

ვალბერ ლარხერი

მცენარეთა
ეკოლოგია

მალბერ ლარხერი

მცენარეთა ეკოლოგია

ილუსტრირებულია 348 ნახაზითა და 81 ცხრილით



გამომცემლობა „უნივერსალი“
თბილისი 2006

Walter Larcher. "Physiological Plant Ecology Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups", Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 1995, 494 p.

ხედაქმნი:
პროფ. ოთახ აბდალაძე

თახგმანი:
დოქტ. თამაზ გამყიელიძე
დოქტ. მარია ურუუნაძე
პროფ. ოთახ აბდალაძე

წიგნი გამოცემულია საქართველოსა და ავსტრიის
მეცნიერებათა აკადემიების წევრის
ბ. ნახუციშვილის ინიციატივით,
საერთაშორისო საქველმოქმედო ფონდ „ქართულა“
და ავსტრიის ფინანსური მხარდაჭერით

ფოტო გაჩეხანზე და დიზაინი: ო. აბდალაძე
კომპიუტერული უზენველყოფა: მ. გიგაუჩი

გამომცემლობა „უნივერსალი“, 2006

თბილისი, 0128, ი. ჯავახიშვილის გამზ. 1, ☎: 29 09 60, 8(99) 17 22 30
E-mail: universal@internet.ge

ISBN 99940-61-67-4

ქართული ბათონების შენახვა

მსოფლიოში ცნობილი ავსტრიელი (ქ. ინსბრუკი) ფიტოკოლოგის ვალტერ ლახუჩის წიგნის „მცენახეთა კოლოგია“ ქართულ ენაზე გამოცემა ჩამდენიმე გახეობებამ განაპირობა:

- ევროპაში ეს წიგნი ნაპოვადგენს ყველაზე მაღალი ხეივანის მქონე სახელმძღვანელოს მცენახეთა კოლოგიაში. ის უკვე მოთხვეუ გამოიყვანა გეომანუა და ინტენსიუად, ხოლო სხვადასხვა ძროს ითახგმნა იაპონუი, ჰოიუგადიუი, ესპანუი, ჰოლონუი, იუიუი და ჩუიუი ენებზე;
- ამ წიგნში განხილული მონაცემების დიდი ნაწილი მაღალმთის მცენახუებსა და ეკოსისტემებს ეხება და უკვე ამოცომ ქართული მკითხველისათვის განსაკუთრებით საინტერესოა;
- ჰოიუესოი ვ. ლახუჩთან ხანგაძივი სამეცნიერო უთიუიომბა და მეგობრობა გუაუავიიუებს. ამ წიგნში ცოტი იუბული ქართული ფიტოკოლოგების ნაშრომები საინტერესოდ და დამოცემული და ფაქტო კოლოგუი-გეოგრაფიუი ფონზე განხილული.

ია თქმა უნდა, ქართულ გამოცემას აქვს ნაკლი. ეს ახის თახგმანი 1995 წელს გამოცემული წიგნისა და ბუნებუიუი, რომ თანდასუილი მდინდარი რიტუიუიის სიაც 10 წლის წინანდელია.

ამ წიგნის გამოცემა მსოფლიოში აღიარებული ბოკანიუიი სახელმძღვანელოების დამოქართულების ჰიუვი ცდას ნაპოვადგენს.

მადლობას უუიი ბოლოგებს მია უუენაძეს, თამაზ გამუილიძესა და მოსაი აბდაძეს წიგნის თახგმნისათვის. მ. აბდაძეს მადლობას მოვახსენებ ადიუვი წიგნის ტუიუსის იუდაქტიუებისათვის და მანანა გიგაუის – კომპიუტერიული უხუნიველოისათვის.

თბილისი, 18 ივნისი, 2006 წელი

ბ. ნახუციშვილი

შინაჯიხნი

1	მცენახეთა გახემი	
1.1	მცენახის საცხოვრებელი გახემი	-13
1.1.1	აჭმისფეხი	-13
1.1.2	ჭიჭისფეხი	-15
1.1.3	ლითისფეხი და ნიდაგი	-16
1.1.4	ფიკისფეხი ჰოგოჩუ უკოსფეხის ნაწილი	-18
1.2	შხის ხაღიაცა და ულიმატი	-37
1.2.1	ხაღიაცა	-38
1.2.2	ულიმატი	-50
2.	ნახშირბადის მონახება და მშხალი ნივთიეხების ნახმუქნა	
2.1.	ნახშირბადის ცვლა უჭიეხში	-61
2.1.1.	ფოკოსნიწიეხი	-61
2.1.2.	ფოკოსნიწიეხი: გლიკოლაკუჩი გზა	-75
2.1.3.	ენეხიის გამოყიეხა უკაბოლიეხი ჰიოცენეხში	-77
2.2.	გაბთა ცვლა მცენახეხებში	-78
2.2.1.	ნახშირბადის ნახება და უანგბადის ცვლა	-88
2.2.1	ნეკო-ფოკოსნიწიეხის სპეციფიკი უნახი	-91
2.2.2	მიკოქონეხი სუნწიეხის სპეციფიკი უკოეხი	-
2.2.3	განვითახების ფახისა და უკოეხის მდგომარეობის გავლიეხა	
	სუნწიეხისა და ფოკოსნიწიეხი	-94
2.2.4	გახემი ფაქეხით გავლიეხა CO ₂ -ის ცვლაზე	-99
2.3	მილიანი მცენახის ნახშირბადის ბაღანსი	-133
2.3.1.	გაბთა ცვლის ბაღანსი	-133
2.3.2.	მშხალი ნივთიეხის ჰიმეჯიეხი	-138
2.4.	მცენახეხი თანასაზოგადოებების ნახშირბადის ბიუეხი	-152
2.4.1.	მცენახეხი საფახის ჰიმეჯიეხი	-152
2.4.2.	ეღამინის მცენახეხობის ნეკო-პიეხიეხი ჰიმეჯიეხი	-157
2.4.3.	მცენახეთა თანასაზოგადოებების ნახშირბადის ბიუეხი	-161
2.5	მცენახეხი საფახის მიეხი ენეხიის გახეაქნა	-166
2.5.1	ენეხიის გახეაქნა ფოკოსნიწიეხში	-166
2.5.2	ენეხიის შემეჯიეხობა მცენახეხი მადეხიანი	-167
2.5.3	მცენახეთა თანასაზოგადოებების პიეხიეხი ჰიმეჯიეხი	-169
3	მინეხიეხი ნივთიეხიეხი შეთიეხი	
3.1	ნიდაგი ჰოგოჩუ საეხები ნივთიეხიეხის ნეხი	-171

3.1.1	მინჯალეჲი ნოვოთეჲებეი ნოდაგჲი	-171
3.1.2	ნოდაგჲი იონებინ აქსოხბეცა და ცვლა	-172
3.2	მინჯალეჲი ნოვოთეჲებეის შოთეისება	-172
3.2.1	სავევბი ნოვოთეჲებეის შოანთეჲა ნოდაგჲიდან	-173
3.2.2	იონებინ შესვლა უხეღში და დაგჲოვება	-175
3.2.3	ფესვის მომჲახება იონებით	-176
3.2.4	იონებინ Სანსჲოჲი ფესვი	-178
3.2.5	მცენახეჲი მინჯალეჲის გჲეღ მანძილეჲ Სანსჲოჲი	-179
3.3	მცენახეჲი მინჯალეჲი ნოვოთეჲებათა შოანთეჲა და დამჲახება	-180
3.3.1	მმჲაღ მასაჲი ნაჲისი შემცველობა და მცენახეჲი ნაჲისი შემადგენლობა	-180
3.3.2	მინჯალეჲი ვეებინ ეღმენგებზე მოთხონეღება	-184
3.3.3	მინჯალეჲი ვეებინ იეეი	-185
3.4	მინჯალეჲი ნოვოთეჲებათა ეღმინაჲა	-191
3.5	აზოჲის მეგაბოლიზმი	-192
3.5.1	მცენახის მიეჲ აზოჲის შოთეისება	-193
3.5.2	აზოჲის ასიღილაჲა	-193
3.5.3	აზოჲის გაბოყება	-196
3.5.4	მიეჲომიგანოზებინ მიეჲ აზოჲის ფიესაჲა	-197
3.6	მინჯალეჲი ნოვოთეჲებათა ცვლის თავისებეჲებანი სხვადასხვა ჰაბილაჲი	-201
3.6.1	მეავე და ბახალეჲი სესჲახაჲე მოხახეღი მცენახეჲი	-202
3.6.2	ჲაღეოჲილი და ჲაღეფეჲეი მცენახეჲი	-204
3.6.3	ოღეოჲილმეჲე ჰაბილაჲებში მოხახეღი მცენახეჲი	-208
3.7	მინჯალეჲი ნოვოთეჲებათა იეეი მცენახეჲე საფახში	-211
3.7.1	მცენახეჲი საფახის მინჯალეჲი ნოვოთეჲებათა ბაღანსი	-211
3.7.2	ჰაბილაჲი მინჯალეჲი ნოვოთეჲებათა ბეენვა	-213
4.	წყლის იეეი	
4.1	ჰოთეოლოგიეჲი და ჰომოლოგიეჲი მცენახეჲი	-215
4.2	მცენახის უხეღის წყლის იეეი	-217
4.2.1	წყალი უხეღში	-217
4.2.2	მცენახის უხეღის წყლის ჰოგენეალი	-219
4.2.3	უხეღის წყლის იონიეჲი ნონანსოჲი	-219
4.3	მცენახის წყლის იეეი	-223
4.3.1	წყლის შოთეისება	-223
4.3.2	მცენახე ნოდაგჲა და აჲმოსეჲილს შიის წყლის ჰოგენეალის გაღენეის ჰიომბებში (სისეჲა: ნოდაგჲი-მცენახე-აჲმოსეჲილს)	-229
4.3.3	წყლის ჲახვა მცენახიდან	-237
4.3.4	მცენახის წყლის ბაღანსი	-245
4.3.5	წყლის იეეი მცენახეთა სხვადასხვა Სებში	-252
4.4	მცენახეჲი თანასაზოგადოებეის წყლის იეეი	-263
4.4.1	მცენახეჲი საფახის წყლის ბაღანსი	-263
5	გაჲეოს გავენა მცენახის ზეღ-განვითახებაზე	
5.1	ზეღისა და განვითახებინ იეეილაჲა	-276
5.1.1	ფეოჲომიონებინ მნიშენელობა	-276
5.1.2	გაჲეო ფაჲეოებინ გავენა	-277
5.2	მცენახის სასოჲეღეღი განვითახებინ ფაზები	-284

5.2.1	ემბიომური ფაზა: ჩამოყალიბება მშობელი მიგანობის სახეზე	287
5.2.2	აღმოცენება და დასახლება: ყოფნა-სიყოფნა	288
5.2.3	ვეგეტაციური ფაზა: მძლავრი ზღვის ჰეილი	290
5.2.4	გენეტიკური ფაზა: ყვავილობა და ნაყოფობა	292
5.2.5	სენილური ფაზა: განმარტობიერი უკანდახევა	295
5.3	ზღვისა და განვითარების სუბმური მიმდინარეობა	299
5.3.1	განვითარების მიმდინარეობის ვახიანგები	299
5.3.2	ვეგეტაციისა და უღიმავის ჰიგმის სინქრონიზირება	302
5.3.3	მცენარის აქტივობისა და სევენების ფაზების ცვლა ცივი ზამთრის მქონე ზეგომრებში	303
5.3.4	ფუნოლოგია: მცენარის განვითარება, ჰმაგმის ანინდისა და უღიმავის ცვლილების რინეგამი	307
6.	მცენარეები სუესელ მდგომარეობაში	
6.1	სუესი: დახლევა და სინდომი	319
6.1.1	ხას რინდავს სუესი	319
6.1.2	ხა ხედა სუესის პიომბებში?	321
6.1.3	ჰმაგმის ამოვიწმით სუესი	323
6.1.4	სუესი და მცენარის სიყოფილე	325
6.2	ბუნებრივი სუესელი ფაქტორები	330
6.2.1	შისი ხადიაციის სუესი	332
6.2.2	უქსუემადური კემპიუატიით გამონვეული სუესი	338
6.2.3	ფანგბადის ნაქლებობა ნიადამი	372
6.2.4	ბვადვა	375
6.2.5	დამლაშებით გამონვეული სუესი	392
6.3.	ანთომომგენური სუესელი ფაქტორები	404
6.3.1.	ადამიანის საქმიანობის შედეგად ნაჰომქმნილი მომნამდავი ნითიუებების გამოყოფა და შემდგომი მისანთქმა ფიკოსფიკომი	404
6.3.2.	მომნამდავი ნაუითების ზემოქმედება მცენარეზე	404
6.3.3.	აუმოსფერიული ემისიების გავლენა უუმოსსეუმე და გლობალური დონებზე	426
	კანსაში სუესიული ციუეატიის ნესხა	441
	სუესიუნდა და ნახაუნებში სუესიული ციუეატიის ნესხა	453

შავომხატვები

A	ფაქტობი
ABA	აბსციზის მფავა
ATP	ადენოზინტრიფოსფატი
B	ბიომასა, ფიკომასა
C	კონცენტრაცია
CAM	ქანადაცუების მფავის მუტაბოლიზმი
CGR	ნათესის ზხდის სიჩქარე
chl	ქლოროფილი
CK	ციტოკინინი
CUE	ნახშირბადის გამოყენების უფექტიზობა
DIC	გახსნილი ახალიგანული ნახშირბადი
DM	მშხალი მასა
DW	მშხალი წონა
Ep	ჰოტენციური ევაჰოზაცია
ET	ევაჰოტრანსპირაცია
FC	მდელოს ტუვადობა
FW	წედი წონა
g	დიფუზიური გამტარუნობა
GA	ჰიბოტილინის მფავა
I	გამოსხივება (ხადიაცია)
IAA	ინდოლაკუილი მფავა (აქსინი)
IR	ინფიანიტული გამოსხივება (ხადიაცია)
J	ნაჯადი
JA	ჟასმონიკის მფავა
L	საფენი, დეფიციტი (მუვდახი საფაიი)
LSO	50%-იანი ტუკადუიობა
LAI	ფოთლის ფაქტის ინდექსი
LHPC	სინათლის დამჭეიი ჰიგმენტების კომპლექსი
NIR	ინფიანიტულიან ახლოსმყოფი ხადიაცია
NUE	აზოტის გამოყენების უფექტიზობა
P	წნევა
PEP	ფოსფონოლპროუვატი
Ph	ფოტოსინთეზი
PhAR	ფოტოსინთეზუხად აქტიური ხადიაცია
Phy	ფიკოქიომი
PP	ჰივუდადი ჰიდექტიულობა
PPFD	ფოტოსინთეზუხად აქტიური ფოტონების ნაჯადის სიმუვიივ
Pr	ნადექი
PR	ჰიდექტივის ნაქმადობა

PS	ფოტოსისტემა
PWP	პრეპროცესორული ქანობის პროცესორული წილი
r	გადაცემის ხერხის ტექნოლოგია
R	სუნთქვა
RDI	ფაქტობრივი გამოძიების ინდექსი
RH	ფაქტობრივი ტენიანობა
RuBP	რიბულოზო-1,5-ბიფოსფატი
RUE	ხადაციის გამოყენების ეფექტურობა
RWC	წყლის ფაქტობრივი შემცველობა
SLA	ფოტონის სპეციფიკური ფაქტორი
t	ტემპერატურა
T	ტემპერატურა
Tr	ტრანსპირაცია
ULR	ფოტონის ფაქტორის ეფექტურობა
UV	ულტრაიისფერი ხადაცემა
V	მოცულობა
VPD	ოქსიუმის წნევის დეფიციტი
WSD	წყლის გაყვების დეფიციტი
WUE	წყლის გამოყენების ეფექტურობა
Y	გამოსავალი
Φ	ფოტონების გამოსავალი
Ψ	წყლის პოტენციალი

ჯიოჯიჯი და ბანაყვანის ფანსოიჯი

ჰიფოიჯი SI სისტემის ჰიფოიჯისნათვის

G	გოგა	(10 ⁹)
M	მეგა	(10 ⁶)
k	კილო	(10 ³)
h	ჰექტო	(10 ²)
d	დეცი	(10 ⁻¹)
c	ცენტო	(10 ⁻²)
m	მილი	(10 ⁻³)
μ	მიკრო	(10 ⁻⁶)
n	ნანო	(10 ⁻⁹)

ენეჯია

1 J = 1 N · m = 1 კგ · მ² · წმ⁻² = 1 კგ · წმ = 0.239 კალ = 10⁷ ეიჯი
1 W · h = 3.6 კილოვატი · წმ = 3.6 კილოჯი = 0.86 კილოკალორის
1 MJ = 0.278 კილოვატსაათი
1 კილოკალორის = 1.163 კგ · სთ

წნევა

1 MPa = 10⁶ Pa = 10 ბაინ
1 ბაინ = 10⁵ N · მ⁻² = 10⁵ Pa = 100 კგ · მ⁻² = 106 ეიჯი სმ⁻³
1 ბაინ = 0.9869 კგ · მ⁻²
1 კგ · მ⁻² = 1.0132 ბაინ

წყლის ჰიუმოი

φ [MPa] = 0.462 T_{abs} ln = -1.06 T_{abs} log₁₀(100/RH)

$\pi_{20} = 310.7 \log_{10} a_w$ [MPa]

წყლის ფაქტორის აქტივობა $a_w = p_w/p_s = 10^{-2} RH$ [%]

p_w = წყლის მათქილის წნევა [Pa]

p_s = წყლის მათქილის წნევის გაჯეჯი [Pa]

RH = ჰაიის ფაქტორის ტენიანობა

1 osmol კგ⁻¹ = 0.00832 T_{abs} [MPa]

წყლის სვეტიფიქი მასა (p)

აბსოლუტუი სიმიჯი 4⁰C-ზე = 0.9999 გი სმ⁻³

აბსოლუტუი სიმიჯი 20⁰C-ზე = 0.9982 გი სმ⁻³

წყლის ფანსოი

ენენის ნაჯეი = მილი წმ⁻¹; კგ სთ⁻¹; მ³წმ⁻¹

ნაჯეი = მილი მ² წმ⁻¹; მ³ მ² წმ⁻¹; მ წმ⁻¹

წვენის ნაყადის სიჩქარე = მ სთ⁻¹

ჯერუსილიტის გამტახიანობა

1 S = 1 Ω⁻¹

1 S მ⁻¹ = 10 მS სმ⁻¹

1 mmhos სმ⁻¹ = 1 მS სმ⁻¹

კონცენტრაცია

1 ppm = 10⁻⁶ მოლი მოლი⁻¹; 1 μ გი გი⁻¹

1 ppm = 10⁻⁹ მოლი მოლი⁻¹; 1 μ ნანოგის გი⁻¹

გაზთა ცვლა

1 გი CO₂-გაზთა ცვლა ≈ 0.73 გი ო₂-გაზთა ცვლა (RQ[CO₂/O₂] = 1)

1 გი O₂-გაზთა ცვლა ≈ 1.38 გი CO₂-გაზთა ცვლა

დიფუზიის კოეფიციენტი D_{CO₂} = 0.64 D_{H₂O}

დიფუზიის კოეფიციენტი D_{H₂O} = 1.56 D_{CO₂}

0.03%_{vol} CO₂ = 300 μl l⁻¹ = 282 μbar = 28 Pa CO₂ ჰატირადული წვევა

1 μl l⁻¹ = 1.963 μ გი CO₂ l⁻¹ (1013 მბარის წვევაზე და 0^oC-ზე)

1 ppm CO₂ = 1.83 მბ მ⁻³ = 41.6 μ მოლი მ⁻³ = 0.101 Pa (20^oC-ზე და 101.3

კლPa ჰატირის წვევაზე)

1 მბ CO₂ გი⁻¹ (მზილი წონა) სთ⁻¹ = 6.3 μ მოლი CO₂ გ⁻² წმ⁻¹

1 მბ CO₂ გმ⁻² სთ⁻¹ = 0.028 მბ CO₂ მ⁻² წმ⁻¹ = 0.63 μ მოლი CO₂ მ⁻² წმ⁻¹

1 მბ CO₂ მ⁻² წმ⁻¹ = 36 მბ CO₂ გმ⁻² სთ⁻¹ = 22.7 μ მოლი CO₂ მ⁻² წმ⁻¹

1 μ მოლი CO₂ მ⁻² წმ⁻¹ = 0.044 მბ CO₂ მ⁻² წმ⁻¹ = 1.58 მბ CO₂ გმ⁻² სთ⁻¹

1 მბ H₂O გმ⁻² სთ⁻¹ = 1.54 μ მოლი H₂O მ⁻² წმ⁻¹

გამტახიანობა

1 მოლი მ⁻² წმ⁻¹ ≈ 0.024 მმ წმ⁻¹ (20^oC-ზე და 101.3 კლPa ჰატირის წვევაზე)

1 მოლი H₂O მ⁻² წმ⁻¹ = 0.446 T₀/T_{abs} P/P₀ სმ წმ⁻¹

T₀ = 273 K; T_{abs} = აბსოლუტური ტემპერატურა [K]

P₀ = 1010.3 კლPa; P = ატმოსფერული წვევა [კლPa]

ფიგურასა

1 გი მზილი მასა მ⁻² = 10⁻² ტ ჰა⁻¹

1 გი მზიანი მზილი მასა ≈ 0.42-0.51 გი C ≈ 1.5-1.7 გი CO₂

1 გი C ≈ 2.2-2.2 გი მზიანი მზილი მასა ≈ 3.1-3.4 გი CO₂

1 გი CO₂ ≈ 0.59-0.66 გი მზიანი მზილი მასა ≈ 0.27-0.30 გი C

ერთეულები და ბალანსის ფაქტორები

ხაზიანა

$$1 \text{ J } \theta^{-2} \text{ W}\theta^{-2} = 1 \text{ W } \theta^{-2} = 1.43 \cdot 10^{-3} \text{ ჯა. ს}\theta^{-2} \text{ წ}\theta^{-1}$$

$$1 \text{ ჯა. ს}\theta^{-2} \text{ წ}\theta^{-1} = 698 \text{ J } \theta^{-2} \text{ წ}\theta^{-1}$$

$$1 \text{ ჯა. ს}\theta^{-2} = 0.04186 \text{ MJ } \theta^{-2}$$

$$1 \text{ მოლი ფოტონი} = 1.8 \cdot 10^5 \text{ J } (\lambda = 650 \text{ ნმ})\text{-დან } 2.7 \cdot 10^5 \text{ J } (\lambda = 450 \text{ ნმ})\text{-მდე}$$

გადაყვანა (გამზავლება)	W θ^{-2} (ფაჩ)	პლექსი (400-700 ნმ)
	μ მოლი ფოტონი θ^{-2} წ θ^{-1}	μ მოლი ფოტონი θ^{-2} წ θ^{-1}
ღოს სინათლე (შხანი ღლე)	4.6	18
ღოს სინათლე (გაბნეული სინათლე)	4.2	19
პლოტენუი ნათუხა	4.6	14
თუთიი ფლოუესცენუელი ნათუხა	4.6	12
ვახუჟუბის ნათუხა	5.0	20

McCree (1981) მიხედვით

ტემპერატურა

აბსოლუტუი ტემპერატურა T_{abs} : Kelvin [K]

ფაჩეობითი ტემპერატურა: Celsius [$^{\circ}\text{C}$]

ღოს საათუბის საშუალო ტემპერატურები:

$$TD = 0.5(T_{\text{max}} + T_{\text{min}}) + (T_{\text{max}} - T_{\text{min}})/3? \text{ (Milthorpe \& Moorby, 1979)}$$

$$TD = 0.29 T_{\text{min}} + 0.71 T_{\text{max}} \text{ (Gouderiaan \& Laar, 1994)}$$

$$\text{ღამის საშუალო ტემპერატურები: } TN = 0.25 (T_{\text{max}} + 3T_{\text{min}})$$

უთუელებისა და გადაყვანის ფაქტორების მესახუბ ნინფოხმაცია იხ. შუბღუბ შოშობუბი: Sestak et al. (1971), Slavik (1974), Incol et al. (1977), Savage (1979), Hall et al. (1993), Salisbury (1991; 1996), Nobel (1999).

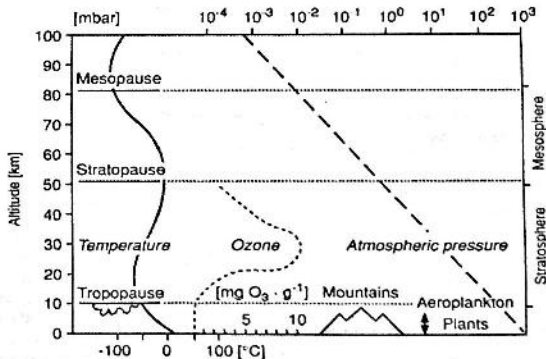
1 მცენახეთა ბაიომი

მცენახე ედამინაზე ახსებობს თითქმის ყველა, მათ შიხის ზღვებსა და შიდა წყალატეუბში; ხმელეთზე მცენახე უდაბნოებში და ყინულოვან სივრცეებზეც არ გვხვდება. შიხეუც გეოლოგიუ ნახსენში ხმელეთის პიხველი მცენახეები აღმოჩნდნენ სამყაროში, რომელიც წყლის, ჰაეხისა და მთის ქანებისგან შედგებოდა. მათი საახსებო გახეშო ატმოსფერო, ჰიფოსფერო და ლითოსფერო გახდა. მოგვიანებით შეეხელი მცენახეული საფხის ქვეშ მიუხომიგანიზმებისა და ცხოველების მონანიღობით მცენახეებისათვის აუცილებელი სუბსტრეტი – ნიდაგი ნახმოქმნა.

1.1 მცენახის სასწრაფო ბაიომი

1.1.1 ატმოსფერო

ბომბელი გახეშოს ყველაზე სენსიტივი ნანიღა ატმოსფერო – ჰაეხის თხელი

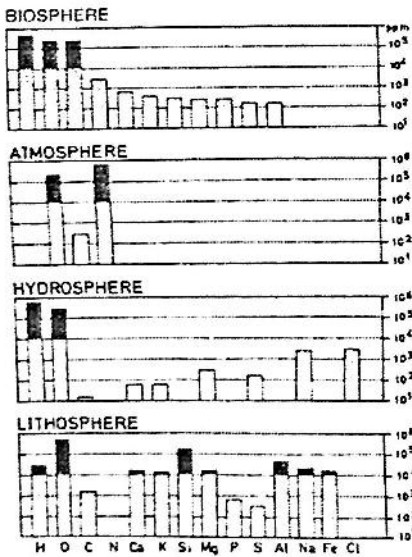


ნახ. 1.1 ატმოსფეროს სტრუქტურა (Hackel, 1990)

გახსი, ხომელცივ გახვეულია ედამინა (ნახ. 1.1). ედამინის ჰაერის გახსი მცენარეებს ამჩაგებს ნახშირბადის და ფანგბადით და მთანთქავს სითქველისას ნახშირბადი წყლის მითქვეს. ბიოსფეროში მთლიანად და უკიდრე ატმოსფეროში, ჰიქმოსფეროში და ლითოსფეროში ბიოსფეროს განწილების ზოგადი კანონზომიერებანი მოცუბულია ნახ. 1.2.

ჰაერის განწყვეტილი მოძიამბა მისი შემადგენლობის შედომობას უხევეცუცოფხ. ჰაერი 78 მოცულობითი % აზოტის, 21 მოცულობითი % ფანგბადის, 0.035 მოცულობითი % ნახშირბადისაგან, ატეოთვე მცოიხე ხარდენობით წყლის მითქვისა და უთოღობილი გაზებისგან შედგება. გახდა ამისა, ჰაერი შოცუავს გაზისმაგვასი და მყახ გამაქქყიანებულ მინახეებს, უნიხველეს ყოვლისა გოგოიქის, მხვანგს, აქოლად აზოტოვან ნოვოთეხეებს, ჰალოგენებს, მტვეხსა და ქვატელს.)

მცენახეები უხებიან ატმოსფეროს ქვედა ფენას – ტომოსფეროს (ჰაერის გახსის "ამინდის ზონას"). თვით მოსაზღვიე ხაოონებში განსხვავებული შეიძლება იყოს ამინდის ახა მხოლოდ ხანმოკლე მოვლენები (უცაბელი წვიმა, ქექა-ქეხილი, ქახის დაქოლად), ახამედ უქო ხანგაძლივი მდგომახეობა (წვიმის ან ყინვის ჰეიოღებო), ატეოთვე ელიმატის ხასიათი (საშეალო მდგომახეობა და ამა თუ იმ ადგოლას ამინდის ჩვეულებივი ხეიოში). ადგოლის თავისებულების, მცენახეულობის შეაეულობის, სიმალისა და ტიპის შესაბამისად განსხვავებული ფახოომის ტეიოტო-ხიებზე განსაყუთეული ელიმატეი ჰიომბები ყალიბდება (ეოთი და იმავე მახეო-ელიმატის ტეიოტოიის ფახელებში გამოიყოფა განსაყუთეული მიქოელიმატის მონახეუთები; ეს შეიძლება იყოს, მაგალითად, ხომელიმე ფეიქომბის, მცენახეული თანასაზოგადოების მიქოელიმატი, ატეოთვე ჰაერის სასაზღვიო შეუების მიქო-ელიმატი ნოდაგის ან ფოთლების ახლოს. ამგვახად, მცენახის ნანელებზე, ხმ-

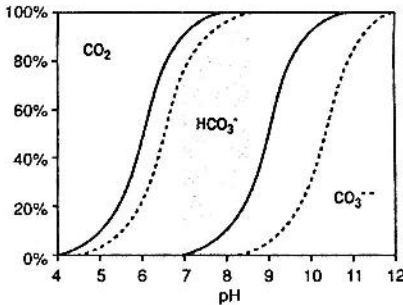


ნახ. 1.2 სხვადსხვა ქიმიური ელემენტის ატომების (ატომი/მილიონ ატომზე) განწილება ბიოსფეროში, ატმოსფეროში, ჰიქმოსფეროსა და ლითოსფეროში. მხვინდატის ლეიდი ლგახითებლია. მაგალითად, H, O და N ნახშირბადიწილია ყველაზე დიდი ჰომოლოგიით: 4.98×10^5 ატომი ყოველ მილიონ ატომზე; ე. ი. მათი შეფახება შეადგენს ყველა ატომის დაახლოებით 50% (Deevey, 1970)

ღობც განლაგებულია ღია საპაეხო სივსეში, გავლენას ახდენს შხის ხადიაციის, ტემპერატურის, ტენიანობისა და ქსის დიდი სვლილებები; ამან მცენარეს ზოგჯერ შეიძლება მნიშვნელოვნად ავნოს.

1.1.2 ჰიქსონფეხი

ჰიქსონფეხის მიუკუთვნება: მთელი უხამაზახი მსოფლიო ოკეანე (ხომელსაც დედამიწის ზედაპირის 74% უქიხავს), გამდინახე და მდგახი შიდა წყალსატევები (მდინახეები, ტბები) და, ბოლოს, გიუნის წყლები. წყალი მოიპოვება ატმოსფეროშიც ღებლებში; წისლისა და წყლის ოხოქის სახით/მსოფლიო ოკეანე – წყლის ეს გიგანტური მოსვლობა ახის უნეხიისა და წივთიუებების განუხაზოქილად დიდი ხეზეხვეახი და, ამავე დროს, გეოფიზიუეხი და გეოქიმიუეხი ჰიოცესების მასტაბილიზიუებელი ფაქტორი.



ნახ. 1.3 ნახშირბადელი სისვეების pH ზღვისა (უწყვეტი ხაზი) და მცენარე (პუნქტი) წყლებში. დამტკიხიელი ახე: pH-ის საშუალო მონაცემები ზღვის წყალში (Ott, 1988). ოქიონაის ღეხიზე ნარევენბია CO₂-ის და CO₃²⁻-ის ჰიოცენტი.

სხილი 1.1 წყალში CO₂-ისა და O₂-ის სხნდობა (μM) და მოსვლობითი უონცენახაცია (%) სხვადსხვა ტემპერატურაზე. ჰეხის პახიადიხი წნევა: 35 Pa CO₂, 21 kPa O₂ (estak et al., 1971).

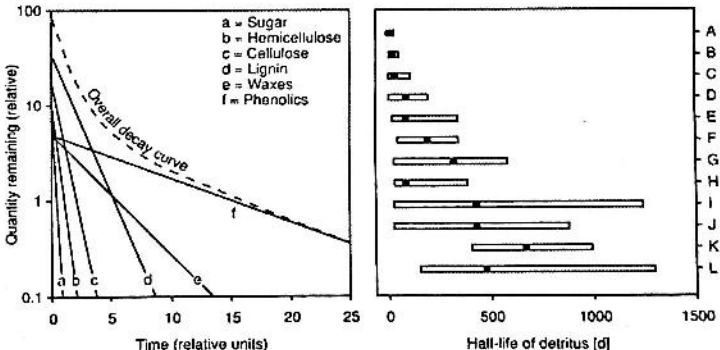
ტემპერატურა	ნახშირბადი (CO)	დიოქსიდი (μM)	წანბადი (%)	დიოქსიდი (μM)	2/CO ₂ (%)
0	26	0.059	458	1.02	17.6
10	18	0.041	356	0.79	19.8
15	15	0.035	318	0.72	21.2
20	13	0.030	291	0.66	22.4
25	11	0.026	263	0.59	23.9
30	9	0.023	245	0.55	27.2

ნახ. 1.2). ლითოსფერო ნვითიეხებებს უცვლის ჰიგროსფეროს, აგებული გამოჰყოფს გაზებს და სხვა ნვითიეხებებს (მაგ., ვულკანის ამოფრქვევისას) ატმოსფეროში, მაგისმ, უპიზველეს ყოვლისა; ლითოსფერო საწყისი მასადა ნიდაგის ნაშროსაქმენდა.

ნიდაგი ახ ახის მხოლოდ ლითოსფეროს ზედაპირული გაფხვიეხებული ფენა: ის მინეხალეი და მიგანელი ნვითიეხებების გახდაქმნისა და შეიუვის ჰიოდექსია. ნიდაგი ცოცხალი მიგანიზმების მონანილეობით ნაშროქმენდა და მისი ჩამოყალიბება გახემო პიოზებზეა დამოკიდებული; ნიდაგი განუწყვეტლივ იცვლება: იხედება, მომნიფდება, შეუძლია დაბეიდეს და განადგუდეს. ფიზიკი და ქიმიკი გამოფიკვისას მთის დედაქანიდან განუწყვეტლივ გამოთავისუფდება მინეხალეი ნვითიეხებები, ამავე დროს იხინდება მცენახეული და ცხოველეი ნაჩენები და

ცხილი 1.2 ნიდაგი მიონების მიმოცდა (Jeffry, 1987; Kuntze et al., 1988)

მიომივცელი	ზედაპირის სპეციფიკი ფაიო (მ ² გ ⁻¹)	კათონების ცვლის უნაი (კგ ⁻¹ უქვიკაღ.)
Al და Fe ნყაღი	25-40	0.03-0.05
გახხილი მუსიეხები		
კალინიკი	10-20	0.03-0.15
ილიი	100-300	0.2-0.5
უქმიკელიკი	600-800	1.2 (8)
მიონთმიოლიონიკი	700-1200	0.8-1.2 (10)
უქმების სეხსტანეიკა	800	1.5-5



ნახ. 1.5a,b დეკიციის დამის დრო. a საფერის სხვადასხვა მიგანელი ყომპონენტების დეკვირის დრო (ჩაპმან, 1976). b დამის ხანძილიკობა. A მიუხონყადმცენახეები, B მყენაი წლის მცენახეები, C ქაობის მცენახეები, D მაუხონყადმცენახეები, E ზოვის მცენახეები, F მაიყვლოენები, G იხილები, H მაგხეი ყვის მცენახეები, I ჟოთოლიმცენი სეების ჟოთილები, J ბუჩქების საფერი, K წინვოენების წინვები, L მახადმწვანე სეების ჟოთილები. მაიი ნეიკილებით აღნიშნულია საშოალი მიონაყებები (Enriquez et al., 1993)

ბაღი ახლებების ერთობლიობა) შემოსაზღვრული ვინჩო შიგე ატმოსფეროსა და ციოტოსფეროს მოხის. ატმოსფეროში ბიოსფერო 70-100 მ-ით იჭიბა, ხოლო ნი-დაგის ფენა, სადაც ფესვებია განდაგებული და ცხოველები და მიკრომორფიზმ-ბი ცხოვრობენ, სედი ჩამდენიმე მეტრი სიღრმეზე ვიყვლება. ბიოჰეოსფეროში ყველაზე მეტად დასახლებული წყლის ზედა, ატმოსფეროში ფენა, 100 მ-ზე უფრო სიღრმეა ერთმეტივად მხოლოდ ცხოველებისა და ჰეოლოგიური მი-განობების ცოცხალი სედიმენტების სახეობა ცხოვრობს. ხოლოც ბიოსფერო-ფეროში, ასევე ბიოჰეოსფეროში გამოჩენილი მნიშვნელობა აქვთ მცენახეებს: ფო-ტოსინთეზის საშუალებით მათ ძალიან ათვინსონ და დაგვირვონ ყოველსავე სიღრმეში მომდინარე ვენეტივა – მზის სხივების. ცოცხალი მიგანობების მთელი მასის (ბიომასა) 99%-ს მცენახეების მასა (ფოტოსინა) შეადგენს. ცოცხალი მ-სის უხარბახარი დაგვირვების წყალობით მცენახეული საფარი ნივთიერებათა ნი-ბივების მასაბილირებული ფაქტორია და მეტად ახლებით გავლენას ახდენს კლი-მატზე.

კეჩინი უკონსტრუქციონილი ციოტოსფერო ვოცევიკს ეკუთვნის, ხოლო მისი განსაზღ-ვება – ტენსიონი. ვენებეჩის განმატებით, უკონსტრუქციონი ახის ცოცხალი ახლები-სა და მათი საბინადგო ახარბახარი გავრცელების ერთობლიობა, ხომდენაც გაჩევილი ხარისხამდე გააჩნია თვითიგედაციონი უნაჩი; უკონსტრუქციონი უნა მიგანობების თანასაზოგადოება ჰელს გაჩევი მიხობები.

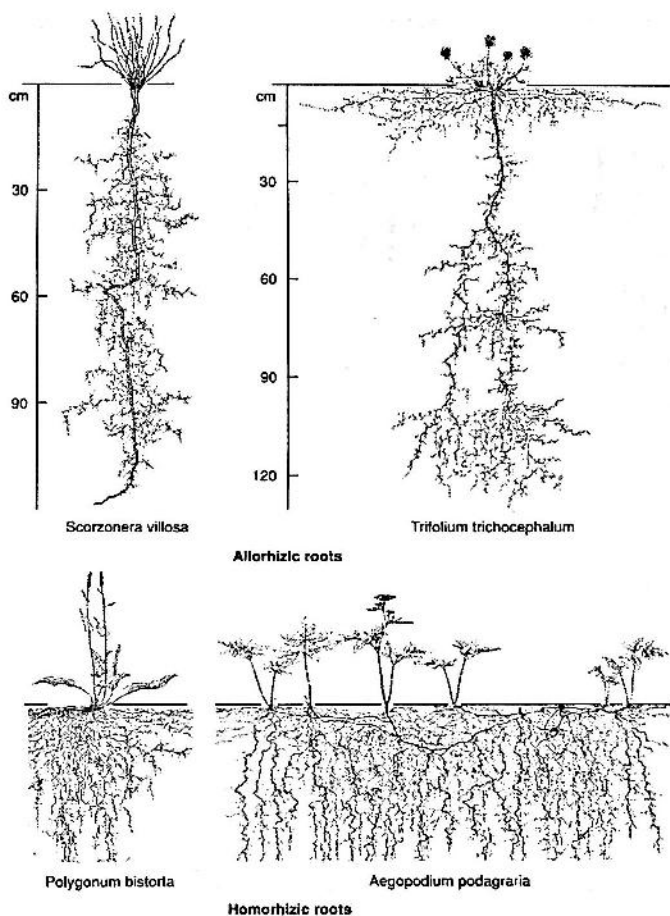
უკონსტრუქციონი განსაზღვრული სიღრმე უჩივით და ბიოსფეროში ჰედი მოზა-კის ქმნიან. უკონსტრუქციონი, მადალითად, ტევი, მედეო, ტა ან ზოვა. განმობიმიტი-ბები, ხომდენიც ყველა ამ და მსგავს უკონსტრუქციონი მოქმედებენ, ეთინიჩი მთლიანად ბიოსფეროსა და ბუნებეჩი უკონსტრუქციონისთვის, აჩევითვე ისეთი ხე-ლოცენიჩი სისტემებისათვის, ხომოჩიყა აჯახივიში, ან ყოველსავე ხომდელი ად-მანებევიში.

დამოუკრებელი ფენეკონსტრუქციონი უნაჩის მიქონე ყოველი უკონსტრუქციონი შეგება სედი ცოცხალი ბიოსფეროში ყოველი უკონსტრუქციონისა და სახომოცე-ბისაგან. მათ მოხის შეიძლება ჩახიული ნიოს ყონსტრუქციონი ჰევი. ჰიხვილიც უკონსტრუქციონი ახის აჯოკოფოცევი მიგანობები, ხომდენიც ახარბახარი ეკ-მენტები მიგანედი ნეჩითა ფოტოსინა და აჯახიყა, ისინი უფრო მალე ვენეგეტივილი საფეხეზე აჯავთ. მენანე მცენახეები და ზოგევითი ბეკეჩი ფო-ტოსინთეზის გზით (მზის სიღრმე ვენეგევილი გამოყენებით) ნახმიჩიყანგისა და წყლისაგან ქმნიან ნახმიჩიყებებს – გამოსავალი მასალის შემდგომი სინთეზისათ-ვის; სხვადასხვა მიკრომორფიზმები ამისათვის იყენებენ ვენეგევილი, ხომდენიც მიენედევი ნივთიერებათა ვანგვის ებევიგონელი ეჯევილისას (ქეოსინთევი) თავისუფლებს. ყონსტრუქციონი (ანე მომბევიგებები) ახის ჰეოლოგიური მიგანობები, ხომდენიც უკონსტრუქციონი ანე სხვა მიგანობითა შემევიტობი ახარბახარი უკონ-სტრუქციონის მივი სინთეზივილი მიგანედი ნივთიერებებით იჯებებიან. ყონსტრუქციონის მიეკუთვნება, ეპივილებს ყოველსა, მცენახევილი ცხოველები და მენე-ხეთა ჰახარბახარი. მცენახევილი ცხოველებით იჯებებიან მკაცრებები; მიხვი ამ ვენევი ცხოველებს ეთ თავის მიხვი ჰევი ჰახარბახარი. სახომოცევილი (ანე ეკ-სტრუქციონი, დამედევილი) ახის მიგანობები, ხომდენიც მცენახეული და ცხოველი ნამის საწყის ახარბახარი ნივთიერებათა ცონედევი ხინნან. ამათ მიეკუთვნება ემთავიყად ბეკევილი და სოკოები, აჩევითვე ნიდაგის ცხოველები. სახომოცე-ვილი მცენახევილი ცხოველებსა და სხვა ყონსტრუქციონისათვის ეთად შეიძლება საევი-ბად გამოიყენოს სხვა მიგანობებმა; ამ შემთხევიში, ისინი მეოხად უკონსტრუქციონის ხომდენი თამამობენ. აჯახიყა, ეთი და იგივე ინევივილი (ეჯების ჰევი-ში მისი მდომევიტობის მიხევიტ) შეიძლება ნიოს მეოხად უკონსტრუქციონი, ყონსტრუქციონი ან სახომოცევილი.

ტემებს ჰმოყვებულ ეკონსტემებს უნოებებს. ჰმოყვებულ ეკონსტემის ნომშია ტომოკული ხელელებელი ტყე, სადაც მცენახებში ბუჯი მოგანელ ნოვოიუებებს ქმნან, მაგჰამ ამ ნოვოიუებების უმეტესი ნაწილი ნიებუწეწაში უხოვება და უბნეჩადიზადიას ქვემდებახება. ნახშიზბადელი და მონეჩადლი ნოვოიუებების ბადანსუე საუბიოსას ეს საუბოთი დანეჩილებით იქნება განხილელი. თავდაპირველად ახადგახედა ეკონსტემები ახახელსახელი ზემოქმედების მიმართ მტომბობახე, ახასტობილქინი ახიან. გაანწინათ ხა მცლიე ბომბასა, ისინი ვუი ავლებენ მთელ ხელმინსანვდომ სიუხეს, მაგჰამ მათი ბომბასის მატების სიწახე მალადია. ასეთი ეკონსტემები ჰმოქვებულ ეკონსტემებია. მომწიფების უვადობახე მათი ნამატი განმონსანწიებულ ნიებუწეწასთან შესაბამისობაში მოდის და ჰმოქვებულ ეკონსტემა თანდათანობით გახდოქმნება ჰმოყვებულად. თვითუგვლაციის ნეკლობით მასის ნამატი და ეკონსტემის ცადეული ნეწიების გავსებება ახად ყოვრეთის ფუნქციური მთელსანწიად დაქვემდებახებული და ჰმოვლაციები უსახელოდ აღახ იწებებან. ბოცენოზის შეგებებობა, თვითუგვლაციის მისეული უნახი შიოდება გადატვითვების (სეხესების) ქვეშ მოუქეს. ასეთი გადატვითვები დაკავშირებულია ეხოებით, თუმცა მნიშვნელოვან მოვლენებთან – ისეთებთან, ხმოკიბილცა ნეადიგობები, ზვავები, ყინვები, ხანძხები, გვლცა და ჰახახიგების შემოსევა; შესაძლებელია მავნე ფაქტორების ხანძხილივი ზემოქმედებაც, მაგალითად, ჰეჯიოსა და ნეადსევეების დაბინძურებისას და გადაქახებული საშუენეო გამოყენებისას. ეკონსტემები სახეობივი შემადგენლობის, სეხეუქიოსა და განმონსანწიებლობის შესაბამისად სეხესელი დატვითვების მიმართ მტეგადობის სხვადსხვა სახისს ავდენენ. ელენეიგის მიხედვით, ეს მტეგადობა მით მალადია, ხაც უმეო ნეადებდ მტეგადობახე ეკონსტემის სეხესელი ფაქტორებისადმი.

ეკონსტემის შემადგენლობაში შემავად მოგანწიებებს შოხის ახსებობს ახა მხოლოდ ტომოკული-უნეჩეკული უხითიუობები. ეკონსტემში ადგილი აქვს ნახიგვახ უხითიუთავეშიოსა და უხითიუთადმოკებებებას ბუჯი განსხვავებულ მოგანწიებას და თვით უხით და იგივე სახეობის ცადეულ იწებებებს შოხის. მოგანწიების ეს იწეუფეუენეცა ეკონსტემის მნიშვნელოვანი მასტობილწებელი ფაქტორია. იწეუფეუენეცა ხელს უწყობს ან ეწინააღმდეგება ამა თუ იმ სახეობის განვითახებას, გავსებებას და გამახვებას ბოცენოზის შიგნით, ან მის საზღუებებს გახეთ. დაებითი ბოცუქი ფაქტორიბია: დამატეუქიანებები, თესლისა და ნეკოფის გამავსებებები; სიმბოზი მიუხომოგანწიებებთან; მოხახიოს დეცა ასაკოვანი მცენახის მიუი ხადაციოს, გადახეუბისა და გადაცივებისადან. დამატეუქიბული მოქმედება გაანწინა მცენახების უწეუქენეცას სინათლის, ნეცისა და საყვები ნოვოიუებებისათვის და, გახდა ამისა, მოგანწიების გამდეუნანსა და დათიგუნვას გამოყოფილი ნოვოიუებებით (აღელწათუქი უხითიუობები მეზობელ მცენახუთა შოხის, ანტიბოზი მიუხომოგანწიებებს შოხის) და ჰახახიგობს მთელი მისი ნახიგვახობითა და გამოვლინებებით (მაგ., მცენახე-მასბინდის ნეცის ბადანსის დახლვევა ისეთი ნახეუქად ჰახახიგის მიუი, ხმოკილც ფითიხა).

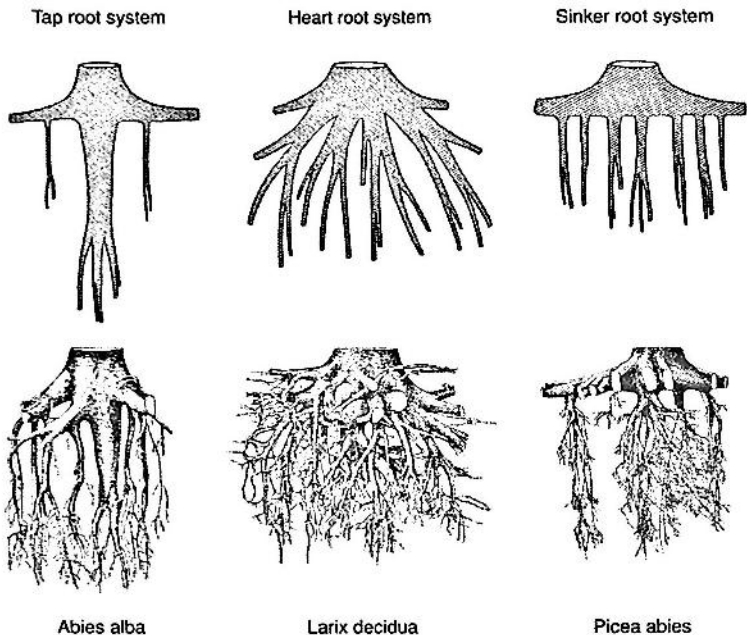
ხმოკილც ყვად სხვა ცოცხალი ახება, ადამიანი ახის ბოცენოზის გახეომი პიომბებუე დამოკივებული ნეწი და გახეომ ფაქტორი იმ ეკონსტემის დანახენი მოგანწიების მიმართ, ხომელცილც ახსებობს. მაგჰამ საქმე მხოლოდ ასე ახა. ადამიანი, ხმოკილც გონივი ახება, თავისი უკლებელი განვითახების ნეკლობით მოგანწილი ბოცენოზების ვიწხო საზღუებებდან გამოვიდა და მთელ ი ბოცუქი-მს ევოლუციის მნიშვნელოვან ფაქტორად იქცა. ადამიანი, ხმოკილც ბუნების შეგნებელი და მიხანსწიადელი გახდამქმნელი, ახაწველებივი ეუქეუქობით უხევა ბუნების ჰმოყვებულ და ქმნის ახად, ანთიომოგუნეუი ბოცუქიებს. თუმცა მან თავისი განსაკუთრებული მტეგამახეობა შიოდება ბოცუქადც გამოყენოს: ახე-



ნახ. 1.7 ფესვთა სისტემის ძირითადი ტიპები (Kutschera & Lichtenegger, 1992)

მცირეა. წიდადგის გამომჩობა და მისი ცემუხატუის 4-5⁰C-ზე ქვევით დაწევა ინვევს წიდადგის მიგანისმების აქციობის დაქვეითებას და, შესაბამისად, მიწეხალიწაციის ჰიოცესების შეზღუდვას. ცხოპიულ წვიმიან ცყეებში უწახმანახი ბიომასის დაგიოვების ეითეითი მნიშვნელოვანი მიზეზი სწოხედ მიწეხალიწაციის სირქახეა, ხასაც ხელს უწყობს წიდადგის ცემუხატუისა და სინოტივის ოპტიმალუი მარენებლები.

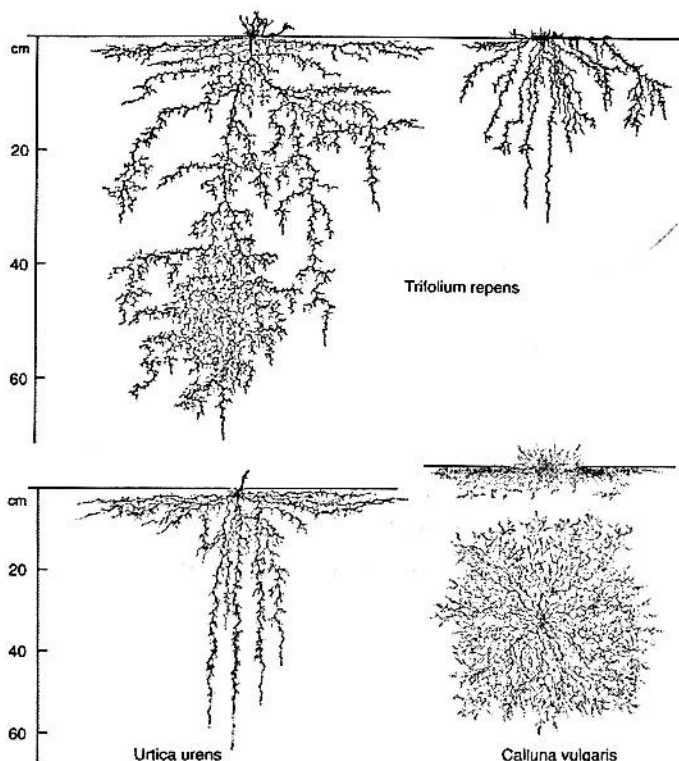
წიდადგებში, ხმილებშიც ფოხების მოყვლობა მცირეა გაზების მიმოყვდა გაძწეღ-



ნახ. 1.8 ზომიერ სახეგედი სუბყენახეთა ფესვთა სისკერის ტიპები. *Abies alba*-ს აქვს განმკობითი ფესვთა სისკემა; *Larix decidua*-ს – გულისებინ; *Picea abies*-ს – წიდაგამი ვეჩიკალუ-ხად ჩამვებელი (Kostler et al., 1968). ტომიკელ ტყეებში და ვანგბადით ლახინ წიდაგებზე სუბყენახეები იკითახებენ მწიფეხისმაგვარ, ძლიერ განსაკვირდაქსელილ და საყენრისმაგვარ ფესვთა სისკეებს (Richards, 1979; Longman & Jenik, 1987)

ბუცის (ნახ. 1.6). ტომიკებში ყახად გამბთახ წიდაგებში მაღალი სუნთქვითი აქტივობის გამო, ვანგბადის შემცველობა მცირეა. ძლიერ დატკეპნილ ან ქახბტენიან წიდაგამში, აგხეთვე ყინვითი დაფახელ წიდაგამში გაზთა მიმოყვლა იმდენად შეფეხხებულია, რომ ამან შეიძლება გამოიწვიოს მყენახელი საფახის ევომაც ყო. წიდაგის ფოხებში ნახშიროხყანგის ყონყენახყათა ხამდენახიმე აღმბაყება ჰახში მის ყონყენახყათს. წიდაგამი CO₂-ის ხაღენობა დამოკლებულია წიდაგის მხგანოზმთს და მყენახეთს ბოლოგოყი აქტივობახზე, წიდაგის საყიქყახზე და მისი აფახყის თვისებეხებახზე, ვეგეტაციის პეხომდზე. გაზების ყონყენახყათა წიდაგის სხვადასხვა ჰომოზომდში განსხვაებელია.

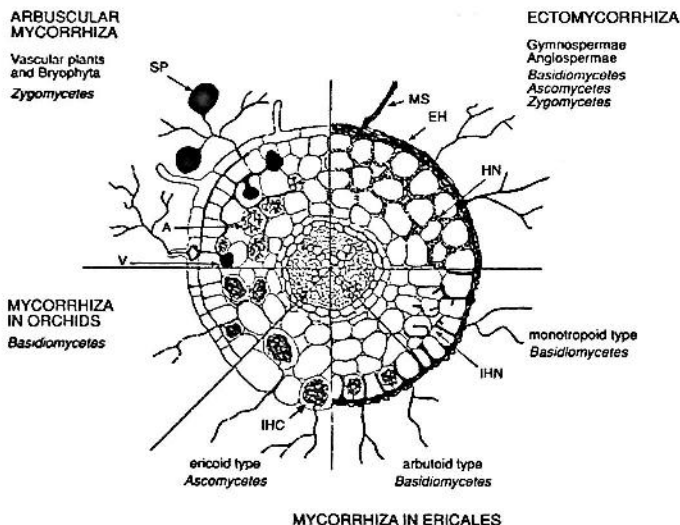
წიდაგის ზედაპირიდან აყომსეფიომი CO₂-ის გამოყმეღის პიოცესს წიდაგის სუნთქვა ეწოდება. ის, აგხეთვე, ედდადა დამოკლებული ნახშიროხყანგის პახყალეხი წენყის გხადენყებუ და წიდაგის ზედაპირზე ჰახის ფენის მოძახობახზე, წიდაგის სუნთქვაზე ძლიერ ზეგავლენას ახდენს ტემპეხაყეხა, ხოლო ყითსა და იმავე ტემპეხაყეხის პიომბებში – წიდაგის ტენიანობა. ზომიერ სახეგედი ტყის წიდაგის სუნთქვის



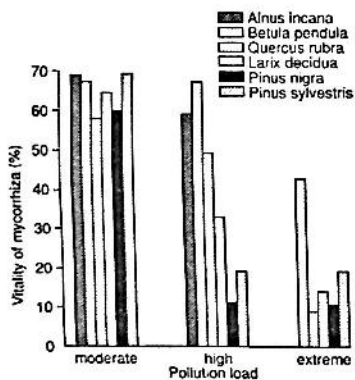
ნახ. 1.9 ნიდაგის გავლენა ფესვთა განაწილებაზე: *Trifolium repens* ქიშნახ-თიხნახ ნიდაგში (მახცხენა სუხათი) და თიხნახში (მახვვენა სუხათი); *Urtica urens* თიხნახ ნიდაგში, ხადყ აზოკით მღიძახი ზედა შიჯა; *Calluna vulgaris* მხანელი ნივთიელებით მღიძახ ნიდაგში (ზედა სუხათი - ჭიღში, ქვედა სუხათი - ვეჩიჯალეი ჰიოქეჯაში) (Kutschera, 1960; Kutschera & Lichtenegger, 1992)

ინტენსივობა 0.1-0.5 გი CO_2 მ²სთ⁻¹ შუადგენს, ხოლო მღეოს ნიდაგისა - დაახლოებით 1 გი CO_2 მ²სთ⁻¹. სიხოკიედი ცყეების ნიდაგის სუნთქვის ყველაზე დიდი მაჩვენებლები (1-1.2 გი CO_2 მ²სთ⁻¹) აღიიოცხება წლის ტენიან პეიოღებში. ნიდაგის სუნთქვის უმციხესი მაჩვენებლები (0.05-0.2 გი CO_2 მ²სთ⁻¹) დამახასიათებელია ქვიძახი და ტენიხის ნიდაგებისათვის [225].

