებიდან 10 დღის შემდეგ, მაისის ბოლოს, ხოლო ისლი-*Carex curvula* ყვავილობს ივნისის დასაწყისში. ორივე სახეობას სჭირდება დაახლოებით 55 დღე თესლის მომწიფებისათვის (Wagner, Achalkazi, Mayr, 1995).

ამრიგად, თუ შევადარებთ სპეციფიური რეპროდუქციული და პოტენციური ვეგეტაციის პერიოდების ხანგრძლივობას, ვნახავთ, რომ სახეობას რეპროდუქციის განხორციელებისათვის, ჩვეულებრივ, საკმარისი დრო გააჩნია. ასე მაგალითად, 2000-2500 მ ზღვის დონიდან სიმაღლეზე მოზარდი ფურისულა-*Primula minima*, ისლი-*Carex curvula* და ფხიჯა-*Saxifraga oppositifolia* ხელსაყრელი ვეგეტაციის პერიოდის მხოლოდ 40-50%-ს იყენებს რეპროდუქციის პროცესის განსახორციელებლად. სუბნივალურ ზონაში გავრცელებულ *Cerastium uniflorum*-ს კი ვეგეტაციის პერიოდის 70-85% სჭირდება თესლის წარმოქმნისათვის. აგრეთვე, გვიან მოყვავილე თეთრა-*Gentianella germanica* იყენებს დროის 62%-ს სქესობრივი გამრავლებისათვის. ამის შედეგად, მაღალმთის სახეობებს რჩება დროის განსაზღვრული რეზერვი რეპროდუქციის განსახორციელებლად, რაც მათ საშუალებას აძლევს დაიკავოს გავრცელების ფართე ვერტიკალური და მიკროკლიმატური არეალი და, აგრეთვე, გადაიტანოს კლიმატურად

არახელსაყრელი წლების სიძნელები. ჩვენს მიერ შესწავლილ სახეობებში აღინიშნება პირდაპირი დამოკიდებულება რეპროდუქციის დაწყებასა და მოცემულ ჰაბიტატში თოვლის დნობას შორის. ეს, უპირველეს ყოვლისა, ეხება ნალველა-*Gentianella caucasea*-ს ჩრდილოეთ და სამხრეთ-დასავლეთ ფერდობებზე მოზარდ პირველ და მეორე პოპულაციებს, სადაც ვეგეტაციის სეზონის დაწყება დამოკიდებულია ექსპოზიციით განსაზღვრულ თოვლის საფარველის ხანგრძლივობაზე, რადგანაც სიმაღლე ზღვის დონიდან ამ ორი პოპულაციისათვის ერთნაირია. თავის მხრივ, სიმაღლის ფაქტორი გავლენას ახდენს რიგ ემბრიოლოგიურ პარამეტრებზე, კერძოდ, სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება სპეციფიური რეპროდუქციული პერიოდი, იზრდება თესლის ზომა და მცირდება ანომალურობის პროცენტულობა. თუმცა ნალველა-*Gentianella caucasea*-ს მესამე პოპულაციის მაგალითი მიგვანიშნებს იმაზე, რომ არ არსებობს წრფივი კორელაციური დამოკიდებულება ამ მაჩვენებლებსა და სიმაღლის ფაქტორს შორის. დიდი მნიშვნელობა ენიჭება აგრეთვე ჰაბიტატის კონკრეტულ გარემო პირობებს.

ასე მაგალითად, არყნარით შემოსაზღვრული ნალველა-*Gentianella caucasea*-ს მესამე პოპულაცია გამოიჩევა ყველაზე დიდი ზომის თესლით, რაც განპირობებული უნდა იყოს ამ კონკრეტული ჰაბიტატისათვის დამახასიათებელი ხელსაყრელი გარემო პირობებით. აღნიშნული მონაცემების საფუძველზე უნდა ვივარაუდოთ, რომ გლობალური კლიმატური ცვლილება გავლენას იქონიებს არა იმდენად რეპროდუქციული პერიოდის შემცირებაზე, არამედ უპირველეს ყოვლისა, გამოიწვევს თესლის ზომის და რაოდენობის მოდიფიკაციურ ცვლილებებს. ამის შედეგად შეიცვლება სახეობებს შორის არსებული კონკურენციული დამოკიდებულებები, რაც განაპირობებს მიგრაციული პროცესების სტიმულირებას ალპურ რეგიონში.

ამრიგად, კლიმატის ცვლილებამ, აცივებამ ან დათბობამ, შესაძლოა მნიშვნელოვნად შეცვალოს მცენარეთა თანასაზოგადოებების შემადგენლობა უპირველეს ყოვლისა მათ რეპროდუქციაზე ზემოქმედების გზით. ალპური თანასაზოგადოებები, რომლებიც, ძირითადად, მრავალწლოვანი სახეობებისაგან არის შედგენილი, შესაძლოა მცირედ შეიცვალონ. მაგრამ, ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლის მქონე სახეობების პოპულაციები მკვეთრ რეაგირებას მოახდენენ ცვლად გარემოზე, რის გამოც ისინი შესაძლოა განხილულ იქნენ როგორც ალპურ სარტყელში მიმდინარე კლიმატური ცვლილებების სენსიტიური ინდიკატორები.

6. თესლკვირტისა და თესლის განვითარების სტრუქტურული ასპექტები და კანონზომიერი აბორტი ძიძოში-*Melilotus officinalis* (Fabaceae)

ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის მწიფე ნაყოფში, ჩვეულებრივ, მხოლოდ ერთი თესლი გვხვდება (Stephenson, 1981). თუმცა, თავდაპირველად აპოკარპულ, ერთბუდიან ნასკვში რვა თესლკვირტი ყალიბდება. განაყოფიერების შემდეგ, მათი რიცხვი აბორტის შედეგად მცირდება ერთ (იშვიათად ორ) თესლამდე (Wiens, 1984, Wiens et al., 1987). აღსანიშნავია, რომ თესლის აბორტი ამ სახეობაში ხორციელდება გარკვეული კანონზომიერების მიხედვით. კერძოდ, თესლი, როგორც წესი ვითარდება ნასკვში ბაზალურ პოზიციაში მდებარე თესლკვირტიდან, იშვიათად ქვემოდან მეორე, და მხოლოდ გამონაკლისის სახით ზედა თესლკვირტებიდან. თესლების აბორტის კანონზომიერი ხასიათი მცენარეთა სხვა სახეობებშიც არის აღწერილი (Horovitz et al., 1976; Hossaert, Valero, 1988). მაგრამ, არ არის ცნობილი მიზეზი, რომელიც თესლწარმოქმნის დროს განხორციელებული კანონზომიერი აბორტის ხასიათს განსაზღვრავს.

ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ადრეული ემბრიოლოგიური გამოკვლევები ამ სახეობაში აბორტის ფენომენს არ ეხება (Cooper, 1933; Rembert, 1969; Jha, Pandey, 1989). ლიტერატურაში არსებობს სხვა სახეობებში ჩატარებული კვლევის მონაცემები (Sangduen et al., 1983; Sage, Webster, 1987), სადაც შედარებულია ნორმალურად განვითარებული და დეგენერირებული თესლების ჩანასახების სტრუქტურა. ამ ნაშრომებში ხაზგასმულია მშობლის, ჩანასახისა და ენდოსპერმის ქსოვილების განსხვავებული როლი თესლის დეგენერირების პროცესში. ფენოტიპური ანალიზის საფუძველზე, დადგენილია (Moore et al., 1997; Drews et al., 1998; Grossniklaus, Schneitz, 1998), რომ თესლწარმოქმნის დაბალი დონე მდედრობითი გამეტოფიტის ანომალიის მქონე *Arabidopsis*-ის და სიმინდის მუტანტებში გენეტიკურად არის დეტერმინირებული. დღეისათვის ძალიან მცირე ინფორმაცია არსებობს ინდივიდურ თესლკვირტებს შორის არსებულ ციტოლოგიურ სხვაობაზე, რომელიც, შესაძლოა, განაპირობებდეს მათ განსხვავებულ ბედს განაყოფიერებამდე და თესლის ფორმირების პროცესში (Cooper et al., 1937; Cooper, Brink, 1940; Bubar, 1958; Briggs et al., 1987).

ის ფაქტი, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში თესლის განვითარება ხდება კანონზომიერად, ბაზალური თესლკვირტიდან, საშუალებს გვაძლევს შევადაროთ სხვადასხვა ბედის მქონე თესლკვირტების ფენოტიპური და სტრუქტურული თავისებურებები განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე და დავადგინოთ მათი მნიშვნელობა თესლის წარმატებული განვითარებისათვის. ამ მიზნით, ჩვენ შევისწავლეთ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის

რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურული და რაოდენობრივი ასპექტები განაყოფიერებამდე და თესლის განვითარების თანმიმდევრულ სტადიებზე.

არსებობს რამოდენიმე ჰიპოთეზა (Stephenson, 1981; Queller, 1983; Lee, 1984; Haig, 1986), რომლებშიც განხილულია ყვავილის და თესლის აბორტის სავარაუდო მიზეზები. თესლის აბორტის გამომწვევ მიზეზად ყველაზე ხშირად სახელდება რესურსებისა (Genter et al., 1997) და მტვრის მარცვლების (Diggle et al., 2002) ლიმიტაცია; კონსუმერების (Marshall et al., 1985) და პათოგენების (Jones, 1976) გავლენა; არახელსაყრელი აბიოტური ფაქტორები (Lee, Bazzaz, 1982; Lester et al., 2004); ინბრიდინგი (Hull-Sunders et al., 2005) და სპოროფიტსა და გამეტოფიტში არსებული მუტაციები (Seavy, Carter, 1996; Hosoo et al., 2005).

ამ ჰიპოთეზების უმრავლესობა აბორტულ თესლებს მიიჩნევს ანომალურად. თუმცა, არსებობს სხვა მოსაზრებაც, რომლის თანახმადაც ერთთესლიანია *Cryptantha flava* (A.Nelson) Payson (Boraginaceae)-ში და თესლკვირტის აბორტის ფიქსირებული დონის არსებობის შედეგია (Casper, Wiens, 1981; Casper, 1984). ამ ჰიპოთეზის თანახმად, თესლის აბორტი მცენარის ამ სახეობაში წარმოადგენს ადაპტაციას, რომელიც ხელს უწყობს თესლის გავრცელებას და ამცირებს კონკურენციას აღმონაცენებს შორის. აღნიშნულმა მოსაზრებამ განაპირობა ჩვენი ინტერესი ამ თვალთახედვით შეგვესწავლა ერთთესლიანობის ფენომენი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში. ამასთან, ნაშრომში ყურადღება მივაქციეთ ისეთ საკითხებს, როგორცაა თესლების ზომასა და რიცხვს შორის არსებული ურთიერთკავშირი ნაყოფის შიგნით და თესლის ზომის გავლენა გაღვივების ხასიათზე.

ნაშრომში აღწერილია ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ემბრიოლოგიისა და რეპროდუქციული ბიოლოგიის რამოდენიმე ასპექტი, რომელიც ეხება თესლკვირტებისა და ახლად ფორმირებული თესლების აბორტის ფენომენს.

პასუხი უნდა გაცემულიყო შემდეგ კითხვებზე:

1. როგორია სტრუქტურული სხვაობა აბორტულ და ნორმალურად განვითარებულ თესლკვირტებს შორის განაყოფიერებამდე და განაყოფიერების შემდეგ;
2. როგორ მიმდინარეობს თესლის მომწიფების პროცესი სხვა თესლკვირტების აბორტთან მიმართებაში;
3. არსებობს თუ არა რაიმე კავშირი ნაყოფის შიგნით განვითარებული თესლების რიცხვსა და ზომებს შორის.

და, ბოლოს, განხილულია ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ერთთესლიანობის ადაპტაციური მნიშვნელობა და მისი როლი თესლის გავრცელებისა და აღმონაცენთა დამკვიდრების პროცესებში.

6.1. *Melilotus officinalis*-ის მცენარის მონაცემები

6.1.1. კვლევის ობიექტი და ექსპერიმენტის ადგილი

ბიძო-*Melilotus officinalis* (L.) Pall. წარმოადგენს 30-250 სმ სიმაღლის ერთწლოვან ან ორწლოვან ბალახოვან მცენარეს. ყვავილეთი თავთავის მაგვარი საგველაა, 10 სმ-მდე სიგრძის, 20-30 სპირალურად განლაგებული ყვავილებით. ფარვანასებრი ყვითელი ყვავილები 4-6 მმ სიგრძისაა. ისინი გაშლილია დაახლოებით ერთი კვირის განმავლობაში და ვითარდება ასინქრონულად. ნაყოფი ოვალური მარტივი პარკია, 3-5 მმ სიგრძის. ნაყოფებს 7-9 კვირა სჭირდება მომწიფებისათვის. თესლის რიცხვი ერთ ნაყოფში, ჩვეულებრივ, ერთია, იშვიათად ორი.

ბიძო-*Melilotus officinalis*-ი იზრდება რუდერალურ ადგილებში, როგორც ბუნებრივ პოპულაციებში, ასევე ნათესებში, როგორც სარეველა. იგი თითქმის მთელ ჩრდილოეთ ნახევარსფეროშია გავრცელებული. ჩრდილოეთ ამერიკაში იგი ინტროდუცირებულია ევროპიდან და შემდგომში ნატურალიზირებულია.

მასალა შეგროვებულია როგორც აშშ-ში, ორეგონის შტატში, ისე საქართველოში. ორეგონში, მცენარეები შეგროვდა ემბრიოლოგიური კვლევისათვის და ბუტკოში მტვრის მილის ზრდის ხასიათის დასადგენად. საქართველოში, შესწავლილი იქნა თესლკვირტისა და თესლის ზრდის ხასიათი, დამტვერვა და თესლისწარმოქმნის თავისებურებები.

ორეგონში, მასალა შეგროვდა ქ. პორტლანდის და ქ. კლაკამას მიდამოებში. საქართველოში ბიძო-*Melilotus officinalis*-ის სამი პოპულაცია იქნა გამოყენებული მასალის შესაგროვებლად. I პოპულაცია მდებარეობს ქ. თბილისის მიდამოებში, ნუცუბიძის პლატოზე 450-500 მ-ის სიმაღლეზე ზღვის დონიდან. ინდივიდები 30-50 სმ სიმაღლისაა.

რეპროდუქციული პერიოდი (ანუ, დროის მონაკვეთი პირველი ყვავილის გაშლიდან ბოლო ნაყოფის მომწიფებამდე მთელ პოპულაციაში) გრძელდება მათიდან ოქტომბრამდე. II პოპულაცია იზრდება სამხრეთ საქართველოში, ჯავახეთში, ნინოწმინდას მიდამოებში, 1650 მ სიმაღლეზე ზღვის დონიდან, სუბალპურ მდელოზე.

მცენარეები 30-40 სმ სიმაღლისაა. რეპროდუქციული პერიოდი ამ პოპულაციაში გრძელდება ივლისიდან ოქტომბრამდე. III პოპულაცია გავრცელებულია კახეთში, ს. შილდის მიდამოებში 540-550 მ სიმაღლეზე ზღვის დონიდან.

იგი მდებარეობს ხორბლის ნათესების პირას და გზის გასწვრივ. მცენარეები 80-200 სმ სიმაღლისაა. რეპროდუქციული პერიოდი ამ პოპულაციაში გრძელდება ივნისიდან ოქტომბრამდე.

6.1.2. მასალის შეგროვება და ფიქსაცია

თესლკვირტები და თესლები განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე ფიქსირდებოდა **FAA₅₀**-ში (ფორმალინი, ცინულოვანი ძმარმჟავა, 50% ეთანოლი: 5:5:90). მასალა ჩაყალიბებული იყო პარაფინში, იჭრებოდა 12 μm სისქეზე, იღებებოდა საფრანხით და მეთილენის მწვანით (**Jensen, 1962**). ანათლების ანალიზი ხდებოდა Karl Zeiss-ის სინათლის მიკროსკოპით. მტვრის მილის ზრდის შესწავლა ნასკვის შიგნით ხდებოდა ფლურესცენტული მიკროსკოპით მარტინის (**Martin, 1959**) მეთოდით.

მიკროფოტოები გადაღებულია შავ-თეთრი **Kodak T-MAX 400** ფირით და **Kodak 100** დიაფილმით. თესლკვირტისა და თესლის ზრდის, დამტვერვის და თესლწარმოქმნის ხასიათის შესასწავლად, განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი ყვავილების და ნაყოფების შეგროვება პოპულაციაში ხდებოდა სხვადასხვა ინდივიდის ყვავილედის მხოლოდ შუა ნაწილიდან, ფიქსირდებოდა **FAA₅₀**-ში და ინახებოდა 70% ეთანოლში.

ყვავილიდან გამოცალკევებული მთლიანი ბუტკოები თავსდებოდა სასაგნე მინაზე ჰერის გამჭვირვალე ხსნარში (**Herr, 1971**). მათი შესწავლა ხდებოდა **PZO 30** ფაზურ კონტრასტული მიკროსკოპით, პოლონეთი.

6.1.3. გაღვივების ტესტი

პირველი პოპულაციის თესლები შეგროვდა 1997 წლის სექტემბერ-ოქტომბერში და შენახული იყო ქაღალდის პარკებში ოთახის ტემპერატურაზე. გაღვივების ტესტი ჩატარდა მომდევნო წლის აპრილში. თესლები გამოცალკევდა ნაყოფიდან და დაიყო ორ ჯგუფად იმის მიხედვით, იყვნენ ისინი ერთთესლიანი თუ ორთესლიანი ნაყოფებიდან. თვითოეული თესლის ჯგუფისათვის ჩატარდა ორი ექსპერიმენტი.

ერთ შემთხვევაში ღივდებოდა ინტაქტური თესლები, მეორე შემთხვევაში კი ხდებოდა თესლის გარსის მექანიკური დაზიანება, რაც მათში წყლის შეწოვას აადვილებდა. ყოველ ჯერზე ერთთესლიანი ჯგუფის 100 და ორთესლიანი ჯგუფის 30 თესლი თავსდებოდა პეტრის ჯამზე ($n=20$) დისტილირებული წყლით გაჟღენთილ ფილტრის ქაღალდზე. თესლები ღივდებოდა ოთახის ტემპერატურაზე, **22°C**.

გაღვივებული თესლების რაოდენობა განისაზღვრებოდა გაჯირჯვებიდან 7 დღის შემდეგ. თესლი ითვლებოდა გაღვივებულად, თუ რადიკულას სიგრძე ორჯერ აღემატებოდა მშრალი თესლის სიგრძეს.

6.1.4. მონაცემთა შეგროვება და ანალიზი

თესლკვირტისა და თესლის განვითარების ფაზები განისაზღვრა, როგორც: კვირტი, გაშლილი ყვავილი, დამტვერვა, განაყოფიერება, ენდოსპერმის ფორმირება, თესლის შეესება და მწიფე თესლი. გაზომვები წარმოებდა გამჭვირვალე ხსნარში მოთავსებულ ბუტკოებში განვითარების ფაზების მიკროსკოპით იდენტიფიცირების შემდეგ. თვითეული პოპულაციიდან იზომებოდა 20 ყვავილი განვითარების ცალკეულ ფაზაში, 30x და 100x გადიდებაზე ოკულარმიკრომეტრის გამოყენებით. თესლკვირტისა და განვითარებადი თესლის სიგრძე განისაზღვრა, როგორც ოვალური თესლკვირტის ან თესლის სიგრძივი ღერძი. იზომებოდა თესლკვირტები, რომლებიც ნასკვში მდებარეობდნენ ბაზალურ, შუა და აპიკალურ პოზიციაში. თესლკვირტების მდებარეობა განისაზღვრა შემდეგნაირად: ბაზალური - ყვავილსაჯდომთან ყველაზე ახლოს მყოფი, შუა - მესამე ან მეოთხე თესლკვირტი ფუძიდან კენტ მწკრივში, აპიკალური - სვეტთან ყველაზე ახლოს მყოფი თესლკვირტი. მწიფე ნაყოფისა და თესლის სიგრძე იზომებოდა ცოცხალ მასალაზე ფიქსაციის გარეშე ბინოკულარში ოკულარმიკრომეტრის გამოყენებით. ერთთესლიანი და ორთესლიანი ნაყოფების და მათში მოთავსებული თესლების სიგრძე განისაზღვრა სამივე შესწავლილი პოპულაციისათვის.

გაანალიზებული იქნა ცვლადის ორი კლასი: 1. სამი პოპულაციის ერთი და იმავე კლასებს შორის, და 2. ცალკეული პოპულაციის სხვადასხვა კლასებს შორის.

თესლკვირტისა და თესლის რიცხვის შესწავლა ხდებოდა ჰერის გამჭვირვალე ხსნარის გამოყენებით. თესლების, ანომალური და აბორტული თესლკვირტების პროცენტი გამოითვლებოდა ნასკვში თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვთან მიმართებაში. ანომალური თესლკვირტები განისაზღვრა დამტვერვის ფაზაში, როგორც თესლკვირტები, რომლებშიც არ ჩამოყალიბდა ჩანასახის პარკი, ანდა სადაც მდედრობითი გამეტოფიტის ფორმირება შეჩერდა განვითარების რომელიმე სტადიაზე. ხდებოდა ნასკვში სხვადასხვა პოზიციაში მდებარე ნორმალურად განვითარებული და დეგენერირებული თესლკვირტების რიცხვის განსაზღვრა. ფაზურკონტრასტული მიკროსკოპით ვერ მოხერხდა განაყოფიერებული და გაუნაყოფიერებული აბორტული თესლკვირტების განსხვავება, რადგანაც, ისინი მორფოლოგიურად მსგავსი იყო. ამიტომ, აბორტული თესლკვირტების რიცხვი დათვლილი იყო, როგორც გაუნაყოფიერებელი ისე განაყოფიერებული, მაგრამ აბორტული თესლკვირტების საერთო რიცხვი. ფაზურ კონტრასტული მიკროსკოპის საშუალებით ხდებოდა მტვრის მარცვლების რიცხვის განსაზღვრა ბუტკოს დინგზე. თესლის წონა ისაზღვრებოდა გრავიმეტრულად, როგორც მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი თესლების ცოცხალი წონა. საშუალო, სტანდარტული გადახრა და 95% კონფიდენცის ინტერვალი

გამოთვლილი იქნა თვითოეული რიცხვთა მწკრივისათვის. ვარიაციის კოეფიციენტი მტვრის მარცვლებისათვის განისაზღვრა, როგორც სტანდარტული შეცდომა გაყოფილი საშუალო სიდიდეზე და გამრავლებული 100%-ზე. სტატისტიკური განსხვავება საშუალო სიდიდეებს შორის დადგინდა F-ტესტისა და ორმწკრივიანი t-ტესტის გამოყენებით ($P < 0.05$).

6.2. შედეგები

6.2.1. თესლკვირტისა და თესლის განვითარება

თესლკვირტისა და თესლის განვითარება ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში კარგადაა შესწავლილი (Cooper, 1933; Rembert, 1969; Jha, Pandey, 1989). ამიტომ, აქ მისი დეტალური აღწერა არ მიგვაჩნია მიზანშეწონილად. ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ბუტკო აპოკარპულია, მონომერული, ერთბუდიანი და შედგება ერთი ნაყოფის ფოთლისაგან. პლაცენტაცია მარგინალურია, თესლკვირტები ორ მწკრივად არიან განლაგებული ვენტრალური ნაწიბურის გასწვრივ. ორ რიგში განლაგებული თესლკვირტები ან ერთმანეთის მოპირისპირედ არიან მოთავსებული, ანდა ზოგჯერ მონაცვლეობით, ისე, რომ ერთი რიგის შთაბეჭდილებას ტოვებს. ჩვეულებრივ ნასკვში ვითარდება რვა თესლკვირტი, თუმცა, ზოგიერთი ნასკვი შეიცავს შვიდ ან ცხრა თესლკვირტს. I პოპულაციაში, თესლკვირტების საშუალო რიცხვი ერთ ნასკვში არის 7.9 ± 0.4 (ცხრილი 6.1). მწიფე თესლკვირტი (სურ.6.1.1) კამპილოტროპულია, ორსაფარველიანი და კრასინუცელარული, 11-12 შრიანი ფუნქიკულუსით.

ცხრილი 6.1. ნასკვში თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტებიდან წარმოქმნილი თესლის, ანომალური და აბორტული თესლკვირტის პროცენტული რაოდენობა ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის I პოპულაციაში (საშუალო და სტანდარტული გადახრა; $n=92$)

ნიშანთვისება	რიცხვი	პროცენტი
თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტები	$7,9 \pm 0,5$	
თესლი	$1,2 \pm 0,4$	$15,2 \pm 4,8$
ანომალური თესლკვირტი	$0,2 \pm 0,4$	$2,2 \pm 4,9$
აბორტული თესლკვირტი	$6,5 \pm 0,6$	$82,6 \pm 6,7$

გამტარი კონა აღწევს ქალამამდე. მიკროპილე ფორმირებულია როგორც გარე, ისე შიდა ინტეგუმენტისაგან. გარე ინტეგუმენტი ორ ან სამ შრიანია გარდა მიკროპილური ნაწილისა, სადაც ის სამზე მეტი შრით არის წარმოდგენილი. შიდა ინტეგუმენტი ორ შრიანია. მწიფე თესლკვირტში, ნუცელუსი დეგენერირებულია და ჩანასახის პარკი პირდაპირ ესაზღვრება შიდა ინტეგუმენტს. მეგასპორო- და მეგაგამეტოგენეზი ნორმალურად მიმდინარეობს. ეს პროცესები მთავრდება კვირტში. ყვავილის გაშლის დროს, ჩანასახის პარკი ფორმირებულია იგი *Polygonum* ტიპისაა.

მომწიფებისას ჩანასახის პარკი იმატებს სიგრძეში, იხრება და იღებს კამპილოტროპული თესლკვირტის ფორმას (სურ. 6.1.1). კვერხუჯრედის აპარატი შედგება კვერცხუჯრედისა და უფრო პატარა ზომის მსხლისებური ფორმის ორი სინერგიდისაგან (სურ. 6.1.2).

ცენტრალური უჯრედი ძლიერაა ვაკუოლიზირებული (სურ. 6.1.1, 6.1.2) პოლარული ბირთვების შერწყმა ხდება განაყოფიერებამდე და წარმოიქმნება მეორადი ბირთვი. ანტიპოდები ეფემერულია, დეგენერირდება განაყოფიერებამდე. ნასკვში განსხვავებულ პოზიციაში მდებარე თესლკვირტების აგებულება არ ამჟღავნებდა მნიშვნელოვან მორფოლოგიურ სხვაობას განაყოფიერებამდე. ისინი მსგავსი სტრუქტურით ხასიათდებიან, გარდა თესლკვირტებისა, რომლებიც ანომალურად იქნა მიჩნეული. ამ უკანასკნელთა პროცენტი ძალიან დაბალია (ცხრილი 6.1), მაშინ როცა, აბორტული თესლკვირტების რიცხვი ძალიან დიდია (ცხრილი 6.1).

ანომალური თესლკვირტების მორფოლოგია განსხვავდებოდა იმის მიხედვით, თუ რომელ სტადიაზე შეჩერდა მათი განვითარება. უმრავლეს შემთხვევაში, ნანახი იყო პატარა ზომის წარმონაქმნები პლაცენტაზე, რომლებიც განვითარებული თესლკვირტის მერისტემას წარმოადგენდა.

გამოვლინდა ხუთი შემთხვევა, როცა არ განვითარდა სპოროგენური ქსოვილი და თესლკვირტი მხოლოდ ორი ინტეგუმენტისა და ნუცელუსისაგან შედგება. სხვა შემთხვევაში დეგენერირდებოდა ყველა მეგასპორა. ნანახი იქნა ჩანასახის პარკის ანომალური განვითარების ორი ვარიანტი. პირველ შემთხვევაში, განვითარება ჩერდებოდა ოთხ-, ხოლო მეორე შემთხვევაში რვა ბირთვიან სტადიაზე. ანომალური თესლკვირტების პოზიცია ნასკვის შიგნით განსხვავებული იყო და მოიცავდა, აგრეთვე, ბაზალური მდებარეობის თესლკვირტებსაც.

ბუტკოს დინგზე მტვრის მარცვლების საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა I პოპულაციაში შეადგენს 41.6 ± 32.4 ($n=92$). ვარიაციის კოეფიციენტი ძალიან მაღალი იყო (82.1%). შესწავლილ მასალაში დამტვერილ დინგზე მტვრის მარცვლების მინიმალური რიცხვი იყო ოთხი, ხოლო მაქსიმალური არის ასზე მეტი. ნასკვის შიგნით მტვრის მილის ზრდის შესწავლამ გამოავლინა, რომ რამოდენიმე მტვრის მილი გაივლის სვეტს და შედის ნასკვის ბუდეში.

მტვრის მილი ყოველთვის აღწევს ბაზალურ თესლკვირტამდე, თუმცა, იგი ასევე შეიძლება ჩაიზარდოს ნებისმიერ სხვა პოზიციაში მდებარე თესლკვირტში. განაყოფიერებული თესლკვირტების რიცხვი ვარირებს. მიუხედავად იმ ფაქტისა, რომ შემდგომში მწიფე თესლად ვითარდება მხოლოდ ერთი (იშვიათად 2) თესლკვირტი.

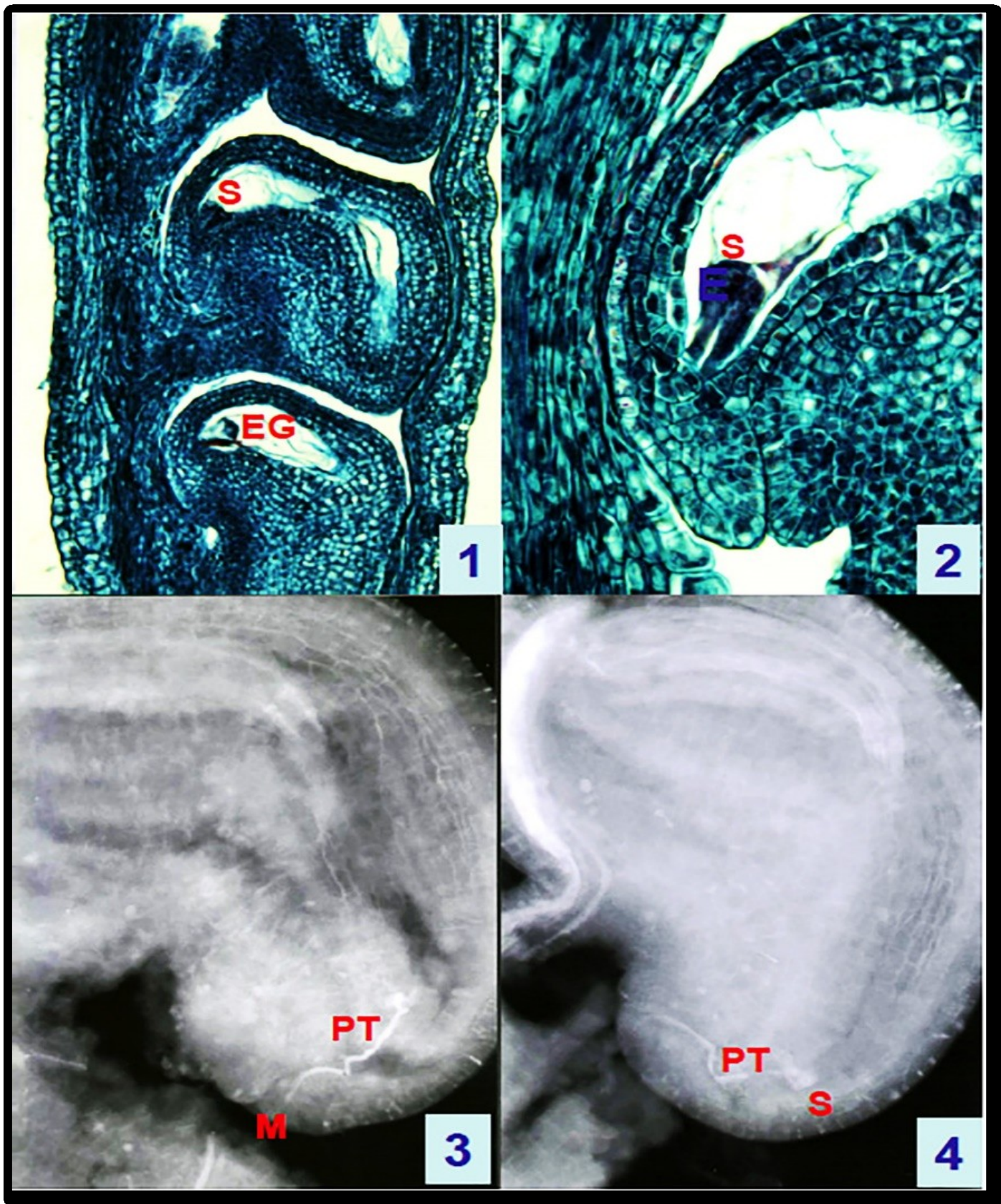
განაყოფიერება პოროგამულია. მტვრის მილი იზრდება მიკროპილემში (სურ. 6.1.3) და აღწევს ჩანასახის პარკს იმ ნაწილში, სადაც მოთავსებულია სინერგიდები (სურ. 6.1.4). მტვრის მილი შედის ერთ-ერთ სინერგიდაში. ზიგოტის ფორმირების შემდეგ შენარჩუნებულ სინერგიდას წაგრძელებული ფორმა აქვს (სურ. 6.2.1). მაგრამ, ზოგიერთ ჩანასახის პარკში, დამტვერვის შემდეგ, დეგენერირდება ორივე სინერგიდა (სურ. 6.2.2), თუმცა კვერცხუჯრედი ინტაქტური რჩება (სურ. 6.2.2, 6.2.3). უნდა ვიფიქროთ, რომ სინერგიდები დეგენერირდება განაყოფიერებამდე და მტვრის მილის შეღწევისაგან დამოუკიდებლად. ზოგიერთი ჩანასახის პარკი საერთოდ არ განიცდის რაიმე ცვლილებას და აბორტის წინ ნორმალურად განვითარებული მწიფე მეგაგამეტოფიტის ტიპური სტრუქტურა აქვს (სურ. 6.2.4).

ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი იყოფა ზიგოტის დაყოფამდე. სანამ ენდოსპერმი ნუკლეარულია, მისი ბირთვები კონცენტრირებულია პროემბრიოს გარშემო და თანდათანობით ავსებენ ცენტრალური უჯრედის ღრუს. ენდოსპერმის გაუჯრედება იწყება, როდესაც ჩანასახის 16 უჯრედია წარმოქმნილი (სურ. 6.3.1).

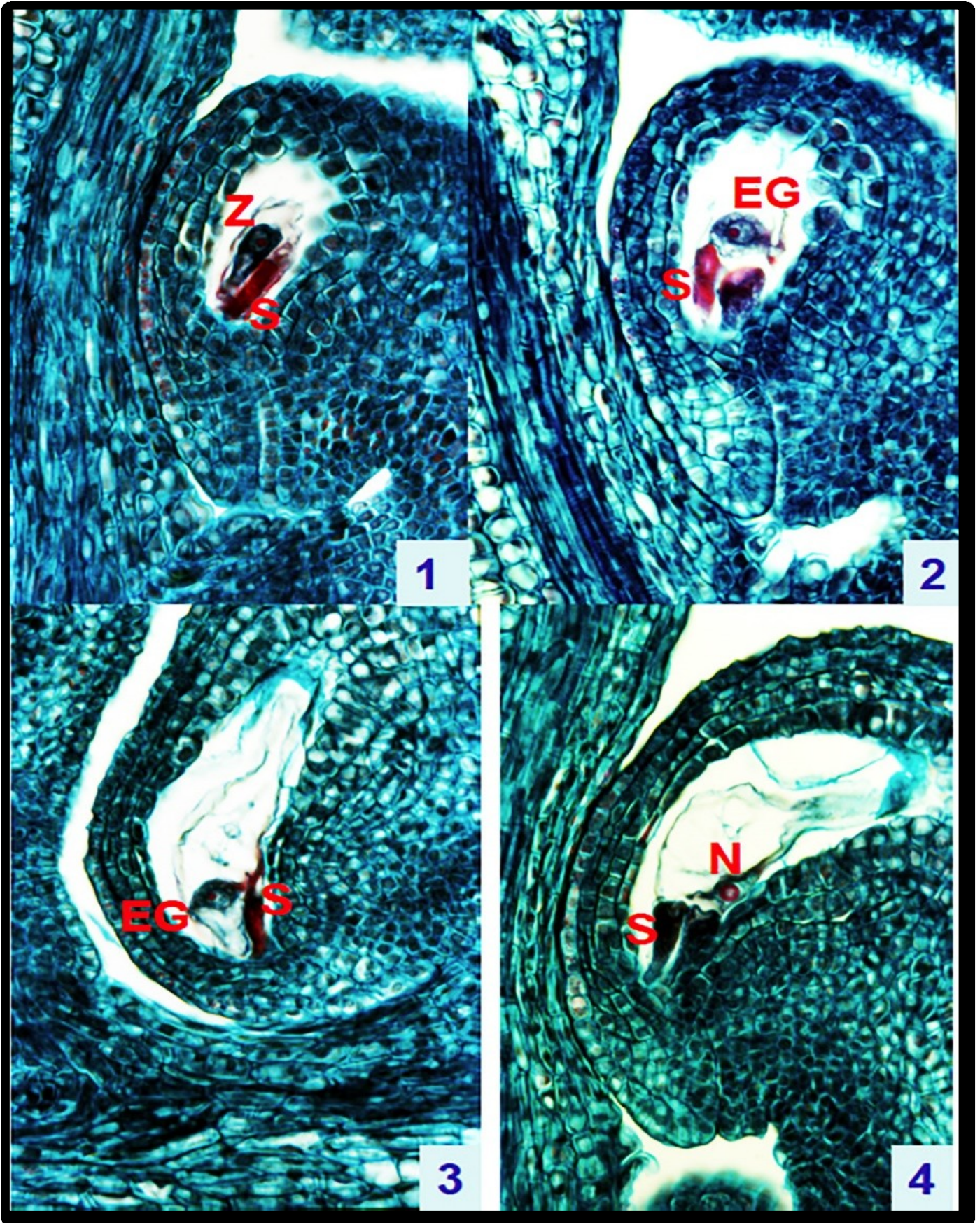
გაუჯრედების პროცესი ვრცელდება მიკროპილური ბოლოდან ქალაძურისაკენ. უჯრედული ენდოსპერმი ნანახი იქნა თესლკვირტებში, რომლებსაც ნასკვში განსხვავებული პოზიცია ეკავათ. ჩანასახი ვითარდება *Onagrad*-ტიპის მიხედვით. უნდა აღინიშნოს, რომ დეგენერირებად თესლკვირტებში არ ვითარდებოდა პროემბრიო. აბორტული თესლკვირტების უმრავლესობა, გარდა მზარდი თესლისა, შეიცავდა ზიგოტას, თუ ისინი განაყოფიერებული იყვნენ და კვერცხუჯრედს, როცა ისინი გაუნაყოფიერებელი დეგენერირდებოდნენ (სურ. 6.3.2).

6.2.2. თესლის ზომა და გაღვივების პროცენტი

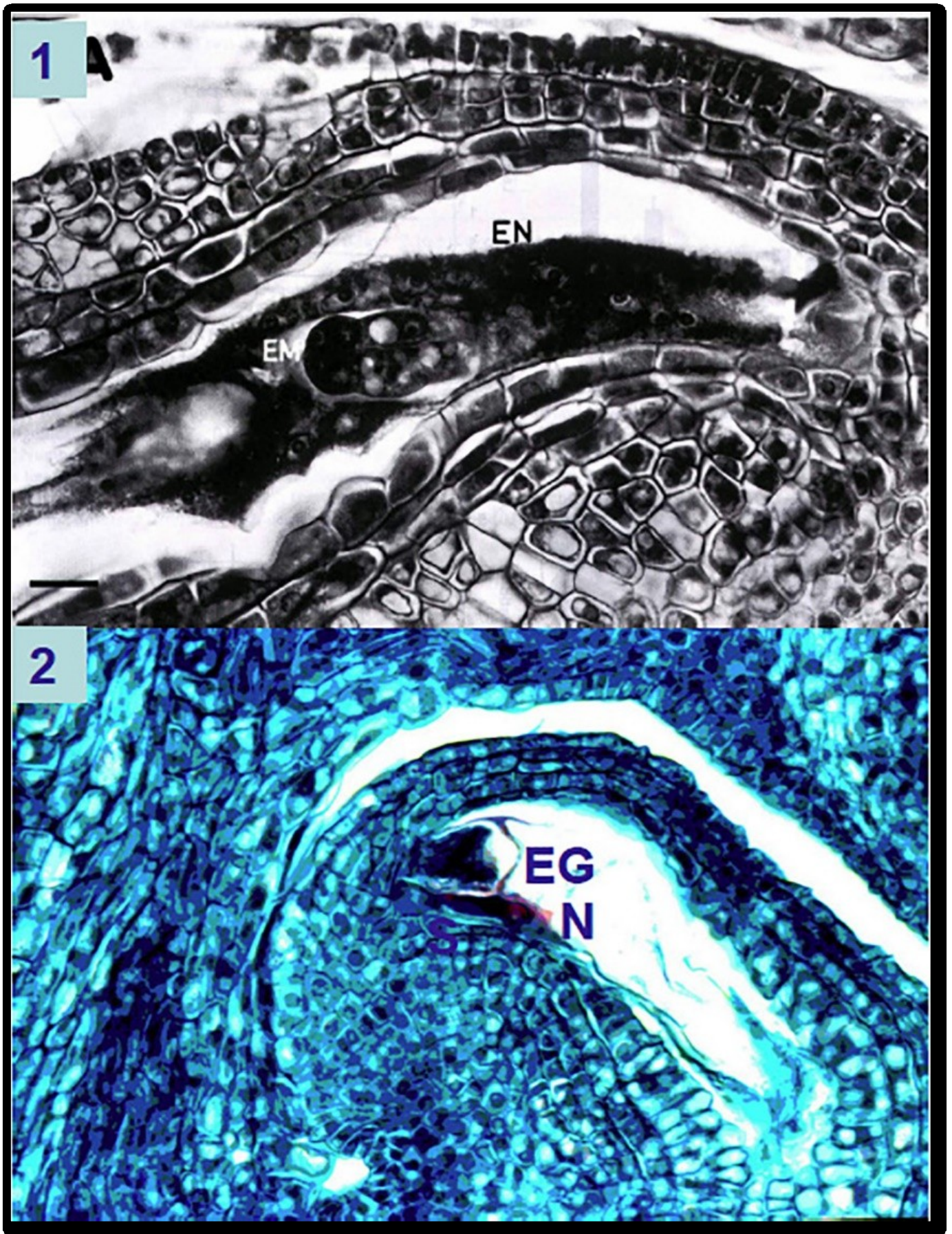
ნასკვის შიგნით სამ პოზიციაში (ბაზალური, შუა და აპიკალური) გაზომილი თესლკვირტების სიგრძე დამტვერვამდე (ე.ი. კვირტში და ყვავილის გაშლისას) მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ($P > 0.05$, სურ. 6.4). ეს იმაზე მიუთითებს, რომ ნასკვში ყველა თესლკვირტი ჩანასახის პარკის ფორმირებამდე მსგავსად ვითარდება და, რაც უფრო მნიშვნელოვანია, არ არის დამოკიდებული მათ მდებარეობაზე. ჩანასახის პარკის მომწიფების, დამტვერვის, განაყოფიერებისა და ენდოსპერმის ფორმირების სტადიებზე ბაზალურ და შუა პოზიციაში მდებარე თესლკვირტების საშუალო სიგრძე მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება ($P > 0.05$).



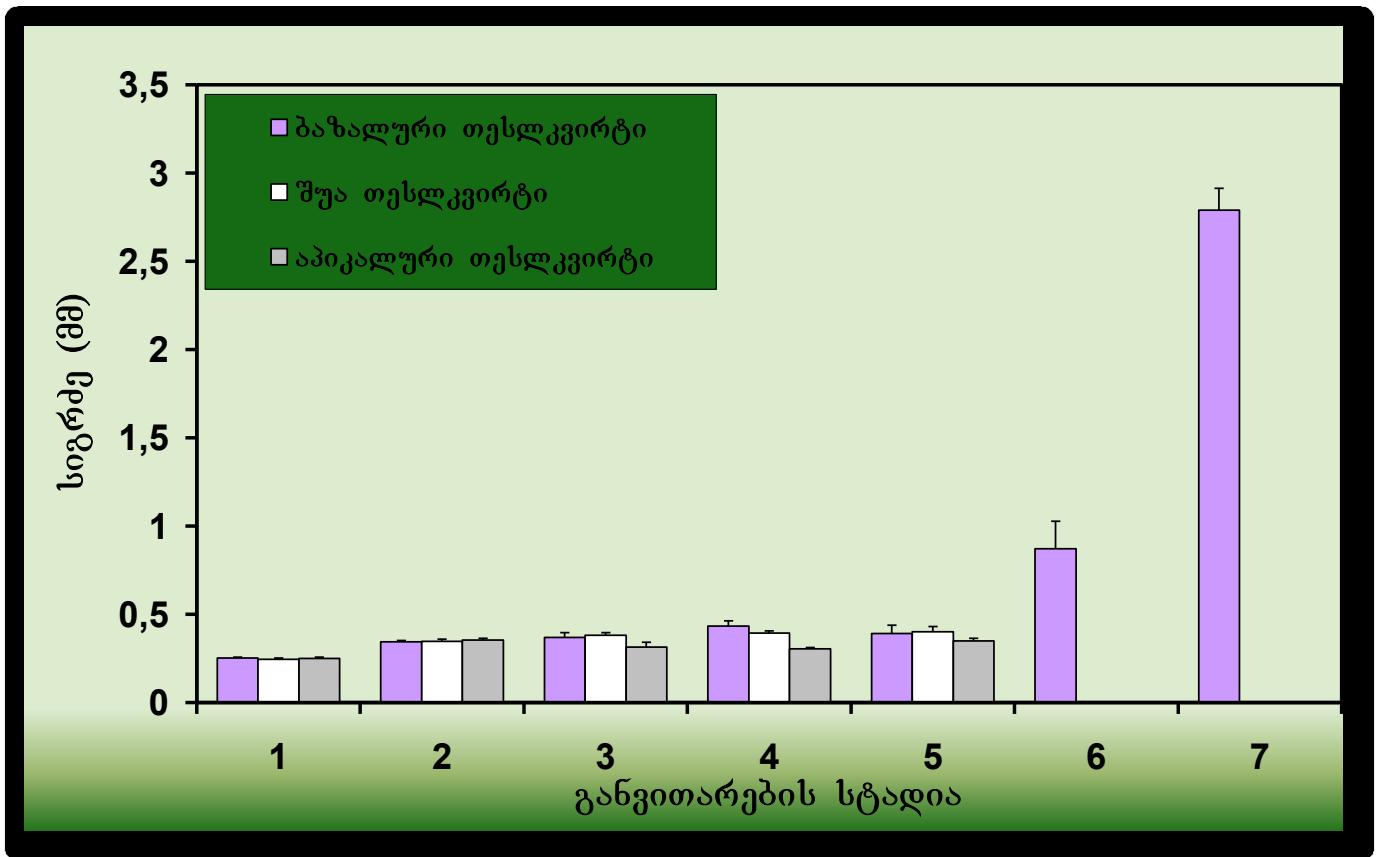
სურათი 6.1.: 1 - ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ნასკვის და თესლკვირტის ზოგადი მორფოლოგიის გამომსახველი მიკროფოტო დამტვერვის სტადიაზე. ბაზალურ თესლკვირტში ჩანს კვერცხუჯრედი (EG) და სინერგიდის რადიალური ანათალი. მის ზემოთ მდებარე თესლკვირტის მიკროპილურ ნაწილში მოთავსებულია ორი სინერგიდა (S) x180; 2 – თესლკვირტისა და ჩანასახის პარკის მიკროპილური ნაწილის სიგრძივი ჭრილი ორი მსხლისებური სინერგიდით (S) დეგენერაციის დაწყებამდე. x250; 3,4 – ფლურესცენტული მიკროსკოპით გადაღებული *Melilotus officinalis*-ის თესლკვირტის მიკროფოტო, რომელზეც ჩანს მტერის მილი (PT) მიკროპილეში (M) და სინერგიდაში (S); x250.



სურათი 6.2. მიმო-*Melilotus officinalis*-ის თესლკვირტის მიკროფოტოები განაყოფიერების სტადიაზე: 1 - ზიგოტა (Z) და დეგენერირებული სინერგიდა (S); 2 - კვერცხუჯრედის აპარატის სიგრძივი ჭრილი სინერგიდებით (S) და ინტაქტური კვერცხუჯრედით (EG); 3 - კვერცხუჯრედის აპარატის სიგრძივი ჭრილი ინტაქტური კვერცხუჯრედით (EG) და დეგენერირებული სინერგიდით (S); 4 - გაუნაყოფიერებელი ჩანასახის პარკი ორი სინერგიდით (S) და მეორადი ბირთვით (N). x250.



სურათი 6.3.: 1 - მიძო-*Melilotus officinalis*-ის ახლად ფორმირებული თესლის მიკროფოტო პროემბრიოთი (EM) და უჯრედული ენდოსპერმით (EN). x400; 2 -დეგენერირებული კვერცხუჯრედი (EG), სინერგიდა (S) და მეორადი ბირთვი (N) ერთ-ერთი აბორტული თესლკვირტის ჩანასახის პარკში. x350.



სურათი 6.4. ძიძო-*Melilotus officinalis* -ის ნასკვში ბაზალურ, შუა და აპიკალურ პოზიციაში მყოფი თესლკვირტის და თესლის სიგრძე (საშუალო და 95% კონფიდენციის ინტერვალი) განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე. 1- კვირტი, 2- გაშლილი ყვავილი, 3- დამტვერვა, 4- განაყოფიერება, 5- ენდოსპერმის ფორმირება, 6- თესლის შევსება, 7- თესლის მომწიფება. ბოლო ორ სტადიაზე მხოლოდ ბაზალურ პოზიციაში მდებარე თესლის სიგრძეა მოცემული, რადგანაც შუა და აპიკალური თესლკვირტები ამ სტადიაზე აბორტირებულია.

აპიკალური თესლკვირტები მნიშვნელოვან სხვაობას ამჟღავნებს ბაზალურ და შუა თესლკვირტებთან შედარებით სიგრძის საშუალო მაჩვენებლით დამტვერვის ($P < 0.01$) და განაყოფიერების სტადიებზე ($P < 0.001$).

ეს უმთავრესად განპირობებულია შესწავლილ შემთხვევებში აპიკალური თესლკვირტის სიგრძის ვარიაბელობით. ზოგიერთ ნასკვში აპიკალური თესლკვირტი უფრო პატარა ზომის იყო, ვიდრე ბაზალურ და შუა პოზიციაში მდებარე თესლკვირტები. თუმცა, სხვა შემთხვევაში ნასკვის შიგნით ყველა თესლკვირტი დაახლოებით თანაბარი ზომისაა.

განვითარებადი თესლი, ჩვეულებრივ ბაზალურ პოზიციაში, მნიშვნელოვნად მატულობს ზომაში თესლის შევსების ფაზაში (სურ. 6.5, 6.6).

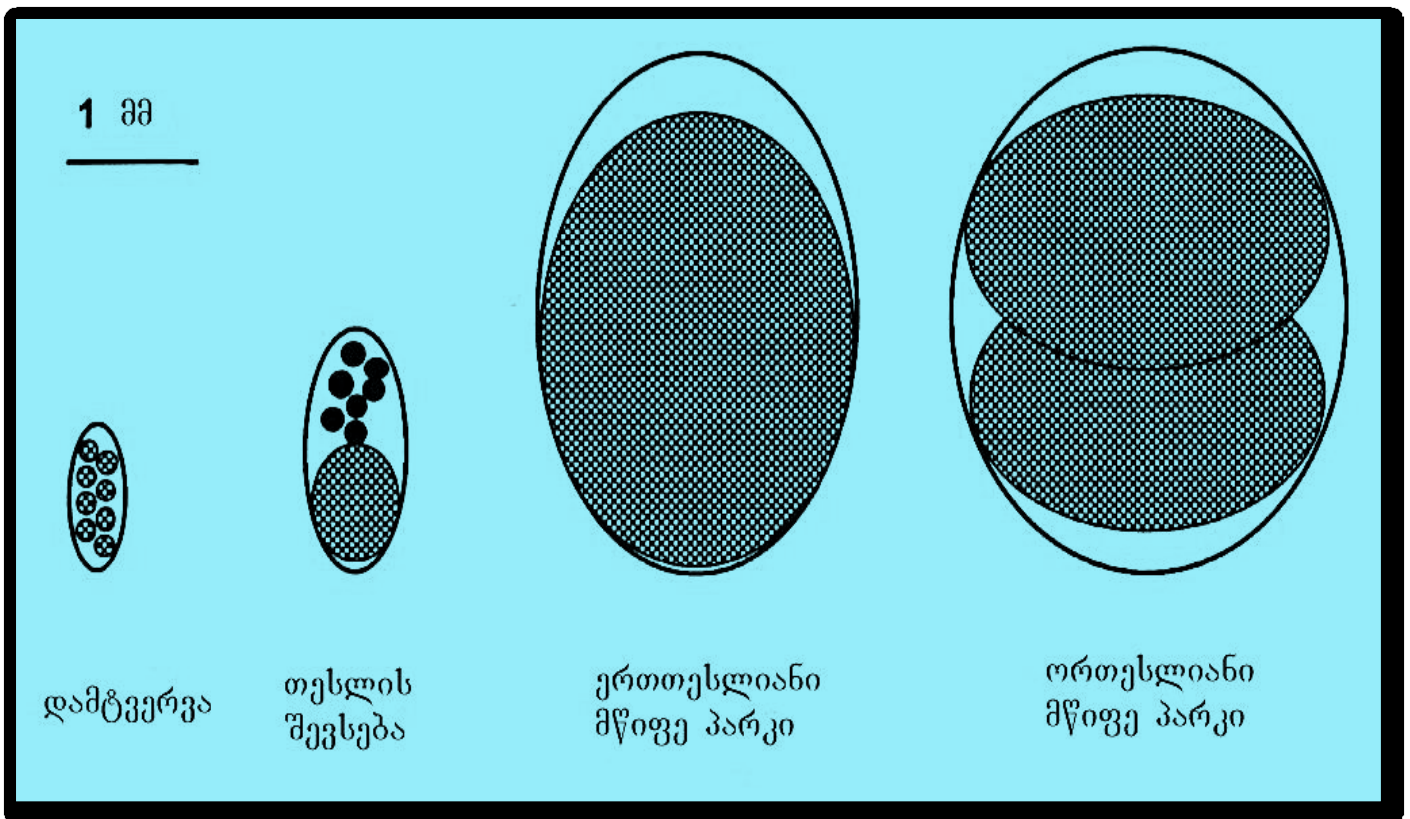
პარკისა და განვითარებადი თესლის სიგრძეების შეფარდება მნიშვნელოვნად მცირდება განაყოფიერებიდან (4.0 ± 0.6) ნაყოფის მომწიფებამდე (1.2 ± 0.1 ; სურ. 6.7).

ეს იმას ნიშნავს, რომ თესლკვირტი განაყოფიერების მომენტისათვის ნასკვის სიგრძის დაახლოებით ერთ მეოთხედს იკავებს, ხოლო მწიფე ნაყოფში თითქმის მთლიანად ავსებს პარკს (სურ. 6.5).

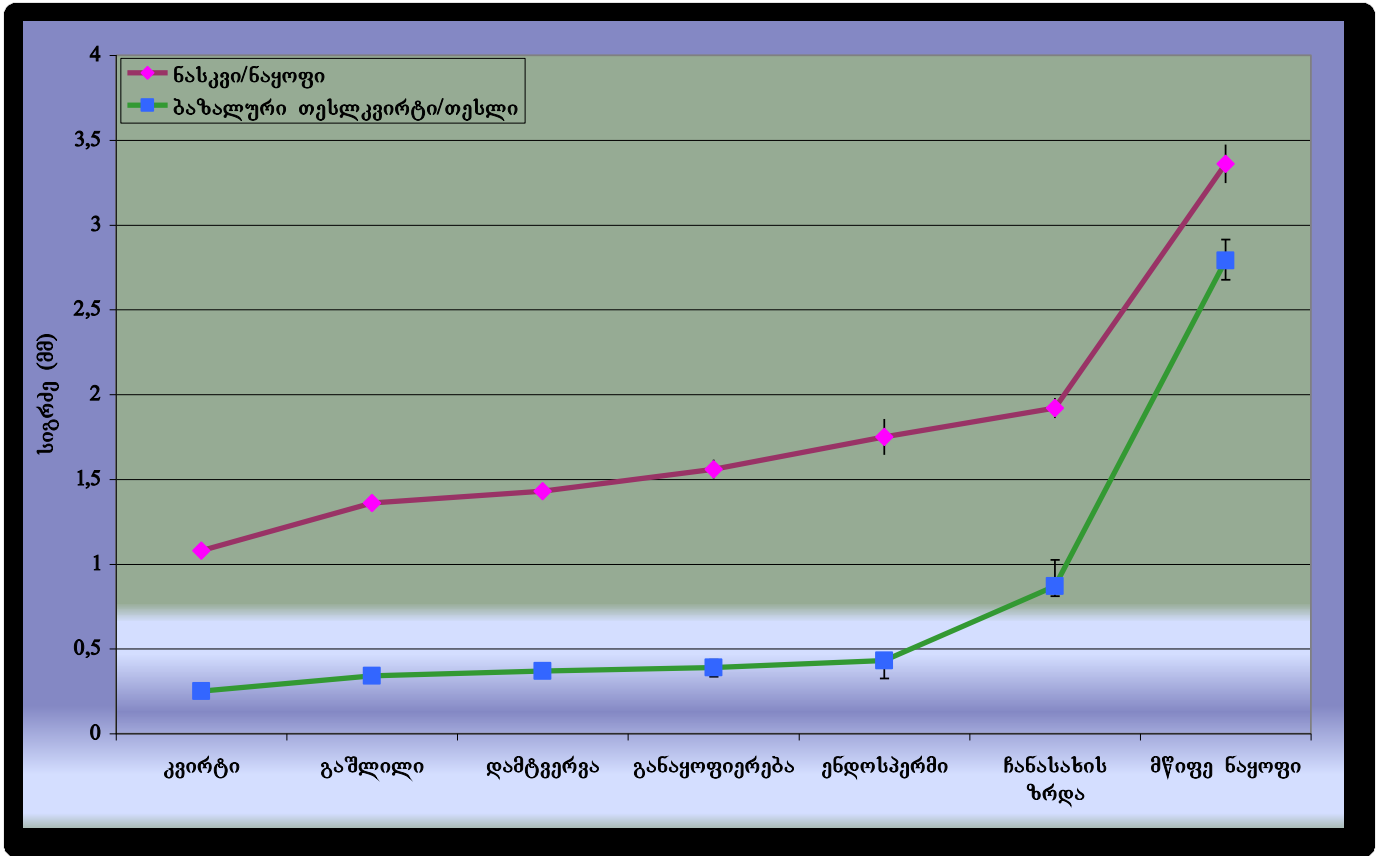
თესლის ინტენსიური ზრდის პროცესს თან სდევს დანარჩენი თესლკვირტების გრადუალური დეგენერაცია (სურ. 6.5).

ამ დროისათვის თესლკვირტები კარგავენ მათ ფიქსირებულ მდებარეობას მწკრივში. განვითარებადი თესლი მათ აწვება და გადაადგილებს ნასკვის სვეტისაკენ მიმართული ბოლოსაკენ.

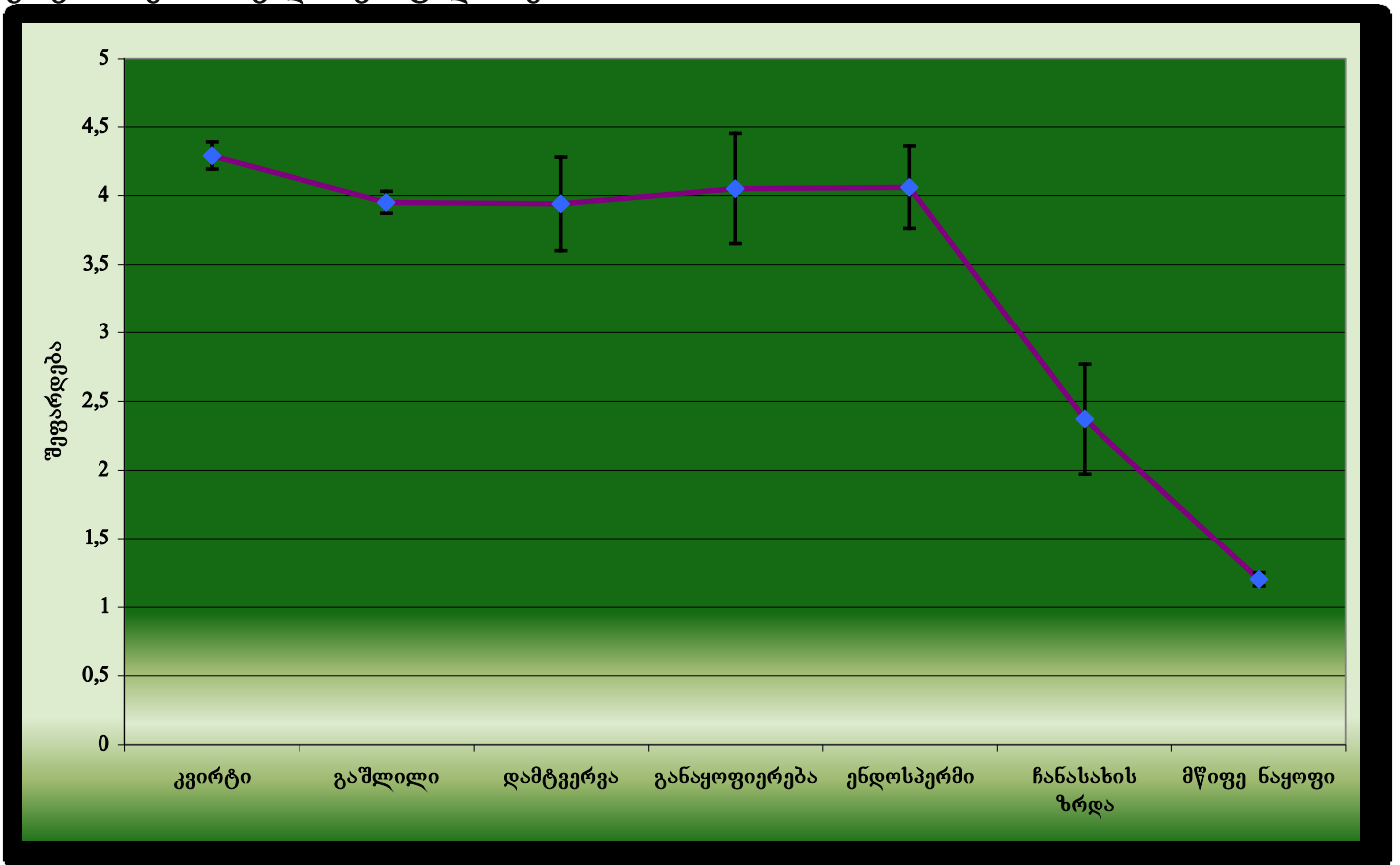
მიკროსკოპის საშუალებით გამჭვირვალე ხსნარში მოთავსებულ პრეპარატში შესაძლებელია დავინახოთ, რომ მზარდი თესლი აწვება მეზობელ თესლკვირტს, რომელიც ამის შედეგად დეფორმირდება. აღსანიშნავია, რომ თესლის სიგრძივი ღერძის ორიენტაცია პარკის სიგძივი ღერძის მიმართ განსხვავებულია ერთ- და ორთესლიან ნაყოფებში (სურ. 6.5).



სურათი 6.5. ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლკვირტის თესლად გარდაქმნის სქემატური გამოსახულება დამტვერვის, თესლის შევსებისა და მწიფე პარკის სტადიებზე. დეგენერირებადი თესლკვირტები თესლის შევსების სტადიაზე გამოსახულია მუქი წრეების სახით. ნაჩვენებია თესლის სიგრძივი ღერძის მდებარეობის სხვაობა ერთ- და ორთესლიან პარკში.



სურათი 6.6. ბიძო-*Melilotus officinalis*-ის ნასკვის (ნაყოფის) და ნასკვში ბაზალურ პოზიციაში მდებარე თესლკვირტის (თესლის) საშუალო სიგრძე და 95% კონფიდენციის ინტერვალი განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე.



სურათი 6.7. ბიძო-*Melilotus officinalis*-ის პარკის და თესლის სიგრძის შეფარდების საშუალო მაჩვენებელი და 95% კონფიდენციის ინტერვალი განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე.

ორივე კლასის მწიფე ნაყოფის სიგრძე (ერთ- და ორთესლიანი) მსგავსია, როგორც განსხვავებულ პოპულაციებში, ისე განსხვავებულ კლასებში ($P>0.05$, ცხრილი 6.2). თვითოეული კლასის თესლის საშუალო სიგრძე მსგავსია სამივე პოპულაციაში ($P>0.05$, ცხრილი 6.2), მაგრამ მნიშვნელოვანი სხვაობაა სხვადასხვა კლასის თესლებს შორის ცალკეული პოპულაციის შიგნით ($P<0.001$). ერთთესლიანი პარკის თესლი უფრო გრძელია, ვიდრე ორთესლიანის თვითოეულ პოპულაციაში (ცხრილი 6.2).

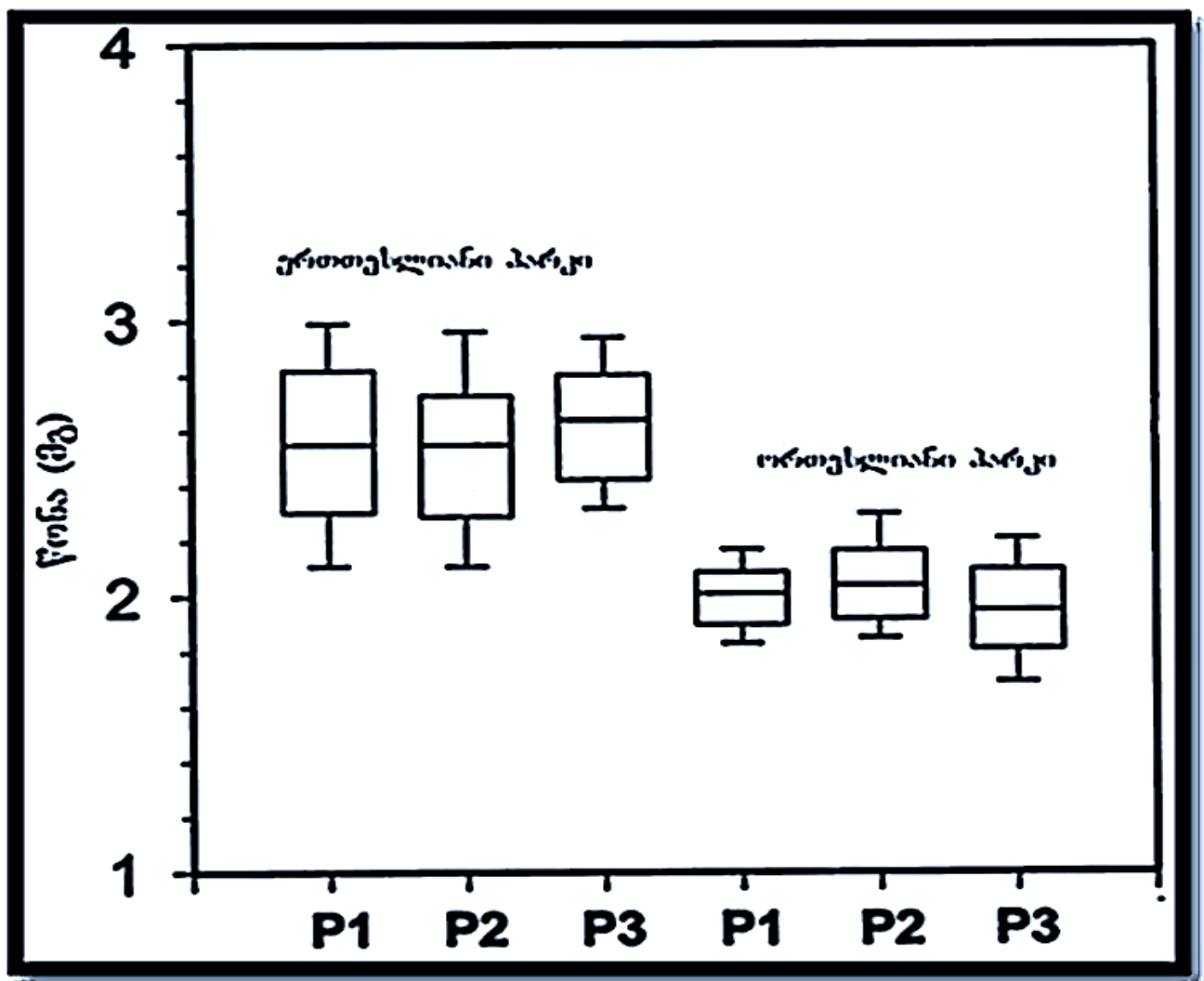
ერთთესლიანი პარკის თესლის წონა მნიშვნელოვნად ჭარბობდა ($P < 0.001$) ორთესლიანი პარკის თესლის წონას, ყოველ ცალკე აღებულ პოპულაციაში (ცხრილი 6.3, სურ. 6.8). თვითოეული კლასის თესლის წონა კი მსგავსი იყო სხვადასხვა პოპულაციებში ($P>0.05$). გაღივების ტესტმა აჩვენა, რომ გაღივების საშუალო პროცენტი თესლის განსხვავებულ კლასებში მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ($P>0.05$), იმისგან დამოუკიდებლად, თესლი ღივდებოდა ინტაქტური, თუ მექანიკურად დაზიანებული გარსით (ცხრილი 6.4). თესლის გარსის სკარიფიკაცია მნიშვნელოვნად ზრდიდა გაღივების პროცენტს თესლის ორივე კლასში, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლები წყლისათვის ძნელად შესაღწევია.

ცხრილი 6.2. ერთ- და ორთესლიანი პარკის და თესლის სიგრძე (საშუალო და სტანდარტული გადახრა) *Melilotus officinalis*-ის სამ პოპულაციაში (P1, P2, P3). გაზომვის რიცხვი თესლის და პარკის სიგრძისათვის თვითოეულ პოპულაციაში: $n=30$ ერთთესლიანი პარკის და თესლის შემთხვევაში; $n=40$ ორთესლიანი პარკის თესლისათვის; $n=20$ ორთესლიანი პარკისათვის. ერთიდაიგივე ასობით ცხრილში მარკირებულია ის მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან ($P>0,05$) რიცხვთა მწკრივში. განსხვავებული ასობით აღნიშნულია მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდება ($P< 0,001$) მწკრივში.

თესლის და პარკის კლასი	ნიშანთვისება		
	თესლის და პარკის სიგრძე		
	P1	P2	P3
ერთთესლიანი პარკის თესლი	2.02 ± 0.13a	2.1 ± 0.1a	2.16 ± 0.16a
ორთესლიანი პარკის თესლი	1.9 ± 0.09b	1.9 ± 0.08b	1.96 ± 0.09b
ერთთესლიანი პარკი	2.92 ± 0.2c	3.0 ± 0.33c	2.93 ± 0.32c
ორთესლიანი პარკი	3.0 ± 0.17c	2.96 ± 0.1c	2.98 ± 0.12c

ცხრილი 6.3. ერთ- და ორთესლიანი პარკის თესლის წონა (საშუალო და სტანდარტული გადახრა) მიძო-*Melilotus officinalis*-ის სამ პოპულაციაში (P1, P2, P3). გაზომვის რიცხვი თვითოეულ პოპულაციაში უდრის 25-ს. ერთიდაიგივე ასობით ცხრილში მარკირებულია ის მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან ($P>0,05$) რიცხვთა მწკრივში. განსხვავებული ასობით აღნიშნულია მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდება ($P<0,001$) მწკრივში.

თესლის და პარკის კლასი	ნიშანთვისება		
	თესლის წონა		
	P1	P2	P3
ერთთესლიანი პარკის თესლი	2.56 ± 0.27 a	2.53 ± 0.22 a	2.6 ± 0.2 a
ორთესლიანი პარკის თესლი	1.99 ± 0.09 b	2.03 ± 0.12 b	1.96 ± 0.13 b



სურათი 6.8. თესლის წონა მიძო-*Melilotus officinalis*-ის სამ პოპულაციაში (P1, P2, P3). უჯრები გამოსახავენ განსხვავებული კლასის (ერთ- და ორთესლიანი პარკის) თესლების წონას. შუა ხაზი უჯრის შიგნით არის მედიანა, 25-ე და 75-ე პორცენტილები წარმოადგენენ უჯრის ზედა და ქვედა საზღვარს, შტრიხიანი ხაზები არის მინიმალური და მაქსიმალური მაჩვენებლები რიცხვთა მწკრივში.

ცხრილი 6.4. ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლის გაღივების პროცენტი (საშუალო და სტანდარტული გადახრა) ინტაქტური და მექანიკურად დაზიანებული თესლის გარსის შემთხვევაში. გაზომვის რიცხვი თვითოეული ტიპის თესლისათვის (ინტაქტური და დაზიანებული გარსი) უდრის 5-ს. ერთიდაიგივე ასოებით ცხრილში მარკირებულია ის მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან ($P>0,05$) რიცხვთა მწკრივში. განსხვავებული ასოებით აღნიშნულია მაჩვენებლები, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდება ($P<0,001$) მწკრივში.

თესლის კლასი	ნიშანთვისება	
	თესლის გაღივების ცდის ვარიანტი	
	ინტაქტური გარსი	დაზიანებული გარსი
ერთთესლიანი პარკის თესლი	2.6 ± 1.5 a	13.2 ± 3.5 b
ორთესლიანი პარკის თესლი	2.64 ± 2.76 a	12.66 ± 2.8 b

6.3. განხილვა

მიღებულმა შედეგებმა აჩვენა, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ნასკვის შიგნით განსხვავებულ პოზიციაში მდებარე თესლკვირტების ზომა და სტრუქტურა არ ამჟღავნებს მნიშვნელოვან სხვაობას მეგაგამეტოფიტის ფორმირებისა და მომწიფების სტადიებზე. განსხვავება თავს იჩენს განაყოფიერების შემდეგ, როდესაც, როგორც წესი, რვიდან შვიდი თესლკვირტი განიცდის აბორტს და კოლაფსს, ხოლო ერთი მათგანი, ჩვეულებრივ ბაზალური ვითარდება მწიფე თესლად.

იმ თესლკვირტების უმრავლესობას, რომლებიც გაუნაყოფიერებელი დეგენერირდება, ნორმალურად განვითარებული კვერცხუჯრედის აპარატი გააჩნია. უნდა აღინიშნოს, რომ სინერგიდები ყველა ჩანასახის პარკში განიცდის დეგენერაციას, იმისდა მიუხედავად შესულია მათში მტვრის მილი თუ არა.

მცენარეთა ზოგიერთ სახეობაში ნაჩვენებია იყო, რომ სინერგიდების დეგენერაცია განპირობებულია დამტვერვით ან მტვრის მილის არსებობით მდედრობითი რეპროდუქციული ორგანოების ქსოვილებში და, რომ სინერგიდის უჯრედული სიკვდილი ხორციელდება თესლკვირტში მტვრის მილის შესვლამდე ან უშუალოდ შესვლის დროს (Huang, Russell, 1992; Drews et al., 1998).

სინერგიდის დეგენერაციის ფაქტი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ყველა მწიფე ჩანასახის პარკში იმაზე უნდა მიუთითებდეს, რომ ნასკვში არსებული ფაქტიურად ყველა თესლკვირტი ფერტილურია და უნარი შესწევს მიიღოს მტვრის მილი.

ცნობილია (**Heslop-Harrison, 1987**), რომ მდედრობითი გამეტოფიტი აქტიურად იზიდავს მტვრის მილს და ამ თვისების დაკარგვა მიუთითებს ჩანასახის პარკის ან თესლკვირტის სპოროფიტული ქსოვილის ანომალურ განვითარებაზე (**Ray et al., 1997**).

ჩვენს მიერ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ზოგიერთ თესლკვირტში აღწერილი იქნა ანომალური განვითარების რამოდენიმე შემთხვევა განაყოფიერებამდე. ნანახი იქნა განუვითარებელი თესლკვირტები, რომლებშიც მორფოგენები შეჩერებული იყო პრიმორდიალურ ფაზაში და ისინი მცირე ზომის გამონაზარდების სახით იყო წარმოდგენილი. ზოგიერთ თესლკვირტში სპოროფიტული ქსოვილი არ იყო განვითარებული ან დეგენერირებული იყო ოთხივე მეგასპორა. მეგაგამეტოფიტის ფორმირებისას განვითარება ფერხდებოდა ოთხ- ან რვაბირთვიან სტადიაზე და ა.შ.

ანომალური თესლკვირტების არსებობა ლიტერატურაში განიხილება (**Moore et al., 1997; Drews et al., 1998; Grossniklaus, Schneitz, 1998; Lester et al., 2004**), როგორც თესლკვირტის განვითარების მეგასპორო- ან მეგაგამეტოგენების პროცესების შეწყვეტის შედეგი. ჩამოყალიბებულია თესლკვირტის განვითარების გენეტიკური კონტროლის მოდელი (**Baker et al., 1997**). *Arabidopsis*-ში (Brassicaceae) დეტერმინირებულია თითქმის 60 მუტანტი, რომლებშიც მეგაგამეტოგენები დარღვეულია განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე, როგორცაა მიტოზური ციკლი, ბირთვების დიფერენცირება და მიგრაცია, გაუჯრედება და განაყოფიერება (**Moore et al., 1997; Grossniklaus, Schneitz, 1998**).

ანომალურობის პროცენტი *Arabidopsis*-ის მუტანტებში უფრო მაღალია, ვიდრე ველურ ტიპში, სადაც იგი შეადგენს 5%-ს (**Grossniklaus, Schneitz, 1998**). ანომალური თესლკვირტების პროცენტული წილი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის შესწავლილ პოპულაციებში შეადგენდა 2.2%-ს. ეს მაჩვენებელი უფრო დაბალია, ვიდრე ეს სხვა მცენარეების ველურ ტიპებშია ნანახი (**Akhalkatsi, Wagner, 1996; Wagner, Reichegger, 1997**).

ეს იმაზე მიუთითებს, რომ თესლკვირტის ანომალურ განვითარებას მხოლოდ უმნიშვნელო ეფექტი უნდა ჰქონდეს ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლწარმოქმნაზე, რადგანაც აბორტული თესლკვირტების რაოდენობა (82.6%) ბევრად სჭარბობს ანომალური თესლკვირტების პროცენტს.

ყვავილისა და თესლის აბორტის ფენომენი ბოლო 25 წლის განმავლობაში აქტიური შესწავლის საგანს წარმოადგენს (**Stephenson, 1981; Wiens, 1984**). ამ მიმართულებით, მცენარეთა სამყაროში ერთ-ერთი ყველაზე კარგად შესწავლილი ტაქსონია ოჯახი Fabaceae, რადგანაც მის წარმომადგენლებს თესლები ნაყოფში ხაზურადა აქვს განლაგებული. ეს საშუალებას იძლევა შესწავლილი იქნეს ორი გრადიენტის გავლენა თესლკვირტის პოზიციაზე.

ესენია ყვავილის ყუნწიდან ბუტკოს სვეტის მიმართულებით გადაადგილებული რესურსებისა და საწინააღმდეგო მიმართულებით მოზარდი მტვრის მილის ეფექტი (Hossaert, Valero, 1988; Rocha, Stephenson, 1990, 1991 a, b). შესწავლილია რესურსების გავლენა ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლწარმოქმნაზე განსხვავებული ტენიანობის პირობებში მოზარდ პოპულაციებში (Schouten, 1998).

ამ მონაცემების თანახმად, ტენიან გარემოში მოზარდ პოპულაციაში, ინდივიდებს ორთესლიანი ნაყოფების უფრო მაღალი პროცენტული მაჩვენებელი აქვს, ვიდრე მშრალ გარემოში მოზარდ მცენარეებს. მცენარეთა უმრავლესობაში, თესლწარმოქმნის რაოდენობრივი მაჩვენებელი პირდაპირ პროპორციულ კავშირშია მოხმარებული რესურსების რაოდენობასთან, როგორცაა მინერალები, სინათლე და წყალი (Lee, Bazzaz, 1982; Genter et al., 1997).

ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში კი ზრდის უკეთესმა პირობებმა გამოიწვია თესლის რაოდენობის გაზრდა მაქსიმუმ ორ თესლამდე ერთ ნაყოფში. თუმცა, რესურსების ზრდამ ვერ შესძლო შეეცვალა ამ სახეობისათვის დამახასიათებელი განვითარების ძირითადი სქემა, რომლის თანახმადაც ნაყოფში ერთი ან მაქსიმუმ ორი თესლის განვითარებაა შესაძლებელი.

მტვრის მარცვლების ლიმიტაცია განიხილება მეორე მნიშვნელოვან ფაქტორად, რომელიც თესლწარმოქმნის დაბალ დონეს განაპირობებს (Hossaert, Valero, 1988).

ჩვენ განვსაზღვრეთ მტვრის მარცვლების რიცხვი ბუტკოს დინგზე და შევისწავლეთ მტვრის მილის ზრდის ხასიათი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ნასკვის შიგნით. თუმცა ცნობილია, რომ ეს სახეობა თვითმტვერია (Wiens et al., 1987), ჩვენს მიერ ნანახი იქნა როგორც დაუმტვერავი დინგები, ისე მტვრის მარცვლების ძალიან მცირე რიცხვი მათზე.