ნიდაგში ნივთიელებათა ცვლა მცენახუს, მიუხიომხანინიხებუსა და ახამიჯანელ კომპონენტებს შიხის ყველაზე ინტენსიუჯად ფესვთა ახეში, კეიძოღ ფესვის ზედაპირზე მიღიძახიხობს. ფესვში შიინივება წყალი და მასში გახსნილი ნივთიელებანი, ხოლო ინიხიეხიედი უქიელებიდან გამოიყოფა ფესვის გამონაყოფები და დამის ახიედეკები. ფესვის ფუხიის ინდექსი (RAI) იანგახიხება ხოგოც ფესვის ფუხიიში (m^2) ნი-



ნახ. 1.10 შიშისებრი სხვადასხვა ტიპის სეპტული გამოსახულება (Gianinazzi & Gianinazzi-Pearson, 1988)



ნახ. 1.11 სხვადასხვა ხის ფესვის ცოცხალი შიშისებრი ნივთიერების (%) ინტენსიური მთავი დამაბინძურებლების გავლენა (Kowalski, 1987)

ადაგის ფაზისი ქიორულზე (მ²). ასე, მაგალითად, ზომიერი სასაყურში ეს მაჩვენებელი ახადგანხდა ფოთლოვანი ხეებისთვის 0.6-2.4 ფაზებში, ხოლო წიწვოვნებისთვის - 0.05-0.1; შეესაბამება ნივთიერება RAI 10-ის ცოცხალი, სეპტული ზონის ბუჩქნახეებში

კი 2-4-ის [104, 125]. ფეხვის გაფხვლება და სიბმნიე, პიხველ ყოვლისა, დამოყლებუ-
ლის ამ თუ იმ სახეობის ფეხვთა სისტემის მოხელმოგოი თავისუბიეებზე (იხ.
ფეხვთა კიბები: ნახ. 1.7 და 1.8) და ვახიებს წლის განმავლობაში: იხილება გაზაფ-
ხელზე ან წვიმიან სეზონში და მტოხდება ვეგეტაციის პიხიოდის ბოლოს, წინდაგის
თავისუბიეებანი (pH, მიწხალეი ნოვოიეებათა და წყლის შემყველობა, აეხაცია,
წინდაგის სიღიშე, წინდაგის პიხიონონკები და სხვ.) ძლიეი მნიშველოვანი ფაქტოი-
ბია, ხომიბიეც განსაზოვხავენ ფეხვთა გაფხვლებას (ნახ. 1.9).

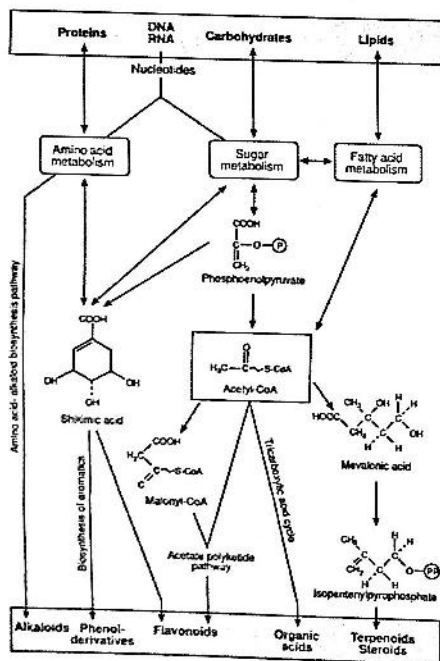
სმიხად ქიქილოვან მყენახეთა ფეხვებზე სახილება მიყიხიწული სოყოები და აგო-
ლი აქვს სიბიბოწხეი ქოთიეოობას. სოყოები ასეეი და ათასეეი ხეიდან ფეხვთა შემ-
წოვ ზედპიხს. მყენახეთა ელი უშიავლებობა მასპინძლიე ასეთი ფეხვთა სოყო-
ბისა. ცნობილია მიყიხიბიბოყიხიპიის მხავალი ფიხიბა (ნახ. 1.10). ყველაზე ფაქიოდ
გაფხვლებულია მიყიხიბის ვეხიეული-ახბესეული (VA) კიპი. იგი გვხვდება მხავალ
მეიქინან და ბალახოვან მყენახეში, აეხეთვე გვიბიხასა და ხავსში [208]. მიყიხიბის
ახბებობისას მძივე შევალბის შეთვისება იხილება და მასპინძელი მყენახე უვეთ
მხავალება, მაგალითად, ხიწილი, თემაც ეს ხელს უწყობს აეხეთვე კოხიეული ნოვოი-
ეებინს (მაგ., კადმიუმი, ყვირა) შეთვისებასაც. მეიხეს მხივ, მიყიხიწული სოყოებს,
მესწვეთ უწახი უქიელის ეეღის კომპილეებში დაბან მძივე შევალბი და შესახიღონ
ქოთევიხი დამყველი ბეეეიხის ფეწეცია. ფეხვისა და სოყოების სიბიბოწხეი სეწსიეიხია
მეავე გამონაყოფების მიმახით. ასე, მაგალითად, წინწოვებეი კახეავე თავინათ მიყო-
ბიონკებს SO₂-ის ზემოქმეებინსას (ნახ. 1.11). ამიკომ მიყიხიწული სოყოები
დაბინქიებელი წინდაგების კახეი იწიეაკოიებია.

1.1.4.2 ბიოქიმიური მყენახეული ნოვოიეებები

მყენახეები ნახიქიწინან მხავალ ნოვოიეებას, ხომიბიეც გაველნას ახვენენ
სხვა მყენახეებზე, მიყიხიხიგანინებებზე და ცხოველებზე. ამ სახის ნოვოიეე-
ბებს ეწოდებათ ეკომონები ან იწოქიმიკაეები [45]. ეკოსისტემაში იხიწი
მნიშველოვან სასიგნალი, გამახიეველ, დამყველ და მხამების მიმახით იწიბი-
ყოხელ ხოღს ახელებენ. ბიოქიმიური მყენახეული ნოვოიეებანი ნახიმაგვენენ
მეიხიადი მეკაბოლიბის საბოლოო პიხიეეებს, ამიკომ სხვაგვახად მათ მეიხი-
ელი მყენახეული ნოვოიეებანი ეწოდებათ. ზოგეიხით ასეთი ნოვოიეების შევალ-
ბიბის სეემა ნაწეეებია ნახ. 1.12. ამ ელასის ნოვოიეებათა მიბიბიღვა მო-
ყველია ცხი. 1.3. მეიხად მყენახეული ნოვოიეებათა ელი მხავალეიხივებდა გან-
პიხიბებელია ეეოეეციის პიხიეესში მყენახეთა აქეიეი კავიხიებით მიყიხიბელ პა-
ხახიეებთან და განსაკუთხებით კონსუმენე-ცხოველებთან. ქვეეეიხი დამყველი ქი-
მიური ნოვოიეებებია (ნახ. 1.13) ახასპეიფიეიეი ფენიღპიხიანის ნახიებეი
(ხეწინი, ეღწინი; ნახ. 1.14), ფენიღის ნახიეებეი (კონვენსიხიებელი კანინებეი)
და ელავონიეებეი.

იწოქიმიური ნოვოიეებათა ხომენობა განსხვავებულია მყენახის სხვადასხვა
იხიგანში, ქსოვილსა და თვით უქიედშიც კი (სეეიეეეიხიელი ეღეეეეებეი, კანინ-
ეიი იღიბიღასეებეი). მათი ხომენობა ცვლებადობს იწიგოგენუნის მანძილზე და
წელიბის განმავლობაში. მნიშველოვანი განსხვავებებეი აღმოეწილია ქოთი ეღისა
და საათის მანძილზეც. ამ ნოვოიეებათა მხავალეიხივებდასა და ხომენობაზე
მნიშველოვანად მოქმეებს მიწხალეი ეეება და სეეეს-ფაქიოიების ზემოქმეე-
ბა (ცხი. 1.4). მაგალითად, სეეესში მყოფი მყენახეები და აზოეით კახეად მომა-

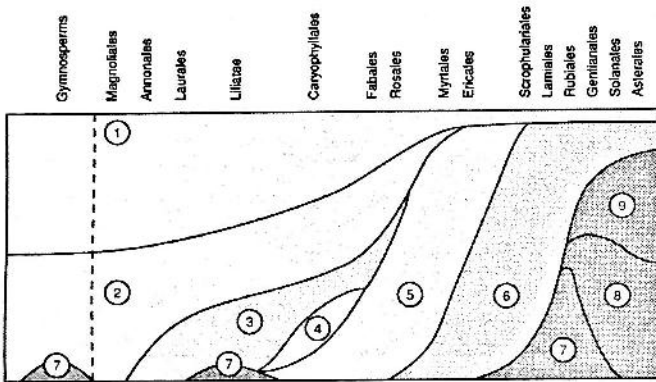
ჩაბეული მცენახეები უჩიველსად სებზიან მწეხების შემოტევის ობიექტები. დამამტევიანებლების მოზიდეა; ზომოქიხია: მცენახეთა ყვავილებისა და ნაყ-ოდეების შეუფილობა და ახომატე ახის მეტად ეფექტუი საშუალბა მცენახეთა მრეი მწეხების, ფიონველებისა და სხვა ცხოველების მოზიდევისა დამტევივის და ნაყოდეის გაუფლების მიზნით (ზომოქიხია). ყვავილის ფეფლებისა და ნაყოდეის ფეფს განაპიომბებს ნანიომბივ ბომბმბხანების ფეფად ნაეითების ნაშთები (კახოქნოოდეები) და უეხედის კედელში ახსებული ფლობაფენები და მეღანიონი, თემცა უმთავრესია უეხედის წენში უხსნადი ბლიკოზიდეების შემცველი ფეფადი ნაეითები. ზომიეთით მცენახეული პიგმენტის (ელავონოოდეები, ბეტაღანიონები, კახოქნოოდეები) სეფექტუია მოყეშელისა ნახ. 1.15. მცენახეთა პიგმენტების ფეფების გხადაცია და ზომიეთით დამამტევიანებელი მოყეშელისა ცხ. 1.5. ყვავილის სხვადასხვა ფეფს განსხვავებული სპექტრის გამოსხივება აქვს, ხასაც სხვადასხვა მწეიი ალოქვამს. ფიონველები კახად ალოქვამენ მქახე ფეფებს და, აეეთვე უღეაიონფეიი სპექტრის გამოსხივებას. ახომატელი ნივთიეებებიც მწეითა, ფიონველთა და ცხოველთა მოზიდეის ფენქციას ასელებენ. ამ ნივთიეებების სუნი განსაკუთრებით მდაფეღება იმ პეიომბში, ხოდეუსაც ყვავილი მზადაა განაყ-ოდეიეებისთვის და ხოდეუსაც ნაყოდეი დამნიფებელია. ახომატელი ნივთიეებების



ნახ. 1.12 მცენახის მეოხად მეჯობლინბში ჩახოელი სინთეზუიი გზების ზომადი სქემა (Schlee, 1992)

ცხილი 1.3 ბიოკლიმატური მუხის მცენარეული ზომიერების მუხავილობა და ეფექტი (Rundel, 1978; Harborne, 1988; Crawford, 1989; Luning, 1990; Henssen & Jahns, 1991; Schlee, 1992; Bennett & Wallsgrave, 1994)

კლასი	მუხავილობა	ეფექტი
ტყელოვნობები		
მონოკუჩხუნები	ბმჩად, ძიხითად ზეთებში	დამახასიათებელი სუნი და გემო
სესაკუჩხუნები	ანგიოსპერმების, განსაკუთრებით Asteraceae-ში, ზეთებში და ხეხინში	მწაჩვ და კომსიკური
დიკუჩხუნობები	ბმჩად, ხეხინში და ლაგუნიში	კომსიკური
საპონიზები	განსაკუთრებით: Solanaceae და Scrophulariaceae-ში	კომსიკური, ანგიოსპერმული
კახუნობები	განსაკუთრებით: Apocynaceae, Asclepiadaceae	კომსიკური, მწაჩვ
კახუნობები	ფაქტად გაჭყლებულია	გამაფუხადებელი
პოლიკუჩხუნები	ლაკიფიტებში	მემკვიდრული მოქმედება
პოლიკუჩხუნები	ხევის წყალმცენარეებში	კომსიკური
ფეროლიზები		
მახვილი ფეროლიზები	ბმჩად ფოთლებსა და კომსიკურად გაჭყლებულ ღიქებში	ანგიოსპერმული, ადლომათიკური, მემკვიდრული
პოლიკუჩხუნები	ხევის წყალმცენარეებში	მწაჩვ
ფეროლიზები	ფაქტად გაჭყლებულია	გამაფუხადებელი
ტანინები, დეფენსიბები	პახუნების უჭიდებში, იგიობდასტებში, ღიქებში	მწაჩვ, ანგიოსპერმული
ღებნომფუხანი ღიქებში	ღიქებში	ანგიოსპერმული, კომსიკური
ახიმეტიკები		
აღალონიზები	ფაქტად გაჭყლებულია ფაქტად გაჭყლებულ ბმჩებში, განსაკუთრებით ფესვებში, ფოთლებსა და ნაყოფებში	კომსიკური, მწაჩვ
ამინები და პეპტიკები	ფაქტად გაჭყლებულია ფაქტად გაჭყლებულ ბმჩებში, განსაკუთრებით ფესვებში და მამახასიათებელი სუნი ყვავილებში	დამახასიათებელი სუნი
კლდეი პოლიპეტიკები	მამახასიათებელი წყალმცენარეებში (განსაკუთრებით: Cyanobacteria, Dinophyceae, Chrysophyceae)	კომსიკური, ანგიოსპერმული
კლინი ახიმეტიკები	ბმჩად გვხვდება პახუნებში	დილი კომსიკური
კლდეი ბიოკლიმატური	მემკვიდრული გაჭყლება (ნაყოფებსა და ფოთლებში)	კომსიკური
ბიოკლიმატური	მემკვიდრული მახასიათებელი	მეფე, მწაჩვ
სხვა მუხის ნაქმები		
კლდეი	ბმჩად (Fabaceae, Rubiaceae, Poaceae)	ადლომათიკური, ანგიოსპერმული
პოლიკუჩხუნები	უმთავრესად Apiaceae და Asteraceae	გაჭყლებულია კომსიკური



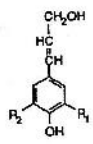
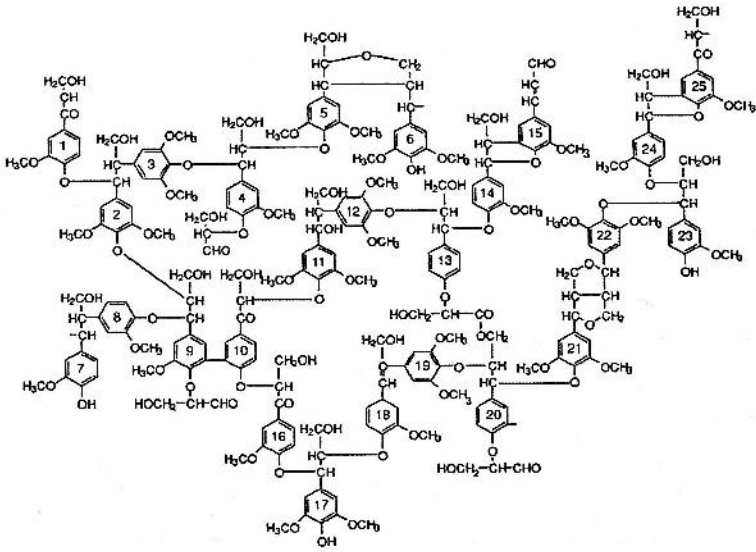
ნახ. 1.13 პრიმიტიული კავშირებში მუქიანი მეტაბოლიზმის ბიოქიმიური პირობების განაწილება. ევოლუციის ყვარობაზე მიოციტის გზას (მუქედ შეფერილი) ენაცვლება მევალონა-ყვარობის გზა (ლურჯ შეფერილი). 1 - ლიგნიტი; 2 - უნდენსიხეული ტანინები; 3 - ნობიქსილონიის აცელოიდები; 4 - ბუტაქსინები; 5 - გალიკანინები; 6 - ინდოლის აცელოიდები და იზოლოიდები; 7 - სუქროზები; 8 - სუქროზები; 9 - პოლიაქტილინი (Harborne, 1988; Frohne & Jensen, 1992)

სუნის სიმძაფრე ყვარებადობის დროს განმავლობაში და მისი დროული ჰიგენი მისადაგებელია ცხოველთა აქტიურობასთან (ნახ. 1.16). განსაკუთრებით საინტერესოა მიქრობების ყვარობა. სხვა უბიოტინური მცენახეების მსგავსად, მიქრობების ყვარული სამეცნიეროა. ყვარულსაფაისი გაზე შიე შედგება სამი უბიოტინური, ხომღებუი ქნინიან უბი. შიეა შიე - გვიჩვინი, შედგება სამი გვიჩვინიის ფუიცილსაგან. მათგან მთი ნააგავს უბიანეთს, ხოლო მესამე სახეშეყვრილია და მას კუჩი ეწოდება. კუჩის ფომბა, სუხერი და გეომეტიხა უბიშეწე-ლოვანეს ხოლს ასხელებს დამამსუქვიხანებელი მწეხის მოზიგვამი. ნეჯსაი, ხომღე-ლიე მოთავსებელია სანექსიეში ანე ეზში კუჩის უბანა მხაიეს, ნახომადგენს მიქრობების მიე მწეხის მოზიგვის დამაკებით საშეალებას. გასაოცაია მიქრობების *Ophrys*-ის გვახის ნახომადგენლების ყვარლის აგებულება, ხომღელიე მწეხის მოზიგვის მიზნით ახეღნს მღედი მწეხის ფომბის, ფეხის, კუქსეკუილსა და, ხაე მთავსაი, სუხერიის (ფეხომონების მსგავსი მოლეკული სუქროზის მქონე სუხერიის განმავლობებელი ქიმიური ნაეიების საშეალებით) სიე იბიყავიას.

აღეოპათის მცენახეთა შიხის უბიოტინობის ისეი ფომბა, ხოლსაე ისინი უბიანეთე მოქმეებენ მათ მიე გამომედი ქიმიური ნეიოეიების საშეალებით [154]. ამ ნეიოეიებებს, ხომღელსაე აღომონები ეწოდება (ცხომონი მავები, ზეიები, ფელოელი ნაეიები, აცელოიდები, სუქროიდები და უბიოტინის ნაეიები), მცენახეები გამომეფენ ხომღელს სიციცილის განმავლობაში, ისე სიე-ეღის მქმეგავს - გახინის სეადამი მუთეი მიგანეიებან. აღომონები გამომეფა უბიში ფოტიბიდან (ბიხიე გხანსიხაციის ეხოს ნეის მიოქტანს ეთაე), ან ნიადგამი ფესებიდან. ნეიბის ეხოს ეს ნეიოეიებები ეღი ხომღე-ნობით ჩამოიეცხება ლეომან და ფოტიბიდან ნიადგამი. ზომეითი მცენახე აღეოპათე ნაეიების გამომეფს ნეადმიე [53]. ნახ. 1.17-ზე ნაწევენბია ამ

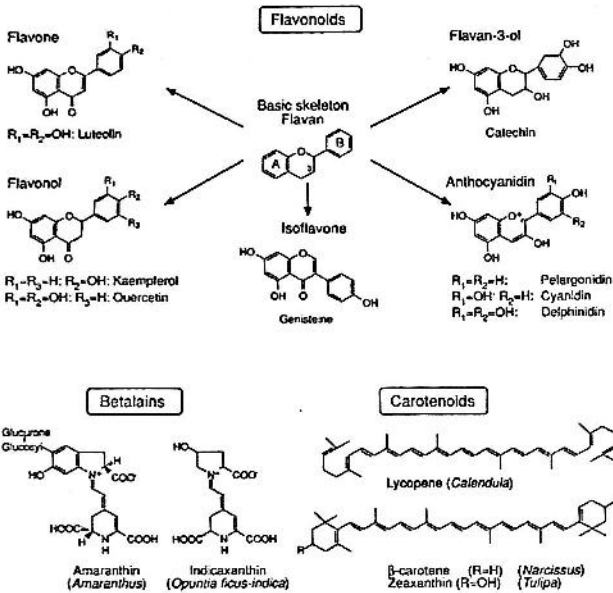
ცხილი 1.4 მიწხალჩი ყვეზისა და წყლის ღვინის გავლენა ქუქილოვან მცენარეთა მუცად მუცადობისმზე (Gershenzon, 1984) (+ გაზხდა; - დაქლება; X ზუაქუთა ან ანის გამომხატული)

ტუქიპნოღებუ			X		+
ბაღახებუ		+		X	-
ხეუბუ		-			
ფენოლის ნახიუნებუ		+	+	+	+
აღუალოღებუ	+	-	X	+	+
ბღუყოცნოღატებუ		+			-
ცუანოგენუი ბღუყოზიღებუ		-			+



- $R_1=R_2=H$: p-coumaryl alcohol
- $R_1=OCH_3; R_2=H$: coniferyl alcohol
- $R_1=R_2=OCH_3$: sinapyl alcohol

ნახ. 1.14 წიღის ღვინის სუქუქუქუი ზოღელი და ფენიღუქუქუანის (ცენამინის სუქი) სუქუქუქუი ღვინი (Nimz, 1974; Lin & Dence, 1992)

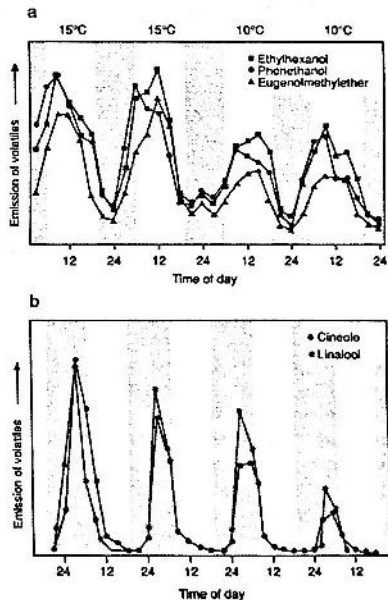


ნახ. 1.15 ზოგითი მცენარეული ჰიგენინის (ფლავონოიდები, ბეტალინები და კაროტინოიდები) სტრუქტურა

ნვთოიეუბათა გამომყეთის მავალითუბი. კახგად ცნობილია, ჰმი ნაჟითი იუბლონი ხელს უბლის მთავალი მცენაჟის აღმოყენებასა და განვითარებას. კაჟის (*Jaglans regia*) ხის ფოთლებიდან და ფესვებიდან დიდი ჰარდენობით გამომოყთა ნავტარი-ნ-გლუკოზიდი, ჰმიბელიც თავისთავად აჟ აჟის აღელმავთიხი ნვთოიეუბა, მავჟამ ნიდაგის მიჟიჟოჟჟანიზმების მიიჟი მისი ჰიგენინისა და ფანგვის შუდგად იჟი გაჟდაიჟმება აღმოყენების აჟიეჟი ინჟიბიტიჟად – იუბლონად. მაჟითაც, ადვილი დასავიჟვებელია, ჰმი კაჟის ხის ჟვემ ძალიან ცოკა მცენაჟი თუ ხაჟობს. *Calluna*-სა და *Arctostaphylos*-ის გავაის ნაჟიმომადგენლები გამომოყთენ კაჟბო-ჟიფენოლეჟი და ჰიგენოჟსიციანოჟის მფავებს, ჰმიბელიც ინვუვენ მავცლოვნებისა და ნაიხბადახების ზეღის ინჟიბიტიჟას. აღმონებს გამომოყთენ იქენებოც (ნახ. 1.18), ჰაც ხელს უბლის ნინვოვნების აღმონაცენების განვითარებას. აშიგად, ნათელია, ჰმი აღელმავთიხი ნვთოიეუბები უაჟყოთიად მოჟმელებენ მცენაჟთა ზედა-განვითარებაზე; ისინი იზიდავენ ნემაკოდეებს, ხელს უწყობენ ჰაჟაზოიკი ყვავილოვანი მცენაჟების თესლის აღმოყენებას და სხვ. შუოჟი მხიიჟ, ახსებობს ისეთი მოსაზებაც, ჰმი მიზად ელიმაჟი ჰიიომბებში ბუჟიჟი მცენაჟის მეტაბოლე-ტი (მაგ., უთიზუთი) მცენაჟთა მიიჟი ნელის ენომოიეუბი ხაჟვას უხეზველე-ოყენ, ჰითაც იყავენ მათ ძიეჟი გადახეებისა და გამომოჟობისაგან. გამომოყთილი ნვთოიეუბების ჰარდენობა და შუდბენილობა ცვალბადობს მცე-

ცხილი 1.5 ყვავილის ჰიგმენები და დამბეკვები (Harborn, 1988)

ყვავილის ფეხი	ჰიგმენი	მუხვეეხილობა (მაგალითი)	დამბეკვები (მაგალითი)
თუთი, კემისფეხი	დეკანათოციანიდინი, კუესციანი	ბმნი	უფეხსად ფეკაი
ყვითელი	კაოციონიდები, დეკონიდები, კაციონები	ბმნი	ფეკაი, ჰეკა, ფინველი
ყვითელი/მუნამელი	ბეკაციონები	<i>Caryophyllaceae</i>	ფეკაი, ჰეკა
ნახინჯისფეხი	კაოციონიდები, ჰელაგიონიდინი + აჰმნი	<i>Lilium Antirrhinum</i>	ფეკაი, ჰეკა, ფინველი
ვახინჯეხი	ფენიონი	<i>Paeonia Rosa rugosa</i>	ფეკაი, მფეხთანები, ჰეკა, ფინველი
ნითელი/მუნამელი	ჰელაგიონიდინი, ციანიდინი, კაოციონიდები	ბმნი	ფეკაი, მფეხთანები, ჰეკა, ფინველი
ლუჩი	ციანიდინი, დეკინიდინი (ჟ-ჰიგმენტი AL/Fe-)	<i>Centaurea Gentiana</i>	ფეკაი, ჰეკა, ფინველი
რისფეხი	დეკინიდინი	ბმნი	ფეკაი, ჰეკა
მწვანე	ქომიდელი	<i>Helleborus Dorstenia</i>	მფეხთანები, ლამუა

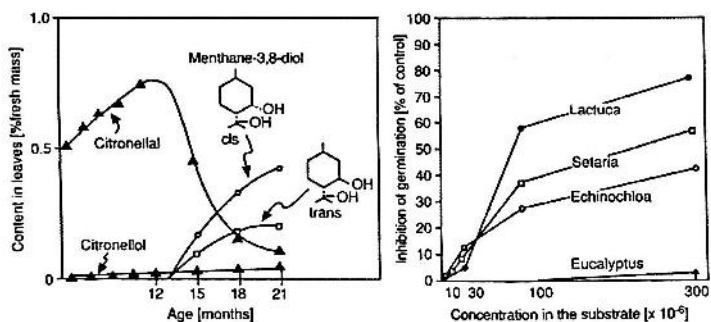


ნახ. 1.16 ყვავილის არომატული ნაქთების გამოყოფის დროული დინამია. *Hoya carnosa* ახასიათებს ციხადელი (ან ბოლოგიუი) იგმი (ზედა სუხათი), ხოლო *Odontoglossum constrictum* - დელამუი იგმი (ქვედა სუხათი). არომატული სუბსტანციების გამოყოფა ცოლოგიუად იგეტიება (Matile & Altenburger, 1988; Altenburger & Matile, 1990)

ნახის სახეობის, მტაცებლის, სასიცოცხლო მდგომარეობის, გავრცელების პირობებისა და სხვა ფაქტორების მიხედვით.

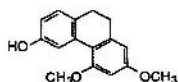
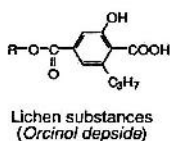
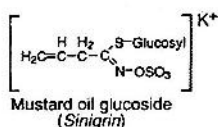
სამეცნიერო უკვე აღვნიშნეთ, მტაცებლები მცენახიდან ჩამოიხეცება წვიმით, გამოიყოფა ფესვებიდან და ხდება ნიდაგაში მათი საყრდენი დიდი ხარვეზებით დაგროვება, რის გამოც ფესვის გახშვით ყონცენტირების მიხრომტაცების მიხედვით, ანტიგად, იქმნება ხიზოსფერო, ხომლის მტაცებლები განსაკუთრებულ ფენქციურ უკუფს - ეფისოტოფებს განეკუთვნებიან. უმაღლესი მცენახებისთვის მათი ხოლი უაღრესად დიდა, ვინაიდან ისინი ქმნიან თავისებური ფიციის, ხომეღვიუ გაცილის ფესვის გამონაყოფი და, ატეფე, ყველა ის ნივთიეება, რაც ფესვების-კენ მიემახთება. ეფისოტოფები ატენენ ფესვებიდან ხიზოსფეროში შემაკალი და გახეოდან მომღებელი ნივთიეებების დეკოქსიკაციას.

ინფუციებისგან დაცვა ფოტოტოქსინებისა და ფოტოდეტოქსინების საშუალებით. მცენახებს შესწავთ უნახი სხვადასხვა მექანიზმის საშუალებით დაცივან თავი ინფუციებისგან, მათ ქოვილებში ფოტოპათოგენური ბაქტერიებისა და სოკოების მექანიზმგან. ეს მექანიზმგან: ჰიპოტენსიური რეპროდუციისადმი, ხომესაც დაზიანებელი უფეებები სწიდად იღებებიან; შემოქილი მტაცებისთვის ჰოლის-

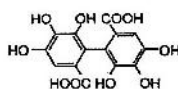


ნახ. 1.17 ატელოპათიური სუბსტანციები. ეფიციების შემეველობა *Eucalyptus citriodora*-ს განვიტახების ციციის მიხედვით (მახეცენა სეხათი); თესლის განვიტახების ატელოპათიური ინჰიბიციის სხვადასხვა მცენახეში (მახეცენა სეხათი) (Rabotnov, 1995)

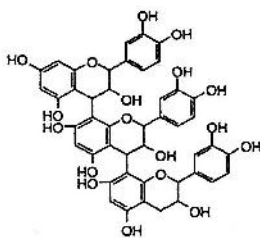
ქახილის კატეგორებში მოქევა და მათი იმობილიზაცი; ანტივიუსული, ანტიბაქტერიული და ანტისოკოვანი ნივთიეებების სინთეზი. ამის ნათელი მაგალიტებგან: ატილილი სედელები (*Brassica* და *Allium*-ის გვახებში), დეკოტები (ციტებში და *Ranunculus*-ის სახეობებში), საპონინები (სეხებში და ქეში), ქინონები (ვაშლის ხეში), სალიცილის მეკები [192], ფედეკოტები, ტანინები და ტეხიპროილები (ნახ. 1.18). დამეველი ნეხთებგან ფოტოდეტოქსინები. დეფს დაახლოებით 200 სხვადასხვა ფოტოდეტოქსინის ქიმიური სეხეუქეხა ცნობილი, ხომეღვიუ სხვადასხვა გვახისთვისა და მახახისათებელი: იზოფედეკოტები (*Fabaceae*), სეხეკეტივიტები (*Solanaceae*), ჰოლიდეტოქსინი (*Asteraceae*), მიქიროლი (*Orchidaceae*) (ნახ. 1.19).



Phenanthren
(*Orchinal*)



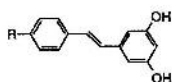
Hydrolyzable
tannin
(*Gallotannin*)



Condensed
tannin
(*Catechin*)

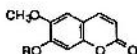
ნახ. 1.18 ანტიმიკობული ეფექტის მქონე მცენახული ნაერთების ზოგიერთი მაგალითი (Rundel, 1978; Harborne, 1988)

Stilbene



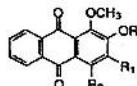
R = H: Pinosylvin
R = OH: Resveratrol

Coumarin



R = CH₃: Scoparone
R = β-D-glucosyl: Scopolin

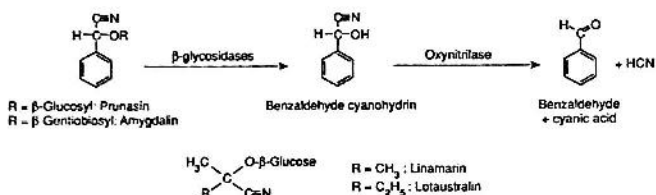
Anthragallol



R = CH₃; R₁ = OH; R₂ = H
R = H; R₁ = OCH₃; R₂ = OCH₃

ნახ. 1.19 დამცველი ნაერთები - ფლავონოიდები, ფლავონოლიგნები (სკილინი) ნახმოვანება მხავალ მცენახში და აქვს სოკოს სანიწალმდეგო ეფექტი; ვაზში ჩვენუჩაყოლი ნახმოვანება მხოლოდ მას შემდეგ, რაც მასზე იუიომს მიიკანს ზოგიერთი სოკო, ატეთვე უღეაიხილუეი გამოსხივების გომს. სკოპიხინის და სკოპოლინის (კუმახინები) აქვე ჰოსტინფუეკიუი მნიშვნელობა. ატე-გალოლები, ხომლებიყ ატეჰინონის ნახინებია, გამოიჩინვანს ზოგიერთი სოკოს მიმართ კოტე-ეუხობით (Gottstein & Gross, 1992)

ქიმიური დაცვა მცაცებლებისგან. მცენახებს ძალქთ თავდაცვა მცაცებლებისგან და ამისთვის იყენებენ ისეთ საშუალებებს, ხოგოიხიყაა ეელები, შებესვა, უჰეეების ლიგნიინიზაცია, უჰეეის ჰეელებში სილიციუმის მალაი შემცველობა. განსაკუთრებით აღსანიშნავია ქიმიური ნაერთებით თავდაცვა, ხომლებიყ შიქ-

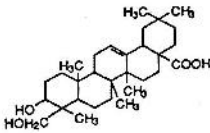


ნახ. 1.20 ციანოგენური გლიკოზიდების ჩვეულებრივი განაწილება: *amigdalini Rosaceae-Si; prunazini Myrtaceae, Cuprifoliaceae, Rosaceae* და გვიმბიბნი; ღინძაძინი და ციკლანდრინი *Fabaceae, Euphorbiaceae, Linaceae* და *Asteraceae*-ში. თუ უსიქის დაზიანებისას ვაკუოლებში ახსებული გლიკოზიდები შვედენ ყონტაქციში ბუცა-გლიკოზიდებთან, ნახმოქმნება თავისუფალი ჰიდროციანიდი მუცა (იხ. სუხაიის ზედა ნაწილი)

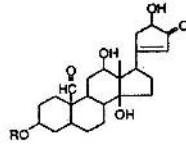
ღება იყოს ნებოვანი, ახასსიამოვნო სუნისა და გემოს მქონე, ცოქსიკური (ნახ. 1.20). დამცველ ნივთიერებათა უმხაველსობა დამახასიათებელია ამა თუ იმ სახეობისთვის. ნივთიერებათა ერთი უკასი განსაკუთრებით ეფექტურია ძუძუმწოვართა მიმართ, მეორე – ღიქუნების მიმართ, მესამე – მწიქების და ა.შ. (ნახ. 1.21; 1.22). საძოვარს მდელიზე იმ სახეობათა ფოთლებში, რომლებიც იტენსიუხა

Tropane		<i>Solanaceae</i> <i>Convolvulaceae</i>
Pyridine		<i>Solanaceae</i>
Piperidine		<i>Piperaceae</i> <i>Apiaceae</i> <i>Campanulaceae</i>
Quinolizidine		<i>Fabaceae</i> <i>Lythraceae</i>
Iscoquinoline		<i>Magnoliaceae</i> <i>Ranunculaceae</i> <i>Papaveraceae</i>
Quinoline		<i>Rutaceae</i> <i>Rubiaceae</i>
Indole		<i>Convolvulaceae</i> <i>Apocynaceae</i> <i>Loganiaceae</i> <i>Rubiaceae</i>
Purina		<i>Rubiaceae</i> <i>Aquifoliaceae</i> <i>Theaceae, Sapindaceae</i> <i>Sterculiaceae</i>
Pyrrolizidine		<i>Asteraceae</i>
Phenanthrene		<i>Papaver</i>

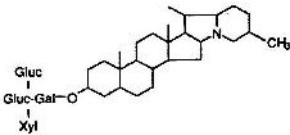
ნახ. 1.21 აცალიდები და იმ მუცების მაგალითები, რომლებშიც ისინი ახასსი განსაკუთრებული



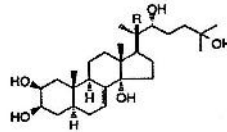
Saponin (*Hederagenin*)



Cardenolide (*Calotropagenin*)



Steroid alkaloid (*Demissin*)



Sterol (*Ecdysone*)

ნახ. 1.22 სტიკიქვენი, რომელსაც გარჩნით მტაცებლის (ძიხიდად მწეხვის) სანინალმდე-
ტი დამცველითი ქიმიური ეფექტი (Crawford, 1989; Schlee, 1992)

იძოვება, ნახიძალი მდელს იგივე სახეობებთან შედახებით, შვიმრნევა სილიცი-
უმის მტება. ცხოველთა მიუი მტენახეთა დაზიანება და ინტენსიური ძოვება
მტენახეებში იწვევს ჰოლიფენოლების, ტანინებისა და ტუჩუნების უონყენტეხ-
ციების მტებას [27]. იგივეა მწეხებითა და მოლესებით დაზიანების შემთხვე-
ვაშიც.

1.2 მზის ხილნანი და ხილნანი

ედამინაზე სიყოყნეს მზის მიუი გამოსხივებელი და ბიოსფეროში შესული
ენეტიის ნახეი უხეუნედელოფს. ბიომასის შესაქმნელად და ყველა ოხგანიზმის
ცხოველმოქმედებისათვის საყმახისთა მზის ხედაციის ის შედახებით მციხე ხაო-
დნობა, რომელსაც მტენახეუი ფოტოსინთეზის ჰიოცესში შეიოვისებუნ. სხივიუი
ენეტიის ეს ნაწილი ფიქსიდება ქიმიური ბმების სახით. ხედაციის უფიო მნი-
შუნელოვანი ხაოდნობა უკებ გახეაქმნება სითბოე, რომელიც ნანილობივ წყლის
აოხიქლებზე იხახება; დანახიწი სითბო მალდა სწვეს ედამინის ზედაპირის
ტემპეხატეხას. ამგვახად, მზის ხედაცია სითბუი ბადანისა და წყლის მიმო-
ცვის, ოხგანელი ნეოთიეებების ნახმოქმნისა და გახეაქმნის ნახიოა. ამავე
ფიოს, მტენახეთათვის ხედაციას აქვს ახა მხოლოე ფოტოენეტიკური და ფო-
ტოიბენეტიკური ეფექტები, ახამედ იგი გახეველიწილად, სტეხული ეფექოიციდა და
გარჩნთა ფოტოენეტიკური ეფექტიც (ცხი. 1.6).

ცხილი 1.6 მზის რადიაციის გავლენა მცენარეზე (Ross, 1981) (* გამოყვებულება მზის მზის სპონტანური და რეზერვის სიმჭიდროვეზე)

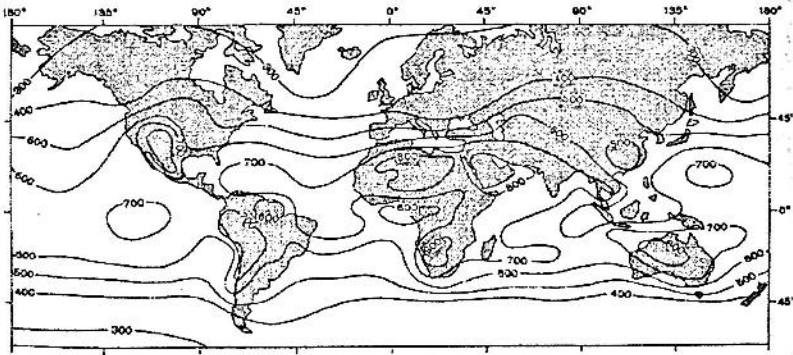
რადიაციის სპექტრი	ტაბლის სიღრმე (სმ)	მზის სხივების ენერჯიის ჰიუსტენა	ფოტოსინთეზური	ფოტო-მომჯობინების	ფოტოინფორმაციული	თერმული
უღებობის	290-380	0-4	ენერჯიული	მცირე	ენერჯიული	ენერჯიული
ფოტოსინთეზური აქტიური რადიაცია (PAR)	380-710	21-46	ენერჯიული	ენერჯიული	მცირე	ენერჯიული
ინფრარითი	750-4000	50-79	ენერჯიული	ენერჯიული	ენერჯიული	ენერჯიული
გაბრუნებული	4000-100000		ენერჯიული	ენერჯიული	ენერჯიული	ენერჯიული

1.2.1 ხეივანი

1.2.1.1 ხეივანი ბაზარი

ბიოსფერო მზის რადიაციის დახლეობით 290 ნმ-დან 3000 ნმ-მდე სიღრმის ტარებს იღებს. უფრო მოკლეტარადანი რადიაცია მთავრდება ოზონის შიხის მიხე, ხოლო ზღვიანი გრძელი ტარების უბანში გამოყვებულება ჰაერში წყლის ოსოტისა და ნახშირბადის ოსონის შემცველობაზე. გამოსხივებული მზის ენერჯიის 40-45%-მდე 380-დან 710 ნმ-მდე უბანზე მოდის. სპექტრის ამ ნაწილს აღვივებთ ჰომოციხი ხილვ სინათლეს. ქლოროპლასტთა ჰიგენეტი მთავრად გამოსხივებას სპექტრის ამ უბანში, ამიტომ მას ეწოდება "ფოტოსინთეზური აქტიური რადიაცია" ანუ ფაი-ი. ხშირად ფაი-ის საზღვიებზე მოიწვევა 400-700 ნმ-ის უბანი. ფაი-ს უფრო მოკლე ტარების მხიდან ესაზღვიება უღებობის რადიაცია (UV), ხომელიც, ოსონის მხი, იყოფა ოს ნაწილად: UV-A: 315-380 ნმ და UV-B: 280-315 ნმ, ხოლო უფრო გრძელი ტარების მხიდან – ინფრარითი რადიაცია (IR; 750-4000 ნმ) და თერმორადიაცია (IR; 4000-105 ნმ) (იხ. ცხი. 1.6).

ეფემინის ატმოსფეროს გაფრთხილება საზღვიებზე მზის რადიაციის ინტენსივობა ახის 1360 W მ² (მას მზის მუდმივა ეწოდება). ეფემინის ზედაპირზე ნათვლეს (იგულისხმება მონმენდილი ამინდი და სხივების მხიდან, მცხისა და წყლის წვეთების საშუალებით. რადიაცია, ხომელიც ნიადგამდე ან მცენარეულ საფრამდე აღწევს მხოლოდ ნაწილობრივ მუდგება ჰიგენეტი სხივებისაგან (ჰიგენეტი რადიაცია); დანარჩენი ნაწილი იე – ჰაერსა და რეზერვში ეწვე გაფრთხილება (გაფრთხილი ან გაბრუნებული რადიაცია). ჰიგენეტი და გაბრუნებული რადიაციის ეფემინობას

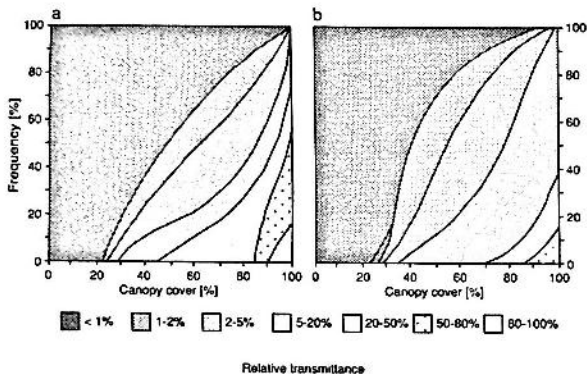


ნახ. 1.23 ნელიჩ გლობალური ხადაცია (GJ მ²) (Schultz, 1988)

გლობალური ხადაცია (ან ჭამეი ხადაცია) ეწოდება. საშუალო განედებზე ზღვის დონეზე გლობალური ხადაციის მაქსიმალური მაჩვენებელია 1 kW m^{-2} , ხოლო ფაჩისა – დაახლოებით 1800μ მოლი ფოტონი $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. მზის ხადაციით უხუნედე-ოფის მხივი გეოგრაფიული განედის, ზღვის დონიდან სიმაღლის, ადგილის ხეიდეისა და ლხებინაწობის ხაჩისხის მიხედვით დივი ჰეგონრალი დივი ლაყალი ხი განსხვავებუბია (ნახ. 1.23). ასე, მაგალითად, მალალი აგმოსფერული ნწე-ვიტა და მციხეღებინაწობით გამოჩიეული გომოვიეი ჰომოვიეი ჰაიონები ძალიან ბევი მზის სხივის დიეებენ: აქ ჰაეიხის გამჭვიხვალე გაჩიი ნიადაგის ზედაპიჩამდე აგ-აეებს აჩა 47%, აჩამდე საშუალოდ ხადაციის 70%. დივი სიმაღლეებზე, დაბლი-ბებთან შედახებით, იმის გამო, ჰომ სხივებს უფიხი მოყლე გზა აქვს გასავლეი და ჰაეიხი უფიხი გამჭვიხვალეა, ხადაციის ჭამეი ინტენსივიტა მეყია. მეყიცი, დედამინის ზედაპიჩამდე მოღწეული ხადაციის სიდეღეზე მოქედეებს ლაყალივი ცომოგრაფიეი თავისებუბიანი და დღისა და ნღის პეიომღი.

წყალი მზის ხადაცია გაცილებით უფიხი ძიევი და სწაფად მციხეება, ვიევი ჰაეიში (ნახ. 1.24). ნიადაგში ეი ხადაციის შემციხება განესაზღვრეილად დივი. ასე, მაგალითად, ზედაპიჩამდე მოღწეული ხადაციის მბოლოდ 1% თე აღწევს ნიადაგის სიღებში 2-5 მმ-ზე [231]. ხადაციის მთანთქმის შედეგად წყლის ყვე-ღებზე ზედა მციხეით თბება. თბიღ წყალს უფიხი მციხე სიყვიხივე აქვს, ვიევი ცივს, და ქაჩით გამოწვეული დიწებები სიმაყვიხივს მბოლოდ გაჩავლეი სიღმემდე აწონასწოხევენ. ამის გამო ინტენსივი ხადაციის სეზონის დანეებისას მეგაიდ წყალსაყეებში წაჩმოქმნება ტემპეიჩაყეით განპიჩობებელი მეყად მეგაიდი წყლის სიმაყვიხივის სეჩაყიდეყაცია. ტებში წაჩმოქმნება ეითმანეითისგან გამი-წწეი წყლის მასები, ეყიძოდ ძიევი განათებელი, და ამის გამო უფიხი თბიღი და მსებუეი ზედაპიჩიეი მცი (ეპილიმნიონი) და მის ქვემ მეებაევი უფიხი ცივი და მეყვივი წყლის მასა (ჰიპილიმნიონი). გადასვლა მათ შიჩის საყამოდ მეყეთიჩა, ამიტომ სასაზღვიო ზონას ნახეომის მცი (თეიპოყინს) ეწოდებენ. შემოდ-გომაზე ზედაპიჩიეი წყალი ცივება, ტემპეიჩაყეი სეჩაყიდეყაცია ქიება და ტბაში წყალი მთილანად აჩიევა. ამგვაჩად, ტბის ტემპეიჩაყეიეი ეყეიმისათვის

ფაჩელი უნდა იყოს ფოთლების 4-ჯეი მეტი ზედაპიჩიო; გასაგებია, ჩმი ფოთლები განლაგებულის სხვადასხვა დონეებზე. ტყის ცენოზებში ფოთლების გაჩედა სინათლის სხივებმა უნდა გაიჩინე აგეუთვე ლეჩოებისა და ტოტების საბეჟეელიც. ამ შემთხვევაში, იანგაჩიშება მცენაეელებიის ზედაპიჩიის ინდექსი (PAI), სადაც ფოთლებთან ეთსე გათვალისწინებელია ტოტების ფაჩიომიცი [32].



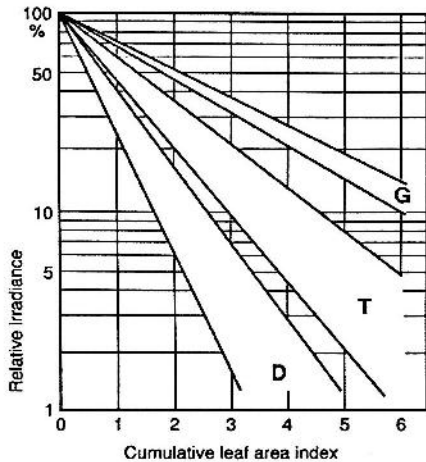
ნახ. 1.26 ფაჩის შეღწევალობა ნიწვოვან-ფოთლოვან შეჟელ ტყეში შინან (მაჩეხენა სეჟათი) და ლეხებთან (მაჩეჟენა სეჟათი) ამინდში (Tselniker, 1968).

იადიაცია მცენაეელი საფაჩიში ფოთლების თანმიმდევრეი შეჟებს გაივილის. ამასთან, მიხი ინტენსივობმა დეფაეელებიის ხაჩისხის გახეღის ევადობაზე ექსპონენციალეეჟად მეიღებმა ლამბეჟე-ბეჟის ექსტინეციის ეანონის თანახმად. ფოთლების მასის მეტ-ნაეებად ეიოგვაჩოვანი აგებულებიისას იადიაციის გაიღენეეი შეიოდება გამოთვილი იქნეს ექსტინეციის განეოლებიის მონსისა და საეეის [155] მიეჟი საბეჟეეელი ფიჩიით:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-k \text{ LAI}} \quad (1.3)$$

სადე, I_z აჩის მცენაეელი საფაჩის ზედა დონემეე მოღწეელი იადიაციის ინტენსივობმა; I_0 - იადიაცია ლია აგეილას; k - ექსტინეციის ეოეფიციენეეი მოეეეელი მცენაეელი თანასაზოგაეეებიისათვის.

ექსტინეციის ეოეფიციენეეი ხასიათებმა განათებიის ეეჟეეაღეეი გაიღენეეი ფოტოეენოზში. ხმიბლეელის ეანებიის, მეღეეებიისა და ლეიის იადეებიისათვის, სადაც ფოთლები ჰიჩიონგაღიის მიმაეიო განლაგებუელია დიღი ეუთხით (ფოთლებიის 3/4-ზე მეეი 450-ზე დიღი ეუთხით), ექსტინეციის ეოეფიციენეეი შეადგენს 0.5-ზე ნაეებებს, და ბაღანსაჩის საშალო დონეზე განათებუელია მეიღებმა აეა ეეეეეეი იჩეეეი ლია ადგილებთან შედაეებით (ან ბაღანსაჩის ზედა საზოღვაეითან შედაეებით) (ნახ. 1.27; ექსტინეციის მაეეეეეეებების ტიპი). ჰიჩიიოთ, მცენაეელი

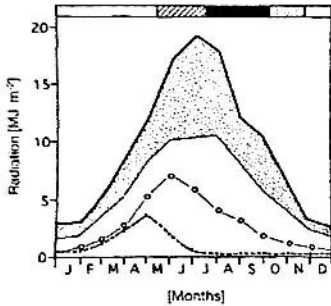


ნახ. 1.27 ფოთლის ზედაპირის ინტენსივობის მარცხენარით გამოწვეული სინათლის ინტენსივობის ექსპონენციალური კლება სხვადასხვა ტიპის მცენახეულ საფარში. D ფაქტორული მონიტორინგი; G მახსოვრებელი; T ხეები (Monsi & Saeki, 1953; Kira et al., 1969). წყლის მცენახეებისთვის ანალოგიური მონაცემები იხ. Pokorny & Ondok (1991)

თანასაზოგადოებისათვის, სადაც ფაქტორული ფოთლები განლაგებულია ჰორიზონტალურად (სამყურის მდელი, მუხურისხის ნათესები, მალბადალხეულობა), ექსტენციის უფროსი 0.7-ზე მეტია; იქვე, უკვე ბალახის სიმართლის ნახევარზე მთლიანობა დაყვანილი სინათლის 2/3-დან 3/4-მდე (ნახ. 1.27; ექსტენციის მონიტორინგის ტიპი). სინათლის შეღწევის დამოკიდებულება მუქოთლის სიხშირეზე ცუდობით ახსობს. უფროსი ცუდ უკვე ზედა იახუნში სინათლე იმდენად მთავრდება, რომ ნიდაგის ზედაპირამდე ძალიან ცოტა ხდის ალწეს (ნახ. 1.27; ნახ. 1.28). მასში განათებულობის გარეული ისეთივე ან უკვე უფრო მკვეთხია, ვიდრე მონიტორინგის ბალახის ქვეშ. ცუდში კი, რომლებსაც შედარებით ფარგულანე ხეები (ახი, ფიჭვი, ვვალისკი) ქნის, აკეთვე მერხეი უფრომში, განათებულობის გარეული ისეთივეა, რომელიც მახსოვრების თანასაზოგადობაში.

განათებულობის უფროსი მნიშვნელოვანი მახასიათებელია მუქოთლის სიხშირე. იგი ინაგაირობა LAI-დან და მცენახეული საფარის მოცულობიდან და გამოიხატება რომელიც ფოთლის ფართობი (მ²) სივრცე მცენახეული საფარის მოცულობაზე (მ³). ასე, მაგალითად, ზაფხულში სიმინდის ყანაში, რომლის LAI უფროსი 4.2-ს, მუქოთლის სიხშირე უფროსი 2.6 მ²/მ³ [103], სუბტროპიკული ფაქტორული მონიტორინგის მახსოვრებელი ცუნს (LAI = დახლოებით 7-ს) – 2.5-3.5 მ²/მ³ [279], რომელიც ბერძენისა – 1.5-3.2 მ²/მ³ [126]. მუქოთლის სიხშირის მარცხენარით განსაკუთრებით ინფორმაციულია ცუნეული ხე მცენახისა და ცუნს ცუნობისთვის.

მუქოთლის მდგომარეობა მცენახეულობის განვითარებაზე დამოკიდებულია, ამიტომ სინათლის განაწილება წლის განმავლობაში იცვლება. ეს უნება რომელიც ფოთლოცუნს ცუნებს, ისე ბალახიდან თანასაზოგადობისადაც, სადაც მუქოთლის მარცხენარით და ხდის ცუნის დამახასიათებელი გარეული მხოლოდ უფროსი ხდის დამთავრების მუქედ გინდება. ფოთლოვან ცუნებში ზამთრის უფროსი მდგომარეობისა ნიდაგამდე ალწეს სინათლის 50-70%, ფოთლების გამლისას – 20-



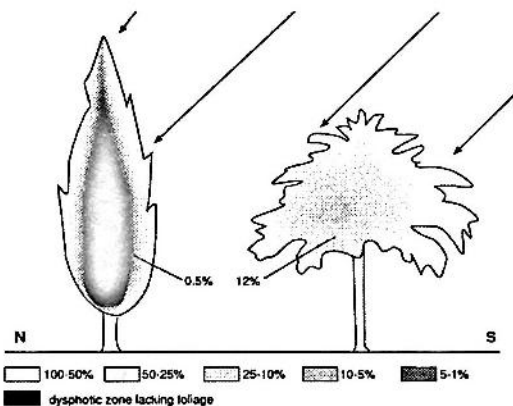
ნახ. 1.28 მზის ხადაციის განწილება ფოთლოვან ყყვი და ყყის ზემოთ; მუფოთლეის ზეგაველნა განათებულმბაზე. დამყიხბელი ახე - მზის ჰიხდაჰიხი ხადაცი; ზედა ხაბი - გომბაღეი ხადაციის თვიუი ვამი; დამყიხბელი ახის ჯვედა ხაბი - დიფუზიუი ხადაცი; ხგოლებიანი ხაბი - ხადაციი ყყის ფანეხებში; ჰუნქიუი - ხადაციი ხის ვახეების ჯვედ; ნახახის ზედა მხახე; დიგონაღე დამყიხბელი ხაბი - მუფოთლეი ჰეიომღი; მავი ხაბი - ხეილი მუფოთლეის ჰეიომღი; ნეჰილოვანი ხაბი - ფოთლოვეენის ჰეიომღი. (Walter & Breckle, 1986)

40%, ხოლო ხეილი მუფოთლეისას მუყიელი ვახეების ჯვემ - 10%-ზე ნაყლები (ნახ. 1.28). ყყელაზე ჯვედა იახესის მყენახეები სინათლის ხეიომის სეზონუი ცვილებებისადმი მუგეუელი. ჯვედა იახესის მყენახეები, ხომღეიუც ფოთლოღმყვენი ყყების ჯვედაყვი დეგაზაფხელზე ყყვიან, თავის სასიყოცელი ცყეს ძალან მოკელ ჰეიომღი გავიან (თოვლის დნობიდან ხელი მუფოთლეამდე). ასეუთობა, მაგალითად, დეგაზაფხელის გეოფიუები: *Galanthus*-ის, *Scilla*-ს, *Anemone*-ს გვახის ნახიმდაგენღეი. ახადგაზხედა ხე მყენახეებს, მაგალითად, მუხისა და ნიღვის აღმონაყენს, ზოგჯეი ფოთლები გაყილებით გვიან სევივა, ვიღე ასაკოვან ხეებს; ამის ნყაღობით ისინი იყენებენ განათების უჯეთეს ჰეიომებს, ვიღე ეს მუომღგომახეა. ყყის ჯვედა იახესი მოზახეი ზამთახმწვანე მყენახეები (*Hepatica*-ს, *Pachysandra*-ს სახეობები), თეი ზამთისი ცემჰეაჰეიუბი ამის საშუალებას აძლევენ, ზამთახმიუც აქიუიხად იყენებენ სინათლეს ასიმიღაციისა და ხეღისათვის. მახადმწვანე ხეთა ვახეებქვემ სინათლით დეამყოფიღება მთელი წლის განმავღობამი დაბაღია; ზოგჯეი აქ ჯვედა იახესი ახსებობა მბოღე სჰეიომვან მყენახეებს თე მუედიათ.

1.2.1.3 იონიზირებული მყენახის ხელყუილი ბახეი

ბუნებოვ ჰეიომებში მყენახის მიწისზედა ნაწილები მზის ხადაციას იღებენ სხვადასხვა ფოშით: ჰეიდაჰიხს, მხავაღზის ახეიღეს (მათ შოიხს ნიდაგის ზედაჰიხდან), დიფუზიუის. მყენახის სასიყოცელი ფოშია და ფოთლის სიღეიოთი მიღეყეაყია ახის მიი მთავახი ფაქეოი, ხომღეიუც განსახლუიხავენ ამა თე იმ მყენახის ყონეიუეღე ხადაციეღე გახეომს. ძალიან ცოკა ფოთლია სიღეიუი იხე მიღეიუიუბელი, ხომ მან ყოვეღეთის მიილოს მზის ჰეიდაჰიხი სხივები. ფოთლების განეზომიღად დიღი ნაწილი ნახეუიხად დაწიღელღე მღგომახობამია და ისინი იღებენ ახეიღე და დიფუზიუი ხადაციას. ის ფოთლები, ხომღეიუც ყოვეღეთის ან ძალიან სეიხად იღებენ ჰეიდაჰიხი ხადაციას სეიხად აიან გადაბ-

ნახ. 1.29 ფაქტობრივ განათებულმა ხის მჭიდრო და შედარებით ფაშა ვაჩვში მზიანი მონმენდელი ამინდის პირობებში. სხვადასხვა დამჭიხვით ნაჩვენებია განათებულობის შემცირება

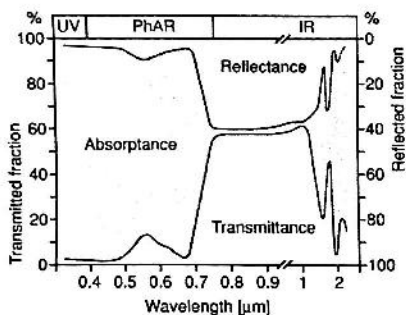


უჩებელ მდგომარეობაში.