მაგრამ, მტვრის მილის ზრდის ხასიათის შესწავლამ აჩვენა, რომ, როგორც წესი, დამტვერილი ყვავილის ნასკვის შიგნით რამოდენიმე მტვრის მილი შედის. მტვრის მილები აღწევს სხვადასხვა პოზიციაში მდებარე თესლკვირტებამდე. განაყოფიერებული თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში ვარირებს, მაგრამ უმრავლეს შემთხვევაში, მათი რიცხვი აღემატება მომწიფებული თესლის რიცხვს. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ შესაძლებელია განხორციელდეს როგორც განაყოფიერებული, ისე გაუნაყოფიერებელი თესლკვირტების აბორტი. ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ აბორტი ამ შემთხვევაში შესაძლებელია გამოწვეული იყოს არა დამტვერვის ან განაყოფიერების შეზღუდვით, არამედ რაიმე სხვა შინაგანი ფაქტორით.

ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლკვირტების უმრავლესობა, რომლებიც აბორტს განიცდის, შეიცავს ენდოსპერმის რამოდენიმე ბირთვს და ზიგოტას. ჩვენ არ გვინახავს პროემბრიოს აბორტის შემთხვევა. ზიგოტის შემცველი თესლის აბორტი ნანახია *Chorsia* (Bombacaceae) და *Tabebunia* (Bignoniaceae) (Gibbs, Bianchi, 1993). აბორტი ჩანასახის განვითარების ადრეულ

სტადიაზე ხდება *Medicago*-ში (Fabaceae) (Cooper et al., 1937). ჩანასახების აბორტი ჰისტოგენეზის დაწყებამდე ნანახია ნალველა-*Gentianella*-ში (Wagner, Mitterhofer, 1998).

დღეისათვის ჩანასახის და ენდოსპერმის განვითარების გენეტიკური საფუძვლები, ძირითადად, უცნობია. ნავარაუდებია, რომ თესლის ფორმირება მოითხოვს განაყოფიერების ორივე პროდუქტის - ჩანასახის და ენდოსპერმის და, აგრეთვე მათი გარემომცველი თესლის გარსის წარმომქმნელი ინტეგუმენტის უჯრედების შრის კოორდინირებულ განვითარებას (Grossniklaus, Schneitz, 1998).

ზოგიერთ მცენარეში მეორადი ბირთვი დაყოფას იწყებს დამტვერვის გარეშე, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ენდოსპერმის განვითარების ინიციატორია გენების მიერ არის მართვადი (Chaudhury et al., 1997). არსებობს, აგრეთვე, მონაცემები, რომლებიც მიუთითებს თესლ-კვირტის სპოროფიტული ქსოვილების როლზე ჩანასახის და ენდოსპერმის განვითარებაზე (Colombo et al., 1997).

უფრო მეტი, ჩანასახის წარმოქმნაზე გავლენას ახდენს როგორც მდედრობითი გამეტოფიტი (Chaudhury et al., 1997), ისე მშობელი მცენარის სპოროფიტული ქსოვილები (Colombo et al., 1997). *Arabidopsis*-ის მუტანტ მედიაში ნაჩვენებია იქნა, რომ თესლწარმოქმნის დროს მიმდინარე უჯრედების გამრავლება და ზრდა დედა მცენარის კონტროლს ექვემდებარება (Grossniklaus et al., 1998).

ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში მშობელ მცენარეს შეუძლია გენეტიკურად განსაზღვროს თესლის აბორტი ენდოსპერმის განვითარების ადრეულ სტადიაზე, ზიგოტის დაყოფამდე. მაგრამ, ახალგაზრდა თესლების აბორტის რეგულაციის მექანიზმი ამ მცენარეში ამოუცნობი რჩება.

არსებობს მონაცემები (Queller, 1983; Lee, 1984; Wiens et al., 1987), რომელთა თანახმადაც დამტვერვის შემდეგ განხორციელებული პროცესები, როგორცაა “განვითარებისეული” სელექცია, გამეტოფიტების კონკურენცია, მდედრის არჩევანი და გენეტიკური ტვირთი შესაძლოა განაპირობებდეს პოტენციური შთამომავლის სელექციას. ჩვენ მიგვაჩნია, რომ თესლის კანონზომიერი აბორტის ფენომენი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში შესაძლოა წარმოადგენდეს მშობელი მცენარის მიერ განხორციელებული კონტროლის შედეგს.

აბორტის სქემა ამ მცენარეში ორი ძირითადი მიმართულებით ხორციელდება. ერთი ეხება თესლკვირტის მდებარეობას, რომელიც, როგორც წესი, ბაზალურია. ხოლო მეორე, თესლის რიცხვს, რომელიც ძირითადად ერთია, იშვიათად კი - ორი.

უნდა აღინიშნოს, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის თესლის აბორტის ხასიათი მსგავსი იყო ყველა შესწავლილ ინდივიდში, რომლებიც იზრდებოდა განსხვავებულ გეოგრაფიულ

რეგიონებში და სხვადასხვა ეკოლოგიურ პირობებში. ეს შესაძლოა იმაზე მიუთითებდეს, რომ ჩვენს მიერ აღწერილი თესლის კანონზომიერი აბორტის ფენომენი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში სახეობა სპეციფიურ ნიშანს წარმოადგენს. მცენარეთა ბევრ სახეობაში დეგენერირდება მთლიანი თესლკვირტი და მის ადგილას ნასკვში ცარიელი ადგილი რჩება. მაგალითად, ჩვეულებრივი ლობიო-*Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae)-ის პარკში, ნორმალურად განვითარებული თესლის გვერდით გვხვდება ცარიელი სივრცე, რომელიც წესით სხვა თესლს უნდა დაეკავებინა, მაგრამ რადგან იგი დეგენერირდა, ცარიელი დარჩა.

ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში თესლის მომწიფება სხვაგვარად ხდება. ამ შემთხვევაში ნორმალურად განვითარებული თესლი იკავებს აბორტული თესლების მიერ ადრე დაკავებულ სივრცესაც და მთლიანად ავსებს პარკის ღრუს. პარკის და თესლის სიგრძეების შეფარდება განაყოფიერების მომენტში 4-ს უდრის, ხოლო მწიფე თესლის სტადიაზე იგი 1,2-მდე მცირდება. ჩვეულებრივი ლობიო-*Phaseolus vulgaris*-ში მწიფე პარკის სიგრძე მნიშვნელოვნად აღემატება თესლის სიგრძეს. მათი სიგრძის შეფარდება ამ მცენარეში განაყოფიერებისას შეადგენს 6-ს, ხოლო თესლის მომწიფებისას 12-მდე იზრდება (მ. ახალკაცი, გამოუქვეყნებელი მონაცემი). ეს მიუთითებს იმაზე, რომ თესლის ზრდის ხასიათი ნაყოფის ზომებთან მიმართებაში განსხვავდება Fabaceae-ს ოჯახის სხვადასხვა წარმომადგენლებში.

ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ერთ- და ორთესლიანი პარკის სიგრძე უმნიშვნელოდ ცვალებადობდა პოპულაციებს შორის და ერთი პოპულაციის სხვადასხვა ინდივიდებში. თესლის რიცხვის გაზრდა ორამდე იწვევდა თესლის სიგრძისა და მასის შემცირებას, მაშინ როცა პარკის სიგრძე უცვლელი რჩებოდა. Brassicaceae-ს ოჯახის გვარები მდოგვი-*Sinapis* და კომბოსტო-*Brassica* ნანახია (Olsson, 1960), რომ თესლის რიცხვის შემცირებას თან სდევდა მათი ზომის გაზრდა. არსებობს მოსაზრება (Tedin, 1925), რომ თესლის ზომის გაზრდა თესლის რიცხვის შემცირებას იწვევს მაშინ, როცა ნაყოფის სიგრძე კონსტანტური რჩება. Brassicaceae-ს ოჯახის გვარი წიწმატასელი-*Camelina*-ში ნაჩვენებია (Harper et al., 1970), რომ პარკის და თესლის სიგრძეს ორი სხვადასხვა გენი აკონტროლებს. დღეისათვის მცენარის ორგანოს ზომის განმსაზღვრელი გენი იდენტიფიცირებულია (Mizukami, Fischer, 2000). ეს მონაცემები საშუალებას გვაძლევს ვივარაუდოდ, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ევოლუციის პროცესში განხორციელდა იმ გენის მუტაცია, რომელმაც გამოიწვია თესლის ზომის გაზრდა. მაშინ როცა, პარკის ზომა დარჩა კონსტანტური. ამის შედეგად, გაზრდილმა თესლმა შეავსო პარკის ღრუ და შეუძლებელი გახადა მასში სხვა თესლების არსებობა, რამაც განაპირობა თესლის რიცხვის შემცირება.

არსებობს Boraginaceae-ს ოჯახის გვარი და მოსაზრება (Casper, Wiens, 1981; Casper, 1984), რომ ერთთესლიანობის ფენომენია *Cryptantha flava* (A.Nelson) Payson-ში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს თესლის გავრცელებისას. ამ ავტორების თანახმად, პარკი (ამ სახეობაში პარკი არ იხსნება, ისევე, როგორც *Melilotus officinalis*-ში და წარმოადგენს თესლის გავრცელების ერთეულს), რომელიც მხოლოდ ერთ თესლს შეიცავს და მსუბუქია, უფრო დიდ მანძილზე გავრცელდება ქარით, რაც შეამცირებს კონკურენციას აღმონაცენებს შორის. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში ერთთესლიანობამ მართალია განაპირობა ნაყოფის მასის შემცირება, მაგრამ გაზარდა თესლის მასა. ჩვენ ასევე ვვარაუდობთ, რომ განვითარებული თესლის ბაზალური პოზიცია ნაყოფში, აგრეთვე, მნიშვნელოვანია თესლის გავრცელებისათვის.

ცულისპირი-*Lathyrus*-ში ბაზალური გაუნაყოფიერებელი თესლკვირტის აბორტი აიხსნება (Hossaert, Valero, 1988) პარკის გახსნის მომენტში მისი ბალისტიკური წესით გავრცელების ნაკლები შესაძლებლობით. *Chamaecrista fasciculata* (Michx.) Greene-ში თესლებს, რომლებსაც დისტალური პოზიცია უკავიათ, შეუძლიათ უფრო დიდ მანძილზე გავრცელდნენ (Lee, Bazzaz, 1982). არსებობს საფუძველი ვიფიქროთ, რომ ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში ბაზალურ პოზიციაში მდებარე თესლი აუმჯობესებს პარკის აეროდინამიკურ თვისებებს და ქარით გავრცელებისას მას უკეთეს ბალანსს ანიჭებს. ერთთესლიანობას და თესლის ზომის გაზრდას გარკვეული ეკოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც დიდი ზომის თესლს აღმონაცენთა უკეთ დამკვიდრება შეუძლია დიდი მარაგის გამო, რაც მას უპირატესობას ანიჭებს სახეობათშორისი კონკურენციის დროს (McWilliams et al., 1968).

გალივების ტესტმა აჩვენა, რომ არ არსებობდა დიდი სხვაობა ერთ- და ორთესლიან ნაყოფებში განვითარებული თესლების გალივების პროცენტულ მაჩვენებლებს შორის. ეს შესაძლოა იმაზე მიუთითებდეს, რომ განსხვავება მათ შორის არ არის იმდენად მნიშვნელოვანი, რომ გავლენა მოახდინოს მათი გალივების უნარზე. მაგრამ, ის ფაქტი, რომ ორთესლიანი ნაყოფების რიცხვი იზრდებოდა უკეთეს გარემო პირობებში მოზარდ მცენარეებში (Schouten, 1998), მიუთითებს დიდი თესლების უპირატესობაზე მკაცრ გარემო პირობებში დამკვიდრებისათვის. დასასრულს უნდა აღინიშნოს, რომ თესლის კანონზომიერი აბორტი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში არ წარმოადგენს სტრუქტურული ანომალიის, რესურსების ან მტვრის მარცვლების ლიმიტაციის შედეგს. იგი განხილული უნდა იქნეს, როგორც გენეტიკურად დეტერმინირებული რეპროდუქციული სტრატეგია. ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ ამ სახეობის ევოლუცია წარიმართა თესლის რიცხვის შემცირებისა და მისი ზომების გაზრდის მიმართულებით, რამაც მნიშვნელოვანი როლი შეასრულა სახეობის კონკურენტუნარიანობის გაზრდასა და მის ფართოდ გავრცელებაში.

7. რესურსების ლიმიტაციის ეფექტი თესლის განვითარებაზე და გაღვივებაზე ულუმბოში-*Trigonella caerulea* (Fabaceae)

ბოლო დროს, მეცნიერთა სულ უფრო დიდ ყურადღებას იპყრობს პოტენციურად სიცოცხლისუნარიანი მოუმწიფებელი თესლების და ნაყოფების აბორტის ფენომენი, რომელსაც ადგილი აქვს დამტვერვისა და თესლის გავრცელების ფაზებს შორის (Stephenson, 1981; Wiens, 1984; Lester et al., 2004). ძირითად კითხვებს, რომელზეც პასუხი დღემდე არ არის გაცემული, წარმოადგენს, ჯერ ერთი, ის, თუ რატომ წარმოქმნის მცენარე იმაზე ბევრად მეტ ყვავილს, ვიდრე მწიფე ნაყოფს, და მეორე, რომელი ნაყოფი და თესლი უნდა მოიცილოს მცენარემ აბორტის გზით, რათა მაქსიმალურად უზრუნველყოს დედა მცენარის რეპროდუქციული წარმადობა.

არსებობს განსხვავებული მოსაზრებები ყვავილის და თესლის აბორტის მექანიზმების თაობაზე. სხვადასხვა ავტორი ამის მიზეზად ასახელებს: მტვრის მარცვლების დეფიციტს (Trueman, Wallace, 1999; Diggle et al., 2002); ნაყოფისა და თესლის განვითარებისათვის აუცილებელი რესურსების რაოდენობრივ შეზღუდვას (Lee, Bazzaz, 1982); ბალახისმჭამელი ცხოველების და მწერების ზემოქმედებას (Krupnick, Weis, 1999); პათოგენების (Jones, 1976); ან უარყოფითი გარემო ფაქტორების გავლენას (Lee, Bazzaz, 1982; Lester et al., 2004); პოპულაციის სივრცობრივი სტრუქტურის და სიდიდის ეფექტს (Nishihiro, Washitani, 1998; Morgan, 1999) და სხვ. არსებობს სრულიად განსხვავებული მოსაზრებაც, რომლის თანახმადაც მდედრობითი რეპროდუქციული წარმადობა განისაზღვრება არა გარეგანი გარემო ფაქტორების ზემოქმედებით, ან დამტვერვის დეფიციტით, არამედ კონტროლირებულია გენეტიკურად (Casper, Wiens, 1981).

აღნიშნული თეორია დადასტურებულია რამოდენიმე ექსპერიმენტული სამუშაოთი, რომელთა თანახმად შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობა განისაზღვრება შინაგანი ფაქტორებით, როგორცაა, განსხვავებული გენეტიკური ხარისხის მქონე გამეტოფიტებს ან ჩანასახებს შორის არსებული კონკურენცია (Queller, 1983; Lee, 1984; Härdling, Nilsson, 1999); ბუტკოს დინგზე მიმდინარე მტვრის მარცვლების გადარჩევა (Gibbs, Sasaki, 1998); ენდოსპერმსა და ჩანასახს შორის არსებული ურთიერთკავშირი (Carputo et al., 1999); მდედრობითი გამეტოფიტის ლეტალური მუტაციები (Christensen et al., 1998; Hosoo et al., 2005), ინბრიდინგი (Hull-Sunders et al., 2005) და ბოლოს მშობელი მცენარის მიერ განხორციელებული პირდაპირი კონტროლი (Charnov, 1979; Grossniklaus et al., 1998).

თესლკვირტების “ჭარბი პროდუქციის” ასახსნელად მნიშვნელოვანია, აგრეთვე, სელექციური აბორტის ჰიპოთეზა. ნაჩვენებია (Casper, Wiens, 1981; Wiens et al., 1987), რომ რესურსების შეზღუდვა გავლენას არ ახდენს თესლწარმოქმნის ხასიათზე მცენარეთა იმ სახეობებში, რომელთა ნაყოფი თესლის კონსტანტურ რიცხვს შეიცავს.

ამ მცენარეებში ნასკვში თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვი თესლწარმოქმნის პროცესში განხორციელებული აბორტის გზით მცირდება კონსტანტურ რიცხვამდე, რომელიც ამ სახეობის მწიფე ნაყოფისათვის არის დამახასიათებელი. ამ ფენომენს თესლკვირტების აბორტის ფიქსირებული დონე ეწოდება (Casper, Wiens, 1981).

ამ შემთხვევაში, თესლის აბორტს ადგილი აქვს იმისგან დამოუკიდებლად, არის თუ არა საკმარისი რაოდენობით მტვრის მარცვლები, ან რამდენად ცვალებადია გარემო ფაქტორები. მაგრამ, მცენარეთა სხვა სახეობებში არსებობს ნათლად გამოხატული კორელაცია თესლის გამონასკვასა და რესურსების და მტვრის მარცვლების რაოდენობას შორის (Stephenson, 1984; Genter et al., 1997; Trueman, Wallace, 1999). უნდა აღინიშნოს, რომ მცენარეთა უმეტეს სახეობებში არ არსებობს თესლკვირტების აბორტის ფიქსირებული დონე, და ამდენად, ამ მცენარეებში რესურსების შეზღუდვა განაპირობებს თესლის რიცხვის შემცირებას ნაყოფში. შედეგად, ამ სახეობებში, თესლის რაოდენობა ნაყოფში კორელირებს გამოყენებადი რესურსების რაოდენობასთან.

ამ მოსაზრებებიდან გამომდინარე, ერთწლოვანი პარკოსანი მცენარე ულუმბო-*Trigonella caerulea* წარმოადგენს საინტერესო ობიექტს თესლწარმოქმნის ხასიათზე რესურსების შეზღუდვის ეფექტის შესასწავლად. ამ მცენარეში, ჩვეულებრივ, ნასკვში თავდაპირველად ყალიბდება ოთხი თესლკვირტი და მხოლოდ ორი მათგანი ვითარდება მწიფე თესლად.

თუმცა, არის მწიფე პარკები, სადაც გვხვდება მხოლოდ ერთი ან სამი მწიფე თესლი. ძალიან იშვიათად, სიმწიფეს აღწევს ოთხივე თესლკვირტი და ნაყოფში ოთხი თესლია. შესაბამისად, თუმცა ორთესლიანობა უფრო ტიპურია ულუმბო-*Trigonella caerulea*-სთვის, არ არსებობს თესლკვირტების აბორტის ფიქსირებული დონე ამ სახეობისათვის და თესლის რიცხვი ნაყოფში ცვალებადობს.

ამიტომ, საინტერესოა დადგინდეს დამოკიდებული იქნება თუ არა მწიფე თესლის რიცხვი რესურსების რაოდენობაზე მოცემულ სახეობაში. სქესობრივი გამრავლების დროს, მცენარეები წარმოქმნილი თესლის მოცულობას არეგულირებენ მათ გარემოში არსებული გამოყენებადი რესურსების შესაბამისად.

რეგულაცია შესაძლებელია განხორციელდეს სამი გზით: 1. თავდაპირველად წარმოქმნილი ყვავილების რაოდენობით; 2. თესლწარმოქმნის პროცესში განხორციელებული მოუმწიფებელი ნაყოფების და თესლის აბორტით; ან, 3. თესლის მასის ცვლილებით (Stephenson, 1984).

ჩვენი კვლევის მიზანს შეადგენდა დაგვედგინა, თუ როგორ აისახება რესურსების შეზღუდვა, კერძოდ, ტენიანობის ექსპერიმენტული შეზღუდვა, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის განვითარებაზე და გაღივებაზე.

დასმული იყო შემდეგი კითხვები: 1. შეცვლის თუ არა წყლის დეფიციტი რეპროდუქციისათვის განკუთვნილი რესურსების ალოკაციის მოცულობას, ანუ რამდენია წარმოქმნილი ყვავილების, ნაყოფების, თესლკვირტების და თესლების რიცხვი და აქვს თუ არა გავლენა რესურსების ლიმიტაციას რეპროდუქციულ ფენოლოგიაზე; 2. იცვლება თუ არა ნაყოფის და თესლის აბორტის პროცენტი გარემო პირობების შესაბამისად; 3. აქვს თუ არა გავლენა რესურსების შეზღუდვას თესლის შევსების ხასიათზე და როგორ იცვლება თესლის მასა განსხვავებული ზრდის პირობებში; 4. დამოკიდებულია თუ არა თესლის გაღივების უნარი მისი ჩამოყალიბების პროცესში არსებულ გარემო პირობებზე.

7.1. მცენარის გაზრდა განათების პირობებში

უცხო სუნელი - ულუმბო-*Trigonella caerulea* (L.) Ser. (= *T. coerulea* (L.) Ser. - Akhalkatsi, Lösch 2002, 2005) ერთწლოვანი სანელებელი პარკოსანი მცენარეა. ღერო სწორმდგომია 20-100 სმ სიმაღლის.

ყვავილეთი სფეროსებური თავაკია, რომელიც შედგება მრავალი ფარვანასებრი ცისფერი ორსქესიანი ყვავილისაგან. ნასკვში თავდაპირველად წარმოიქმნება 4 თესლკვირტი. ყვავილები ჯვარედინად მწერებით იმტვერება. პარკი უკუკვერცხისებრ-რომბული ფორმისაა, 3-4 მმ სიგრძის. იგი ჩვეულებრივ შეიცავს ორ მწიფე თესლს, თუმცა ზოგჯერ მასში განვითარებულია ერთი, სამი ან ძალიან იშვიათად ოთხივე თესლი. თესლები 2 მმ სიგრძისაა, თესლის გარსის შეფერილობა ვარირებს. ის შეიძლება იყოს ყვითელი, ყავისფერი ან შავი. ექსპერიმენტში გამოყენებული იყო მხოლოდ შავი ფერის თესლი, რომელიც ყველაზე მაღალი გაღივების უნარით ხასიათდებოდა (Akhalkatsi, Lösch 2002, 2005).

ამასთან, ამ გზით მცირდებოდა გენეტიკური ვარიაბელობით გამოწვეული ცდომილებები. თესლები დაითესა სამ ნაკვეთზე, რომლებიც განსხვავდებოდა ტენიანობის მაჩვენებლებით. 1. კონტროლი - მცენარეები იზრდებოდა სრული განათების პირობებში (ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია (ფარ) შეადგენდა $1800 \pm 400 \mu\text{მოლი მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$), და ირწყვებოდნენ 2 დღეში

ერთხელ, ისე რომ ნიადაგის საშუალო ტენიანობა შეადგენდა $57,4 \pm 8,3\%$; 2. გვალვის იმიტაცია - ეს ექსპერიმენტი ჩატარდა ცნობილი მეთოდის (Pyke, 1989) მიხედვით. 21 დღის მცენარეები, მთელი ექსპერიმენტის განმავლობაში (90 დღე), ირწყვებოდა მხოლოდ 4-5 დღეში ერთხელ, ანუ დაახლოებით 48 საათის შემდეგ, როცა ფოთლები იწყებდა ჭკნობას. მორიგი მორწყვის წინ ნიადაგის ტენიანობა შეადგენდა $42,3 \pm 6,7\%$; 3. ტენიანი პირობები - მცენარეები ირწყვებოდნენ დღეში ორჯერ, ნიადაგის ტენიანობა შეადგენდა $75,8 \pm 3,6\%$.

მცენარეთა თვითეული ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის განსაზღვრული იქნა შემდეგი მახასიათებლები: მცენარის სიმაღლე, ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა, ყვავილებისა და ნაყოფების რიცხვი ერთ მცენარეზე, თესლკვირტებისა და თესლების რიცხვი ერთ ნაყოფში, ნაყოფებისა და ყვავილების რაოდენობათა შეფარდება, თესლისა და თესლკვირტების რაოდენობათა შეფარდება, შეფარდებითი რეპროდუქციული წარმადობა, რომელიც განისაზღვრება (Wiens, 1984), როგორც ნამრავლი ნაყოფისა და ყვავილების რაოდენობათა შეფარდებისა და თესლისა და თესლკვირტების რაოდენობათა შეფარდების, რომელიც გამოსახულია პროცენტებში, მტვრის მარცვლების რაოდენობა დინგზე, თესლის ზომები, ცალკეული თესლის მასა და თესლის საერთო მასა ერთ მცენარეზე.

მცენარის მიწისზედა სიმაღლე განისაზღვრებოდა, როგორც ღეროს სიმაღლე ივნისის შუა პერიოდში, როდესაც მცენარეები სრული ყვავილობის ფაზაში იყო. თვითეული ექსპერიმენტული ჯგუფიდან 25 მცენარის დამტვერვის ფაზაში მყოფი 10-10 ყვავილი იქნა შეგროვილი და დაფიქსირებული FAA₅₀-ში (ფორმალინი, ყინულოვანი ძმარმჟავა, 50% ეთანოლი, 5:5:90), ბუტკოს დინგზე მიმაგრებული მტვრის მარცვლებისა და თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვის განსაზღვრის მიზნით. მასალა ინახებოდა 70% ეთანოლში.

მთლიანი ბუტკოები თავსდებოდა სასაგნე მინაზე ჰერის გამჭვირვალე ხსნარში (Herr, 1971). კვლევა წარმოებდა PZO-30 ფაზურ კონტრასტულ მიკროსკოპში. იგივე მეთოდი გამოიყენებოდა ემბრიოლოგიური და ფენოლოგიური სტადიების შესატყვისობის დასადგენად.

ფენოლოგიური სტადიები განისაზღვრებოდა, როგორც:

1. გაშლილი - ყვავილები დამტვერვის ფაზაშია, ბუტკოს დინგი დამტვერილია, ემბრიოლოგიური სტადია წარმოდგენილია მწიფე ჩანასახის პარკით;
2. ჭკნობა - იწყება გვირგვინის ფურცლების დაჭკნობის პროცესი, ხორციელდება განაყოფიერების პროცესი, ფორმირდება ზიგოტა და ენდოსპერმის პირველადი ბირთვი;
3. თესლის ფორმირება - გვირგვინის ფურცლები ჭკნება, ნაყოფი იწყებს ზომამში მატებას, მიმდინარეობს ემბრიო- და ენდოსპერმოგენეზი;

4. თესლის შევსება - ნაყოფი იზრდება და იძენს ყავისფერ შეფერილობას, ჩანასახი იზრდება, ენდოსპერმში ხორციელდება ცელულარიზაცია;
5. თესლის მომწიფება - ნაყოფი ყავისფერია და მზადაა გახსნისათვის, თესლი მომწიფებულია, იგი შედგება თესლის გარსისაგან, ენდოსპერმის თხელი ფენისა და ჩანასახისაგან, კარგად განვითარებული ლეზნებით.

ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა განისაზღვრებოდა თვითეული ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის. ცალკეული მცენარის ყველა ნაყოფები შეგროვდა და შენახული იქნა ქაღალდის პარკებში ოთახის ტემპერატურაზე. ინდივიდუალური მცენარის საერთო თესლის მასა განისაზღვრა სამი თვის შემდეგ. თესლის მშრალი წონა იზომებოდა მათი 105°C-ზე 48 სთ-ით გაშრობის შემდეგ.

გალივების ექსპერიმენტი ჩატარდა გერმანიაში, დუსელდორფის უნივერსიტეტის მცენარის ეკოფიზიოლოგიისა და გეობოტანიკის ინსტიტუტის ლაბორატორიაში 1998 წლის მაისში. ექსპერიმენტისათვის გამოყენებული იქნა საქართველოში ჩატარებული ექსპერიმენტის დროს მომწიფული თესლები, ცდები აღწერილია ზემოთ. თესლების გალივება ხდებოდა 15 სმ დიამეტრის მქონე პეტრის ჯამში ფილტრის ქაღალდზე დეიონიზირებული წყლით. თვითეულ ჯერზე ითესებოდა 100 თესლი. ცდა თვითეული ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის მეორდებოდა 5-ჯერ.

უცხო სუნელის თესლები განსხვავდება გარსის შეფერილობით და ზომით. თავდაპირველად, საკონტროლო ჯგუფის მცენარეებში განისაზღვრა შავი, ყავისფერი და ყვითელი ფერის თესლების გალივების პროცენტი. აგრეთვე, განსხვავებული ზომის თესლების გალივების პროცენტი.

ექსპერიმენტული ჯგუფების გალივების პროცენტის შედარებითი კვლევისათვის გამოყენებული იყო მხოლოდ შავი ფერის თესლები, რომელთა ზომა შეადგენდა 2-2,5 მმ-ს, რათა ამ გზით შეგვემცირებინა გენეტიკური ვარიაბელობის გავლენა თესლის გალივების უნარზე.

გალივებული და გაჯირჯვებული თესლების რაოდენობა განისაზღვრებოდა დათესვიდან მეშვიდე დღეს, როდესაც გალივების ახალი შემთხვევები აღარ აღინიშნებოდა. გალივების დროს ლაბორატორიაში არსებული კლიმატური ფაქტორები იზომებოდა მონაცემთა ლოგერის (Squirrel 1200, Grant Instruments, კემბრიჯი, ინგლისი) საშუალებით.

თესლები ღივდებოდა სინათლეზე. ფოტოპერიოდი შეადგენდა 15 საათს, რომელიც იქმნებოდა ხელოვნური განათებით ფილიპსის 160W ნათურით, რომლის განათება თესლის სიმაღლეზე უდრიდა 28.3 ± 1.2 μmol ფოტონს $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Skye SK215 სენსორი). წითელი და ინფრაწითელი ფოტონების გამოსხივების შეფარდება იყო 1.5 ± 0.04 (სენსორი Skye SKR 110).

ტემპერატურა იზომებოდა სპილენძის თერმოწყვილებით. ჰაერის საშუალო ტემპერატურა ლაბორატორიაში იყო $24 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$ განათების დროს და $22 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ სიბნელეში. ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა შეადგენდა 70% (Vaisala HMP 35).

თვითოეული მონაცემთა მწკრივისათვის განისაზღვრებოდა საშუალო და სტანდარტული გადახრა, გრაფიკული პროგრამის SigmaPlot 3.02 ვერსიის გამოყენებით. სტატისტიკური განსხვავება ჰემმარიტ საშუალო მაჩვენებლებს შორის ($P \leq 0.05$) განისაზღვრებოდა ვარიანსას ერთმწკრივიანი ანალიზის საშუალებით, რომელიც ხორციელდებოდა სტატისტიკური პროგრამის SAS 6.12 ვერსიის GLM პროცედურის საშუალებით (SAS Institute Inc. 1991).

საჭიროების შემთხვევაში ხორციელდებოდა მონაცემთა ლოგარითმული ტრანსფორმაცია, რათა მოგვეხდინა განაწილების ნორმალიზაცია. ბონფერონის t-ტესტი გამოიყენებოდა I ტიპის ექსპერიმენტული ცდომილების ხარისხის კონტროლისათვის ცვლადი სიდიდეების შედარებების დროს (ალფა=0,05, კონფიდენცია=0.95).

მცენარის სიმაღლე გამოყენებული იქნა, როგორც მცენარის ზომის ინდექსი და რეპროდუქციული პარამეტრების ანალიზი ხდებოდა მონაცემთა თვითოეული მწკრივის მარტივი წრფივი რეგრესიით მცენარის სიმაღლესთან.

7.2. შედეგები

7.2.1. მცენარის ზრდა და ყვავილობის ფენოლოგია

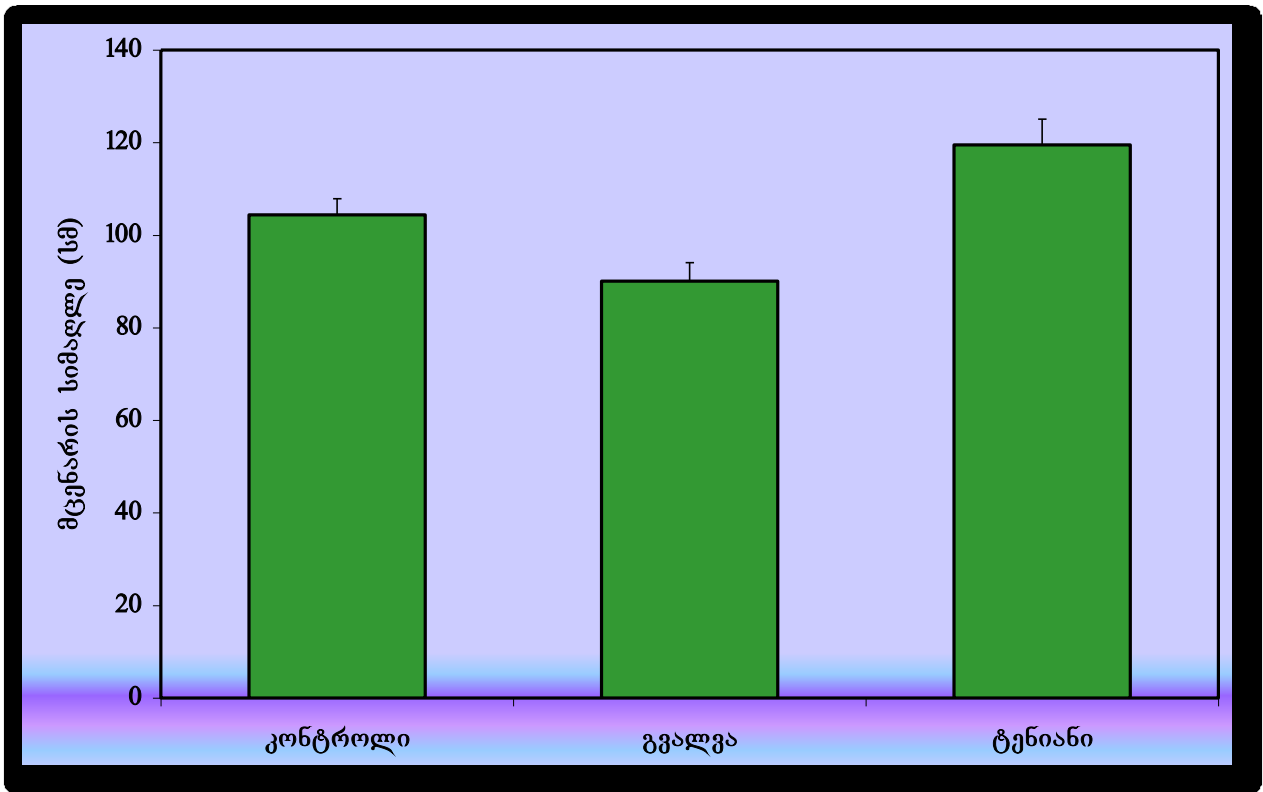
მცენარის სიმაღლის საშუალო მაჩვენებელი მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდა განსხვავებულ პირობებში მოზარდ მცენარეებს შორის, ექსპერიმენტული ჯგუფების მიხედვით (ცხრილი 7.1; სურ. 7.1). ტენიან გარემოში მოზარდი მცენარეები ბევრად უფრო მაღლები იყვნენ, ვიდრე გვალვის პირობებში. მცენარე ყვავილობას იწყებდა ივნისის შუა რიცხვებში და იმტვერებოდა მწერების საშუალებით. ბუტკოს დინგზე მტვრის მარცვლების რიცხვი ვარირებდა ინდივიდებს შორის და არ ამჟღავნებდა რაიმე სპეციფიურ კორელაციას ექსპერიმენტულ ჯგუფებთან. მტვრის მარცვლების მინიმალური რიცხვი უდრიდა 10-ს და მაქსიმალური იყო ასზე მეტი, საშუალო რიცხვი იყო $47,8 \pm 28$. რეპროდუქციული პერიოდის ხანგრძლივობა დაახლოებით თანაბარი იყო ცდის სხვადასხვა ვარიანტში ($52,75 \pm 0.95$ დღე). თუმცა, ცალკეული ფენოლოგიური ფაზის ხანგრძლივობა ვარირებდა (სურ. 7.2). გვალვის პირობებში მცენარეებს გახანგრძლივებული ჰქონდათ თესლის ფორმირების პერიოდი. ამავე დროს, თესლის შეესებისა და მომწიფების პერიოდები, ამ უკანასკნელში შემცირებული იყო ტენიან და საკონტროლო გარემოში მოზარდ მცენარეებთან შედარებით.

ცხრილი 7.1. მცენარის სიმაღლისა და რეპროდუქციული მახასიათებლების საშუალო მაჩვენებელი, სტანდარტული გადახრა და ვარიანსას ერთმწკრივიანი ანალიზის მონაცემები *Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა: კონტროლი, გვალვის იმიტაცია და ტენიანი პირობები. Df ყველა გაზომვის დროს სამის ტოლია. N არის გაზომვების რიცხვი მცენარეთა თვითოეული ჯგუფისათვის, MS წარმოადგენს რეზიდუალურ საშუალო კვადრატს, F-სიდიდე გვიჩვენებს ჯგუფებს შორის საშუალო ვარიაციას საშუალო მაჩვენებლებს შორის და P არის განსხვავების ალბათობა ჭეშმარიტ საშუალო მაჩვენებლებს შორის.