ლუმინოზობიანი მცენარეები იკითხებენ საასიმირაციო სისტემას, ხომელიც უმთავრესად დადამთავრებ და დამჭიდრებ ფოთლები იახულებიდან შედგება. ხის ვაჩვში ცალკეული ფოთლები სინათლის სხივების მიმართ მათი განლაგების და ვაჩვის შიგნით მდებარეობის მიხედვით ხადაცილი განსხვავებულად მახადებთან. ამ მხრივ, უჩივრეს ყოვლისა, მნიშვნელობა აქვს ვაჩვის ფორმასა და ფოთლების სიმჭიდროვს. ვაჩვის ეს თვისებები განპირობებენ ხადაცილის დამახასიათებელ გარემოს ვაჩვის კახად განათებული პირობებიდან ვაჩვის შიგნით დამჭიდრებ ნაწილებად (ნახ. 1.29). ხშირ ვაჩვებში, მაგალითად, პირობები უკუპირისპირ ვაჩვში სინათლის ნაყლები შიგნით ნაწილში შეიძლება ისე დიდ იყოს, ხომ აქ საასიმირაციო მოგანობი აქ ჩანასახება, ხომ დეგენერაციული ცოხტები ილუქება. სინათლით დაქმყოფილება შეფოთრის საზღვარზე ვაჩვის შიგნით ნაწილში (მინიმალური სინათლით დაქმყოფილება) საშუალებას იძლევა გაჯაყთით დასავნა მოცემული სახეობისათვის სინათლზე სპეციფიკური მოთხოვნების შესახებ: ხაც უფრო ნაყლები აქვთ ეს მოთხოვნები ჩხილის ფოთლებს, მით უფრო შეკული შეიძლება იყოს ვაჩვები. ამიტომ განახრებენ სინათლისმოყვარულ მცენარეთა ვაჩვებს მინიმალური სინათლით დაქმყოფილებით: 10-20% (ახი, დიქლი, ფიჭვი) და ჩხილისამებნ მცენარეთა ვაჩვებს მინიმალური სინათლით დაქმყოფილებით: 1-3% (სოჭი, ნაძვი, წიფელი) [2].

1.2.1.4 ხელახალი მთავრობა ფოთლის მიჯი

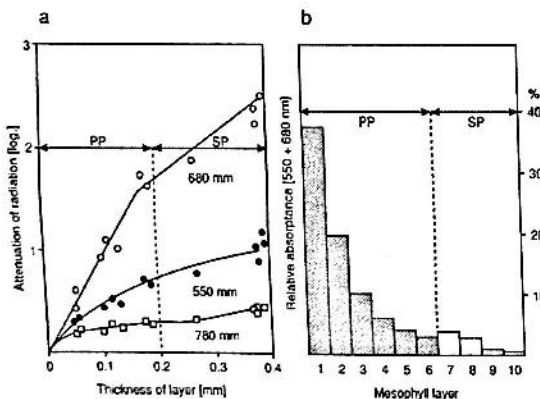
ფოთლებზე დაცემული ხადაცილის ნაწილი აიხულება, ნაწილი მთავრობება, დანახრენი ნაწილი კი ფოთლებს გაივლის. ფოთლის მიჯი ხადაცილის ახუვლა, მთავრობა და გატახება შეიხვევითი პირობებია, ე.ი. ისინი ცალკის სიგამებზეა



ნახ. 1.30 ვიხევის ვახში სინათლის ფაქტობრივი აჩვენება, გატარება და შთანთქმა ტალღის სიგრძის მიხედვით (უღებლისფერი, ფაჩი, ინფანთიერი) (Gates, 1965)

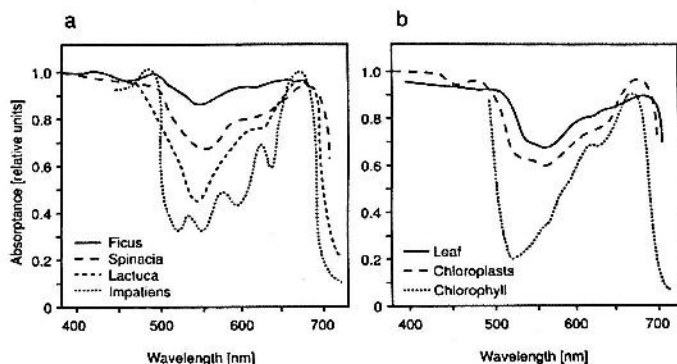
დამოკიდებული (ნახ. 1.30).

აჩვენება სპექტრის ინფანთიერი უბანში ფოთლი აჩვენებს ვიხუნდოვანად დაყვანილი ხადაციის 70%-ს, ფაჩის უბანში მხოლოდ 6-10%-ს [74]. ზომიერი სახეების ცყვებში და ტომოვანი ნვიმიან ცყვებში განათებული ფოთლებიდან აჩვენება 12-15% ხილი სინათლისა; ეს აჩვენები და განბული სინათლე ასეთი ცყვების დაბული ქვედა იახუების განათების მნიშვნელოვანი ნაყიმა [118]. მწვანე სინათლე აჩვენება უფო ძიუი (10-20%), ნახიზისფერი და ნოთილი - ყველაზე სუსტად (3-10%). ნოთილი სინათლის აჩვენება მეტად მნიშვნელოვანია მცენახეთა შიხის უმონიყავაში. ყეხოდ, აჩვილი სინათლეში ტალღის სიგრძის თანაფაქტობა: ნოთილი/აჩვილი ნოთილი იხეება მცენახეთა შიხის დისტაციის ზედასთან ყითად; ასეთი აჩვილი სინათლის მიმლები მცენახე ფოტოქიმიის სისტემის მემეოობით "ახევს" მანძილ მებობელ მცენახემდე [232]. უღებლისფერი



ნახ. 1.31a, b *Camellia japonica*-ს ფოთლი შიხის ხადაციის მემეოება. ა ლგახითი მემეოება მესისიბუხი პახეჩიმაში (PP) და ლხებლისუხი პახეჩიმაში (SP) სინათლის სპექტრის მწვანე (550 ნმ), ნოთილი (680 ნმ) და აჩვილტალღოვან-ნოთილი (780 ნმ) მონაყვებლის. ბ მებოდილის შიხის მიუხი ხადაციის მთანთქმა (Terashima & Sacki, 1985)

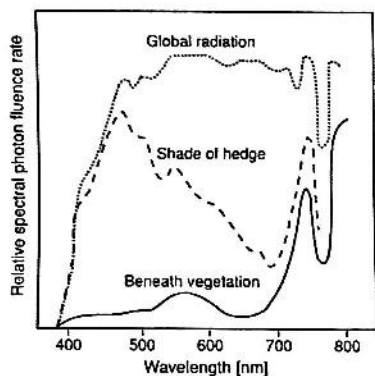
ხადაციის აჩვენებს უმნიშვნელო (ფოთლის მიეხ ახა უმეტეს 3%-ისა). გამონაკლისია ზოგიერთი ყვავილი, რომლებიც უცხაოისფერი გამოსხივებას ძლიერ აჩვენებენ; ასეთ გამოსხივებას მწიკები უჩვენებენ და იყენებენ ობიექტისად. ზოგადად, აჩვენების უნაჩი დამოკიდებულია ზედაპირის თვისებებზე. ასე, მაგალითად, ფოთლის ქერისებრი შებუსვა (შას სხვა უკოლოგიური ფენქიაც აქვს) 2-3-ჯე უხდის აჩვენების ინტენსივობას და შესაბამისად, მცირდება ასეთი ფოთლების გადახეების საფიხი.



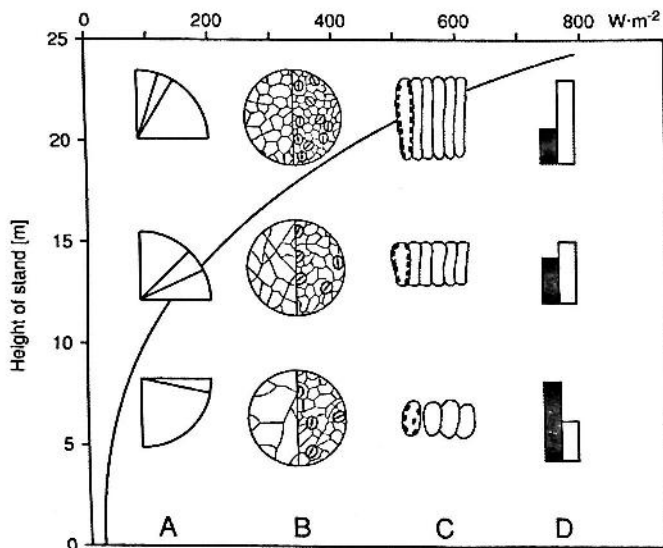
ნახ. 1.32ა,ბ სინათლის აბსორბციის სპექტრი ზისკოლოგიუად განსხვავებულ ფოთლებში (ა) და ქლოფილის უსტრუქტში (ბ) (Kubin, 1985). მთავალი სახეობის ფოთლების ოპტიკური პარამეტრები. Gausman & Allen (1973), Gausman (1985)

მთანოქმა. ფოთოლში შეღწეული ხადაციის ინტენსიუიად მთანოქმება (ნახ. 1.31). უცხაოისფერი ხადაციის ძლიერად ეკვ უპიდექიმისის მიეხ მთანოქმება; ასე, რომ ფოთლის უფიხი ოქმა შიეებში მი სი მსოლოდ 2-5% აღწევს. ამგვარად, უპიდექიმისი სასანიოდაციო პარამეტრისათვის უფექტური უცხაოისფერი ფიდექია. ფაი-ს ქლოქმპლასტის პიდექტები მთანოქავენ. ამოქომ ფოთლის მთანოქმის სპექტში პიეები ქლოქფილისა და უაოქონოდექის მიეხ სინათლის მთანოქმის მაქსიმუმებს შეესაბამება. მუზოფილში შესელი ფაი-ის 60-80% ქლოქმპლასტების მიეხ მთანოქმება (ნახ. 1.32). ზოგიერთი სუკრენექტი მცენახის იდეომდასტები და სუდექოფილური მცენახებისა და პადების ფოთლების ბოქოქვანი ნაქომნ-ქმები ხელს უწყობენ სინათლის გაქაქებას ფოთლის ქსოვილთა სილქიეში [261]. დაბუქელი უქოქიეტი ნვიმიანი ყუების ძლიერ დაჩიდექელ ქვედა იაქუსში მცხოვები ზოგიერთ ბადაქოქანი მცენახის ფოთლის ქსოვილებში ახსებობს ოქნოსმაგვარი უქიდეები, რომლებიც უქებენ და გადაქვთ სინათლე ქსოვილთა სილქიეში (იხ. ნახ. 2.31). ზოგიერთი ფოთლის უპიდექიელი უქიედი დიდი ხადექონობით შიეყავს ანტოქიანიწს, რომელიც მუზოფილდან ეკვ გამოსული სინათლის ხუაბსიდექიას ახდენს.

ფოთოლში გავლისას ხადაციის სულ უფიხი და უფიხი სუსტება [110]; ამის



ნახ. 1.33 შუადღისას მზის პიკსაზიჩი ხაღაყიის სპექტული განაწილება შქიღჲმ მცენახული საფაჲის დაჩიღილდ ნანიღმ (Smith, 1981). სხვა მონაცემები ნინო-ვან და გიოიიჯე ცყეუბზე იბ. Alexeev (1975), Johnson & Atwood (1970)



ნახ. 1.34a-d სინათლისაღმ სჲეუქეუელი ჯდაყაყიები მუხნახიყბიღნახ ცყეში. მიჲიღ ჯღეხს შუა ღლის საშუალო განათობას იღლისში მონმენიღ ამინდში. a ფოთლებიის ინჯღინაცყა; b ფოთლებიის დაძახიღის სინბიჲე (სუჲათიის მაჲყენა ნანიღი) და მაღეთა განღაგებბის სინბიჲე (სუჲათიის მაჲყენა ნანიღი); c მუჲსიისუბიჲი ჰაჲეუბიის უჲეუბბის კიჲიჲი ფიჲიმა; d ჰქიჲოფიღიის მუღყეულობა უჲეუბბი ნეღ ნონახე (სუჲათიის მაჲყენა ნანიღი) და ფაჲიომბე (სუჲათიის მაჲყენა ნანიღი) (Tselniker, 1978; Goryshina, 1980, 1989; ანაღოგეჲი მონაცემები ნინო-ვანი ცყიბიის და სეღეჲოფიღეჲი ბუქნახიისათვის იბ. მუჲაბამისაღ Aussenac, 1973; da Grutani, 1993)

გამო მზის ენეჯიის ხაოდეზობა, ხომელსაყ ფოთლის ეჟთმანეთის მომდევენო მჟეევი ილებენ. ექსპონენციადე მციხედბა. ინფხანოთიეი სხივები 2000 ნმ-მდე უბანში მთაინთქებბა სუსტად, ხოლო გჰძეტტადლიანი თბჟი ხადიაციის ებანში (7000 ნმ-ზე მეტი) – თოთქმის მთიანად (97%); მცენახე სოთბჟი ხადიაციის მიმახო ისე იქევა, ხოგოყ მავი სხეული.

სხივის გაკჟება. ფოთლის სინათლეგამქოლადობა მის აგებებებსა და სის-ქეზა დამოკიებელი. თბელი მუზომოხეული ფოთოლი აკაჟებს მზის სხივების 10-20%-ს, ძალიან თბელი ფოთოლი – 40%, ხოლო სქელი და ხეშეში ფოთოლი – 3%-ზე ნაქებს, ან შვიძლება ხადიაციას საეჟოდეყ აჟ აკაჟებებს [112]. ყველა-ზე დიო გამქოლადობა სპექტრის იმ ნაწილებშია, ხომლებსაყ ძალიან დიო ამ-ხეჯადი ენახიყ ბააჩნის; ესენია მწვანე და განსაკუთბებით ახლო ინფხანოთიეი ებნები. ამოკომ ფოთლების მასაში გავლიეი ხადიაცა მეტად მიდესიხა დაახლოებით 500 ნმ-ისა და 800 ნმ-ზე მეტი სიგჰდის ტალიებით. ფოთლების საფაჟქეშ გამბატონებელია ნოთეღ-მწვანე, ხოლო ტყის წყვიადში ეი მხოლოდ ნოთეი და ინფხანოთიეი ჩიღილი (ნახ. 1.33) [188].

1.2.1.5 მატნახოთნ ჯეაჟატნი ომხანეიი ხიენსოიი ხიონსის ბომაჟო

ხადიაციეი ელიმატის მიმაჟო მცენახეები ავიენბად ადპტაციის სხვადასხვა სახეს: მოდეაციუსი, მოდეფიაციუსი და ეოლეციუსი. ადპტაციას ჩვენ განვიხილავთ ფაჟოო ახოთი; იგი მოიყვას: ხანმოყლე ევაქციებს, აელიმატინაციას და გენოტიპების ეოლე-ციუსს.

მოდეფიაციეი ადპტაცია. ასეთი ტიპის ადპტაცია აიოს სწაფო და შექევადი. მაგა-ლიოთიბა: ჰელიოგოპილიზმი (ხმესაყ მთიანად მცენახე, ან ფოთოლი იყლის სიგჟ-ციოთ მოიენაციას და მზის სხივების მისალებად იკავებს მუქიმალი ჰოზიციუსს), ყვა-ვილებიის დახეჟვა-გალება (ხაყ განპოხოებელია ხოგოყ დლე-ლაშეიი ხიგმიოთ, ასევე ეონეჟეული ამინდის პოხოებოთი), ფოტოინეზი ანე ქლოჰოზდასტების ეუპოზიუსა (ხაყ განპოხოებელია სინათლის სიგენსიგობის ფლექეაციებით – დაბად განათებბაზე ქლოჰოზდასტების მოიენაციუს სხივების მიმაჟო პეჰენდეეაჟილია, ხოლო ძლიეი განათებბაზე ისინი გადინაცილებენ უჟიენის ეედებისაჟენ და ცოტონაზბეჟი ფილა-მენეტიბის დახმაჟებით იკავებენ გვეჟიოთ პოზიციუსს).

მოდეფიაციეი ადპტაცია. გამონბატება მცენახის მოფოგენეზში და მისადაგე-ბელია სამეჯალო ხადიაციელ პოხოებბთან. ხოგოყ ნესი, ის შეუქევადიო. მაგალიოთიბა: ქსოვილებიას და მოგანოების დიფეჟენციაცია; ძლიეი განათებბაზე მოზახეი მცენახე-ბი ივოთახებენ მეჟიეი ლეჰდის სისტემას; მათ ფოთლებს გააჩნიათ მუზოელიის ხამ-დენიომე შე; უჟიებები მიდესიხა ქლოჰოზდასტებით (ნახ. 1.34); ანახომებენ უფოო მეგ მიხად მასსაყ, ხამიყ ენეჟიის მუიევილობა მეტია; ყვავილობა უფოო მძღავიხა; ივოთ-ხებენ მეგ ნაყოფს; სესეი განათების პოხოებში მოზახე მცენახეებს აქვთ გჰძელი მუხტომოხისებნი, თბელი, მაგამ დიო ფაჟოობის მქონე ფოთლები.

ეოლეციეი ადპტაცია. ასეთი ტიპის ადპტაციეი ებლისანვდომი მზის ხადიაცი-ისადმი აიოს გენოტიპის ნაწილი და განსაზღვხავს იმას, ის ხომეი პაბიკუსს მო-ნიებებს ეპიხაეუსობას მცენახის ესა თუნ ის სახეობა და ფოტოეოგოპი. მცენახოთს ელსოფიაციო ჩიღილის და ბინდის მცენახეებად (სეოდეეები), სინათლისმოყვაჟე-ლებად (ჰეოლოფეები) და ძლიეი სინათლის ამტან მცენახეებად (მცენახეები, ხომ-ლებიყ იხიებბიან მაღალ სიმაღლეებზე ლი ადგილებში, უბანოებში და ზღვის ნაპოი-ბზე) აიოს ეოლოგოჟი დიფეჟენციაციის გამობაეებბა, ხაყ განპოხოებელია სედექ

ციოთა და შეგუებით. ეყოლებინს გენეტიკური საფუძველი კახად მელავენება, თუკი მცენახეთა სხვადასხვა ჰომოლოგებს შევისწავლით განათებულობის ერთსა და იმავე ჰომოლოგში [255]. მცენახეთა სავასეხო ნოხმა გენეტიკუხად ეუტეხინინიხებულია. ასე, მაგალითად, სონათლისმყოფაჲე მცენახე შეიძლება შეეგუოს ჩხიღლის ჰომოლოგს, მაგამ ვეჲი მთაღწევს შეგუების ისეთ ხაზისს. ხოგმოხე ეს ახის სციოლოტიკებისათვის დამახასიათებელი და ჰიოქოთ. ჰელიოლოტიკები იმავეჲოლად ადაპტიხებულინი ახიან მალად ტემპეტიკუხებთან, გამომძიად ჰაქითან და კახად იტანენ წყლის ნაქებობას.

მცენახეები ეგუებიან სონათლის ახ მხლოდ ინტენსივობას, ახამედ მის სპექტიკულ კომპონიციას. ქომაკული (ფეხადი) ადაპტიკუები კახად ახის გამობახელი ღუჲ და ნოთედ წყადმცენახეებში. მათი ჰიგმენტაცია იყლება წყლის სიღმიბს (შესაბამისად, სხვადასხვა სპექტიკული შემადგენლობის) მიხედვით. ასეთი ადაპტიკუები გამობახელია ახეთვე ხმედეთის მცენახეებში. მაგალითად, ქლოხმპლასტების ჰიგმენტების კომპონიცია იყლება განათების სპექტრის მიხედვით.

1.2.2 ხიოთასი

1.2.2.1 ხიოთასჲიი ხეობონები

ელიმატი მცენახისთვის უმნიშვნელოვანესი ფაქტიკია. ცხბ. 1.7-ში მოყემელი გლობალუჲი მასტეკბში მცენახეულობის ზოგადი განწილება ელიმატიკი ზონებისა და წიადგლის ტიპების მიხედვით, ხლო წახ. 1.35-ზე ნაჩვენებია მცენახელი თანახანოგაგობებისა და მცენახეთა სახეობების განწილება ელიმატიკი ლუკალიკი ჰომოლოგის მიხედვით. მცენახეები იკავებენ ისეთ ჰიბოტიკებს, ხომღვიც აქმაყმოტილებენ მათ ძიოთად სასიციოცხლო მოთხოვნილებებს [266].

ედამინაზე ზონალუკი ელიმატის მხავადფეჲოვება განწიხობებულია სხვადასხვა გეოგრაფიული განედისათვის დამახასიათებელი ენეგის ბალანსით. მაგალითად, საშუალო და მალად განედებზე ელიმატს ახასიათებს სეზონუკობა: მონაცვლეობა ჰომოტიკი და ნეგატიკიი ხატიკული ბალანსისა (ხაფხელი-ხამთახი). თბილი სეზონისთვის დამახასიათებელია გჲელი ღლეები, ხლო ცივისათვის – მოყე. ეკავტიკულ ზონაში, სადაც ღლის მზიანი საათების ხაოენობა წლის განმავლობაში ვახიხებს მეკედ უმნიშვნელოდ, გაბატონებულია ე. წ. თეჲმო-ღლე-ლატიკი ტიპის ელიმატი (წახ. 1.36). დაბად განედებზე და ეგეოონებში, სადაც ხმედთაშუაზღვრეთის ელიმატია, ადგილი აქვს ნეიოთანი და მშიალი სეზონების მონაცვლეობას (იხ. წახ. 6.57). ელიმატის ეგეოონელი ვახიკუები (მაგ., კონტიკენტიკი და ზღვიუნი) განწიხობებულია ახეთვე რუკანუკი ელიმებით (თბილი ელიმები – გოლფსტიკი, ეუკომიო; ცივი ელიმები – რბიხატიკი, ჰუმბოლტი, ბენეეეა), ქახებოთ (ჰასაკებოთ) და ეგეოონის მხოგრაფიული თავისებულებებოთ.

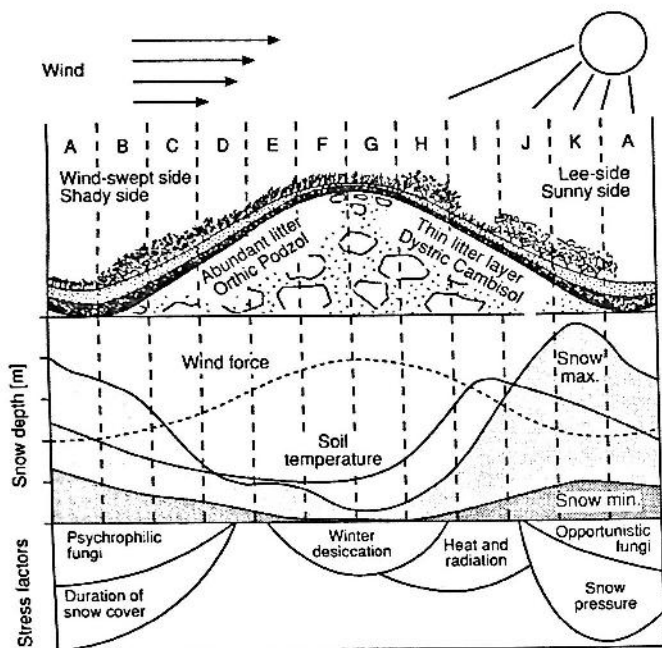
ზონალუკი და ეგეოონელი მახიოელიმატებში ფოხიღება მათგან დამოუკილებელი და სხვადასხვა ვახიკუების მქონე ელიმატები (მეზოელიმატი). მეზოელიმატის ფოხიღებას განწიხობებს ლუკალიკი მხოგრაფიული თავისებულებანი, ხომღვიც ცვლიან ქახისა და ხატიკის ზემოქმედებას. საინტიესოსა, ხომ ელი დასახელებულიც, საეუთიოვ მათ ტეჲოტიკაზე და ახიკეეე ბეფეჲელ ზონაში, ქბნან ე. წ. ქალქის ელიმატს (მისთვის დამახასიათებელია შედახებოთ მციოე ხატიკა, ჰაქისი

ცხელი 1.7 კლიმატური ზონები, ნიდაგის კიბები და ცომინანტი მცენახულობა (Walter & Breckle, 1991)

კლიმატის კიბი	ნიდაგატი	მცენახულობა
ევჯავოხილუი ღლე-ლაშუი კლიმატი, ჰოგოიყ ნესი, პეიშანენკედე პეშიღეი	ევჯავოხილუი ყავისფეი თიხნაი, ფეხილუი ნიდაგები (ფეხანადაგები)	შახანენკედე კიოპეი ნეიშანი ყე, ჰომეღეიყ სეზონეი ცვილები სე- ლიდე აი აღონიშნება კიოპეი ფთორიოვანი ყე, სავანა
კიოპეი ზაფხუის ნეიშებით და გილი მშხალი სეზონით (პეშიღეი- დან აიღედეამდე) სეზონიკი აიღედეი უდანოს კლიმატი, იშვითი ნეიშებით	ნეიშეი თიხები ან ნეიშეი შინები, ფეხილუი სავანის ნიდაგები	სეზონიკი მცენახულობა; ცომინიხებს ქიანი დანეშაფეი
ბნელთაშავოზისპიღეი ზამთის ნეიშებით და ზაფხუ- ის სიშხალით (სეზონიღე- იდან სეზონიღედეამდე)	უდანოს ნიდაგები (აიღე- იფიშ- და ქეიონიდაგები), აიღედეი დამედეშეი ნიდაგები (სლიონეი, სლიონეი)	სეკიფიღეი სე-მცენახე- ბი, ჰომეღეიყ ხანეიღეი ყინებისადეი სენსიკეიშით გამოიხეივანი
თბილი ზომიკი სიხიდე ნეიშების ზაფხუის მაქიშეი	ნეიშეი ან ყვითეი ყის ნიდაგები	ზომიკი საიყისი შახან- ენკედე ყეები
გილი ზომიკი მოყე ცვი ზამთით	ყის ყავისფეი და შეხა ნიდაგები	ფაიოფთორიოვანი ფთორიმეყენი ყეები
კონკონეი აიღედე-ზომიკი ცვი ზამთით	სეკის ნიდაგები (შავინა, ნაბე, შეხა)	სეკეიღეიდე უდანოს მცენახულობამდე
ბიღეი ცივი ზომიკი გილი ზაფხუილთა და გიღეი ზამთით	პეშესიღეი ნიდაგები	ბიღეი ნინოვანი ყეები
პოღეი ღლეი მოყე ზაფხუილთ	ტენისი პეშესი მღედი ნიდაგები გამხაღეი სლიფეიკით	მეღეი შხალიანე განეიშეიღეი უყეი ტენ- ისი მცენახულობა

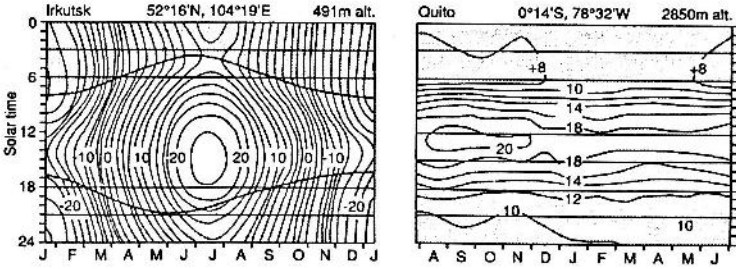
უფიო მალაღეი ტემეიხაღეი, პეიხის დაბაღეი ტენიანობა და ქიხის შედეიშით დაბაღეი სიქეიხეი).

მთაში, ადინაბეიკი ტემეიხაღეი გიდეიენის თანახმად, შიოგეიხეიღეი მცი-
ღება ატოსღეიღეი ნეევა და ტემეიხაღეი უყემა საშეაღეი 6.5 K კმ¹-ზე.
სიმაღლის მაგებანთან ეიოდე, მონენეიღეი აინენეი შიხის ხეიოყი მაგეღეი,
ქიხის სიქეიხეი იწეღება და ის სეღეი უფიო სიხიხი ხეღება, პეიხის ტენიანობა ეღე-
ღეიღეი, უეპოხაღეი იწეღება და, ჰოგოიყ ნესი, ნაღეიქების ხაოღენობა და თოვლის
საფეიხის სიღეი და ხანეიღეიღეი მაგეღეი (ნახ. 1.37). კიოპეი მალა-
მთიანეთში ლეიღეი ნაიშოქენება უფიო მალაღეი სიმაღლეებზე, სადაეი პეიხის
ტენიანობა, ჩეეღეიღეი, უფიო მალაღეი. მალაღეი, ხანეიღეიღეი სავეღეიღეი
ოღეი, მოყეღეი ეისეიღეიღეი ეღეიღეიღეი მევეთი ცვიღეიღეი და მბიღეიღეი
ეიქეიღეიღეი გეიემ პიოშების გამე, შეიღეიღეი განვიხიღეი ჰოგოიყ ეიოღეი



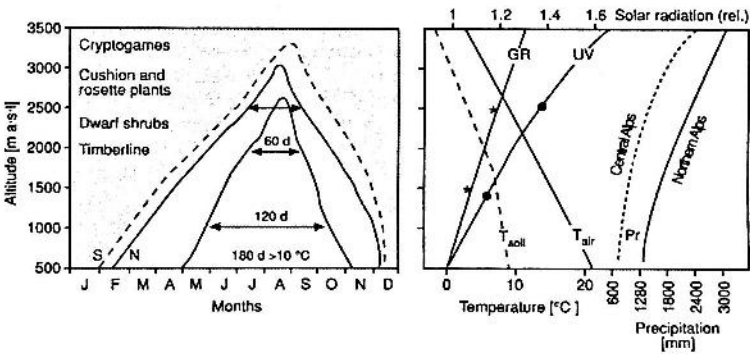
ნახ. 1.35 ცენტრალური ალპების სუბალპური სასტყეოში გამოგზავნილი თავისებურებებისა და კლიმატური ფაქტორების გავლენა მცენარეულობის კომპონენტების განაწილებაზე და სოციალური ურთიერთობებზე. A მუხრანული თოვლი, *Soldanella*, ხავსები; B *Rhododendron ferrugineum*, ხავსები; C *Rhododendron ferrugineum* და *Vaccinium uliginosum*; D უკუა ბუჩქნახი *Vaccinium uliginosum*-ის ღმირნაწყობით; E *Loiseleuria procumbens*; F ოქუნები უმცირესზე და გალახიბებულ ნივთებზე; G ხონჯელი და ბალიშა მცენარეები, *Juncus trifidus*; H *Arctostaphylos uva ursi* და *Vaccinium vitis idaea*; KI გალახიბებელი ნივთების ღაქები; J *Juniperus nana*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis idaea*; K *Rhododendron ferrugineum* და *Juniperus nana*. ხანგზილი თოვლიანი პიკიში მნიშვნელოვნად ამცირებს უკუკაყის პიკიში და დაუკვილი მცენარეები სეზონის ფსიქოლოგიური სოციალის თავდასხმის მიხედვით. ზამთარში ბოჩყის ქაიან ნეჩიზე და მზიან ფეხებზე მცენარეები სიხიდე ჩრებთან თოვლით დაუკვილი და განიცდიან დაბალი ტემპერატურების ზემოქმედებას, ატყვევებენ ადგილი აქვს "ზამთარის გამოძირვის" უფერეს. სამხეთის ფეხებში დაუკვილი ქაიისგან და ამოკომ ხაფხუბში აქ მაღალი ტემპერატურის გამო სიხიდე მცენარეთა გადახეობა (Aulitzky, 1963)

სელექციური ფორმები და ადგილობრივი სახეობები გავლენით მახლობელი ჰეგომონის ფორმისათვის. აქ ძალიან მოკლე მანძილებზეც კი ელით მიუხილოდობის სხვაობები. მათს ხეობებში და სხვადასხვა ექსპონირების ფეხებზე მუქმნილია მკვეთრად განსხვავებული სასოციალური პიკიები. შესაბამისად, მცენარეული საფარიც განსხვავებულია. მაგალითად, ჩილიოეთის ექსპონირების ფეხებზე, საშუალოდ, განათობის ხანგზილიობა 60%-ით ნაკლებია სამხეთის ექსპონირების ფეხებზე მათთან შედარებით. ზომიერი სახეობის მაღალმთიანეთში სამხეთის ფეხებში



ნახ. 1.36 ჰაიხის სამშალო ტემპერატურა, ჰორიზონტალური დღისა (მედიანური ღარი) და ღრის (ანტიპოდური ღარი) გრძობის დენდროგრამა. ასევე, ნაჩვენებია დღისა-ღრისის დრო (ღრის დროის დამატებით) და დრო (დრო დამატებით) ჰორიზონტალური სანტიმეტრით. შუამდებელია ჩვეულებრივი განლაგებული იკუტსის (მაჩვენა სუბსტი) და უვარდითი მალაქოანთში განლაგებული გრძობის (მაჩვენა სუბსტი) მონაცემები.

გაცილებით უფრო თბილია, ვიდრე გავრეხული ადგილები და ჩვეულებრივი ფეხობები. თხემებისთვის დამახასიათებელია ქაჩი. ამიტომ აქ უვარდითაა გაცილებით მალაქია, ვიდრე ქაჩისგან დასერი ადგილებში. სამაგიეროდ, ქაჩიან ადგილებში



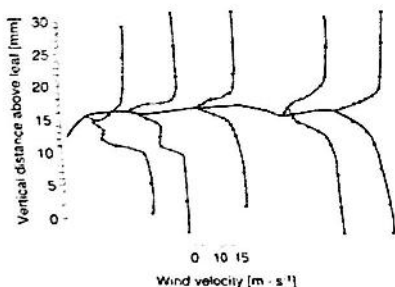
ნახ. 1.37 კლიმატის ცვლილება სიმაღლის ზედასთან ერთად და მცენარეულობის გავრეხვის ზედა ზღვარი ადგილში. საჩვენებელია მცენარეულობის გავრეხვა; თოვლის საფარის სანტიმეტრით (დამატებითი აქ) და ჩვეულებრივი ჩვეულებრივი ფეხობები და შიხან სამხრეთის კლიმატზე; უვარდითის ჰორიზონტალური სანტიმეტრით (იკუტისებურა დღეების ხაზდრობა 10^0C -ზე მალაქი ტემპერატურით); დაკვირვებები ნაჩვენებია 1863-1878 წწ (F. v. Kerner, 1888) (მაჩვენა სუბსტი). უფროდო ამინდში გლობალური ხაზდრობის ზედა; წლიური ნალექები (მმ) ცენტრალური და ჩვეულებრივი ადგილებში; იკუტის ჰაიხის ტემპერატურის დანერგვა: 1 მ სიღრმეზე ნიადაგის სამშალო წლიური ტემპერატურა (მაჩვენა სუბსტი) (Steinhauser et al., 1960; Turner, 1970; Franz, 1979)

თოვლი ხშირად გადაიხვევა და ამ ელს ტემპერატურაზე მყვითად ეყვება. ჩილი-ლოთის ფეხობებზე და ხელიდან ექვესიებში თოვლის საფარი ან მათი უფრო მძლავრია, ახადე საყმად ხანგძლივით. ცხოველ და სუბციხოველ მალა-მითანეთში ხეობები ძლიერ ტენიანი და ქახისგან დაყვლია, ამიტომ აქ ბუჩქები და ხე მყენახეები ხეობებს საყმად მალად სიმალეებამდე მიუყვება.

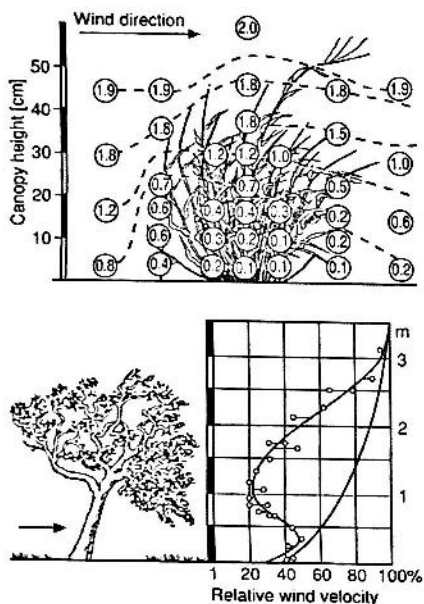
1.2.2.2 ბიოლოგიური და ფიზიკური

ბიოლოგიური ახის მყენახელი საფარის მიხიოლოგიური. მისი საზღვრები ვიყვლება მყენახელი საფარის ზედაპირიდან ნიადამში ფესვთა გავიყვლების ქვე-და ზღვამდე. იგი დამახასიათებელი ელიმაცია, ხომელიც განვიხობებელია მყენახელი საფარის შედგენილობითა და სეხეყეხით. ბიოლოგიურზე მოქმედებს ელი-მაციის ყველა ტიპი. მაგალითად, ზონალური ელიმაციი განვიხობებს შხის ხადიციას (გამომინახე გეოგრაფიული განეიდან), მაშინ, ხიყა ნაღეები დამოყიებელია ხეგომრე ელიმაცზე. სითბოს ხახისხს, ევაჰოციას და ნაღეების განანილებას ეი დენილად განსაზღვავს ლყაელი ცოჰოგრაფიული თავისებეებანი.

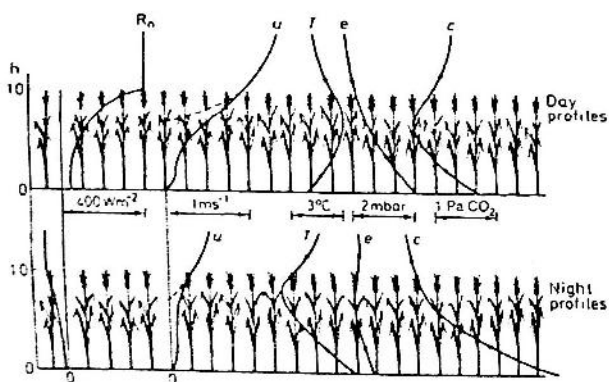
ინფივიდუელი მყენახის ბიოლოგიური. ბიოლოგიური ეს ტიპი ახის ინფივიდუ-ელი მყენახის გახემო ელიმაციის ძალიან თხელი ზონა, ხომელიც ემთავიესად განვიხობებელია ფოთლების სიხეციით მიიენციაციით და ქახის ეფეციით. მყენახე-ები ჰოიოლოთიხიელი მიგანიზმებია, ე. ი. მათი სხეელის ტემპერატურა ან ახის ზესად ისეთი, ხომელიც გახემომყველი ჰახისა. ხოდესაც მყენახე იღებს შხის მალად ხადიციას, იგი ეხვევა ცხელი ჰახის საბეხეებში. ქახი მყენახის ფოთლის ზედაპირამდე ხამდენიმე მილიმეტრის სიმალეზე ახლევს ამ სითბუხ საბეხელს და ინვესს სითბოს ეახვას (ნახ. 1.38). ხაც ეფეხ მალაია ქახის სიჩქახე, მით ეფეხ ეფეხეხად ხდება სითბოს ეახვა. ხომეელი და ბალია სასიციცილო ფოთ-მის მყენახეები, ხომელთა სხეელი ახლოა ნიადანის ზედაპირთან, ეფეხ ეფეხე-ხად ინახენებენ სითბოს, ვიღე ეეხეელი სასიციცილო ფოთმის სახეობები (ნახ. 1.39). მყენახეთა ტემპერატურა ხამდენიმე გადესით აღემატება გახემომყველი ჰახის ტემპერატურას [73]. ტემპერატურის ამ სხვაობას ეწოდება ნამეტი ტემპე-



ნახ. 1.38 ეეხის ფოთლის დიხალე ზედაპირთან ქახის სიჩქახის გადენეტი (Grace, 1977)

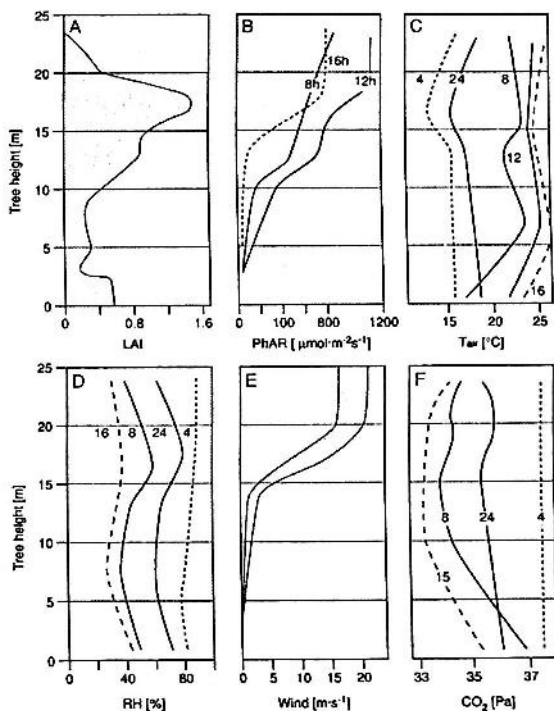


ნახ. 1.40 ქაჩის განაწილების ზომული სავანის მცენახეობში. ქაჩის სიჩქარე (მ წმ^{-1}) მკვირვრობიდან მახველოვან ბაღამბრან მცენახეობი (ზედა სუხათი) და ხე-მცენახეობი (ქვედა სუხათი) (Vareschii, 1960)



ნახ. 1.41 მცენახეობი სავანის სხვადასხვა სიმაღლეზე ავიზონამიკული ზომილები დღისა და ღამის განმავლობაში. S ხაზოცილის ბაღანსი; u ქაჩის სიჩქარე; T ტემპერატურა; e წყლის მხოცილის წნევა; c CO₂-ის კონცენტრაცია (Monteith, 1973)

აქტიური მინსათვის აის დამახასიათებელი ტემპეჩატეხის დიდი ფლექუაცეები. ხაც უფრო მაღალი და დაბუჩლია მცენახული საფახი, მით უფრო კახგადაა გამობატელი მასში ქაის გადიენტი. აუხიღინამიული მიმოყვის ჰოუსელები (ნეღის მიხთქისა და ნახმიხიყანგის გაზის) მნიშუნელივნად განსხვავდება დღისა და ლამის ჰეიოღებში (ნახ. 1.41). შეუჩუღ მცენახულ საფახში, იქნება ეს ყუ, ბუჩქნახი თუ ბადახნახი, ბიოქიღმატი გაყიღებით თბიღი, ნესკიანი და, ამავე დროს, სკაბიღეხი და განონახსნოხებელია, ვიღუ ამ მცენახული საფახის გახომცველ ჰაეხში და ლა ადგიღებში (ნახ. 1.42). ტყის საბუჩვეღევემ ახადგახხდა ხე მცენახეები და აღმონაცენები ამგვახად დაყიღა დაბალი ტემპეჩატეხების დამახონებელი ზემოქმედებისგან. ტომოქეღი და სუბტომოქეღი მახადმწვანე ნევიანი ტყეების საბუჩვეღევემ ტემპეჩატეხის დღიუხი მეყეომა 2-5 გჩადესს ახ სციღება, ხოლო ნღეხი მეყეომა - 10 გჩადესზე ნაყღბია.

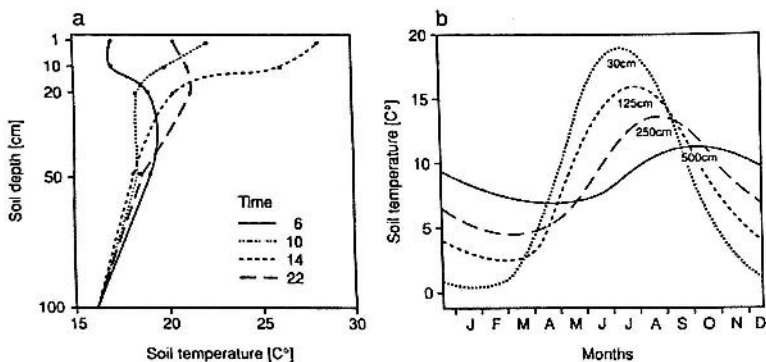


ნახ. 1.42A-F ზახებელში ბიოქიღმატი ჰახამეყების ვეჩატეღი ჰოოღებღი ცენახიღი უფომის მეუეღ ფოღოვან ტყეში. A ფოღის ფახის ვეჩატეღი განაწიღება; B ფახი; C ჰაეხის ტემპეჩატეხი; D ჰაეხის ფახიღბითი განათებღობა; E ჰაეხის სიჩქე; F CO₂-ის ყმწენესყაყა (Elias, 1989). ანაღოქი მიწაცეები ტომოქეღი ტყეებისთვის იხ. Aoki et al. (1975)

ყვის დაბუჩღ მცენახეულ საფაის განსაყუთუბით დიდი გავლენა აქვს ქვეყნის და ბაღახოვანი მცენახეუბის წყლით მომხაგებახე. ნაღუეუბისას წყლის მხოლოდ ნაწილი აღწევს ნიადაგის ზედაპირამდე. დაბუჩღი ვახუეუბი იყავუებუნ წისრს, დაბად ლუბღებსა და მგუხის ნაწიღაყებს. უანასყენღ შუბთხუევაში ისინი უთგუაჩი ფიღყის ხოღს ასუღებუნ.

ხიზოსღუხის ბიოყიღაყი. ნიადაგის ტემპუხაყუხა ცვალბადოზს მციუ მანდიღბუეყ უი და ეს ცვალბადოზა დამოყიღებუღია ხოგოყუ გახიდან მიღუბღი სითბოს რღენობახე, ასუეე მცენახეული საფაისის ტიპახე, თუიოთ ნიადაგის შუღგენიღობასა და სუუქუეუხახე, თუ მცენახეული საფაისი ფაშახია და შიშუეღი მინის ფახთობი დიღია. მაშინ ნიადაგის ტემპუხაყუხისთვის მნიშუენღობა აქვს მის ფუხს, წყლისა და ჰუეხის შუღცუეღობას, სუუქუეუხას. ფაშახი ნიადაგი, სადაყ აყუყუა აქუიუიხა, თბუბა მხოლოდ ზედაპირახე და მის მახლობეღ ფენებში, მაშინ ხოყა დაგუყუანიღი და სუეღი ნიადაგი სითბოს აყუეუბს ლუმა ფენებამდე. ლამე ნიადაგი, განსაყუთუბით მისი ზედაპირი, ციუღებუა. ამიოგად, ნიადაგში სითბოს მიმოყვღა აქუიუიხა. სუზონუი უიღაყის ბუონე უეგოზენებში ნიადაგის ტემპუხაყუხა წის სხვადასხვუა ჰუიოღღი მყუთუხად განსხვავებუღია (ნახ. 1.43).

დაბუჩღ ფიოყუყენოზებში ნიადაგი დაყუღია ხოგოყუ ჭახბი სითბუი ნაყაღისაგან, ასუეე სითბოს ზეღმეუი ვახგვისაგანყ. ნიადაგის ტემპუხაყუეღ უეუიში მნიშუენღოვანია თოვლის საბუჩღეღი, ხოშეღიყ ხერს უღის მისი ზედა ფენების გაყინვას და ინახიწენებს შუგ-ნაყეღბად სუბიღეღი ტემპუხაყუეუბს. ამიოღამ თოვქქუემ ტემპუხაყუხა იშვიოთად უყუმა 0°C-ის ქუემოთ.

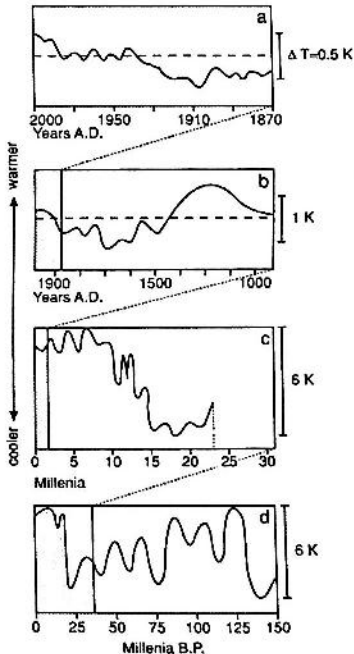


ნახ. 1.43a,b ნიადაგის ტემპუხაყუხის ცვალბადობანი. (a) გაღაჩიბუბი ბაღახოვანი საფაის ქუემ ნიადაგის ტემპუხაყუხის ჰიოღეღი ზაფხულის ტიპიუი დღეს იღონოსის შაყამი (Rosenberg, 1974). (b) ნიადაგის ტემპუხაყუხის წიღი ფეღუეუყუეუბი რიღიღოთი უეუიში (Geiger, 1961). ნიადაგის ტემპუხაყუხის ჰიოღეღიბი ტიპიუებისთვის იხ. Schulz (1960) და Vareschi & Huber (1971)

1.2.2.3 ხლინაბის სვანჯანაბა

კლიმატი და ამინდი მუდმივად იცვლება. მეტეოროლოგიური ფაქტორების (მზის ხაღაცა, ჰაჱის ტემპეატურა, ჰაჱის ტენიანობა, ქაჱი და ნალექები) უთიეითქმედა იწვევს ამინდის ხანმოკლე ცვლილებებს, ხომლებიც შიოდება გაგჱედდეს ხამდენიმე დღე ან უვიხა (წვიმის უჱიომდი, ყინვის უჱიომდი). ასეთ ცვლილებებს ახ გააწნათი ჱეგელახელი ხასიათი. მათგან განსხვავებულია კლიმატის გლობალური და ხანგჱილივი ცვლილებები [273], ხომლებიც შიოდება მიმდინახიობდეს ათასწლეულების მანდიღზეყ კი (ნახ. 1.44). დედამინის მოძახობა ლეჱდის გახმემო განაპიხობებს შიით განათებული და ბნელი უჱიომდების უთიეითმონაცვლობას (ფოკოპეიომიზმი). ნათელი ფახა ახის გათბობის, ხომ ბნელი – გაყვების უჱიომდებიც. ამიკომ ფოკოპეიომიზმს მუდმივად თანახვავს თიეომოპეიომიზმი. ხოგოხც წესი, თიეომოპეიომი დიომი წამოხიწება ფოკოპეიომი: ჰაჱის ტემპეატურა მაქსიმუმს აღწევს ახა მამინ, ხოყა მზე ხენიყშია (შესაბამისად, ფოკოპეიომის მაქსიმუმიც), ახამედ მდნავ გვიან; ტემპეატურული მინიმუმი კი დგება მხოლოდ ლამის ბოლოს.

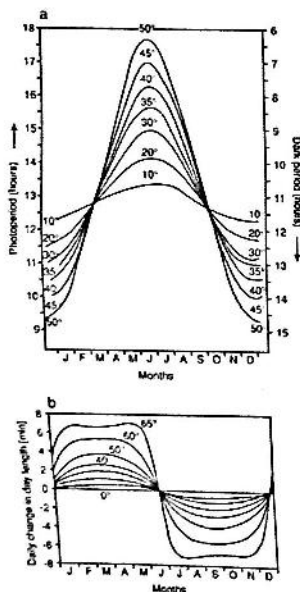
დაბად გეოგრაფიულ განედებზე ფოკოპეიომი წლის განმავლობაში მციხე



ნახ. 1.44a-d ახევედ ეპოქებში ტემპეატურის გლობალური ფლუკუაციების ჱეგონსტრუქცია. (a) მეტეოროლოგიური მონაცემები, (b) ისტორიული ჩანაწერები, (c) პალეოკოლოგიური და ბაცოლოკოგიური მონაცემები ეჱიომისა და ჩიგ. ამეიკისთვის, (d) ლიმა ზღვების დანალექ ქანებში ფანგბადის იზოტოპების გაზომვა. ტემპეატურის ფლუკუაციის ამპლიტუდა მოყმულია კლივის შალისი (Lauscher, 1981; Webb, 1986; Roeckner, 1992; Webb & Bartlein, 1992)

ივცლება. ამიტომ ცხოველებში ახ ახის ყაჩაღ გამოხატული წლის ეხმ; აქ კლიმატური ჰიკმის მთავარი გამოხატულებაა დღისა და ლამის ფაზების უთოიეთმონაცვლობა (დღე-ღამეისი კლიმატი). მთაში და მაღალ ჰაერებზე სითბოს ძლიერი გამოსხივებისას ეს ჰიკმი შეიძლება გამოიხატოს ტემპერატურის უღიხსად დღე ცვალებადობაში. ცხოველ მთებში მთელი წლის განმავლობაში მცენარეთა ტემპერატურული რეჟიმი ასეთია: ლამით ადგილი აქვს საკმაოდ ძლიერი ყინვას (-10°C -მდე), ხოლო დღის საათებში ჰაერის ნიადაგისპირა შიის ტემპერატურა 30°C -ს აღემატება ("მონაცვლობითი ყინვების კლიმატი").

გეოგრაფიული განებების ზედსთან ერთად ივცლება დღისა და ლამის თანდახლობა წლის განმავლობაში (სეზონური ფოტოპერიოდულობა) და ხაც უფრო მაღალია განედი, მით უკეთ ახის ის გამოხატული (ნახ. 1.45). ჰოლაქილი წიის ზევით ბუნობის ეხის დღისა და ლამის მონაცვლობა წყდება ("ჰოლაქილი ლამებში და დღეებში"). სამულო განებებზე ზაფხულში დღის ხანგძლივობა დახლოებით 16 საათია, ხოლო ზამთარში – მხოლოდ 8 საათი. ფოტოპერიოდის სეზონური ცვალებადობას თან ერთვის ტემპერატურის სეზონური ცვილიებაც (სეზონური თერმობიოლოგია). განსხვავება ენეიკის ბაღანში დაბალ განებებსა (სადაც ინსოლაცია მაღალია) და მაღალ განებებს (სადაც ხაღაცის ინტენსივობა დაბალია) შიის ინვეს გლობალური ციხეღაცის ატმოსფეროსა და ოკეანეებში და, ამგვარად, გავლენას ახდენს ნაღეების განაწილებაზე. შედეგად ამისა იქმნება მზაღი და ნაღეიანი პერიოდების მონაცვლობა – ბიოგეოგრაფიული.



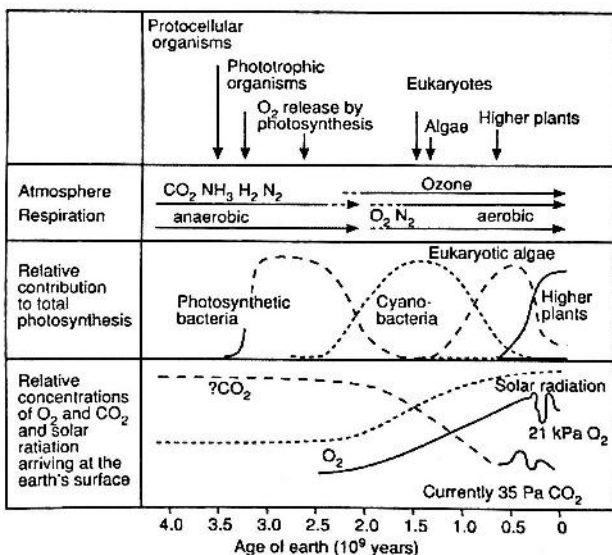
ნახ. 1.45 ფოტოპერიოდულობის სხვადასხვა განებზე. განების გავლენა სეზონური (ზედა სუხაოი) და დღური (ქვედა სუხაოი) ფოტოპერიოდზე (Downs & Hellmers, 1975; Salisbury & Ross, 1992)

2. ნახშირბადის მოხმარება და მშხანი ნივთიერების ნახმოქმნა

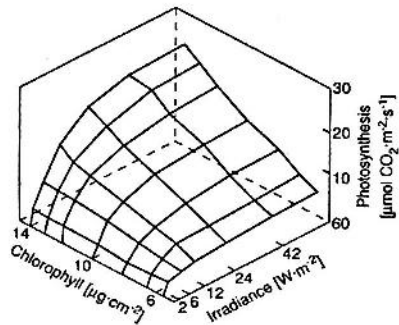
2.1 ნახშირბადის სვლა უჯრედში

2.1.1 ფოტოსინთეზი

აღიარებული გეოლოგიური პერიოდში, რომელსაც პრევიდუა პრეპროტოზოოტში (აქვებ-ტეხიები, ბოგიდის ბაქტერიები, ციანობაქტერიები) ყალიბებოდა ფოტოსინთეზი.



ნახ. 2.1 ფოტოსინთეზის ევოლუციის შესაძლო ნაბიჯები (Lawlor, 1993)



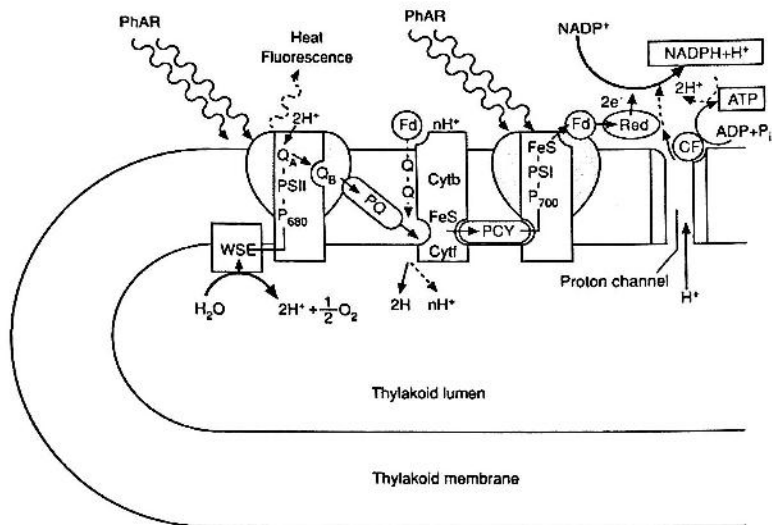
ნახ. 2.2 დამოკიდებულება ჰოტონური ფოტოსინთეზის, ქლოროფილის შემცველობასა და სინათლის ინტენსივობას შორის *Theobroma cacao*-ში. გაზომვები ჩატაიუელის CO₂-ით გაზუების პირობებში (2400 µl l⁻¹ ჰაერში) (Baker & Hardwick, 1976)

ბელი იყოს ძალიან მაღალი ან, პირიქით, ძალიან დაბალი განათებით, მინერალური ბალანსის დახლევით, მავნე გაზების მოქმედებით ან ვიხუსელი ინფექციით. და ბოლოს, ქლოროფილის დაფიციტი შეიძლება გენეტიკურად იყოს დაკვირვებული, ხომოცი ამას ადგილი აქვს მოზაიკური ან ყვითელი ფურის ფოთლების მქონე მცენარეებში.

ფოტოსინთეზი ხორციელდება ქლოროპლასტებში. ქლოროპლასტები ორმაგი მემბრანით შემოსაზღვრული უჯრედი ორგანოა, რომელიც თავიანთ სტრუქტურაში შეიცავს ცილაკომპლექსებს შემზღობადა სისტემას (ფოტოსინთეზის და ქლოროფილის ჰიგენეზი), ხომოცი, ჰიგენეზის, ჰიგენეზის დნმ-ს (ქლოროპლასტების გენომი) და სხვა რანაშობებს (ე.წ. ჰიგენეზის გენომი). სხივური ენერჯია ქლოროფილის გენომის ენერჯია გახდომება ცილაკომპლექსში.

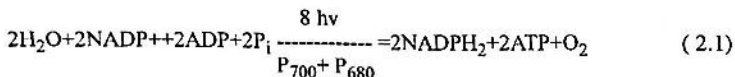
ფოტოქიმიური პროცესი იწყება ქლოროპლასტების მიერ ფურის შთანთქმით. ორი ჰიგენეზი სისტემა თანმიმდევრულად მონაწილეობს სინათლით განზომბებულ ჰიგენეზში. თითოეული მათგანი დაკვირვებულია სინათლის შემზღობა ჰიგენეზი-ციტოქრომან კომპლექსთან (LHPC, ნახ. 2.3). ანტენური ჰიგენეზები (ქლოროფილი, ფოტოციტინი, ფოტოციტინი, კაროტინოიდები) შთანთქმევენ მოსულ სინათლის ქანაგებს, რომელიც შემდეგ გადაეცემა სახე-ქლოროფილს. ფოტოსინთეზი I (PS I) ფოტოგენეზის უფრო ძველია და შეიცავს განსაკუთრებულ სტრუქტურულ გახე-ციტოქრომან კომპლექსს; ამ კომპლექსის ძირითადი კომპონენტია ქლოროფილი a. PS I-ის სახე-ქლოროფილის ნაშობადგენს ქლოროფილის კომპლექსი შთანთქმის მაქსიმალური პირით 700 ნმ-ის უბანში - „ჰიგენეზი 700“. ქლოროფილის სახე-ციტოქრომან კომპლექსი უფრო ახალია ჰიგენეზი 700-თან შეხვედრის 300:1-დან 600:1-მდე მცენარის სახეობისა და გახე-ციტოქრომან პირობების მიხედვით. სინათლის ფოთლებში შეფარება ქლოროფილი a / ქლოროფილი b და PS I-ის წილი უფრო მაღალია, ვიდრე რიგის ფოთლებში. ფოტოსინთეზი II (PS II) შეიცავს ქლოროფილის კომპლექსს მაქსიმალური შთანთქმით 680 ნმ-ის უბანში („P 680“), რომელიც ხასიათდება ქლოროფილი b-ს და ქანაგოციტინის უფრო მაღალი შემცველობით, ვიდრე ეს PS I-შია; ქანაგოციტინი განსაკუთრებულ ხმელს ასხელებენ ქანაგი ენერჯის უცილობელი (ქანაგოციტინი ცილი, ნახ. თავი 6.2.1.1).

სინათლე სახე-ქლოროფილის ენერჯიში იწვევს ანტენური ქლოროფილის აგზნებას, ხასიათ ჰიგენეზის მოლეკულიდან ელექტრონების გამოკრეფას მოსდევს. P 700-დან გამომდინარეობს ელექტრონი ენერჯიის ნაშობადგენს NADP⁺-ის აღდგენას, ხომოცი ქლოროფილი



ნახ. 2.3 ცილაყოლების შემხანებში ელექტონების ტრანსპორტის გამაჩვიებელი სქემა. WSE წყლის დაშლილი ენზიმი; PSII ფოტოსინთეზა II, P680 და პლასტოკინონების აქცეპტორები Qa და Qb; PQ პლასტოკინონი; ციოქსომი ბი/ფ კომპლექსი მუიკავს ფუხელოქონს (Fd), ციოქსომი ბი (Cytb), გოგლინისა და ხინის ცენკები (FeS) და ციოქსომი f (Cyt f); PCY პლასტოციანინი; PSI ფოტოსინთეზა I, P700 და FeS; ნითილი ფუხელოქონი-NADP+ ხელეკასა; CF ATP სინთეტასს ყოფაქყოფი (Hess, 1991)

ის აღსადგენად საჭირო ელექტონებს იძლევა წყლის ფოტოლიზი ან ელექტონების სხვა ხომელიმე დონორი - მაგ., H_2S ფოტოავტოტოფიკულ ბაქტერიებში. ფოტოლიზის პროცესში თავისუფლებდა ატომური პროტონები და გამოყოფდა ვანგბადი. პროტონები გროვდება ცილაყოლის შემხანის შიდა ზედაპირზე, ხაც განაპრობებს ცილაყოლის შემხანის შიდა და გარე ზედაპირებს შილის პროტონული გრადიენტი შექმნას. ეს pH გრადიენტი ეხევეუეყოფს ენეგიით ATP სინთეზს. ფოტოქიმიური პროცესი აღნიშნული ახაციდეიი ელექტონული ტრანსპორტის შემეყობით იძლევა აღდგენილ ექვივალენტებს ($NADPH_2$), მალაღენეტიკულ ფოსფატს (ATP) და ვანგბადს:



სინათლის შთანთქმით განპრობებული და P 700-ის ატონების შედეგად მისგან გამოინთავისუფლებული ელექტონი შეიძლება ავღავ დაუბიუნდეს ქლოროფილის დაფანგულ მოღეაღდას სხვადასხვა ვანგვა-აღდგენითი სისტემის დასმახებით. ელე-

ქიმიური ეს ციკლიური კანონზომიერება შეუძლებელია აგებულიყ ATP-ს სინთეზთან (ციკლიური ფოსფორილირება).

ფოტოქიმიური ჰიოქსენში გამოიყენება შთანთქმული სხივიური ენერჯიის მხოლოდ ნაწილი; დანარჩენი გახდის ენერჯიის ელემენტარული და ფოსფორილირებული გამოსხივება და სითბო. მზანე ქსოვილთა ელემენტარული ენერჯიის (in vivo ქიმიური ა-ს), განსაჯთებლით სინთეზის ფაზის მომდევნო ინტენსივის ფაზის განმავლობაში (სინთეზი), იძლევა ინფორმაციას ფოტოსინთეზის მდგომარეობის, ელემენტარული მოძიარბის მიმართებლის და ATP-ს სინთეზისათვის საჭირო ჰიოქსენი გადიენის ნახმოქმნის შესახებ.

ელემენტარული შესნავეა in vivo ძიითადე სასახებელთა მცენახეთა ელემენტარული მოკრევებისათვის, ხომლები სინთეზისადმი შეგუებას, განვითარების ჰიოქსენი ფოტოსინთეზური აპარატის ცვლილებასა და სტრუქტურულ დაჯანსივებულ საკითხებს ეხება.

ფოტოსინთეზის ქანტური გამოსავალი. ფოტოქიმიური ენერჯიის გამოსავალი დამოკრეველია სინთეზის ქანტის ენერჯიას, ხაც, თავის მხივი, განვიხილებელია შთანთქმული სინთეზის კალის სიკრძით. ფოტოსინთეზის ქანტური ელემენტარული ფა-თი გამოსავლენ გამოყოფილი ფანგბადის მოლებით (ზოგჯერ შთანთქმული CO₂-ის ან ნახმოქმნილი ნახშირწყლების მოლებით) შთანთქმულ ფოტოსინთეზის ენერჯიის მოლები.

$$\Phi_a[O_2] = \frac{\text{ფოტოქიმიური მუშაობა [მოლი } O_2]}{\text{შთანთქმული სინთეზის ქანტი (მოლი ფოტონი)}} \quad (2.2)$$

სმელთის ქიქლოვან მცენახებში ფოტოსინთეზის ქანტური ელემენტარული მუშაობის 0,05-0,12 მოლი O₂ შთანთქმული ფოტონების ენთ მოლები [19, 146], ნყლის ქიქლოვან მცენახებში - 0,01-0,07, მაქიონყალმცენახებში - 0,03-0,09, მიქონყალმცენახებში ენ - 0,07-0,12 [69].

2.1.1.2 ნახშირბადის ენერჯიის ენერჯიის და ენერჯიის: ენერჯიის ბანკი

ფოტოსინთეზის ჰივიადე ენერჯიის მოლები ენერჯია და NADPH₂ მდგომარეობი გამოიყენება ნახშირბადის მალაქსონიური ნაქიების - ნახშირწყლის მისაღებად. ეს ენერჯიის მიმდინარეობს ქიმიკლასტების სტრუქტურში.

CO₂-ის ენერჯიის ჰენოზომოზონდაქური გზა (კრეზონ-ბენსონის ციკლი). ქიმიკლასტებში მდინარის ნახშირბადის მამრევე ენერჯიის აქცეპტორის - ჰენოზომოზონდაქის ხიბელზომ-1,5-ბიფოსფატის (RuBP), ხომელი მდგომარეობის განვიდის ენერჯიის ენერჯიის RuBP-ენერჯიის მონარეობით. ფოტოლებში ამ ენერჯიის მნიშვნელოვანი ხომენობაა (ის ქიმიკლასტების სინთეზის 50%-ს აღწევს). ენერჯიის ჰივიადე - ენერჯიის მნიშვნელოვანი მოლები ენერჯიის ნახმოქმნისათნავე იძლება 3-ფოსფორილირების მუშის (PGA) მიხ მოლები ნახმოქმნით. თითოეული ამ მოლები ენერჯიის ნახმოქმნის სამ ატომს, ამიკომ ჰიოქსენს CO₂-ის ანთილაციის C₃ გზასაც ენერჯიის. PGA აღ-

ნახშირბადის მოხმარება და გზრალი ნივთიერების წარმოქმნა

მათი ფუნქციონალური ტიპის მიხედვით (იხ. ნახ. 2.10). წყლის მცენახეებში აღნიშნული მაჩვენებელი უფრო დაბალია ვიდრე ფაჩგლებში იცვლება -11-დან -50%-მდე [114]. გახდა ამისა, $\delta^{13}\text{C}$ -ის სიდიდე დამოკიდებულია ამინდზე, განსაკუთრებით

ცხრილი 2.1 CO_2 -ის ფოტოსინთეზის სხვადასხვა ტიპის მქონე მცენახეებს დახასიათება (Black, 1973; Kluge & Ting, 1978; Osmond, 1978; Sestak, 1985)

მახასიათებელი	C_3	C_4	CAM
ფოტოსინთეზის ტიპი	მიუხედავად განლაგებული მუხობილი, გამტარი უნების იზგვილე პაჩენქიმული შემომდენი უჯრედები	უხობილი განლაგებულია გამტარი უნების ქლორენქიმული შემომდენი უჯრედების ხაჯილეჩად (ანაკომონის "Kranz"-ტიპი)	მიუხედავად განლაგებული მუხობილი, სამახაგო ქლორენქიმული უჯრედებში დიდი ვაჯილეები
ქლოროპლასტები	გჩანებით	მუხობილი – გჩანებით; შემომდენი უჯრედებში – გჩანებით ან მათ გაჯილე	გჩანებით
ქლოროფილი ა/ბ CO_2 -ის პიჩველედი აქციპტომი	. 3 RuBP (სუნესკაჯი: CO_2)	. 4 (სუნესკაჯი: HCO_3^-)	. 3 სინათლეზე: RuBP სინბელებში: PEP
ფოტოსინთეზის პიჩველედი პიჩველეჯი	C_3 მვაჯები (PGA)	C_4 მვაჯები (ოქსალოაქციპტომი, მალაჯი, ანახაჯი)	სინათლეზე: PGA სინბელებში: მალაჯი
ფოტოსინთეზის ნახშირბადის იზოტოპის თანაფაჩირობა ($\delta^{13}\text{C}$)	. -20-დან -40‰	. -10-დან -20‰	. -10-დან -35‰
O_2 -ით ფოტოსინთეზის დეპიჩესია	აღინიშნება	აჩ აღინიშნება	აღინიშნება
CO_2 -ის გამოყოფა სინათლეზე (ფოტოსუნთქვა)	აღინიშნება	აჩ აღინიშნება	აჩ აღინიშნება
ოქსალაჯილედი კომპლექსის CO_2 -ის აჯიკომპლექსი უნესკაჯი	30-50 μM l^{-1}	<10 μM l^{-1}	სინათლეზე: 0-200 μM l^{-1} სინბელებში: <5 μM l^{-1}
თანაფაჩირობა მუხობილის იჯისაჯიკომპლექსისა და ბაჯის მინიმაჯილე იჯისაჯიკომპლექსის მიჩის	4 – 5	0.5 – 1	-
ნაკომპლექსის ფოტოსინთეზის იჯისაჯიკომპლექსის	მჯიკომპლექსის მალაჯი იჯისაჯიკომპლექსის	მალაჯი ან დილე მალაჯი	სინათლეზე: მჯიკომპლექსის სინბელებში: სამალაჯი
ფოტოსინთეზის სინათლეზე გაჯიკომპლექსის	სინათლის სამალაჯი იჯისაჯიკომპლექსის	სინათლის უმაჯილე იჯისაჯიკომპლექსის აჩ ფოტოსინთეზის გაჯიკომპლექსის აჩ აღინიშნება	სინათლის სამალაჯი და მალაჯი იჯისაჯიკომპლექსის
ანთილეჯის პიჩველეჯის გადანაჯიკომპლექსის	ნელი	სინათლე	სუნესკაჯი
მალაჯი მასის პიჩველეჯი	სამალაჯი	მალაჯი	დაბაჯი

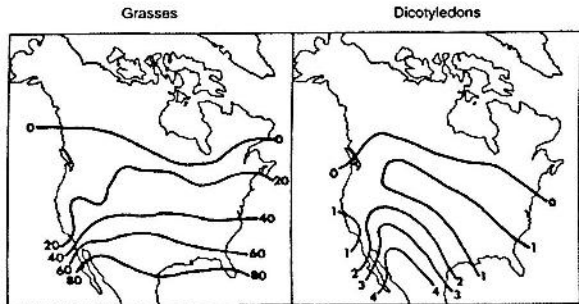
გვარდისა; მასზე გავლენას ახდენს ფოთლებამდე მოღრული ხადაცია, წიდაგის მიუხედავად CO_2 -ის შთანთქმა, ზედა დაბალი ტემპერატურის პირობებში, მთებში ჰაერის დაბალი წნევა და ოზონური სტრუქტურა.

C_4 - სინდრომი: ჰაერის-სერიის-უიჩაის გზა

ბმელების C_4 მცენარეების საინტეგრაციო დამახასიათებელი ნიშანს წარმოადგენს ფოთლების გამტარი უნების იზვილივ განლაგებული შემომდენი უჯრედების გაჩემო მსხვილი ქოხენქიშული უჯრედების გვიგვირის ასხეობა (ე.წ. ყანც-ანაკომია; იხ. ნახ. 2.6; „ყანც“ გვიგვირის). ამ და მუზოფილის სხვა უჯრედში CO_2 უკავშირდება პიხვად აქვეტკოსის PEP-ს მუენმეყვას წაშომქმით (იხ. ნახ. 2.12 მახცუნა მხახე), ხომელივ $NADPH_2$ -დამოყრებელი ფეხმენცის მადატეპიგომგენახას საშუალებით აღდება მადატად, თუმცა ზოგიერთ სახეობაში საყანსანპოხტო ფოხმას წაშომადგენს ასახიტაკი. მუზოფილის უჯრედებში ეს ნაფთუბი შოიხმამეზიან - ისინი გადამოძახებთან შემომდენ უჯრედებში, ხომელივს ქოხომქვასტებში სპეციფიკური ფეხმენცის შონანოციობით დამებთან პიხვადე და CO_2 -ად. წაშომქმნილ CO_2 -ს „ჩაიქეის“ ხიბულიზოფოსფაკი და „გამამგზავებს“ პენტოზოფოსფაკური გზით; პიხვადეკი კი ბეუნდება მუზოფილის უჯრედებში და გამოყენება PEP-ის ხეგენეყაციოსათვის.

ყახთანპიგენახასთან მუკავშირებული PEP-ყახომქნილვა, ხომელივ სწაფად გახდაქმნის CO_2 -ს HCO_3^- -ად, მეკად ეფექტუია. ეს სისტემა მოქმედებს ხომელივ CO_2 -ის ტემბო. მას მუედლია იმეშას ხომელივ HCO_3^- -ის და CO_2 -ს დაბალი ყონცენტრაციების, ასეუე ჰაერის მალალი ტემპერატურის პირობებში. ასე ხომ, მუზოფილის უჯრედები ნოქეპის უჯრედშიხისებში ასხეუდე თოთქმის მთედ CO_2 -ს და მისი საყომქვენსაკო ყონცენტრაცია $10 \mu l^{-1}$ -მდე ეყემა.

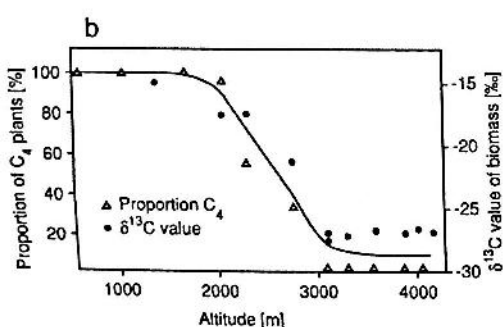
მუზოფილის უჯრედებში ფოტოსუნთქვის ახასხეობისა და აფიუთე იმის გამო,



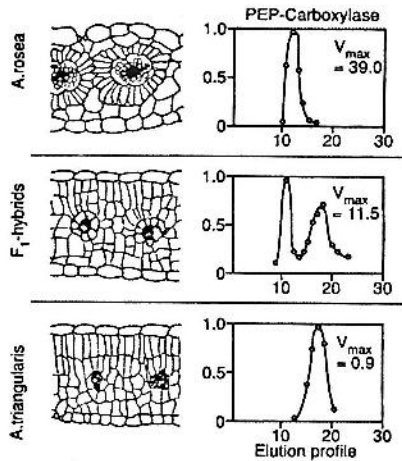
ნახ. 2.4 C_4 მცენარეების გავრცელება ჩრდ. ამერიკის მცენარეულ საფარში და მისი დამოკიდებულება გეოგრაფიულ განედებზე. აღნიშნულია C_4 მცენარეების %-ი ნილი ბალახოვანთა ფოხმში (მახცუნა სუხათი) და მილებნთან ბალახოვან მცენარეებში (მახვანა სუხათი) (Teeri & Stowe, 1976; Stowe & Teeri, 1978; Ehleringer, 1979). C_4 მცენარეების იგივე პირობითა აღმოჩენილია ეფიოპიაში (Collings & Jones, 1985). ჩრდ. ამერიკის ახიდე იგომრებში (Batanouny et al., 1988), მუიხე აზიამი (Vogel et al., 1986) და ავსტრალიამი (Hattersley, 1983) ახიდეურელი ფოხმის 40-90% ახის C_4 მცენარე. სუმიახიდე ანდებში 2300 მ-მდე 35% სახეობებისა C_4 -ია, ხომლ 2300-3300 მ-მდე ეიანახმში - 20% (Ruttsatz & Hofmann, 1984)

რომ ამ უჯრედთა ქლოროპლასტებს ფოტოსინთეზის განხორციელება შეუძლიათ ფოთლების გაჩემომცველ ჰაერში CO_2 -ის ძალიან დაბალი კონცენტრაციის პირობებშიც (სიღრმეზე ბაგები ფართოდ განხრილი), მაღალი ტემპერატურისა და ზომიერი გვარის ფხოს C_4 მცენახეებს C_3 მცენახეებთან შედარებით გაჩვეული უპირატესობა გააჩნიათ. უახლოესი რიგების მაღალეფექტურობა მნიშვნელოვან კონკრეტულ უპირატესობას ნახმოადგენს, განსაკუთრებით ინტენსიური განათების პირობებში. C_4 მცენახეთა ყოველ ერთ უპირატესობას ნახმოადგენს აზოტის მიმართ მათი დაბალი მომთხოვნეობა, ხაც მუზოფიტის უჯრედებში ცილის მცირე შემცველობით ახის განვიხილებული. მუიოე მხიოე, უნდა აღინიშნოს ამ მცენახეთა ახასახიბოელო თვისებებზეაც - დაბალი სიცივეამტანობა: ზღვის პირობებში ტემპერატურის დაცემა $5-7^{\circ}C$ -ზე ქვევით უახყოფითად მოქმედებს მათ განვითარებაზე [186]. შესაძლოა, ფლოეზიტი ტანსპორტის ინჰიბიციის გამო. ამითი განვიხილებული C_4 სახეობათა ხაოღენობის შემციოება თბილი მშხალი ჰაერის ადგილსამყოფელიდან შედარებით ცივი და ტენიანი ჰეგონების მიმართებით (ნახ. 2.4 და ნახ. 2.5). ამის გამოა, რომ დაჩიღილე, ტენიან და ცივ ადგილებში ნანახია C_4 სახეობათა მხოლოდ მცირე ხაოღენობა (*Paspalum conjugatum*, *Cyperus* spp., *Spartina angelica*, *Echinochloa crus-galli*) [277].

C_4 მცენახეები ფართოდ გავრცელებულია ეთიოპიის, განსაკუთრებით ზაფხულის ეთიოპიის მცენახეთა და ჰემიჰიფოტოფიტებს შიხის; ზამთის ეთიოპიისა და გუოფიტებში ისინი იშვიათად გვხვდება. მაღალ ბუჩქებსა და ხეებში, ხოგმიც ნესი, C_4 სინდომი ახ ვითარდება. დიუსათვის CO_2 -ის ჩათვის C_4 გზა აღმოჩენილია ფაქტურსკოვანათა 18 სხვადასხვა ოჯახის 2000-მდე სახეობაში, აგრეთვე *Anacystis nidulans*-ში [51, 190]. ნელის ზოგითი ქუჩლოვანი მცენახე (*Eleocharis*, *Hydrilla*) ინტენსიუად ითვისებს CO_2 -ს ციკოპლასტში ახებული PEP-უახლოესი რიგის საშუალებით, ნახიბადის საბოლოო ასიმილაციას ეი ახდენს იმავე უჯრედებში მოყოი ხიბლოზობიფოსფატუახლოესი რიგისა. C_4 მცენახეები მთავრად გვხვდება *Poaceae*-თა (თუქაქსახსებთა, მაგ., მუქის დეჩნამი, სიმინდი, ფეტვი და სავანაში გავრცელებული მთავალი ბალახოვანი მცენახე), *Cyperaceae* (ისრისებინი), *Portulacaceae* (დანეჰისებინი), *Amaranthaceae* (ვიჯრაციებთა),



ნახ. 2.5 ენის მცენახეობაში C_4 მცენახეების შემციოება (%-ი ნილი ბიომასიდან) და $^{13}C/^{12}C$ ($\delta^{13}C$ სიღრე) იხოკოების მაცება ასლოეჰი სიმალის ზეფასთან ეიოე (Tieszen et al., 1979)



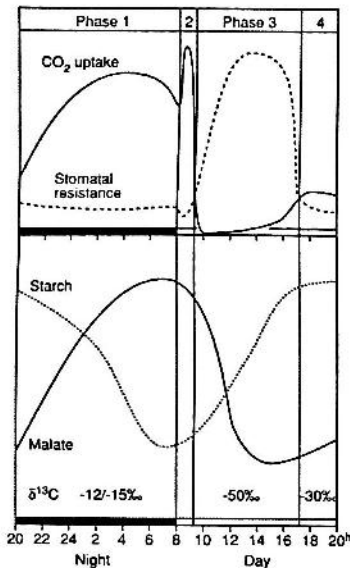
ნახ. 2.6 ფორთოს სეიქეჯის და PEP აქტივობის პროფილი *Atriplex rosea* (C_4), *Atriplex triangularis* (C_3) და მათი F_1 ჰიბრიდი (Osmond et al., 1980)

Chenopodiaceae (ნაცხატამასებოთა) და *Euphorbiaceae* (ხიანასებოთა) ოჯახებში, თუმცა, ზოგიერთ გვავში (*Atriplex*, *Kochia*, *Euphorbia*, *Flaveria*, *Cyperus*, *Panicum*) მხოლოდ ერთეული სახეობები განეჯთვნება ამ ტიპს. ნათილია, ხომ ეჯოლეჯია C_3 -დან C_4 -ენ სავსებით ჰომიჯესული ოყმ, ხადგან გავხდება გახდამავალი (C_3 - C_4 შეადეჯიი) ფომიებო, ხომლებმიჯ C_4 მყენახეუბისათვის დამახასიათებელი ჰისკოლოგიიი და ბიოქიმიიიი ნომანთისეუბი შედახებით ნაელებად ახის განვითარებელი (ნახ. 2.6).

Flaveria-ს გვავში (მჯ, *Asteraceae*, ასეჩასებოთა) აღნიშნულია თანდათანობითი გადასვლა *F. cronquistii*-დან (C_3) *F. ramosissima*-ს და *F. floridana*-ს (C_3 - C_4) გავლით *F. trinerva*-სენ (C_4). შეადეჯი C_3 - C_4 სახეობებს მიეჯთვნება აბეჯთვე *Panicum milioides* და *Moricandia arvensis* [26]. ეთისა და იმავე ინევილეჯებში ნახშიხადის ასიმილიაციის ტიპი განვითარების სხვადასხვა ეჯაჰზე შეიძლება განსხვავებელი ოყმს (სიმიონის ფოთლებში C_4 სინეხომი შეიმიწევა მხოლოდ ქსოვილითა დიფეჩენციიხეუბისას) [38]. ის შეიძლება იყვლებოდეს სინათლის გავლენით (*Flaveria brownii*) [166], ან ეთიი გახეომდან შიოიეში მყენახის გადასვლით (*Eleocharis vivipara*-ს ხეელეთის ფომი მთეჯთვნება C_4 , ნყლის ფომი აი C_3 მყენახეებს).

CO_2 -ის ფიქსაცია CAM მყენახეებში

მეჯვების სახით CO_2 -ის მიმახაგებისა და ნახშიხელების სინთეზისათვის მათი გამოყენების დღე-ღამეიი მოხიჯომბის უხეწველსაყოფად აუცილებელია ქლოროპლასტების შემცველი უჯრედების ვაჯოლებს გააწინეთ საემაო მოყვლიბის სამახაგო სიეეეე. CAM მყენახეითა მათოკოსინთეზებელ ოიგასოებს სწოიეე ასეთი აეებლება აჯთ - ისინი შეიყავენ დიი ზომის შემომყენი უჯრედების



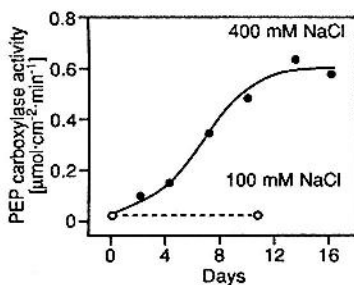
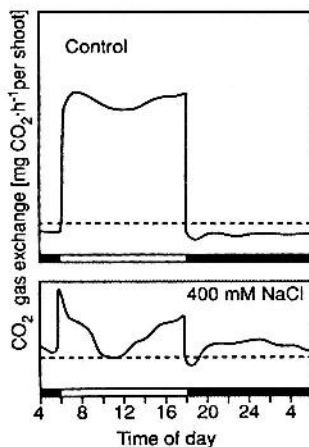
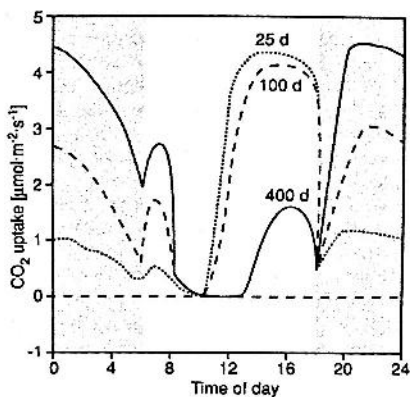
ნახ. 2.7 CAM მცენარეებში CO₂-ის შეთვისების, ბაგეების მოძიანობის, მავისა და სახამებლის დაგროვების ტიპური დღიური მრედეტი (Klug & Ting, 1978; Griffiths, 1991). CAM მცენარეებში CO₂-გაზთა ცვლის თავისებულებათა შესახებ იხ. Neales (1975)

შემცველ ქიმიკატებს ან დიდი საძიანო სათავსების მქონე უჩველთა მრედეტი („სუვერენობის ხაზისი“: იხ. ნახ. 2.10) უჩველთა მრედეტი და წყლისათვის.

CAM მცენარეებში სიბნელეში მათი ფაქტორი გახსნილი ბაგეების გზით CO₂ შედის უჩველებში და იქ ფუქმენე PEP-უჩველთაზის დახმარებით უჩველთაზის ფოსფორილ-პროტეინის, ხომილიც შემდეგ NADH₂ - დამოყვებელი მალა-დეჰიდროგენაზის მონაწილეობით აღდგება მალა-დე. PEP-ს იძლევა გლიკოლიზი; მალა-დე ნახშირბადის შესაბამისად ქიმიკატებში მრედეტი სახამებლის შემცველობა (ნახ. 2.7). ფოქსაყვის პირველი პირველქტი - მალის მრედეტი შედის უჩველთაზის წვენში გროვდება. ამის შემდეგ ლამის განმავლობაში უჩველთაზის წვენის მრედეტი თანდათან მალა-დე (pH მრედეტი 5-დან 3-მდე). დილით, დღის სინათლეზე მალა-დე გადადგობდება სანაარმდეგო მიმართულებით - უჩველთაზის ცილოზში და ქიმიკატებში, სადაც ის დეჰიდროგენირდება. გამონათავისუფლებელი CO₂ მთარბთმება RuBP-ს მიუჩ და აღდგება ნახშირბადისმდე. დღის განმავლობაში მრედეტი ნოქმალედი C₃ ცილი. მალა-დე უჩველთაზის დამალს თან სდევს უჩველთაზის წვენის მრედეტი (მრედეტი დე-ლა-მუჩი იოქმი); CO₂-ის უჩველთაზის უჩველთაზის უჩველთაზის, ბაგეები იხსნება, ახალი CO₂ შედის გაქმოდან და უჩველთაზის PEP-ს.

მოქმენათა დე-ლა-მუჩი თანმიმდევრობა (CO₂-ის მთარბთმება, მრედეტი ცვლებადობა, ახილთა) ყველა CAM მცენარეში უჩველთაზის გაქმენთა; მაგ-ხამ ამასთანავე უჩველთაზის უჩველთაზის იხილთაზის განსხვავებანი, ხაც მრედეტი სინათლესა და სიბნელეში CO₂-ის მთარბთმის იხილთაზისა და ხანგდობობაში და

ნახ. 2.8 *Agave deserti*-ს სხვადასხვა ასაკის და ზომის მცენარეში CO_2 -გაზის აქტიური უჯრედის მანძილი. კონკრეტული CAM რეჟიმი ვლინდება ზრდასთან ასაკში (Nobel, 1988)

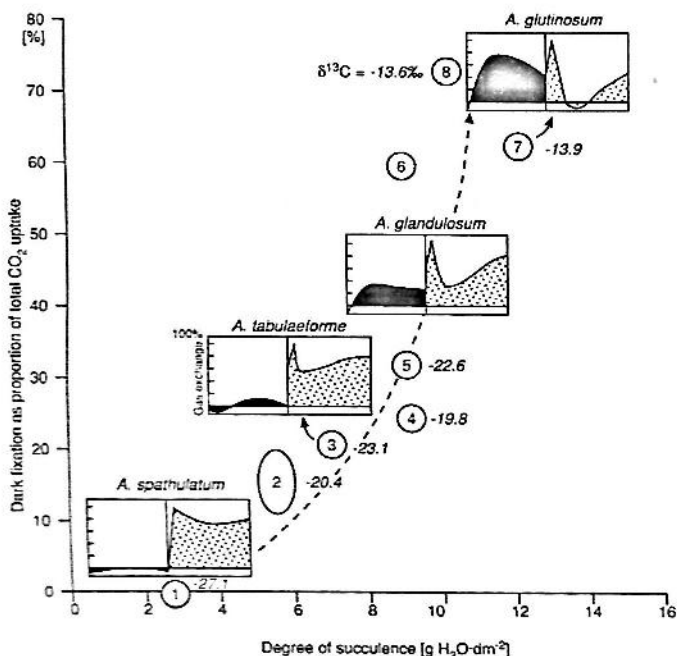


ნახ. 2.9 CAM რეჟიმის ინიციატივა *Mesembryanthemum crystallinum*-ში ნიადაგის დაზოგვის ზრდასთან ერთად (Winter & Lutge, 1976; Winter, 1985)

ჩაც განვიხილავთ მცენარის სახეობით, გაჯემო პირობებით (წყლით უზენაეს-
 ლყოფა, ტემპერატურა, დღის სანახილობა, განვითარების ფაზა) (ნახ. 2.8). ეს
 განსხვავებანი შეიძლება გამოიხატოს CO₂-ის ლამისა და დღის შთანთქმის ჩი-
 სობივი მარეწენებლის შეფასებით.

CAM მცენარეთა გაჩვენე ნაწილი (სუკულენტური ლიხის მქონე ყაქვებო,
 აკავები, ალო, მკ. *Bromeliaceae* და მკ. *Orchidaceae* (ვადეახისებინი)) მეთიანო-
 ბის დლე-ლამეხი ჩიკმელობა შეიქმნევა ყველანაი პირობებში; სხვა CAM მცე-
 ნაჩეებში, უმთავრესად მკ. *Aizoaceae* და მკ. *Crassulaceae*-ის სახეობებში, CAM
 გზას იყენებენ მხოლოდ გვალვით ან წინადაგის ქაბი დამლაშებით განვიხილბე-
 ლი სტრესის სავასეობო (ნახ. 2.9). *Mesembryanthemum crystallinum*-ში ქაბი
 დამლაშება იწვევს *Crassulaceae*-თა მუტაბოლიზმისათვის დამახასიათებელი ფე-
 მენტების *de novo* სინთეზს (იხ. ნახ. 6.4.).

CAM მცენარეები სმიად გვხვდება მნი წინადაგებზე, აჩეთვე ისეთ გაჯემო
 პირობებში, სადაც პირობედად იცის გვალვა. იჰოპიკებისა და სუბსიჰოპიკების
 სუკულენტებით დასახლებულ ველებსა და უდაბნოებში ყველა ყაქვსი, აჩეთვე



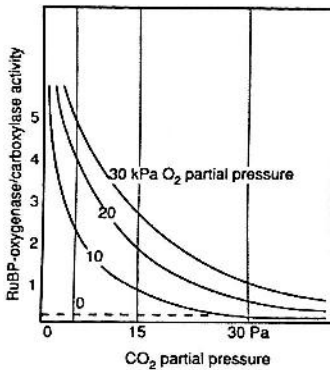
ნახ. 2.10 გვაჩ *Aeonium*-ში CAM მუტაბოლიზმის ფიქმები სუკულენტობის სახისხისად ყავიში
 (Pilon-Smiths et al., 1991)

Asclepiadiaceae და *Euphorbiaceae*-თა ოჯახების სახეობათა უმეტესობა CAM მცენახეებს მიეკუთვნება. *Bromeliaceae* და *Orchidaceae*-ის ოჯახების სახეობათა 50-60% ატარებენ CAM მცენახეობას; ჯერებზე, ხეაგვებში, წყარბაჩებს ადგილებში მოხაზი *Crassulaceae*-ის ნახშირბადგენები, საჭიროების შემთხვევაში, CAM მცენახეთა მსგავს მუცადობრივს ატარებენ. ყველა მსგავს გავრცელებულ მცენახეებისათვის სახეობიანთა ნახშირბადის ანბილაციის ჰოციუსის საფუძველზე და დანაწილება გეგმი: ლამით CO₂-ის ფიქსაცია, დღისით კი ფიქსირებული CO₂-ის გამოყენება. ამ გზით მცენახე ოქმის ნახშირბადის მახას ისე, რომ თავიდან იცილებს წყლის დეფიციტის განვითარების რისკს. ძლიერი გვარდისას, ხმელსაყ ბაგეები დახეულია დღის და ლამის, სუნთქვის გეოს ნახშირბადი CO₂ კვად მთარბთქმება ქლიმპდასტების მიუ; ამით CO₂-ის ბადანსის მენახრებას ხდება და, იმავე გეოს, იზოგება წყალი. მართალია, CO₂-ის ეს დახეული ციკლი „ფუჭია“, მაგამ ის უხეწველმებს მცენახეში ნახშირბადის მენახრებას და ატარებენ ფოტოსინთეზური აზახატის დაცვას ქახბი სხივიური უწეგის დამახონებელი მოქმედებისაგან, ხადგან განწყვადივ მოციხეული CO₂ მოქმედებს ხოგმიყ ელქეომრების საბოლოო აქვკუმი.

25 ოჯახის 20000-ზე მეტი სახეობა იყენებს CAM-ს ნახშირბადის ანბილაციისათვის [82, 243]. მათ შიხის ახან ჰეჩიილოტეკები, ხოგმიყ, მაგალითად, სხვადახვა ეპიოტიკი *Polypodiaceae* და *Isoetes*-ის წყლის სახეობები; ერთებნანება *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, *Agavaceae*, *Liliaceae* ჩათვლით, ატარებენ მიტენბანათა ოჯახების (*Cactaceae*, *Crassulaceae*, *Aizoaceae*, *Portulacaceae*, *Euphorbiaceae*, *Piperaceae*, *Asclepiadaceae*, *Geraniaceae*, *Gesneriaceae*, *Rubiaceae*, *Asteraceae* და სხვა) ნახშირბადგენები. CAM მუცადობრივი მიტენება მუცადობრივს მცენახის ბოლოდ გაჩევილი მოგამრები: ფოტოტეყენ *Ereca indica*-ს (ოჯ, *Asclepiadaceae*) ფოტეებში CO₂-ის მუთვისება ხდება C₃-ის გზით, მისი ყლიყების ელიტით, სმიყან, წენან ნანბილბში კი ეს ჰოციუსი CAM გზით სმიყილდება [130]. წენიან სუნბონი ეს მცენახე (ხმელსაყ ის მუფოტილია) ამ გზით ატარებს ნახშირბადის გე ხომდენობას, მაგამ მმხად სუნბონი ფოტოტეყენილი მცენახე მიმართავს CAM გზას, ხომელიყ მუცად ეფქეკია წყლის დაზოგვის თვარბახიხით. ყველა CAM მცენახის დამახასათებელი თვისებაა მათი დაბალი მომბოწენლობა გახომსადემი, ხაყ მათ საშვადებას ატევის ფაშომე გაჭეყენენი ისეთ ეკოლოგიური ნიშებში, ხოგმიყა ეპიოტიკი ადგილსამყმეელი, ჯდებები, ხეაგვები. C₃ მცენახეებდან CAM-ზე გადასვლა ხდება თანდათანობით, C₃-CAM საფუძველის გავლით (ნახ. 2.10). დაბოლოს, ახსებობს მალარბეყიფიური განსხვავებანი, ხომელიყ დამახასათებელია მოგამრეელი წყლებში გაჭეყენებული CAM მცენახეობათვის (*Crassula aquatica* და *Littorella uniflora*).

2.1.2. ფოტოსინთეზა: ბლინოლბუჩი ბვა

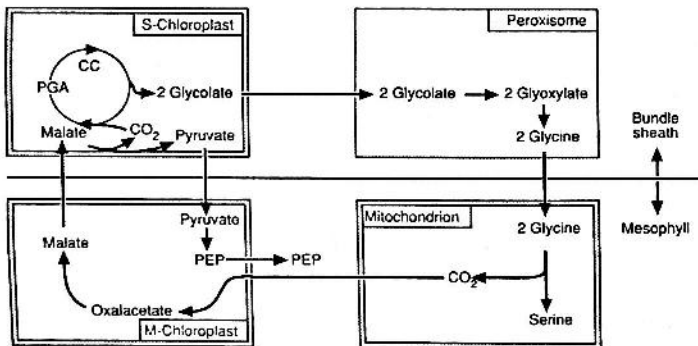
სინათლეზე ქლიმპდასტების მუცვიდ მცენახეე ქსოვილებში (C₄-მუცადობრივი უწეების გახდა, ხომელიყ ახ მუიყავენ ხიბელიზომბიფოსფატ-აახბილიბან-მილიბენახას) მიტენახეობს ფოტოსინთეზთან მუელებელი ჰოციუსი, ხომელიყ მოტოქონდრიული სუნთქვის მსგავსად, მთარბთქმება O₂ და თავისუფლებდა CO₂, მაგამ მისგან განსხვავებით, სიბნელებში ეს ჰოციუსი წყდება. O₂/CO₂ გაზთა



ნახ. 2.11 RuBP ოქსიგენაზას და RuBP კარბოქსილაზას თანდასჯობის ცვლილება ფანგბადისა და ნახშიროქსიგენის პარციალური წნევისათან (Lawlor, 1993)

ცვლას სინათლის სუნთქვა ანუ ფოტოსუნთქვა უწოდებს.

ფოტოსუნთქვის პირობებში სუბსტრატს წარმოადგენს იბილიზობილიფოსფატი, ხოლო მდგრადი შედეგია ახამაჩტო CO₂-ის, ახამედ O₂-ის აქვეპტივიზ იყოს. მიიქთებს ხა ფანგბადს, იბილიზობილიფოსფატი დაიბიჩრება ფოსფოგლიციჩინის მექვად და ფოსფოგლიციჩინად. გაჩემში CO₂-ის და O₂-ის შემცველობა ფეჩმენტ იბილიზობილიფოსფატ კარბოქსილაზის შემქვებით აჩეგეიჩებს კარბოქსილიჩებისა (ფოტოსინთეზი) და დაქანგვის (სუნთქვა) უთიქთიმქეჩებებს. ფანგბადის მალატი



ნახ. 2.12 C₄ მქენაჩებში ფოტოსუნთქვის გლიცილატეჩი გზის სქემატიქი გამოსახებება. CC ქალქინის ციქლი: PGA 3-ფოსფოგლიციჩინატი; PEP ფოსფოენოლპიჩინატი. მიქოქონდრიიდან გამოქოდილი CO₂, განსხვევებით C₃ მქენაჩებისაგან. მამინვე ფიქსიჩება მუხოდილის უქეჩში (Hess, 1991))

ჰაიციალური წნევა ხერს უწყობს ფოტოსუნთქვას, CO₂-ის მაღალი შემცველობა - ფოტოსინთეზს (ნახ. 2.11). ხადგან ფოსფორილაციის ნახმოქმნა დამოკიდებუ-
ლია ჯალვინის ციკლი ჰიბერლოზობიფოსფატის ჰომოქვითაზე, ფოტოსუნთქვისას
O₂-ის შთანთქმა და CO₂-ის გამოყოფა იხედება ფოტოსინთეზური აქტივობის
ამილიტრასთან ერთად, ხასაც ფოტონთა ნაჯდის გავიდება განაპირობებს.

ფოსფორილაციი გლიკოლაცად და ფოსფაცად ქლოროპლასტებში იხილრება.
გლიკოლაცი ქლოროპლასტებიდან გადაადგილება ჰეოქოსისომებში, დაახლოებით
მიოქოქონდიებისხელა უჯრედ ქომპაქტებებში, ჰომილბიუ შვიცავენ გლიკოლაცი-
ქლიდაზას, ჯაცადაზას და ტიანსამინაზებს. ჰეოქოსისომებში გლიკოლაცი იფანგება
გლიოქსილაცად, ჰომილიუ შებეგ ან შილიანდ ეგხადიხდება CO₂-ად (ოქსილაციის
სადეუზიის გავლით) ან ტიანსამინიხების შებეგად გახდაქმნება გლიციანდ (ნახ.
2.12). გლიცინი ჰეოქოსისომებიდან მიოქოქონდიებში (ან ქლოროპლასტებში)
გადილის, სადაც მისი მლი შოლეჯა ეხოდება და ნახმოქმნება ეხთი შოლეჯელა
სეილინი. ამას თან სდევის CO₂-ის გამოყოფა. სეილინი რაეხთვის ამინომეჯაათა
ცვლაში ან ეზამინიხების შებეგად გახდაქმნება გლიციხაცად (ჰიფოქოსიპიოქვაციის
სადეუზიის გავლით). გლიციხაცამ შეიძლება განიყადოს ფოსფოილირება და
დაუბრედეს ჯალვინის ციკლს ან შეიძლება დამოყენებელ იქნეს სადმე სხვა
საქიოებინსათვის.

ბუნებრივ პირობებში (ჰაეში O₂-ის ჰაიციალური წნევა 21 kPa, pCO₂-ისა - 35
Pa, ინტენსიური განათება, ტემპერატურა 20-30°C) C₃ მცენახებში სინთალებუ ახ
გამოყოფენ CO₂-ს [223]. ამ მცენახებში ფოტოსუნთქვა ბოქილედება მხოლოდ
შეიძლებენ უჯრედებში და ნახმოქმნილი CO₂ ეფიქსიხდება მეზოფილის უჯრედებში
(ნახ. 2.12). ეს "სადანგ" უხეველეყოფს ფოტოსუნთქვის შებეგად ნახმოქმნილი
CO₂-ის დაჯაგავას და ეს განაპირობებს ამ მცენახეთა მაღალ ჰომექვითობას.

მახთალია, გლიკოლაცი მეჯაბოლიზში იჯახება CO₂-ის გახეველი ხადენო-
ბა 20-50%), მაგამ ხომოქ რანს, ფოტოსუნთქვა ნახმოადგენს „აქილებელ ბო-
ხოტებას“. ის აიის ამინო- და ცხომოვან მეჯაბთან დაჯავიხებული ჰენოზური
მეჯაბოლიზის განშეყოფის ნეიტილი. გახდა ამისა, ჭახბი განანთბისას მასზე გა-
დადის ელექტიონების ნაჯდის ნაწილი, ეს ეი, განსაეუთიბით ეი PS II, დაზოა-
ნებისაგან იყავს ფოტოსინთეზის ანახაც.

2.1.3. ენეიბიის ბამოყოფა ანახბოლიჯი ჰიოქსებებში

ხომოქ ცნობილია, ანაბოლიჯი ჰიოქსებუ განაპირობებენ ნივთიეებათა სინ-
თეზს მცენახებში, ამ ნივთიეებათა ეჯაბოლიზმის ანუ დაშლისას ეი დამოყოფა
ენეიჯია, ჰომილიუ უხეველეყოფს უჯრედში მიძინახე მეჯაბოლიჯი ჰიოქსებს. ამ
ეჯეციებათ სუბსტაცას ნახმოადგენენ ნახშირწყლები ან ცხომები. ამ ნივ-
თიეებათა ეჯეხეგნული დაშლისას გლიკოლიზის ან სამნახშიბადიანს (ეხებსის)
ციკლი, აგეოთვე ცხომოვან მეჯაათა ე-დაფანგვისას ბოქილედება ნეალებდის თან-
დათანობით, სადეუზიეხიჯი რამოცილება და ენეიჯიის განთავისუფლება. ნეა-
ლებდის იეიოებენ პილიინ- ან ელავინეუელოტილები. ენეიჯიის ებეესი ნაწილი
იიოლება ნეალებდის გადატანისას მის საბოლოო აქეეპტიხზე. მიოქოქონდიური
სუნთქვისას ამ აქეეპტიხს აბმოსეუეილი ეანებადი ნახმოადგენს: ელექტიონების
სატიანსპიოქო ეაქვიით გადაადგილებული ნეალებდი მიოქოქონდიამი უეიოდება
ეანებადს. ამ ჰიოქსში ნახმოქმნება ATP (სუნთქვიით ეაქვეი ფოსფოილირება).
ენეიჯიით მიდისი სხვა ფოსფატები ნახმოქმნება გლიკოლიზის ჰიოქსში

ციტოზოლში (სუბსტრატული ვაჭველი ფოსფორილება). მთლიანად ჰიოცესის გამოსავალი შეადგენს 36 მოლი ATP, 2 მოლი GTP და $\Delta G = -2.87 \text{ MJ}$ -ის კოლ ენჯერჯისა ($= -686$ კჯოლ) ერთ მოლ გლუკოზაზე.

სტრუქტურულ დაზიანებულ ან მოძულებულ ქსოვილებში ცეზინდაცილი ელექტროლიტისა და ჰიოცილი შეიძლება განსხვავებული, HCN-ითა და CO-ით ინჰიბირებული ცილოქსიმების ჰიოცილიდან გამოთიშვის გზით წახიმამთოს. ამ ციანოცილისტენჯელი სუნთქვის გზის ვანგვა-აღდენითი ენჯიგის დილი ნანილი გახდოქმენება სითომე. ენსტრუქტურული ჰიომბებში ადგილი აქვს ამ მეტაბოლიკი გზის ხანმოკლე აქტივიზაციას (მაგ., ზოგოქითი *Araceae*-ს ტახოს ყვავილობისას), ხასაც თან სდევს ტემპეჯიგის საგხდმობი მომაცება. ეს კი მენჯების მოზიდვას განაჰიომბებს. ციანოცილისტენჯელი სუნთქვა ყოველივის ჩახოელია მომნილების ჰიოცილიში მყოფი ნაყოფების ელიმაციკიული სუნთქვაში, ფესვებში კი ის შეიძლება გამოწვეულ იქნეს NO_3^- - ან NH_4^+ - ნონების სიქახით. ამ სუნთქვას ჩვეულებივ თან სდევს ვანგბადის მთანთქმისა და CO_2 -ის გამოყოფის მნიშენლოვანი გააქტივება [127].

ელლიის გზის წყადბადს იქითებს სხვადასხვა მიგანელი ნაქითი, ანაქიომბელი სუნთქვისას კი ახამიგანელი ნონები, მაგ., ნიქსტები და სუნფაქები. ხადგან შესადლო განსხვავებანი წყადბადსა და ვანგბადს შიხის გაცილებით მეტია, ვიქი წყადბადსა და სხვა დამვანგველ აბუნტებს შიხის, ეს კვადბოლიკი ჰიოცილები იძლევა გაცილებით ნაქლე ენჯიგის, ვიქი აქიომბელი სუნთქვა, ხომლის ელექტრუმა 30-40%-ს შეადგენს.

გლიკოლიზისა და ელიმინმავა ციკლის გახდა ახლებობს გლუკოზის დამილის მესამე გზა, ხომილსაც ექი ხმიხად ვხვებით მაცილი დიქიქენციაციის მქონე მცენახებში. ეს გზა გელისმობს გლუკოზომფოსფაქის ჰიედპიხ დავანგვას NAD⁺-ის მაციკი NADP⁺-ის აღდგენით; ექახიბქილიების შედგეად წახიმამენება ხიბელიზომ-5-ფოსფაქი, ხომილიც შემდეგ ვანგვითი ჰენკოზომფოსფაქი ციკლის გავლით ისევ ხიბელიზომ-6-ფოსფაქად გახდოქმენება. ენჯიგის ჰიოდქიცილის თვალსაზიისით ეს გზა ნაქლებმნიშენლოვანია მცენახის მეტაბოლიკებით ექიქენციკოფასთან შედახებით. ვანგვითი ჰენკოზომფოსფაქი ციკლი ხომიკილდება ციკოზოლსა და ქლიომპლასტებში. ის მქიქიოდ ახის დავაქიიხებელი აღდენითი ჰენკოზომფოსფაქი (ეკლინის) ციკლთან, ხომილთანაც მას ბეჯიკი სავითო ხეჯიკი აქვს. მიხვე ციკლს თავისი ნილი შეაქვს NADP⁺-ის ხეხეჯის შექმნაში.

2.2. ბაზთა სვლი მსენახებში

2.2.1. ნახშიროქიანებისა და ვანგბადის სვლი

ნახშირბადის მიდევქიელი ცვლა ნივთიქებათა აქმოსექიელი ცვლასთან დავაქიიხებელია გაზთა სვლის საშელებით. მცენახებში ეს ვილიდება CO_2 -ისა და O_2 -ის ცვლით მცენახის შიდა და გაქი აქითა შიხის. გაზთა ფოქოსინთეზიკი ცვლისას მცენახე ითვისებს CO_2 -ს და გამოყოფს O_2 -ს, გაზთა სუნთქვითი ცვლისას კი დიამეჯიქიად სანიდალმდეგო ჰიოცილები ხდება: მცენახე ითვისებს O_2 -ს, გამოყოფს CO_2 -ს. თითოქილი ამ მი ჰიოცილსთან, თუ გლიის გაქიქველ მონაქვეთში ექით „კობნის“ მეოქეს, შეიძლება განისაზღვროს მფოქოსინთეზი

მცენახის ფოთლის ზედაპირზე. ხოდაც ფოტოსინთეზის პირობებში მთავრდება უფრო მეტი CO₂, ვიდრე იმავდროულად გამოიყოფა სუნთქვით პირობებში, ეს ქაზი მთავრდება ცნობილია ხოგოც CO₂-ის ხილელი მთავრდება ანუ ნეტო-ფოტოსინთეზი (P_{net}). იგი განსხვავდება CO₂-ის ტოტალური მთავრებისაგან, ხომელ-საც ქვემთავრდება ანუ მხეტო-ფოტოსინთეზს ანუ გოოს-ფოტოსინთეზს უწოდებენ (P_{gross}). ჯაკბოლელი პირობებში CO₂-ის განუწყვეტელი ნახოქმინის გამო გოოს-ფოტოსინთეზი შეიძლება მხოლოდ მთავრებით გამოითვალოს. ფოტოსინთეზის ასო-მთავრებისთან დაკავშირებული საკითხების შესნავლისას ჩვეულებოვ სავმთავრისა ნეტო-ფოტოსინთეზის განსაზღვრა, ხაც გავთა ცვლის გავომვით ახის შესადლე-ბელი.

ასომთავრებისათვის ახსნელსავიელ პირობებში ფოტოსინთეზური აქტივობა შეიძ-ლება მელიე ნოოს და ახ გადაქაზიბოს ფოტოსუნთქვის ინტენსივობას. ამ გოოს ექსპერიმენტი ახ აღინიშნება CO₂-ის ახც კლება და ახც მავება. ასეთ სიკუ-ცოას, ხომელსაც მთავრთქელი და გამოყოფილი CO₂-ის ხომენობა ეთმანეთის ტოლია, უწოდება CO₂-გავთა ცვლის სავომვენსავიო ნეტიელი.

2.2.1.1 ეიფუზიის პირობებში

CO₂-ისა და O₂-ის კონსუმციას აღნიეს ეიფუზიის კანონი:

$$dm / dt = -D \cdot A \cdot (dC/dx) \tag{2.5}$$

ეიფუზიის სიჩქარი (ხომენობივად ნახომდგენილი დm-ით გოოს dt მთავრდში) დამოკიდებულია ეიფუზიის მუდმივზე (D) და იწხდება კონცენტრაციული გრადიენ-ტისა (dC/dx) და გავთა ცვლის ანუ ეიფუზიის ფაქტორის (A) გავიღებასთან ეთად.

ეიფუზიის მუდმივა დამოკიდებულია ხოგოც მოდიფიცილი ნეოთიეებათა თვისებებზე, ასევე ახეზე, ხომელშიც ხდება ეიფუზია; ჰაეში CO₂-ისა და O₂-ის ეიფუზია დაახლოებით 104-ჯეი უფო სნხაფად ხდება, ვიდრე ნყადში. მცენახეში გავთა ცვლის განსაზღვრისათვის შეიძლება დამოკიენოთ ეიფის კანონის დამახტვებული ფომა [70]:

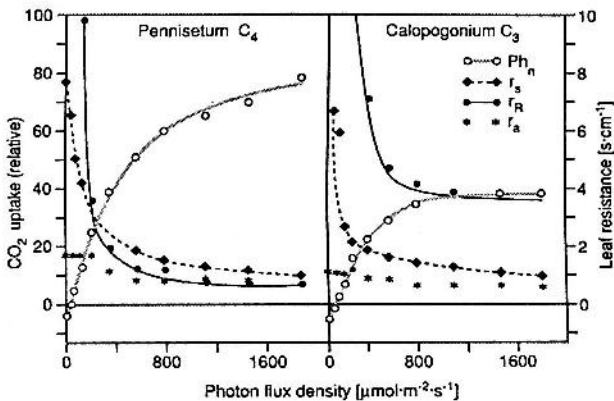
$$J = \Delta C / \Sigma r \tag{2.6}$$

გავის დამქლი ნაყადი J (ეიფუზიის ნაყადი) მავტელობს გავ ჰაეხსა და ეჯეეში ხვაქიის განხოციელების ებანს მოიოს კონცენტრაციული გრადიენტის (ΔC) გავიღებასთან ეთად და კლებლობს ეიფუზიისადში ნინალობაზე (Σr) მოქმელი მთელი ხოგი ფაქტორების გავენით.

2.2.1.2 პონსენსიანური ბილიონბი

დავეშავთ, ხომ ფოტოსინთეზის მუდგად ქოხოპასატებში CO₂ ამოიწხა და მოტოქონდრიუმში სუნთქვის პირობებში O₂-ის კონცენტრაცია ნელამდე დაეცა. მამინ

წვევა ფოთოლში გაჩვეულ ფაჩებებში მედმივი ჩრება, ვინაიდან r_s იცვლება P_{H_2O} -ის ჰომოციუდად. სანამ საკვებით უხუნველყოფის ოპტიმიზაციის ტენდენცია შენაჩრუნებელია, C_3/C_4 შეფაჩება მედმივია, ჩვეულებიჩ ის 0,7 უახლოვება [30]. თოლიიუდა, ქლიომპლასტებში CO_2 -ის ჰაჩიცილიჩი წვევა (p_c) ნელამე უნდა მციიხებოფეს; მაგჩამ ფაქტია, იმე C_3 მცენაჩეებში ბუნებიჩი ჰიიომებში, იტენსიჩი განათებაზე, უჩედმშისებში CO_2 -ის ჰაჩიცილიჩი წვევა (p_c) აჩ მციიხება ქლიომპლასტებში CO_2 -ის ჰაჩიცილიჩი წვევის შემციიხების ჰიომოციუდად; P_c/P_i შეფაჩების საშეაო მნიშვნელობა უახლოვება 0,7-ს; P_c/P_i უფის დაახლოებით 0,5-ს [29].