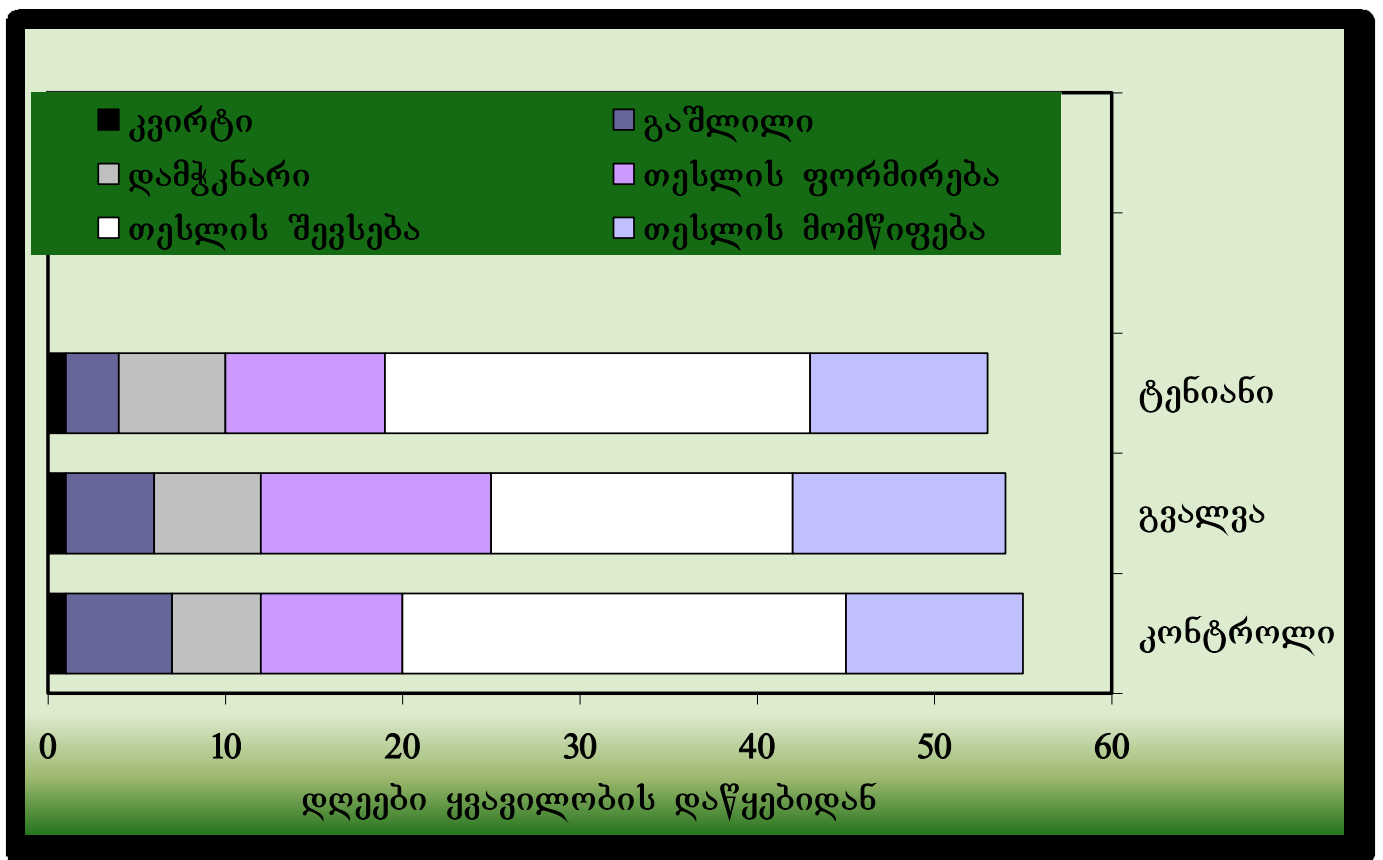
ცდის ვარიანტი >	კონტროლი	გვალვა	ტენიანი	N	MS	F	P
ნიშნთვისება							
მცენარის სიმაღლე (სმ)	104.4±8.4	90.0±9.5	119.5 ±13.	25	0.27	147.0	<0.0001
ყვავილის რიცხვი ყვავილედში	34.8± 5.4	23.5±6.7	31.4±6.8	125	845.2	25.5	<0.0001
ყვავილედის რიცხვი ერთ მცენარეზე	53.8±9.4	38.9 ±10.9	60.8±20.8	25	9191	56.4	<0.0001
ყვავილის რიცხვი ერთ მცენარეზე	1829.9 ±169.5	844.6 ±101.9	1800.0 ±284.8	25	1.277	410.3	<0.0001
ნაყოფის რიცხვი ერთ ყვავილედში	30.8 ±3.1	20.5 ±4.3	28.8 ±6.1	125	530.1	28.4	<0.0001
ნაყოფის რიცხვი ერთ მცენარეზე	1528.4 ±143.2	633.3 ±117.4	1519.4±396.9	25	2.5	380.2	<0.0001
თესლკვირტის რიცხვი ერთ ნასკვში	3.9±0.3	3.9±0.3	4.0 ±0.3	75	0.03	0.33	<0.8
თესლის რიცხვი ერთ ნაყოფში	2.3±0.65	1.9±0.6	2.1±0.6	125	0.56	1.5	<0.2
შეფარდება თესლი/თესლკვირტი	55.88 ±13.1	49.28 ±15.1	51.9 ±13.95	25	115.5	0.5	<0.7
შეფარდება ნაყოფი/ყვავილი	83.5±5.9	73.1±9.4	83.3±11.3	25	1.767	9.9	<0.0001
შეფარდებითი რეპროდუქციული წარმადობა	46.8 ±11.9	35.7 ±11.3	43.1±13.5	25	554.1	3.3	<0.02
თესლის სიგრძე (მმ)	2.05±0.1	2.05 ±0.13	1.99±0.1	115	0.07	5.3	<0.01
თესლის მშრალი წონა (მგ)	2.16±0.5	1.75 ±0.36	2.05±0.42	25	0.938	5.1	<0.01
თესლის წონა ერთ მცენარეზე (გრ)	7.7±0.5	2.15±0.4	6.7±0.6	25	237	1001	<0.0001

7.2.2. რეპროდუქციული წარმადობა

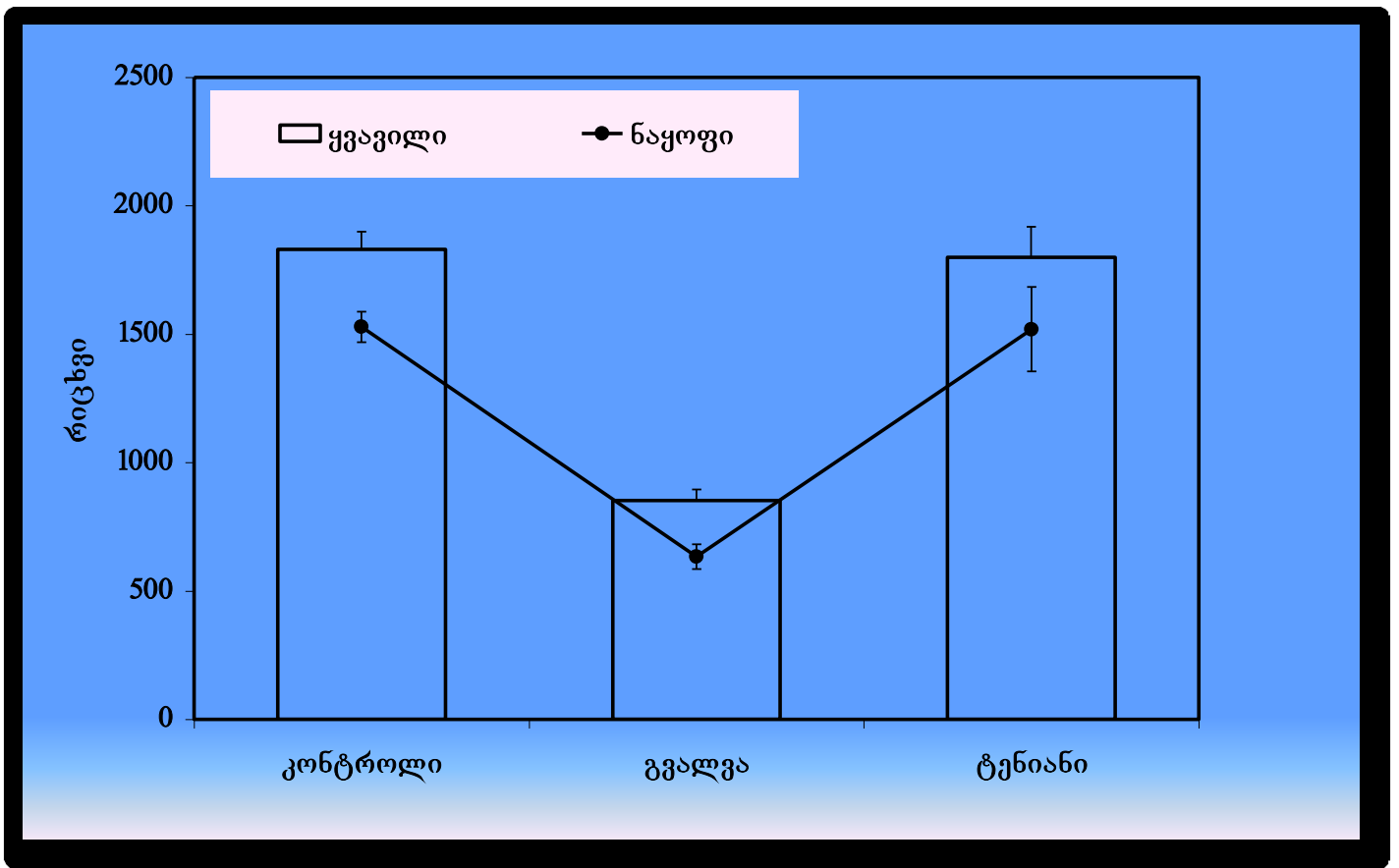
რეპროდუქციის მახასიათებლები განისაზღვრებოდა თვითოეულ ექპერიმენტულ ჯგუფში (ცხრილი 7.1). მნიშვნელოვანი სხვაობა იქნა ნანახი თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილებისა და მწიფე ნაყოფების რაოდენობებს შორის განსხვავებულ ჯგუფებში (ცხრილი 7.1, სურ. 7.3). თუმცა, ბონფერონის ტესტმა აჩვენა, რომ ტენიან გარემოში მოზარდი მცენარეები ამ პარამეტრებით მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა კონტროლისაგან (სურ. 7.3). წრფივი კორელაცია იქნა ნანახი თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების რიცხვსა და მცენარის სიმაღლეს შორის (სურ. 7.4). მწიფე ნაყოფების რიცხვი ასევე კორელირებდა მცენარის სიმაღლესთან (სურ. 7.5). მიღებული იქნა ნათელი სტატისტიკური დადასტურება იმისა, რომ მწიფე ნაყოფების რაოდენობა დამოკიდებული იყო თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების რიცხვზე (სურ. 7.6).



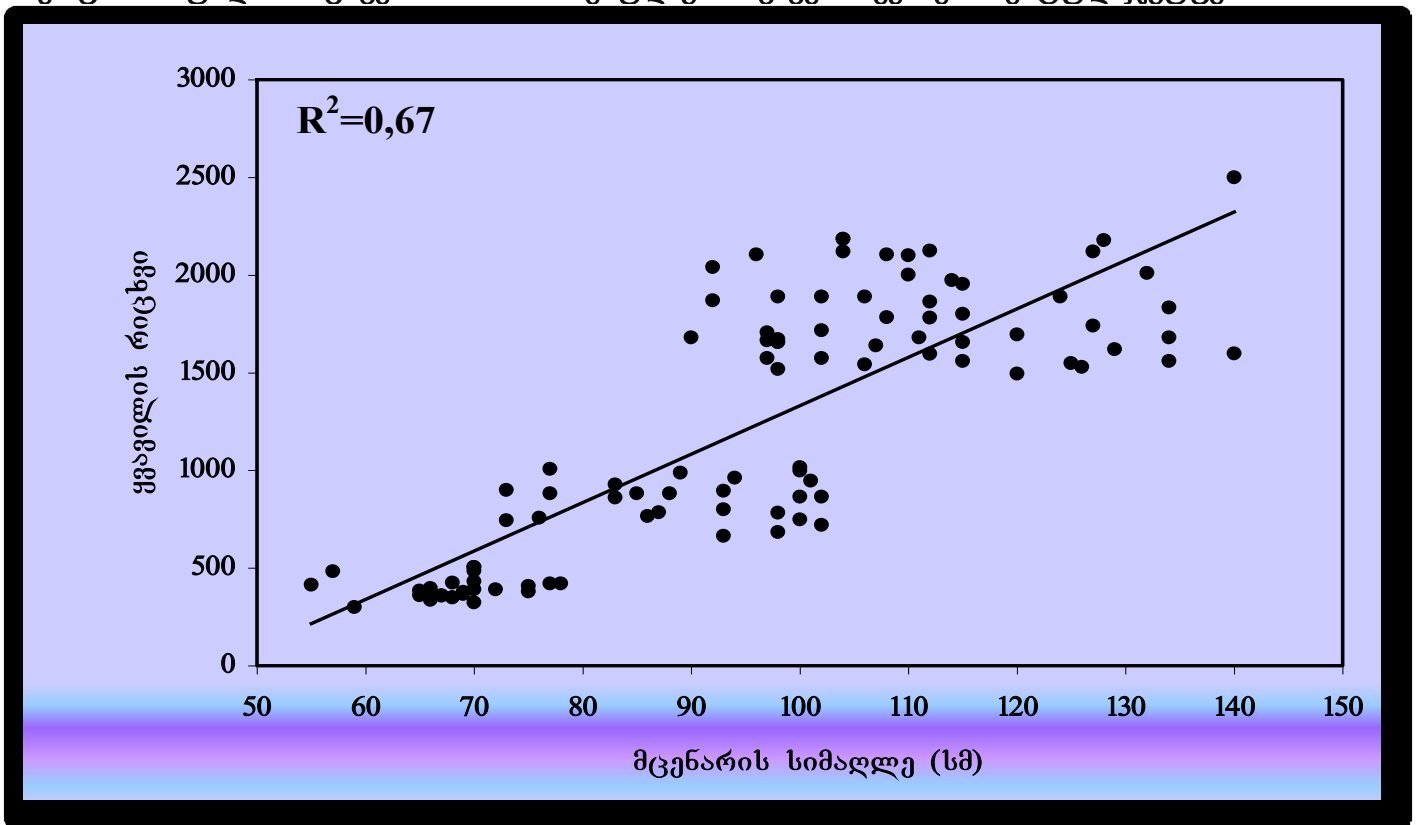
სურათი 7.1. მცენარის სიმაღლის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n=25.



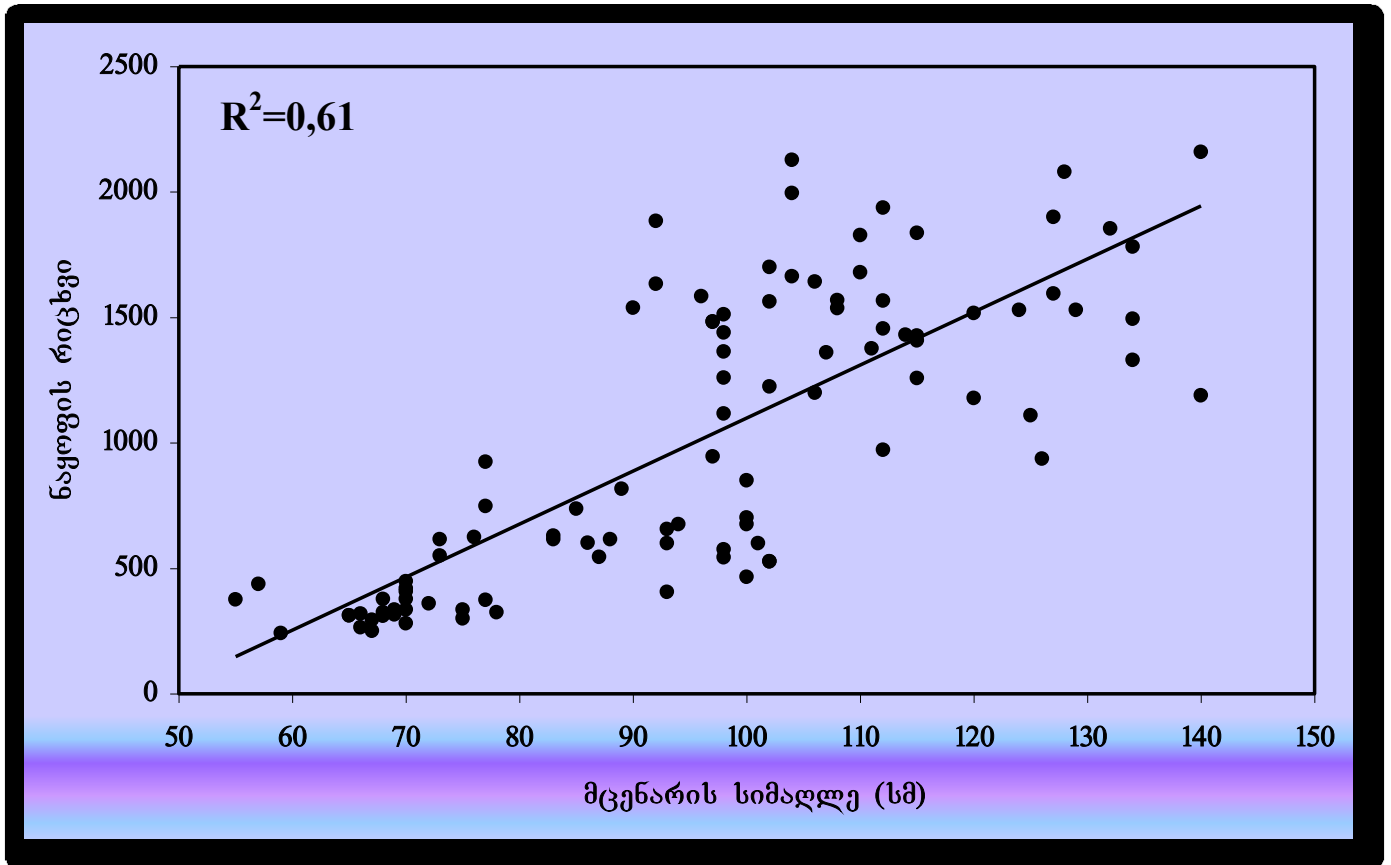
სურათი 7.2. ფენოლოგიური ფაზების საშუალო ხანგრძლივობა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n=25.



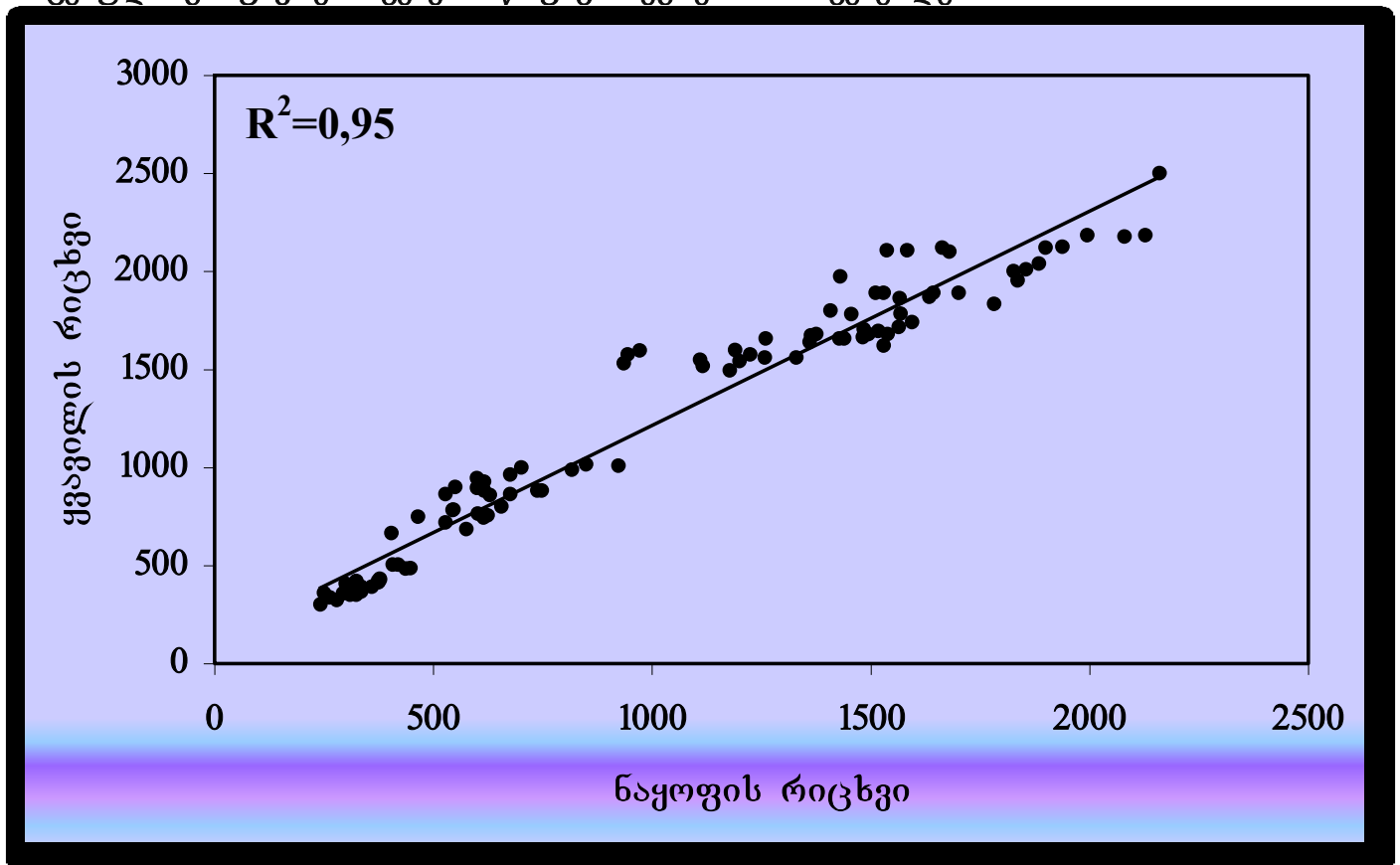
სურათი 7.3. ერთ მცენარეზე ყვავილის და ნაყოფის საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. შემაერთებული ხაზი ვიზუალურად გვიჩვენებს ერთ მცენარეზე ნაყოფის საშუალო რიცხვებს შორის არსებულ განსხვავებას ექსპერიმენტულ ჯგუფებში. $n=25$.



სურათი 7.4. კორელაცია მცენარის სიმაღლესა და ერთ მცენარეზე ყვავილის რიცხვს შორის. მონაცემები ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. $n=75$.

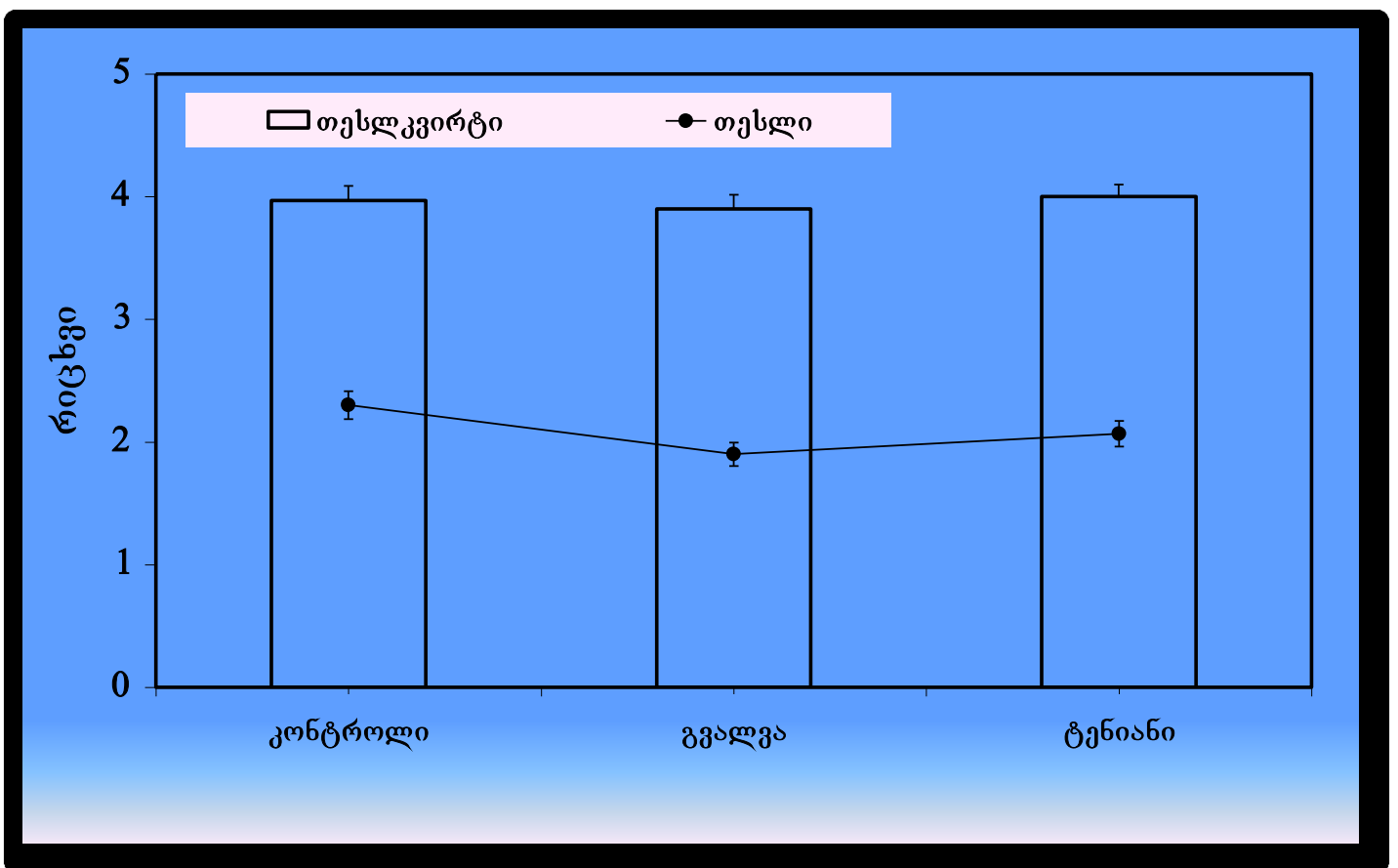


სურათი 7.5. კორელაცია მცენარის სიმაღლესა და ერთ მცენარეზე ნაყოფის რიცხვს შორის. მონაცემები ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. $n=75$.

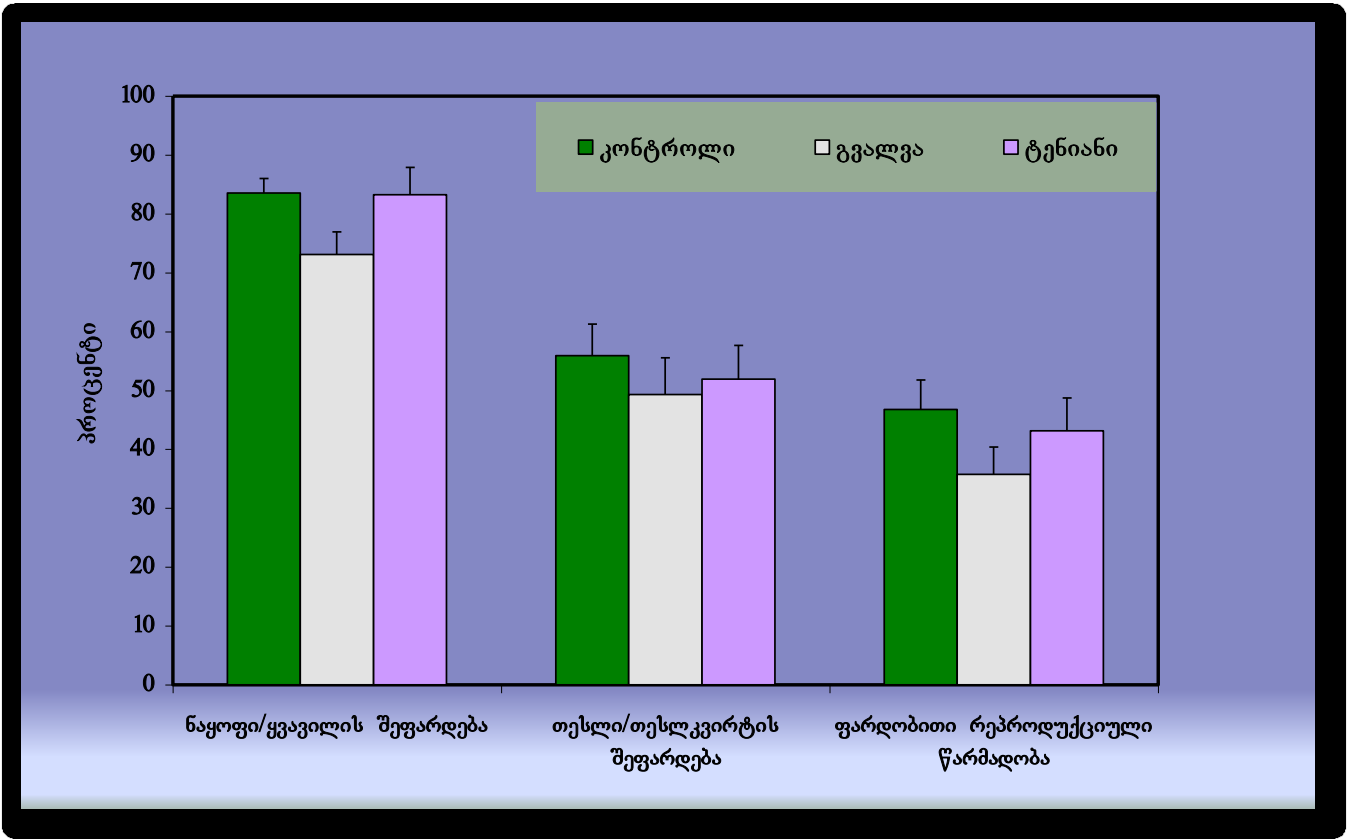


სურათი 7.6. კორელაცია ერთ მცენარეზე ყვავილის და ნაყოფის რიცხვებს შორის. მონაცემები ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. $n=75$.

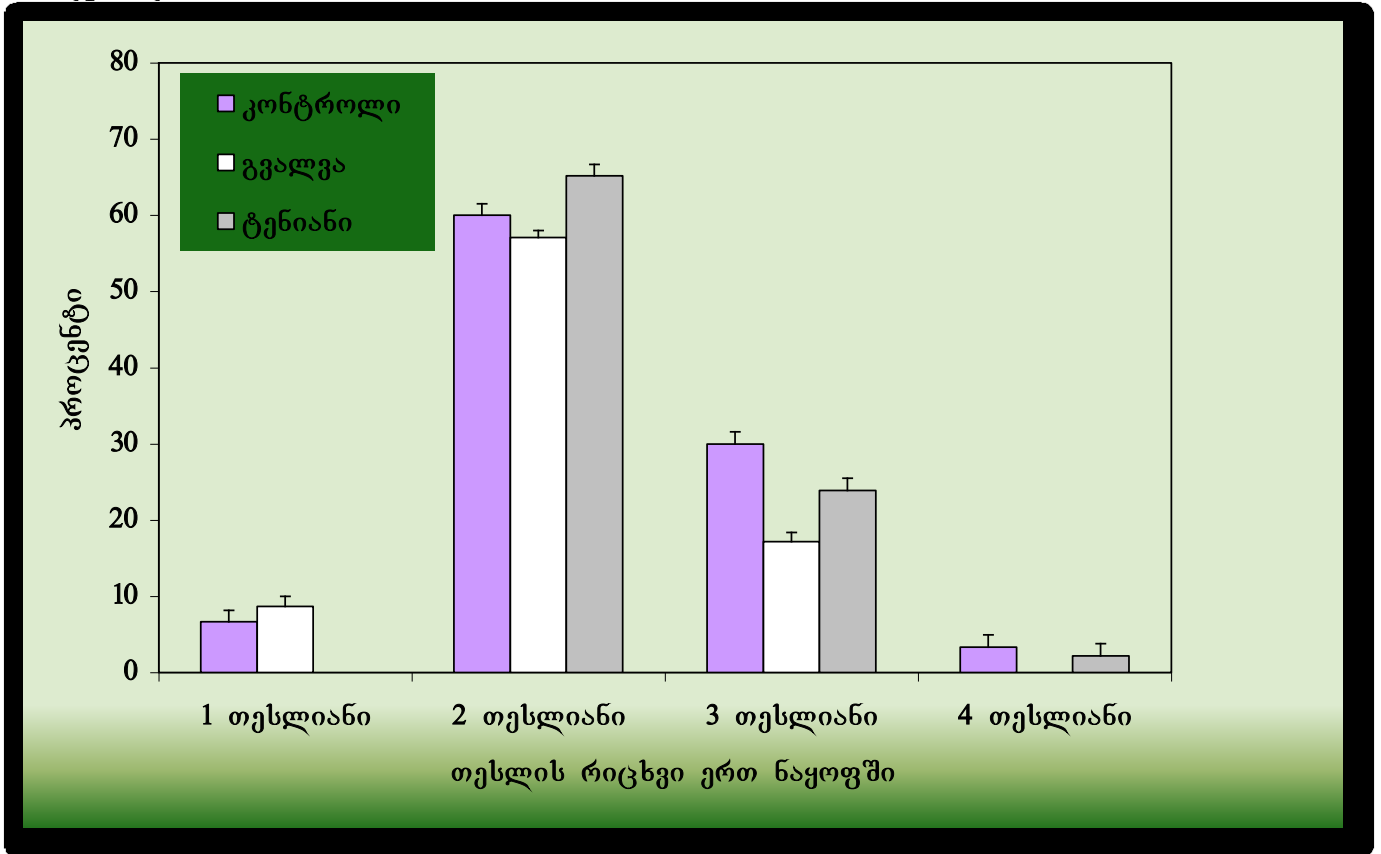
ამისგან განსხვავებით, მწიფე თესლების რაოდენობა არ ამჟღავნებდა კორელაციას თავდაპირველად ფორმირებული თესლკვირტების რიცხვთან (**Pearson $r^2=0.0003$, $n=100$, $P=0.85$**). ექსპერიმენტულ ჯგუფებში თითქმის არ ვარირებდა თესლკვირტების რიცხვი ერთ ნასკვში და მწიფე თესლების რიცხვი ერთ ნაყოფში (**ცხრილი 7.1, სურ. 7.7**). ნაყოფისა და ყვავილების რიცხვების შეფარდება უფრო დაბალი იყო გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში (**ცხრილი 7.1, სურ. 7.8**). თუმცა, თესლის და თესლკვირტების რიცხვების შეფარდება მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის (**ცხრილი 7.1, სურ. 7.8**). შესაბამისად, ფარდობითი რეპროდუქციული წარმადობა უფრო დაბალი იყო გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში, თუმცა ეს პარამეტრი არ ამჟღავნებდა მნიშვნელოვან სტატისტიკურ სხვაობას ჯგუფებს შორის (**ცხრილი 7.1, სურ. 7.8**). თესლების რიცხვის განსაზღვრამ ერთ ნაყოფში, გამოავლინა ერთ, ორ, სამ და ოთხთესლიანი ნაყოფების შეხვედრულობის გარკვეული კანონზომიერება განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში (**სურ. 7.9**). ერთთესლიანი ნაყოფები უმთავრესად გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში გვხვდებოდა, ხოლო კონტროლში და ტენიან გარემოში აღინიშნებოდა უფრო მეტი სამ და იშვიათად ოთხთესლიანი ნაყოფები.



სურათი 7.7. ერთ ნასკვში თესლკვირტის და ერთ ნაყოფში თესლის საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. შემაერთებული ხაზი ვიზუალურად გვიჩვენებს ერთ ნაყოფში თესლების საშუალო რიცხვებს შორის არსებულ განსხვავებას ექსპერიმენტულ ჯგუფებში. $n=25$.



სურათი 7.8. ნაყოფი/ყვავილის და თესლი/თესლკვირტის შეფარდებები და ფარდობითი რეპროდუქციული წარმადობა (საშუალო პროცენტი და სტანდარტული გადახრა) ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n=25.

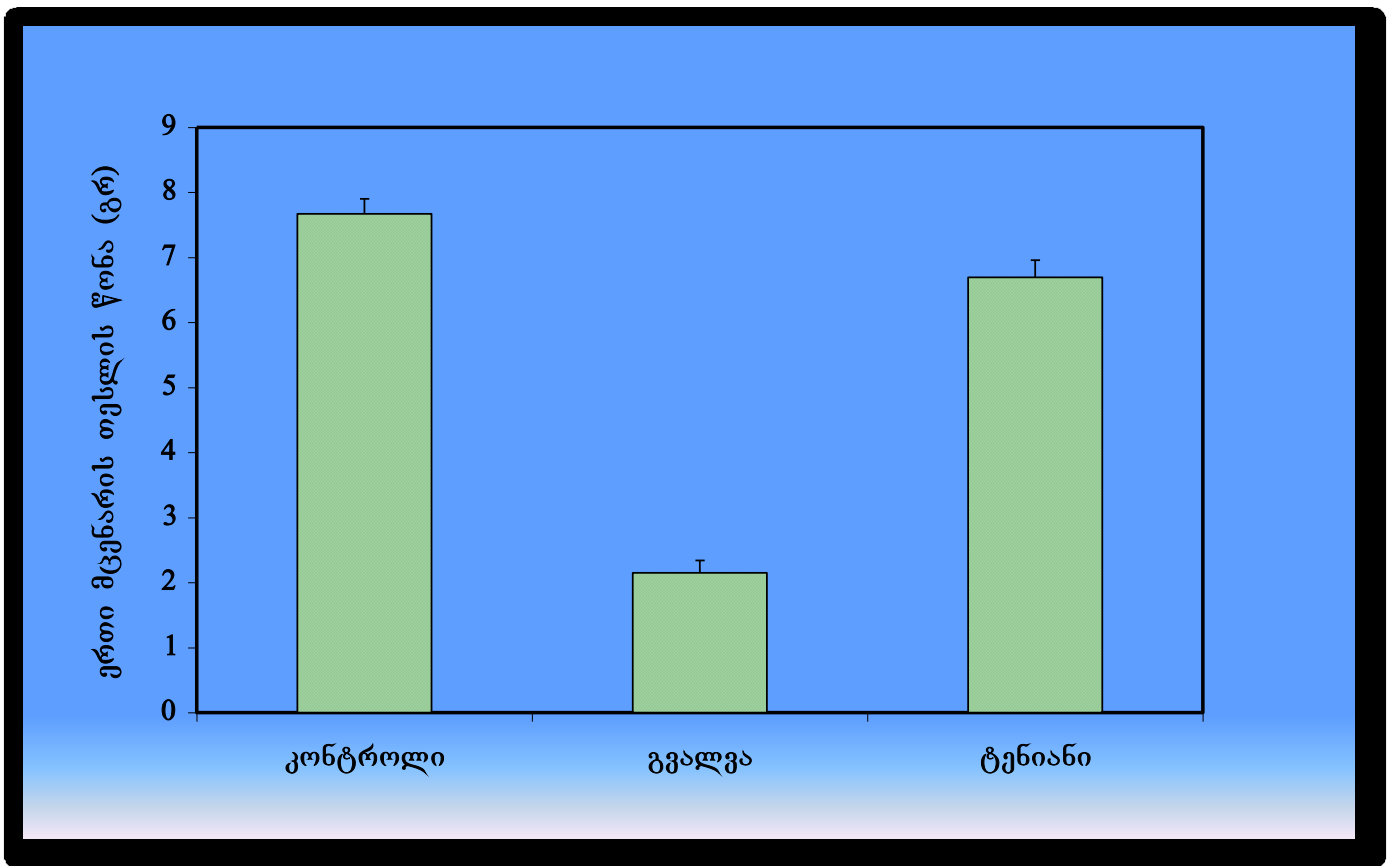


სურათი 7.9. ნაყოფის პროცენტი, რომლებიც განსხვავებული რაოდენობის თესლებს შეიცავს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. n=125.

7.2.3. თესლის მასა და ზომა

თესლის სიგრძე და მასა სტატისტიკურად მნიშვნელოვან სხვაობას ამჟღავნებდა ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის (ცხრილი 7.1). თესლის მასა ერთ მცენარეზე ყველაზე მეტი იყო კონტროლში (სურ. 7.10), გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში კი - ყველაზე დაბალი. ტენიანი გარემო არ განაპირობებდა თესლის მასის გაზრდას კონტროლთან შედარებით. თესლის მასა ერთ მცენარეში კორელირებდა ნაყოფების რიცხვთან (სურ. 7.11).

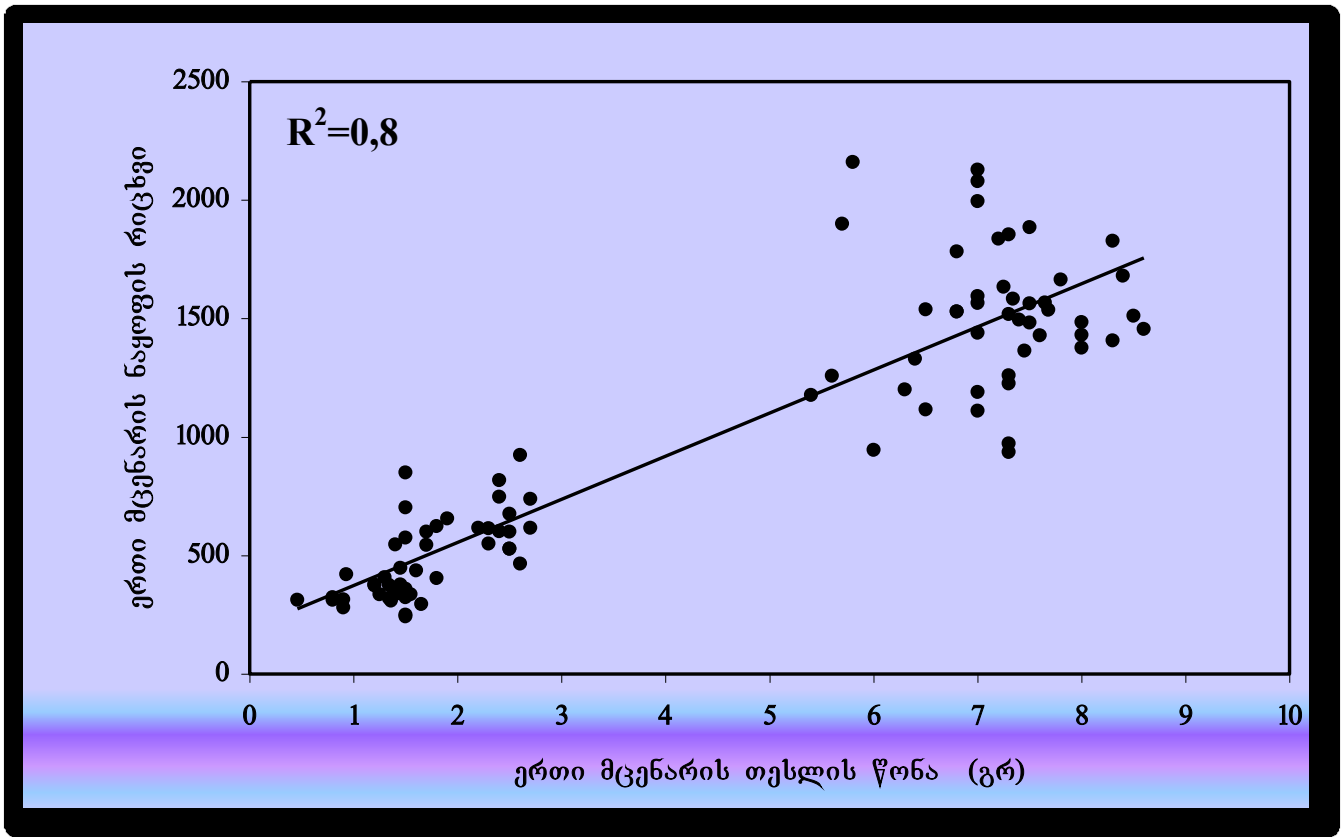
თუმცა, იგი გავლენას არ ახდენდა ინდივიდური თესლის მასაზე და სიგრძეზე. ამასთან, აღსანიშნავია ის ფაქტიც, რომ თესლის სიგრძე არ კორელირებდა თესლის მშრალ წონასთან.