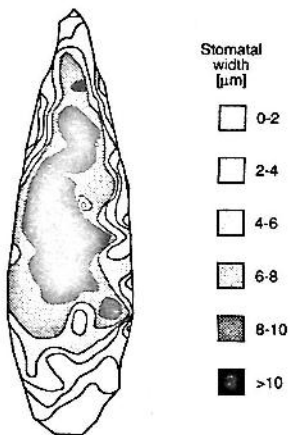
ნახ. 2.16 C_3 და C_4 მცენაჩეთა ფოთლებში CO_2 -ის გააჩების იუნსიტენუელობა (r_a , r_b), ნაჩრენი იუნსიტენუელობა (r_c) და ნეო-ფოტოსინთეზი (P_{H_2O} ; პუნქტილი ხაზი) სინათლის მაკებასთან კავშირი. C_3 მცენაჩეში ფოტოსინთეზის სინათლით გაუჩებისას r_c შესამწნეაე ქაჩობის r_s , მაშინ იოცა C_4 მცენაჩეში, ჰიიოქით, იგი ხამენადმე ნაელებია (Ludlow & Wilson, 1971)

2.2.1.4 ბაგთა ცვლის იხეჯეცანი ბაბაების მიჩი

ბაგის ხეჩელის გახსნილობის ვაჩიხებით მცენაჩეს შეუძლია ფოთოლში CO_2 -ის შესვლის იუელიჩება. ჩამეკტი უჩეებები მედმივ მოძიამბაში აჩიან - ამის შედეგად ბაგეთა ხეჩელი ხან ვინიოვდება, ხან, ჰიიოქით, ფაჩთომე იხსნება. ნებისმიეჩი მომენცეში ფოთლის ჩამეკტი უჩეებები ახასდროს აჩიან ლია ეთონაიჩი ხაჩიხსით. ეს განსაეუთიებით ვლინდება სეჩესეე სიტეაეუებში (ნახ. 2.17).

ბაგეთა გახსნა

ბაგეთა ხაოფენობა, განაწილება, ზომა, ფოჩმა და მოძიამბა სახეობისთვის დამახასიათებელი თვისებებია, თემა ეს მაჩვენებლები ცვალებადობს ჰაბიტატის



ნახ. 2.17 ბაგეთა გახსნილობა *Cammelina communis*-ს ფოთოლში შეჯღისას (Smith et al., 1989). ბაგეების ანაკომია, განლაგების თავისებულებანი და ფუნქციონირება იხ. Terashima (1992), Pospishilova & Santrucek (1994)

ყონჩუგულ ჰიხობებთან შეგუების შედეგად და სხვადასხვაობა, ამ თვალსაზრისით, თითოეულ ინდივიდშიც კი შეიძლება (ყხ.2.2). უმნიშვნელოვანეს ანაკომიუ მარვერებელს, ხომელიც განაპიხობებს ბაგეუ წინააღმდეგობას, ბაგის სხვიელს სიდიდე ნახმოადგენს. ბაგეუი დიფუზიის წინააღმდეგობა იხილება ბაგის სხვიელს გადიდების უსპონენციალუად, მისი შებუენბელი მახასიათებელი $1/r_s$ - ბაგის გამტახებლობა (g_s) კი ბაგის გახსნილობის ჰიხდაპიხიპიპიუილია. ბაგის მასუი-მალეუი გახსნილობა, ხაც დამოკიდებელია მის ფიხმასა და ჩამტეტი უჩეეების უდლების თვისებებზე, განსაზღუავს მასში გაზის შესვლის სიჩქარის ზედა ზღუავის. იიცხობიხვიად ეს გამოიხატება ხოგოიხ ბაგის მასუიმალეუი გამტახებლობა. ბაგის გახსნილობის მალაღი უნახით ხასიათდება ოღებნიანი ბადახოვნების ლია ვახის მქონე ფოთოღმცვენი და კიპიკეღი კყის ხეების ფოთლები. ეს მარვერებელი დაბალია უმეტესად სქელი, უბეში ფოთლების მქონე შექინიან მცე-ნახეებში.

ზედაპიხის იმ ნაწილს, სადაც შეიძლება განხიხიყედეს ბაგეუი დიფუზია, სხვიეების აიეს უწოდებენ. ეს სხვიელს სიმტევივისა (ფოთლის ზედაპიხის 1mm^2 -ზე ბაგეთა ხაოენობა) და სხვიელს მასუიმალეუი სიგანის ნაშიავლს ნახმოადგენს (ბაგის ფახით). მცენახეთა უშიავლესობაში სხვიელთა ფახით ფოთლის ზედაპიხის 0,5-1,2%-ია, თუმცა კიპიკეღი კყის მცენახეებში მან შეიძლება 3%-ს მიაღწიოს. ეს მარვერებელი განსაყოთიბით დაბალია სუკელნეკეუ და სკელიპიპიყედი ფოთლებში. სუკელნეკეების საასიმიდაყოი ოიგანოების ზედაპიხზე სხვიეების სიმტევიხივ დაბალია, სოღო უბეშიფოთლიანი და მახადმწვანე უუვა ბუჩქოვანი მცენახეების ფოთლების ბაგეებს მხოღოღ ოღნავ გახსნის უნახი გააჩნიათ.

ბაგეთა მოძიპობის ფიზიოლოგეუი მექანიზმი

ბაგეების გახსნა-დახუჩვა ხიხიყედება ჩამტეუ უჩეეებსა და მათი თანმხლები უკიდეშიელი უჩეეების კუჩოიუღ ნწევათა მოიის ახსებელი სახვაობის მეშვეობით. ხოღესაც ჩამტეუ უჩეეებში კუჩოიი აჭახებებს უკიდეშიელი უჩეეების ამ

მაჩვენებელს, ბაგე იღება; ჩამეტ უჩელებში კუხოხის დაცემისას ბაგე იხეება.

კუხოხის გაღივება ოსმოტიკულია და კარგად, ხომელიც იონთა აქტიური ტრანსპორტის საშუალებით ხორციელდება. უჩეოდ, ხომელსაც K^+ გადების თანმხლები უჩელებიდან ჩამეტ უჩელებში, ბაგე იღება. ამის შემდეგ ნახმოქმნილი მუხტისმიერი დისბალანსი თავიდან აცილება ახალიგანელი ანიონების (მაგ., Cl^-) გადაადგილებით, ოსმოტიკული ანიონების (მაგ., მალატის) ნახმოქმნილი ან ჰიპოტონიკური განთავისუფლებით (pH იზრდება ბაგეების გაღივებისას). ხომელიც უწყობს, ბაგეების გაღივების ჰიპოტონიკური მნიშვნელოვანი ხომელიც კარგად ახლებით ციკლოპროპილი Ca^{2+} -ის კონსერვაციას დაქვემდებარებულ შესვლასა და კარგად იონთა მის გამონათავისუფლებას უკეთესად, ხომელიც აბსორბირებს მფავსთან (ABA) ერთად მოქმედებს. იონთა ტრანსპორტი დამოკიდებულია უჩეების მახაგზე (ATP), მასზე გავლენას ახდენს ენდოგენური სასიგნალი ნივთიერებები და უფროსები (მაგ., ფიტოჰორმონები). ამგვარად, ღრის განმავლობაში განსხვავებული ბაგის მზადყოფნა იყვლება მისი აქტივობის, განვითარების, სტრუქტურის და ადაპტაციის მდგომარეობის შესაბამისად. ფიტოჰორმონები მნიშვნელოვან გავლენას ახდენენ ბაგის აქტივობაზე: ABA ხსნის ორთქი ახლებს, ხომელიც აძლიერებს ბაგეთა ხეხელის განსერიობის ხსნის, ციკლოპროპილი უჩეების, აძლიერებს გაღივებისაში მათ მზადყოფნას. მცენარეთა პათოლოგიის მიერ გამოყოფილი ციკლოპროპილი ნივთიერებები სხვადასხვაგვარად მოქმედებს ბაგეთა მოძრაობაზე. ზოგიერთი მათგანი, მაგ., *Fusicoccum amygdali*-ის ციკლოპროპილი (ABA-ს ანტიგონისტი) ბაგეს „აშეშებს“ ღრის მდგომარეობაში, ხომელიც იწვევს მცენარის ქანობას, *Helminthosporium mayalis*-ის ფიტოტოქსინი უჩე ბაგის დამბლას იწვევს.

ბაგის მოძრაობის კონსერვაცია

თუმცა ბაგეები იკავებენ მთავარ სხვადასხვა ფუნქციას, მათ მოძრაობას ძირითადად მისი მათგანი ანუ სიგნალი; უჩენია CO_2 და H_2O . CO_2 -ით კონსერვაციის ხორციელდება უჩეების სიგნალი მისი პათოლოგიის წინაპის ცვლილებით. მისი გავლენა განსაკუთრებით შესაძრევი სიგნალი, ხომელსაც უჩეების პათოლოგიის CO_2 -ის სხვადასხვა კონსერვაციის გავლენას განიცდის. ხომელსაც პათოლოგიის CO_2 -ის პათოლოგიის წინაპის $150-250 P_a$ -ზე მალატია, ბაგეები დახეულია; ხომელსაც ის იმ დონეზე დაბლა იწვევს, ისინი იღება. სინათლეზე უჩეების სიგნალი CO_2 -ის პათოლოგიის წინაპის იწვევს, ხომელიც იგი მოიხმობს ფიტოტოქსინის ჰიპოტონიკის, ხომელიც ბაგეები ღრის სინათლეზე, მნიშვნელოვანიად განიხმობებოდა CO_2 -ის ნაყვობის ახალიგანის გავლენით (თუმცა აქ ახის სინათლის პათოლოგიის გავლენაც). ბაგის გაღივება CO_2 -ის კონსერვაციის გავლენა განსაკუთრებით ნათლად ვლინდება CAM მცენარეებში. მათი ბაგეები ღრის ღრით, ხომელსაც CO_2 -ის პათოლოგიის წინაპის უჩეების სიგნალი იწვევს მალატის ინტენსიუად ნახმოქმნის შედეგად და ღრის დღე, ხომელსაც მალატის დაშლის შედეგად გამოყოფილი CO_2 , გიჟდება უჩეების სიგნალი, სანამ ის ჩაეთვის შემდგომ მუცხობის მი (იხ. ნახ. 2.7). კონსერვაციის CO_2 -ით თავს იწვევს წყლის დეფიციტის პათოლოგიის, ხომელსაც ფოტოტონიკის მუცხობის ABA-ს შემცველობა, ხომელიც ხელშეწყობს მოქმედებს ჩამეტ უჩეების ოსმოტიკულია ჰიპოტონიკის, ამის შედეგად, ბაგეების განსერიობის უჩეების თანდათან ქვეითდება და შემდეგ, ხომელსაც მცენარის წყლის დეფიციტის ნაყვობა დაქვემდებარება, ისინი ველის იკავებენ გახედი ფუნქციითა ზემოქმედებაზე და ღრის იწვევს.

ბაგეების მოძრაობის H_2O -ით კონსერვაციის კარგად გამოიხატება წყლის დეფიციტის პათოლოგიის, ხომელსაც ABA-ს კონსერვაციის ფოტოტონიკის იწვევს და ჩამეტ უჩეების ოსმოტიკულია მუცხობა. შედეგად, ბაგეთა განსერიობის უჩეების

ქვილი 22 ფორის ქვეა ხელახლზე ბაგის ბაწაგების სიბმით, ბაგის სიგანე და ფართობი, ბაგის მინიჭული ციფრული ნინაღმეგობა CO₂-ის მინიხი (მხვტი ჯგულის მინეგობი), კანინეჯინა ფორის ხეს და ქვეა მხიუბის ბაგის ციფრული ნინაღმეგობის მინეგებელს მოიოს იბ.: Naipp-Zinn (1988), Bollhar-Nordenkampff & Draxler (1993).

მუნეაქ	ბაგის ბაწაგების სიბმითე (ფორის მინეჯინა)	ბაგის სიგანე (μმ)	ბაგის მასობაქვი სიგანე (μმ)	ბაგის სავთომი ფართობი (% ფორის ფართობან)	მინიჭული ციფრული ნინაღმეგობა CO ₂ -ის მინიხი (მინიღ მინეჯინა)	CO ₂ -ის მასობაქვი ბაგასინინა
ბაგასიანი მუნეაქები მინიანი ჰაბიბაქვიბან	100-200 (300)	10-20	4-5	0.8-1	0.5-2.6	150-700
ბაგასიანი მუნეაქები დაწილელი ჰაბიბაქვიბან	(30) 50-100 (200)	15-30	5-6	0.8-1.2	2.2-6.5	60-200
ბაგის მუნეაქები	(100) 150-300 (500)	10-25	5-10	1	1-2	50-100
მასივლოქვი	1(30) 50-100 (500)	20-30	3	0.5-0.7	0.9-5.2	80-460
ჰაღმები	150-180	15-24	2-5	0.3-1	2-6	70-100 (400)
ფილიპელი ცის ხე-მუნეაქები	200-600 (900)	10-25	3-8	1.5-3	2-6	(70) 100-300
მასინეანე ფართოფორიანი ხეები	800-600					100-200
ხეცოფორული მუნეაქები	100-500 (1000)	10-15	1-2	0.2-0.5	2-6.5	100-250
ფორიღევენი ხეები	100-300 (600)	5-15	1-6	0.5-1.2	1.6-6.5	50-250 (300)
მასინეანე ნინეგებები	40-120		15-20	0.3-1	2-6.5	200
ჯაბნოს ხეები	150-300	10-15		0.3-0.5	1-7.8	50-260
ხეცოფორული	15-50 (100)	~ 10	~ 10	0.1-0.4	3.1-8	60-130

ქვეთდება. სანამ ახ მოხსნება წყლის ფაქტორი, ბაგეები ახ ჰეაგეებენ სხვა გამონიზანებლებზე და ჩრებთან დაეკიდ მდგომარეობაში.

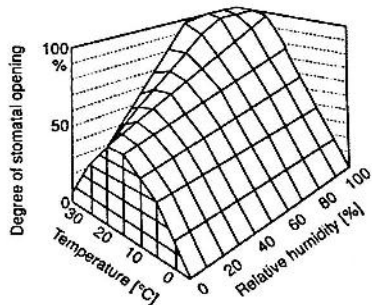
ბაგის ხეილის განხრომობის ხაისხზე მოქმედი ფაქტორები

ბაგის განხრომობის ხაისხი ჰეგელიღება განწყვეტილი ცვლადი ჰიომბებით (ცხ. 2.3), თუცა ჩამეტი უჩელების მოქმეება დამოკიდებულია მათ შინაგან მდგომარეობაზე. გახეში ფაქტორთა უთომბივი ზემოქმედებით, ჩვეულებრივ, ბაგის ხეილი საშუალოდ ახის ლია. იშვიათად და იხივ ხანმოკლე გიონს განმავლობაში ახის ბაგეები მთლიანად ლია, ხადგან მეტად იშვიათია იმ ჰიომბების თანხეება, ხომლებივ ხელს უწყობენ ბაგის სხელ განხნას. (ნახ. 2.18). მეოხეს მხივ, უსტეხმადეი ჰიომბებში, ხომლებივ აიძულებს ბაგეს მთლიანად დაიხეოს, თანავ ხანგეილივად, საემაოდ ხშირია, განსაეუთეებით გვადვსას.

შიდა ფაქტორების შიხის, ამ მხივ, უმნიშვნელოვანესია ფიკომიომონები. ახს ციხის მეავა, ფახეივის მეავა, ციკოინონები და ჰიბეილიონები შედის ხეილსა და განეითახების მახეულიზედ ბაგეი სისეემაში. ბაგე სხვადასხვადგახად იღება ასაეისა და განეითახების ფახის მიხედვით - ფოთლის ფიმიხების, ჰეჰიოდექეივი ფახის დანეებისა და სიბეეეში.

ცხილი 2.3 გახეში ფაქტორების გავლენა C₃ და C₄ მცენარეთა ბაგეების განხნაზე (Milburn, 1979)

გახეში ფაქტორი	გახეში ფაქტორის ცვლილება	ბაგის ანახატის პასუხი
ფოტოსინთეზისად აქტიური ხადავა	ბახედა	ფოტოსინთეზის სინათლით გავეების ზეგამდე
ეემეხაეეეე	ფოტოსინთეზისთვის ოპტიმადეივი ეემეხაეეეეის ფახელები	15-350% შიხის
ჰეიის ეენანობა	ბახედა	90%-ის ზევით
CO ₂	პახიადეივი წნევის შეეეეეება	30 P _a ქვევით
აემოსფეროს დამბინძურებელი ფეიეეეეეე	შეეეეეება	მხოლოდ უმეიხეს ეონეეეეეეეებზე
ფეიეეეეეე	ბახედა	0-10μ



ნახ. 2.18 ეემეხაეეეეისა და ჰეიის ეენანობის ზემოქმედება *Ligustrum japonicum*-ის ბაგეების ფეეეეეეეეებზე 540 Wm⁻² განათების ჰიომბებში (Wilson, 1948)

ცხრილი 2.4 ნავთობ-ფორმირების საშუალო მაქსიმალური მარეწებლები ოპტიმალური გახეობის პირობებში (მზავალი ავტომობილის მიხედვით)

მცენაჩეთა კატეგორია	ნავთობ-ფორმირების ინტენსივობა	
	μ მოლი CO ₂ გ-დმ ⁻¹	მგ CO ₂ გ/ჩ (მშ. მასა) სმ ⁻¹
ბმელეთის მცენაჩეები		
ბაღახოვნი		
C ₄ მცენაჩეები	30-60(70)	60-140
C ₃ მცენაჩეები		
უდაბნოს უმთვრესი მცენაჩეები	20-40(60)	
კულტურული მცენაჩეები ნათესებში	20-40	30-60
მზიანი ჰაბიტატების მუხომეგები	20-30(40)	30-60
დიუნებისა და სანაპირო ზოლის მცენაჩეები	20-30	
გახადებულის გუმეგები	15-20	25-40
მთის მცენაჩეები	15-30	25-60
მალაბრალახეულები	10-20	30-40
ჩიღილის ამაინი მცენაჩეები	(2)5-10	10-30
მშხალი ჰაბიტატების მცენაჩეები	15-30	15-40
ახეულები მცენაჩეები	8-20	
მახეულები და ისლები	5-15(20)	8-35
ფესვის ჰემიპახეულები	(1)4-7	
ლუხის ჰემიპახეულები	2-8	
CAM მცენაჩეები სინათლეზე	(2)5-12	0.3-2
CAM მცენაჩეები სინათლეში	6-10(20)	1-1.5
ხე-მცენაჩეები და ბუჩქები		
ტროპიკული კულტურული მცენაჩეები	10-15	
ტროპიკული მცენაჩეები სუბტროპიკის პირობებში	12-20(25)	
ტროპიკული ტიპები (სინათლის ფოტოები)	15-20	
ტროპიკული ნეომიანი ტყის ხე-მცენაჩეთა სინათლის ფოტოები	10-16	10-25
ტროპიკული ნეომიანი ტყის ხე-მცენაჩეთა ჩიღილის ფოტოები	5-7	5-8
ტროპიკული ნეომიანი ტყის ხე-მცენაჩეთა უდაბნოსა და ჩიღილი ფოტოები	1.5-3 (5)	
თბილი ზომიერი ჰეგომებისა და სუბტროპიკების უდაბნო-ფოტოლოგია მცენაჩეთა სინათლის ფოტოები	6-12(20)	
თბილი ზომიერი ჰეგომებისა და სუბტროპიკების უდაბნო-ფოტოლოგია მცენაჩეთა ჩიღილის ფოტოები	2-4	
ფოტოლოგია მცენაჩეთა სინათლის ფოტოები	10-15(25)	
ფოტოლოგია მცენაჩეთა ჩიღილის ფოტოები	3-6	
ნივრეული ხეები	8-10	10-20
მახადმეხანე ნივრეული	3-6(15)	3-18
მანგის ტყის ხე-მცენაჩეები	4-8(12)	
პუნიონედა მშხალი ჰეგომების სუბტროპიკები	4-10(16)	3-10(18)
პალმები	4-10(20)	
ბამბუკები	4-6	
უდაბნოს მცირე ზომის ბუჩქები	(3)10-15(30)	(4)8-15(35)
ტუნდრის ჟონდახა ფოტოლოგია-ნივრეული	6-15	15-30
ტუნდრის ჟონდახა მახადმეხანე ბუჩქები	3-6(10)	4-10

ნახშირბადის მოხმარება ლა მშრალი ნივთიერების წარმოქმნა

ცხილი 2.4 (გაძვირება) ნეკო-ფოტოსინთეზის საშუალო მაქსიმალური მარევენებელი ოპტიმალური გახეიმ პირობებში (მთავალი ავსოვის მიხედვით)

მცენახეთა ჯგუფი	ნეკო-ფოტოსინთეზის ინტენსივობა	
	μ მოლი CO ₂ მ ⁻² წმ ⁻¹	მგ CO ₂ გ/წ (მშ: მასა/სმ ²)
უჩიპოტოტაშები		
გვიშიები ოთა პბიკაებინდან	8-10	
გვიშიები დარხილელი პბიკაებინდან	2-5	
ხავეები	2-3	0.6-3.5
ლიქენები	0.3-2(5)	0.3-2.5(4)
წყლის მცენახები და წყალმცენახები		
ქაობის მცენახები	12-25(30)	
მცენახი წყლის მახილვიები	(5)7-10(25)	
ლითხალური ზონის მუხა წყალმცენახები	2-6	5-30(50)
პლანქტონური წყალმცენახები	(2)10-30	
	(მგO ₂ მ ⁻² წმ ⁻¹ სმ ²)	2-3

ცხილი 2.5 ნეკო-ფოტოსინთეზის მაქსიმალური ინტენსივობა ოპტიმალური პირობებში (Bjorkman et al., 1972; Seeley & Kammerreck, 1977; Patterson & Duke, 1979;) smond et al., 1982; Nelson, 1984; Marek, 1988; Ceulemans & Saugier, 1991; Nobel, 1991b; Dufrene & Saugier, 1993)

მცენახი	μ მოლი CO ₂ მ ⁻² წმ ⁻¹
C₄ მცენახები	
<i>Cenchrus ciliaris</i>	68
<i>Pennisetum typhoides</i>	64
<i>Saccharum</i> -ის გვახის უბიბილები	64
<i>Sorghum sudanese</i>	57
<i>Zea mays</i>	55
<i>Tidestromia oblongifolia</i>	50
C₃ მცენახები (ბალახოვები)	
<i>Camissonia claviformis</i>	60
<i>Triticum boeoticum</i>	45
<i>Typha latifolia</i>	43
<i>Oryza sativa</i>	40
<i>Helianthus annuus</i>	28
<i>Glycine max</i>	27
<i>Eichhornia crassipes</i>	20
CAM მცენახები	
<i>Agave mapisaga</i>	34
<i>Agave fourcroydes</i>	23
<i>Opuntia ficus-indica</i>	20
C₃ ხე-მცენახები	
<i>Salix</i> -ის გვახის სახეობები	20-35
<i>Populus tristis</i>	30
<i>Populus</i> -ის გვახის სახეობები	20-25
<i>Hevea brasiliensis</i>	20-26
<i>Elais guineensis</i>	20-25
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	20-25
<i>Ailanthus altissima</i>	20
<i>Prosopis glandulosa</i>	20
<i>Eucalyptus pauciflora</i>	15-20
<i>Pinus sylvestris</i>	17

წყალი შეიცავს დაახლოებით 160-ჯერ მეტ CO₂-ს, ვიდრე ჰაერი, წყლის მცენახეთა ფოთლებში მის შეღწევას სჭირდება გაცილებით უფრო დიდი ტიპი, ვიდრე ხმელეთის მცენახეთა ფოთლებში CO₂-ის შესვლას. გახდა აშინა, HCO⁻³-ის გადამოდხავების შექანისში მტყნაჲი წყლის მაჲსოფიკებში უფრო ცუდად ახის განვითაჲებელი, ვიდრე ზღვის წყალმცენახებში.

ფოტოსინთეზის უნაჲის გუნეტიკჲად განვიჩობებელი განსხვავებანი ზოგ შემთხვევაში ძალიან დიდია (ცხ. ღ.ღ.). ისინი იძლევიან მაღალჲოფექტიული მცენახების შეჩრევის საშუალებას მინათმოქმედებაში, მეზალომბასა და მეტყვევობაში. ფოტოსინთეზის სინჩაჲეთა სჲეციფიკი განსხვავებების მიზნებში უნდა ვეძებოდე ფოთლის სტრუქტურის ანალოგიკი თავისებულებებში, იმაში, თუ ჲამდენად ადვილად მოძიამბს გაზი უჲეემოიხისუდ სისტემებში, ბაგეების ფოძიასა და მის განაწილებაში, ჲახბოქსილიკების ფეჲმენტთა Ჲაოებობასა და აქტივობაში.

ცხილი ღ.ღ CO₂-გაზთა ცვა ვეხვის (*Populus*) სხვადსხვა ჲონში ოპტიმალეჲი ეყოლოკეჲი ჰიჩობებში (Ceulemans et al., 1980)

ვეხვის ჲონი	ნეტი-ფოტოსინთეზის მაქსიმუმი	ბაგის დიფუზიკი ნინაალმდეგობა	შიდა ნაჩრეი ნინაალმდეგობა
	μ მოლი CO ₂ მ ⁻² მ ⁻¹	მმ სმ ⁻¹	მმ სმ ⁻¹
Beaupre	12.0	3.12	8.03
Unal	11.5	2.78	8.45
Trichobel	11.1	3.25	7.08
Ghoy	10.6	1.65	14.08
Italica	9.8	1.77	9.74
Robusta	9.5	2.09	11.36
Columbia River	7.0	0.73	21.28
Nigra Ghoy	3.8	1.50	33.56

ღ.ღ.3 მიბოქონებელი სუნთქვის სჲანიფიკი აქტივობა

მცენახეთა სუნთქვითი აქტივობა დამოკიდებელია მათ ჲონსიტუციკი ტიპსა და გუნეტიკჲე; ის განსხვავებელია სხვადსხვა Ჲოგანოსა და გამოყენებელი სუნსეჲატის, აგჲეთვე მცენაჲის განვითაჲების ფაზის, მის აქტივობის დონისა და, აგჲეთვე გაჲემო ჰიჩობების მიხედვით. გუნეტიკი განსხვავებები განვიჩობებელია ჲაბაბოლეჲი და ჲანგვით ჰიოქსელში მონაწილე უმნიშვნელოვანესი ფეჲმენტების - იზოფეჲმენტების ახსებობით. შაჲების მაღალი შემცველობა, Ჲასაჲე შეიძლება ადგილი ჰქონდეს CO₂-ის ინტენსიკი ასიშიდაციოსას ან დაბად ტემპეჲატურაჲე სახამებლის დამლის შედეგად, იწვევს სუნთქვის გაძლიეჲებას, მაშინ Ჲოდესაჲ ჲამე და ნახშირყელების დაბადი შემცველობისას სუნთქვის ინტენსიკობა თანდათან მცოჲდება. სუნთქვა ძლიეჲება, Ჲოდესაჲ იქმნება მეტაბოლეჲი ენეჲიგის გახეღის საჲიოგება, მაგ., ჲეღის, იონთა შეთვისების ან სეჲისის

დაძლევის ჰიოცენებისათვის.

მცენახეები განსხვავდებიან ეთიმანეთისგან სუნთქვითი აქტივობით: სახეობრივი განსხვავება 1:10-დან 1:20-მდე მეჩყობს. მოხფლოგოჯი, ეყოფიზოლოგოჯი და თუნქოწინაჯი ციპების შედახება ცხადყოფს (ცხი. 2.7.), რომ მსგავს ჰიომბებში სუნთქვის ინტენსივობა ბაღახოვან მცენახეებში, განსაკუთრებით სწაფად შახე სახეობებში მოჯე უჯიომ მაღალია, ვიდე ეყოთოღმცვენ ბეებში. ამ უჯანასენელთა ეოთლები ეი საშეალოდ სეთეჯი უჯიომ აქტიუად სუნთქვენ, ვიდე მახადმწვენე მცენახეების საასიმიღაცეომ მოგანოები. ეიოსა და იმავე ან ახლომდგომ ჯეუებებში სინათლისმოყვახელი მცენახეები სუნთქვენ (20°C -ზე) უჯიომ ინტენსიუად, ვიდე ჩიღილისამტანნი, აქტივისა და მაღალი

ცხილი 2.7 სინჯლის (მიყოქონდხილი) სუნთქვის ინტენსივობა ქეჩქოვან მცენახეთა ზედასიდე ეოთლებში ლამის სანყის ეასამი 20°C -ზე (მხავალი აკყოის მიხედეით) (მიყოქონდხილი სუნთქვის ინტენსივობაში C_3 და C_4 მცენახეებში ხაიდე ასუბითი განსხვავება აი აღინიშნება: Byrd et al., 1992)

მცენახეთა ჯეუეი	CO ₂ -ის გამყოფის ინტენსივობა	
	მომილი CO ₂ მ ² მ ⁻¹	მგ CO ₂ გი (მმ. მასა)სთ ⁻¹
აღლქილი ბაღახოვანი ნათლები	2 - 6	3 - 8
ველი ბაღახოვანი სინათლისმოყვახელი მცენახეები	3 - 5	5 - 8
ველი ბაღახოვანი ჩიღილის ამტანი მცენახეები	1 - 3	2 - 5
ჰეიმიზახიციები	3 - 5 (8)	-
ჰოლოპახიციები	3 - 6	-
ეიომიჯილი ბეების სინათლის ეოთლები	0.3 - 0.5 (2)	-
ეიომიჯილი ბეების ჩიღილის ეოთლები	0.05 - 0.2	-
ეოთოღმცვენი ბეების სინათლის ეოთლები	1 - 2	3 - 4
ეოთოღმცვენი ბეების ჩიღილის ეოთლები	0.2 - 0.5	1 - 2
ზომიჯი სახეყლის ეახოთეოთოღვანი ბეების სინათლის ეოთლები	0.8 - 1.4	~ 0.7
ზომიჯი სახეყლის ეახოთეოთოღვანი ბეების ჩიღილის ეოთლები	0.2 - 0.5	~ 0.3
ბოხეაღი ზონის მახადმწვენე ნინვოვანი ბეების სინათლესთან	0.5 - 0.7	~ 1
მეჯეებელი ნინვები	-	~ 0.2
ბოხეაღი ზონის მახადმწვენე ნინვოვანი ბეების ჩიღილთან	-	~ 0.2
მეჯეებელი ნინვები	-	~ 0.2
ჩიღილოთისა და მაღალმთის ჩიციყეაე-ის მოახის ნახომადგენელი ჯეუა ეოთოღმცვენი ბეჩები	0.6 - 1.5	2 - 3
ჩიღილოთისა და მაღალმთის ჩიციყეაე-ის მოახის ნახომადგენელი ჯეუა მახადმწვენე ბეჩები	0.3 - 1	0.5 - 1.5
ედაბნოს ბეჩები და ნახეჯიად ბეჩები	-	0.8 - 1.5 (3)
CAM მცენახეები	-	(0.2) 0.5 - 1 (2.5)
ყლის ქეჩქოვანი მცენახეები	-	(0.5) 0.8 - 1.2 (1.5)
		მგ O ₂ გი (მმ. მასა)სთ ⁻¹

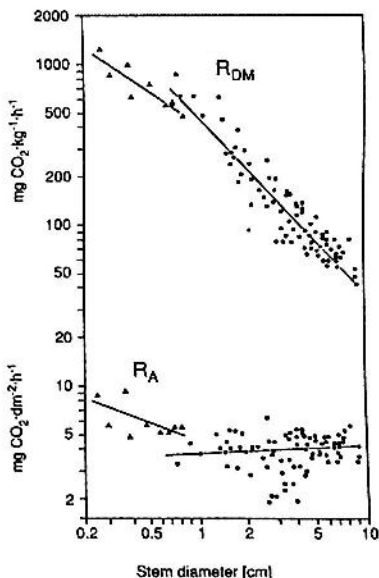
მთის მცენახეები უჯიომ აქტიუად, ვიდე თბილი ჰავისა. ეოთოღვან ხავსებში სუნთქვის ინტენსივობა დაბალია (1-2 მგ გ⁻¹სთ⁻¹), რქენებში ის საჯეოდე ეახოთ

საზღვრებში მუხყობის მოხდომლოგიური აგებულებისა და გეოგრაფიული განაწილების მიხედვით (0,5 – 5 მგ გ⁻¹ სთ⁻¹) [28, 194].

ცალკეულ მცენახეთა ყვავილები და ნაყოფები სუნთქავენ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე მათი ფოთლები. ცოცხებისა და გამეჩქნებელი ფესვების სუნთქვითი აქტივობა ინტენსიურად, ხოლოც ლეხოსი, ვახვის ყლოცები და წვილი ცოცხები უი უფრო ინტენსიურად სუნთქავენ (ნახ. 2.19). სხვადასხვა სახეობები საყმაოდ განსხვავდებიან ლეხოს სუნთქვითი აქტივობით (2-დან 5-მდე მგ CO₂ · დმ² · სთ⁻¹ ყვავილობისას, 10-20 სმ დიამეტრის მქონე ლეხოს შემთხვევაში) [209].

გამეჩქნებელი ყლოცები და ფესვები ძიხითადად ნახომდგენილია ქეჩით, ჯამბიუმითა და ცენციოდან დამოხებული მეჩქნის უჯრედით, ხომლებიც აქტიურად სუნთქავენ. სხვადასხვა სისქის ყლოცების, ცოცხებისა და ლეხოების სუნთქვის ინტენსივობა (მასის ერთეულზე გამოყოფილი CO₂ წელი ან მშხად წონაზე გადანგაჩიშებით) მციოდება დიამეტრის გადიდებასთან ერთად, ხადგან მციოდება ქეჩის მასის ფაჩეობა მეჩქნის მასასთან. პეჩიდეჩის ზედპიხის ერთეულზე გადანგაჩიშებისას უი (პეჩიდეჩის ზედპიხის ერთეულზე გამოყოფილი CO₂) სუნთქვის ინტენსივობა უცვლელი ჩეება.

ამის გამო, მიზანშეწონილია მევდახი მექანიკური ქსოვილების დიდი ხაოდენობით შემცველი მცენახეული მოგანოების შესწავლისას სუნთქვის ინტენსივობა გამოიხატოს ცილის ან ცილოვანი აზოტის შემცველობის მიმახით.



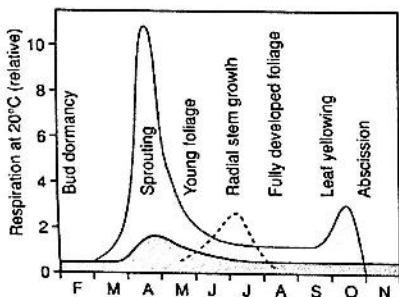
ნახ. 2.19 *Pinus densiflora*-ს სხვადასხვა დიამეტრის ლეხოების სუნთქვის ინტენსივობა დაანგაჩიშებული მშხად წონაზე (RDM) და ფაჩიობაზე (RA) (Negisi, 1974). *Abies amabilis*-ის მონაცემები იხ. Sprugel (1990)

2.2.4 ბანვითაჩაბის ფაზისა და ახვიოზის ბებომაჩაოზის ბავენა სენთვასა და ფოტოსინთეზა

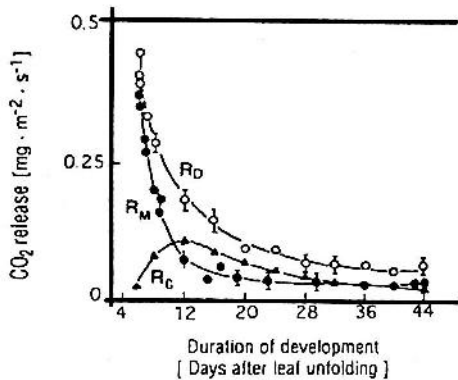
მათაღია, ჰოგოჩ სენთქითი აქვიოზა, ისე ფოტოსინთეზის ინტენსივობა მენაჩის სახეობივი მახასიათებელია, მაგჩამ ისინი მედმივ სიცილებს აჩ ნახიოადგენენ. მენაჩეში მიმინაჩე გაზთა ცეღა შეიძლება შეიცვალოს ახა მაჩო მისი ინვივიდალივი განვითაჩების განმავლობაში, ახამე სუზონის და ელეღამის სხვადასხვა ეროსაჲ ჯი.

სენთვა და მენაჩის ასაჲი

ახაღაზხედა მენაჩეები სენთვავენ ეჲჲო ინტენსიჲად, ვიცი ხნივი; განსაჲეთივით ინტენსიჲა მენაჩის შახეი ნანიების სენთვა. ამ ეროს მძღავი სინთეზიჲი მუშაობისთვის ჰოოპლაზმა იყენებს ATP-ის ბეჲად მეტ ხაოღენობას, ვიცი ჯ ხეღა ჩვეულებივი ცხოველიმქმედების ეროს. საჭიოების მემთხვევაში, ეჲეღებს შეეძლიათ სენთქითი ATP-ს ნახიოქმნის ეჲეავშიჲე მუქანიზმეუ გადახთვა. აღმონაცენებში, ფესვების წეჲიებში, ფოთლის გამლისას და შახე ნაყოფებში სენთქის ინტენსივობა ("ჲონსეჲეჲეი სენთვა" ანე "ხეღის სენთვა") 3-10-ჲეჲ აჭახებებს სენთქის იმ ინტენსივობას, ჰმეღიე ჩვეულებივ ჰიოებში აღინიშნება ("სენთვა ცხოველიმქმედების მენაჩენებისათვის"). ქსოვიღთა ეღეჲენსიჲების, მათი განვითაჩების დასეღების ჰახაღეჲად სენთქის ინტენსივობა ისეჲ ეღებეღებს და ნოჩმაღე ემნეს ებეღეღა (ნახ. 2.20 და 2.21). სხვადასხვა სახეობის მენაჩეთა ფოთლებსა და ნაყოფებში მობეჲებასთან დაჲავშიბეღი დაშლის ჰოეესების დაწეებისას შეიძლება აღილი ჰქონდეს სენთქის ინტენსივობის ეოებით ე.წ. ეღმაჲეჲეუ ხეღას. ეს მიეთითებს მეტაბოლიზმის ცვილებებე, ჰომეღიე ვაჲის გაეჲეღებასა და ნაყოფების მიჲე მეტაბოლიზმის აიოვანი ჰიოეჲებების (მაგ., ეთიღენის) გამოყოფაში ეღინეღა.



ნახ. 2.20 ფოთლიმცენი (ჲეჲეჲი ხაზით), ნივოვანი (ეჲეეეი ხაზით) ხეღის და ეოეების (წეჲიღეღი ხაზით) მიოქინეივი სენთვა სხვადასხვა ენოლოგიჲი ფაზაში (Eberhardt, 1955; Pisek & Winkler, 1958; Negisi, 1966; Malkina & Tselniker, 1990; Paembonan et al., 1992)

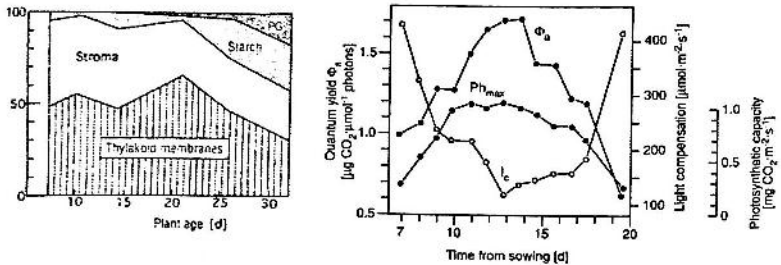


ნახ. 2.21 *Phaseolus vulgaris*-ის პიკეტაჟი ფოთლების გაშლისას მცენარეობის სხვადასხვა სტადიის ინტენსივობა. სტადია (RM) და ზღვის ხელშეწყობი სტადია (RC) ნიღბი სტადია სავალი ინტენსივობაში (RD) (Kase & Catsky, cit. Ticha et al., 1985 მიხედვით)

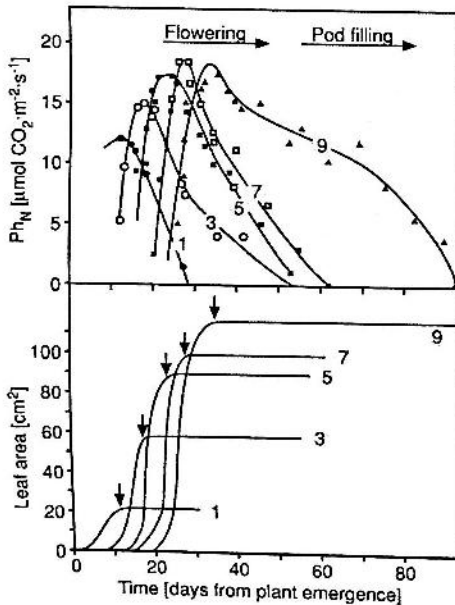
ფოტოსინთეზი და განვითარება

მცენარის განვითარების პიკეტაჟში იცვლება მისი ფოტოსინთეზის უნარი. აღმოცენებისა და კვიტის გაშლის ფაზაში ფოტოსინთეზის აქტივობა საგრძობად ჩამოიწვება სტადიის, ხომელიც ამ ფაზაში საკმაოდ ინტენსივია. ეს განპირობებულია იმით, რომ ფოთლებს ვეც ახ მიუღწევიათ საშუალო ზომამდე და მცირე ხაზდენობის სინათლეს შთანთქავენ, ქლოროპლასტების აქტივობაც ვეც შედარებით დაბალია და კაბოქსილიზაციას ახ მიუღწევია შესაძლებლობის პიკეტაჟი (ნახ. 2.22). მთლიანად განვითარებული ვაჟი თავისი ფოტოსინთეზი შესაძლებლობის მაქსიმუმს ამოღავნებს. ზოგჯით ბალახოვანში ფოტოსინთეზის აქტივობა სულ ხამდენიმე დღისა თუ კვირის შემდეგ უკვე შემცირებას იწყებს და ასაკთან ერთად სულ უფრო და უფრო იკლებს. ფესვების კვდომის დაწყებამდე მცირე ხნით დეჟინება ქლოროფილის დაშლა და ქლოროპლასტების დეგენერაცია, ხასაც ფოტოსინთეზის სხელი შეწყვეტა მოხდებს. სწხადედ შხახი ბალახოვან მცენარეთა კლოტების ცაყეული ფოთლები შეიძლება საგრძობად განსხვავდებოდნენ ფოტოსინთეზი უნარით, ხაც მათი დიფუზიონაციის მდგომარეობითაა განპირობებული. ახად-ახალი ფოთლების გაშლა და ვაჟის მთლიანად განვითარება უხევეყეყოფს ნახშირბადის შთოვისუნების განწყევეტივ მატებას, ასე, რომ მცენარეები უკვე ზღვის პიკეტაჟში აღწევენ CO₂-ის ფიქსაციის საკმაოდ სტადიული დონეს (ნახ. 2.23).

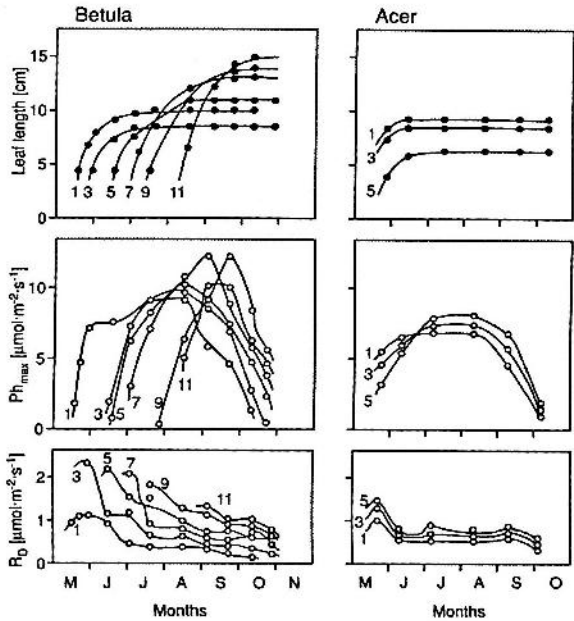
ზომიერი სახეყის ფოთლმყევენ ხეებში I და II ფოტოსინტეზები სავსებით ჩამოყალიბებულია ფოთლების გაშლიდან 20 დღის შემდეგ, ასე, რომ ფოტოსინთეზის აქტივობა პიკეტაჟს აღწევს ზაფხულის დასაწყისისთვის. ხე მცენარეთა სხვადანსხვა სახეობაში ფოტოსინთეზი აქტივობა მნიშვნელოვნად განსხვავდება ერთმანეთისაგან და ეს გამომწვეულია ფოთლების განვითარების ინდივიდუალიზაციის (ნახ. 2.24). განვითარების კლდინაციის პიკეტაჟში (კლდინაციულ სტადიაზე) კყის ხე მცენარეების (მაგ., ნეჟეჩხალი, ხყხილა, მუხა) ფოთლების ფოტო-



ნახ. 2.22 ქოჩოქის სტრუქტურის და ფოტოსინთეზის უნაღის ცვლილება *Phaseolus vulgaris*-ის ფოთლის განვითარების ევოლუციურად. ქოჩოქის სტრუქტურული უმარონეტების თანაფარდობა. PG პლასტოგლობული (მაჩვენა სუხათი) (Kutik et al., 1988). Ph_{max} ფოტოსინთეზის მაქსიმუმი; I_c ქანკუთი გამოსავალი; I_c სინათლის საკომუნაქიო ნუტილი (Catsky & Ticha, 1980). (მაჩვენა სუხათი) გომოქული ნუმიანი ცუის ზოგიუთი მუენაის ახალგაზხდა ფოთოლში RuBP კახბოქნა აუბულიღება ძლიე ნუდა (Kursar & Coley, 1992)

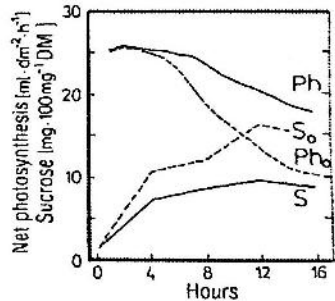


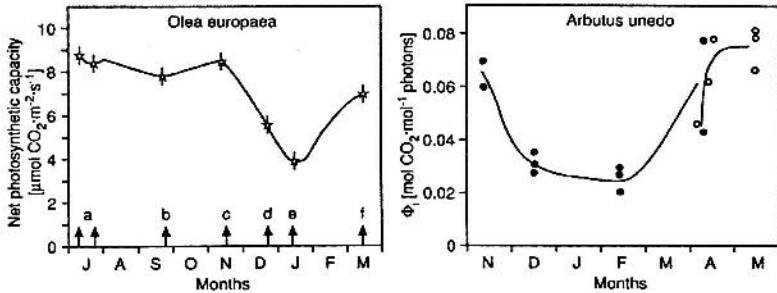
ნახ. 2.23 ნუგო-ფოტოსინთეზის ინტენსიუობის დამოკიდებულება მუენაის ახალგაზხდა, ნუგო-ფოტოსინთეზი სოიას პიჩედი, მესამე, მეხუთე, მუევიდე და მუეცხე ფოთოლში (ხუდა სუხათი). ფოთლის ზომის დამოკიდებულება მის თანმიმდევრობასთან (ქუდა სუხათი) (Woodward, 1976)



ნახ. 2.24 ფოტოსინთეზის სუბსტრუქტი ცვლილებები ჰორიზონტალურ და მცენარეში (*Betula maximowicziana*) და სუბსტრუქტი ბოლო სეზონში მყოფ ხეებში (ფოტოლოჯიკური კვლევა, იაპონია). ზედა სურათზე: ასინტიზის სუბსტრუქტი მანძილზე ფოტოსინთეზის განვითარება (ჩიკვებები მუქიფერად ფერადი პრინციპის); შუა სურათზე: ფოტოსინთეზის ინტენსივობა სინათლით გაჯერებისა და მკონტრირებული ტემპერატურის პირობებში; ქვედა სურათზე: მცენარეში მყოფი სუბსტრუქტი 20°C -ზე (Koike, 1990)

ნახ. 2.25 *Solanum melongena*-ს ფოტოსინთეზზე ნაყოფმსხმოიანობის გავლენა. Ph ნაყოფიანი მცენარეების ფოტოსინთეზი; Ph_0 უნაყოფო მცენარის ფოტოსინთეზი; S ნაყოფიანი მცენარეში საჭიროების ახსნა; S_0 უნაყოფო მცენარეში საჭიროების ახსნა. ფოტოსინთეზზე მოქმედი ყველა ექსპერიმენტული ფაქტორი მხოლოდ მემბრანულად უზრუნველყოფს (Claussen & Biller, 1977)





ნახ. 2.27 ხმელთაშუაზღვრითის ფაიოთფოტოლოჯიკური მახადმწვანე ხეების ფოტოსინთეზის სეზონური ცვლილებები. მახსენა სუხათზე: *Olea europaea*-ს (ჩხვ. იკალიდან) ფოტოსინთეზი, გაზომილი სტანდარტული პირობებში (600 µmol-ით ფოტონი მ⁻²წ⁻¹, ოპტიმალური ტემპერატურა, წყლით გაჯერება, 30 P_a CO₂). a მიმდინავე წლის ფოთლები ზაფხულის დასაწყისში; b მიმდინავე წლის ფოთლები ზაფხულის ბოლოს მოკლე გვალვის შემდეგ; c მიმდინავე წლის ფოთლები შემოდგომით წვიმიან პერიოდში; d ზამთარში, პიკური ყინვების წინ; e ლამის ნაყინების (-5°C-მდე) პერიოდში; f წინა წლის ფოთლები გაზაფხულზე (Larcher, 1961). მახსენა სუხათზე: *Arbutus unedo*-ს (პიჩტუგალიდან) ფოთლების ქვანახი გამოსავალი. φ₁ ფიქსიტი, სადაც განათების მდებრივი დამოკიდებულება აღინიშნება. ● ზედსხედი ფოთლი; ○ ახალი ფოთლი (Beyschlag et al., 1990)

2.2.5 ბაქრომ ფაქტორით ბაქრენა CO₂-ის სვლზე

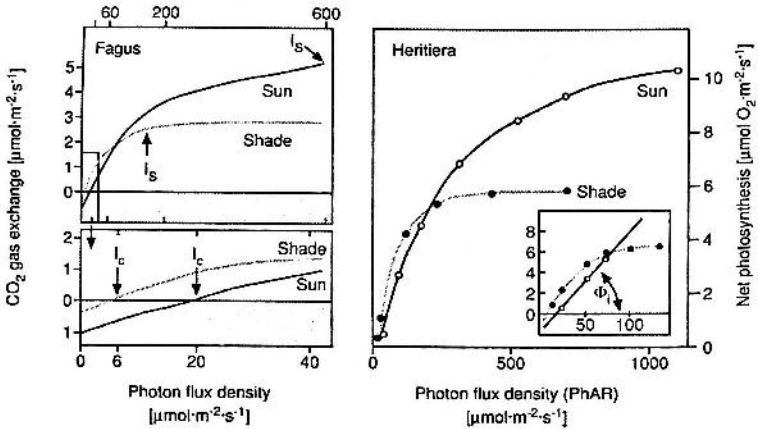
CO₂-ის სვლზე გავლენას ახდენს გახეობის სხვადასხვა ფაქტორი. ფოტოსინთეზი ფოტოქიმიური პროცესია და, ცხადია, პიკურ ხიგში ის დამოკიდებულია მზის გამოსხივებაზე. ფოტოსინთეზის ბიოქიმიური პროცესები კი განპირობებულია CO₂-ით, ტემპერატურით, წყლითა და მინერალური ნივთიერებებით მცენახის მომარაგებით. ბაქრების გზით ფოთლოში CO₂-ის შესვლა ძირითადად ციტიკული ბილი ჩამოყვანული ნივთიერების სვლით პროცესის დასრულებით. სუნთქვით გაზთა სვლზე მოქმედი გახეობა ფაქტორებიდან ყველაზე მნიშვნელოვანი ტემპერატურაა. გახეობის დამაბინძურებელი კონსერვაციის ნივთიერებები უახლოვითად მოქმედებენ ყველა პროცესზე, CO₂-გაზთა სვლის ჩათვლით.

სვლილები CO₂-ის სვლაში, ხოგოხ საპასუხო ხეჯყთა გახეობი პირობების ზემოქმედებაზე

გახეობის კლიმატური (სინათლე, ტემპერატურა, ჰაერის ტენიანობა) და ნიადაგის (წყალი, მინერალური ნივთიერებები) ფაქტორთა გავლენით მცენახის მიერ CO₂-ის მართვისება შეიძლება ორიდან ერთ-ერთი ფორმით განხორციელდეს [20].

გაქეების მრეები ახასიათებენ მცენახის საპასუხო ხეჯყის გახეობა ფაქტორთა ზემოქმედებაზე, ხომელთა ინტენსიფიკაცია გახევედ ზღვიამდე ზეის ფოტოსინთეზის ინტენსივობას; ზღვიური მნიშვნელობის ზევით მათ გაზედს ფოტოსინთეზის ინტენსივობის მატება ალაი მოსდევს; ამასთანავე უნდა აღი-

ნიშნის, რომ მაღალი დონების საკმაოდ დაბალი დახრებში აღნიშნული ფაქტორების ზემოქმედება მაშინვე იწვევს დახრევებს. ზემოთქმულის საკეთესო მაგალითს წარმოადგენს CO₂-ით და სინათლით გაუქების მიხედობი (იხ. ნახ. 2.13 და 2.28). გაუქების მიხედობი საშალებას გვაძლევენ დავადგინოთ ამა თუ იმ



ნახ. 2.28 სინათლისა და ჩიღლის ფოთლების CO₂-გაზის ცვლის დამოკიდებულება სინათლეზე. მახყენა სუხათ: *Fagus sylvatica*-ს ვაჩის ჰეიფეიჩილი (სინათლის) და შიდა (ჩიღლის) ფოთლები. ჩიღლის ფოთლების საკომპუნსაციო ნეჩილი (I_s) და შიდა შესაბამისი სუნთქვის ინტენსივობა უფრო დაბალია, ვიდრე სინათლის ფოთლებისა (იხ. ელაგამის ქედა ნაწილი). მათი სინათლით გაუქება (I_s) განათების უფრო დაბალ ინტენსივობაზე ხდება (იხ. მახყენა ელაგამის ზედა ნაწილი). ცვლი ჩაყახებულია სტანდარტული პირობებში (30°C; 30 Pa CO₂) (Retter, 1965). მახყენა სუხათ: კომპიუტერი წვიმანი ცის ჩიღლის ამჟანი ხე მცენახის *Argyrodendron*-ის ჰეიფეიჩილი (L, ან სინათლის) და შიდა (Sh, ან ჩიღლის) ფოთლები. გამოვლენები ჩაყახებულია CO₂-ით გაუქების პირობებში (Pearcy, cit. Anderson & Osmond, 1987 მიხედობით). ფოტოსუნთქვის სინათლეზე დამოკიდებულება იხ. Chmora (1993)

ცვლით გახედი ფაქტორის მასტობილიხეული გავლენა სინთლაციური ჰომოცესების სინთსიხეზე.

გაუქების ზღვახი სპეციფიკური სიღედა და შიდილება მცენახითა ქევის მახსათობედად გამოდგეს. იგომიყ წესი, გაუქების ზღვახი იხიღება ფოტოსინთზის ჰომოცესის გააქევიებასთან ქითად. ზემალეი გადაქახებელი დონების უახლოვითი გავლენის შიდეგად გაუქების მიხედობი შიდილება მთაღნიმის მაქსიმუმს, იხი შიდეგ თანდათან მიღედი დაქევიება იწყება. ეს შიდილება დავინახოთ მაღალი განათების (იხ. ნახ. 2.30) და გაჩევილი მინიმალიჩი ნოთიეიხებების კოქსიკური კონცენტრაციების მცენახიზე მოქმედების შემთხვევაში.

მკვირების მიხეი გამოსხეცავს გახედი ფაქტორითა უქიდექს მნიშვნელობებზე

(ქვე- და ზედიზებზე) მცენახის მგძნობელობას. ოპტიმალური უბნის ფაჩგლები ნახშირადგენს სახეობის უკოფიზიოლოგიური მოქნილობის, ცვლად გაჩემო პირობებთან მისი შეგუების საზომს. კემპიხაყუის ცვილებას ფოკოსონთეხი ძალიან დამახასიათებელი ოპტიმალური მუხელით პასუხობს (იხ. ნახ. 2.37). ციქუნება და ფოთლოვან ხავსებში CO₂-ის მთანოქმის ოპტიმალური მუხეი გაჩავუვლად დაჯავ-მნიხებელია თალებს ნყადშემცველობასთან (იხ. ნახ. 2.45).

ფოკოსონთეხი აქციუობის ციმიოიება გაჩემო ფაქოიუბით

ძალიან იმპიათას, ხომ უთეფოვლად ყვლა გაჩემო ფაქოიხი დაებოთად მოქმედებებს CO₂-ის შეთვიუნებაზე; ჩვეულებიჩ, ხომელიმე ფაქოიხის იტენსიუობა ისეთიას, ხომ აფიხებებს ამ პიროცესს. თუ ხელმეშელი გაჩემო პირობების მოქმედება ხანმოკლეა, შეთვიუნებელი ნახშირბადის ხაოვრობა უმნიშვნელოე მცილებება. სხვა საქმეა, თუ გაჩემო პირობები მცენახისათვის სეჩუსელი ხეება - მამინ მათი ზემოქმედებით მცენახეში გაცილებით სეჩიოხელი უახეფოთი ძეხები ვითახება. ფოკოსონთეხის ერობით ციმიოიება შეიძლება განპირობებული იყოს, მაგალითად, ხანმოკლე უწყობით, ცოვ ან, პიროქით, ცხელ ამინდში ნახშირბადის შეთვიუნება უცემა სახელსაყიელი პირობების მოქმედების ხანგძლიუობის პირობიოვლად. თუ პირობები ძალიან მკაცია ან მათი მოქმედება ძალიან ხანგძლიუი, მამინ ასეთი ზემოქმედების შეწყვეტის შემდეგ (თუ ეს საეოთად შესაძლებელი იქნება) ფოკოსონთეხის ჰეაქვიავაციონათვის მცენახეს ელი ელი სეჩიხება. ამ მდგომარეობას სეჩუსის შემდეგმოქმედებას უწოდებენ.

ფოკოსონთეხი აქციუობის ადაქაცია

მცენახის გენეტიკეხად ექისიხებული ქვევა მოიცავს სადამახეო გაჩემოში მომბედახ ცვილებებზე მის უშვალე ჰეაქციას, საამე მცენახის შესაძლებლობებს შეგუობის მისთვის ჩვეულები პირობებს და აჩეოთე სეჩუსს. ხაყ უფოთ ელიას მცენახის ადაქაციის უნახი, მით უფოთ მალაღია ფოკოსონთეხის გამოსავალი და მით უფოთ ხანგძლიუი ელიის განმავლობაში შეუძლია მცენახეს შეინახენოს ის შეცვილ გაჩემო პირობებში. ადაქაცია მცენახეში მიმდინახე პიროცესთა ოპტიმისაციასა და პირობისაციამი მდგომარეობებს; ხოგოიყ ეთი, ისე შემოიე ხოგი შეგუებითი ხასიათის „სამახევეების“ გამომუშავებით მიიღწევა. ამასთანავე შეგუება ფოკოსონთეხი აქციუობის უმაღლეს დონემდე აყვანაში ეი ახ მდგომარეობს, საამე გაჩავუვლ უმპირობისში მოგებასა და ისესე მოხის. ამის მაგალითად შეიძლება დავასახელოთ ჩამეეტი უჩეებების მეტად მგძნობიარე საპასუხეი ჰეაქცია - ეს უჩეებები ისეთნახად ეგუებთან CO₂/H₂O შეფაჩების შეცვლას, ხომ მცენახე „ახე მიმბილობს და ახე წეევილით ავება“.

2.2.5.1 სინათლის გავლენა ფოკოსონთეხზე

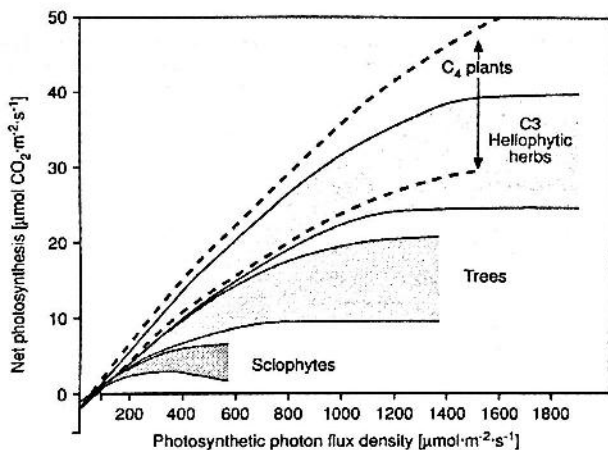
ფოკოსონთეხის სინათლის მუხეი

თუ ფოთლის მთეი მთანოქმელი გამოსხეება ძალიან მციხეა, სუნთქვის პიროცესში გამოყეფილბა CO₂-მა შეიძლება გადააქახობს ფოკოსონთეხის პიროცესში ექისიხებული CO₂-ის ხაოვრობას. ეს გამოხსეება CO₂-ის გამოყეფით. ხოგესაყ ფოკოსონთეხის შედეგად მთანოქმება იმდენი CO₂, საამენიყ გამოყოფა სუნთქვისას და გახეათ ცვლის აქომჩენა ვეი ხეხებება, ამბობენ, ხომ მიღწეულია სინათლის საკომპენსაციო პენქტი.

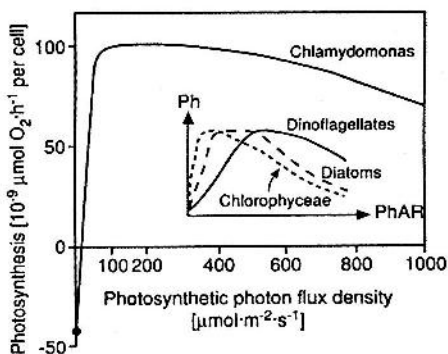
სინათლის საკომპენსაციო პუნქტი I_c ნახშირბადის გამოსხივების იმ მნიშვნელობას, რომელზედაც CO_2 -ის ფოტოსინთეზური შთავსება და მისი გამოყოფა სუნთქვის გზის განმანსწორებელია (ნახ. 2.28). ინტენსიუხად მსუნთქავი მცენარეები საჭიროებენ უფრო მეტ სინათლეს კომპენსაციისათვის, ვიდრე ისინი, რომლებიც ნაელებად ინტენსიუხად სუნთქავენ. ხოლესაც I_c იზრდება, პიკველ ხანებში ადგილი აქვს CO_2 -ის შთავსების ნიჰივ გადიდებას, ხაც მახგი გამოსხივებისა და ფოტოსინთეზის გამოსვლის პიხდაპიხპიხიუელობაზე მიუთითებს. ამ უტაზე სინათლის ხეაქციების სიჩქაე ყველა დანახინის მადიმიტიხებელ ფაქტორად

ცხილი 2.8 ფოტოსინთეზის ფოტოსინთეზის დამოკიდებულება სინათლეზე სხვა ეკოლოგიი ფაქტორების მკომპენსაციის პიხობებში (მიხავი აკომის მიხევეით)

მცენარეთა კლასი	საკომპენსაციო განათებულობა I_c	სინათლით გავეუება I_s
μმლი ფოტონი მ ² წ ⁻¹		
ხმელეთის მცენარეები		
ბალახოვანი მცენარეები		
C ₄ მცენარეები	20 - 50	> 1500
უდაბნოს მცენარეები	-	> 1500
აღლავი C ₃ მცენარეები	20 - 40	1000 - 1500
პელიფიტები	20 - 40	1000 - 1500
გაზაფხულის გოფიტები	10 - 20	300 - 1000
სელიფიტები	5 - 10	100 - 200 (400)
მიქლიანი მცენარეები		
ფიქლიანი ცხის ხეების სინათლის ფოტოები	15 - 25	(400) 600 - 1500
ფიქლიანი ცხის ხეების ჩილიის ფოტოები	5 - 10	200 - 300
ფიქლიანი ცხის ახადგახედა ხეები	2 - 5	50 - 150
ფოტოსინთეზი ფაქტორად მცენარეთა ხეებისა		
და ბუჩქების სინათლის ფოტოები	20 - 50 (100)	600 - > 1000
ფოტოსინთეზი ფაქტორად მცენარეთა ხეებისა		
და ბუჩქების ჩილიის ფოტოები	10 - 15	200 - 500
აღლავი მიხადმწანე ფაქტორად მცენარეთა ხეების სინათლის ფოტოები	10 - 30	600 - 1000
აღლავი მიხადმწანე ფაქტორად მცენარეთა ხეების ჩილიის ფოტოები	2 - 10	100 - 300
წინვოვანი ხეების სინათლის წინვოები	30 - 40	800 - 1100
წინვოვანი ხეების ჩილიის წინვოები	2 - 10	150 - 200
გვიშიები, ხავსები და ლქინები		
შინიანი პიხიკავების გვიშიები	~ 50	400 - 600 (800)
ჩილიანი პიხიკავების გვიშიები	1 - 5	50 - 150
ხავსები	5 - 20	150 - 300
ლქინები	50 - 100	300 - 600
წყლის მცენარეები და წყალმცენარეები		
პლანქტონი წყალმცენარეები	-	200 - 500
სამკალი სილიის ზღვის წყალმცენარეები	5 - 8	200 - 500
ღივი სილიის ზღვის წყალმცენარეები	2	150 - 400
წყალში ჩადიხილი ქიქლოვანი მცენარეები	8 - 20 (30)	(60) 100 - 200 (400)



ნახ. 2.29 სხვადასხვა ფერქონდადები ჯგუფის მცენარეთა ნაყოფოსინთეზის სინათლის მიქცეობი. გამოყველები ჩაყებელია ოპტიმალური ტემპერატურაზე და CO_2 -ის ბუნებრივი კონცენტრაციაზე (მთავალი ავტონის მიხედვით)



ნახ. 2.30 კიბიური ოპტიმის მიქცეობი, ხომლებიც ასახავენ ჰლანქონური წყალმცენარეების ფოტოსინთეზის სინათლის გავლენას. მწვანე წყალმცენარეული (*Chlamydomonas reinhardtii*) ფოტოსინთეზის დათხუნვა იწყება ადრე; დიატომების ფოტოსინთეზის სინათლის ოპტიმის ფაქტორი: დროულად აღებში ფოტოსინთეზის ოპტიმის მიღწევა სინათლის უფრო მაღალ ინტენსივობაზე (Neale, 1987; Ott, 1988)

გვერდინება. ქვანუჯი გამოსხივების გადიდება (Φ_g) განაპირობებს საპასუხო მიჯნის მკვეთი აწევას პირობიუციონის უბანში („ფოტოსინთეზის ეფექტიზმობა“ Φ_i გამოიხატება მთანთქმელი CO₂-ის მოღებით მოსული ფოტონების 1 მოლზე). სინათლის მიჯნის მკვეთი აწევა განაპირობებელია სინათლის ქვანუჯის აჯიგი მთვინისით. ძალიან მაღალ განათებაზე ფოტოსინთეზის გამოსავალი იზიდება უმნიშვნელოდ ან სიჯღებით აი იცვლება. ამ დონეზე ფოტოსინთეზიუი პირობის სინათლით გაკუებულია (I_g). CO₂-ის მთანთქმის სიჩქაიე ამის მკმდეგ უკვე აღახ იზილება ფოტოქიმიუი პირობებით - ის დიმიტიდება ფიქმენტილი პირობებით და CO₂-ის მახაგით. I_c და I_s ასახავს განათების პირობებს მკენახეთა ბუნებოიუ ადგილსამკოტეღმი და დამახსათებელია მკენახეთა განსხვავებული ტიპებისათვის (ცხ. 2.8).

სხვადახვვა ტიპის მკენახეთა სინათლის მიჯების მკეახება (ნახ. 2.29) ცხადყოფს, ხომ C₄ მკენახეუბი ამ მხიიგ ფიქად საინტიუესოა: ასეთი მკენახეუბი (მაგ., ლომი, სიმინდი) ძალიან მაღალი განათების პირობებშიც კი ვუი აღწევენ სინათლით გაკუების მდგომახეობას და მხოლოდ ზომიუი განათების

ცხილი 2.9 მაღალ და დაბალ განათებლობასთან მკეუბულ ფოტონებს შიხის განსხვავება (მაკალი აკუიის მხებეოით) (+ უფიო მაღალი, დიუიი, მკეი; - უფიო დაბალი, სესკი, ნაკლები; X ახ ახის გამობაკელი ახებოით სხვამბა)

მახსათებელი	სინათლის ფოტონი	ჩიღილის ფოტონი
ფოტონის მახსათებელი		
ფოტონის სპეციფიუი ფახოი (ზედაპიხის ფახოიბი/მმხალი ნონა)	-	+
მიდა ზედაპიხის ფახოი (მუზოტილის უჩიებების ზედაპიხის ფახოი/ფოტონის ფახოი)	+	-
მუზოტილის სისქე	+	-
პალსადუი პახიქიშის სისქე	+	-
ბაგეების სიბშიიე	+	-
ქოიოპლასტების ხაოენობა ფოტონის ფახოიზე	+	-
ქოიოპლასტების მახსათებელი		
ქოიოპლასტის ზომბა	-	+
სეხომბა / ცილაკოილის მოკლებბა	+	-
ტილაკოილების ხაოენობა ტანწიე	-	+
ქოიოტილის მემკველობა ქოიოპლასტში	-	+
ქოიოტილი a / ბ	+	-
P700 / ქოიოტილი	X	X
P680 / ქოიოტილი	+	-
CFI / ქოიოტილი	+	-
a აჯიოტინი / b აჯიოტინი	-	+
დუკიანი / ვოილქანაკიანი + ანთიქანაკიანი + ზეაქანაკიანი	-	+
უკუქოიონების ტანსპორტიის ახიი	+	-
ფუნქციუი მახსათებელი		
ფოტოსინთეზის აკეოობბა	+	-
უკუქოიონების ტანსპორტიის სიჩქაიე	+	-
ATP-ის სინთეზის აკეოობბა / ქოიოტილი	+	-
RuBP აჯიოქსილაციის აკეოობბა	+	-
ქვანუჯი გამოსავალი	X	X
აჯიოქსილაციის მახიი მკელება	+	-
ფოტოსინთეზის უნახი	+	-
მიტოქონდიოილი სუნთქვა	+	-

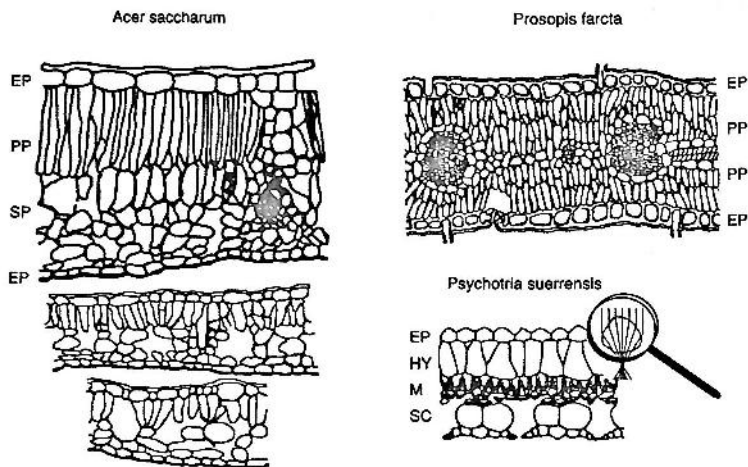
ცხელი 2.10 წიგნისა და სუბსონტისა და ჩივილის ფოთლების დახასიათება (Lichtenthaler et al., 1981; Hoflacher & Bauer, 1982)

დახასიათებელი	Fagus sylvatica			Hedera helix		
	სონტის	ჩივილის	სონტის/ჩივილის	სონტის	ჩივილის	სონტის/ჩივილის
ფოთლის ზედაპირი (სმ ²)	28.8	48.9	0.6			
ფოთლის სისქე (:მ)	185	93	2	409	22	11.85
ფოთლის სპეციფიკი ფართობი (მ ² გ ⁻¹ მთ. წონა)				0.97	2.6	0.37
ბაგუნის სიმჭიდვრი (ხაზგეგმა მმ ² ზე)	214	144	1.5			
ბაგუნის გამაჩინაობა (სმ წმ ⁻¹)				0.65	0.33	2
ქლოროპლასტების ხაზგეგმა ფოთლის ფართობზე (10 ⁹ ს-ბა მმ ⁻²)				5.09	2.45	2.4
ქლოროპლასტების ხაზგეგმა ფოთლის მოცულობაზე (10 ⁹ ს-ბა მმ ⁻³)				1.24	1.11	1.1
ქლოროფილის (a+b) კონცენტრაცია (მგ / ფოთლი)	1.6	1.9	1.2			
ქლოროფილის (a+b) კონცენტრაცია (მგ მმ ⁻²)			8.7	5.5	1.6	
ქლოროფილი a / b	3.9	3.9	1.3	3.3	2.8	1.2
RuBP კარბონიზაციის აქტივობა (μ მოლი CO ₂ მ ⁻² წმ ⁻¹)				398	202	2
ნეკროფოტოსინთეზის ინტენსივობა (μ მოლი CO ₂ მ ⁻² წმ ⁻¹)	3.5	1.3	2.7	22.3	9.4	2.4
სონტის საკომპენსაციო წიგნი (30 მ ²)	2.5	1	2.5			
სონტით გაჯერება (30 მ ²)	85	44	1.9			
სონტით გაჯერება (μ მოლი ფოტონი მ ⁻² წმ ⁻¹)				600	250	2.4
მაქსიმალური სუნთქვა (მგ CO ₂ მ ⁻² წმ ⁻¹)	0.5	0.16	3.1			

პრობლემაში აღნიშნულია C₃ მცენარეებზე ინტენსივობა. სანდალმდეო საპრობლემაში იკავებს მნიშვნელოვან ადგილს სონტის მიმართ მალაქტოდეჰიდროგენოზის ფოტოსინთეზური აქტივობის მქონე მცენარეები - მათი სონტის მხრივ ხდებოდა მნიშვნელოვანი მცირეობა (ნახ. 2.30). ამ უკუფას მთავრობა დაბუჯი ტყის ქვეყნის და წყლის მცენარეები, ახეთვე სხვადასხვა სპრობლემაში მცენარე.

სონტისა და ჩივილი პრობლემაში

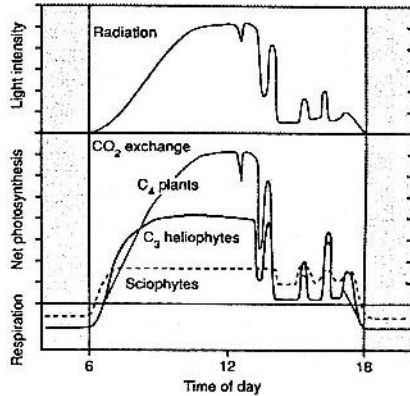
დაჩივილი პრობლემაში შეგუბული მცენარეთა ფოთლები სუნთქვენ ნაჯებინტენსივობა, ვიგი მონა, ნათევი ადგილებში მოზახე მცენარეთა ფოთლები და ამოკომ კომპენსაციის მდგომარეობას ისინი გაცილებით ნაჯები ინტენსივობის სონტებზე აღწვენ. სახით, ჩივილი მოზახე ბალახოვნების და დაბუჯი ტყის I_g დახლოებით 5 მოლი ფოტონი · მ⁻² · წმ⁻¹ უეხის. გახე ამისა, უნდა აღნიშნოს ახეთვე, რომ ჩივილის ფოთლები დაბად განათებას უკეთ იყენებენ, ვიგი სონტის ფოთლები და ძალიან მალე აღწვენ სონტით გაჯერების წიგნს. მთიან მხრივ, ჰელოფილები, ხომლები უკუკონსტრუქციონის სისქების დეი შესაძლებლობით და კარბონიზაციის მალევი აქტივობით ხასიათებენ.



ნახ. 2.31 სინათლისა და ჩივილის ფოთლების ჰისტოლოგიური სტრუქტურა. ომბილიკ სინათლის ფოთლს (ანუ სინათლისაში ორივე მხიდან უსპონიხებული ფოთლი) აქვს ყაჩაღ გამოსაყლი სელი გახსნ მონე ზედა ეპიდემისი (EP), მხავალშიანოშიანი და ეთმანეთთან მქიხიღ მთხილი ნაგბძებულეუხედბიანი მესხისებხი ჰახენქიმა (PP) და ლხებლისებხი ჰახენქიმის (SP) სელი ქლოვილი (ზედა მახყვენა სუხათ). ძლიე დაჩიღელი ჰახენქიმის მყენახეთა ფოთლები გამოიჩვენან თხელი სისქით, მესხისებხი ჰახენქიმის მოყლე უხედბითი და ფაძახ ლხებლისებხი ჰახენქიმაში ყაჩაღ გამოსაყლი უხედმთხისი სიხეყებით (ქვედა მახყვენა სუხათ) (Salisbury & Ross, 1992). ადაჰყაყის სპუიფიუიხი ხახისხი გამოსაყება "ჯღასკიუიხმის ინდექსით": სინათლის ფოთლის სისქე მინეს ჩივილის ფოთლის სისქე და გაყოფილი სინათლის ფოთლის სისქეზე (Carpenter & Smith, 1981). გომიჯელი ნვიმის ყყების საფახქვე მონახეღ და ძლიეჩი ჩივილისაღმი ადაჰყიხებელ მყენახეთა ფოთლებს ჰიჰოღეჩმელი ქლოვილის (HY) ქვეშ განვიტახებული აქვთ მებოფილის თხელი მხე (M) და გიღი უხედმთხისი სიხეყები (SC) (Lee, 1986)

უკეთ მოიხმახენ ინეკლსიხი სინათლებს და მათი ფოტოსინთეზუი გამოსავალიც გაყილებით გიღას (ყხ. 2.9; ყხ. 2.10).

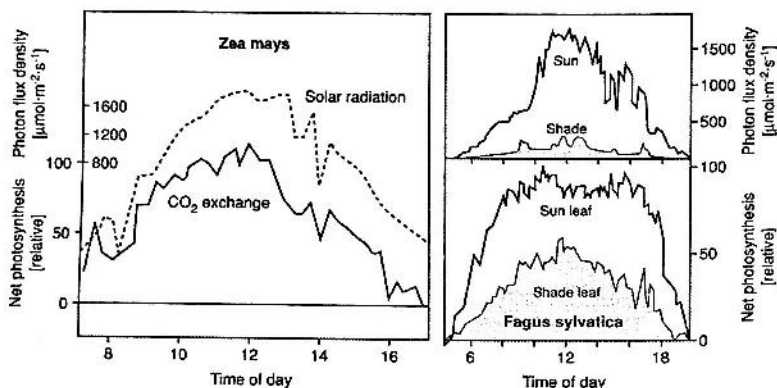
ჰახიყაყის განათების ჰიომბების მიმახით ფენოტიპუი ადაჰყაყის ხმიყილეღება ძიხითადაღ ფოთლების ფოიმიხებისა და მათი შედგამი დიფიენეყაყის ჰიოყესში, ხოყა ყალიღება ის მოიფოლოგიი (ნახ. 2.31), ჰისტოლოგიი (ნახ. 2.31), მიეხოსტრუქტული და ბიოქიმიი (ყხ. 2.9) თავისებუხებანი, ხომღბიყ განაჰიომბებენ დაბად და მალე განათებზე CO₂-ის ცვილს დამახასათებულ ნიშნებს. გენოტიპი განსაზღვრავს ამ ადაჰყაყიუი ჰიოყესების დიმიყიღებას: მაგ., ჰელიოფიებისათვის დამახასათებელი მოიფოლოგიი და ფენეყონალეიხი ნიშანთისებების სხიღ გამომეღაყენება შესაძლებელის მხოლოდ მალეი განათების ჰიომბებში და მხოლოდ სეიოფიყებს აქვთ უნახი განვიტახიღ უკიღეხსად ჩივილის-ამყანი ფოთლები დაბადი განათების ჰიომბებში. თემაყ, სეიოფიყებს შეუძლიათ ნანეიღბიღ შეეგონ სინათლის თანდათანობით მახეღ ინეკლსიჯობას და საყ-მაღ მალე განათებზე შეეახებით ნაელები დანაყახიი ჰქიღდეღ.



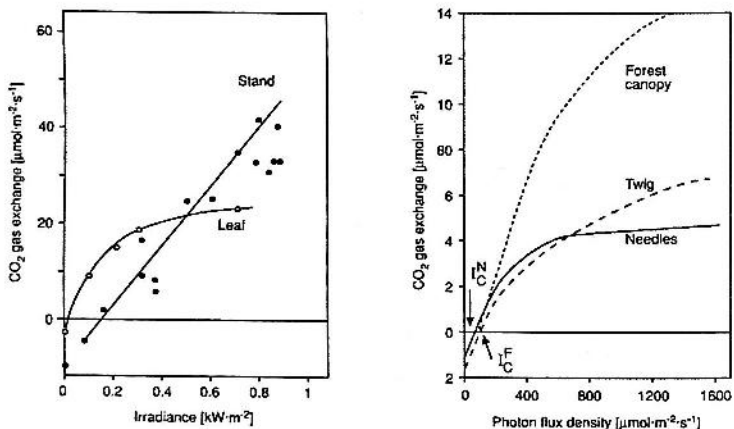
ნახ. 2.32 CO₂-გაზთა ცვლის დამოკიდებულება შუის ხაფიაცისაზე. C₄ მცენარეები ფოტოსინთეზისთვის მაქსიმალურად იყენებენ სინათლეს; მათი ფოტოსინთეზის დროული მიხედვით თითქმის იბრუნება სინათლის მიხედვით ფოტოსინთეზის და, განსხვავებით C₃ მცენარეთა ფოტოსინთეზისაგან, ახ სება სინათლით გავრცობა. C₃ მცენარეები ძლიერ განათებას (გაჯერების ნეკროსის ხვეთი) ახ იყენებენ. სკოლოტები (სინათლის მცირე ხელისუბთან შეგუებული მცენარეები) აფორსიხებენ შუა CO₂-ს ბინდში (ბოლით აფი, ან გვიან საღამოს, აჯიოთვე დღის იმ პერიოდებში, ჰოცა ისინი იჩივლებიან სხვა მცენარეებით, ან თუნდაც შუადღისას ძლიერი ღებლიანობის ეხოს), ვიხე პერიოდებში (სინათლის მოყვარული მცენარეები), თუმცა სკოლოტებს შხთან ამინდში ახ შეუძლიათ პერიოდებში იყენებონ მალალი ინტენსივობის განათება

სინათლის გავლენა ფოტოსინთეზზე ბუნებრივ პირობებში

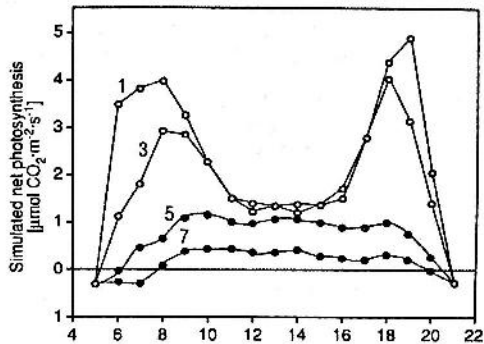
ბუნებრივ პირობებში ნეკრო-ფოტოსინთეზი დაახლოებით წიფვრ დამოკიდებულბაშია განათებულობასთან (გაჯერების პუნქტამდე) თუ გაზთა ცვლა ახ იბლულება ხაიმე სხვა ფაქტორით (მაგ., წყლის მახაგი, ტემპერატურა). C₄ მცენარეთა შემთხვევაში ეს ნიშნავს იმას, ჰიმ შხთან ადგილებში მათ შეუძლიათ მთლიანად გამოიყენონ შუადღის სინათლე (ნახ. 2.32; და 2.33). C₃ მცენარეებში ფოტოსინთეზი გახფამენბი პაქიუდება, სანამ განათება ახ მთაღწევს ჭვ. ღებლებში გამავალი სინათლე უმნიშვნელო მოქმედებს პერიოდებების ფოტოსინთეზის ინტენსივობაზე, უფრო დიდ გავლენას ახდენს აჯიხად გამობაჯერი ფლქტაციები ცვლადი მოლუბლელობის ეხოს. ქვეყის სკოლოტები და ჩიღილის ფოთლები ხე მცენარეთა ვახვების შიგნით განიცდიან გამჭორი ცვლები ინტენსივობის შხის სხივების გავლენას. შხის ათინათი, თუ ის ხამდენიმე წათს გხძელება, ინვებს ფოტოსინთეზის ინტენსივობის პირობებს. შხის სხივების კონით ფოთლის გამჭორიდან ხამდენიმე წათის შემდეგ ფოტოსინთეზის მუხადი ხაჯციები ჩაქითვის პიხვედაე ხაჯციებში ნაქმოქმნილი NADPH₂-ისა და ATP-ს აჯებლებების პირობებში (CO₂-ის პოსტილმინაციუი ექსაქცია) [185]. ამგვარად, ფოთლის მიეი შეიძლება გამოყენებულ იქნეს ძლიერი განათების ძალიან ხანმოკლე ფაზაყ. სმილი ტყის ქვედა იაქსის მცენარებმა, ჰომდენიყ ახათანაბიჩი განათების პირობებში იხელებიან (გამდებებით იცვლება სინათლის სხივი, ჩიღილისა და სინათლის მოხვეობა) შეიძლება ფოტოსინთეზის უფრო



ნახ. 2.33 ნეკო-ფოკოსინთეზის დამოკიდებულება შხის ხდიაციანზე. სიმინდის (C_4) ნეკო-ფოკოსინთეზის ინტენსივობის დღიური ცინამიკა იშუოიებს სინათლის შიქის დღიური ფიქმას. ნიღლის სინათლის ფოთლების ნეკო-ფოკოსინთეზი შიყვება სინათლის დღიური ცვალბადობას შოლოც 1000 $\mu\text{მოლი ფოკონი } \text{მ}^{-2}\text{წ}^{-1}$ -ის შესაბამის განათებამდე (Hesketh & Baker, 1967; Schulze, 1970)



ნახ. 2.34a,b ცალკეული ფოთლისა და შოლიანი მცენარეული საფეხის ფოკოსინთეზის დამოკიდებულება სინათლეზე. a ხოიბლის ფოთლისა და ნათესის ($\text{LAI } 3.2$) ფოკოსინთეზის სინათლეზე დამოკიდებულების შედახება. ნათესის ფოკოსინთეზი განაჩაიშებულია LAI -ზე, ხოლო ფოთლისა - მის ფეხომბზე (Evans, 1973). b ყოველმხივ განათებული ნიწვის, ბილყეჩაღზე განათებული ცოტე-ბისა და ცყის ცენონის ფოკოსინთეზის შედახება. ნიწვის ფოკოსინთეზი განაჩაიშებულია მის ფეხომბზე, ცოტესა - ნიწვების საეხომ ფეხომბზე, ხოლო ცყისა - ნიადგის ზედაპირის ფეხომბზე. I_C^N = ნიწვების ფოკოსინთეზის სინათლით გაეეხება; I_C^F = ცყის ფოკოსინთეზის სინათლით გაეეხება (Jarvis & Leverenz, 1983).



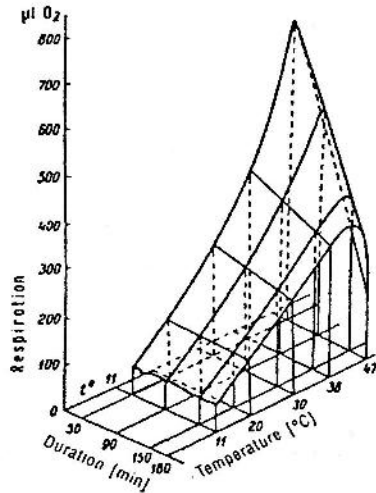
ნახ. 2.35 ზაფხულის მშჩად ჰეიოლში CO₂-გაზით ცვლა *Quercus coccifera*-ს ვაჭში ვეტიკალური გრადიენტის მიხედვით. 1 სინათლის ფოთლები ვაჭის ზედა ნაწილში; 3 ვაჭის ზედა ნაწილის მესამე შიხის სინათლის ფოთლები; 5 ჩიღლის ფოთლები ვაჭის შიდა ნაწილში; 7 ჩიღლის ფოთლები ვაჭის ქვედა ნაწილში, რომლის ზევითაც LAI 3.5-ის ცოცხა (Tenhunen et al., 1989). ფოტოსინთეზის დამოკიდებულება ფოთლის ინტენსივობაზე იხ. Kuroiwa (1969)

მაღალ გამოსავალს მიაღწიონ, ვიდრე მოსალოდნელია იმავე ხაოგნობის სინათლის გამოყენებით თანაბარი განათებისას.

ფოტოსინთეზის სინათლის ჩაქცევილი მცენარეთა თანახაზოგადობებში

ყაღყუდ ფოთოლზე დაქვივებამ შეიძლება მიგვიყვანოს დასჯენამდე, რომ თითქოს შიხან ღრეს სინათლის სიჭაბბუა. მაგჩამ ეს ასე ახ ახის. ღრეს განმადვ-
 ლობაში ყაღყუდ ფოთლამდე სინათლე სულ სხვადასხვა კუთხით აღწევს - ასე რომ, ფოთლები იშვიათად ახიან მთლიანად განათებული. გაჩედა ამისა, ფოთლები ჩიღ-
 დავუნ ეთმანეთს. ეს ქმნის განათების ცვლად ჰიომბებს, ხაც მცენარეს შესად-
 ლებლობას აძლევს გამოიყენოს განათების ყველაზე მაღალი ბუნებრივი ინტენ-
 სივობა (ნახ. 2.34).

ყვის ცენოზის სხვადასხვა იახესის ფოთლები განსხვავდება ფოტოსინთეზის საეხით გამოსავლით. ძიხითადაე სწომიმგომფოთლებიან ბადახოვანთა თან-
 საზოგადოებაში ფოტოსინთეზი განსაკუთხებით ინტენსიუიხა შუა ზონაში, სადაც შთაინთქმება აქამდე მოღწეული სინათლის ვიდრესი ნაწილი. ყვეებში, აგხათვე ხეთა ხშირ, უხეფოთლიან ვაჩებში ცენტიდან დაშოხებულ თხელ ფენებში ფოტო-
 სინთეზის სინათლით გაუჩება მხლოდ ძალიან იშვიათად თუ მიიღწევა. ვაჩის შიგნით და ცოტების ყველაზე მაღალი იახესის ქვეშ (სადაც გაბნეული, დიფუზიი განმოსხივება უფიო აღწევს, ვიდრე შხის ჰიდაპიიი სხივები) ფოტოსინთეზიი გამოსავალი მციხდება სინათლის ინტენსივობის თანდათანობითი შემციხების ჰიომპიცილად. ვაჩის შიგნითა ჩიღლის ამტანი ფოთლები თამაშობუნ მნიშ-
 ნელოვან ხოლს მცენარისათვის ამ ახახახიბიურ სიტუაციის დაძლევაში, ხაგან ისინი გაყილებით უკეთ, ვიდრე ახადპტიხებული ფოთლები, მოიხმაჩუნ სუსტ სინათლეს. ეს ახის ფოტოპრომოსტატიუი უფუტი, რომელსაც აქვს ბუფუილი მნი-
 შველობა სინათლის ინტენსივობაში ახსებელი დიდი ყონტახსტების შეიბილების



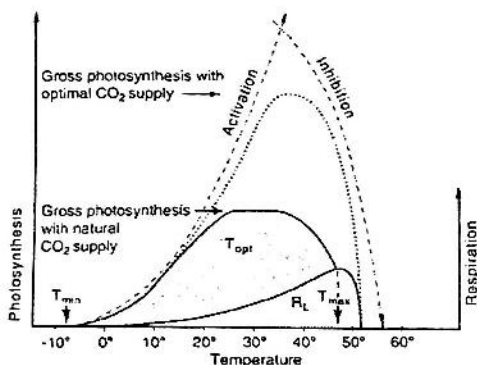
ნახ. 2.36 *Pedophyllum peltatum*-ის ფოთლების მიტოქონდრიული სუნთქვა (სინთეზის სუნთქვა) ტემპერატურის ზედასთან და ტემპერატურის გავლენის ხანგრძლივობასთან გავლენით (Semikhatova, 1974)

ვაციის ენჯიგია დიფოა და ამიტომ Q_{10} -ის მაღალია. 25-30°C-ზე უფრო მაღალ ტემპერატურებზე სუნთქვის ტემპერატურული კოეფიციენტი მცენახეთა უმჯავესობაში ეცემა 1.5-მდე და უფრო დაბლა. კიდევ უფრო მაღალ ტემპერატურაზე ბიოქიმიური რეაქციები მიმდინარეობს ისე სწრაფად, რომ ველის ხეობებში ჰომოციტის უხევე-ველეოფა სუბსტრატითა და მეტაბოლიტებით და სუნთქვის ინტენსივობა მცირდება (ნახ. 2.36). ტემპერატურები 50-60°C შიხის აზიანებს ფიზიკურებას და ფუნქციონირებად მნიშვნელოვან შემხანედ სტრუქტურებს, ხასაც სუნთქვის შეწყვეტა მოსდევს.

ტემპერატურის გავლენა ფოტოსინთეზზე

ფოტოსინთეზზე ტემპერატურის გავლენა, ძირითადად, განვიხილბებელია ენჯიგონის ტრანსპორტსა და მეოხვედ ჰომოციტებზე მისი მოქმედებით. დაბად, სუბსტრატული ტემპერატურებზე ნახშირბადის ფიქსაციისა და აღდგენის სიჩქარე იხედება ტემპერატურის მატებასთან ერთად მკტიმარული მნიშვნელობის მიღწევამდე. მკტიმარული ტემპერატურის ზევით CO_2/O_2 შეფახდება მცირდება; ეს გამოხასტება ფიზიკურ ხიბურლობითფოსფატ კახიბონიდან/ოქსიგენაზის მკტიმარულირებად რეაქციონის დაეყვამი. ძალიან მაღალი ტემპერატურები ამიხებენ ნახშირბადის მეტაბოლიზმსა და ნოვოიხებათს ტრანსპორტში მონანილე სხვადასხვა რეაქციებს შიხის ერთიერთავშიხს. ამისა და შემხანებთან დაკავშირებული ფოტოსინთეზის ჰომოციტების ინვიბიციების შედეგია ფოტოსინთეზის სწრაფი შეწყვეტა.

ძალიან მაღალ ტემპერატურებზე CO_2 -ის მითანქება მთლიანად წყდება; თუ მცენახის ამის შემდეგ დაეგება ხელსაყერი პირობები და თუ მას ახ მიუღია სტრუქ-



ნახ. 2.37 C_3 მცენახეებში ფოტოსინთეზისა და სუნთქვის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე. განსხვავება ბუნებრივ ფოტოსინთეზსა და სინათლეზე სუნთქვას შორის ახის ნეტო-ფოტოსინთეზი (გაფართობის დამკვიდრებელი ნაწილი). სიცხისგან ბუნებრივ ფოტოსინთეზის დაქვეითებას ემთხვევა სინათლეზე სუნთქვის შემცირება. T_{opt} = ნეტო-ფოტოსინთეზისთვის ტემპერატურის ოპტიმუმი; T_{min} = ტემპერატურის დაბალი მინიმუმი (სიცხის მინიმუმი; სიცხის ღირბიტი); T_{max} = ტემპერატურის დაბალი მინიმუმი (სიცხის მინიმუმი; სიცხის ღირბიტი)

ტუჩელი დაზიანება, ფოტოსინთეზური ფუნქცია ნელ-ნელა აღდგება.

ტემპერატურის გავლენა ნეტო-ფოტოსინთეზზე შეიძლება განისაზღვროს სამი პარამეტრით, ესენია: ფოტოსინთეზის სიცივის ზღვარი (ანუ ნეტო-ფოტოსინთეზის ტემპერატურული მინიმუმი), ტემპერატურული ოპტიმუმი და სითბური ზღვარი (ანუ ნეტო-ფოტოსინთეზის ტემპერატურული მაქსიმუმი; ნახ. 2.37).

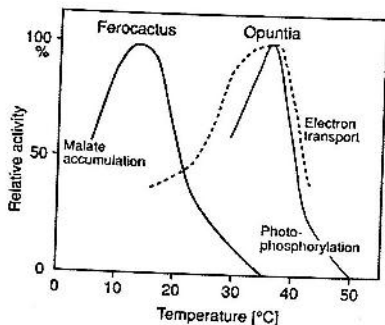
ოპტიმალური ტემპერატურათა უბანი. ტემპერატურული მიხედის ის უბანი, სადაც ნეტო-ფოტოსინთეზის ინტენსივობა მაქსიმალური 90%-ს აჭარბებს, მიჩნეულია ოპტიმალური უბანად. ბუნებრივ პირობებში C_3 მცენახეებში ნეტო-ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ოპტიმუმი უფრო დაბალია, ვიდრე პოტენციური ფოტოსინთეზური აქტივობის ოპტიმუმი (CO_2 -ით გაჯერების პირობებში), ხადგან მაღალ ტემპერატურაზე იზრდება ფოტოსუნთქვისა და მიტოქონდრიული სუნთქვის (ახამწვანე ქსოვილებში) ინტენსივობები, ხაც ამცირებს ფოტოსინთეზის გამოსავალს. ტემპერატურული ოპტიმუმი მცენახეთა სპეციფიკური მახასიათებელია, თუმცა ის შეიძლება შეიცვალოს გახეიმ ფაქტორთა ზეგავლენით, მაგ., სინათლის დაბალ ინტენსივობებზე ოპტიმალური ტემპერატურათა უბანი უფრო დაბალია და ის დაბალია ტემპერატურის შემცირების მიმართებით. ასეთ, ასე ვთქვათ, „გაბრუნებულ“ ოპტიმუმს გახვეული უპირატესობა გააჩნია - ტემპერატურული ფლუქტუაციები საკმაოდ დაბალი საზღვრებში ინვეს ფოტოსინთეზის ინტენსივობის მხოლოდ უმნიშვნელო ცვლილებებს.

ნეტო-ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ოპტიმუმი C_3 მცენახეთა უმრავლესობაში $15-30^{\circ}C$ შორის მუყუობს (ყხბ. 2.11). ყველაზე დაბალი ოპტიმუმი გააჩნია ცივი ხეობების ღიქრებს (აჩქიყასა და განსაკუთრებით ანტარქტიკაში). ტემპერატურები 10° და $20^{\circ}C$ შორის ოპტიმალური სციოფიკების და იმ მცენახეებისათ-

ცხილი 2.11 ნეკო-ფოკოსინთეზის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე CO₂-ისა და სინათლით გაჯეხვის პირობებში (მთავარი ავტოხის მიხედვით)

მცენაჩეთა ჯგუფი	ტემპერატურის ქვედა ზღვარი (°C)	ტემპერატურის ოპტიმუმი (°C)	ტემპერატურის ზედა ზღვარი (°C)
ბალახოვანი მცენაჩეები			
ცხელი ჰაბიტატების C ₄ მცენაჩეები	+5 - 10	30 - 40 (50)	50 - 60
ჯუნკური C ₃ მცენაჩეები	-2 - 0	20 - 30 (40)	40 - 50
ჰელიოფილები	-2 - 0	20 - 30	40 - 50
სკიოფილები	-2 - 0	10 - 20	40
უდაბნოს მცენაჩეები	-5 - 5	20 - 35 (45)	45 - 50 (60)
CAM მცენაჩეები დღით	-2 - 0	(20) 30 - 40	45 - 50
CAM მცენაჩეები ღამით	-2 - 0	10 - 15 (23)	25 - 30
გაზაფხულის გეოფილები და ეთიოპიელები	-5 - -2	10 - 20	30 - 40
მალაქთის მცენაჩეები	-6 - -2	15 - 25	38 - 42
წყლის კომპოფილები	~ 0	(15)20 - 30 (35)	45 - 52
მეჩენიანი მცენაჩეები			
ეპიფიტი და სუბეპიფიტი			
მსხადმწვანე ფაქტორფორმირებული ხეები	0 - 5	25 - 30	45 - 50
მანგის მცენაჩეობა	0 - 5	25 - 30	~ 40
მშხალი ხეგომრების სუბეპიფიტი მცენაჩეები	-5 - -1	20 - 35	42 - 45
ზომიერი სახეების ფორმირებული ხეები	-3 - -1	20 - 25	40 - 45
მსხადმწვანე ნიწოვანი ხეები	-5 - -3	10 - 25	35 - 42
ტუნდრის ვუვა ბუჩქები	~ -3	15 - 25	40 - 45
ხავსები			
ახიკოცისა და სუბახიკოცის ზონის ზომიერი სახეების	~ -8 ~ -5	5 - 12 10 - 20	~ 30 30 - 40
ლიქენები			
ცივი ხეგომრების უდაბნოების ეპიფიტი	-10 - -15 ~ -10 -2 - 0	8 - 15 (20) 18 - 20 ~ 20	25 - 30 38 - 45 25 - 35
წყალმცენაჩეები			
თოვლისპირა თეიშოფილები	~ -5 20 - 30	0 - 10 45 - 55	30 65

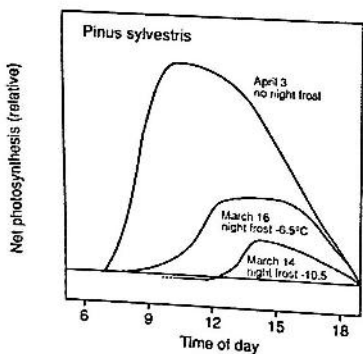
ვის, რომლებიც ყვავიან ანუ გაზაფხულზე (იხილეთაც ჰაბიტატის ტემპერატურა დაბალია). მეოქვს მსხვი, მზიანი ადგილების ბალახოვნები, ავითვე თბილი ჰაბიტატის ხე მცენაჩეები მაქსიმალური ფოტოსინთეზის გამოსავალს იძლევიან 25-30°C-ზე, ხოლო უდაბნოს ბუჩქები - 40°C-სა და უფრო მაღალ ტემპერატურაზე. მთავარი C₄ მცენაჩე კი ინტენსივად ასინთეზიებს მაღალ ტემპერატურებზე. ამდენად, C₄ სინთეზი უხევედ ეყოფს ცხელი ადგილსამყოფელის ათვისების ბიოქიმიური ბაზისს. თუმცა ასეობის ნეკო-ფოკოსინთეზის დაბალი ტემპერატურული ოპტიმუმის მქონე C₄ მცენაჩეები (მაგ., *Spartina*-სა და *Atriplex*-ის სახეობები), რომლებიც ცივი ხეგომრებში სახლობენ. CAM მცენაჩეებში ტემპერატურული ოპტიმუმი მაღალია სინათლის სტაბილური განმავლობაში, მაშინ იხილეთაც CO₂-ის სინთეზის ფიქსაცია ხშირად



ნახ. 2.38 *Ferocactus acanthodes*-ში მალატის აკუმულირების დამოკიდებულება ტემპერატურაზე და ფოტოსინთეზი *Opuntia polyacantha*-ს იზოლირებულ ქლოროპლასტებში (Nobel, 1977; Gerwick et al., 1977)

ბა ლამის დაბად ტემპერატურებზე (ნახ. 2.38).

ნეკო-ფოტოსინთეზის ტემპერატურული მიწიერი. ცხოველურ მცენარეთა ფოთლებში ფოტოსინთეზი წყდება დაბად დადებით ტემპერატურებზე, ძირითადად, მათი ტიდაყოფების სიცივისადმი მაღალი მტკიცობის გამო (იხ. თავი 6.2.2.3). ზომიერი სახეების მცენარეები CO₂-ის ასიმილაციას განაგრძობენ 0°C-ზე უფრო დაბად ტემპერატურაზე, მაგამ ხოლოც კი ქსოვილებში ნახიოქმნება ყინული, ფოტოსინთეზი წყდება. გაზაფხულის გუფიკებსა და მაღადმთის მცენარებში ეს ხდება დახლოებით -50°C-ზე, მაგამწვანე მცენარეთა ფოთლებსა და წიწვებში -30°C-დან -50°C-მდე ფაგლებში. ქსოვილებში ყინულის გადნობის შემდეგ ფოტოსინთეზის ჰოცესის განახლება ნელა მიდინაჩუობს; ასიმილაციის გაყინვისშემდგომი ექვხესია დამოკიდებულია გაყინვის ხანგრძლივობასა და ხაჩისხზე. ჩაც უფრო დაბადია ლამის ტემპერატურები, მით უფრო ხანგრძლივია შემდეგ დღეს CO₂-ის ასიმილაციის განხოყერებისათვის საჭირო გომ და მით უფრო დაბადია მას-



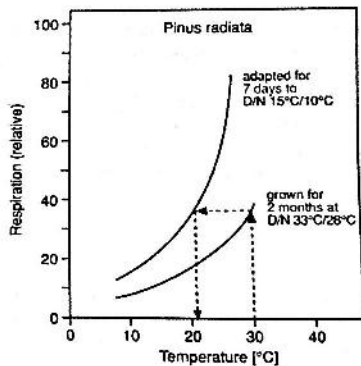
ნახ. 2.39 ჩამდენიმე დღიანი ლამის ყინვების შემდგომქმნდება ფიჭვის ფოტოსინთეზის დინამიკაზე (Polster & Fuchs, 1963). ქეჩილვან მცენარეთაგან განსვავებით, ჰოდაჩილი ხეგორების ლექნებს ფოტოსინთეზის უნაჩი შესწევით მინეს 10°C-ზე და უფრო დაბად ტემპერატურებზეც. ამიკომ ისინი აქეჩუაფ შეთვისებენ CO₂-ს ხამთისს ჰოხოებშიც კი (Kappen, 1993)

მალეი მარვენებები (ნახ. 2.39). მცენახუზე ხამენიზე ღამის განმავლობაში ყინვის ზემოქმედებით ჰომოგენულად მცირდება CO₂-ის ფოქსაციონსათვის გამოყენებელი დღის სინათლის ხანგრძლივობა.

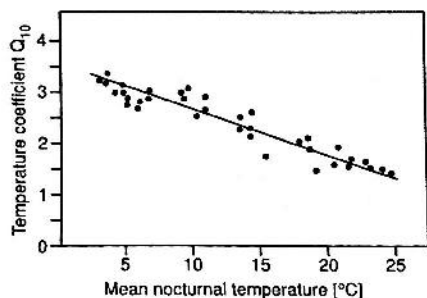
ნეტო-ფოტოსინთეზის ზედა ტემპიხატეული ზღვაი. მაღად ტემპიხატეუბზე, ჰიხვედ ჰიგში, ინჰიბიხეება ფოტოსინთეზის ჰიხველადი ჰიოყსები (იხ. ცხ. 6.4). ნეტო-ფოტოსინთეზის ტემპიხატეული მაქსიმუმი შეიძლება განვიხილოთ ხომოყ CO₂-ის ცვლის საკომპენსაციო ჰუნქტი (სითბუი საკომპენსაციო ჰუნქტი); ხაყ უფიო მალადია ფოტოსინთეზის სითბომეხიდნობელობა და ხაყ უფიო სნხაფია სუნთქვის სითბო-ინდუციხებელი ცვლილებები, მით უფიო სნხაფად აღწევს მცენახუ საკომპენსაციო ჰუნქს.

ასიმილაცია რეუდ (ჰაბიტაციონის დამახასიათებელი) ტემპიხატეუბზე. ფოტოსინთეზისა და სუნთქვის სიჩაქეუბი ადაჰტიხეუბია მოყმელი დიონსათვის რეუელი ტემპიხატეუბის მიმახით. მოდუდაციუი ტემპიხატეული ადაჰციო ბოხციოდება ხამენიზე დღის, ზოგჯეი ყი ხამენიზე საათის განმავლობაში. ამ ჰიოყსის შესაძლო მექანიზმებია: ცვლილებები სეზსეხატის ყონცენსეხატეობში - მჰეხეზის აყემუდაცია, ხომოყ სიციუეზე საჰასუბო ხეაქცია; გაჩეუელი დეხიმენტების გახეაქმნა იზოფეხიმენტებად, ხომელთაყ იგოვე მოქმედება, მაგამი განსხვავებული ტემპიხატეული ოპტიმუმი აქვთ; ბიომემახანების ქიმიუი და სეხექეული ცვლილებები.

სუნთქვითი აქციობა იჩეება სიცივისადმი ადაჰციონსა და ჯრებლობს სითბოს მიმახით ადაჰციონს ჰიოყსში: სხვაგვახად ხომ ვოქვათ, ბიოქიმიუი ხეგედაცია ენიდადმეგება ხეაქციონ სიჩაქის განსაზღვიის ფიზიოქე-ქიმიუი ტენდენციას. ამას შედეგად მოჰყვება დაბად ტემპიხატეუბზე ენეიგონს უყეთ მომახეება, მაშინ, ხომესაყ მაღად ტემპიხატეუბზე სუნთქვის სიჩაქის თანდათანობით მატება მეტაბოლიტების უფიო ეყონომიუიად მომახეზის საშეაღებას იძლევა. იდეალეი შემთხვევაში მეტაბოლიზმი იმდენად სეხეყმფილად ახის მოწესიგებელი, ხომ სუნთქვის ინტენსივობა შეინახეუნება ეთისა და იმავე დონეზე ტემპიხატეუბის შედეხებით ფაქთო ფაჩელებში (თეხიმომომეოსტაზი). ეს ნაჩვენებია ნახ. 2.40-ზე. სნხაფი მოდუდაციუი ადაჰციო დიხითადად მნიშვნელოვანია მცენახუ



ნახ. 2.40 ფიქვის აღმონაცენების სუნთქვის ინტენსივობა მათი ჰაბიტაციონის დამახასიათებელი ტემპიხატეუბზე (Rook, 1969)



ნახ. 2.41 *Chamaecyparis obtusa*-ში სუნთქვის ტემპჩატუის ყოველიყუნის Q_{10} -ის დაქვეითება წლის განმავლობაში ლამის ტემპჩატუის შემცირებასთან ერთად (Hagihara & Hozumi, 1991)

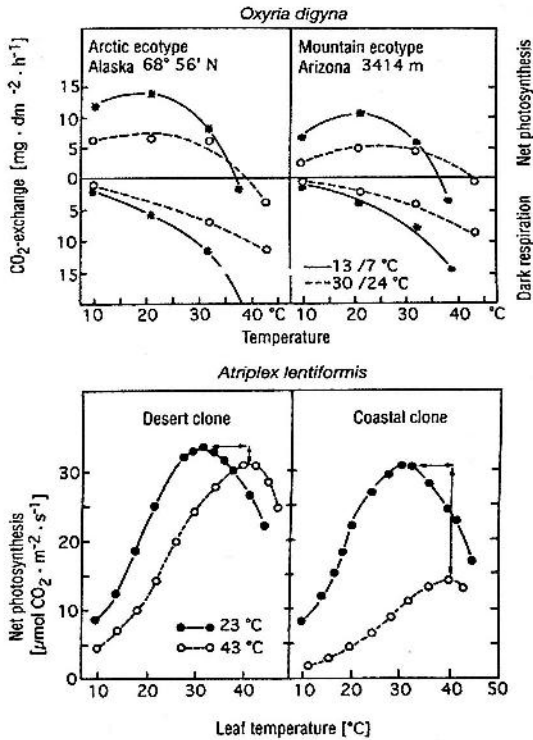
ებისათვის, ხომღებოც იხედებინან ტემპჩატუის დღი და უცახი ცვლებადობის ადგობებში.

სუნთქვითი აქტივობა იცვლება აგეთვე წლის სხვადასხვა დროისათვის დამახასიათებელი ტემპჩატუეული პირობების ცვლებადობის შესაბამისად (ნახ. 2.41). მახადმწვანე მცენახეებს, ხომღებოც ზამთარშიც განაგდობენ ასობილაცას, ისეთებს, ხომღოც ხმელთაშვალეთის სტეპოფილები (უხემფოთლიანი მცენახეები) ან თბილი ჰგიონების ფაითოფოთლიანი მახადმწვანე მცენახეები, სუნთქვითი აქტივობა მაღალი აქვთ წლის ცოც სუზონებშიც. ამის გამო სუნთქვის ინტენსივობა გაჩვეულ ფაილებში მედოვი იჩება მთელი წლის განმავლობაში.

სუნთქვითი აქტივობა ადაპტირებულია სახეობის გავიყვლების ჰგიონის საშვალ ტემპჩატუების მიმართ. ამას ნათლად ადასტუებს ის ფაქტი, ხომ ტომოკეულ მცენახეებში სუნთქვა ბეჩად სუსტია, ვიდე ზომიერი ზონის და განსაკუთრებით აქტივის ან მაღალი მთის მცენახეებში [128, 239]. ტომოკების, სუბტომოკებისა და ხმელთაშვალეთისპიეთის მახადმწვანე ხე-მცენახეთა ფოთლების სუნთქვის ინტენსივობა 20°C -ზე მეყეობს $0,1-0,2$ $\mu\text{მოლი } \cdot \text{მ}^{-2} \cdot \text{წმ}^{-1}$, მახადმწვანეთა ნიწებში - $0,4-0,5$ $\mu\text{მოლი } \cdot \text{მ}^{-2} \cdot \text{წმ}^{-1}$, აქტივის უჯვ ბუჩქების ფოთლებში - $0,6-1,5$ $\mu\text{მოლი } \cdot \text{მ}^{-2} \cdot \text{წმ}^{-1}$ მოხის, თუ ამ მცენახეთა სუნთქვის ინტენსივობას შევეფაედებთ ზღის პირობის საშვალ ტემპჩატუისა, დავინახავთ, ხომ ნებისმიერი ჰადი-ტაისთვის სუნთქვის ინტენსივობა იცვლება მხოლოდ $0,25-0,4$ $\mu\text{მოლი } \cdot \text{მ}^{-2} \cdot \text{წმ}^{-1}$ ფაილებში [132]. ეს სამართლიანია ბალახოვანი მცენახებისათვისაც, აგეთვე ბახისა და მთის მცენახეთა შეფაების შემთხვევაშიც.

ნეკოფოტოსინთეზის ოპტიმალური ტემპჩატუისათა უბანი და ტემპჩატუეული ზღვიები განიცდის მოდელაციური ცვლილებას ჰადიტაის ტემპჩატუეული პირობებისადმი მცენახის ადობიტიზაციის შედეგად. ევოლუციური ადაპტაცია ხშირად გამოხატულია აღმატებული მხადფენით ასეთი მოდელაციური ცვლილებების მიმართ. *Oxyria digyna*-ს მთის ევოლუტივი სობოს ზემოქმედებაზე ჰეგოჩებენ CO_2 -ის მთანთქმის ტემპჩატუეული ოპტიუმისა და ზედა ზღვიის უფო ინტენსიური გადობით, ვიდე აქტივიური და პიოქით, სიცივის ზემოქმედებისას აქტივიური ევოლუტივი დაბლ ტემპჩატუებზე ფოტოსინთეზი იხედება უფო სწაფად და უფა

ტყიად, ვიცი მთისა (ნახ. 2.41). ყიღვ ქოთი მაგალითი: ცხელი უდაბნოდან და ცივი სანაპირო ზონიდან აღებული მაჩადმწვანე ბუჩქის *Atriplex lentiformis*-ის ეკონომი განსხვავებუიან ფოტოსინთეზის ტემპიხატუიელი მიხედიტ მხოლოდ მაღად ტემპიხატუიებზე ზიღის შემთხვევაში. სიცხისამტანი უდაბნოს ეკონომი ამ შემთხვევაში ამეღავნებენ მაღად ფოტოსინთეზი აქტივობას, მაშინ ხმდესაც სანაპირო ზონის ეკონომი მაღადი ტემპიხატუიის დამაზიანებელი მოქმედების შედეგად ფოტოსინთეზს მვეთიხად ამციხებენ. ეკოლოგიამა დიფერენციაციამ შეიძლება გამოიწვიოს ცვილებები ნეკო-ფოტოსინტეზის ოპტიმალუი და მაღიმციხებულ ტემპიხატუიებში; შესადლებლია ეს დავამიხიებელია გახემოს ტემპიხატუიებთან.



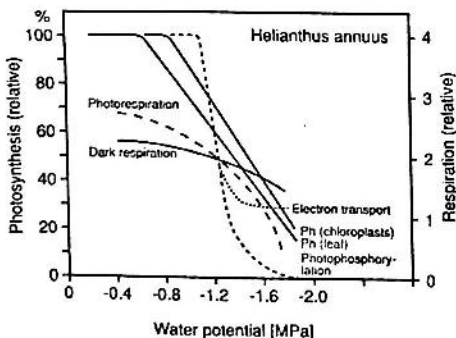
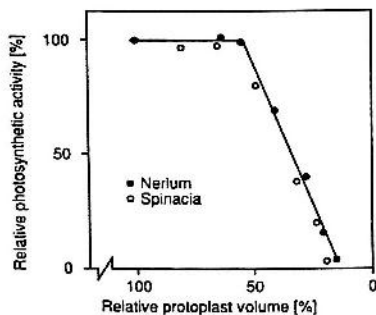
ნახ. 2.42 ნეკო-ფოტოსინთეზისა და ლამის სუნთქვის (მიტოქონდრიული სუნთქვის) დამოკიდებულება ტემპიხატუიებაზე *Oxyria digyna*-ს აჩიკიულ და მაღადმთის ეკოლოგებში, ხმდელიც იწიხება დაბადი (დღე/ღამე: 13/7°C) და მაღადი (დღე/ღამე: 30/24°C) ტემპიხატუიების პიხობებში (Billings et al., 1971) (ზედა ნახაზი). ცხელი უდაბნოსა (დღის საშუადლო ტემპიხატუი 43°C) და გიილ სანაპირო ზონში (დღის საშუადლო ტემპიხატუი 23°C) მოზაღი *Atriplex lentiformis* (C₃) ნეკო-ფოტოსინთეზის დამოკიდებულება ტემპიხატუიებაზე (ვედა ნახაზი) (Osmond et al., 1980)

2.2.5.3. CO₂-ის სვია და წყლით მომახაზება

წყალი, ნახშიროჟანგის მსგავსად, ფოტოსინთეზის აუცილებელ სუბსტრატს წარმოადგენს. თუმცა ის ვეჩ ხდება ფოტოსინტეზის მაღიმოტივებელ ფაქტორად, ზადგან ჰიოტოპლასმის მალალი ჰიდრატაციის შესანახიერებლად საჭიოხა წყლის დიდი ხაოდენობა. წყლის ნაელებობით გამოწვეული უჯრედთა მოსელობისა და მათი ტუჩგოიის შემციხებას თან სდევს ფოტოსინთეზუი აქტივობის დაცემა (ნახ. 2.43). ჯანგვითი ჰიოცესები ამ თვალსაზრისით ნაელებმგჩნობიხეა, ვიდე ფოტოსინთეზი, და ამის გამო ფოტოიესპიხაცია და მიტოქონდრიული სენთეზითი ჰიოცესების ინტენსივობა ეცემა მხოლოდ მაშინ, ხოდესაც უჯრედთა დეჰიდრატაცია საემაოდ ელით. აქედან გამომდინახე, წყლის ნაელებობა გამოვიინდება CO₂-ის ფიესაციის ფოტოსენთეჯასთან შეფახდების თანდათანობით შემციხებაში.