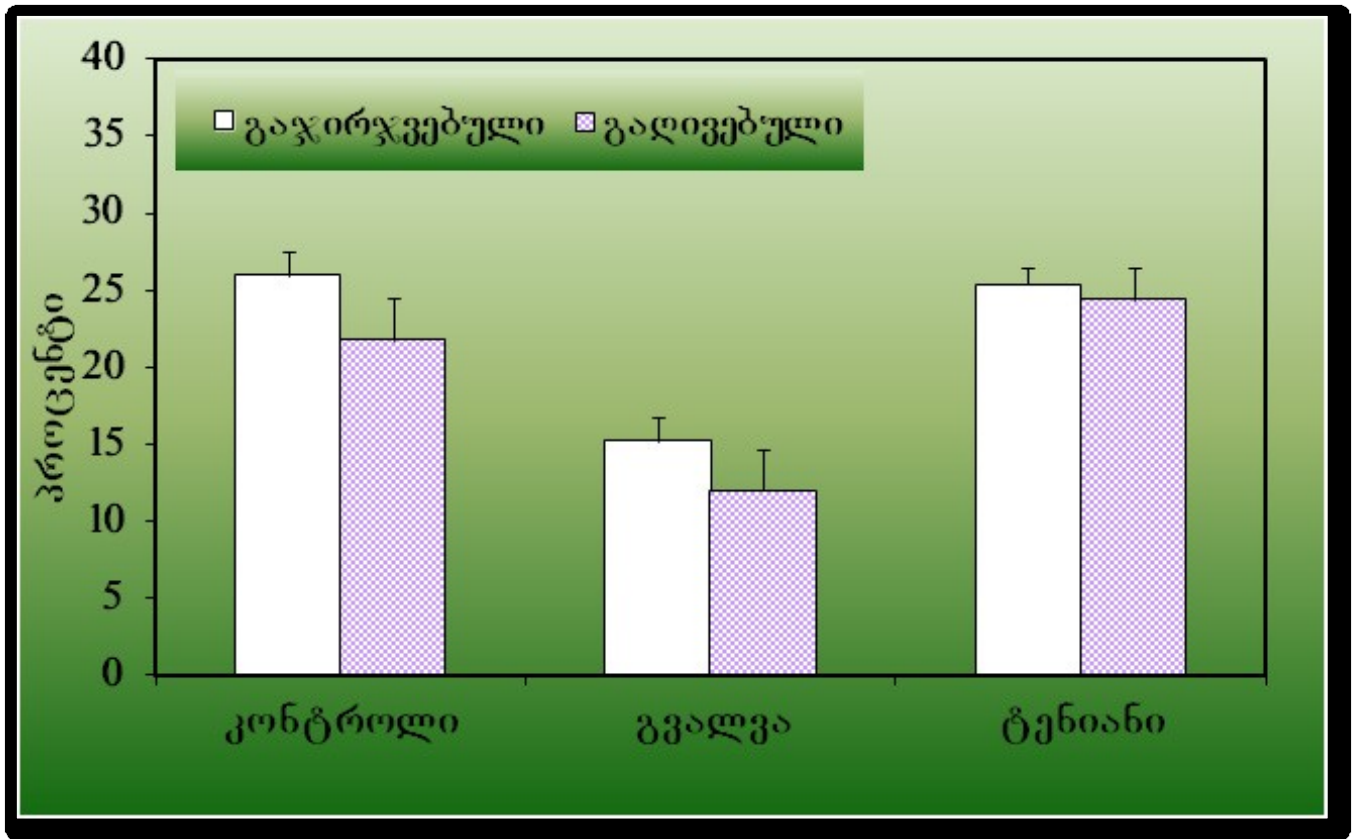
სურათი 7.10. ერთ მცენარეზე თესლის წონის საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. $n=25$.

7.2.4. თესლის გაღივების უნარი

თესლის გაღივების ტესტმა აჩვენა, რომ გაჯირჯვებული თესლების რიცხვი ყველა ექსპერიმენტულ ჯგუფში ჭარბობდა გაღივებული თესლების რიცხვს (სურ. 7.12). ყველაზე დაბალი გაღივების პროცენტი გააჩნდათ გვალვის პირობებში მოზარდი მცენარეების თესლებს.



სურათი 7.11. კორელაცია ერთი მცენარის ნაყოფის რიცხვსა და თესლის წონას შორის. მონაცემები ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ყველა ექსპერიმენტული ჯგუფისათვის ერთად არის მოცემული. გრაფიკზე ნაჩვენებია წრფივი რეგრესიის მაჩვენებლები. $n=75$.



სურათი 7.12. გაჯირჯკებული და გალივებული თესლების საშუალო რიცხვი და სტანდარტული გადახრა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეებში, რომლებიც განსხვავებული ტენიანობის პირობებში იზრდებოდა. $n=5$.

7.3. განხილვა

7.3.1. წყლის დეფიციტის ეფექტი რეპროდუქციული ბიომასის დაგროვებაზე

ჩატარებული კვლევის შედეგები, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მაგალითზე, ნათლად მოწმობენ, რომ რეპროდუქციული ბიომასა ვარირებდა განსხვავებული ტენიანობის პირობებში მოზარდ მცენარეებში.

წყლის დეფიციტი მნიშვნელოვნად ამცირებდა მცენარის სიმაღლეს და მწიფე ნაყოფების საშუალო რაოდენობას ერთ მცენარეზე. თუმცა, ეს გავლენას არ ახდენდა თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ ხასიათზე ნაყოფის შიგნით. თესლების საშუალო რიცხვი ერთ ნაყოფში არ ამჟღავნებდა სტატისტიკურად მნიშვნელოვან სხვაობას ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის. შესაძლებელია დავასკვნათ, რომ წყლის ლიმიტაცია უფრო დიდ გავლენას ახდენდა ერთ მცენარეში მომწიფებული ნაყოფების საშუალო რიცხვზე, ვიდრე ერთ ნაყოფში განვითარებული თესლების რაოდენობაზე.

თესლის აბორტი ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში არ იყო განპირობებული გარემო პირობებით. ნაჩვენებია (Rocha, Stephenson, 1991a), რომ *Phaseolus coccineus*-ს შეუძლია განახორციელოს პოტენციურად სიცოცხლისუნარიანი თესლების აბორტი.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ მოუმწიფებელი თესლების აბორტი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში არ არის დამოკიდებული თესლკვირტის სტრუქტურულ ანომალიებთან და მტვრის მარცვლების დეფიციტთან, არამედ კონტროლირებულია დედა მცენარის მიერ (Akhalkatsi et al., 1999).

ატამში, მეორე თესლკვირტის დეგენერაცია ხორციელდება პირველი თესლკვირტის განაყოფიერებამდე და წარმოადგენს განვითარების მარეგულირებელი პროცესის, ეგრეთ წოდებული თესლკვირტის პროგრამირებული სელექციის შედეგს და არ არის დამოკიდებული დამტვერვაზე (Rodrigo, Herrero, 1998).

ეს მონაცემები იმაზე მიუთითებს, რომ თესლკვირტების აბორტი და ნაყოფში განვითარებული თესლების საბოლოო რიცხვი შესაძლოა განპირობებული იყოს შინაგანი ფაქტორებით, რაც არ უკავშირდება რესურსების ან მტვრის მარცვლების ლიმიტაციას.

ჩვენს მიერ მიღებული შედეგები, აგრეთვე, მიუთითებს, რომ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში რესურსების ლიმიტაცია იწვევს თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ ცვლილებას ნაყოფების რიცხვის შემცირებით და არა ნაყოფის შიგნით განვითარებული თესლების რიცხვის ცვლილებით. ერთწლოვანი მცენარეების რეაქცია რესურსების დროებით ლიმიტაციაზე და მისი კომპენსაციის მექანიზმები რეპროდუქციის წარმატებით განსახორციელებლად, ძირითადად ორი კატეგორიად შეიძლება დაიყოს.

პირველი, როცა რესურსების ლიმიტაცია იმდენად მნიშვნელოვანია, რომ ის იწვევს ნორმალური თესლწარმოქმნის პროცესის შეზღუდვას. ამ შემთხვევაში, რეპროდუქციული ორგანოების მერისტემების განვითარების პროცესი ჩერდება, ან ისინი გარდაიქმნება ვეგეტაციური ორგანოების მერისტემებად (Pyke, 1989).

მეორე შემთხვევაში, როდესაც რესურსების ლიმიტაციის ეფექტი უფრო უმნიშვნელოა, მცენარის რეაქცია გამოხატულია თესლის მასის და რიცხვის შემცირებით ყვავილების და ნაყოფების აბორტის გზით (Stephenson, 1981).

ჩვენს მიერ ჩატარებულმა კვლევამ ცხადჰყო, რომ წყლის დეფიციტის პირობებში მოზარდი მცენარეები ინვითარებენ ყვავილების უფრო ნაკლებ რიცხვს, ვიდრე ეს ტენიან გარემოში მოზარდ და საკონტროლო ჯგუფებში გვხვდება.

უნდა ვიფიქროთ, რომ პერმანენტული გვალვის პირობებში მცენარე აჩერებს რეპროდუქციული მერისტემების განვითარების პროცესს. უნდა აღინიშნოს, რომ თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების რიცხვის შემცირება რესურსების ლიმიტაციის ფონზე ფარულთესლოვანი მცენარეებისათვის არ წარმოადგენს ერთადერთ სტრატეგიას. მაგალითად, განათების ლიმიტაციას არანაირი ეფექტი არა აქვს ყვავილების ინიციატიაზე, მაგრამ განაპირობებს ნაყოფების აბსციუს *Styrax obassia*-ში (Kato, Hiura, 1999).

მსგავსი შემთხვევა აღწერილია *Brassica napus*-ში, სადაც მაღალი ტემპერატურის ზემოქმედება ამცირებს მომწიფებული თესლების რაოდენობას, მაგრამ არ მოქმედებს თავდაპირველად წარმოქმნილი ყვავილების რიცხვზე (Lester et al., 2004).

ჩვენს მიერ შესწავლილ შემთხვევაში, გვალვის დროს, აგრეთვე, მატულობდა ყვავილების აბორტი. მცენარის ბევრ სახეობაში, განსაკუთრებით ეს ეხება ერთწლოვნებს, რომელთა არსებობა მთლიანად დამოკიდებულია თესლით გამრავლებაზე, დიდი ზომის ინდივიდები წარმოქმნიან მეტ თესლს, ვიდრე მცირე ზომის მცენარეები. მცენარის ზომა შესაძლოა განსაზღვრული იყოს როგორც გარემო პირობებით, ასევე წარმოადგენდეს გენეტიკურ ნიშანს.

იზოენზიმების ანალიზმა, *Stephanomeria exigua* subsp. *coronaria*-ში (Compositae), აჩვენა (Gottlieb, 1977), რომ დიდი და მცირე ზომის მცენარეების გენოტიპები მნიშვნელოვნად არ განსხვავდებოდა ერთმანეთისაგან და, რომ პროგენების ზომები და ზრდის ხასიათი მსგავსი იყო. ასეთი გენეტიკური მსგავსება იმის ნიშანია, რომ მცენარის ზომა და გამრავლების უნარი, ისეთი მაღალი პლასტიურობის მქონე მცენარეებში, როგორსაც ერთწლოვნები წარმოადგენენ, პირველ რიგში განპირობებულია გარემო ფაქტორებით და არ წარმოადგენს ევოლუციური ცვალებადობის საფუძველს.

მეორეს მხრივ, როდესაც მცენარის ზომის ცვლილება გენეტიკური განსხვავებით არის გამოწვეული, ამ შემთხვევაში, შეიძლება დიდი და პატარა ზომის მცენარეები არ განსხვავდებოდეს რეპროდუქციის ხასიათით (Reekie, 1997).

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

7.3.2. წყლის დეფიციტის ეფექტი რეპროდუქციულ ფენოლოგიაზე

რეპროდუქციული პერიოდის საერთო ხანგრძლივობა განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში თითქმის თანაბარი იყო. თუმცა, ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა ვარირებდა. გვალვის პირობებში მოზარდ მცენარეებში გახანგრძლივებული იყო თესლის ფორმირების ფაზა.

ეს შესაძლოა გამოწვეული იყოს იგივე მიზეზით, რომელიც აღწერილია სიმინდისათვის (Ober et al., 1991), როცა წყლის დეფიციტი იწვევდა ენდოსპერმის განვითარების ადრეული სტადიების ინჰიბირებას უჯრედების დაყოფის ფაზის გახანგრძლივების გამო. ეს თავის მხრივ განპირობებული იყო ენდოსპერმში აბსციზის მჟავის რაოდენობის შემცირებით.

ყვავილობის ხანგრძლივობაზე ფიზიოლოგიური კონტროლის არსებობა ნანახია, აგრეთვე, *Arabidopsis thaliana*-ში (Welch et al., 2003).

მეორეს მხრივ, გვალვა კონტროლთან შედარებით იწვევდა თესლის შევსების ფაზის დაჩქარებას ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში. ნაჩვენებია (Ober et al., 1991), რომ სიმინდში, თესლის შევსების ფაზის შემოკლება განპირობებს თესლის საბოლოო მასის შემცირებას, რადგან, წყლის დეფიციტი ამცირებს სახამებლის აკუმულაციის დონეს ADP-გლუკოზის სახამებლად გარდაქმნის აქტივობის დათრგუნვის გზით.

შესაძლოა, რომ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში გვალვის პირობებში მოზარდი მცენარეების თესლის მცირე მასა განპირობებულია სწორედ თესლის შევსების ფაზის ხანგრძლივობის შემცირებით.

7.3.3. წყლის დეფიციტის ეფექტი თესლის მასაზე და გაღვივების უნარზე

ცნობილია, რომ მშრალი წონის დაგროვება თესლში შესაძლოა ლიმიტირებული იყოს გარეგანი ფაქტორებით, როგორცაა მაღალი ტემპერატურა, სინათლისა და წყლის დეფიციტი

(Genter et. al., 1997, Zaharieva et al., 2001). ულუმბო - *Trigonella caerulea*-ს მწიფე თესლი, ბევრი პარკოსნისაგან განსხვავებით, შეიცავს ენდოსპერმს. ეს დამახასიათებელია ამ გვარის სხვა წარმომადგენლებისათვისაც (Bewley, Black, 1994). თუმცა, ლებნებს უკავია მწიფე თესლის მნიშვნელოვანი მოცულობა.

ამდენად, თესლის მასა ძირითადად განპირობებულია ლებნების სიდიდით, რაც გაღვივების ადრეულ სტადიებზე მნიშვნელოვანია მცენარის წარმატებული განვითარებისათვის. გვალვის შედეგად წარმოქმნილ მსუბუქ თესლებს, რასაკვირველია, შემცირებული უნდა ჰქონდეს გაღვივების უნარი და აღმონაცენის დამკვიდრების პერსპექტივა.

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

წყლის დეფიციტმა თესლის განვითარების ტერმინალურ ფაზაში შესაძლოა გამოიწვიოს ტენის ზედმეტი დაკარგვა, როდესაც თესლში მიმდინარეობს ეგრეთ წოდებული “მომწიფების გამოშრობა”, და შესაბამისად შეამციროს თესლის ხარისხის მაჩვენებელი. ეს თავის მხრივ, გამოიწვევს თესლის გაღვივების უნარის შემცირებას. ამგვარად, უნდა ვივარაუდოდ, რომ წყლის დეფიციტს მნიშვნელოვანი უარყოფითი ეფექტი აქვს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის შევსების და მომწიფების ფაზებზე, რადგანაც იგი მოქმედებს თესლის დესიკაციის დროს მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებზე და განაპირობებს დაბალი ხარისხის თესლის წარმოქმნას.

მიღებული შედეგები მიუთითებს, რომ წყლის დეფიციტი ამცირებს თავდაპირველად ფორმირებული ყვავილების და ნაყოფების რიცხვს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში და ზრდის ყვავილების აბორტის დონეს. უფრო მეტი, მწიფე თესლის საერთო რიცხვი ერთ მცენარეზე, მათი მასა და გაღვივების უნარი მნიშვნელოვნად მცირდება. უნდა ვივარაუდოთ, რომ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს არ გააჩნია ეფექტური ადაპტაციის მექანიზმი, რომელიც გვალვის პირობებში მისი წარმატებული რეპროდუქციის გარანტი იქნებოდა.

რაც შეეხება ტენიანობის მომატებას კონტროლთან შედარებით, იგი არ იწვევდა თესლის რაოდენობრივი და ხარისხობრივი მაჩვენებლების მატებას. ეს კი იმაზე მიუთითებს, რომ რესურსების შეთვისების დონე მცენარეში შეზღუდულია და შეესატყვისება მის ბუნებრივ საარსებო გარემოს.

8. წყლის რეჟიმი და ზრდის თავისებურებები თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარებისას ულუმბოში-*Trigonella caerulea* (L.) Ser. (Fabaceae)

ულუმბო-*Trigonella caerulea* (L.) Ser. (Fabaceae) ერთწლოვანი სანელეხელი პარკოსანი მცენარეა. მას თესლის გაღივებისათვის ძალიან მოკლე დრო სჭირდება, ამიტომ, იგი მოხერხებული ობიექტია ლაბორატორიულ პირობებში თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარების თავისებურებების შესასწავლად. აღსანიშნავია, რომ ეს პროცესები ამ სახეობაში დღემდე არ ყოფილა გამოკვლეული. წინასწარი მონაცემებით, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ორთოდოქსული მწიფე თესლი შეიცავს ენდოსპერმს, რაც პარკოსნებისათვის უჩვეულოა, მაგრამ დამახასიათებელია ამ გვარის სხვა წარმომადგენლებისათვის (Bewley, Black, 1994). ორთოდოქსული თესლი მომწიფებისას განიცდის დეჰიდრატაციას და გამომშრობისადმი ტოლერანტული ხდება (Farrant et al., 1997), რაც წარმატებული ადაპტაციის შედეგს წარმოადგენს. იგი განაპირობებს მცენარის გადარჩენას არახელსაყრელ გარემო პირობებში და შესაძლებელს ხდის ზრდის პროცესის დაწყებას ახალი ინდივიდის დამკვიდრებისათვის ხელსაყრელ დროს. რეკალციტრანტული თესლებისაგან განსხვავებით, ორთოდოქსულ თესლში სამარაგო ნივთიერების რაოდენობა ძალიან მცირეა და აღმონაცენი განვითარების ადრეულ ფაზაშივე იწყებს მინერალების, ნახშირბადისა და წყლის გარედან შეთვისებას.

წყალი, სხვა ფიზიკურ გარემო ფაქტორებთან ერთად, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს თესლის გაღივების პროცესის ინიციაციისა და აღმონაცენის განვითარებისათვის. თესლის გაღივებისათვის წყლის რეჟიმის მნიშვნელობის შესახებ არსებული გამოკვლევები ძირითადად ფოკუსირებულია გარემოს ტენიანობის გავლენაზე გაღივების პროცესში მყოფი თესლის განვითარების თავისებურებებზე (Bewley, Black, 1994; Bradford, 1995). განსაკუთრებით დიდი ყურადღება ეთმობოდა თესლისა და ნიადაგის წყლის რეჟიმების ურთიერთკავშირსა (Koller, Hadas, 1982; Whalley et al., 1998) და ნიადაგის ტენიანობის მნიშვნელობის შესწავლას თესლის გაღივებისათვის (Finch-Savage et al., 1998).

თესლის მიერ წყლის შეწოვა გაღივების საწყისი საფეხურია და განპირობებულია თესლისა და ნიადაგის წყლის პოტენციალებს შორის არსებული სხვაობით. შესაბამისად, მშრალი თესლის წყლის პოტენციალი ძალიან დაბალი უნდა იყოს, რათა მან შეძლოს ნიადაგიდან წყლის შეწოვა (Roberts, Ellis, 1989).

აქედან გამომდინარე, აღმონაცენის დამკვიდრება კონკრეტულ ადგილზე შესაძლოა შეზღუდული იყოს სუსტრატის წყლის პოტენციალით, რომელიც მნიშვნელოვნად უნდა

განსხვავდებოდეს თესლის წყლის პოტენციალისაგან და განსაზღვრავდეს წყლის შეთვისების ინტენსივობას გაღივების პროცესში (Swagel et al., 1997).

არსებობს გაღივების პროცესის ინიციაციისათვის აუცილებელი სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონე, რომელიც მცენარის სხვადასხვა სახეობებისათვის განსხვავებულია და დამოკიდებულია თვითონ თესლში არსებული წყლის პოტენციალის სიდიდეზე (Fitter, Hay, 1987; Choinski, Tuohy, 1991).

წინამდებარე თავში, აღწერილია ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლების გაღივების თავისებურებები მანიტოლის განსხვავებული წყლის პოტენციალის მქონე ხსნარების გამოყენებით. ჩვენ გვსურდა დაგვედგინა სუბსტრატის წყლის პოტენციალის სიდიდით გამოწვეული შეზღუდვების ხასიათი თესლის გაღივებასა და აღმონაცენის ზრდაზე. მონაცემები, ფარულთესლოვანი მცენარეების თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის ქსოვილების ზრდის პროცესში არსებული წყლის რეჟიმის შესახებ, ძირითადად შეეხება ჰიდრატაციის შედეგად სტიმულირებული მეტაბოლიზმის თავისებურებებს (Leprince et al., 1992; Lösch, 1993, 1995).

წყლის რეჟიმის შესწავლისას განსაკუთრებული ყურადღება ეთმობოდა უჯრედის სიგრძეში ზრდის პროცესის კვლევას მოზარდ აღმონაცენში (Thornley, 1996; Nonami, 1998).

სხვადასხვა ავტორის მიერ შესწავლილი იქნა გარემოს სტრესული ფაქტორების გავლენა აღმონაცენის წყლის რეჟიმზე (Johnson et al., 1996; Leiva, Fernandez-Ales, 1998; Ikeda et al., 1999).

ნაჩვენები იქნა თესლში წყლის შემცველობის რაოდენობრივი ცვალებადობა მცენარის სხვადასხვა სახეობაში (Egli, TeKrony, 1997).

მაგრამ, შედარებით მცირე ყურადღება დაეთმო წყლის რეჟიმის პარამეტრების ცვალებადობის შესწავლას თესლის გაჯირჯვების, გაღივებისა და აღმონაცენის ჩამოყალიბების თანამიმდევრულ სტადიებზე. წინამდებარე ნაშრომი წარმოადგენს იმის მცდელობას, რომ კონსტანტურ ექსპერიმენტულ პირობებში, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლისა და აღმონაცენის ქსოვილებში განსაზღვრული იქნეს წყლის რეჟიმის ცვალებადობის დინამიკა, გაჯირჯვების, გაღივების და აღმონაცენის ზრდის პროცესებში მიმდინარე მორფოგენეზის დროს.

გაჯირჯვების ადრეულ სტადიაზე ადგილი აქვს თესლის ქსოვილებიდან გარემომცველ სივრცეში სითხის ექსუდაციას (Bradford, 1995). ნავარაუდებია, რომ გაღივების პროცესში მყოფი თესლიდან მემბრანების დარღვევის შედეგად გამოიყოფა განსხვავებული ქიმიური ნივთიერებები (Lanfermeijer et al., 1990; Dell'Aquila, Dituri, 1995).

განსხვავებული მოსაზრებაა გამოთქმული ზოგიერთი პარკოსანის თესლიდან გამოყოფილი ფენოლური ნივთიერებების როლზე, რომელთა გამოყოფა ხდება აქტიურად, ძირითადად ჩანასახის უჯრედებიდან (Bekkara et al., 1998).

ისინი მოქმედებენ, როგორც ქემოატრაქტანტები, იწვევენ კოჟრის ფორმირების გენების ტრანსკრიბციის ინდუცირებას და სტიმულირებენ *Rhizobium*-სა და პარკოსან მცენარეს შორის სიმბიოზისა და მიკორიზული ასოციაციის წარმოქმნას (Phillips et al., 1995; Zuanazzi et al., 1998).

თუმცა, არ არის ცნობილი, აქვს თუ არა გავლენა სითხის ექსუდაციას წყლის შემცველობაზე თესლის ქსოვილებში. ჩვენ გავზომეთ წყლის შემცველობა და მშრალი მასა გაღივების პროცესში მყოფ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლებში, რათა განგვესაზღვრა ქსოვილებში წყლის შემცველობის შესაძლო ცვლილება სითხის გამოჟონვის დროს.

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

8.1. კვლევის მეთოდიკა

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლები შეგროვილი იქნა საქართველოში, სტანდარტულ პირობებში გაზრდილი მცენარეებიდან. თესლები ინახებოდა ქალაქის პარკში ოთახის ტემპერატურაზე. გაღივების ექსპერიმენტი ჩატარდა გერმანიაში, დუსელდორფის უნივერსიტეტის მცენარის ეკოფიზიოლოგიისა და გეობოტანიკის ინსტიტუტის ლაბორატორიაში.

ექსპერიმენტის მსვლელობისას იზომებოდა გარემო ფაქტორები ერთი წუთის ინტერვალით და ათი წუთის საშუალო მონაცემის შენახვა ხდებოდა მონაცემთა ლოგერზე (Squirrel 1200, Grant Instruments, კემბრიჯი, ინგლისი). ფოტოპერიოდი შეადგენდა 15 სთ-ს, განათება უზრუნველყოფილი იყო ხელოვნური განათების წყაროთი, ფილიპსის 160 W ნათურით, რომელიც მცენარის სიმაღლეზე იძლეოდა 28.3 ± 1.2 μmol ფოტონი $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. წითელი და ინფრაწითელი ფოტონების ნაკადების შეფარდება შეადგენდა 1.5 ± 0.04 . ჰაერის და ნიადაგის ტემპერატურები იზომებოდა სპილენძი-კონსტანტანის თერმოწყვილებით. ჰაერის საშუალო ტემპერატურა იყო $24 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$ განათებულ პერიოდში და $22 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ სიბნელეში. ნიადაგის

ტემპერატურა, რომელიც იზომებოდა ზედაპირიდან 2 სმ-ის სიღრმეზე, შეადგენდა $23 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$. ჰაერის საშუალო ფარდობითი ტენიანობა იყო 70%.

გალივების ტესტისათვის გამოყენებული თესლები შერჩეული იყო ზომისა და თესლის გარსის შეფერილობის მიხედვით. შერჩეული იყო შავი ფერის თესლის გარსის მქონე თესლები, რომელთა სიგრძე 2-2,5 მმ-ს შეადგენდა. ეს თესლები ხასიათდება გალივების ყველაზე მაღალი მაჩვენებლით (Akhalkatsi, Lösch, 2001, 2002, 2005).

სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონის მნიშვნელობის დასადგენად გალივების ინიციაციისათვის, თესლები თავსდებოდა 15 სმ დიამეტრის მქონე პეტრის ჯამში, ფილტრის ქაღალდზე, რომელიც გაჟღენთილი იყო 5 მლ დეიონიზირებული წყლით (კონტროლი), ან D-მანიტოლის (Merck, გერმანია) სხვადასხვა კონცენტრაციის წყალხსნარით.

მანიტოლი გამოყენებული იყო, როგორც ოსმოსური აგენტი თესლსა და გარემომცველ თხევად სუბსტრატს შორის წყლის პოტენციალის განსაზღვრული გრადიენტის შესაქმნელად. მანიტოლის შემდეგი კონცენტრაციები 0.04, 0.1, 0.2, 0.4, 0.6, და 0.8 მოლი/ლ შესაბამისად წარმოქმნიდა შემდეგ სუბსტრატის წყლის პოტენციალს -0.1 , -0.25 , -0.50 , -1.0 , -1.5 , და -2.0 მგპა (Swagel et al., 1997). თვითოეულ ჯერზე პეტრის ჯამზე თავსდებოდა 100 თესლი. თვითოეული ვარიანტი (კონტროლი და მანიტოლის 6 სხვადასხვა კონცენტრაციის ხსნარი) მეორდებოდა ოთხჯერ. ყოველდღიურად ხდებოდა დაკვირვება და განისაზღვრებოდა გალივებული თესლების რიცხვი. გალივებულად ითვლებოდა თესლი, რომელშიც რადიკულა გამოსულია თესლის გარსიდან. გალივების საბოლოო პროცენტი განისაზღვრებოდა ტესტის დაწყებიდან 7 დღის შემდეგ. ამ დროის შემდეგ აღარ აღინიშნებოდა გალივების ახალი შემთხვევები.

იმ გაჯირჯვებული თესლების სიცოცხლისუნარიანობა, სადაც არ მოხდა რადიკულას გამოსვლა თესლის გარსიდან, განისაზღვრა ტეტრაზოლიუმის ტესტით (Moore, 1973). შუაზე გაჭრილი გაჯირჯვებული თესლები თავსდებოდა 2,3,5-ტრიფენილ-ტეტრაზოლიუმ ქლორიდის (Merck, გერმანია) 0.1% წყალხსნარში, 24 სთ-ის განმავლობაში, სიბნელეში, ოთახის ტემპერატურაზე, 22°C . ამის შემდეგ ხდებოდა თესლების დათვალიერება სტერეომიკროსკოპით. მუქი ვარდისფერი შეფერილობა ითვლებოდა ჩანასახის მეტაბოლური აქტივობის დამადასტურებელ ნიშნად და ასეთი თესლები განიხილებოდა სიცოცხლისუნარიანად. გალივების პროცესში მყოფი თესლების და განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი აღმონაცენის წყლის პოტენციალის პარამეტრების განსაზღვრის მიზნით, თესლების გალივება ხდებოდა ზემოთ აღნიშნულ ლაბორატორიაში არსებულ კონსტანტურ გარემო პირობებში, ჰუმუსით მდიდარ ნიადაგზე (Floraton 1, გერმანია), პლასტმასის ღია ჭურჭელში ზომით $50 \times 30 \times 7$ სმ. მცენარეები ყოველდღე ირწყვებოდა და ნიადაგის ტენიანობა შენარჩუნებული იყო 50%-ის

ფარგლებში. აღმონაცენებს ვაჩერებდით 21 დღის განმავლობაში და ექსპერიმენტი გამეორდა სამჯერ. წყლის რეჟიმის გამსაზღვრა ხდებოდა ნამის წერტილის მეთოდით HR-33T ნამის წერტილის მიკროვოლტმეტრის (Wescor inc, ლოგანი, იუტა, აშშ) გამოყენებით, რომელიც კალიბრირებული იყო NaCl-ის განსხვავებული კონცენტრაციის ხსნარების საშუალებით. თვითეული გაზომვის დროს, მიწიდან ვიღებდით 6 ინდივიდს და ვათავსებდით დეიონიზირებულ წყალში ერთი საათით, რათა მიგვეღწია წყლით მაქსიმალური გაჯერებისათვის.

მცენარის ზედაპირზე დარჩენილი წყლის მოცილება ხდებოდა ფილტრის ქაღალდის გამოყენებით და მთლიანი გაღივებული თესლები და აღმონაცენები თავსდებოდა მიკროვოლტმეტრის კამერაში (Wescor C-52). წნევის გათანაბრებას სჭირდებოდა 45 წთ თვითეული კამერისათვის. წნევამოცულობის მრუდის, ფარდობითი წყლის შემცველობის, გაჯერების ოსმოსური წყლის პოტენციალის და ნულოვანი ტურგორის წყლის პოტენციალის გრაფიკული და სტატისტიკური ანალიზისათვის გამოყენებული იყო სპეციალური კომპიუტერული პროგრამა, რომელიც დაფუძნებული იყო SAS პროგრამის არაწრფივი რეგრესიის პროცედურაზე (Andersen, Jensen, Lösch, 1991).

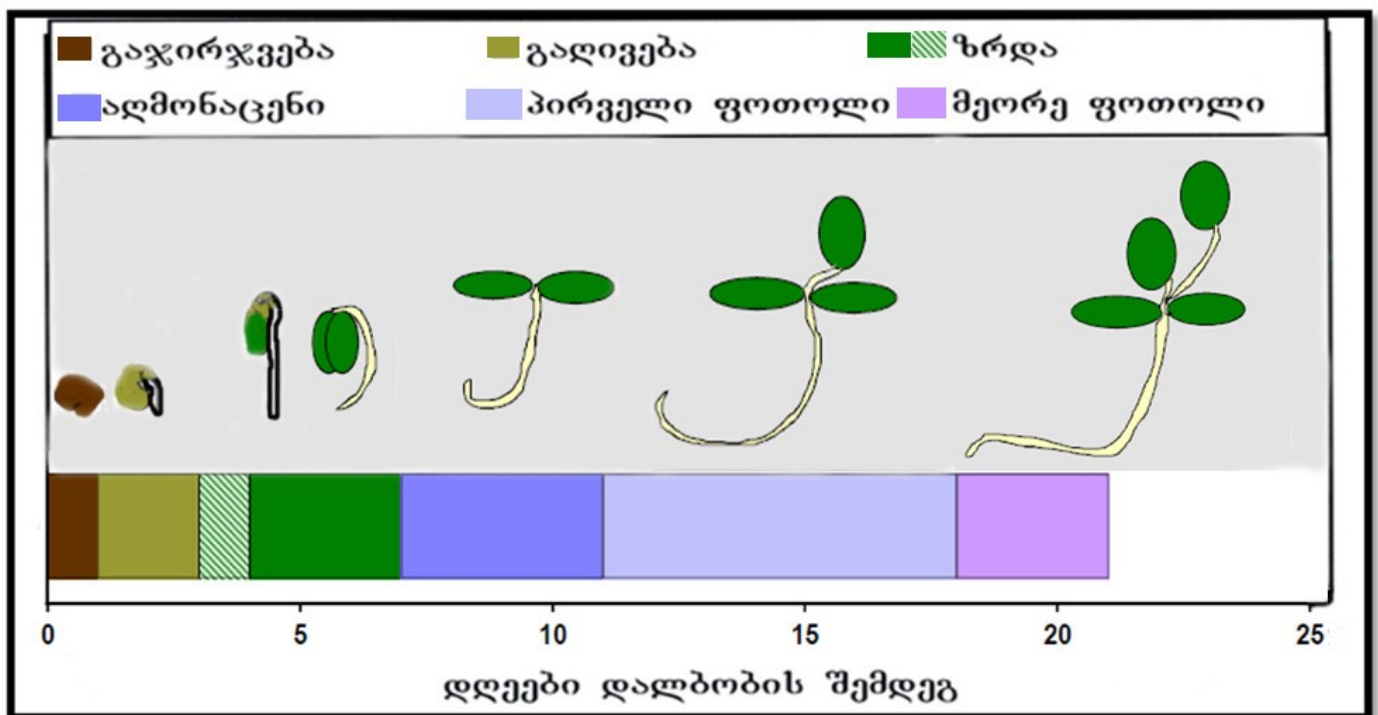
ყოველდღიური დაკვირვებები გაღივების ფენოლოგიაზე ჩატარებული იყო ნიადაგში მოზარდ აღმონაცენებზე. განვითარების ყოველ სტადიაზე იზომებოდა თესლის ან აღმონაცენის სიგრძე ($n=20$). წყლის შემცველობის და მშრალი მასის განსაზღვრა ხდებოდა ნიმუშების ($n=50$) გამოშრობის შემდეგ 48 სთ, 105°C -ზე. წყლის შემცველობა (ერთი გრამი წყალი ერთ გრამ მშრალ მასაზე) გამოთვლილი იქნა, როგორც: წყლის შემცველობა = (ცოცხალი მასა - მშრალი მასა)/მშრალი მასა. ადრეულ სტადიებზე, სანამ შენარჩუნებულია თესლის გარსი, მშრალი მასა გამოთვლილი იყო როგორც მთლიანი გაღივებული თესლისათვის, ასევე მხოლოდ ჩანასახისათვის, რომელიც გამოცალკევებული იყო თესლიდან.

თესლის ექსუდატების განსაზღვრის მიზნით, თესლები თავსდებოდა პეტრის ჯამში დეიონიზირებული წყლით გაჟღენთილ ფილტრის ქაღალდზე. 24 სთ-ის შემდეგ გაჯირჯვებული თესლის გარსი, გამოცალკევებული ჩანასახი და ფილტრის ქაღალდის ნაკუწები, რომელიც გაჟღენთილი იყო თესლის ექსუდატით, თავსდებოდა მეთანოლში 48 სთ-ის განმავლობაში 22°C -ზე, სიბნელეში და ხდებოდა ქიმიური ნაერთების ექსტრაქცია. ექსტრაქტი იფილტრებოდა, ორთქლდებოდა *in vacuo* (Rotavapor, Buechi, RE 111) და ჯერდებოდა 5 მლ მეთანოლით. ექსტრაქტი, ცნობილ სტანდარტებთან ერთად ანალიზდებოდა თხელშრიანი ქრომატოგრაფიის საშუალებით, სილიკონის გელზე (Merk, TLK, silica gel 60, F₂₅₄), შემდეგი განვითარებადი სისტემის, *n*-ბუტანოლი-მმარმჟავა-დისტილირებული წყალი (4:1:5

მოცულობითი შეფარდებით) გამოყენებით. ფირფიტებზე ლაქების მონიტორინგი ხდებოდა ულტრაიისფერი განათების გამოყენებით. ფენოლური კომპონენტების აღმოჩენის მიზნით ხდებოდა ფირფიტების დანამვა შემდეგი რეაგენტებით: 5% AlCl_3 -ის მეთანოლის ხსნარით, დიფენილიბორის მჟავათანოლამინის 1% მეთანოლის ხსნარით და დიაზოტირებული სულფანილის მჟავით (Markham, 1982). კომპონენტების იდენტიფიკაცია დასტურდებოდა მათი R_f მაჩვენებლებისა და ფერის ინტენსივობის შედარებით სტანდარტულ ნიმუშებთან. კონდენსირებული ტანინების თესლის გარსში, ჩანასახში და თესლის ექსუდატში შემცველობის განსაზღვრის მიზნით ხდებოდა შუაზე გაჭრილი თესლების ჰიდრატაცია 24 სთ-ის განმავლობაში და მათი შემდგომი დამუშავება ნიტროზული რეაგენტით (Jensen, 1962). თვითოეული რიცხვთა მწკრივისათვის ხდებოდა საშუალო მაჩვენებლის და სტანდარტული გადახრის განსაზღვრა. საშუალოებს შორის არსებული სტატისტიკური განსხვავება განისაზღვრებოდა F-ტესტის და სტუდენტის t-ტესტის გამოყენებით ($P < 0.05$).

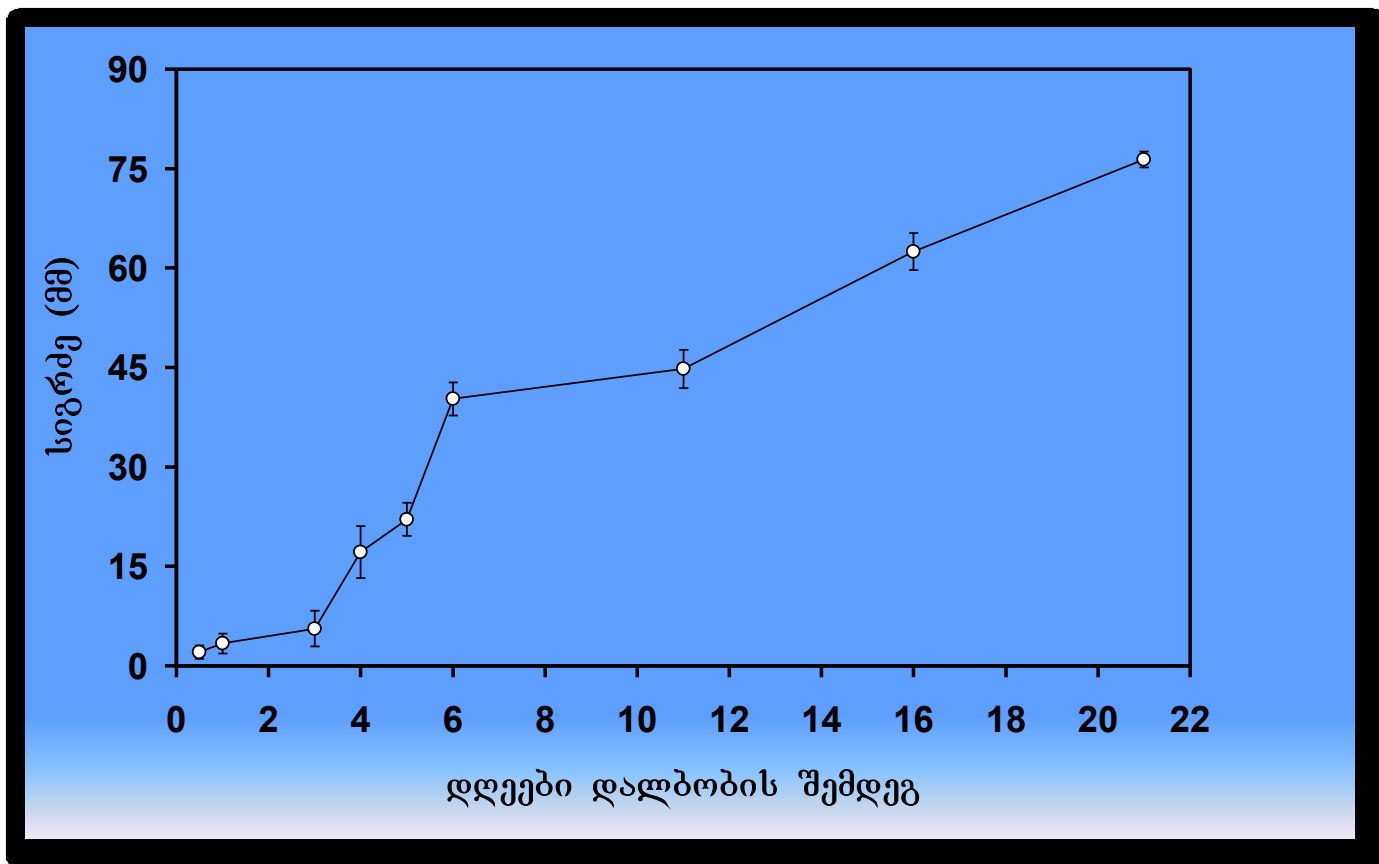
8.2. შედეგები

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში პირობითად განისაზღვრა თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის განვითარების შემდეგი ფენოლოგიური სტადიები: გაჯირჯვება, გაღივება, ზრდა, აღმონაცენი, პირველი ფოთოლი და მეორე ფოთოლი (სურ.8.1).