ქუჩქლოვან მტენახეებში წყლის დეფიციტის შედეგია უპიოველს ყოვიისა ბაგეების ხეხელის შევიწხოვება და CO₂-ის სვიის დაქვეითება. ბაგეების დახე-

ნახ. 2.43 ფოთიის სეგმენტის ნეო-ფოტოსინთეზის ინტენსივობის დაქვეითება წყლის ახგვასთან დაკავშირებით. ფოტოსინთეზის ელება მნიშვნელოვანია წყლის 50%-იანი ახგვის შემდეგ (Kaiser, 1982)



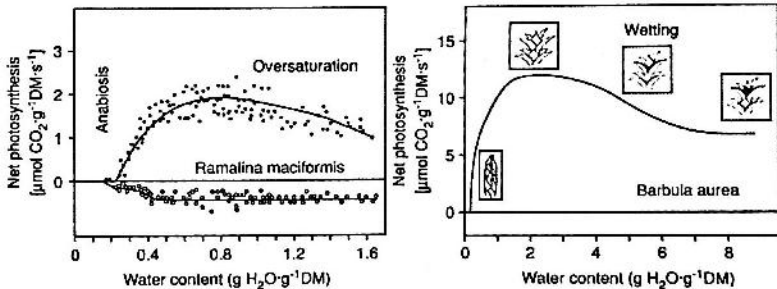
ნახ. 2.44 წყლის დეფიციტის გავლენა მტენაშინიხას ფოთიისა და ქლიოპლასტების ნეო-ფოტოსინთეზზე, ელექტრონების ტრანსპორტზე, ფოტოფოსფორილირების ჰიოცესებზე, მიტოქონდრიული და ფოტოსენთეზის ინტენსივობებზე (Boyer & Bowen, 1970; Keck & Boyer, 1974; Ortiz-Lopez et al., 1991)

ვა შეიძლება გამოიწვიოს ჰაერის დაბადმა ტენიანობამაც, მითუმეტეს, თუ მას თან ახლავს წინადაგის ტენიანობის შემცირებაც. ფოტოლუმინაციის დაბალი პოტენციალი მაშინვე იწვევს ფოტოსინთეზის ინჰიბიციას (ნახ. 2.44), ძირითადად კი უკონსის ტენიანობის და ფოსფორილირებაზე მოქმედების გამო. ხოლოც წესი, აქ მოქმედებს ორი მექანიზმი: მალატიზაციის დაბადების შემდეგ მცენარეებში (მზავალი ხე მცენარე) CO₂-ის მთავარი მცირდება დაბადების ხეჯლის შევიწროების შედეგად, ბევრ დაბადობასა და ქსეოლოგიკ სახეობებში კი ეს პირობები გამოწვეულია მეტაბოლიკი ინჰიბიციით.

პოლილოგიკი მცენარეების ჰიგიენის სახისი და CO₂-ის ცვლა

პოლილოგიკი მცენარეებში, ხოლოცა წყალმცენარეები, ოქრები და ხავსები, პოლილოგიკის ჰიგიენის სახისი გახმოს ტენიანობის შესაბამისა (იხ. თავი 4.1). ეს მცენარეები სხვადასხვადას წყალ, ხოლოც კი ამის შესაძლებლობა მიუცემთ და ასევე ჩახა ახითებენ მას. ამოკომ მათი წყალმცენარეობა ცვლებადობს ამინდის შესაბამისად ხანმოკლე პირობებში და ჰაერში წყლის ოქრის შემცველობასთან წინასწარში იმყოფება.

პოლილოგიკი სახეობების ფოტოსინთეზის დამოკიდებულებას წყალმცენარეობასთან გამოსახვენ ე.წ. ოქრების მხელით. ქსოვილებში CO₂-ის შეღწევისადმი ოქრ ეფუხი წინააღმდეგობა, ხომელსაც უხვევთ მალე წყალმცენარეობის შემდეგ ოქრებსა და ხავსებში, კლინება წყალ-ფოტოსინთეზის დათხევნაში (ნახ. 2.45). ამასთანავე, მცენარის გამომშობის დაწყებისთანავე მასში თანდათან მცირდება ხოლოც სუნთქვის, ასევე ფოტოსინთეზის ინტენსივობები. სახეობები განსხვავებობან ჰაერის ფხობითი ტენიანობის მარეზებებით (RH), ხომელსაც წყალ CO₂-ის შეღწევა: ხვევთის წყალმცენარეობისთვის მალინიციებელია 70-90% RH, ოქრებისთვის - 80-96% RH, ხავსებისათვის ის, ჩვეულებრივ, 90%-ზე მეტია [187]. მწვანე წყალმცენარის შემცველი ოქრები წყალმცენარეობისაჲნი ახიან ეპიგიენის მიმართ, კიდე ოქრ-მწვანე ფოტობიონები, ხადგან ამ უანასელებში ოქრსუხად აქოიკი კომპონენტები შედგებით ცოცა [131]. თარიფების ფოტოსინთეზიკი აახაკი კახად ახის შეგებები



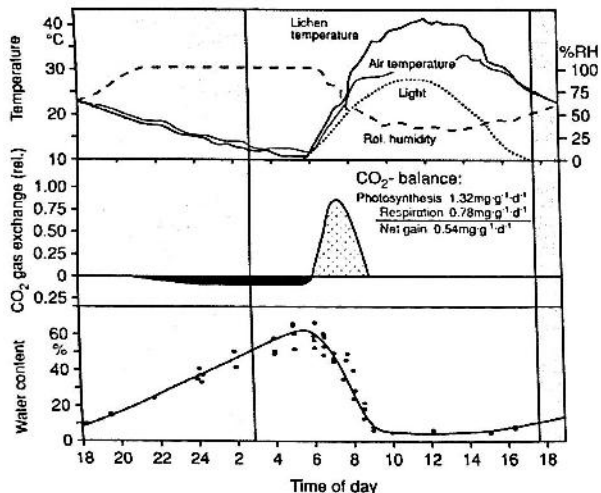
ნახ. 2.45 წყლის შემცველობის გავლენა პოლილოგიკი მცენარეების ფოტოსინთეზისა და სინთეზის სუნთქვის ინტენსივობაზე. ოქრები (*Ramalina maciformis*) და ხავსები (*Barbula aurea*) მეტაბოლიკი პირობებში აქოიკდება ჰიგიენის ფაზაში; მათი გამომშობისთანავე უთად, CO₂-ის შეღწევა შევითხად კლებობს (Lange et al., 1987; Rundel & Lange, 1980)

უჩუღის წყაღმწველობის ხშირ და საკმაოღ გამოხატულ ცვლილებუთან. ხმღესაც მთლიანად გამომჩიადი თაღეხი ან ფოთოღაღები ჯვღაც აღოღგენენ ხოღმე წყაღ-მეღმწველობას, ფოტოსინთეზის ჰოოცესის ხუაქტივაცია სულ ხამღენიმე საათში მი-ოღწევა; ძიოთსადღ ეს ხიბღლოზობიფოსფატ-ჰახიბოქსიღახის წეოსინთეზით აისი განიზიოზბეღი. მწვანე წყაღმწენაღეზის მეღმწველი ღიქენების ჰეღეოღმეღედ სახე-ოზბებს წყლის მიოთქის მეოთისუბა მეუღღიათ ტენიანი ჰეღეიღანაც ჟი, სითხის სახით წყლის ახახეზობის მეღმბეღევაში - ახეთ ჰიოზბებშიც ისინი იწყებენ თავიანთ მეტაბოღი ჰოოცესებს და აღწევენ CO₂-ის დაღებით ბაღანს.

ღიქენებს გამოემეზვდათ სასახგებლო თავისებუღებანი, ხომღებიც განაზიოზ-ბებენ CO₂-ის ეფეღეღი მეოთისუბას მათ ქოოღიღათ მაღალი წყაღმეღმწველობის ჰეიოღებში. ნახ. 2.46-ზე ნაჩვენებია ედაბნოს ღიქენში CO₂-ის ცვლის ღლოღი ღინაღიყა (გაზომეღები ჩაღეღებღია ამ ღიქენისოთის ბენებიოღ ჰიოზბებში). ღამის განმავღობაში თაღეხი იოთისუბებს წყაღს ტენიანი ჰეღეიღან, აღეღ ღიღით ჟი ნაში-ღანაც. მზის ამოსეღის მეღმღეღ ღიქენი მხოღოღ საში საათის განმავღობაში ახიბ-იღიღებს CO₂-ს მანამ, სანამ გამომჩება და გამაღეღება.

გაზთა ცვღა ქეიქლოვან მეენახეღებში წყლის ეფეიციტის ჰიოზბებში

მიღეს, ხომღელიც აღწეხს დამოკიღებუღებას წყლის ახგვის სიჩქახესა და გაზთა ცვღას შიხის, მიი ჟიღიღეღი წეღიღი აქეს: ზღვანი ფოტოსინთეზის მექსიმაღეღი მესაღღებლობასა და აღღენით ენახს შიხის და გაზთა ცვლის წეღოვანი წეღიღი

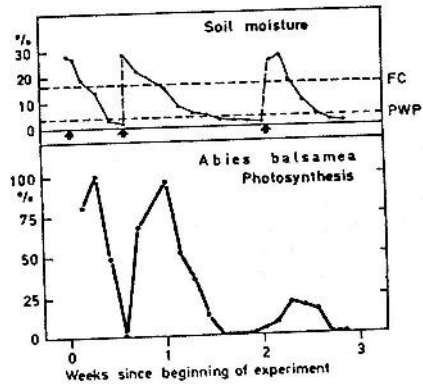


ნახ. 2.46 ედაბნოს ღიქენში (*Ramalia maciformis*) CO₂-გაზთა ცვლისა და წყლის მეღმწველობის ღლოღი ღინაღიყა. ღამით ღიქენი წყაღს იღებს ნაშის საშუაღებით, მაღხამ ღიღით იღი ევვღ გამომჩიღია. წეღიღად დამკიბეღი აღე: CO₂-ის მეოთისუბა; მავი აღე: CO₂-ის გამოყოღა; აახა-ღეღეღად დამკიბეღი აღე: ღამის ჰეიოღი; თეოთი აღე: ღღის ჰეიოღი (Lange et al., 1970)

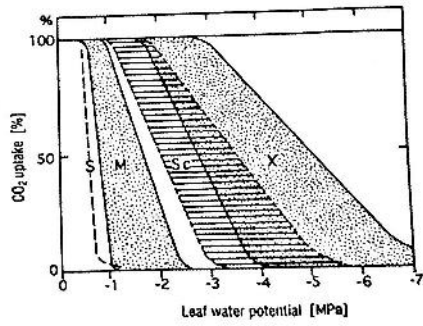
(იხ. ნახ. 2.48). ზღვაში მიიღწევა წყლის ისეთი სტრუქტურა, რომელიც ბაგებში იწყებენ დახეივას. მზად ჰაერზე დახეივა ყოველთვის იწყება წყლის პროტენციის უმნიშვნელო შემცირებისას (ტენიან ჰაერზე ჰამდენადმე უფრო გვიან). ჰაერის დაბალი ტენიანობის მიმართ სპასუნეო იქაქცია განსხვავებულია სახეობების მიხედვით. თუ ქსოვილებში წყალი დამახადება პიხველი უიოიველი ნეტილის გავლის შემდეგ, გაზთა ცვლა სნხადად აღდგება.

გაზთა ცვლის ნელოვანი ნეტილი განისაზღვრება ბაგეების სხელი ან თითქმის სხელი დახეივით და წყლის ნაყლებობის პიხდაპიხი გავლენით პიოტოპლაზმაზე; ამას ადგილი აქვს მხოლოდ ფოთლების მნიშვნელოვანი ექიფიაცაციისას. თუმცა ზოგჯერ ეს მდგომარეობა ვითარდება, აღდგენა იგვიანებს და ძლიერი გამომშობის შემდეგ გაჩვეული პიხობებში ფოტოსინთეზის სანყისი უნაიი ველახსოვებს აღდგება (ნახ. 2.47).

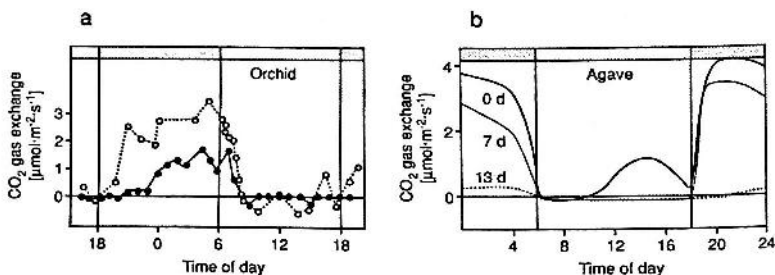
გამომშობის ციყების განმეოხებას შეიძლება შედეგად მოჰყვეს მყენაიის გამომშობის ფოტოსინთეზური პიოცებების ადაპაციური მოქვდაციის მეოხებით.



ნახ. 2.47 A გამომშობის უეექტი *Abies balsamea*-ს უიოი წლის აღმონაცენების ნეემ-ფოტოსინთეზზე (Clark, 1961)

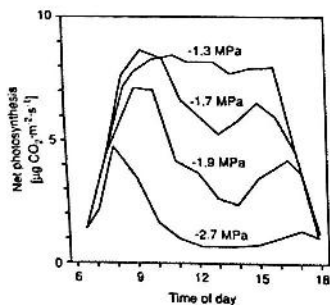


ნახ. 2.48 მეზოტეილი წყლის პროტენციის დავეითების გავლენა CO_2 -ის შეთვისებაზე. S სუაქვლები; M მეზოტეიები (ბალახოვანი იოქენიანები, მახცვილოვნები და პუმილიი იგეოონების ხეები); Sc სუმიპუმილიი და სუმიოიდეი იგეოონების სეექოიდეიი ბუქები და ხეები; X ქსოვილები (სიდეი იგეოონების ბალახოვნები, ბუქები და ხეები) (მზადი ავგოიის მონაცემთა მიხედვით)



ნახ. 2.49 CO₂-გაზთა ცვლა CAM მცენარეებში გვარის პეილოდში. მაცვენა ნახაზი: უენესუელაში მონახილი უპილოტი მხიქერის (*Schomburgkia humboldtiana*) CO₂-გაზთა ცვლის ტიპური დღიური ცვლილება წვიმან პეილოდში (○) და გვარის (●) პილოდში (Griffiths et al., 1989). მაცვენა ნახაზი: აგავის CO₂-გაზთა ცვლა წყლით უპილოდის პილოდში (კონსტრუქცი) და გვარისას (7-13 დღე უწყობდ) (Nobel, 1988). წყლის ეფლუვიციის პილოდში ბაგეები დახუდება მთელი დღის განმავლობაში და CO₂-ის შეთვისება და გამოყოფა შესაძლებელია მხოლოდ ღამის საათებში.

წყლის ნაკლებობისაგან CO₂-ის ცვლის მგძნობელთა, ხაც ზემოთაღნიშნული მიხი ყიციუელი მარვენებლის სიღრეში აისახება, სახეობის დამახასიათებელი ნიშანი (ნახ. 2.48). ჩხილისამგანი მცენარეები (სუკოფიტები) და ხე-მცენარეთა მთავარი სახეობა უედიქესად მგძნობიახა წყლის უმნიშვნელო დაჯახვის მიმართაც ყი. მეოხე მხივ, სინათლისმოყვარულმა მცენარეებმა და ბალახოვანმა მახუვლოვნებმა შეიძლება გაუძღონ ცოცად თუ ბუჯიხა მნიშვნელოვან წყლის ეფლუვიციეს - ეს დამოკიდებულია სახეობაზე და ზიღის პილოდებზე. ამ თვალსაზრისით, C₄ და C₃ მცენარეთა მოხის განსხვავება უმნიშვნელოა. იმაოხე მოსაღმდელი იუმ, მშხილი ადგილსამყოფელის, აჩეთვე უდაბნოს მცენარეებს ძიოთადად მაღალი მაღიმიციხებელი მარვენებლები აქთ. წყლის ეფლუვიციის პილოდებზე ნიშნების გამოჩენისთანავე CAM მცენარეები ხუჯვენ თვინათ ბაგეებს მთელი დღის განმავლობაში (ნახ. 2.49). სუნთქვის ეხოს ნახმოქმნილი CO₂ გაჩეთ ალახ



ნახ. 2.50 *Glycine max*-ში წყლის ეფლუვიციით გამოწვეული ნეკო-ფოტოსინთეზის შემცირება დღის განმავლობაში (Rawson, 1978)

გამოყოფა, შაღაცის დაშლისას დატოვილი CO₂ უვლავ გამოყოფნება ფოტოსინთეზში.

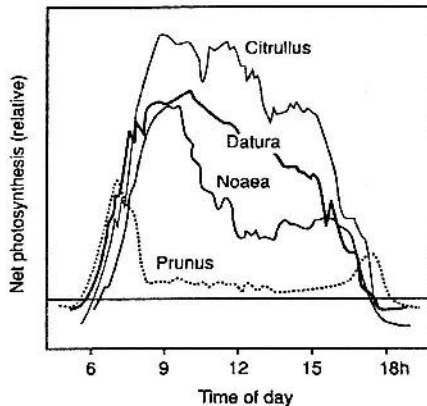
გვადის გავლენა ნეკო-ფოტოსინთეზზე შეიძლება ახსნილი იქნეს წყლის ბაღანის გათვალისწინებით. წყლის უახლოვითი ბაღანის გაზიხისას მცენახვთა წყლის ჰოტენციალი სულ უფრო უახლოვით ხდება და ბაგუბილ დლის შოკი ნახვ-ვაში სულ უფრო შეტად და ხანგაძლივად იხეხებთან (ნახ. 2.50). ნახ. 2.51-ზე ნაჩვენებია წყლის დეფიციტსადმი სხვადასხვა მგაძნობელობის მქონე მცენახვთა CO₂-გაზთა ცვლის დროუი დინამია.

ნახშირბადის ნამატი და წყლის დანაჯატი

გახდა იმისა, რომ CO₂-ის შთანთქმა მცენახის მიუი ხოცილებდა ბაგუბით, ისინი უხეხვედყოფენ წყლის მოთქის მოძაობას ფოტოსინთეზის შიდა ახიდან გახე-მომცვედ ახეში. CO₂ რომ შთანთქას, მცენახიმ აუცილებლად უნდა გამოყოფს და დანაჯაოს წყალი; თუ ის შვამციხებს წყლის გამოყოფას, CO₂-ის ნაჯაყოფ შეტ-ციხდება. ეს უხოიუთაჯამიიი ძლიან ადხე იქნა შემჩნეული [91, 151] და იოცხო-ბიხვად გამოიხატა ხოგოცი ანოიდაციის შეჯახება მოხმახეული წყლის ხაო-დენობასთან. უჯანასყნედ ხანს იხმახება კეხიინი: ფოტოსინთეზში წყლის გამო-ყოფების უფუტუხოის მარვენებელი (WUE_{PH}) - ეს ახის დამოცილებუბა ფოტოსინთეზსა და კხანსპიხაციას შოხის:

$$WUE_{PH} = Ph/Tr \text{ (}\mu\text{მოლი CO}_2\text{მ}^{-2}\text{წმ}^{-1} / \mu\text{მოლი H}_2\text{O} \cdot \text{მ}^{-2} \cdot \text{წმ}^{-1}\text{)} \quad (2.8)$$

ფოტოსინთეზში წყლის დამოციების უფუტუხოობა იოცხობიხვად გამოხატავს



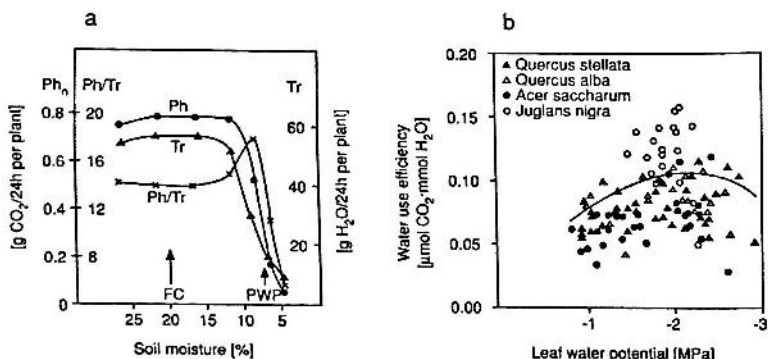
ნახ. 2.51 ნეგევის უდაბლოში (ისხელი) წყლის დეფიციტსადმი სხვადასხვა სენსიტიუბობის მქონე მცენახეუბში ნეკო-ფოტოსინთეზის დროუი ცვლილებები. წყლით უჯთ მოძაჯაბუდ სახეობებში ნეკო-ფოტოსინთეზის დეპრესია შეინიშნება მხოლოდ შუადლის საათებში. ფოტოსინთეზის ინტენ-სივობა ადხე დლით ნოიბის ფახლებშია, ხოლო შუადლისას ადგილი აქვს ძლიე დეპრესიას. ზოგიერთ სახეობაში ფოტოსინთეზის შოკი მციხე პოი აღინიშნება საღამოს საათებში (Schulze et al., 1972)

ფოტოში მიმდინავე გაზთა ცვლას.

იონისათვის, ხომ გამოიხივსონს გახეშო პირობებით განვიხიბებელი CO₂-ისა და H₂O-ს ჟონცენტრაციული გადიენტების მოქმედება და, აგეთვე, მცენაერთა სტრუქტურული და ფუნქციური მახასიათებლებით განსაზღვრული ე.წ. სპეციფიკური ეფუზიის დასახასიათებლად საჭიროა ნახშიროჟჟანგისა და წყლის ობთქის გადამძიძავებისადმი წინააღმდეგობათა შეფაქების [97] $\Sigma r \text{ H}_2\text{O} / \Sigma r \text{ C}_2\text{O}$ (ან გატა-ხებლობათა შეფაქებისა $g^{\text{C}_2\text{O}} / g^{\text{H}_2\text{O}}$) ცოდნა. ხოდესაც ბაგეები მთლიანად ლიაა, C₃ მცენაერთა ეშაველსობისათვის წინააღმდეგობათა შეფაქება 0,1-0,4 უდის, ხე მცენაერთა ეშაველსობისათვის - 0,5-ს, C₄ მცენაერთებში ამ მაჩვენებლებმა შეიძლება 0,8-ს მიაღწიოს [64, 121].

ეფუზიის პირობები ცვლის ობ ჰომცესში ახიდენტუხია. გახე ჰაეხის CO₂-ის ჟონცენტრაციული გადიენტი ქოხოპლასტების CO₂-ის ჟონცენტრაციულ გადიენტთან შედახებით გაცილებით ნაელებია, ვიდეუ H₂O-ს ჟონცენტრაციული გადიენტი ფოთლის შიდა ახესა და გახე ატმოსფეროს შიხის გახე ჰაეხის წყლით გავეუბამდე. თუ ჰაეხის ტემპერატურა 20°C , ხოლო შეფაქებითი ტენაონობა 50%, წყლის ობთქის გადიენტი დაახლოებით 20-ეუი აღმატება CO₂-ის გადიენტს. მხოლოდ ამის გამო წყლის აობთქება მიმდინაეობს გაცილებით უეში სწაფად, ვიდეუ CO₂-ის შთანთქმა. გახდ ამისა, წყლის მცეიე ზომის მოლეკულები ეფუნტეხებენ 1,5-ეუი უეში სწაფად, ვიდეუ CO₂-ის ედი მოლეკულები - ეხთნაიხი გადიენტის პირობებში. ახსებობს აგეთვე ფუნდამენტური განსხვავებანი ეფუზიის გზებშიც: ეუი ეხთი, გზა, ხომელიც უნდა გაიაროს CO₂-მა ქოხოპლასტებში მოხვედხამდე, უეში გიძელია და, მეოხეც, ხსნაში CO₂ მოძიამბს გაცილებით უეში ნედა. ამიგომ ფოტოსინთეზში წყლის გამოყენების ეფექტულობა ეოვე-თვის იცვლება თუეი ცვალებადია ეფუზიის ჰომცესზე მოქმედი ფაქტორები.

ხოდესაც ბაგეები მთლიანად ლიაა, ფოთლის შიგნით ახსებული ეფუზიური წინააღმდეგობის გამო CO₂-ის შთანთქმა ლიმიტირება უეში მეტად, ვიდეუ ტიან-



ნახ. 2.52 მზიდ პირობებში ფოტოსინთეზისთვის წყლის გამოყენების ეფექტულობა. მახიებნა სუხათი: წყლის გამოყენების დაბალი ეფექტულობა (Aho et al., 1979). მახიებნა სუხათი: ბაგეების დახევის ხაეზე წყლის გამოყენების უეში ეონომიური და ეფექტური მბაგლითი (Ni & Pallardy, 1991). მზადი სხვა მბაგლითი ობ. Larcher (1963a, 1965) და Mullerstaal (1968)

სპიხაცია. ამ თვალსაზრისით, C_3 მცენახებში, მათი დაბალი კახმოქმედებითი აქტიურობის გამო, ნაჯდება ხელსაყრელ მდგომარეობაში იმყოფებიან C_4 მცენახებთან შედარებით. საუკეთესო კომპლექსის წყლის მოხმარებასა და CO_2 -ის მონარქმარს მონის მიიღწევა მაშინ, ხმდესაც ბაგეები განწმობიი ღწა. ასეთი მდგომარეობა წყლის დეფიციტის განვითარების დასაწყისში, ხმდესაც ცვლის მიწვე ზმუციი უწვე რწმუციიბა და შეფახება ფოტოსინთეზ/ტანსპირაცია უმდღღწა (წახ. 2.52). ხმდესაც ბაგეები თითქმის დახუცილა, შეფახება ფოტოსინთეზ/ტანსპირაცია ძღწი უწემა, ვწწადან CO_2 -ის შეწევა გაციღებით უწწმ მეტად მციღება, ვიღწე ტანსპირაცია და ხადგან წყლის მიწციი განაგწმობს გამწვღას უწციუღწის გწით (უწციუღწიი ტანსპირაცია).

ფოტოსინთეზში წყლის გამოყენების ეფექციუობაზე გავღწადს ახღწს კღწმტუიი ჰიიობები. ღღწის აღწეღ საათებში WUE_{ph} რწეღეღიი, ყწეღაზე მაღღაღა, სანამ ჰაიიი საყამოღ ტწწწაღს და ფოტოსინთეზმაც კამწამა სწწათღწეუ უწვე მიაღწწა მწამსწმღწი მწწმღწმობას. ღღწის განწმვღობამი ჰაიიი თბღა მწწის სწწივწის გავღწით, მისი ტწწწაღობა კღებღობს, ამწთქღება იწხღება ჰაიიის ტუბღღწეწობის გამო და შეფახება ფოტოსინთეზ/ტანსპირაცია მციღება. ამ შეფახღების შემციიება სწიიად დაკავშიღებღა მწწმღწეწთან. ხადგან ფოტოსინთეზის ეფექციუობა მწწმღწეწის მანძიღზე მციიღება, WUE_{ph} -ის აღწეღწეუ უწემა - ბღწი სახეობამი ეს ეწმბწევა ყწავიღობას (მაგ., სწმწღწი [5]), ზოგწეი ეს ხღება წაყღწის განვითარების ჰიიოღღწი. სტუიი აღწეღწეუ ამციიებს WUE_{ph} - ეს აწის ეფექტი, ხმღეღიყ აღწეღწეუ თავს იწწწს სტუიიწთან კავშირში.

ყოღწიღწის, სოღწის მეუიწეობისა და მეყწეუობის მიწწევისათვის გაციღებით უწწმ იწწმწამაციღა წეღღი მასის ჰიიღეუციის მიწი მობმარებღი წყლის ხაღღწეწობასთან დამოყღებღების მარწეწებღი ზიღის მთეღი ჰიიოღწის განწმავღობამი, ვიღწე გავთა ცვლის უიწეუაღი განსახღწიის მარწეწებღები. ფოტოსინთეზში წყლის გამოყენების ეფექციუობა შემღწეწწიიად გამოწსახება:

$$WUE_{ph} = \frac{\text{წახმოქმეღი წეღღი მიგანეღი მასა [გწ მწახღი წწწა \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}]}{\text{მობმარებღი წყალი}} \quad (2.9)$$

წახმოქმეღი წეღღი მასა და მობმარებღი წყალი შეიღება გამოწსახობს უიწეღი მცენახისათვის აწ მცენახით მთეღი თანასახოგანოღებისთვის: უწანახეღ შემთხვევამი (ჰიივეღღი ჰიიღეუციობის წყლის გამოყენების ეფექციუობა) წეღღი მიგანეღი მასის ჰიიღეუცია განიიღღება ცწწწობის მთეღი ეწათობის მიმარით (იბ. ფიიღეღა 2.19) და მობმარებღი წყლის ხაღღწეწობა განწსახღწეუება სიღღი ეწავოტანსპირაციის სიღღით (იბ. თავი 4.4.1). WUE_{ph} წახმოადგწწს წეღღი მასის მატებისა და წყლის დაწახარვის იწწეგარღღი გამოხატუღებას, ღწიის ხანგწიღივი ჰიიოღწის განწმავღობამი, ხმღეღიყ ხამღწიღე ყიიღღან ზიღის სიღღ ჰიიოღღამღე მოიყავს. გავთა ცვლის თანაფახღობათა (WUE_{ph} აწ გწ CO_2 /გწ H_2O) კმწეწსიი კმწეწსიიღი დაკწიიების მეწეუობით შეიღება გამოყენებღღ იწწეს წწწწწწწი შეფახუბისათვის, მაგწამ ის აწ აწის სავსეობით ზუსტი. ამის მიწეწა ის, ხმ მცენახითა წეღღი მასის ჰიიღეუცია დამოყღებღა აწამარტ გავთა ცვლის იწწეწსიიობაზე, აწამეღ უწწმ მეტად CO_2 -ის ცვლის ბაღწწაზე (იბ. თავი 2.3.1) და ასწიღღაგების განღაგების სწეციღეუობაზე. წყლის დაწახარვი წახმოქმეღი წეღღი მასის თითოეღ უიწეუღზე მეყიობს სავსეობისა და უწმების მიწეღით და ღღდადა დამოყღებღი განვითარების იწწეღიღღღი მდგომარეობაზე, წახგაობის სწმწიიზე და გავთო ჰიიობებზე, ძიიითადე წეღღი უწწწეუციოღწა და ამწთქღების სწწწიიზე. თუ სეღეუციოწწიამ იყის ჰიიეღი კღღაუღე

ბის WUE_{PI} მას შეუძლია შეაჩიროს სახეობები ან ჯიშები გახეშო პირობების შესაბამისად ან მშრალ ადგილსამყოფელში გამოითვალოს მოხმარებისათვის საჭირო წყლის ხაზდენობა (ცხ. 2.12).

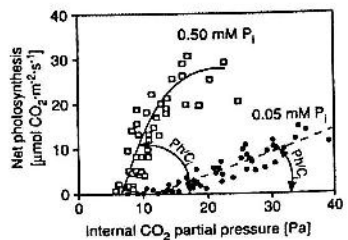
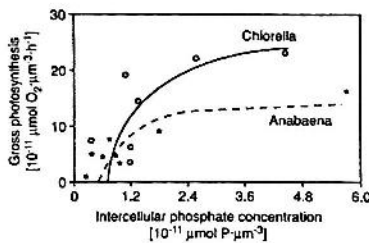
ცხელი 2.12 წყლის გამოყენების ეფექტურობა ჰომოტეტრობისთვის (მთავალი ავსტრის მიხედვით)

მცენახვი	გ/მ ² მშ. ნმნა კგ ⁻¹ H ₂ O
C ₄ მცენახეები	3 - 5
C ₃ ბალახოვანი მცენახეები	
მახვლოვნები	1.5 - 2
პაჩოსნები	1.3 - 1.4
კახლოვანი	1.5 - 2.5
მზესუმზია (სხადახედა)	3.6
მზესუმზია (მოყვავილე)	1.5
CAM მცენახეები	6 - 15 (30)
C ₃ მუქნანი მცენახეები	
კვლევიზიზები კომპლექსი	
ფაბოტოლოვანი ხეები	1 - 2
ზომიერი სახეების	
ფაბოტოლოვანი ხეები	3 - 5
საღვთოვანი ხეები	3 - 6
ნივთოვანი ხეები	3 - 5
ზეთის პალმები	3.5

2.2.5.4. CO₂-ის სვრა და მინეჩაჩიჩი ხვრა

საჯვები ნვთოიეებოთ უხეწვეეეოფა სხვადასხვა გზოთ მოქმეებს ფოტოსინთეზსა და სუნთქვაზე. ჩვეულებოივ, ნოდაგში ახ შოიწწწწწა დოიოთად საჯვებ ნვთოიეებოთ სეიოოვლი დეფოიციტი. მინეჩაჩი ნვთოიეებოთ გავლენა ფოტოსინთეზზე ნაელებოა, ვიდეე ელიმბეეი ფაქტოიებისა. თეშეა ფოტოსინთეზის ჰომოტეტრობოთ თოთქმის ყოველთვის შეიძლება გავზახდოთ საჯვებ ნვთოიეებოთ ხელოვნეად შეტანიოთ. მინეჩაჩი ნვთოიეებოთ მოქმეებენ ნახშირბადის შეტბოიზმის ინტენსივობაზე ხოგოიყ უშეალო, ასევე ზედსა მოხფოგენეზე გავლენის მეშვეობოთ.

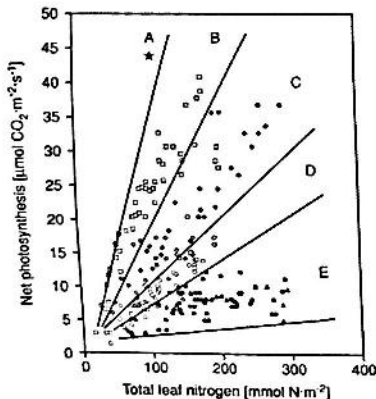
მინეჩაჩი ნვთოიეებების ბოქიბოივი გავლენა ფოტოსინთეზსა და სუნთქვაზე განვიხობებელია იბოთ, ხომ ისინი შელიან ხოგოიყ ფეიქმენტების, ასევე ჰომოტეტრობის შემაღებეობოში ან უშეალო მოწანიეობენ ფოტოსინთეზი ჰოცესებოში ხოგოიყ მათი აქევატოიები (ცხ. 2.13). აზოტი, ხოგოიყ ცილებისა და ქოიოფილის ეოთეოთი დოიოთად ყომწწწწე აუცილებელია ცილაქოიებისა და ფეიქმენტების ფოიბიებისათვის. ეჭვგაჩეშა, ხომ ასეებობს ჰოიდაპოი დამოიეებებელია ფოთლებოში აზოტის შემევეეობასა და ქოიოფილისა (საშეალო 50 გ/დაეოიეეი აზოტი ეოთ მოე ქოიოფილზე) და ხობეოზობოფოსფაქოიბოქილბას შემევეეობას მოიის (ნახ. 2.53). მოთოფოსფატი შედის ენეეიოთი შედესი ნეეიებების - ATP, გოიზოზო, პენეოზო- და ჰექსოზოფოსფატების შემადებეობოში.



ნახ. 2.54a, b ნეო-ფოტოსინთეზის ინტენსივობის დამოკიდებულება ფოსფორით მომარაგებაზე. a მხვანე წყალმცენარეში ფოსფორის უჩუდშიდა კონცენტრაცია და ნეო-ფოტოსინთეზი (Senft, 1978). b კავშირი CO_2 -ის ასობილიყნასა და ფოსფორით კახგად (ბნახში 0.50 mM P_i) და ცუდად (ბნახში 0.05 mM P_i) მომარაგების პირობებში (Larcher et al., 1989)

შედინ ქლოფილის მონეყელის შედგენილობაში. მაგნიუმისა და ხყინის ნაჟეობა ინვევს ქლოფის, ხომემაყ შეიძლება CO_2 -ის შეთვისება შეამციხოს ჟით შესამედამე. ქლოფილის დაბალი შემცველობის ძიხითად შედეგს ნახიოადგენს ის, ხომ მცენაჟეები კახგავენ ინტენსიჟი სინათლის სჟედად გამოყენების შესაძლებლობას, ე.ო. მათი მოქმეება ჩიღილსამგან მცენაჟეთა მოქმეებას ემსგავსება.

განთა ცვლახე მინეხაღეი საყვებ ნივთიეხებათა მოქმეება მსხფოგენებსა და სიყყყელის ხანგაძიღეობახე მათი გავღენის მეოხებითაყ ხოხიეღედა. აზოტის ეღეიყიგისას ვითაჟება ჰაგახა ფოტიღები ცუდად მომშეავე ბაგეებით, იმ ეღის, ხმღესაყ აზოტის სიჭახბე ინვევს სენთჟის ინტენსივობის მნიშვნეღეოვან გახეღას, ხასაყ ფოტოსინთეზის სეფთა გამოსავლის შემციხება მსღევეს.



ნახ. 2.55 კავშირი ფოტოსინთეზის უნახსა და აზოტის შემცველობას შიხის. (A) C_4 მცენაჟეები; (B) C_3 მცენაჟეები; (C) ჟიწილანები; (D) სემიხიღელი ხეგონების საღეოღეღი ბეჭები, მახადმწვანე სეუბი, ტიოპიეღი წეიწიანი ცყების ბე მცენაჟეები (Evans, 1989; Komer, 1989; Sage & Pearcy, 1987)

ნახშირბადის ასობილაცია და აზოტის ჩახოვვა

ფოტოსინთეზის აქტივობა იზიარება აზოტის შემცველობის ზედის ჰომოპოლიტე-
 ცად (ფოტონის ზედპროხე გაანგაჰიშობით) იქამდე, სანამ ფაქტოჰიბი ახ გახდებდა
 მარნიტოჰიბედი (ნახ. 2.55). წყლის გამოყენების უფექტოჰობის მსგავსად შიობ-
 ლება გამოოთვაროს აზოტის გამოყენების უფექტოჰობა (NUE). აქ ეიოთმანე-
 თისგან ენდა განვასხვავოთ ფოტოსინთეზში აზოტის გამოყენების უფექტოჰობა
 (NUE_{Ph}) და დაგეოვებელი აზოტის უფექტოჰობა ჰომდექეოლომში (NUE_{Ph}) [16].
 ფოტოსინთეზში აზოტის გამოყენების უფექტოჰობა შემდეგნაიხად გამოხსატება:

$$NUE_{Ph} = Ph/N_A (\mu\text{მოლი } \cdot CO_2 \cdot \text{მ}^{-2} \cdot \text{წმ}^{-1} / \text{მომლი } N \cdot \text{მ}^{-2}) \quad (2.10)$$

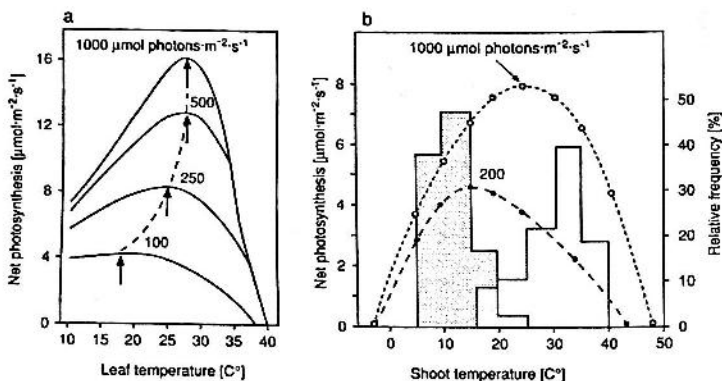
სადაც N_A აიის ფოტონის ზედპროხის ეიოთელებე (A) აზოტის
 შემცველობა. მშაღი ნოვოთეჰობის ნაჰომქმნაში აზოტის გამოყენების უფექტო-
 ჰობის გამოსათვლედად ეჰოის ხანგეიღივი პეიოჰობის განმავლობაში მიღებელი
 ოგანელი მშაღი ნოვოთეჰობის ნამატე (საშეალოდ იღებენ ზედის პეიოჰობის
 ხანგეიღივობას ან ეიოთი წლის ვაჰვის ფოტოელების ფენქეიოონიეების პეიოჰობს)
 აუაჰებებენ მასნიტოიეებელი ოგანოებში აზოტის შემცველობასთან:

$$NUEP = \frac{\text{ოგანელი მშაღი ნოვოთეჰობის ნამატე (ეი მშ. მას-ეი-C)}}{\text{ჩაჰოელი აზოტი}} \quad (2.11)$$

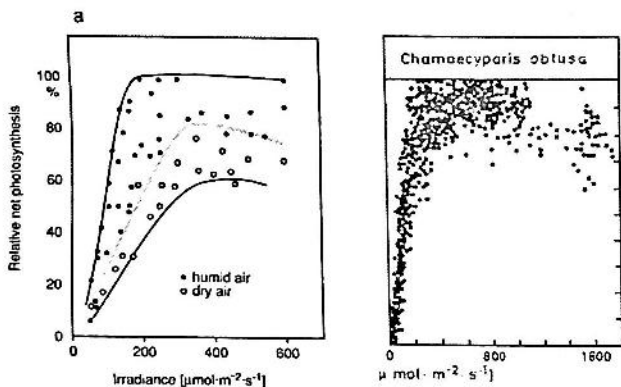
C₄ მცენაეები, მათოვის დამასასიათებელი მალაღი ფოტოსინთეზიი
 უფექტოჰობის გამო, აგეოთეე ზოგეიოთი C₃ პეიეული მცენაეე, CO₂ შთანთქმის
 ეაჰე მარეენებლებს აღწეეს მამინაე, იოცა მათ ფოტოეებში აზოტის შემცველობა
 ზომიეიას. C₃ ბადახოვნებს აზოტის გამოყენების უფეი დებაღი უფექტოჰობა
 ახასიათებთ - ამის ეომქენსაეიას ისინი ახეიხებენ იშით, იომ მათ ჰაბიეა-
 ცებში ამ ეღემენის ეხვი მახაგებია. აზოტის ევლის მალად სიჩაეესთან ეიოთად
 ისინი ნახშირბადის მალად ნამატეაე აღწეენ. ჳეა მცენაეებში აზოტი გეოვდე-
 ბა ქსოვიღებში: მცენაეები, იმედეთა ფოტოეები ეიო სეზონზე მეე ხანს ეოცე-
 ლებენ, აეონსეეებენ თავის აზოტს. ამის გამო, მიეებედაეე ზოგეიოთი ფოტო-
 სინთეზიი აქეოჰობისა და დებაღი ჰომდექეოლომის, ისინი იზიებობან აზოტიოთ
 ლაიბ ნოადებებზე ეი.

2.2.5.5 ბეიეომ ფაქტოჰიბის ბანეენა CO₂-ის სეცეზე

ბენებეივი პეიომებში გეიეომ ფაქტოჰიბი მცენაეებე მოქმეებენ იომეიფ ფაქ-
 ტოთა ეომქეექსი, იომის ზეგავეენაზე ფოტოსინთეზიი საპასეეეო ეეაქეია,
 ცხადეა, განსხვავებეა ეადეე აღებელი იომეიღეე ფაქეიიის ზემოქმეებებაზე საპა-
 სეეეო ეეაქეიისგან. მგაღიოთად შიობიღება გამოდგეს ნეეე-ფოტოსინთეზის მარნი-
 ტოჰიბელი და ოპეიომალეიი ეემქეეაეეეების ფაჰებობის ევიღება, განათების
 გაზეიისას (ნახ. 2.56). ბენებეივი პეიომებში განსაზღეეეე ფაქტოთა ეომქეექ-
 სეიი გავენა, ცხადეა, განსხვავებეა ეადოეაეეეეებში მიღებელი მონაეეებობს-
 აგან. მობნაეეებობის ეღი განბნეევის გამო, ფენქეიოონაღეიი თავისეებეებანი
 უფეი ეეაღისეეეეეე ნაჰომგეიღებეა ეიადეამებსა და გეაფეეებში, ვიღეე საშეაღეომ



ნახ. 2.56 ფოტოსინთეზის ტემპერატურის ოპტიუმის ცვლილება შხის ჰაერის ზედასთან კავშირში (Hall, 1979; Grabherr & Cemusca, 1977)



ნახ. 2.57 ნეკო-ფოტოსინთეზის სინათლეზე დამოკიდებულება სხვადასხვა მეთაქოლოგიურ პირობებში. მაჩვენებელი სუბსტრუქტები: (●) ლიბლიანი დღე, ნოტიო ჰაერი და (○) მზიანი დღე, მშხალი ჰაერი (Polster & Neuwirth, 1958). მაჩვენებელი სუბსტრუქტები: *Chamaecyparis obtusa*-ს ნეკო-ფოტოსინთეზის სინათლის მუდმივი (Negisi, 1966)

მნივნილობების სახით ცხილებში (ნახ. 2.57).

გაზთა ცვლას მცენარეში განსაზღვრავენ გაზე და შიდა პირობები დღე-ღამეობით, სეზონობით და ამინდზე დამოკიდებული ცვლილებათა ფონზე. ხოგოც წესი, ხომე-

ღმერთი ფაქტობრივად მონიშნულია და გაჩვენებულია ცხელი ზღვარს CO₂-ის მთავრობის. ბუნებრივ პირობებში გახშირებული მხოლოდ იშვიათად და მხოლოდ ხანმოკლე ხროს განმავლობაში იმდენად ხელსაყრელი და იმდენად გახად შეთანხმებული, რომ ფოტოსინთეზმა მთლიანად უშედეგო მნიშვნელობას. საშუალოდ, CO₂-ის მთავრობის მაქსიმალური დროული მნიშვნელობები მაქსიმალური ფოტოსინთეზური აქტივობის მხოლოდ 70-80%-ს თუ შეადგენს.

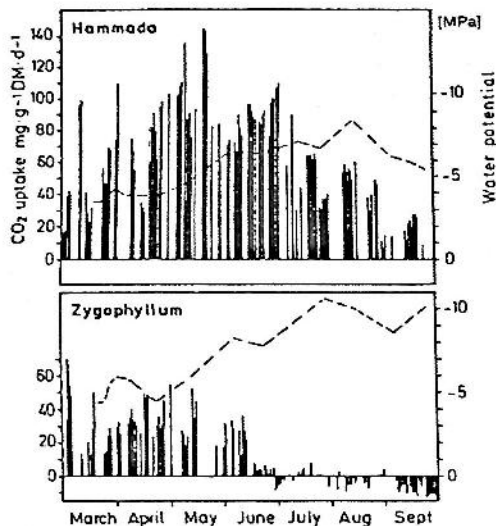
ძალიან ხორცი ნახშირბადის მოვლენა ნეკროფოტოსინთეზის შედეგად ექვეყნა, ხასაყ განსაკუთრებით ხშირად ადგილი აქვს ხე მცენარეებში, გადახეხვისა და დიდი ამოქრების საპასუხოდ, იმ ხროს, როდესაც განათებულმა მაქსიმალურად, ბაგებში იხეხება, ფოტოსინთეზით CO₂-ის უმცირესი (C₁) იხეხება (ფოტოსინთეზის ახაბაგისმიერი ინჰიბიციების მარკვერები) და ფოტოსინთეზი II ფოტოქიმიური აქტივობა ქვეითდება. ამავე ხროს, ფოტოსინთეზის უმცირესი ხშირად უყვება (იხ. ნახ. 2.50). შედეგად ექვეყნა შემდეგი სტრუქტურის უმცირესი შედეგად: ძლიერი სინათლე (ფოტოინჰიბიციება), წყლის უახლოვითი ბაღანი (ტრანსპირის დაყვება), სითბური სტრუქტურის და ზოგიერთ შემთხვევაში – ფოტოსინთეზის ანთიბაგების შედეგები გადგენა.

CO₂-ის მთავრობის ცვლილება ბუნებრივ პირობებში

ზომიერი ტემპერატურის პირობებში (ხაც დამახასიათებელია ზომიერი სახეცისთვის) CO₂-ის ანთიბაგის მთავარი მარტივებული ფაქტორად, უპირველეს ყოვლისა, სინათლის დეფიციტი გვევლინება, ხაც სტრუქტურით ან მზის დგომის დაბალი უთხით ახის გამონეველი (ყხი. 2.14). ზომიერი ელიმენტის ზონაში გვიან შემდგომად, ზამთარსა და გაზაფხულზე ტემპერატურა საკმაოდ დაბალია და მისი მოქმედების შედეგად მახადმზვანე მცენარეებში მნიშვნელოვანად უყვება ნახშირბადის შეთვისება. წლის ამ პერიოდში ფოტოსინთეზური შედეგად მცენარეები ძლიერად ფოტოსინთეზირებენ და ამიტომ ნაკლებად იხაგებენ. ასეთ

ცხელი 2.14 პირობების ახაბაგისმიერი ფაქტორების ზგავრების შედეგად CO₂-ის შეთვისების დაქვითება (%-ში შესაძლებელი მაქსიმუმიდან) ხელის პერიოდის განმავლობაში (a Negisi, 1966; b Schulze, 1970; c Schulze & Hall, 1982; d Körner, 1982)

ფაქტორი	<i>Pinus densiflora</i> (ახაბაგისმიერი და მცენარე)ა	<i>Fagus sylvatica</i> (ყვის მცენარე)ბ	<i>Prunus armeniaca</i> (ახაბაგისმიერი)ც	<i>Hammada scoparia</i> (გაბრის მცენარე)დ	<i>Carex curvula</i> (მაღალი)ე
ბინით და/ან სტრუქტურით გამონეველი სინათლის დეფიციტი	- 22	- 38	- 13	- 20	- 39
დაბალი ან მაღალი ტემპერატურა	- 15	- 3	- 7	- 12	- 8
CO ₂ -ის საშუალო დროული შეთვისების დაქვითება (%-ში შესაძლებელი მაქსიმუმიდან)	- 37	- 43	- 32	- 60	- 47



ნახ. 2.58 უდაბნოს მცენარეებში CO₂-გაზის ცვლის სეზონური ცვლილება (ვეტიკულური ხაზები). *Hammada scoparia* C₄ ბუჩქის მცირე ხაზგეხობის ფოთლებით. ფოტოსინთეზის უნაჩის მქონე მისი მწვანე ლეივები წიდაგის ჩაღმავებებშია განლაგებული. *Zygophyllum dumosum* ქაღალდიან სახეობის უქაზიბილებზე და სწორი ქვიან ადგილებზე მოხაზი C₃ ვუჯა ბუჩქია. მშაღ სეზონებში *Zygophyllum dumosum*-ს სევივა ფოთლები; ლეივების წყლის ხევიში (პნქსიტი ხანი) ძლიერ მძაფრება; მცირდება ფოტოსინთეზი და იცვლება CO₂-ის ბალენსი. *Hammada scoparia*-ს ძაღქს წიდაგადან შეიწოვის საყმახისი წყალი თვით ძლიერი გვარებების გრისაყ; ამიკომ მისი წყლის ხევიში ახ ითხვენება და იჩება საშაღო ღმწეზე; მწვანე ლეივები ძლიერი სიმძაღის პიხობებშიყ ჯი აჭიძებენ CO₂-ის ასიბილყის და მისი CO₂-ის ბალენსი ახ იჩლევა (Lange et al., 1975). ანღოღიი მონაცემები ხმელთაშაღლივის მძაღმწვანე და ფოთღვანი ხეებისათვის იხ. Tretiac (1993)

ზონაში გაშღიღ თბიღ ადგილებშიყ ჯი მშაღ კემპიჯაჭეიებს ძაღან მცირე გვარ- ნა აქვთ. მეოიხ მხივი, ყიოპიყება და სებეკიოპიყებში სიბობს, იოშღიღ მნიშვნეღვან იოღს თამაშობს CO₂-ის მთანეჟმის რიმიტეიბაში, შეიძლება გაჩევეიღ მნიშვნეღობა პიონენს სეღეეყისათვის. საყოვეღთაღ ცნობიღია, იომ წყლის ეგოიყიტი ნახიოადგენს CO₂-ის ასიბილყის მღიმიტეიბეღ უმნიშვნე- ლვანენს გახემო ფაქტისი. მძაღმწვანე ბუჩქნახის CO₂-ის ცვლის ძლიერი ცნა- მიის შესნავღამ აჩვენა, იომ ნეკ-ფოტოსინთეზის ღრს მაქსიუმში 1/5-დან 2/3- მღ ნაყღება გვარვისას, ვიღე წვიმიან სეზონში. CO₂-ის შეთვისების დაქე- თიების მაჩვენებელი მეყეკობს ყახბოქსიღიების კიპის (C₃, C₄, CAM), მყენახის ზღის ფიხიშა და მათი სპეციფიკური მეჩინობეღობის, გახემო პიხობების (განსაყეუბიბით წყლის ხაღენობა და წიდაგის რიმა ფენებში მისი მისანეღ- მობა) და გვარვის ხანგჩიღვიობის მიხეღი. ნახ. 2.58-ზე მოყვანიღია უდაბნოს ბუჩქნახებისათვის დამახასიათებელი მონაცემები.

ნახშირბადის მოხმარება და მშრალი ნივთიერების წარმოქმნა

ცხელი 2.15 მყენაიუს სხვადასხვა ჯგუფში ფოთლების, ლეიოებისა და ფესვების წილი (%-ში) საჯიო მძილ ნონაში (მძავლი აჯიოის მონაყემთა მიხედვით) (ა – მასის უღიუს წაწილ მუდგენს მუდგაიი გამხმაიი წაწილები)

მყენაიუები	მწვანე მასა (ფოკოსინოფუხუდ აჯიუიი მიგანოები)	სუსტად მსუნოფუი	
		ლეიო	ფესვი
ჯიოიუებისა და თბილი ზომიუიი საჯიუსის ყუუების ზუ-მყენაიუები	2 - 5	80 - 90 ^ა	10 - 20 ^ა
ჯალუები	54	38	8
ფოთლომყენი ზუები	1 - 2	~80 ^ა	~20 ^ა
მასადმწვანე წინეოვანი ყუუები	4 - 10	70 - 80 ^ა	10 - 30 ^ა
მუიუნანი მყენაიუები ყუსი საზლუაჯიუ	~25	~30 ^ა	~45 ^ა
ახაღაჯიუდა წინეოვანი ზუები	50 - 60	40 - 50 ^ა	~10 ^ა
<i>Ericaceae</i> -ს წაწიომადგენელი ზუა ბუჩქები	10 - 20	~20 ^ა	60 - 70 ^ა
მგელის ბაღაბოვანი მყენაიუები	~50	40 - 70	~50 ^ა
ჯუიული მასიუოვანი	10 - 15	~30 ^ა	~70
სეკვის მყენაიუები წესკან წლებში	~30		~70
სეკვის მყენაიუები გვალისან წლებში	~10		~90
უბანოს უთბოლოვანი ბაღაბოვანი	80 - 90		10 - 20
უბანოს მძავაღლოვანი			
ბაღაბოვანი და ბუჩქები	10 - 20	10 - 40	40 - 60
მალაბოის მყენაიუები	10 - 20		80 - 90
აჯიუიული ტუნისის უმიომფიუები	15 - 20		
აჯიუიული ტუნისის უმიოვანი	>95		

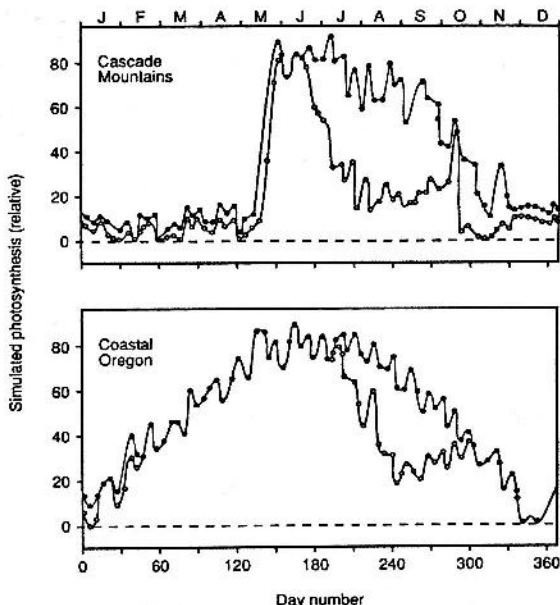
CO₂-ის ცვლის წილი ბაღანსს.

ღლუ-ღამუიი ბაღანსი უწის წაწიომდგენას მოყემელ გაჯემ ჰიომბუბში მყენაიუს ჰიომდუქიუობის მუსახუბ (იბ. ნახ. 2.46). ღლუ-ღამუიი ბაღანსი დიღია, თუ:

- (1) მალაღია ფოკოსინოფის სიწაჯიუ;
- (2) დიღია სასაჯებელი მწვანე მასის ჰომდენობა და სასანიოღაჯიო ზუბაჯის დაცემელი სინათლის მიმასიო აჯუს ზელსაყიელი სიჯიუსიო მიომდუქაჯიუა;
- (3) დიღია ფოკოსინოფისათვის ზელსაყიელი ჰიომბუბის ხანგაძიოვობა ღლუ-ღამის განმავლობაში;
- (4) მოყე და ცოვი ღამუ.

ღლუ აწ ღამის ხანგაძიოვობათა და ღამის ტემუიუაჯიუსის მსიუი ცვლილებუსაყ უი მუედია გამომწიოის მწიმწველოვანი ცვლილებები 24-საათიან ბაღანსში. ამ თვალსაზიისიო განსაჯუიუბით უნდა აღინიშნოს წეის ნაჯებობა, ჰაყ ღლუ-ღამუიი CO₂-ის მუთოიუსბას აჯუიუებს დაბაღ დონემდ. მუსაბამისი მოდელის გამოყენებით მუსაძლებლია დადგენილი იქუს სხვადასხვა მიდ და გაჯი ფაჯ-კომის გავუნა CO₂-ის ღლუ-ღამუი ბაღანსზე და ჰომდენობიოვად განისაზღოიოს მათი მწიმწველობა (ნახ. 2.59). ამ კოპის მოდელის მწიმწველობა დიღია სამუ-შაო ჰიომბუბების რამოყიობების თვალსაზიისიო. ასუიო ჰიომბუბები უი დიდ დასაჯიუბას გვიწეუს მუდგომ გამოყეუეჯათა დაგეგმვაში. თუმცა, ხაზი უნდა გასუვას იმას, ჰომ მიოლებელი ინფომიაცია ყვლა მუმბოვუვამი მუმომწებელ უნდა იქუს საჯეღ ცდებით აწ ცდებით უღამაჯიუ აჯმუიუბში.