სურათი 8.1. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ჩანასახის და აღმონაცენის განვითარების სტადიების - გაჯირჯვება, გაღივება და აღმონაცენის განვითარება, საშუალო ხანგრძლივობა. მცენარის დიგიტალური გამოსახულებები წარმოსახავს ძირითად მორფოლოგიურ ნიშნებს, რომელიც მცენარეს შესაბამისი განვითარების სტადიაზე გააჩნია. $n=20$.

თვითოეული ფენოლოგიური სტადიის ხანგრძლივობა განისაზღვრა, როგორც ინდივიდური თესლის ან აღმონაცენის საშუალო მაჩვენებელი (სურ. 8.1). დალბობისთანავე თესლი იწყებს წყლის შეწოვას. 48 სთ-ის შემდეგ თესლის გარსი სკდება და გამოდის რადიკულა. აღმონაცენი სწრაფად იზრდება პირველი კვირის განმავლობაში (სურ. 8.2). ზრდის სტადიის დასრულების შემდეგ მოყვითალო ლეზნები და ჰიპოკოტილი განიცდის ფოტომორფოგენეზს, იძენს მწვანე შეფერილობას და ფოტოსინთეზურად აქტიური ხდება. დალბობიდან მე-6 დღეს ლეზნები გადაიხსნება და იწყებს ზრდას. ისინი სრულიად განვითარებულია დალბობიდან მე-8 დღეს.



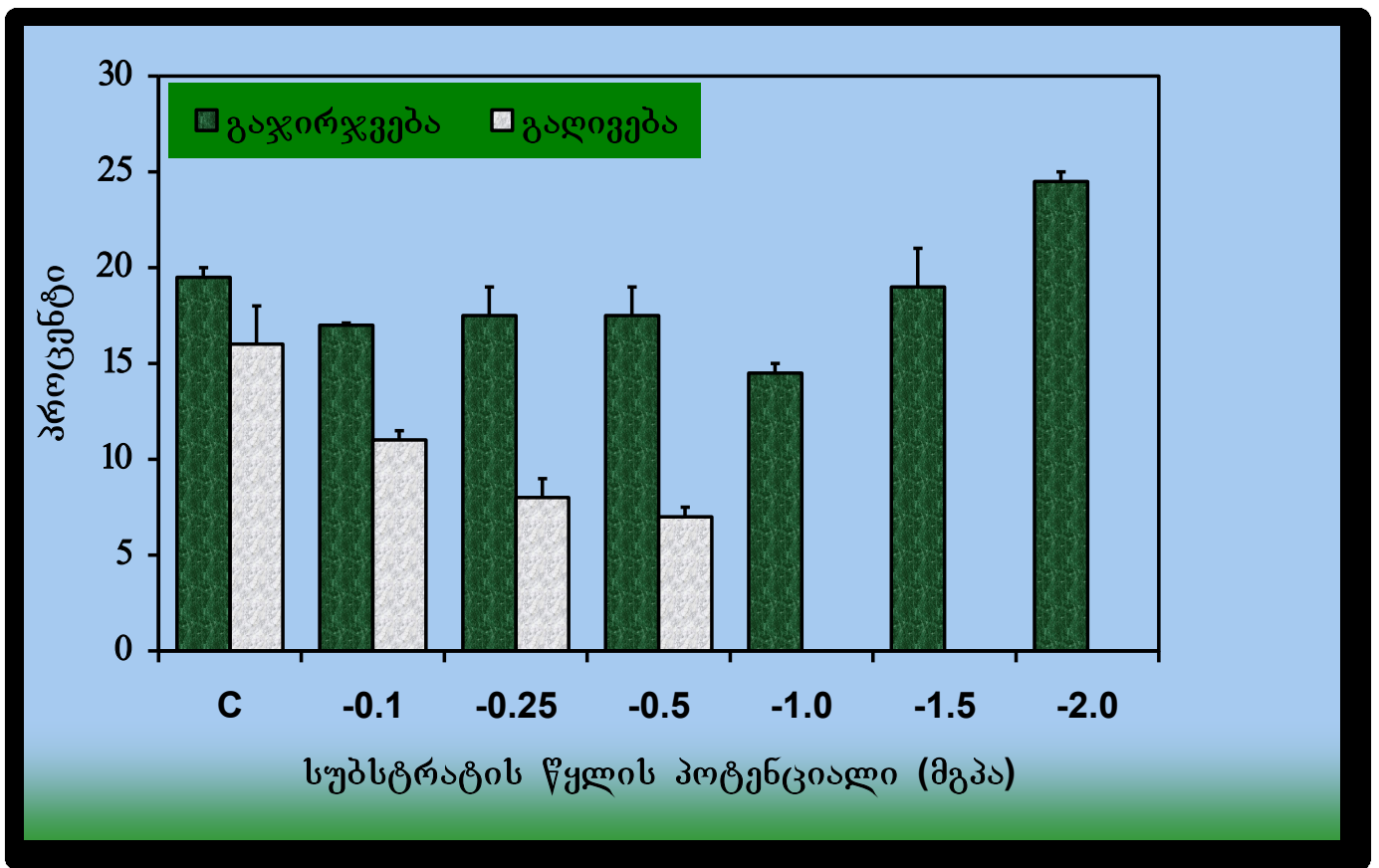
სურათი 8.2. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გაღვივებული თესლისა და მზარდი აღმონაცენის საშუალო სიგრძე და სტანდარტული გადახრა განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე გაჯირჯვებიდან მეორე ფოთლის წარმოქმნამდე. $n=20$.

განსხვავებულ სუბსტრატის წყლის პოტენციალზე ჩატარებულმა გაღვივების ტესტმა ყველაზე მაღალი გაღვივების პროცენტი ($16 \pm 2\%$) აჩვენა კონტროლში, როდესაც თესლები თავსდებოდა დეიონიზირებულ წყალში დასველებულ ფილტრის ქაღალდზე (სურ. 8.3).

სუბსტრატის წყლის პოტენციალის შემცირებასთან ერთად 0-დან -2.0 მგპა-მდე, რაც მიიღწეოდა განსხვავებული კონცენტრაციის მქონე მანიტოლის ხსნარებით, მცირდებოდა

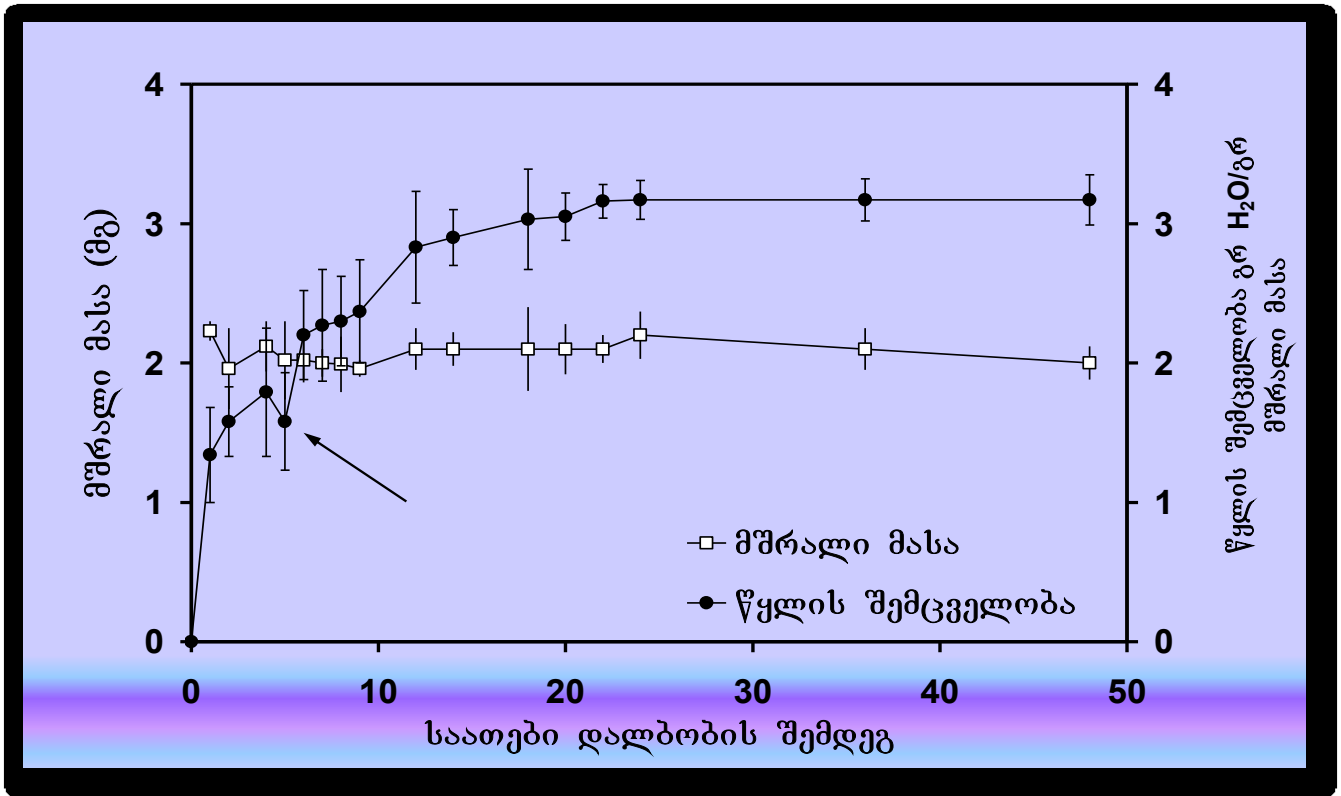
გალივების პროცენტი. გალივება მთლიანად ითრგუნებოდა, როდესაც გარემოს წყლის პოტენციალი მცირდებოდა -1.0 მგპა-მდე (სურ. 8.3).

გაჯირჯვებული თესლების საშუალო პროცენტი უმნიშვნელოდ განსხვავდებოდა ($P \pm 0.05$) კონტროლისაგან ჩატარებული ცდის შვიდივე ვარიანტში და ყოველთვის ჭარბობდა იმავე ცდის გალივების პროცენტს (სურ. 8.3). დრო თესლის დაღობიდან გალივებამდე კონტროლში შეადგენდა 48 სთ-ს, -0.5 მგპა-ზე იგი იზრდებოდა 96 სთ-მდე. საერთოდ, ამ სახეობაში აღინიშნა დაბალი გალივების პროცენტი, რაც მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი თესლების დიდი რაოდენობით არის განპირობებული. ასეთი თესლების საშუალო პროცენტი ცდის ყველა ვარიანტში შეადგენდა $58 \pm 12.4\%$.

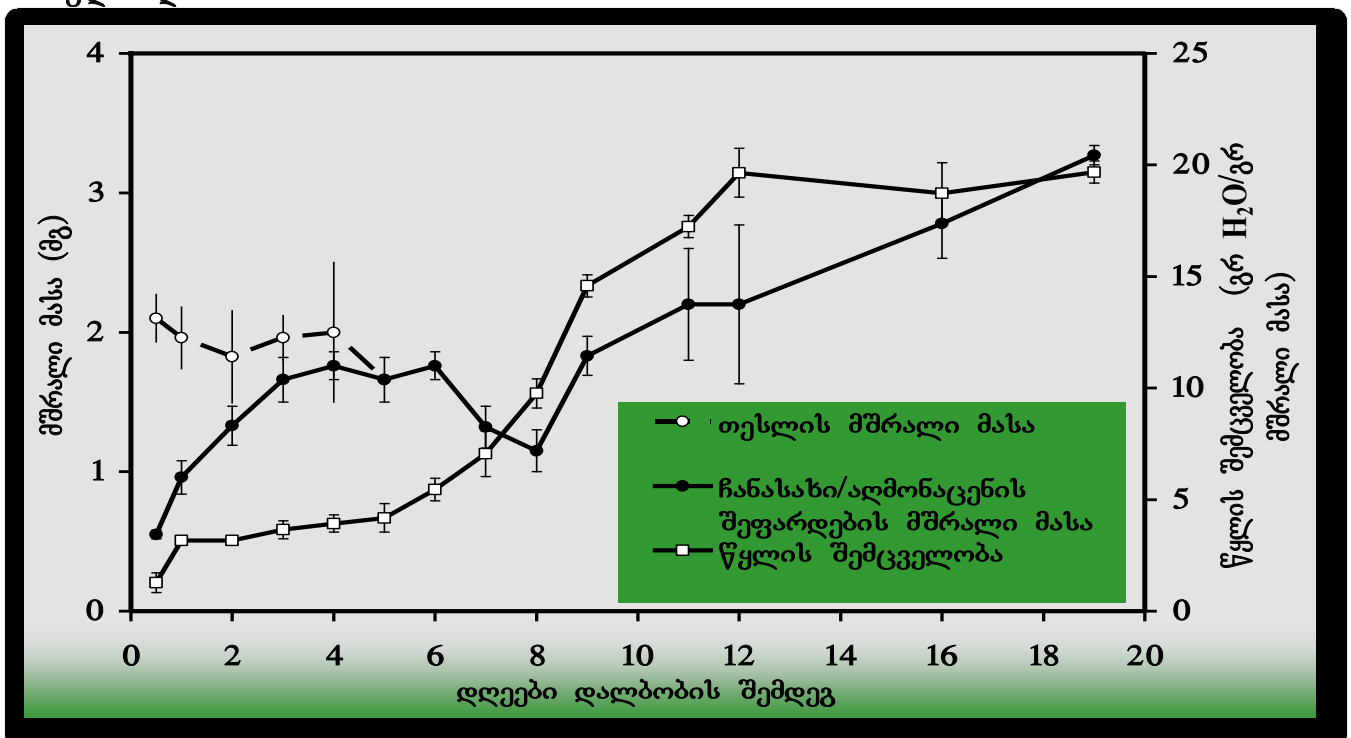


სურათი 8.3. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გაჯირჯვებული და გალივებული თესლის საშუალო პროცენტი და სტანდარტული გადახრა წყლის განსხვავებული პოტენციალის მქონე სუბსტრატზე გალივებისას. წყლის განსხვავებული პოტენციალი წარმოქმნილი იყო D-მანიტოლის განსხვავებული კონცენტრაციის მქონე ხსნარით. გაჯირჯვებული და გალივებული თესლის პროცენტის დათვლა ხდებოდა დაღობიდან მე-7 დღეს, რომლის შემდეგაც გალივების ახალი შემთხვევები აღარ ვლინდებოდა. $n=4$.

გალივების პროცესის დროს მთლიანი თესლის მშრალი მასა არ ამჟღავნებდა მნიშვნელოვან ცვლილებებს გაჯირჯვებიდან რადიკულას გამოსვლამდე (სურ. 8.4).



სურათი 8.4. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის მშრალი მასის და წყლის შემცველობის (გრამი წყალი გრამ მშრალ მასაზე) საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა გაჯირჯეებიდან რადიკულას გამოსვლამდე. ისარი მიუთითებს თესლიდან სითხის პირველად გამოსვლის დროს. n=50.



სურათი 8.5. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის მშრალი მასის და წყლის შემცველობის (გრამი წყალი გრამ მშრალ მასაზე) საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა გაჯირჯეებიდან აღმონაცენის მეორე ფოთლის განვითარებამდე. პირველი 5 დღის განმავლობაში, სანამ თესლის გარსი შენარჩუნებულია, მშრალი მასა იზომებოდა ცალ-ცალკე მთლიანი თესლისათვის, რომელიც შეიცავს ჩანასახს, ენდოსპერმს და თესლის გარსს და გამოცალკევებული ჩანასახისათვის. n=50.

იგი საგრძნობლად იკლებდა ზრდის ფაზაზე და აგრძელებდა კლებას გარკვეული პერიოდის მანძილზე მას შემდეგაც, რაც აღმონაცენი ფოტოავტოტროფული ზრდის ფაზაზე გადადიოდა (სურ. 8.5). აღმონაცენის მშრალი მასის თანდათანობითი მატება იწყებოდა დალბობიდან მე-8 დღეს (სურ. 8.5).

იზოლირებული ჩანასახების და მთლიანი გაღვივებული თესლის მშრალი მასების შედარებამ აჩვენა, რომ ჩანასახის მშრალი მასა თავდაპირველად მნიშვნელოვნად ჩამორჩებოდა თესლის მასას (სურ. 8.5).

იგი იზრდებოდა მე-5 დღიდან, სანამ თესლის გარსი არ დაჭკნებოდა და მთლიანად არ მოსცილდებოდა მას. მას შემდეგ, რაც თესლის გარსი ქრებოდა, ჩანასახის მშრალი მასა იკლებდა განვითარების მე-8 დღემდე, როდესაც ლეზნები სრულად ვითარდებოდა და იწყებდა ფუნქციონირებას (სურ. 8.5).

გაღვივების პროცესში, თესლში წყლის შემცველობა სწრაფად მატულობდა პირველი დღის განმავლობაში და აღწევდა პლატოს დონეს დალბობიდან 24 სთ-ის შემდეგ (სურ. 8.4).

წყლის შემცველობის მატებას ძირითადად წრფივი ხასიათი ჰქონდა. გამონაკლისს წარმოადგენდა დალბობიდან მე-5 სთ, როდესაც წყლის საშუალო შემცველობა მცირედ იკლებდა (სურ. 8.4).

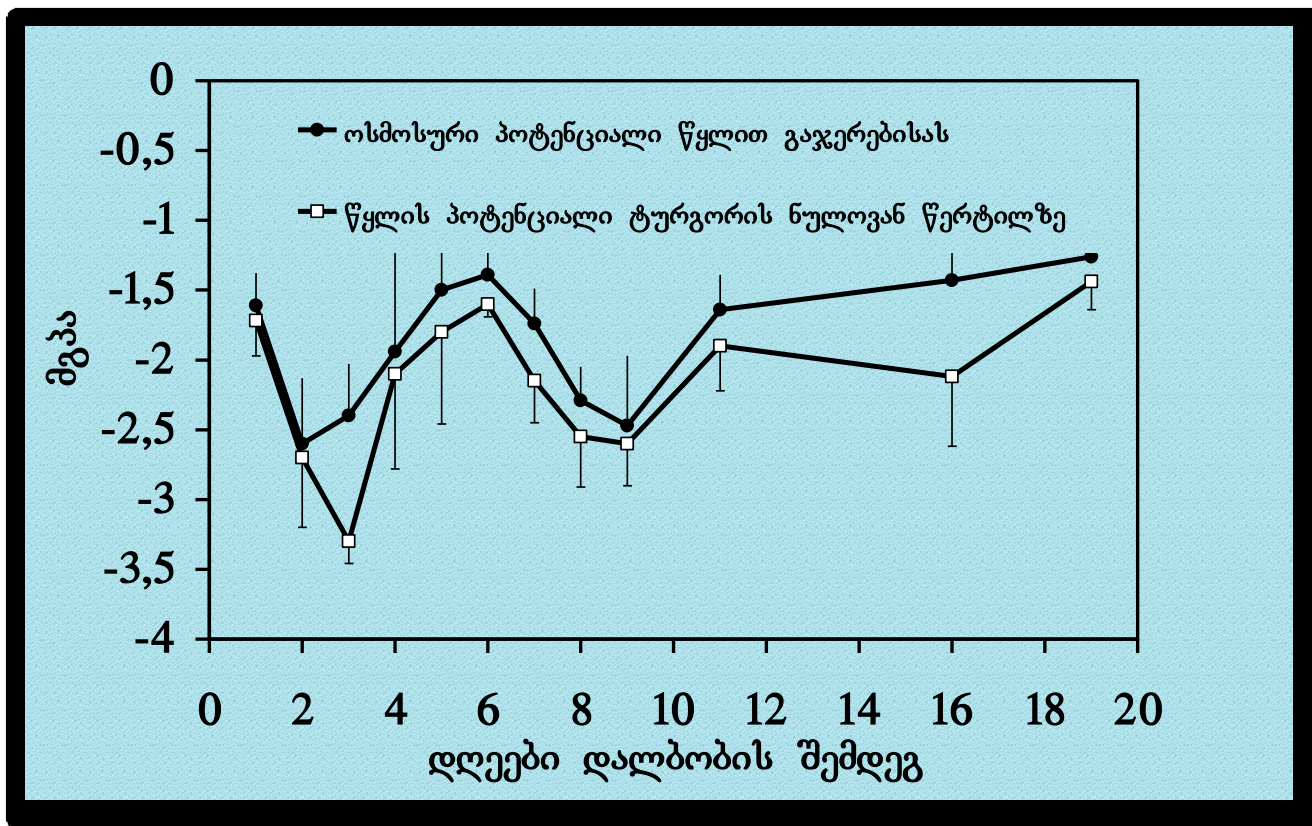
მასალაზე დაკვირვებამ აჩვენა, რომ ამ დროისათვის ადგილი ჰქონდა თესლიდან მოყვითალო ფერის ნივთიერების ექსუდაციას, რომელიც ფილტრის ქაღალდზე ლაქას წარმოქმნიდა. მხოლოდ ის თესლები, რომლებიც გამოყოფს სითხეს აგრძელებს გაღვივების პროცესს. იმ გაჯირჯვებულ თესლებში, რომლის გარშემოც არ წარმოიქმნებოდა მოყვითალო ლაქა, არ შეინიშნებოდა რადიკულას გამოსვლა და გაღვივება.

ტეტრაზოლიუმის ტესტმა აჩვენა, რომ ამ თესლების უმეტესობა სიცოცხლისუნარიანია, რაც ვლინდებოდა მათი ლეზნების დისტალური კიდეების და რადიკულას ვარდისფრად შეფერვით. ექსუდაციის შემდეგ წყლის შემცველობის ზრდას კვლავ წრფივი ხასიათი ჰქონდა (სურ. 8.5).

გაღვივების პროცესში მყოფი თესლის ქსოვილების ოსმოსური და წყლის პოტენციალები მკვეთრად მცირდებოდა გაჯირჯვების ფაზაში (სურ. 8.6).

ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას იყო -1.6 ± 0.2 მგპა, გაჯირჯვების პლატოს ფაზაზე და ყველაზე ნეგატიურ მაჩვენებელს, -2.6 ± 0.35 მგპა-ს, აღწევდა რადიკულას გამოსვლის დროს. წყლის პოტენციალი ნულოვანი ტურგორის წერტილზე მნიშვნელოვნად მცირდებოდა რადიკულას გამოსვლის ფაზაზე და მინიმალურ მაჩვენებელს, -3.3 ± 0.15 მგპა-ს აღწევდა შემდეგი გაზომვის დროს, როდესაც რადიკულა მთლიანად გამოსულია, ხოლო შიშველი ჩანასახი სწრაფად შრებოდა მიკროვოლტმეტრის კამერაში. ამ დროისათვის, ტურგორის დაკარგვის

შედეგად, წყლის ფარდობითი შემცველობა მინიმალურ სიდიდეს აღწევდა, $76 \pm 1,6$ %. ოსმოსური და წყლის პოტენციალის შემდგომი კლება ხდებოდა ზრდის ფაზის ბოლოს, როდესაც იწყებოდა აღმონაცენის ფოტომორფოგენეზი (სურ. 8.6).



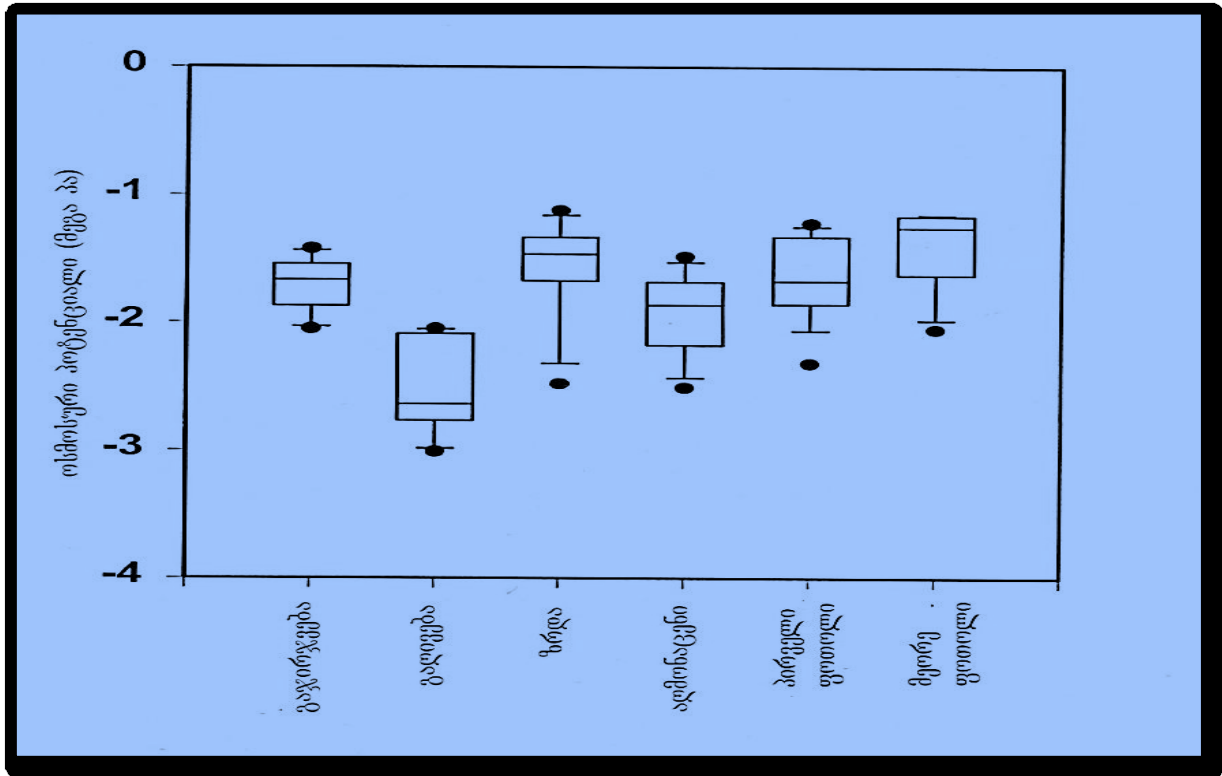
სურათი 8.6. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის გაღივების პროცესში მყოფი თესლის ქსოვილების ოსმოსური და წყლის პოტენციალების საშუალო მაჩვენებელი და სტანდარტული გადახრა. $n=6,12$.

მკვეთრი სხვაობა აღინიშნა ცალკეულ გაღივებულ თესლებსა და აღმონაცენებში განსაზღვრულ ოსმოსური პოტენციალის მაჩვენებლებს შორის, რომელიც ძლიერ ვარიირებდა მინიმალურ და მაქსიმალურ მაჩვენებლებს შორის, განვითარების ერთსა და იმავე სტადიაზე, სხვადასხვა ინდივიდებში (სურ. 8.7).

მაგალითად, ოსმოსური პოტენციალი გაღივების სტადიაზე ვარიირებს მინიმალური -3 მგპა-დან, მაქსიმალურ -2 მგპა-მდე ცალკეულ თესლებში.

საშუალო სიდიდეების განვითარების სტადიების მიხედვით ჩატარებულმა სტატისტიკურმა შედარებამ აჩვენა, რომ ოსმოსური პოტენციალის საშუალო სიდიდეები გაჯირჯვების და გაღივების სტადიებზე მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდა ($P < 0.001$) იგივე სიდიდის საშუალო მაჩვენებლებისაგან განვითარების გვიან სტადიებზე.

ხოლო, ოსმოსური პოტენციალის საშუალო სიდიდე ზრდის, აღმონაცენის, პირველი და მეორე ფოთლის სტადიაზე არ ამჟღავნებდა მნიშვნელოვან სხვაობას ($P > 0.05$).



სურათი 8.7. ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას *Trigonella caerulea*-ს თესლის გაღივებისა და აღმონაცენის ზრდის სხვადასხვა სტადიაზე. ბოქპლოტის ტიპის გრაფიკის თვითოეული უჯრა გვიჩვენებს მონაცემთა განაწილების ხასიათს რიცხვთა მწკრივში. შუა ხაზი წარმოადგენს მედიანს, უჯრის ზედა და ქვედა ხაზი არის 25-ე და 75-ე პერცენტილი, მაქსიმუმი და მინიმუმი ნაჩვენებია ხაზებით, შავი რგოლები წარმოადგენენ ექსტრემალურ რიცხვით მონაცემებს, რომლებიც აჭარბებენ უჯრის სიგრძის 1,5-ს. $n=12, 15$.

თესლში და ექსუდატში ფენოლური ნაერთების შემცველობის გამოსავლენად, მთლიანი თესლების სპირტიანი ექსტრაქტი, იზოლირებული ჩანასახები, თესლის გარსი და ფილტრის ქაღალდის ნაკუწები, რომლებიც გაჟღერებული იყო ექსუდატით, შეისწავლებოდა თხელშრიანი ქრომატოგრაფიის გამოყენებით.

ჩანასახისა და თესლის გარსის ექსტრაქტში გამოვლენილი იქნა ფლავონოიდური ნაერთების განსხვავებული რაოდენობის ლაქები. მაშინ, როცა მთლიანი თესლი და თესლის ექსუდატი ამ ლაქების უმეტესობას შეიცავდა.

გამწელებული იყო ლაქების იდენტიფიცირება მათი **RF** მაჩვენებლის და შეფერილობის ინტენსივობის აუტოტენტურ სტანდარტთან შედარებისას, რადგანაც ლაქების უმეტესობა ფარავდა ერთმანეთს.

მიუხედავად ამისა, მოხერხდა ორი მათგანის სავარაუდო იდენტიფიცირება. ესენია, ვიტექსინი და ორიენტინი, რომლებიც აღმოჩნდა თესლის გარსში და ექსუდატში. იგივე ფირფიტებზე, **AIC₃**-ით დანამვის შედეგად გამოვლინდა მოყვითალო ფლურესცენტული ლაქა, რომელიც სავარაუდოდ იდენტიფიცირებულია, როგორც 5-ჰიდროქსი-ფლავონოიდი.

ჩანასახის ექსტრაქტში, ფორფიტის დეაზოტირებული სულფანილის მჟავით დანამვის შედეგად, გამოვლინდა წითელი ფერის ლაქები, რომლებიც დამახასიათებელია თავისუფალი ფენოლური ჰიდროქსილის ჯგუფის შემცველი ნაერთებისათვის.

ნიტროზული რაქციით დადგინდა კონდენსირებული ტანინების შემცველობა თესლის გარსში და ექსუდატში, რომელიც პირდაპირ ფილტრის ქალაღზე შეიღება. ტანინების შემცველობა დადასტურდა ლურჯი ფერის შეფერილობის წარმოქმნით.

8.3. განხილვა

სუბსტრატის წყლის პოტენციალი ასრულებს გადამწყვეტ როლს აღმონაცენის დამკვიდრებისათვის, განაპირობებს რა ხელსაყრელი ჰაბიტატის შერჩევას და ზოგადად სახეობის გავრცელებას (Stebbins, 1974; Swagel et al., 1997). თესლის გაღივებაზე სუბსტრატის წყლის პოტენციალის გავლენის შესწავლამ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში, მანიტოლის ხსნარების გამოყენებით, გამოავლინა, რომ გაღივების პროცენტი მცირდებოდა წყლის პოტენციალის შემცირებასთან ერთად და მთლიანად ითრგუნებოდა, როცა გარემოს წყლის პოტენციალი -1.0 მგპა-მდე მცირდებოდა. სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონე, რომელიც გამოვლინდა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-სათვის, ძალიან ახლოს არის იმ მაჩვენებლებთან, რომლებიც სხვა მეზოფიტური კულტურული მცენარეებისათვის არის დადგენილი (Fitter, Hay, 1987; Choinski, Tuohy, 1991).

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის გაღივების ხანგრძლივობა კონტროლთან შედარებით მნიშვნელოვნად იზრდებოდა, როდესაც სუბსტრატის წყლის პოტენციალი მცირდებოდა -0.5 მგპა-მდე. შენელებას განიცდიდა არა მარტო რადიკულას გამოსვლის დრო, არამედ აღმონაცენის ზრდის ტემპი. აღმონაცენის სიგრძეში ზრდის შენელება განიხილება, როგორც უჯრედების ზრდის ინჰიბირების, ანდა, წყლის ნაკლებობით გამოწვეული ძლიერი სტრესის დროს, უჯრედების პროლიფერაციის შემცირების შედეგი (Teulat et al., 1997; Nonami, 1998). ამ ცვლილებებმა შესაძლოა საკმაოდ დრამატული როლი შეასრულოს ბუნებაში აღმონაცენის დამკვიდრებისას, რადგანაც მოკლე რადიკულა სტრესულ პირობებში აღმოჩნდება ნიადაგის ზედაპირის სწრაფად გამოშრობისას წყლის დეფიციტის დროს (Meyer, Boyer, 1981; Whalley et al., 1998). მითუმეტეს, რომ აღმონაცენის ფაზაში მცენარე ძალიან მგრძობიარეა გამოშრობისადმი, მაშინ, როცა გაღივების ფაზაში მეტი ტოლერანტობით ხასიათდება (Swagel et al., 1997). შედეგად, მცენარის წარმატებულ დამკვიდრებას ჰაბიტატში ხელს შეუწყობს სწრაფი გაღივების პროცესი და აღმონაცენის განვითარება. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია

მცენარის იმ სახეობებისათვის, რომლებიც გავრცელებული არიან სემიარიდულ გარემოში, როგორც მაგალითად *Trigonella*-ს გვარის ბევრი სახეობა.

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

კონსტანტურ გარემო პირობებში, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გაღვივების პროცესში მყოფი თესლის და აღმონაცენის წყლის რეჟიმის პარამეტრები ვარიირებდა, როგორც განვითარების განსხვავებულ სტადიებზე, ასევე ერთი და იგივე სტადიაზე მყოფ სხვადასხვა ინდივიდებში. ორივე პარამეტრი, ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას და წყლის პოტენციალი ნულოვანი ტურგორის დროს მინიმალურ მაჩვენებელს ამჟღავნებდა რადიკულას გამოსვლის მომენტში.

საშუალო ოსმოსური პოტენციალი განვითარების ამ სტადიაზე, -2.6 ± 0.35 მგპა, მნიშვნელოვნად ნაკლები იყო, ვიდრე სუბსტრატის წყლის პოტენციალის ზღვრული დონე, -1.0 მგპა, რომელიც გაღვივების ინჰიბირებას იწვევდა. ამავე დროს, სუბსტრატის წყლის პოტენციალის კლებას 0 მგპა-დან -2.0 მგპა-მდე, უმნიშვნელო ეფექტი ჰქონდა გაჯირჯვებული თესლების რაოდენობაზე ცდის ყველა ვარიანტში. წყლის თავდაპირველი შეთვისება თესლის მიერ განპირობებულია წყლის პოტენციალებს შორის არსებული სხვაობით თესლსა და სუბსტრატს შორის. შესაბამისად, გაჯირჯვება ამ მეტრული ძალების მოქმედების შედეგს წარმოადგენს (**Roberts, Ellis, 1989**).

ამიტომ, თესლში წყლის შესვლა ხორციელდება იმისდა მიუხედავად თესლი მოსვენების მდგომარეობაშია, თუ არა (**Bewley, Black, 1994; Albrecht, McCarthy, 2006**).

ჩვენს ექსპერიმენტში, გაჯირჯვებული თესლების უმეტესობა, რომელშიც გაღვივების პროცესი არ განხორციელდა, სიცოცხლისუნარიანი იყო, როგორც ეს გამოვლინდა ტეტრაზოლიუმის ტესტით. მაგრამ, ჰიდრატაცია ამ თესლებში არ განაპირობებდა რადიკულას გამოსვლას, რადგან ისინი მოსვენების მდგომარეობაში იმყოფებოდნენ. საერთოდ, მოსვენების მდგომარეობიდან აქტიურ ფაზაში გადასვლის ფიზიოლოგიური მექანიზმი ცნობილი არ არის და მოსვენების მდგომარეობის განსაზღვრა საკმაო სირთულესთან არის დაკავშირებული (**Cohn, 1996; Albrecht, McCarthy, 2006**).

ცნობილია (**Finch-Savage et al., 1998**), რომ რადიკულას ზრდის ინიციატია ტენიანობისადმი მგძნობიარე ბარიერს წარმოადგენს გაღვივების მსვლელობისას და ის მდგომარეობა, როდესაც თესლის წყლის პოტენციალი აღწევს უფრო ნეგატიურ მაჩვენებელს, ვიდრე სუბსტრატის წყლის

პოტენციალია, უნდა შესრულდეს რადიკულას გამოსვლამდე. არსებულ გარეგან და შინაგან წყლის პოტენციალებს შორის განსხვავების მიღწევა ფოტოავტოტროფულ აღმონაცენს შეუძლია ოსმორეგულაციის გზით, როდესაც ხდება ოსმოსური პოტენციალის დასაწევად საკმარისი ნაერთების აკუმულაცია იმ შემთხვევაში, როდესაც ფესვის გარეთ წყლის დეფიციტი იქმნება (Meyer, Boyer, 1981).

გალივების ფაზაში მყოფ თესლში კი ოსმორეგულაცია ლიმიტირებულია სამარაგო ნივთიერებების რაოდენობით, რომელიც განსაზღვრავს ოსმორეგულაციას თესლის გაჯირჯვების დროს.

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

ეს კრიტიკული სხვაობა თესლისა და სუბსტრატის წყლის პოტენციალებს შორის, რომლის არსებობა აუცილებელია გალივების ინიციაციისათვის, ზოგადად, სახეობა სპეციფიურ ნიშანს უნდა წარმოადგენდეს. თუმცა, ამ ნაშრომში, ნანახია წყლის სტატუსის პარამეტრების გარკვეული ცვალებადობა ინდივიდუალურ თესლებს შორის.

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში, ოსმოსური პოტენციალი რადიკულას გამოსვლის მომენტში ვარირებდა შესწავლილ ინდივიდებში მინიმალური -3 მგპა-დან მაქსიმალურ -2 მგპა-მდე. ამ ცვალებადობის შედეგად, თესლისა და არსებულ სუბსტრატის წყლის პოტენციალებს შორის განსხვავება ვარირებს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ინდივიდუალური გენოტიპებისათვის.

ამ მოვლენას შეუძლია შეასრულოს დრამატული როლი თესლის წარმატებული გალივებისა და აღმონაცენის დამკვიდრების პროცესებში ცვლად ბუნებრივ გარემო პირობებში.

გალივების პროცესში მყოფი თესლის ჩანასახის მშრალი მასა უფრო ნაკლებია ვიდრე მთლიანი თესლის მშრალი მასა. მისი მკვეთრი მატება შეინიშნებოდა დალბობიდან პირველი 5 დღის განმავლობაში.

Trigonella caerulea-ს თესლში, სამარაგო ნივთიერებები ლებნების გარდა მოთავსებულია თესლის გარსში და ენდოსპერმის თხელ შრეში, რომელიც გარს ერტყმის ჩანასახს.

ენდოსპერმი პარკოსანთა უმეტესობაში არ გვხვდება, მაგრამ, იგი დამახასიათებელია ზოგიერთი სახეობისათვის, მათ შორის *Trigonella*-ს გვარის წარმომადგენლებისათვისაც (Bewley, Black, 1994).

სამარაგო ნახშირწყლები *Trigonella foenum-graecum*-ის მშრალ თესლში ძირითადად წარმოდგენილია გალაქტომანანით, რომელიც ენდოსპერმის უჯრედის გარსშია ლოკალიზებული (Reid, Bewley, 1979). ნაჩვენები იქნა (Dirk et al., 1999), რომ მცენარის ამ სახეობაში ენდოსპერმული გალაქტომანანის დაშლა და მობილიზაცია ჰიპოკოტილისა და ლეზნების მიერ, იწყება დალბობიდან 24 სთ-ის შემდეგ და გრძელდება 120 სთ-ის განმავლობაში, რაც გამოიხატება ამ ქსოვილის ცოცხალი წონის შემცირებაში.

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში სამარაგო ნივთიერებების მობილიზაცია თესლის გარსიდან და ენდოსპერმიდან იგივე დროს უნდა მოითხოვდეს, რაც დასტურდება ჩანასახში მშრალი წონის აკუმულაციის დინამიკით.

ხუთი დღის შემდეგ, როდესაც თესლის გარსი ჭკნება და სცილდება ჩანასახს, ამ უკანასკნელის მშრალი მასა იწყებს კლებას.

აღმონაცენის მიერ მშრალი მასის მატება იწყება თესლის დალბობიდან მხოლოდ 8 დღის შემდეგ. თუმცა, ლეზნების გადახსნა და გამწვანება ორი დღით ადრე ხორციელდება. ნავარაუდებია (Chory, 1997), რომ აღმონაცენის ფოტომორფოგენეზი წარმოადგენს განვითარების იმ ფორმას, რომელიც ახალგაზრდა მცენარეს მაშინვე გარდაქმნის ფოტოავტოტროფულ ორგანიზმად.

მაგრამ, მზესუმზირას აღმონაცენებისათვის ნაჩვენებია (Heupel, Kutschera, 1996), რომ ისინი კარგავდნენ მშრალ მასას, იმის მიუხედავად, რომ ლეზნები უკვე ფოტოსინთეზურად აქტიურნი იყვნენ. ამდენად, ჰეტეროტროფულიდან ავტოტროფულ ზრდაზე გადასვლას, რომელიც ბიომასის დაგროვებაში უნდა გამოიხატებოდეს, ადგილი აქვს მცენარის განვითარების უფრო გვიან სტადიაზე, როდესაც ლეზნები ამთავრებენ ზრდას (Jucknischke, Kutschera, 1998).

სოიოს აღმონაცენზე ჩატარებულმა ექსპერიმენტმა გამოავლინა (Marek, Stewart, 1992), რომ ლეზნების ფოტოსინთეზი თითქმის სიბნელის ფაზაში განხორციელებული სუნთქვის პროცესის ტოლია. ამდენად, სოიოს ლეზნების მიერ განხორციელებული ფოტოსინთეზი არ იწვევს აღმონაცენის მშრალი მასის მატებას და ფოტოავტოტროფული ზრდა იწყება მხოლოდ მას შემდეგ, რაც პირველი ფოტოლი დაიწყებს ფოტოსინთეზს.

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში აღმონაცენის მშრალი მასის ზრდა იწყება მას შემდეგ, რაც ლეზნები ამთავრებენ ზრდას. თუმცა, ოსმოსური ცვლილება, რაც გამოიხატა ოსმოსური პოტენციალის შემცირებაში დალბობიდან მე-6 დღეს, როდესაც ლეზნები იწყებენ ფოტოსინთეზს, გამოწვეული უნდა იყოს ლეზნებში წარმოქმნილი ნაერთების აკუმულაციით. ფოტოსინთეზის მოცულობა ამ ნაშრომში არ იყო შესწავლილი.

ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გაჯირჯვებული თესლების ექსტრაქტის ანალიზმა დაადასტურა ფლავონოიდების და კონდენსირებული ტანინების არსებობა, რომლებიც ნაპოვნი იყო სხვა პარკოსნების თესლის ექსუდატშიც (**Bekkara et al., 1998**).

მცენარის სხვადასხვა სახეობის თესლებიდან გამოიყოფა განსხვავებული ფლავონოიდები, რომლებიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს სახეობასპეციფიური სიმბიოზური ურთიერთობების დამყარებაში ერთი მხრივ მასპინძელ მცენარეს, ხოლო მეორე მხრივ აზოტფიქსატორ სიმბიონტებს, მიკორიზულ სოკოებს, პარაზიტული მცენარის ფესვებსა და პათოგენურ მიკრობებს შორის (**Cooper-Driver, Bhattacharya, 1998**).

ჩვენს მიერ *Trigonella caerulea*-ს თესლის ექსუდატში სავარაუდოდ დადგენილი იქნა ვიტექსინის და ორიენტინის შემცველობა. მაგრამ, ჩვენ ვერ ვნახეთ ქვერცეტინი და კამფეროლი, რომელიც აღმოჩენილია ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ყვავილის ექსტრაქტში (**Jurzysta et al., 1988**).

საჭიროა უფრო დეტალური კვლევის ჩატარება ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გაჯირჯვებული თესლიდან გამოყოფილი ფენოლური ნაერთების იდენტიფიცირებისათვის. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის გარსში და ექსუდატში ნანახი კონდენსირებული ტანინების როლი უნდა მდგომარეობდეს სოკოსგან და მიკრობული ინფექციებისაგან გაღივებული თესლის დაცვაში, როგორც ეს აღწერილია მცენარის სხვა სახეობებისათვის (**Kantar et al., 1996**).

ჩვენს დაკვირვებებში, სითხის გამოჟონვის დანახვა შეიძლებოდა ვიზუალურად, რადგანაც ფილტრის ქაღალდზე გაჯირჯვებული თესლის გარშემო წარმოიქმნებოდა მოყვითალო ლაქა. აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ მხოლოდ ის თესლები აგრძელებდა გაღივების პროცესს, რომლების გარშემოც ასეთი ლაქა წარმოიქმნებოდა.

გაჯირჯვებული თესლების უმეტესობა, რომლებიც არ ახდენდა ექსუდაციას და არ ღივდებოდა, თუმცა ტეტრაზოლიუმის ტესტით შემოწმებისას ამჟღავნებდა სიცოცხლისუნარიანობას. უნდა ვივარაუდოთ, რომ ეს თესლები მოსვენების მდგომარეობაში იმყოფებიან.

მაგრამ, მოსვენების მდგომარეობა მათში განსხვავებულად უნდა მიმდინარეობდეს, ვიდრე ამას ადგილი აქვს წყალგაუმტარი გარსის მქონე თესლებში, სადაც ჰიდრატაციის პროცესი საერთოდ არ ხორციელდება (**Baskin et al., 1998, 2003**).

ამ უკანასკნელი ტიპის მოსვენების მდგომარეობა ნანახი იქნა ჩვენს ცდებშიც, და თესლები, რომლებიც არ განიცდიდა ჰიდრატაციას და გაჯირჯვებას შეადგენდა საერთო რაოდენობის თითქმის ნახევარს. ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ გაჯირჯვებულ თესლებში, სადაც ადგილი არა აქვს

ექსუდაციას, გაღვივებისათვის აუცილებელი გენების მხოლოდ ნაწილია გააქტიურებული და განვითარების პროგრამა სრულად არ ხორციელდება.

ფენოლური ნივთიერებების გამოყოფა შესაძლოა წარმოადგენდეს გენური ექსპრესიის პროგრამის ნაწილს, რომელიც უშუალოდ ასოცირებულია გაღვივების პროცესთან (McCarty, 1995).

გაღვივების პროცესში მყოფ თესლში წყლის შემცველობის განსაზღვრამ აჩვენა, რომ დაღობიდან მე-5 სთ-ზე ადგილი ჰქონდა ამ მაჩვენებლის მცირეოდენ კლებას. ეს დრო ზუსტად ემთხვევა თესლიდან სითხის გამოსვლის მომენტს. ამის შემდეგ აღარ შეინიშნებოდა წყლის შემცველობის კლება გაჯირჯვების, რადიკულას გამოსვლის და აღმონაცენის განვითარების გვიან სტადიებზე.

თუმცა, ცნობილია, რომ ნაერთების ექსუდაცია ხდება აღმონაცენის განვითარების მთელი პერიოდის განმავლობაში (Collins, Abbas, 1985) და, რომ ფენოლური ნაერთების გამოჟონვა ყველაზე ინტენსიურად ხდება ფესვის გამოსვლიდან პირველი ორი დღის მანძილზე (Bekkara et al., 1998).

ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ წყლის შემცველობის მკვეთრი შემცირება პირველი ექსუდაციის დროს, შესაძლოა განპირობებული იყოს მემბრანების დაზიანებით, რადგანაც გაჯირჯვების დროს ადგილი აქვს მათ ტრანსფორმაციას გელის მდგომარეობიდან თხევადკრისტალურ ფაზად, რასაც შესაძლოა თან სდევდეს სითხის დაკარგვა უჯრედიდან (Bewley, Black, 1994).

მაშინ, როდესაც შემდგომი ექსუდაცია მხოლოდ მემბრანების სტაბილიზაციის შემდეგ ხორციელდება (Keiser et al., 1995; Mansour et al., 1998).

ჩატარებული კვლევის შედეგებმა აჩვენეს, რომ წყლის რეჟიმის პარამეტრები ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის გაღვივებისა და აღმონაცენის განვითარების დროს ამჟღავნებდა სხვაობას, როგორც განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე, ისე ერთ სტადიაზე მყოფ სხვადასხვა ინდივიდებს შორის.

წყლის რეჟიმის, წყლის შემცველობის და მშრალი მასის ცვლილებების დინამიკა განვითარების პროცესში შესაძლოა დამოკიდებული იყოს მორფოგენეზისა და იმ ფიზიოლოგიურ პროცესებზე, რომლებსაც ადგილი აქვს ახალი ორგანიზმის ჩამოყალიბების პროცესში.

განვითარების ერთსა და იმავე სტადიაზე გაზომილი ოსმოსური და წყლის პოტენციალის ინდივიდურად მაღალი ან დაბალი მაჩვენებლები შესაძლოა განსაზღვრავენ ინდივიდური გენოტიპის განხვავებულ რეაქციას გარემოზე, რასაც მნიშვნელოვანი როლი ექნება აღმონაცენის გადარჩენის და წარმატებული დამკვიდრებისათვის კონკრეტულ ჰაბიტატში.

9. დასკვნები

1. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკის ულტრასტრუქტურის სეზონური ცვლილების შესწავლამ აჩვენა, რომ შემოდგომაზე ბოლქვში ფორმირებული ჩანასახის პარკის უჯრედების ულტრასტრუქტურა მკვეთრად განსხვავდება ჩანასახის პარკის უჯრედების ულტრასტრუქტურისაგან გაზაფხულზე, როდესაც ხორციელდება დამტვერვა და თესლწარმოქმნა. ჩანასახის პარკში მიმდინარე პროცესები შემოდგომაზე ემსახურება მის მომზადებას გამოზამთრების მკაცრი პირობების გადასატანად, რაც გამოიხატება სამარაგო ნივთიერებების სინთეზში და უჯრედის ცხოველყოფილობის უზრუნველყოფაში. ხოლო, გაზაფხულზე წარმოიქმნება ის უჯრედული სტრუქტურები, რომლებიც უშუალოდ რეპროდუქციის პროცესის განხორციელებასთანაა დაკავშირებული.
2. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შემოდგომის ჩანასახის პარკში და ზამთრის პერიოდში სამარაგო ნივთიერებები წარმოდგენილია ცხიმების და ცილების სახით. ჩანასახის პარკში სახამებლის მაგივრად ენერგიით უფრო მდიდარი ლიპიდების არსებობა, ალბათ, იმით არის განპირობებული, რომ დაბალ ტემპერატურაზე უფრო ხელსაყრელია ლიპიდების დამარაგება, რომელიც მეტაბოლიზმის პროცესში უფრო მეტ ენერგიას გამოათავისუფლებს, ვიდრე სახამებელი, რაც მცენარის ყინვაგამძლეობისათვის გადამწყვეტ როლს უნდა ასრულებდეს და კონკრეტული ადაპტაციის შედეგს უნდა წარმოადგენდეს.
3. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკში, სხვა ფარულთესლოვანი მცენარეებისაგან განსხვავებით, კვერცხუჯრედისა და სინერგიდების გარშემო უწყვეტი პოლისაქარიდული უჯრედის გარსია, რომელიც განაყოფიერების მომენტამდე შენარჩუნდება. ზამთრის განმავლობაში, გარსი უჯრედის დაცვით ფუნქციას ასრულებს და მისი ძირითადი დანიშნულებაა საკვები ნივთიერებების გატარება. მისი დაშლა და პლაზმალემა-პლაზმალემა კონტაქტის წარმოქმნა განაყოფიერებისას ხდება, რაც აადვილებს მამრობითი გამეტის გატარებას.
4. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის შემოდგომის ჩანასახის პარკის სინერგიდებში არ ვითარდება ძაფისებური აპარატი. იგი მხოლოდ გაზაფხულზე წარმოიქმნება. ჩვენი აზრით, ეს მიუთითებს ძაფისებური აპარატის ძირითად ფუნქციაზე, რომელიც ჩანასახის პარკში მტვრის მილის შეღწევის გაადვილებაა. ძაფისებური აპარატის როლი ნივთიერებათა ტრანსპორტში მისი მეორადი, დამატებითი ფუნქციაა.

5. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში, განაყოფიერებისას, კვერცხუჯრედის მოცულობა მკვეთრად მცირდება დიდი ზომის ვაკუოლის ფრაგმენტაციის და რამოდენიმე მცირე დისკრეტული ვაკუოლის ფორმირების შედეგად და ზიგოტა ბევრად უფრო პატარა ზომისაა. ამასთან ერთად, ხდება ტურგორის შემცირება, რაც ხელს უწყობს სპერმიის შესვლას კვერცხუჯრედში, რადგან მაღალი ტურგორის შემთხვევაში ეს გამწვანებული იქნებოდა.
6. თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ის თესლკვირტის ქსოვილები განსხვავებულ როლს ასრულებს საკვები ნივთიერებებით ჩანასახის პარკის მომარაგებაში. გარე ინტეგუმენტი იზოლირებულ სტრუქტურას წარმოადგენს და მხოლოდ საკუთარ ცხოველმყოფელობას უზრუნველყოფს. შიდა ინტეგუმენტის უჯრედები წარმოქმნის კონტაქტს ნუცელუსის ლატერალური ზონის უჯრედებთან. კონტაქტის ადგილებში ორივე მხრიდან ვლინდება პერიპლაზმური სივრცე და პროტუბერანცები, რომლებიც ნივთიერებათა ტრანსპორტის აპოპლასტური გზის არსებობაზე მიუთითებს. *Galanthus nivalis*-ის ჩანასახის პარკში საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტი ლატერალური გზით ხორციელდება.
7. განაყოფიერების პროცესი თეთრყვავილა-*Galanthus nivalis*-ში იშვიათად ხორციელდება და იგი მცირე რაოდენობის თესლს წარმოქმნის. ანომალური და სუსტად განვითარებული თესლკვირტების მაღალი პროცენტი განპირობებულია იმით, რომ ჩამოყალიბების შემდეგ რეპროდუქციული ორგანოები ხანგრძლივი დროის მანძილზე იზამთრებს მიწის ქვეშ, არახელსაყრელ გარემო პირობებში. შეიძლება, დედა მცენარეს, ფოტოსინთეზის არ არსებობის შემთხვევაში, არ ყოფნის ნივთიერებათა მარაგი, რათა უზრუნველყოფს თესლკვირტების ნორმალური განვითარება.
8. შემუშავებულია კვლევის ახალი მეთოდიკა, რომელიც წარმოადგენს სტრუქტურული ემბრიოლოგიისა და რეპროდუქციული ეკოლოგიის სინთეზს და საშუალებას გვაძლევს განვსაზღვროთ თესლწარმოქმნის რაოდენობრივი მაჩვენებლები, მაგ., თესლის რაოდენობა და ხარისხი, აგრეთვე, დავადგინოთ თესლის აბორტის გამომწვევი ანომალიის სტრუქტურული საფუძვლები.
9. Gentianaceae-ს ოჯახის წარმომადგენლებში დადგინდა კავშირი ანტიპოდების აგებულებას, თესლკვირტის ფორმასა და თესლწარმოქმნის ხანგრძლივობას შორის. ნაჩვენებია, რომ ანტიპოდების პროლიფერაცია იწვევს ანატროპული თესლკვირტის ფორმის შეცვლას

ჰემიტროპულად და განაპირობებს თესლის მომწიფების ვადის შემცირებას. ეს გამოწვეულია იმით, რომ ანტიპოდების პროლიფერირებული ქსოვილი ჩანასახის განვითარების საწყის ეტაპზე ასრულებს ენდოსპერმის ფუნქციას, მაშინ როცა ეფემერული ანტიპოდების არსებობის შემთხვევაში, ჩანასახი განვითარებას იწყებს მხოლოდ ენდოსპერმის გაუჯრედების შემდეგ.

10. დადგენილია სინქრონულობა ემბრიოგენეზსა და ენდოსპერმის განვითარების ტემპებს შორის. ზიგოტის მიტოზურ გაყოფას ადგილი აქვს ენდოსპერმის 128 ბირთვის ფორმირების შემდეგ ანატროპული თესლკვირტისა და ეფემერული ანტიპოდების მქონე შემდეგ ნაღველას სახეობებში - *Gentiana angulosa*, *Gentiana cruciata*, *Gentiana pontica*, *Gentiana pyrenaica*, *Gentiana septemfida*, *Gentianopsis blepharophora*. ჰემიტროპული თესლკვირტის მქონე ნაღველას ხეობებში - *Gentianella caucasea*, *Gentianella germanica*, რომლებსაც ამავდროულად გააჩნია პროლიფერირებული ანტიპოდები, ზიგოტის მიტოზური გაყოფა ხდება ენდოსპერმის განვითარების 8-ბირთვიან სტადიაზე. თუმცა ენდოსპერმის გაუჯრედების პროცესი ყველა სახეობაში იწყება ენდოსპერმის 128 ბირთვის ფორმირების შემდეგ. გამონაკლისს წარმოადგენს *Gentianella germanica*, სადაც ენდოსპერმის ცელულარიზაცია ხდება უკვე 8 ბირთვიან სტადიაზე. ამას კავშირი აქვს თესლის მომწიფების ხანგრძლივობასთან - სახეობები, რომლებსაც პროლიფერირებული ანტიპოდები გააჩნია, ხასიათდება თესლის სწრაფი განვითარებით. მაგალითად, ნაღველა-*Gentianella caucasea* თესლის მომწიფებისათვის საჭიროებს 16-20 დღეს, ნაღველა-*Gentianella germanica*-20-25 დღეს, ლუარა-*Swertia iberica* კი - დაახლოებით 25 დღეს. სახეობები ეფემერული ანტიპოდებით-*Gentiana angulosa*, *Gentiana cruciata*, *Gentiana pontica*, *Gentiana pyrenaica*, *Gentiana septemfida*, *Gentianopsis blepharophora*, თესლწარმოქმნის პროცესს 30-40 დღეს ანდომებს.

11. ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევამ აჩვენა, რომ ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს პროლიფერირებული ანტიპოდები ხასიათდება მაღალი მეტაბოლური აქტივობით, მდიდარია შიგთავსით, შეიცავს მრავალრიცხოვან რიბოსომებს, მიტოქონდრიებს და გრანულოვანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ელემენტებს. მათში დიდი რაოდენობითაა წარმოდგენილი სამარაგო ნივთიერებები ლიპიდის წვეთებისა და სახამებლის მარცვლების სახით. ამასთან, ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს სუსტადაა აქვს განვითარებული პროტუბერანცების სისტემა ჩანასახის პარკის ყველა უჯრედში და დაფისებური აპარატი სინერგიდებში, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ კვების ფუნქცია მთლიანად

კონცენტრირებულია ანტიპოდებში. ეფემერული ანტიპოდების მქონე ნაღველა-*Gentiana pyrenaica*-ს შემთხვევაში კი პირიქით, ანტიპოდები დაბალი მეტაბოლური აქტივობით ხასიათდება და ნივთიერებების ტრანსპორტი ხორციელდება მიკროპილური ბოლოდან, სინერგიდებში ძლიერ განვითარებული ძაფისებური აპარატით.

12. Gentianaceae-ს ოჯახის წარმომადგენლების თესლკვირტში არ ვითარდება გამტარი კონები და წყალი და მინერალური ნივთიერებები ჩანასახის პარკს მიეწოდება ფუნქიკულუსის და ინტეგუმენტის უჯრედების გავლით. ანატროპულ თესლკვირტში ნივთიერებების გადაადგილების ეს ტიპი ეფექტურია მხოლოდ დაბალი მეტაბოლური აქტივობის მქონე ეფემერული ანტიპოდების მოსამარაგებლად. მაგრამ, როდესაც ჩანასახის პარკის ქალამურ ბოლოში განვითარებულია ანტიპოდების მეტაბოლურად აქტიური მრავალი უჯრედი, მათი მომარაგება ქალამის უჯრედების გრძელი რიგის გავლით გაძნელებულია. შესაძლებელია გამტარი კონის არ არსებობა და მომარაგების სირთულე გახდა ანატროპული თესლკვირტის ფორმის ჰემიტროპულით შეცვლის მიზეზი, სადაც ქალამის სიგრძე შემცირებულია უჯრედების 6-7 შრემდე. ვვარაუდობთ, რომ Gentianaceae-ს ოჯახისათვის თესლკვირტის თავდაპირველი ფორმა იყო ანატროპული სამი ეფემერული ანტიპოდით. ევოლუციის პროცესში, კი განხორციელდა ანტიპოდების პროლიფერაცია, რამაც დააჩქარა თესლის მომწიფების პროცესი და განაპირობა თესლკვირტის შეცვლა ჰემიტროპული ან ანაკამპილოტროპული ფორმით.

13. დადგენილია გარემო პირობების ზეგავლენის ეფექტი ნაღველასებრთა (Gentianaceae) ოჯახის ორი ნაღველას სახეობის - *Gentianella caucasea*-სა და *Gentiana pyrenaica*-ს რეპროდუქციული ორგანოების სტრუქტურაზე, ფენოლოგიასა და თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ მახასიათებლებზე. ნაღველა-*Gentianella caucasea*-ს შესწავლილი პოპულაციები განსხვავდება ფენოლოგიური მონაცემებით, რაც გარემო ფაქტორებისა და ანთროპოგენური ზემოქმედების შედეგს წარმოადგენს. მდელოს მენეჯმენტმა შესაძლოა განაპირობოს განსხვავებული ყვავილობის პერიოდის მქონე ეკოტიპების მიზანმიმართული სელექცია. P1-ში, ადამიანის ზემოქმედება თიბვის სახით, აგვისტოს პირველ დეკადაში, განაპირობებს ადრე მოყვავილე ეკოტიპის ჩამოყალიბებას და სტაბილიზაციას.

14. ზღვის დონიდან სიმაღლის ფაქტორი გავლენას ახდენს ემბრიოლოგიურ პარამეტრებზე, კერძოდ, სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება სპეციფიური რეპროდუქციული პერიოდი, იზრდება თესლის ზომა და მცირდება ანომალურობის პროცენტი. ნაღველა-

Gentianella caucasea-ს P4-ში, რომელიც იზრდება 2200-დან 2700 მ-მდე სიმაღლეზე ზღვის დონიდან, მცირე განსხვავებები იქნა გამოვლენილი ფენოლოგიასა და თესლის განვითარებაში. ნალველა-*Gentianella caucasea*-ს ჩრდილოეთ და სამხრეთ-დასავლეთ ფერდობებზე მოზარდ პირველ და მეორე პოპულაციებში აღინიშნა პირდაპირი დამოკიდებულება რეპროდუქციის დაწყებასა და მოცემულ ჰაბიტატში თოვლის დნობას შორის. მოსალოდნელი იყო სიმაღლის ტრანსექტის გასწვრივ გვენახა თესლის განვითარების პროცესების კავშირი ტემპერატურასთან, რომელიც სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცირდება, მაგრამ ასეთი კორელაცია არ გამოვლინდა. ამდენად, სიმაღლის ფაქტორის გარდა დიდი მნიშვნელობა აქვს, აგრეთვე, მიკროჰაბიტატის კონკრეტულ გარემო პირობებს.

15. მოსალოდნელია, რომ გლობალური კლიმატური ცვლილება გავლენას იქონიებს არა იმდენად რეპროდუქციული პერიოდის შემცირებაზე, არამედ უპირველეს ყოვლისა, გამოიწვევს თესლის ზომის და რაოდენობის მოდიფიკაციურ ცვლილებებს. ამის შედეგად შეიცვლება სახეობებს შორის არსებული კონკურენტული დამოკიდებულებები, რაც განაპირობებს მიგრაციული პროცესების სტიმულირებას ალპურ სარტყელში. ამის შედეგად, კლიმატის ცვლილებამ, აცივებამ ან დათბობამ, შესაძლოა მნიშვნელოვნად შეცვალოს მცენარეთა თანასაზოგადოებების შემადგენლობა უპირველეს ყოვლისა მათ რეპროდუქციაზე ზემოქმედების გზით. ალპური თანასაზოგადოებები, რომლებიც, ძირითადად, მრავალწლოვანი სახეობებისაგან არის შედგენილი, შესაძლოა მცირედ შეიცვალოს. მაგრამ, ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლის მქონე სახეობების პოპულაციები მკვეთრ რეაგირებას მოახდენენ ცვლად გარემოზე, რის გამოც ისინი შესაძლოა განვიხილოთ როგორც ალპურ რეგიონში მიმდინარე კლიმატური ცვლილებების სენსიტიური ინდიკატორები.

16. თესლის კანონზომიერი აბორტი ძიძო-*Melilotus officinalis*-ში, როდესაც თავდაპირველად ფორმირებული 8 თესლკვირტიდან ვითარდება ერთი (იშვიათად 2 თესლი) არ წარმოადგენს სტრუქტურული ანომალიის, ან რესურსების ან მტვრის მარცვლების ლიმიტაციის შედეგს. იგი განხილული უნდა იქნეს, როგორც გენეტიკურად დეტერმინირებული რეპროდუქციული სტრატეგია. ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ ამ სახეობის ევოლუცია წარმართა თესლის რიცხვის შემცირებისა და მისი ზომების გაზრდის მიმართულებით, რამაც მნიშვნელოვანი როლი შეასრულა სახეობის კონკურენტუნარიანობის გაზრდასა და მის ფართოდ გავრცელებაში. ერთთესლიანობას და თესლის ზომის გაზრდას გარკვეული

ეკოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც დიდი ზომის თესლს აღმონაცენტა უკეთ დამკვიდრება შეუძლია საკვების დიდი მარაგის გამო, რაც მას უპირატესობას ანიჭებს სახეობათშორისი კონკურენციის დროს.

17. ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ერთ- და ორთესლიანი პარკის სიგრძე უმნიშვნელოდ ცვალებადობს პოპულაციებს შორის და ერთი პოპულაციის სხვადასხვა ინდივიდებში. თესლის რიცხვის გაზრდა ორამდე იწვევს თესლის სიგრძისა და მასის შემცირებას, მაშინ როცა პარკის სიგრძე უცვლელი რჩება. ძიძო-*Melilotus officinalis*-ის ევოლუციის პროცესში განხორციელდა იმ გენის მუტაცია, რომელმაც გამოიწვია თესლის ზომის გაზრდა. მაშინ როცა, პარკის ზომა დარჩა კონსტანტური. ამის შედეგად, გაზრდილმა თესლმა შეავსო პარკის ღრუ და შეუძლებელი გახადა მასში სხვა თესლების არსებობა, რამაც განაპირობა თესლის რიცხვის შემცირება.
18. რეპროდუქციული ბიომასა ვარირებს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს განსხვავებული ტენიანობის პირობებში მოზარდ მცენარეებში. წყლის დეფიციტი მნიშვნელოვნად ამცირებს მცენარის სიმაღლეს და მწიფე ნაყოფების საშუალო რაოდენობას ერთ მცენარეზე. თუმცა, ეს გავლენას არ ახდენს თესლწარმოქმნის რაოდენობრივ ხასიათზე ნაყოფის შიგნით. თესლების საშუალო რიცხვი ერთ ნაყოფში არ ამჟღავნებს სტატისტიკურად მნიშვნელოვან სხვაობას ექსპერიმენტულ ჯგუფებს შორის.
19. წყლის დეფიციტის პირობებში ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მცენარეები წარმოქმნის ყვავილების უფრო ნაკლებ რიცხვს, ვიდრე ეს ტენიან გარემოში და საკონტროლო ჯგუფებში გვხვდება. ყვავილის რიცხვი, აგრეთვე, დამოკიდებულია მცენარის ზომებთან. გვალვის დროს მატულობს ყვავილების აბორტიც. უნდა ვიფიქროთ, რომ პერმანენტული გვალვის პირობებში მცენარე აჩერებს რეპროდუქციული მერისტემების განვითარების პროცესს.
20. რეპროდუქციული პერიოდის საერთო ხანგრძლივობა ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს განსხვავებულ ექსპერიმენტულ ჯგუფებში თითქმის თანაბარია. თუმცა, ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების ხანგრძლივობა ვარირებს. გვალვის პირობებში მცენარეებში გახანგრძლივებულია თესლის ფორმირების ფაზა. მეორეს მხრივ, გვალვა, კონტროლთან შედარებით, იწვევს თესლის შევსების ფაზის დაჩქარებას. შესაძლოა, რომ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში გვალვის პირობებში მცენარეების თესლის მცირე მასა განპირობებულია სწორედ თესლის შევსების ფაზის ხანგრძლივობის შემცირებით. აღინიშნა

გალივების უნარის დაქვეითება გვალვის ეფექტით. უნდა ვივარაუდოდ, რომ წყლის დეფიციტს მნიშვნელოვანი უარყოფითი ეფექტი აქვს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის შეესების და მომწიფების ფაზებზე, რადგანაც იგი მოქმედებს თესლის დესიკაციის დროს მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებზე და განაპირობებს დაბალი ხარისხის თესლის წარმოქმნას.

21. თესლის გალივებაზე სუბსტრატის წყლის პოტენციალის გავლენის შესწავლამ ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ში, მანიტოლის ხსნარების გამოყენებით, გამოავლინა, რომ გალივების პროცენტი მცირდება წყლის პოტენციალის შემცირებასთან ერთად და მთლიანად ითრგუნება, როცა გარემოს წყლის პოტენციალი -1.0 მგპა-მდე მცირდება. ამასთან, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის გალივების ხანგრძლივობა მნიშვნელოვნად იზრდება კონტროლთან შედარებით, როდესაც სუბსტრატის წყლის პოტენციალი მცირდება -0.5 მგპა-მდე. შენელებას განიცდის არა მარტო რადიკულას გამოსვლის დრო, არამედ აღმონაცენის ზრდის ტემპი. ამ ცვლილებებმა შესაძლოა საკმაოდ დრამატული როლი შეასრულოს ბუნებაში აღმონაცენის დამკვიდრებისას, რადგანაც მოკლე რადიკულა აღმოჩნდება სტრესულ პირობებში წყლის დეფიციტის დროს ნიადაგის ზედაპირის სწრაფად გამოშრობისას.
22. კონსტანტურ გარემო პირობებში, ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გალივების პროცესში, თესლის და აღმონაცენის წყლის რეჟიმის პარამეტრები ვარირებს, როგორც განვითარების განსხვავებულ სტადიებზე, ასევე, ერთი და იგივე სტადიაზე, სხვადასხვა ინდივიდებში. ორივე პარამეტრი - ოსმოსური პოტენციალი წყლით გაჯერებისას და წყლის პოტენციალი ნულოვანი ტურგორის დროს მაქსიმალურად დაბალ მაჩვენებელს ამჟღავნებდა რადიკულას გამოსვლის მომენტში. ცალკეულ ინდივიდებში ოსმოსური პოტენციალი რადიკულას გამოსვლისას ვარირებს მინიმალური -3 მგპა-დან მაქსიმალურ -2 მგპა-მდე. ამ ცვალებადობის შედეგად, თესლისა და არსებულ სუბსტრატის წყლის პოტენციალებს შორის განსხვავება ვარირებს ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს ინდივიდუალური გენოტიპებისათვის. ამ მოვლენას შეუძლია შეასრულოს დრამატული როლი თესლის წარმატებული გალივებისა და აღმონაცენის დამკვიდრების პროცესებში ცვლად ბუნებრივ გარემო პირობებში.
23. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს აღმონაცენის მიერ მშრალი მასის მატება იწყება თესლის დაღობიდან მხოლოდ 8 დღის შემდეგ. თუმცა, ლეზნების გადახსნა და გამწვანება ორი

დღით ადრე ხორციელდება, რადგან ჰეტეროტროფულიდან ავტოტროფულ ზრდაზე გადასვლას, რომელიც ბიომასის დაგროვებაში უნდა გამოიხატებოდეს, ადგილი აქვს მცენარის განვითარების უფრო გვიან სტადიაზე, როდესაც ლეზნები ამთავრებს ზრდას.

24. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს მხოლოდ ის თესლები ღივდება, რომლებიც ექსუდაციას ახდენს. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს გაჯირჯვებული თესლების ექსტრაქტის ანალიზმა დაადასტურა ფლავონოიდების და კონდენსირებული ტანიინების არსებობა, სავარაუდოდ დადგენილი იქნა ვიტექსინის და ორიენტინის შემცველობა. მოსვენების მდგომარეობაში გაჯირჯვებული თესლები არ ახდენს ექსუდაციას და არ ღივდება, თუმცა ტეტრაზოლიუმის ტესტით შემოწმებისას, სიცოცხლისუნარიანობას ამჟღავნებს. ვვარაუდობთ, რომ გაჯირჯვებულ თესლებში, სადაც ადგილი არა აქვს ექსუდაციას, გაღივებისათვის აუცილებელი გენების მხოლოდ ნაწილია გააქტიურებული და განვითარების პროგრამა სრულად არ ხორციელდება. ფენოლური ნივთიერებების გამოყოფა შესაძლოა წარმოადგენდეს გენური ექსპრესიის პროგრამის ნაწილს, რომელიც უშუალოდ ასოცირებულია გაღივების პროცესთან. ულუმბო-*Trigonella caerulea*-ს თესლის გარსში და ექსუდატში ნანახი კონდენსირებული ტანიინების როლი უნდა მდგომარეობდეს სოკოსგან და მიკრობული ინფექციებისაგან გაღივებული თესლის დაცვაში. ფლავონოიდების და კონდენსირებული ტანიინების არსებობა მნიშვნელოვან როლს უნდა ასრულებდეს სახეობასპეციფიური სიმბიოზური ურთიერთობების დამყარებაში ერთის მხრივ მასპინძელ მცენარეს, ხოლო, მეორეს მხრივ, აზოტფიქსატორ სიმბიონტებს, მიკორიზულ სოკოებს, პარაზიტული მცენარის ფესვებსა და პათოგენურ მიკრობებს შორის.

25. წყლის რეჟიმის ეფექტის შესწავლა თესლის წარმოქმნისა და გაღივების თავისებურებებზე განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია აღმონაცენის კონკრეტულ გარემოში დამკვიდრების პირობების განსაზღვრისათვის. ამას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს აღმონაცენის დამკვიდრებისათვის საჭირო სუსტრატის წყლის პოტენციალზე მცენარის მოთხოვნილების დასადგენად კონკრეტულ გარემოში, მაგ., არიდულ ჰაჰიტატში, ტყის ზედა საზღვარზე, ან სხვა ექსტრემალურ გარემოში. იგი, ზოგადად, მცენარეების განსახლების მოდელირების საშუალებას გვაძლევს, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს კლიმატის შეცვლის შედეგად მცენარეთა მრავალფეროვნების შესაძლო ცვლილების პროგნოზირებისათვის.

ლიტერატურა

1. Akhalkatsi, M., Lösch, R. 2001. Changes in Water Relations, Solute Leakage and Growth Characters During Seed Germination and Seedling Development in *Trigonella coerulea* (Fabaceae). J. Appl. Bot. 75, 3-4:144-151. (553).
2. Akhalkatsi, M., Lösch, R. 2002. Relationships between seed coat color and germination percentage in *Trigonella coerulea* (L.) Ser. (Fabaceae). Abst. Botanikertagung Freiburg. br. 2002. <http://www.Botanikertagung.de/detail.asp?AutonumberID=167>.
3. Akhalkatsi, M., Lösch R. 2005. Water limitation effect on seed development and germination in *Trigonella coerulea* (Fabaceae). Flora 200,6:493-501. (401).
4. Akhalkatsi, M., Pfauth, M., Calvin, C.L. 1999. Structural aspects of ovule and seed development and non-random abortion in *Melilotus officinalis* (Fabaceae). Protoplasma, 208:211-223.
5. Akhalkatsi, M., Wagner, J. 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. Flora, 191:161-168.
6. Akhalkatsi, M., Wagner, J. 1997. Comparative embryology of three Gentianaceae species from the Central Caucasus and the European Alps. Pl. Syst. Evol. 204:39-48.
7. Albrecht, M.A., McCarthy, B.C. 2006. Seed germination and dormancy in the medicinal woodland herbs *Collinsonia canadensis* L.(Lamiaceae) and *Dioscorea villosa* L. (Dioscoreaceae). Flora 201:24–31.
8. Altman, L., Dittmar, S. 1966. Environmental biology. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. Bethesda, Maryland, pp. 60-121.
9. An, L.-H., You, R.-L. 2004. Studies on nuclear degeneration during program-med cell death of synergid and antipodal cells in *Triticum aestivum*. Sexual Plant Reproduction 17, 4:195–201.
10. Andersen, M.N., Jensen, C.R., Lösch, R. 1991. Derivation of pressure-volume curves by a non-linear regression procedure and determination of apoplastic water. J. Exp. Bot. 42:159-165.
11. Baker, S.C., Robinson-Beers, K., Villanueva, J.M., Gaiser, J.C., Gasser, C.S. 1997. Interactions among genes regulating ovule development in *Arabidopsis thaliana*. Genetics, 145:1109-1124.
12. Baskin, C.C., Baskin, J.M., Chester, E.W., Smith, M. 2003. Ethylene as a possible cue for seed germination of *Schoenoplectus hallii* (Cyperaceae), a rare summer annual of occasionally flooded sites. Amer. J Bot. 90, 4: 620–627.
13. Baskin, J.M., Nan, X.Y., Baskin, C.C. 1998. A Comparative study of seed dormancy and germination in an annual and a perennial species of *Senna* (Fabaceae). Seed Sci. Res. 8: 501-512.
14. Battaglia, E. 1987. Embryological questions: II. Has the debated case of Podostemaceae been resolved? Ann. Bot. Roma, 45:37-64.
15. Bawa, K.S., Webb, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications of the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. Amer. J Bot. 71:736–751.

16. Bazzaz, F.A., Morse, S.R. 1991. Annual plants: potential responses to multiple stresses. In: Mooney, H.A., Winner, W.E., Pell, E.J., Chu, E. (eds.): Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, 283-305.
17. Bean, G.A. 1973. Phytosterols. *Adv. Lipid Res.*, 11:193-218.
18. Bednara, J. 1978. Plasmodesmata and ingrowths in chalazal wall in megasporogenesis in an orchid *Epipactis*. *Bull. Soc. bot. France*, 125:171-173.
19. Bednara, J. 1977. Female gametophyte and pollen tube of *Epilobium palustre* L. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 46, 4:603-615.
20. Bekkara, F., Jay, M., Viricel, M.R., Rome, S. 1998. Distribution of phenolic compounds within seed and seedling of two *Vicia faba* cvs differing in their seed tannin content, and study of their seed and root phenolic exudations. *Plant and Soil* 203:27-36.
21. Bertin, R. I. 1988. Paternity in plants. In: Lovett Doust, J., Lovett Doust, L. (eds.): Plant reproductive ecology. Oxford Univ. Press, New York, 30-59.
22. Bewley, J.D., Black, M. 1994. Seeds. Physiology of Development and germination. New York, London: Plenum Press.
23. Bhandari, N.N. 1984. Embryology of Angiosperms. Berlin, Springer.
24. Bhandari, N.N., Bhargava, M., Chitralekha, P. 1986. Cellularization of free nuclear endosperm of *Papaver somniferum* L. *Phytomorphology*, 36, 3/4:357-366.
25. Bhandari, N.N., Bhargava, M., Sachdeva, A. 1985. The mature ovule of *Papaver somniferum*—a histochemical study. *Phytomorphology*, 35, 1/2:111-119.
26. Bittencourt, N. S. Jr., Gibbs, P. E., Semir, J.O. 2003. Histological Study of Post-pollination Events in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae), a species with late-acting self-incompatibility. *Ann. Bot.* 91:827-834.
27. Boesewinkel, E.D., Bauman, F. 1967. Integument initiation in *Juglans* and *Pterocarya*. *Acta Bot. Neerl.* 16, 3:331-337.
28. Bouman, F. 1977. Integumentary shafting - a third way to unitegmy. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90:15-28.
29. Bouman, F., Louis, A. 1989. Seed structure in *Voyria primuloides* Baker (Gentianaceae): taxonomic and ecological implementation. Dedicatory Vol. to Prof A. Lebegue "Some aspects and actual orientation in plant embryology". Université de Picardie, Amiens, France. p. 261-270.
30. Bouman, F., Schrier, S. 1979. Ovule ontogeny and seed coat in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument. *Acta Bot. Neerl.* 28:467-478.
31. Bradford, K.J. 1995. Water Relations in seed germination. In: Kigel J, Galili G, eds. Seed development and germination. New York: Marcel Dekker, Inc.
32. Briggs, C.L., Westoby, M., Selkirk, P.M., Oldfield, R.J. 1987. Embryology of early abortion due to limited maternal resources in *Pisum sativum* L. *Ann Bot.* 59:611-620.
33. Brown, R.C., Mogensen, H.L. 1972. Late ovule and embryo development in *Quercus gambelii*. *Amer. J. Bot.*, 59, 3:311-316.

34. Bubar, J.S. 1958. An association between variability in ovule development within ovaries and self-incompatibility in *Lotus* (Leguminosae). *Can. J. Bot.*, 36:65-72.
35. Cameron, B.G., Prakash, N. 1990. Occurrence of giant antipodals in the female gametophyte of Australian *Bossiaeeae*, *Indigofereae* and *Mirbelieae* (Leguminosae). *Austral. J. Bot.* 38:395-401.
36. Carputo, D., Monti, L., Werner, J.E., Frusciante, L. 1999. Uses and usefulness of endosperm balance number. *Theor. Appl. Genetics* 98:478-484.
37. Casper, B.B. 1984. On evolution of embryo abortion in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*. *Evolution*, 38:1337-1349.
38. Casper, B.B., Wiens, D. 1981. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62:866-869.
39. Charnov, E.L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Nat. Acad. Scien.* 76:2480-2484.
40. Chaudhury, A.M., Ming, L., Miller, C., Craig, S., Dennis, E.S., Peacock, W.J. 1997. Fertilization-independent seed development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 94:4223-4228.
41. Choinski, J.S., Tuohy, J.M. 1991. Effect of water potential and temperature on the germination of four species of African savannah trees. *Ann.Bot.*68:227-233.
42. Chopra, S., Singh, R.P. 1976. Effect of gamma ray and 2,4-D on ovule, female gametophyte, seed and fruit development in *Guizotia abyssinica*. *Phytomorphology*, 26, 3:40-249.
43. Chory, J. 1997. Light modulation of vegetative development. *Plant Cell* 9: 1225-1234.
44. Christensen, C.A., Subramanian, S., Drews, G.N. 1998. Identification of gametophytic mutations affecting female gametophyte development in *Arabidopsis*. *Develop. Biol.* 202, 136-151.
45. Coccuci, A.E., Jensen, W.A. 1969. Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella*. *Kurtziana*, 5, 1:23-38.
46. Cohn, M.A. 1996. Operational and philosophical decisions in seed dormancy research. *Seed Sci. Res.* 6:147-153.
47. Collins, J.C., Abbas, M.A. 1985. Ion and water transport in seedlings of mustard (*Sinapis alba* L.). *New Phytologist* 99:195-202.
48. Colombo, L., Franken, J., Vander Krol, A., Wittich, P., Dons, H.J.M., Angenent, G.C. 1997. Downregulation of ovule-specific MADS box genes from petunia results in maternally controlled defects in seed development. *Plant Cell* 9:703-715.
49. Cooper, D.C. 1933. Macrosporogenesis and embryology of *Melilotus*. *Bot. Gaz.* 95:143-155.
50. Cooper, D.C., Brink, R.A. 1940. Partial self-incompatibility and the collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa. *J. Agric. Res.*, 60:453-472.
51. Cooper, D.C., Brink, R.A., Albrecht, H.R. 1937. Embryo mortality in relation to seed formation in alfalfa (*Medicago sativa*). *Amer. J. Bot.*, 24: 203-213.
52. Cooper-Driver, G.A., Bhattacharya, M. 1998. Role of phenolics in plant evolution. *Phytochemistry* 49:1165-1174.

53. Corner, G.E.H. 1976. The seed of dicotyledons. F. Nymphaeaceae. v. 1:128.
54. Crévecour, M., Deltour, R., Bronchart, R. 1983. Effect of subminimal temperature on physiology and ultrastructure of *Zea mays* embryo during germination. *Can. J. Bot.*, 61, 4:1117-1125.
55. Dahlgren, G. 1991. Steps towards a natural system of the dicotyledons: embryological characters. *Aliso* 13:107-165.
56. Davis, G.L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. NY-London.
57. Dell'Aquila, A., Dituri, M. 1995. Deterioration of wheat seeds under subfreezing temperatures and related protein-synthesis in germinating embryos. *Seed Sci. Tech.* 23: 551-561.
58. Diboll, A.G. 1968. Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. *Amer. J. Bot.*, 55, 7:797-806.
59. Diggle, P.K., Meixner, M.A., Carroll, A.B., Aschwanden, C.F. 2002. Barriers to sexual reproduction in *Polygonum viviparum*: A comparative developmental analysis of *P. viviparum* and *P. bistortoides*. *Ann. Bot.*, 89, 2: 145-156.
60. Dirk, L.M.A., van der Krol, R., Vreugdenhil, D., Hilhorst, W.M., Bewley, J.D. 1999. Galactomannan, soluble sugar and starch mobilization following germination of *Trigonella foenum-graecum* seeds. *Plant Physiology and Biochemistry* 37:41-50.
61. Drews, G.N., Lee, D., Christensen, C.A. 1998. Genetic analysis of female gametophyte development and function. *The Plant Cell* 10:5-17.
62. Egli, D.B., TeKrony, D.M. 1997. Species differences in seed water status during seed maturation and germination. *Seed Sci. Res.* 7:3-11.
63. Erdelska, O. 1975. The occurrence of two functioning megaspores in the ovules of *Galanthus nivalis* L. *Biol. Plant.* 17, 3:311-313.
64. Farrant, J.M., Pammenter, N.W., Berjak, P., Walters, C. 1997. Subcellular organization and metabolic activity during the development of seeds that attain different levels of desiccation tolerance. *Seed Sci. Res.* 7:135-144.
65. Favreger, C. 1985. Quelques aspects de l'évolution et de la phylogénie dans la famille des Gentianaceae. *Atti dei Seminari di Fitochimica sulle piante continentali principi amari* 21-55.
66. Fernando, D.D., Cass, D.D. 1997. Developmental assessment of sexual reproduction in *Butomus umbellatus* (Butomaceae): Female reproductive component. *Ann. Bot.* 80:457-467.
67. Ferrand, M., Chenou, E., Kuligowski, I. 1985. Ultrastructure de l'oosphère et du zygote du *Marsilea vestita* après un faible abaissement de température. *Can. J. Bot.* 63, 5:859-866.
68. Figier, J. 1969. Incorporation de glycine-3H chez les glandes rétiolaires de *Mercurialis annua* L. Etude radioautographique en microscopie électronique. *Planta*, 87, 4:275-289.
69. Finch-Savage, W.E., Steckel, J.R.A., Phelps, K. 1998. Germination and post-germination growth to carrot seedling emergence: predictive threshold models and sources of variation between sowing occasions. *New Phytologist* 139:505-516.
70. Fitter, A.H., Hay, R.K.M. 1987. Environmental physiology of plants. San Diego: Academic Press.

71. Genter, T., Deleens E., Fleury, A. 1997. Influence of photosynthetic restriction due to defoliation at flowering on seed abortion in lucerne (*Medicago sativa* L.). J. Exp. Bot. 48:1815-1823.
72. Gibbs, P., Bianchi, M. 1993. Post-pollination events in species of *Chorsia* (Bombacaceae) and *Tabebunia* (Bignoniaceae) with late acting self-incompatibility. Bot. Acta 106:64-71.
73. Gibbs, P., Sasaki, R. 1998. Reproductive biology of *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) in SE Brazil: The effects of pistillate sorting on fruit-set. Ann. Bot. 81:735-740.
74. Gielly, L., Taberlet, P. 1996. A phylogeny of the European gentians inferred from chloroplast trn L (UAA) intron sequences. J. Linn. Soc. 120:57-75.
75. Glerum, C. 1973. Annual trends in forest hardiness and electrical impedance for seven coniferous species. Can. J. Plant Sci. 53, 5:881-889.
76. Glerum, C., Balatinecz, J. 1980. Formation and distribution of food reserves during autumn and their subsequent utilization in jack pine. Can. J. Bot. 58, 1:40-54.
77. Gori, P., Sarfatii, G., Cresti, M. 1971. Development of spherical organelles from the endoplasmic reticulum in the nucellus of some *Euphorbia* species. Planta, 99, 2:262-268.
78. Gottlieb, L.D. 1977. Genotypic similarity of large and small individuals in a natural population of the annual plant *Stephanomeria exigua* subsp. *coronaria* (Compositae). J. Ecol. 65:127-134.
79. Grabherr, G., Mahr, E., Reisigl, H. 1978. Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Ötztaler Alpen, Tirol. Oecol. Plant 13:227-251.
80. Grossniklaus, U., Schneitz, K. 1998. The molecular and genetic basis of ovule and megagametophyte development. Cell & Developmental Biology 9: 227-238.
81. Grossniklaus, U., Vielle-Calzada, J.-P., Hoepfner, M.A., Gagliano, W.B. 1998. Maternal control of embryogenesis by *Medea*, a polycomb group gene in *Arabidopsis*. Science 280:446-450.
82. Grunwald, C. 1975. Plant sterols. Ann. Rev. Plant Physiol. 26:209-236.
83. Guérin, P. 1903. Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianès. J. Bot. 17:101-108.
84. Gvaladze, G., Akhalkatsi, M. 1988. Ultrastructure of autumn and spring embryo sac of *Galanthus nivalis* L. Ann. Univ. L'ARERS, 23:152-154.
85. Gvaladze, G., Akhalkatsi, M. 1990. Is the *Polygonum* type embryo sac primitive? Phytomorphology 40, 3-4:331-337.
86. Gvaladze, G.E. 1983. Ultrastructural study of embryo sac of *Galanthus nivalis* L. In: Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava, pp.203-205.
87. Haig, D. 1986. Conflicts among megaspores. J. Theor. Biol. 123:471-480.
88. Haig, D., Westoby, M. 1986. Kin-conflict within megaspore tetrads. In E.G. Williams, R.B. Knox, and D. Irvine (eds.), Pollination. School of Botany, University of Melbourne, Melbourne, pp. 211-214.
89. Halbmayr, H. 1990. Dem Enzian auf der Spur. Monographie, Wien.
90. Härdling, R., Nilsson, P. 1999. Parent-offspring and sexual conflicts in the evolution of angiosperm seeds. Oikos 84:27-34.

91. Harper, J.L., Lovell, P.H., Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Evol. Syst.* 1:327-357.
92. Hendrix, Sr.D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. In: Lovett Doust, J., Lovett Doust, L. (eds.): *Plant reproductive ecology*. Oxford Univ. Press, New York, 246-263.
93. Heptmann, E. 1963. Biochemistry of plant steroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 14:225-249.
94. Heptmann, E. 1971. Functions of steroids in plants. *Lipids* 6:128-133.
95. Herr, J. 1971. A new clearing-squash technique for the study of ovule development in angiosperms. *Amer. J. Bot.* 58:785-790.
96. Heslop-Harrison, J. 1987. Pollen germination and pollen tube growth. *Int. Rev. Cytol.* 107:1-78.
97. Heupel, T., Kutschera, U. 1996. Pigment accumulation, dark respiration and photosynthesis during the greening of sunflower cotyledons. *J Plant Phys.* 147:567-572.
98. Higashiyama, T. 2002. The synergid cell: Attractor and acceptor of the pollen tube for double fertilization. *J. Plant Res.* 115:149-160.
99. Higashiyama, T., Kuroiawa, H., Kuroiawa, T. 2003. Pollen-tube guidance: Beacons from the female gametophyte. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6:36-41.
100. Ho, T-N., Liu, S-H. 1990. The infrageneric classification of *Gentiana* (Gentianaceae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Botany)* 20:168-192.
101. Hofmeister, W. 1847. Untersuchungen des Vorgangs bei der Befruchtung der Oenotheren. *Bot. Ztg.* 5:785-792.
102. Hofmeister, W. 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig.
103. Horovitz, A., Meiri, L., Beiles, A. 1976. Effects of ovule positions in Fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. *Bot. Gaz.* 137:250-254.
104. Hosoo, Y., Yoshii, E., Negishi, K., Taira, H. 2005. A histological comparison of the development of pollen and female gametophytes in fertile and sterile *Cryptomeria japonica*. *Sex.Plant Reprod.* 18:81-89.
105. Hossaert, M., Valero, M. 1988. Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae:Papilionoideae). *Amer. J. Bot.* 75:1714-1731.
106. Huang, B-Q., Russell, S.D. 1992. Synergid degeneration in *Nicotiana*: A quantitative, fluorochromatic and chlorotetracycline study. *Sex. Plant Reprod.* 5:151-155.
107. Huck, N., Moore, J. M., Federer, M., Grossniklaus, U. 2003. The *Arabidopsis* mutant *feronia* disrupts the female gametophytic control of pollen tube reception *Development* 130:2149-2159.
108. Hull-Sanders, H.M., Eubanks, M.D., Carr, D.E. 2005. Inbreeding depression and selfing rate of *Ipomoea hederacea* var. *integriuscula* (Convolvulaceae). *Amer. J Bot.* 92, 11:1871-1877.
109. Ikeda, T., Okada, K., Yamazaki, H., Oi, R., Imada, S. 1999. Growth and water status of cucumber seedlings under altered red/far-red photon flux ratio. *J Japan. Soc. Hortic. Sci.* 68:189-191.
110. Jackson, L.E., Bliss, L.C. 1982. Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, U.S.A. *Arctic and Alpine Res.* 14:33-42.

111. Jalouzot, M.F. 1975. Aspects ultrastructuraux du sac embryonnaire d'*Oenothera lamarkiana*. C.R. Akad.Sci., D, 281, 18:1305-1308.
112. Jensen, W.A. 1962. Botanical Histochemistry. WH Freeman and Company, San Francisco and London, p. 408.
113. Jensen, W.A. 1965. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. Amer. J. Bot. 52:238-256.
114. Jensen, W.A. 1968. Cotton embryogenesis: The zygote. *Planta* 79:346-356.
115. Jensen, W.A. 1972. The embryo sac and fertilization in Angiosperms. Harold L. Lyon Arbor Lect. 3:1-32.
116. Jha, S.S., Pandey, A.K. 1989. Seed coat structure in *Melilotus* (Fabaceae). *Phytomorphology* 39:221-229.
117. Johnson, J.M., Pritchard, J., Gorham, J., Tomos, A.D. 1996. Growth, water relations and solute accumulation in osmotically stressed seedlings of the tropical tree *Colophospermum mopane*. *Tree Physiology* 16:713-718.
118. Johnson, M.A., Preuss, D. 2002. Plotting a course: Multiple signals guide pollen tubes to that target. *Dev. Cell* 2:273-281.
119. Johri, B.M. (Ed.) 1990. Embryology of Angiosperms. Agropromizdat, Moscow.
120. Johri, B.M., Ambegaokar, K.B., Srivastava, P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms, 2. – Berlin, Heidelberg, NY. Springer.
121. Jones, A.L. 1976. Diseases of tree fruits. Cooperative extension service of the Northeastern States, New Brunswick, New Jersey, USA, p. 265.
122. Jucknischke, A., Kutschera, U. 1998. The role of the cotyledons and primary leaves during seedling establishment in sunflower. *J Plant Phys.* 153:700-705.
123. Jurzysta, M., Burda, S., Oleszek, W., Ploszynski, M. 1988. The chemotaxonomic significance of larycytrin and medicagenic acid in the tribe *Trigonelleae*. *Can. J Bot.* 66:363-367.
124. Kantar, F., Hebblethwaite, P.D., Pilbeam, C.J. 1996. Factors influencing disease resistance in high and low tannin *Vicia faba*. *J Agricult. Sci.* 127:83-88.
125. Kasahara, R.D., Portereiko, M.F., Sandaklie-Nikolova, L., Rabiger, D.S., Drews, G.N. 2005. MYB98 is required for pollen tube guidance and synergid cell differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 17, 11:2981-2992.
126. Kato, E., Hiura, T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): The effect of light availability, display size, and local floral density. *Amer. J. Bot.* 86:495-501.
127. Keiser, J.R., Mullen, R.E., Hinz, P.N. 1995. Effects of Ca^{2+} -enriched and Mg^{2+} -enriched germination media on germination and sugar leakage of Ca-deficient soybean seeds. *Can. J Plant Sci.* 75:343-346.
128. Körner, Ch. 2003. Alpine Plant Life, 2nd ed. Springer, Berlin–Heidelberg–New York.
129. Körner, Ch., Larcher, W. 1988. Plant life in cold climates. In: Long, S.F., Woodward, F.I. (eds.): Plants and temperature. Symp. Soc. Exp. Biol., vol. 42, Company of Biologists Cambridge, 25-57.
130. Kol, E. 1968. Kryobiologie. I. Kryovegetation. Stuttgart.

131. Koller, D., Hadas, A. 1982. Water relations in the germination of seeds. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H., eds. Physiological plant ecology II. Encyclopedia of plant physiology. Berlin: Springer Verlag 12B: 401-431.
132. Kopcewicz, J. 1972. Estrogens in the short-day plants *Perilla moides* and *Chenopodium rubrum* grown under inductive and noninductive light conditions. *Z. Pflanzenphysiol.* 67, 4:373-376.
133. Kristen, U. 1976. Die Morphologie der Schleimsekretion in Fruchtknoten von *Aptenia cordifolia*. *Protoplasma* 89, 2:221-233.
134. Kronstedt, E., Walles, B., Alkmar, I. 1986. Structural studies of pollen tube growth in the pistil of *Strelitzia reginae*. *Protoplasma* 131, 3:223-232.
135. Krupnick, G.A., Weis, A.E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:135-149.
136. Kuroiwa, H., Nishimura, Y., Higashiyama, T., Kuroiwa, T. 2002. Pelargonium embryogenesis: cytological investigations of organelles in early embryogenesis from the egg to the two-celled embryo. *Sexual Plant Reproduction* 15, 1:1-12.
137. Ladinig, U., Wagner, J. 2005. Sexual reproduction of the high mountain plant *Saxifraga moschata* Wulfen at varying lengths of the growing season. *Flora* 200:502-515.
138. Lakshminarayana, K., Maheswari D.H. 1985. Embryological studies in Gentianaceae. *Proc. Indian Acad. Sci.* 95:213-219.
139. Lanfermeijer, F.C., Koerselman-Kooij, J.W., Borstlap, A.C. 1990. Effect of medium osmolarity on the release of amino acids from isolated cotyledons of developing pea seeds. *Planta* 181:568-575.
140. Larcher, W. 1954. Die Kälteresistenz mediterraner immergrünen und ihre Beeinflussbarkeit. *Planta*, 54, 5:607-638.
141. Larcher, W. 1970. Kälteresistenz und Überwinterungsvermögen mediterraner Holzpflanzen. *Oecol. Plant.* 5, 2:267-286.
142. Larcher, W. 1980. Klimastreß im Gebirge – Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. *Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften*, 291:49-88.
143. Larcher, W. 1996. Das Verpflanzungsexperiment als Forschungsansatz für phäenologische Analysen: Reproduktive Entwicklung von Rotsch-wingelgras in 600m und 1920m Meereshöhe. *Wetter Leben* 48:125-140.
144. Larcher, W., Mair, B. 1969. Die Temperaturreistenz als Ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal. I. *Quercus ilex* und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes. *Oecol. Plant.* 4, 2:347-376.
145. Lee, T.D. 1984. Patterns of fruit maturation: a gametophyte competition hypothesis. *Am. Nat.* 123:427-432.
146. Lee, T.D., Bazzaz, F.A. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63:1363-1373.

147. Leiva, M.J., Fernandez-Ales, R. 1998. Variability in seedling water status during drought within a *Quercus ilex* subsp. *ballota* population, and relation to seedling morphology. *Forest Ecol. and Manag.* 111:147-156.
148. Lennartsson, T. 1997. Seasonal differentiation – a conservative reproductive barrier in the two grassland *Gentianella* (Gentianaceae) species. *Plant Syst. Evol.* 208, ½:45-69.
149. Leprince, O., van der Werf, A., Deltour, R., Lambers, H. 1992. Respiratory pathways in germinating maize radicles correlated with desiccation tolerance and soluble sugars. *Physiologia Plantarum* 85:581-588
150. Lester, W., Young, R., Wilen, W., Bonham-Smith, P.C. 2004. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *J Exp. Bot.*, 55, 396:485-495.
151. Little, C.H.A. 1981. Effect of cambial dormancy state on the transport of I-14C indol-3-ylacetic and abscisic acids. *Can. J. Bot.* 59, 2:342-348.
152. Little, C.H.A., Wareing, P. 1981. Control of cambial activity and dormancy in *Picea sitchensis* by indol-3-ylacetic and abscisic acids. *Can. J. Bot.* 59, 6:1480-1493.
153. Lösch, R. 1993. Plant water relations. *Progress in Botany* 54:102-133.
154. Lösch, R. 1995. Plant water relations. *Progress in Botany* 56:56-96.
155. Lyndon, R.F. 1992. The environmental control of reproductive development. In: Marschall, C., Grace, J. (eds.): *Fruit and Seed Production*. 9-32. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
156. Ma, Y.C. 1951. *Gentianopsis* – a new genus of Chinese Gentianaceae. *Acta Phytotaxonomica.* 1:5-19. pls. I-V.
157. Maheshvari, P. 1950. *An introduction to the Embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.
158. Maheswari, D.H. 1962. Embryological studies in Gentianaceae (*Gentianoideae* and *Menyanthoideae*). *Proc. Indian Acad. Sci.* 56:195-216.
159. Maheswari, D.H., Satyanarayana, P. 1971. A contribution to the embryology of *Erythraea roxburghii* G. Don. *Plant Sci.* 3:61-67.
160. Mansour, M.M.F., van Hasselt, P.R., Kuiper, P.J.C. 1998. Ca²⁺ and Mg²⁺ ATPase activities in winter wheat root plasma membranes as affected by NaCl stress during growth. *J. Plant Phys.* 153:181-187.
161. Marek, L.F., Stewart, C.R. 1992. Photosynthesis and photorespiration in presenescent, senescent, and rejuvenated soybean cotyledons. *Plant Physiology* 98:694-699.
162. Markham, K.R. 1982. *Techniques of flavonoid identification*. London: Academic Press.
163. Marshall, C., Grace, J. 1992. *Fruit and Seed Production*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
164. Marshall, D.L., Levin, D.A., Fowler, N.L. 1985. Plasticity in yield components in response to fruit predation and date of fruit initiation in three species of *Sesbania* (Leguminosae). *J. Ecology* 73:71-81.
165. Martin, F.M. 1959. Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technol.* 34:436-437.
166. Maze, J., Bohm, L.R. 1974. Embryology of *Agrostis interrupta* (Gramineae). *Can. J. Bot.* 52:365-379.

167. Maze, J., Lin, I.C. 1975. A study of mature megagametophyte of *Stipa elmerii*. Can. J. Bot. 53:2958-2977.
168. McCarty, D.R. 1995. Genetic control and integration of maturation and germination pathways in seed development. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 46:71-93.
169. McCoy, R.W. 1949. On the embryology of *Swertia carolinensis*. Bull. Torrey Bot. Club. 76:430-439.
170. McWilliams, E.L., Landers, R.Q., Mahlstedt, J.P. 1968. Variation in seed weight and germination in population of *Amaranthus retroflexus* L. Ecology 49: 290-296.
171. Meyer, R.F., Boyer, J.S. 1981. Osmoregulation, solute distribution, and growth in soybean seedlings having low water potentials. Planta 151:482-489.
172. Miège, J., Wüest, J. 1984. Les surfaces tégumentaires des graines de *Gentiana* et *Gentianella* vues au microscope électronique à balayage. Bot. Helv. 94:41-59.
173. Mizukami, Y., Fischer, R.L. 2000. Plant organ size control: AINTEGUMENTA regulates growth and cell numbers during organogenesis. PNAS 97, 2:942-947.
174. Mogensen, H.L. 1973. Some histochemical, ultrastructural and nutritional aspects of the ovule of *Quercus gambelii*. Amer. J. Bot. 60:48-54.
175. Mogensen, H.L. 1978. synergids of *Proboscidea louisianica* (Martineaceae) before fertilization. Phytomorphology 28, 1:114-122.
176. Mogensen, H.L. 1985. Ultracytochemical localization of plasma membranes associated phosphatase activity in developing tobacco seeds. Amer. J. Bot. 72, 5:741-754.
177. Molau, U. 1993. Relationship between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. Arctic and Alpine Res. 25:391-402.
178. Moore, J.M., Vielle Calzada, J.-P., Gagliano, W., Grossniklaus, U. 1997. Genetic characterization of hadad, a mutant disrupting female gametogenesis in *Arabidopsis thaliana*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 62:35-47.
179. Moore, R.P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. In: Heydecker W, ed. Seed Ecology. University Park: Pennsylvania State University Press.
180. Morgan, J.W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. Conservation Biology 13:266-273.
181. Nakhutsrishvili, G. 2003. High mountain vegetation of the Caucasus region. In: Nagy, L., Grabherr, G., Körner, Ch., Thompson, D.B.A. (Eds.), Alpine Biodiversity in Europe. Springer, Berlin-Heidelberg. Ecol. Stud. 167:93-103.
182. Netolitzky, F. 1926. Anatomie der Angiospermen – Samen. In: Linsbauer K. (ed.) Handbuch der Pflanzenanatomie. Borntraeger, Berlin.
183. Newcomb, W. 1973. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. Can. J. Bot. 51, 5:863-878.
184. Nishihiro, J., Washitani, I. 1998. Patterns and consequences of self-pollen deposition on stigmas in heterostylous *Persicaria japonica* (Polygonaceae). Amer. J. Bot. 85:352-359.

185. Nonami, H. 1998. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *J Plant Res.* 111:373-382.
186. Ober, E.S., Setter, T.L., Madison, T., Thompson, F., Shapiro, S. 1991. Influence of water deficit on maize endosperm development. *Plant physiol.* 97, 154-164.
187. Obeso, J.R. 1993, a. Selective fruit and seed maturation in *Asphodelus albus* Miller (Liliaceae). *Oecologia* 93:564-570.
188. Obeso, J.R. 1993, b. Does defoliation affect reproductive output in herbaceous perennials and woody plants in different ways? *Funct. Ecol.* 7:150-155.
189. Öhler, E. 1927. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. *Planta* 3:641-733.
190. Olsson, G. 1960. Some relations between number of seeds per pod, seed size and oil content and the effect of selection for these characters in *Brassica* and *Sinapis*. *Hereditas* 46:29-70.
191. Orthen, B., Wehrmeyer, A. 2004. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in bulbs and shoots of the geophyte *Galanthus nivalis*. *Physiol. Plantarum* 120:529–536.
192. Palanivelu, R., Brass, L., Edlund, A.F., Preuss, D. 2003. Pollen tube growth and guidance is regulated by POP2, an Arabidopsis gene that controls GABA levels. *Cell* 114:47-59.
193. Pargney, J.C. 1987. Etude ultrastructurale de l'élongation des tubes polliniques angiospermes effect d'un brusque refroidissement au cours de la germination "in vitro". *Phytomorphology* 37, 2/3:215-224.
194. Pate, J.S., Gunning, B.E.S. 1972. Transfer cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:173-196.
195. Perry, T.O. 1971. Dormancy of trees in winter. *Science*, 171, 3966:29-36.
196. Petanidou, T., Dennijs, J.C.M., Oosterneijer J.G.B. 1995 a. Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in the Netherlands. *Acta Bot. Neert.* 44, 1:55-74.
197. Petanidou, T., Dennijs, J.C.M., Oosterneijer J.G.B., Ellisadam, A.C., 1995 b. Pollination ecology and path dependent reproductive success of the rare perennial *Gentiana pneumonanthe* L. *New Phytologist* 129, 1:155-163.
198. Petanidou, T., Ellis-Adam, A.C., den Nijs, J.C.M., Oosterneijer J.G.B. 1998. Pollination ecology of *Gentianella uliginosa*, a rare annual of the Dutch coastal dunes. *Nord. J. Bot.* 18, 5:537-548.
199. Phillips, D.A., Wery, J., Joseph, C.M., Jones, A.D., Teuber, L.R. 1995. Release of Flavonoids and Betaines from Seeds of Seven *Medicago* Species. *Crop Science* 35:805-808.
200. Ponya, Z., Kristoff, Z., Ciampolini, F., Faleri, C., Cresti, M. 2004. Structural change in the endoplasmic reticulum during the in situ development and in vitro fertilization of wheat egg cells. *Sex. Plant Reproduction* 17, 4:177–188.
201. Pyke, D.A. 1989. Limited resources and reproductive constraints in annuals. *Funct. Ecology* 3:221-228.
202. Queller, D.C. 1983. Kin selection and conflict in seed maturation. *J. Theor. Biol.* 100:153-172.
203. Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
204. Ray, S., Park, S.S., Ray, A. 1997. Pollen tube guidance by the female gametophyte. *Development* 124:

- 2489-2498.
205. Reekie, E.D. 1997. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. Can. J. Bot. 76:43-50.
206. Reid, J.S.G., Bewley, J.D. 1979. A dual role for the endosperm and its galactomannan reserves in the germinative physiology of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.), an endospermic leguminous seed. Planta 147:145-150.
207. Rembert, D.H. 1969. Comparative megasporogenesis in Papilionaceae. Amer. J. Bot. 56:584-591.
208. Riding, R.T., Little, C.H.A. 1984. Anatomy and histochemistry of *Abies balsamea* cambial zone cells during the onset and breaking of dormancy. Can. J. Bot. 62, 12:2570-2579.
209. Ritter-Studnička, H. 1955. Abnorme Blüten von *Gentiana crispata* Vis. Öster. Bot. Zeitsch. 102:18-19.
210. Roberts, E.H., Ellis, R.H. 1989. Water and seed survival. Ann. Bot. 63:39-52.
211. Rocha, O.J., Stephenson, A.G. 1990. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). Amer. J. Bot. 77:1320-1329.
212. Rocha, O.J., Stephenson, A.G. 1991 a. Effects of nonrandom seed abortion on progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. Evolution 45:1198-1208.
213. Rocha, O.J., Stephenson, A.G. 1991 b. Order of fertilization within the ovary of *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). Sex. Plant Reprod. 4:126-131.
214. Rodrigo, J., Herrero, M. 1998. Influence of intraovular reserves on ovule fate in apricot (*Prunus armeniaca* L.). Sex. Plant Reprod. 11, 86-93.
215. Rutishauser, A. 1969. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer, Wien.
216. Sage, T.L., Webster, B.D. 1987 Flowering and fruiting patterns of *Phaseolus vulgaris* L. Bot. Gaz. 148:35-41.
217. Sangduen, N., Kreitner, G., Sorensen, E.L. 1983. Light and electron microscopy of embryo development in an annual x perennial *Medicago* species cross. Can. J. Bot. 61:1241-1257.
218. Sankara Rao, K., Nagaraj, M. 1982. Studies in Gentianaceae. Embryology of *Swertia minor* (Gentianaceae). Can. J. Bot. 60:141-151.
219. SAS Institute Inc. 1991. SAS/STAT User's Guide, Version 6, Fourth Edition, Volume 1, Cary, NC: SAS Institute Inc.
220. Schnarf, K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie II. Abt., Teil. Borntraeger, Berlin.
221. Schnarf, K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
222. Schouten, S.L. 1998. Reproductive biology of *Melilotus officinalis* (L.) Lam. (Leguminosae: Papilionoideae): morphology, seed/ovule ratios, and ovule abortion patterns. Thesis. Portland State University Press. p. 12.
223. Schulz, P., Jensen, W.A. 1968. *Capsella* embryogenesis: The egg, zygote and young embryo. Amer. J. Bot. 55:807-819.

224. Schulz, P., Jensen, W.A. 1971. *Capsella* embryogenesis: The chalazal proliferating tissue. J. Cell Sci. 8:201-227.
225. Seavy, S.R., Carter, S.K. 1996. Ovule fates in *Epilobium obcordatum* (Onagraceae). Amer. J. Bot. 83: 316-325.
226. Sehgal, C.B. 1980. Ultrastructure of antipodal cells in *Nicotiana rustica*, Phytomorphology 30, 1:61-66.
227. Shamrov, I.I. 1991. The ovule of *Swertia iberica* (Gentianaceae): structural and functional aspects. Phytomorphology 41:213-229.
228. Shamrov, I.I. 1996. Ovule development and significance of its features for Gentianaceae systematics. Opera Bot. Belg. 7:113-118.
229. Sinniah, U.R., Ellis, R.H., John, P. 1998. Irrigation and seed Quality development in rapid-cycling *Brassica*: Seed germination and longevity. Ann. Bot. 82:309-314.
230. Smirnova, E.S. 1965. Die Samenstruktur der Blütenpflanzen. Biol. Zbl. 84:299-307.
231. Spira, T.P., Pollak, O.D. 1986. Comparative reproductive biology of alpine biennial and perennial Gentians (Gentiana: Gentianaceae) in California. Amer. J Bot. 73:39-47.
232. Stebbins, G.L. 1974. Flowering plants: evolution above the species level. London: Arnold xviii, 399p.. Illustrations. General.
233. Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:253-279.
234. Stephenson, A.G. 1984. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). Ecology 65:113-121.
235. Stolt, K.A.H. 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. Kgl. Svensk Vet.- Akad. Handl. 61:1-56.
236. Stolt, K.A.H. 1927. Über die Embryologie von *Gentiana prostrata* und die Antipoden der Gentianaceen. Bot. Not. 80:225-242.
237. Strasburger, E. 1877. Über Befruchtung und Zellteilung. Jenaische Ztschr. f. Naturw. II:435-536.
238. Strasburger, E. 1900. Einige Bemerkungen zur Frage nacg der „doppelten Befruchtung“ bei Angiospermen. Bot. Ztg. 11, 58.
239. Svoboda, J.1977. Ecology and primary production of raised beach communiti es, Truelove Lowland. In: Bliss, L.C. (ed.): Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem, 185-216. Univ. Alberta Press, Edmonton.
240. Swagel, E.N., Bernhard Van, A.H., Ellmore, S. 1997. Substrate water potential constraints on germination of the strangler fig *Ficus aurea* (Moraceae). Amer. J Bot. 84:716-722.
241. 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 and Environ.

242. Taschler, D., Neuner, G. 2004. Summer frostresistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary. *Plant Cell Environ.* 27:737–746.
243. Tedin, O. 1925. Vererbung, Variation, und Systematik in der Gattung *Camelina*. *Hereditas* 6:275-386.
244. Teulat, B., Monneveux, P., Wery, J., Borries, C., Souyris, I., Charrier, A., This, D. 1997. Relationships between relative water content and growth parameters under water stress in barley: a QTL study. *New Phytologist* 137: 99-107.
245. Theurillat, J.-P., Schluessel, P., 2000. Phenology and distribution strategy of key plant species within the subalpine-alpine ecocline in the Valaisan Alps (Switzerland). *Phytocoenologia* 30:439–456.
246. Thomas, T.L. 1993. Gene expression during plant embryogenesis and germination: an overview. *The Plant Cell* 5:1401-1410.
247. Thornley, J.H.M. 1996. Modeling water in crops and plant ecosystems. *Ann. Bot.* 77:261-275.
248. Tilton, V.R. 1981. Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) with a review of selected papers on Angiosperm reproduction. IV. Egg apparatus structure and function. *New Phytol.* 88, 3:505-531.
249. Tilton, V.R., Mogensen, H.L. 1979. Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization. *Phytomorphology* 29, ¾:338-350.
250. Tilton, V.R., Wilcox, L.W., Palmer, R. 1984. Postfertilization wandlabyrinth formation and function in the central cell of Soybean – *Glycine max* L. (Leguminosae). *Bot. Gaz.* 145, 3:334-339.
251. Trueman, S.J., Wallace, H.M. 1999. Pollination and resource constraints on fruit set and fruit size of *Persoonia rigida* (Proteaceae). *Ann. Bot.* 83:145-155.
252. Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1972. *Flora Europaea* 3. Cambridge, Cambridge University Press.
253. Urbanska, K.M., Landolt, E. 1990. Biologische Kennwerte von Pflanzenarten. *Ber. Geobot. inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel* 56:61-77.
254. Vijayaraghavan, M.R., Bhat, U. 1980. Synergids and antipodal cells in *Ranunculus scleratus* Linn. *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 46, 5:674-680.
255. Wagner, J. Achalkazi, M., Mayr, S. 1995. Anwendung quantitativ embryologischer Methoden in Entwicklungsbiologie und Reproduktion-ökologie der Pflanzen. *Anz. österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl.* 131:7-18.
256. 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.
257. Wagner, J., Reichegger, B. 1997. Phenology and seed development of the alpine sedges *Carex curvula* and *Carex firma* in response to contrasting topoclimates. *Arct. Alp. Res.* 29:291-299.
258. Wagner, J., Tengg, G. 1993. Phaenoembryology der Hochgebirgspflanzen *Saxifraga oppositifolia* and *Cerastium uniflorum*. *Flora* 188:203-212.

259. Welch, S.M.; Roe J.L., Dong Z. 2003. A Genetic Neural Network Model of Flowering Time Control in *Arabidopsis thaliana*. *Agronomy Journal* 95:71-81.
260. Went, J.L.Van. 1970. The ultrastructure of the synergids of *Petunia*. *Acta Bot. Neerl.* 19:121-132.
261. Wettstein, R.V. 1895. Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreich. *Ber. Dtsch. Bot.Ges.* 13:303-313.
262. Whalley, W.R., Bengough, A.G., Dexter, A.R. 1998. Water stress induced by PEG decreases the maximum growth pressure of the roots of pea seedlings. *J Exp. Bot.* 49:1689-1694.
263. Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64:47-53.
264. Wiens, D., Calvin, C.L., Wilson, C.A., Davern, C.I., Frank, D., Seavy S.R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71:501-509.
265. Willemse, M.T.M., Frenssen-Verheijen, M.A.W. 1986. Styler development in the open flower of *Gasteria verrucosa* (Mill.) H. Duval. *Acta Bot. Neerl.* 35, 3:297-309.
266. Willemse, M.T.M., Went, J.L. Van. 1984. The female gametophyte. In: *Embryology of Angiosperms*. B.M. Johri (ed.) Springer Verlag, Berlin-NY.
267. Wilms, H.J. 1981. Ultrastructure of the developing embryo sac of Spinach. *Acta Bot. Neerl.* 30:75-99.
268. Wilms, H.J., Aeist, A.C. 1978. Fertilization in Spinach: the pathway of pollen tubes in the style. *Bull. Soc. Bot. France*, 125, 2:243-247.
269. Wilson, C, Grace, J., Allen, S., Slack, F. 1987. Temperature and stature: a study of temperatures in montane vegetation. *Funct. Ecol.* 1:405-413.
270. Yadegari, R., Drews, G.N. 2004. Female gametophyte development. *Plant Cell* 16:133-141.
271. Yuan, Y-M. 1993. Seed coat micromorphology and its systematic implication for Gentianaceae of Western China. *Botanica Helvetica* 103:73-82.
272. Yuan, Y-M., Küpfer, P. 1995. Molecular phylogenetics of the subtribe *Gentianinae* (Gentianaceae) inferred from the sequences of internal transcribed spacers (ITSs) of nuclear ribosomal DNA. *Plant Syst. Evol.* 196:207-226.
273. Zachhuber, K., Larcher, W. 1978. Energy contents of different alpine species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. *Photosynthetica* 12: 436-439.
274. Zaharieva M., Gaulin E., Havaux M., Acevedo E., Monneveux P. 2001. Drought and Heat Responses in the Wild Wheat Relative *Aegilops geniculata* Roth. *Crop Science* 41:1321-1329.
275. Zopfi, H.J. 1991. Aestival and autumnal vicariads of *Gentianella* (Gentianaceae): a myth? *Plant Syst. Evol.* 174:139-158.
276. Zopfi, H. J. 1993. Ecotypic variation in *Rhinanthus alectrolophus* (Scopoli) Pollich (Scrophulariaceae) in relation to grassland management. II. The genotype basis of seasonal ecotypes. *Flora* 188:153-173.
277. Zuanazzi, J.A.S., Clergeot, P.H., Quirion, J.C., Husson, H.P., Kondorosi, A., Ratet, P. 1998. Production of *Sinorhizobium meliloti* nod gene activator and repressor flavonoids from *Medicago sativa* roots. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 11:784-794.

278. Ахалкаци, М., Гваладзе, Г. 1988. Ультраструктура яйцеклетки и зиготы у *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). Сообщ. Акад. Наук Грузии, 8: 187-199.
279. Ахалкаци, М., Гваладзе, Г. 1992. Сезонные изменения ультраструктуры зародышевого мешка у *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). Ботан. Журн. 77, 1:66-73.
280. Ахалкаци, М. 1994. Природа Морфологической изменчивости женского гаметофита покрытосеменных растений. Тбилиси. Манускрипт.
281. Батыгина, Т.Б., Яковлев, М.С. (Ред.) 1981, 1983, 1985, 1987, 1990. Сравнительная Эмбриология цветковых растений. Т. 1, 2, 3, 4, 5 Наука, Л.
282. Васильев, А.Е. 1970. О локализации синтеза терпенов в растительной клетке (данные электронной микроскопии). Раст. ресурсы, Т.5, № 1, С. 29-44.
283. Васильев, А.Е. 1977. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука.
284. Гваладзе, Г.Е. 1966. К изучению полярных ядер покрытосеменных. Сообщ. АН СССР, 68, 3.
285. Гваладзе, Г.Е. 1972. Сравнительно-эмбриологическое исследование зародышевых мешков типов *Polygonum*, *Oenothera*, *Allium*, *Fritillaria* у некоторых растений. Докт. дисс. Тбилиси.
286. Гваладзе, Г.Е. 1976. Халазальное полярное ядро центральной клетки зародышевого мешка покрытосеменных. Мецниереба, Тбилиси.
287. Гваладзе, Г., Ахалкаци, М. 1992. О депрессии халазального конца зародышевого мешка покрытосеменных. Ботан. Журн. 77, 7:71-75.
288. Герасимова-Навашина, Е.Н. 1954. Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. дисс. Ленинград.
289. Горышина, Т.К. 1969. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, – 232 с.
290. Драгунова, Е.В. 1985. Ультраструктура интегументов семяпочки *Geranium gracile* (Geraniaceae). Ботан. Журн. 70, 10:1334-1336.
291. Левонтин, Р. 1978. Генетические основы эволюции. Мир, Москва.
292. Нахуцришвили, Г. 1971. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Мецниереба, Тбилиси.
293. Тахтаджян, А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Л., Наука.
294. Туманян, С.А. 1972. Аномальные цветки у горечавки крестовидной *Gentiana cruciata* L. Бюл. Гл. Бот. Сада, Вып. 85, С. 68-70.
295. Шамров, И.И. 1987. Семейство Gentianaceae. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых. Ред. Т. Б. Батыгина. Т. 4, С. 137-145.
296. Шамров, И.И. 1988. Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства Gentianaceae. Бот. журн. 72, № 2, С. 213-222.
297. Чиампорова, М., Ахалкаци, М., Гваладзе, Г. 1988. Ультраструктура стерильных тканей семяпочки *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). Ботан. Журн. 73, 12:1722-1730.