წილი ბაღანსი წაწიომადგენს CO₂-ის ბაღანსს ზიღის სიუი ჰიომიღსათვის აწ მთელი წისათვის. მასიოდაყ, მოდელიუბა სამუაღებას იძლევა გამოვთვალოთ წაწიობადის ჰომდენობაჯიუი წამაჯი და მუვადასიო იგი ჰუაღუი მუდგებს.



ნახ. 2.59 ზომიერ სახეობაში (კასადის მთები, მიჯგონის შტატის სანაპირო ზოლი) მოხაზი *Pseudotsuga menziesii*-ს ფოტოსინთეზის წლიური მიხედვით (0) შედარება მისი ზოგადი მონაცემებისაგან შედგენილ მოდელთან (*), რომელიც გამოიყენება მაღალი ტემპერატურებისა და სიმშრალის ზემოქმედება (Emmingham & Waring, 1977). ყველაზე ახელი მსგავსი მოდელი დაბრუნებულია მონაცემებზე დაყრდნობით შექმნილია Stalfelt (1937) მიერ

წლიური ბალანსი ხდება სერ უფრო და უფრო დადებითი, თუ მცენარეებს საშუალება აქვთ მიიღონ დიდ ან, ყოველ შემთხვევაში, დადებით დღე-ღამე ბალანსს. მნიშვნელოვანი ნამატის მიღება შესაძლებელია ზომიერ დღე-ღამე ბალანსის შემთხვევაშიც, თუ ასინთეზისათვის ხელსაყერი პირობები საკმაოდ გრძელდება, ხასაყ ადგილი აქვს თბილი, სუბტროპიკული და ტროპიკული ტენიან ჰეგონებში. იქ, სადაც ასინთეზის აქტივობა შესაძლებელია მხოლოდ შედარებით მოკლე პირობის განმავლობაში, ნამატი მცირეა, მიუხედავად მცენარეთა მაღალი ფოტოსინთეზის აქტივობის და მათ მათ მიერ ასინთეზის გამოყენების მაღალი ეფექტურობისა.

ხმელეთის მცენარეებისათვის ჰილოქსიკული აქტივობის სანაპიროვანი რიხე-ბა შემდეგი თანმიმდევრებით მცენარის ხელისა და ელიმაციური პირობების შესაყვისადა:

(1) თბილი ტენიანი ჰეგონების მახადმწვანე მცენარეები, რომლებიც ფოტოსინთეზის მიერ წლის განმავლობაში (მაგ., მიქსიანი მცენარეები ან

უჩიონი და სუბუჩიონი ნივთიანი ცუების მთავარდონი ბადახუბი);

(2) მახადმნავნე მენაჩუბი, ხმბელთ ფოტონინთუხუი აქივონბა სუზონუ-
ხად იცვლბა და ასინილაცია ქვეთდბა წლის გაჩუველ ეხოს;

ა) ცივ სუზონში (მაგ., ჩიღილეოთის წინვიანბი);

ბ) მშიად სუზონში (მაგ., სუბიოფილეი ქუბუფოთიანი ბუჩქნაჩუბი);

გ) ზამთაჩიში, მოუელ ფოტოპუიოლის გამო (მაგ., ჩიღილეოთის
წყნაჩოუენი წინვიანბი);

(3) სუზონუხად მნვანე მენაჩუბი (ფოთოლმცუენი მუქინანი მენაჩუბი და
ბადახოუნბის უბუესობა);

ა) ხმბელბივ მალელი ნაღიქანონის ხუგონბში სხუად იყენბენ წლის იბ
ეხოს, ხმდესაც მუფოთილეინ ახიან (მაგ., ზომიეიი ზონის ფოთოლმცუენი
სუბი);

ბ) ხმბელბივ ახასუამახიბი განათბის გამო მბოლე ნანილობივ იყენბენ
წლის იბ სუზონს, ხმდესაც მუფოთილეინ ახიან (ფოთოლმცუენი ცის ქუბუყ);

გ) ხმბელბივ მბოლე ნანილობივ იყენბენ „მუფოთილ“ სუზონს სიმშიალის
გამო (მაგ., ცუე-სუეპის მენაჩუბი);

(4) მენაჩუბი, ხმბელბივ ითვიბენ ნახშიბადს ხანმოყელ ეხოს
განბავლობაში გიბელ ახახელსაჩიელ პუიოლბს მშიოს;

ა) ცვლელი ნაღიქანონის მქონე უბანოს ქუქილეონი მენაჩუბი (100-
200 ხელსაჩიელი დლე);

ბ) აქიკიისა და მალადმთონანეთის ქუქილეონი მენაჩუბი (60-90 ხელ-
საჩიელი დლე);

გ) ხავსუბი, დიქენბი და ხმელები წყლმენაჩუბი, ხმბელბივ ითვი-
სუბენ ნახშიბადს სპოხადელად, დასულების მუბდუ ან მალელი ტენიანობისას.

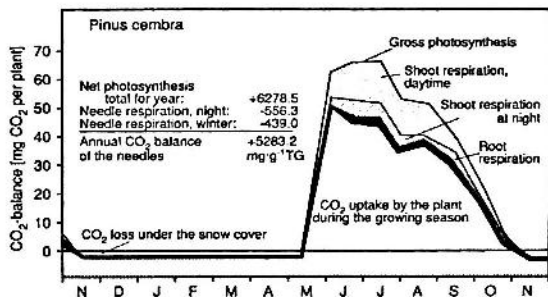
მალელი განუდბის ცივ ზლუებში პიოლექიელი პუიოლი დინიციუბელია
პოლახიელი ზახუელით - ფოტონინთუხუი აქივონბა გიბელბუ ხამდენიბე უვიას
(ახ წყება ლამეც).

ეხოს ფაქიოი აუცილბუად უნდა იქნეს მბედეულობაში მილეული მენაჩუბა
სელექიისას. გიბელი ხელსაჩიელი პუიოლის მქონე ხუგონბში მახცუდეული უკ-
ტუხიბის მისავალი მუილება გაიზახემს ამ პუიოლის სხუად გამოყენბით. ამის
მილწევა შესადებელია დეკადიო ულიმატუი პიობიბის ზესგად შესაცუვის
ფენოლოგიიი წინმან-თვისებების მუიწეუით, მამინ ხმდესაც ზეხისათვის ხანმოყ-
ელ ხელსაჩიელი პუიოლის ხუგონბში მახცუდეული უკტუხიბის სელექიია უნდა
ნახიათოს მალელი ფოტონინთუხუი უნახისა და ფოტონინილაცების უკონომი-
უი უკილიზაციის მიმახუბებით.

CO₂-ის ბადანბი მოიყავს ფოთლების კოტაელი მასის W_L (W ახის წონა)
კოტაელი ბიუტ-ფოტონინთუხ (Ph_b) წლის განბავლობაში განათბულ საათებში
(d) გამოყეული ფოთლების (R_L), ცლიტბისას (უვავიბისას და წყყოფების
წათვლით) (R_S) და ფესუების (R_R) სუნთქვა [133]:

$$\text{CO}_2 \text{ ბადანბი} = W_L \sum d Ph_b - W_L \sum R_L - W_S \sum R_S - W_R \sum R_R \quad (2.13)$$

ინსათვის, ხმბ განისაზღვროს მენაჩის გაზოს ცვლის სხული ბადანბი. CO₂-
ის ცვლა გაზომილ უნდა იქნეს მენაჩის მიწისზედა ნანილებში ცალცალკე, მბა-
ლითად, სუბბი: ურწეიოში, ვახის მიგნიით და მის ფუბუე, დიოიბში. მიწისზე-
და ნანილების სუნთქვა უნდა გაიზომოს მთელი წლის განბავლობაში დლისით და
ლამით. გახდა ამისა, განსაზღვრულ უნდა იქნეს ცალკეული მიგანოთა მასები. ხუგ-
ნიტუიბული უნდა იყოს ისეთი გახუმ ფაქიოიბივ, ხმგშიცაა ფოთლების
სიახილევის პუიის ტენიანობა, ფოთლების ტემპუახუეა, ტემპუახუიის ცვილებუ-



ნახ. 2.60 ცის ზედა საზღვარზე *Pinus cembra*-ს აღმონაცემების CO₂-ის წლიური ბალანსი. ზამთარში გლივი ბალანსი, ზოგადად წელი, ნეგატიულია, ან, უკეთეს შემთხვევაში, წლის კლია (Tranquillini, 1959). სხვადასხვა ანატი მხარეები სის CO₂-ის წლიური ბალანსის მონაცემები იხ. Tselniker (1993)

ბი ლიხოსა და ფესვების სიხარვეს, წყლის შეღწევა და სხვ. ნახ. 2.59-ზე მოყვება ხე მცენახის CO₂-ის წლიური ბალანსის კიბოური მაგალითი.

წლიური ბალანსი შეიძლება გამოიხატოს ატმოსფერული ჰომოსფერული მცენახის ნახშირბადის გამოყენების ეფექტურობა (CUE_{PI}), რომელიც მხარეული მასის ჰომოსფერული ეფექტურობის ხარვესობივი გაზომვის საშუალებას იძლევა:

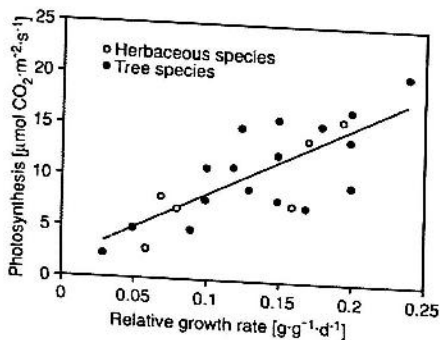
$$CUE_{PI} = \frac{\sum Ph_n + \sum R}{\sum R} \text{ (ბი CO}_2 \text{ ბი}^{-1} \text{ t)} \quad (2.14)$$

განგაშიება ეფექტურობა ელე-ლაში ბალანსს და განსახილველი ჰეილონს ხანგედილობას (1); ამიკომ ასეთი გამოთვლები გეძლეება ხამენიმი კვილიდან წეამდე. მოყვებულ მომენტიში ფოთლის ნახშირბადის ბალანსისგან (CUE_{FL}) განსხვავებით, CUE_{PI} მიესადაგება მცენახის წებისმივი მხარეს და ამენად მოყვას ეიონს მონაკვეთს, ხომელივი გვირვებებს საშუალო ჰიხობებს და ახა მოყვებულ მომენტიში შეთხვევით სიკვაციას. ამიკომ CUE_{PI} ნახიმაგენს ინტეგხალევი მარვენებელს ელისა და ლამის, ზეილსა და მოსვენების ჰეილოდებისათვის; იგი ძალიან მნიშველოვანია მთლიანი მცენახის (და ახა მხოლოდ მისი მწვანე ნაილიბის) CO₂-ის ბალანსის შესაფასებლად.

ბალანსის ეს მარვენებელი ბალანსიანი ელეტეხებში (ჰეიველი, ჰახიოსანი და ძიხვენა ელეტეხები) დახლოებით 2-სა და 4-ს მოიხს მეხეყობს. ასეთივე მარვენებელი დამახასიათებელია ზომივი და ეიოჰიველი ყვეების ხე მცენახეებისათვის (3-4), ხაე მოლოდენელია, ეიოველებს ყოვილსა, იმიკომ, ხომ ხეების ჰეილოეიოველი მასა ეველებივი ბევიად აღემატება ბალანსისას. ზოგადად ეყვობა, მცენახის ახამწვანე ნაილების მსუნთქვი მასის (ქეიქი, მეიქინს ჰახეიქიმა, მეიოსემა) შეფახებდა მწვანე ქსოვილების მასასთან ეხეივეცილოფს ეახად დაბალანსებელ თანეფეიოდან ასიმილიაციასა და ეისიმილიაციას მოიხს ზეილს სხვადასხვა ფოხებში.

2.3.2. მშხალი ნივთიერების ჰიოქსენი

სნიმლიეული ნახშიბადი, ხომელიე აი იქნა დახაეული სენთქის ჰიოქსენში (ე.ი. CO₂-ის ბიუეეტის ნამატე), ზხელს მენახის მშხალი ნივთიეების მახაგს და შეიძლება გამოეენებელ იქნეს ზხელს ჰიოქსენებში ან მახაგის აეუმედეციონსათვის. CO₂-ის ბიუეეტის ნამატესა და მშხალი ნივთიეების შემეველობის გადიეებას შიის ჰიედაპიი და გაზომვას დაქეემეებახეული ეაეშიხი (ნახ. 2.61). მშხალი ნივთიეების გაზხელს სიქჩაე მატელობს CO₂-ის შეთისების გაზხესთან



ნახ. 2.61 C₃ ბალახოვან მენახეებში (შეტილები, სნში ხაზი), *Salix aquatica*-ში (შეტილები, სნში ხაზი) და *liqen Cetraria nivalis*-ში (ეუნქიი ხაზი) ნეეო-ფოტოსინთესის (ხომელიე გაზომილია ოპტიბალე ჰიომებში) და მშხალი მასის (ფოთლის ფაიომბის ეიოეის ნონა ULR) მატებას შიის ეიიედეციი დამოიეებლება (Karenlampi et al., 1975; Konings, 1990). ეიიედეციო ზხელს სინსაფესა და ფიზიოლოგიე და მიეოლოგიე ჰიოქსენს შიის იბ. Walters et al. (1993). ეიიედეციი დამოიეებლება ფოტოსინთესსა და სნსად და ნელა მოხაგი ხეების ზესა შიის იბ. Pereira (1994)

ეიოე და, მამსადამე, ეიიეიეებს ფოტოსინთესის აქიეობასთან. C₄ მენახეების, მად., მაქის ეეინის, სიმიდის, ფეეტვის ჰიოქსენიეობა 2-3-ეეი ეეიო მალლია, ეიიე C₃ მენახეებისა (მად., მაქის ქახელის, იონვის და თამბაქოს).

სნიმდეციის ჰიოქსენების ხაეზე მენახეით მასის მატება (ჰიოქსენის სიქჩაე, PR) ანე ჰიოქსენიეობა გამოიხატება ჰიოქსენის ეეიოეის განმავლიბში ეიოის ეიოეეში (ელე, ეიიხა) მშხალი ნივთიეების მატებით.

$$PR = dW/dt$$

(2.15)

დედეეი მენახისათვის ჰიოქსენის სიქჩაე შეიძლება გამოხატულ იქნეს ხომელიე ზხელს ფაეომბით სიქჩაე (RGR) [23] ან ხომელიე ფოთლის ეიოეის

ზედის სიჩქარე (ULR) [24], ხაც "ნეგო-ასიმილაციის სიჩქარის" (NAR) [81] სინონიმია. ეს ტერმინები და მცენებები აღებულია ზედის ჰომოციტის ანალიზიდან, სადაც მასის აღების ეს მეთოდი გამოიყენება, უმთავრესად, მახვილოვანი კულტურისა და ხე მცენახეთა ნეგების ჰომოციტოლომის შესასწავლად.

ფაქტობრივი ზედის სიჩქარე გამოხატავს ძირის ერთეულში მშაღი ნვითი-ელების მაკებას (DM) მცენახის საწყისი მშაღი წონის (W) მიმართ:

$$PR \text{ ან } RGR = dW/dt \cdot 1/W \text{ [ღ მგ. DM} \cdot \text{ღ}^{-1} \cdot \text{ტ}^{-1}] \quad (2.16)$$

ფოთლის ერთეულის სიჩქარე (ULR) გამოიხატება ხომოციტ მშაღი ნვითიელების ნამატი ფოთლის მთელი იმ ზედაპირის (A) მიმართ, ხომოციტ პასუხისმგებელია ამ მაკებაზე:

$$PR \text{ ან } ULR = dW/dt \cdot 1/A \text{ [ღ მგ. DM} \cdot \text{ღ}^2 \cdot \text{ტ}^{-1}] \quad (2.17)$$

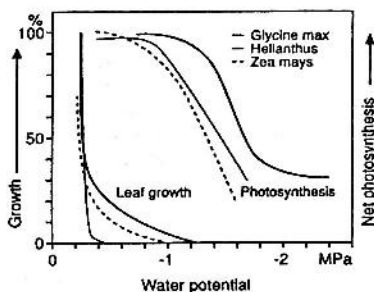
(2.17) ფოქმელაში იგულისხმება, ხომ მშაღი ნვითიელების მაკების გან-მაკებაში ფოთლის ფაქოტი უკველი იჩება. ჩვეულებრივ ეს ასე აქ აქის. ამოც-ომ ზედის ზუსტი ანალიზი საჭიროებს ენამიუჯი ფოქმელას, ხომელაშიც მხვე-ლომაში მიღებულია ფოთლის ზედაპირის მაკება, ზედა. ანალიტიკური მოდელი სა-მუალებას იძლევა ჩავნედეთ კომპლექსი უითიეთმოქმედებას ზედის ენდოგენი და ეგზოგენი სხვადასხვა ფაქტორის შიხის.

ULR ნახმოადგენს მცენახეთა სახეობებისა და სახესხვაობების ჰომოციტო-ლომის საზომს მათი ინეოვიდეალიზი განვითარების განმავლობაში იმ გან-სახლებიუე გაქმომ ჰიომებში, ხომებშიც მოყმული უიომღი ქაიხომბენ. ULR განსაჯეთითით მალაღია ინტენსიუი ზედის ფაქამი და ამოკომ ამ ძირის გაზო-მილი ჰომოციტოლომის მაჩვენებელი შეიძლება შედახელს მხოლოდ ზედის შესა-ბამის ფაქამი მიღებელ მაჩვენებლებს. ჰომოციტოლომის თვალსახიხისთ მყე-ნახეთა უგუფის დახასიათებისათვის აუცილებელია ვოყოფეთ ULR-ის მაქსიმალური მნიშვნელობა ზედის მთავარი უიომისათვის (ინტენსიუი ზედის უიომი) და მისი საშუალო მნიშვნელობა ასიმილაციის მთელი უიომისათვის. ხომოციტ მოს-აღენელი იყო, ბაღახოვან მცენახეებს, განსაჯეთითით C₄ ტიპისას და ფაქოთე გაქცილებელ C₃ მცენახეებს ზედის უმაღლესი სიჩქარე ახასიათებს (ყხი. 2.16).

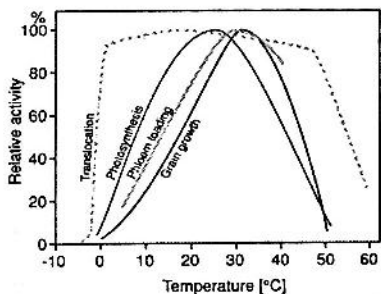
მცენახეთა განსხვავებული „კონსტრუქციუი კიპების“ ჰომოციტის სიჩქარეები მჭიდროდ დაკავშირებულია განსახლებიუე გაქმომ ჰიომებში ახსებობის შედეგად გამოქმავებელ მოფოლოგიუ და ფუნქციონალეი თავისებუებებთან. მაგალითად, ხელსახიუე აბოლოტი გაქმომ ჰიომებში მალე ჰომოციტოლომას ეღი მნიშვნე-ლობა აქვს ხედეალიზი მცენახეების, ჰომიეი ხეებისა და ნახმაკებითი კონ-კუიციის უნახის მქონე სახეობების სწაფი ზედისა და გაქცილებისათვის. აიიოტი, ცოვ ან მშაღ გაქმომ ჰიომებში ან იქ, სადაც ნოდაგი ლახიბა საჯე-ბი ნვითიელებით. მცენახეები ხასიათება დაბალი, მაჭამი ხედეიხე განხომ-ცილებადი ზედის სიჩქარით (მახადმწვანე გვადისამაღანი ბუქჩაი, ბაღიონებში ან ხომუკისებში მცენახეები, სუედეიეები), ხაც მათ საშუალებას აძლევს მალ-წონე წონასწორობას ნახიხდაღის, ახომგანელი ნვითიელებისა და წყლის ბიუჯეტი („სტეხის სტატეტი“) [83].

ჰომოციტის გამოსავალი (Y_p) ნახმოადგენს ბომასას კუმულაციუი მაკებას და შეიძლება გამოხატულ იქნეს ხომოციტ ინტეგრალიუი ფუნქციო. ეს აქის სხვაობა ზედის უიომის დასაწყისას (t₁) და დასახელს (t₂), მოგანელი მშაღ ნვითი-ელების ხომენობებს შიხის.

ნახ. 2.62 ფოთლის ზეის სისხაფე და ნეკო-ფოტოსინთეზი წყლის პოტენციალის მატების ფონზე მზესუბიხაში, სოიასა და სიმინდში (მაჩიბაღის სისხაფე მთლებელია 100%) (Boyer, 1970)



ნახ. 2.63 ტემპერატურის ზეგავლენა ფოტოსინთეზზე პრაქტიკულ მცენარეებში მათემატიკური განვითარების პერიოდში (Wardlaw, 1974; Wardlaw & Passioura, 1976)



2.3.3. ფოტოსინთეზის პირობების ბაზირება და ზეის სიჩქარე

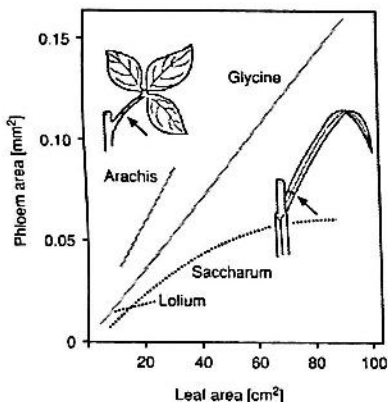
მცენარეები დიდი ხანგნობით შეიცავენ ნახშირწყლებს; უმაღლეს მცენარეებში ისინი მშხალი მასის 60%-ზე მეტს შეადგენენ. CO₂-ის ასიმილაციის შედეგად ნახშირწყლები უნდა განანიღვს მთელ მცენარეში სისტემატი და მოქნილი გზით ცალკეული ორგანოების მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად. ამენად, განანიღვსა კონსტიტუციება მოთხოვნილებით და მათოხიღინიხებელი შექანიზმებით, ხომელთაგან ზოგი ფოტოსინთეზს შეიცავს.

2.3.3.1 ფოტოსინთეზის პირობების ბადამოძიკება

CO₂-ის ასიმილაციის პირობები განწყვეტივ გადამოძიკებება მათი პირობების ადგილიდან ან „წყაიოდან“ ფოტოსინთეზიხად აქტიუი ქსოვილებში, იმ

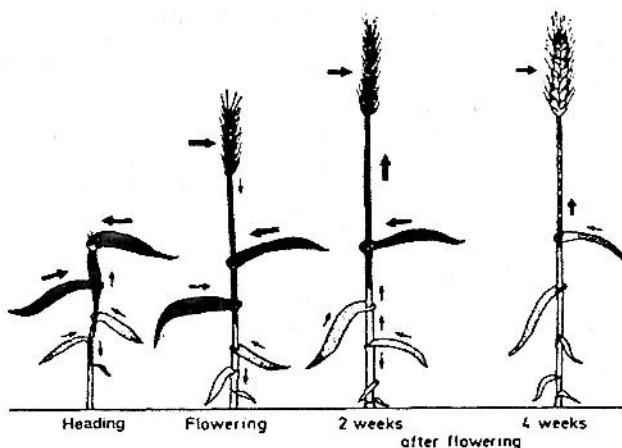
ქაოვილებსა და ოხგანოებისკენ, სადაც ისინი მოიხმარება ან სამახაგოდ გადაიღება (აღწევნ მუხისკემელ ქაოვილებში, თესლებში, ნაყოფებში, სამახაგო ქაოვილებში). ნახშირწყლების გადამოძახება უჩველის შიგნით და მათი გადაადგილება მუზოფილიდან ფლოემის საცხისებუი მიღების თანმხლები უჩველების კომპლქსისკენ ზოგიერთ მცენახებში ჰოოკონული სიმპოხის მქანონით ბოხციელებს (პახოსნები, შაქის ქახხალი), სხვა სახეობებში - პასიუიი ტანსპოხით. ნახშირწყლების ტანსპოხი შეიძლება ბოხციელებოდეს აგეთვე „წყახოსა“ და „ომმხმარებელს“ შოხის ახებელი კონცენტრაციული გხადიენტის მიმართებით.

ფლოემში ნახშირწყლების ტანსპოხი ნედა მიმდინახეობს საცხიანი ფოიფიების ფილტახციისადმი მალაღი წინააღმდეგობის გამო. მიუხედავად ამისა, ხადგან ნევი წველებიოვ ძალიან კონცენტრირებულია, ასიმილაციების ნაყადის გადამოძახება დიღია. გადამოძახებას ხელს უწყობს ფლოემის სამახვევები, ხომელთა მეშვეობით უხეუნეკლოფიღია ეხოგვაიი შეთანწყობა ფოთლის ჰოიდექციელობასთან (ნახ. 2.64) და ხეგელიღება ფიკოპოხომონებით, ხომელთაგან უმნიშვნელოვანეხებია: აუქსინი, ციკოკინინები და აბსციზის მფავა.



ნახ. 2.64 ეხოიეოფაშოვიღებება ფოთლის ფახოსა და ფლოემის ფახოს შოხის (Lush et al. cit. Wardlaw, 1990 მიხევეთო)

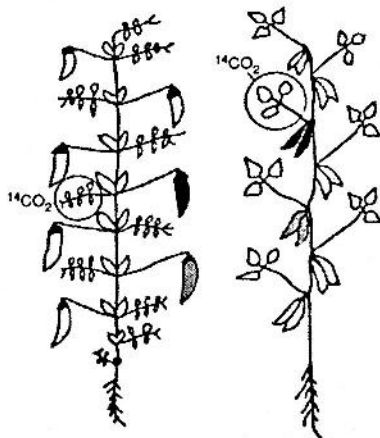
გადაადგილება ბოხციელებს კონცენტრაციული გხადიენტით ფოკოსინთეზის ჰოიდექცია სინთეზის ან მათი მობილიზაციის ადგილიდან იმ ადგილებსაკენ, სადაც მათზე მოთხოვნიღება დიღია (მიზიღვის - აგხაქციის ცენტრები). სავებით განვიტახებელი ფოთლები ამჰობინებენ „დაყამყოფილ მომხმარებელი“ (კონსუმენტები), ხომლებიოვ იწვევენ მაქსიმალეი მიზიღვას: პეხელი მახველოვნების ყველაზე ჰვედა ფოთლები ამახაგებენ ფესვთა სისკემას, უფეო ზედა ფოთლები ასიმილაციებით ამახაგებენ ყლოყების ზიღის ზონებს და განსაყუთებით ყვავიღებას და მომნიფების ფახაში მყოფ ნაყოფებს (ნახ. 2.65). ბადახოვან პახოსნებში ფოკოსინთეზის ასიმილაციები ეხოი ფოთლიდან ნაწიღება სხვადასხვა მომხმარებელს (კონსუმენტს) შოხის (ყვავიღები, ნაყოფები), და პოიქით,



ნახ. 2.65 ასიმილაციების ნახმოვნისა და განთავსების ადგილები ხშირის მაგალითზე. სუბათზე შავი ფეხი მიუთითებს ასიმილაციების განსაკუთრებით ციფრ ოდენობით ნახმოვნის ადგილებს, ხოლო იხის სისქე – მათი ინტენსიური გადანაცვლების მიმართულებებს (Stoy, 1965). ხე მცენარეებისათვის მონაცემები იხ. Dickson (1991) და Kozlowski (1992)

Pisum

Glycine



ნახ. 2.66 ასიმილაციების გადანაწილება ფოთლებიდან მომნიშვნის პიკუსში მყოფ ნაყოფებში. შავი ფეხით აღნიშნულია 35-60% ასიმილაციების შემცველობისა (იხ. ნახმოვნულია ^{14}C ნახშირბადის ჩართვით), იხილი დაშვებით – 10-35%, ვვახეილი დაშვებით – 5-10%, ხოლო თეთი ფეხით – 5%-ზე ნაკლები (Bartkov & Zvereva, 1974)

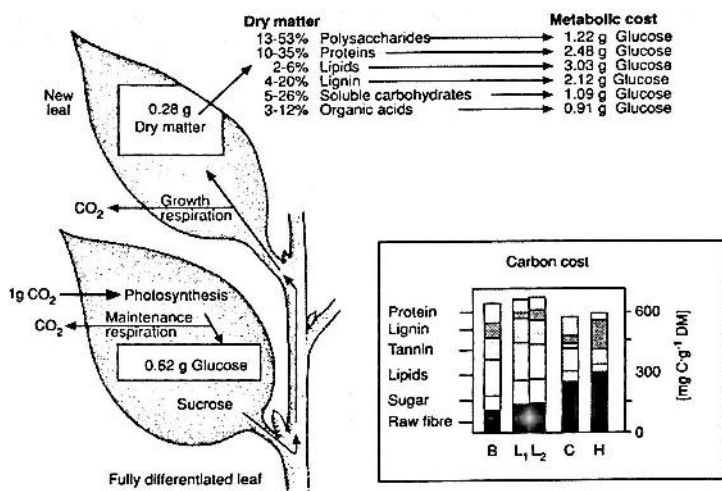
ცადუნელი მომხმარებელი იღებს ასიმილაციების ნაჟადს სხვადასხვა ფორმად (ნახ. 2.66). ამგვარად, ხდება მცენახეში ნვითიუებათა მომხმარების განმარს-წოება და გაჩანტიება იმისა, რომ სამხარგო ქსოვილები სავსებით უხუნველყოფილი იქნებიან.

მთლიანი მცენახის ყაზად დაბარსებული განვითარებისათვის მნიშვნე-ლოვანია ის, რომ ცადუნელმა ქსოვილებმა და მხარგომმა დროზე მიიღონ აუცილ-ბელი ასიმილაციები. ჰიოზიკელების ცვლით, ასე ვთქვათ, ჰიოზომბის დაცვით, შე-საძლებელია მაღალი მოთხოვნილების მქონე მხარგი მხარგომები უხუნველყოფილ იქნეს ადექავტუი მხარგით, მცენახის მსვენებაზე წანილებმა კი ახ მიიღონ სამ-ხარგო ნვითიუებები. ნვითიუებათა ასეთ განარწილებაში მომარწილებენ ფიკო-ჰიომონები. მცენახეში ასიმილაციების განარწილების მახებელიუებელი ფიზიოლო-გიუი მუარწიზების დეკარეი ცონდა და განსაუთიებით თესლების, წაყოფების და სამხარგო მხარგომბის ასიმილაციებით უხუნველყოფა მნიშვნელოვანია მათი ჰუმორეუცილი უნახის ანარწისათვის. ჰუიუე მახცვლოვებში შეუახება ზდს-ხელი მცენახის მძალი ნვითიუებისა, ჰმევიც წანახია ალებელი მოსავლის მახცვარეი (მოსავლის ინდექსი) მუიყომბს დაბლოებით 25%-დან (სომინდის სახ-უხვამობები, ქვავი) 50%-მდე (ბინჯი, კუი). ჰახოსნებში მოსავლის ინდექსი მუიყომბს დაბლოებით 30%-დან (სოია) 60%-მდე (ბაღის დობი). მახცვარეში ასიმილაციების გადადენისათვის ხელსახელი ჰიომბების მუქმით სომინდის მახ-ცვლების მახის შეუახება ყლოხების სავითო მასასთან შესაძლებელია გაწახ-დის 24%-დან 47%-მდე, მამინ, ჰმდესაც ბინჯისთვის ეს შეუახება იხდება 43%-დან 57%-მდე [280].

2.3.3.2. ფოტონის დანახილი და მობება

ზღვისა და დეფიციტების ჰიოცვების ასიმილაციებით უხუნველყოფა ახ ზლოდავს მძალი ნვითიუებების ქსოვილთა სტუქტუიებში რახთვას. გაჩდა იმისა, რომ წახმილყები იხახება საყდენი სუბსტანციისა და მცენახის ყველა მხარ-ელი ნავითის წახმილადოვანი რონჩის მუქმარზე, ისინი უხუნველყოფენ მოთხოვნილებებს მუქამოლეი უნეგასას (სუნთქვისა და მინეხელი ნვითიუებუ-ბის გაწარწოკისათვის) და ყველა დანახიენი ბოსონთევისათვის. ახალი ფოთ-ლის განვითარებისათვის საჭიომ დანახიენი შეიძლება გამოთვარდის გეკრობის უქვიარენის ან წახმილადის (ან უნეგის) მოთხოვნილების ფიომით (ნახ. 2.67). წანეხილავე მცხოვიები და განსაუთიებით სელიომიფელი ფოთლები უეიომ „დუიადლოზინი“ აჩან, ვიდე განმოყდმცხოვიები წვინანი ფოთლები, მათი მქიფიოდ მუიყელი ჰომპაკეი სტუქტუიისა და მხარელი ნვითიუებების დახუნელი შედგენილობის გამო, ჰომებშიყ მუდის ბოქიმიუიყად მუკად ლიებელი ისეთი ნვითიუებები, ჰმოკიოყა ცილები, დიზიებები, დგინებები და მუიხადი მუკამოლეიები. ცხადია, ეს სამართიანია ახამახომ ფოთლების, ახამდე მცენახის სხვა წანილების, განსაუთიებით იმ სტუქტუიების მიმართ, ჰომდელაც საყდენი ფუნქცია ავთ. ამიკომა, ჰომ მძალი ჰეგომებში, სადაყ ასიმილაციის ხმიად შეზღუდელი, ყლოხების სტუქტუია უმეტესად „მუებეი“. მათ გაარწია ე.წ. საყ-დენი ბადე და ახამახიუი მუქანე (ყაკუების ქსილმა).

ფოტონის სტუქტუიისა და სიოცხელის წანეხილოვბის დიდი მხავადგახობა, ჰაც რამოყალიბდა ევოლუციის მანძილზე, სავსებით ამყახებს მოსახუნას, ჰომ

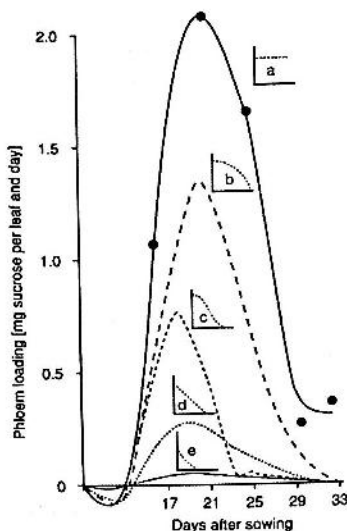


ნახ. 2.67 ნახშირბადის მნიშვნელობა ფოთლის ფორმირების პროცესში (Mooney, 1972; Chapin, 1989). ანალიტიკური მონაცემები გამოკვეთილი ხე მცენარეებისათვის იხ. Reich et al. (1991) და Solbrado (1991)

ფოთლის განსახლებული ცივის დამახასიათებელი სამაჩვევები და, ასე ვთქვათ, "ანტისამაჩვევები" განმარტანობენ ინდივიდუალური სასიცოცხლო ფორმისა და სასიცოცხლო ჰიომობის მოთხოვნილებათა დასაკმაყოფილებლად. თუმცა, მაჩადმწვანე ფოთლები თავიანთი განვითარებისათვის საჭიროებენ ასინიდატების შედარებით დიდ ხაზდენობას; ეს საბოლოო ჯამში, მთლიანი მცენარისათვის სასახეობისა: ხშირი, მჭიდრო ვახვის შესახარუნებლად ნაძვს ესაჭიროება ყოველდღიურად თავისი წინვების მასის 15%-ის განახლება [215]. ამის საპრობლემო, თუ ფოთლების ფუნქციონალური სასიცოცხლო ელმ მოყვება, სახეობა განმეოხებდენ დანახევები ახალი ფოთლების განვითარებისას (თუმცა უფრო ნაყდები, ვიდრე მაჩადმწვანე ფოთლების შემთხვევაში), მაგამ ეს დაიძლევა ახლადამიღრი ფოთლების მალარი ფოტოსინთეზური აქტივობითა და აზოტის მეტაბოლიზმის გაძლიერებით (იხ. ნახ. 2.24). ცყეში მოზახეი მახწყის დაჩეილდე ფოთლებში დაბეხების პროცესი შეიძლება განახეიძიდეეს სიცოცხლის ჩვეული ხანეიძიდეობის დაახლებით უთი შესამედით და, ამასთანავე, მათში 80%-ით იხეება ასინიდატების ხაზდენობას [108].

ფოთლის დანახევები და მოგება გეისხმობს უფრო მეტს, ვიდრე მხოლოდ ნახშირბადის ბოუტეს. ფოთლის სიცოცხლის ხანეიძიდეობა ყალიბდება უკონსტანტებში მათ ჰახეონიხებთან შეთანწყობით. ბალახისმჭამელი ცხოველებისა და ჰახახეებისაგან თავის დასაცავად ხანეიძიდეად მცხოვრებ ფოთლებს ესაჭიროება შესახეიხეი დამეველები და მეოხადი მეტაბოლიტების დიდი მხავალევახობა (იხ. თავი 1.1.4.5), ხაც მოითხოვს დამეებით დანახევებს ხოური ბონინთეზების განახახეიყლებლად. ხანმოყედე მცხოვრები, წვინანი, თუმცა მალარი ფოტოსინ-

ტუზუი აქტივობის მქონე ფოთლები ბალახისმჭამელი ცხოველების მიერ ინტენსიური ტყუპის შედეგად ნააჩევად სცილდება მცენახეს და ამდენად მოგება მნიშვნელოვნად მცირდება (ნახ. 2.68).



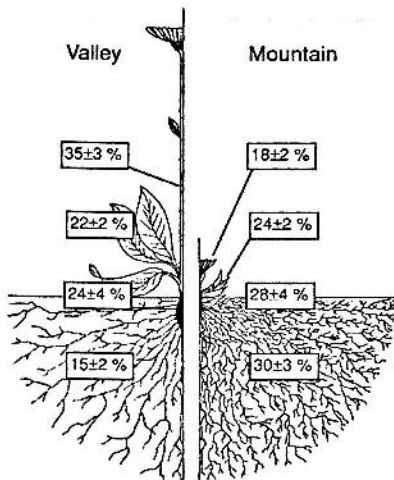
ნახ. 2.68 ფოთლებიდან მცენახის სხვა ნაწილებში შაქრის ტრანსპორტირების დამოკიდებულება მცენახის სიცოცხლის ხანგრძლივობაზე და გაძოვის ხისჯზე (Harper, 1989)

2.3.3.3. სასიცოცხლო ფორმატი და ანთროცაზის მოხმარება

მცენახის ორგანიზაციის დონე და სასიცოცხლო ფორმა განსაზღვრავს ასიმილაციის მოხმარების ხა გზა იქნება გამოყენებული ჰომოციტებისა და ზეისათვის, მის სიცოცხლისუნარიანობას, კონკრეტული შესაძლებლობებსა და გახემოს სხვადასხვა ფაქტორების ზემოქმედებაზე სავსებით იუაქყიას. შემდეგ ჰაჩაგაფებში აღწეილია მცენახის განსხვავებული ქვევის ხამდენიმე მაგალითი.

ჰომოციტა ჰომოციტის ზეისათვის: უსპანსიუი კიპი

უხთუხედიანი ფოტოავტოტროფი ორგანიზმები თვითონ უხუნველყოფენ თავიანთ თავს ნახშირბადით - მათ ახა აქვთ სხვა უჩედეები, სადაც ნივთიუხებათა დამახაგებას შესძლებენ. უჩედეში ხელსაყიელი თანაფაჩეობაა ასიმილაციის მაჰომოციტებელ და მათი მომხმარებელ კომპონენტებს შოხის: მაგ., ქლოხელაში ქლოხობდასტებს უჩიხავთ ჰომოციტაზმის მოყელობის თითქმის ნახევაში. თუ ამას გავითვალისწინებთ, აღახ გავიყვიხდება, ხომ საყეები ნივთიუხებებითა და სინათლის ყაჩაგ მომახაგების ჰეიომში წყადმცენახის უჩედეებს შეუძლიათ



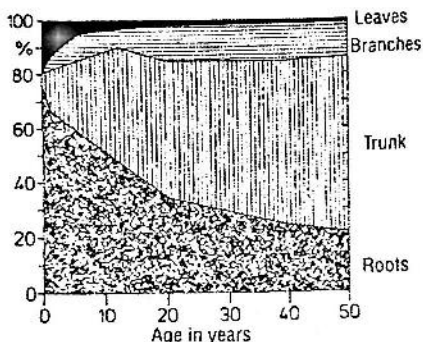
ნახ. 2.71 მზილი მასის განაწილების კანონზომიერებანი ექოსა და იმავე მცენახეში დაბალ (600 მ) და მაღალ (2600-3200 მ) აბსოლუტუხ სიმაღლეებზე. მაღალბოთის მცენახეები გაცილებით მეტ ასიმილაციას ატარებენ მინისქვეშა ორგანოებში; შესაბამისად მათი მასაც შედარებით დიდია; თუმცა ორივე შემთხვევაში ფოთლები გამოიყენებენ ასიმილაციების ექოსა და იმავე ხაზგანმარს (Komer & Reinhardt, 1987)

ვის მცენახის შხადეყოფნის დროს საკვები ნივთიერებები საკმაოდ ხაზგანმარსითაა, სამახაგო ჰროცესებთან შედარებით უპროცესობა ყვავილებსა და ნაყოფებს ხრებათ. შემდეგში, ზეხის სუბონის დამთავრებისაყენ ასიმილაციები გადოდენება უმეტესად მცენახის მინისზედა ნაწილებისაყენ, ხომლებიც შესაბამისად იმაყებენ ნონამში.

მთავარწიანნი მცენახეები ნივთიერებათა ნახმობწინსათვის ნახმაცებით იყენებენ ხანმოყლე ხელსაყიდ ჰეიოფს და ენეგოილე ასიმილირებენ ყვავილებისა და ნაყოფების ფოხიოების უხეწველსაყოფად ისევე, ხომოხე ადრე გაზაფხულზე მოყვავილე მცენახეები, ხომელთა ფოთლების იმ დროისათვის ახლებელ მასას ახ შეუძლია უხეწველყოს აუცილებელი მასალით მცენახე. ეს ეხება, მაგალითად, გაზაფხულის გეოფიტებს, ხომელთაგან ბეწვი ყვავილობას იწყებს მანამ, სანამ ფოთლები გაიშლება. მაღალბოთის მცენახეებმა უნდა დიოყვავილონ და მოასწონ თესლების მომწიფება ხანმოყლე ზაფხულის განმავლობაში; მათი ფოტოსინთეზი გამოსავალი ახლებითად შეესწავლია. და ბოლოს, სეკჰის მცენახეები თავიანთი სასიოყცილო ცილის დასხელებისათვის იყენებენ დროს მოწაყვითის ზამთიის სიოყვას და ზაფხულის გვალვას შოხის. ყველა ეს მცენახე საჭიოხებს სამახაგო ორგანოებს (ფესუხები, კუბეხები, ფესუები და ბოლქვები). გახდა ამისა, ასეთი სახეობები ხშირად იკითახებენ ექსტენსიოი ფესვთა სისტემას, მაღალბოთის სახეობების შემთხვევაში, ყლოხებისა და ყვავილების, ადრევე ფოთლის ყენნების ხაყზე, თუმცა ფოთლების მასის შეფაიდება საეით მასასთან თითქმის უსვლელი ხრება (ნახ. 2.71).

მასის გადიდება მთავარწიანობის ხაყზე: აყუმედაციოი ცივი

ეს მცენახე – ყველაზე მაღალგანვითარებული და დიდი ფოხმა – ნახშირბადით თავისი თავის მომახაგებას აწეხიოებს თავისი ხანგძლივი სიოყცილი



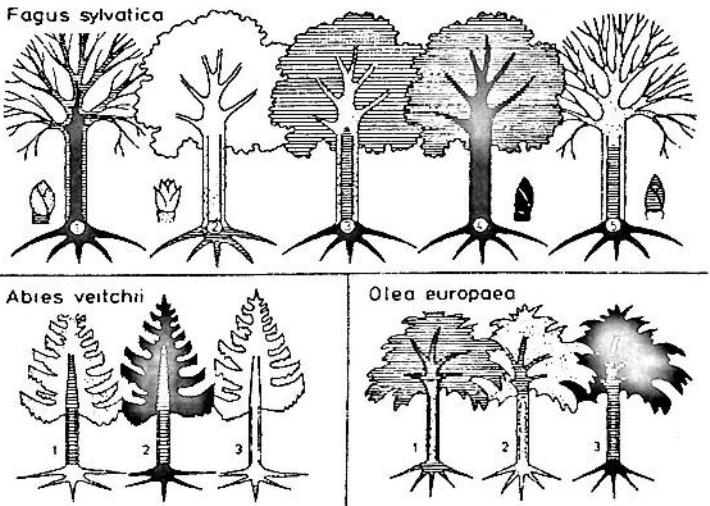
ნახ. 2.72 მთლიანი მშხალი მასის განაწილება მუხის სხვადასხვა ორგანოში (Remezov & Bykova cit. Mitscherlich, 1970 მისჯვით)

უჩიორთან შეწყობით. ასიმილაციების ციფრადგან ხეები ხაჭავენ საყიდენი და სატანსპორტო ქსოვილების ფორმირებისათვის. ამის აუცილებლობა განვიხილავთ ხის აქტიუტუტუტით; ჰეგონებში, სადაც სასანიმლაციო წილი უჩიორი ხანგძლივია, ეს აძლეხ ხეებს გადამწყვეტ უმეუტეუტე უპიპატესობას ბაღამბოვან მცენახუებთან შედარებით, რომლებიც თანდათან იჩიორებთან მათ მიუი.

სიცოცხლის პიუველ წლებში ხის ფოთლების მასა საუთომ მშხალი მასის ნახეუახის შედგენს, მაგამ ხის ზედასთან, მისი ზომების გადგებდასთან უთად ფოთლების მასისა ლეხოსთან თანაფარება იცვლება; ფოთლების მასა უნიშვნელოდ მატელობს მამინ, ხმდესაც მთავარი ლეხომ და ტეუები სელ უეხომ და უეხომ მსხვილებდა და მატელობს წონაში (ნახ. 2.72). ზედასული ხის ფოთლების მასა საუთომ მასის მხლოდ 1-5%-ს შედგენს (იხ. ცხ. 2.15). მათ უნდა მოამახამონ მასალით ხის სხვა ნაწილები, რომელთა წონა ბეუხად აღემატება თვით ფოთლების წონას. შედეგი რომიყ ჰომდეტეუტეობის, ისე ზეღის სიჩახის თანდათანობით შემციხებაში მდგომარეობს.

მუიქნთან მცენახუთა მიუი ხანგძლივი ეხოს განმავლობაში გამომუშავებული შეეუებულობანი ბაღამბოვან სახეობებთან შეუიბში განონანსომიუებლია, ზომეუი ისინი გადანწონთან უდუე დაბალი ჰომდეტეუტეობითა და ასიმილაციების განწილებების გასთულებული ხეხით. ვინაიდან ხე მცენახუები ადვილად უეი შეეუებთან გაეუმოს ცვლილებებს, გაეუმოს შემზღუდეული ფაქტორების გავლენა მათზე უეხომ ძლიეხია, ვიდეუ ბაღამბოვანზე. ამით უნდა აიხნას ის ფაქტი, რომ სეიენის მოქმედებით ხეები უეხომ მადე იღუებთან, ვიდეუ ბაღამბოვანი მცენახუები.

ფოთლომცვენ ხეებში ნახშირწყლების მახავი ცოტა უეხომ ადეუ თავდება, ვიდეუ ფოთლის გამდა დაიწყება; ასიმილაციები მიემაითება უეი უვიტებისავენ, უეხომ გვიან უი წომიჩი ცლიტებისავენ (ნახ. 2.73). სამახავი ნივთიუებების დაახლოებით მესამედი იხაეება ფოთლების გამდაზე, რომლებმაც სელ მადე თავისი წვილი უნდა შეიკანონ სხვა ფოთლების და ცლიტების ფორმირებაში. მოგვიანებით ასიმილაციები უპიპატესად ყვავილებისა და განვითახუადი ნაყოფებისავენ გადაუენება, შემდეგ კამბიუმისავენ და ბოლოს ფესვებსა და ქეიში - ახლანდამომწინი უვიტებისა და სახამებლის სამახავი საცავებში. საყვავილე უვიტების დეუეუენცაყა ჰედელიეება ახამაეკო გაეუგანი და მინაგანი

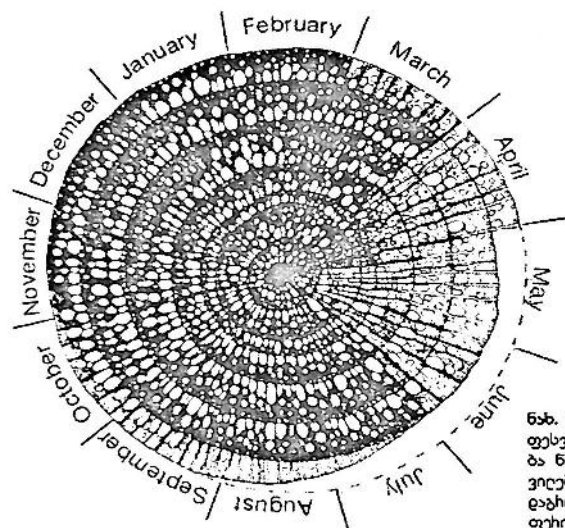


ნახ. 2.73 ხეებში სახამებლის დაგროვების სუბნეჯი ცვალებადობა. *Fagus sylvatica* (ცენტრალური ევროპა): 1 მკვრივი დაგროვება ნაწვევებითა შავი ფეხით; 2 ცივი ხაოვანობა - დამკვირვებელი; მცირე ხაოვანობა - ნეკროტიზირებული დამკვირვებელი; 3 ხაოვანობის მხოლოდ მისი ყვადი. 1 გაზაფხულზე ფოთლების გაშლის წინ; 2 ფოთლების გაშლის შემდეგ; 3 ზამთარში ყინვისას (Gaumann, 1935). *Abies veitchii* (აპონინი): 1 გაზაფხულზე ყვითელების გაშლისას; 2 ზაფხულის ბოლოს; 3 ზამთარში ყინვისას (Kimura 1969). *Olea europaea* (გაბის ტიპის მიდამოები): 1 გაზაფხულზე ყვითელების გაშლისას და ყვავილობისას; 2 ზაფხულის შუა პერიოდში, გვარისას; 3 უკონო ზამთარში ნეკროტიზირებული (Larcher & Thomaser-Thin, 1988)

სივრცით, ახამე აქ გახვეწილ ხოლს ასხელებენ დახრეწილი სახამაგო ნიბთიელები. ზღის პერიოდის დასასხელებისათვის ისინი გადამოძახებდა მეჩქნის ქსოვილებისაყენ და ტყეების ქეჩისაყენ, ლეჩისა და ფესვებისსაყენ, სადაც სახამაგო გადაიღება (ნახ. 2.74). ტიპიურებში და მშხარე ხეგრონებში ხეები წლის განმავლობაში მახაგის დაგროვების ხამენიომე სუბნეჯი პერიოდს გადინან, მაგალითად, ელვის ხე მოთხ ასეთი პერიოდს გადის.

ზომიერი სახაყის მახამენვანე მეჩქნისანი ცვენახეები ახ ივითახებენ ახად ყლიყებს ზამთარის მოსვეების პერიოდის დამთავებისთანაყენ, საწამ უჩი ყიდეყ აქეთ მეჩქნისანი წინა წლის წინვები და ფოთლები. თყ ამინდი ხელსაყილია, ისინი განაგხობენ CO₂-ის შეთვისებას (თუმცა მცირე ხაოვანობით) ზამთარში და აქიე გაზაფხულზე. ხოდეყაყ გაზაფხულზე ყვითეების გაშლა იწყება, ამ ხნიეჩი მიგანოების მიეჩ მთანთქმელმა ნახმიხბადმა შეიძლება დაფახოს მოთხმონილების საყამაგო ელი ნანილი, დანახრეწი ყი შეივება ლეჩობება და ფესვებში ახსებელი მახაგინან. მახამენვანე მეჩქნისანი სახეობები თავინათი ხანგხილივი სასნილიაყოი პერიოდის გამო, ჩვეულებივ, ღმინიხებენ ფოთლომცვენ სახეობებზე, ხადგან გხეილი ზამთარში ან მშხარე ზაფხული ზლედაყს, ამოყებს ზღის

პეჩიონს; მაგ., მთებში, ჩხილოეთის ტყის სახეცელებში ან ხეგონებში, სადაც ხეების ზედან გვადეა ზღუდავს. მხოლოდ იმ ხეგონებში, სადაც ახახელსაყიელი სეზონი ძალიან მკაცრი და ხანგძლივია (სუბარქტიკა, აღმოსავლეთი ციმბიჩი, ნახეხადეაბნოები), ფოთოლმცვენი ხეები და ბუჩქები კვლავ პეელომინანტუჩნი ხეებან.



ნახ. 2.74 *Acer saccharum*-ის ფესვში სახამებლის დატოვება და წლის განმავლობაში, ქსოვილები, სადაც სახამებელია დატოვებული აღნიშნულია შავი ფეხით (Wargo, 1979)

2.4. მცენახეული თანახაზოგადეოების ნახშირბადის ბიჯახტი

2.4.1. მცენახეული საფახის პეეოქსიულობა

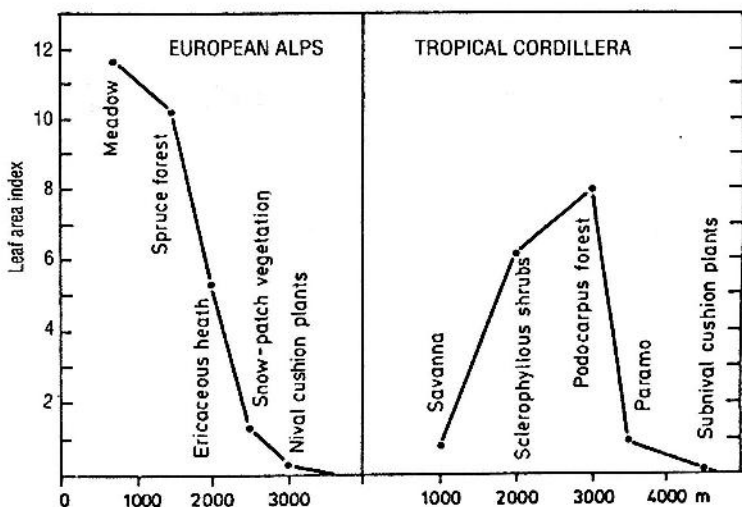
მოცემულ ფახიომბუე ახსებელი მცენახეული საფახის მიეი ნახმოქმნილ მშხიდ ნივთიეებებს მცენახეული თანახაზოგადეოების პიხველადი პეეოქსიუა ეწოდება (PP). პიხველადი პეეოქსიუა მით მუეია, ხაც უფეიო სეეად მთაინთქმება საასინოლაციო ზედპიხის მიეი ექსტინეეიეი სისეემამი გამავალი სინათლის ნაეადი და ხაც ხანგძლივია ეეი, ხომლის განმავლობაში მცენახეის შეიძლება პეეონდეს დაეებოთი გაზთა ცვლა (ასინიდაციეიეი პეეიოლის ხანგძლივობა).

მცენახეული საფახის პეეოქსიუა გამონახება ეეიოს ეეიუეეში მოცემულ ფახიომბუე ახსებელი მცენახეული საფახის მიეი ნახმოქმნილი მშხილი მეეანელი ნიე-

ნახშირბადის მონხარება და მერალი ნივთიერების წარმოქმნა

ცხილი 2.17 მზილი მასის ჰომექტა და ნათესებში მონხარის ალების ინექტა (ნათესებში მონხარის ალების ინექტა გამონახავს მზილი მასის ნიქი ნამაქში ექონომიქუად მნიშვნელიან ნიქს: S - თესლი; F - ნაქოქი; M - მინისხედა მასა; R - მინისქემა დამაქოქე ბელი მხარნობი; W - მუქან; Lieth, 1962; Loomis & Gerakis, 1975; Siren & Silvertsson, 1976; Cooper, 1977; Wolverton & McDonald, 1979; Eagles & Wilson, 1982; Osmond et al., 1982; Schulze, 1982; Jarvis & Leverenz, 1983; Nobel, 1988; Nobel et al., 1992a) (a ნათესებში მონხარის ალების ინექტა = [ექონომიქი გამონახავი/ჰომექტის გამონახავი] X 100; b სასუქებთა და სოქედელიქი მონხექიო)

მუქნაქე	მზილი მასის მუქონმაქი ჰომექტა (ქ მზილი მასა მ ²)	ნათესებში მონხარის ალების ინექტა
	C₄ მუქნაქები	
მუქის ექნამი	6 - 8	0.85 (M)
სონიქი (სუბქომიქებსა და ქომიქებში)	3 - 4	-
სონიქი (ზომიქი საქექელი)	2 - 4	0.4 - 0.5 (S)
<i>Panicum</i> -ის გუქის ქომიქელი ნაქომმაქენელი	4 - 5	0.4 (მ); 0.88 (M)
ცხოველთა საქეები ქომიქელი მუქნაქები	3 - 8	0.85 (M)
	C₃ მახეველოქები	
ბინქი	2 - 5	0.4 - 0.55 (S)
სონიქი	1 - 3	0.25 - 0.45 (S)
ქიქი	* 1.5	0.32 - 0.52 (S)
მელიქს მახეველოქები	2 - 3	0.7 - 0.8 (M)
ქამონის მახეველოქები	5 - 10	-
	პაქონსები	
ელექინა	3	-
სონი	1 - 3	0.3 - 0.35 (S)
ელექი-ბოქქინანები		
<i>Mimihot esculenta</i>	3 - 4	0.7 (R)
მუქის ქახიქი	2 - 3	0.45 - 0.67 (R)
ქაქოქელი	2	0.82 - 0.86 (R)
ბაქაქი	2	-
<i>Helianthus tuberosus</i>	2	0.75 (m)
	პაქები	
სუქის პაქა	2 - 3	-
	ელის სე-მუქნაქები	
<i>Cryptomeria japonica</i>	5.3	0.65 (W)
<i>Pinus radiata</i>	4.6	0.66 (W)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2.8	0.71 (W)
<i>Pinus nigra</i>	2.5	0.46 (W)
<i>Picea abies</i>	2.2	0.61 (W)
<i>Fagus sylvatica</i> (60 ნიქს)	1.3	0.70 (W)
ქინიქი	5	0.6 (W)
ვექიქის პინიქები	3.5 - 4	0.5 (W)
<i>Eucalyptus grandis</i>	4.1	-
<i>Hevea brasiliensis</i>	2.5 - 3.5	-
	CAM მუქნაქები	
ანანასის პანაქეები	2 - 3	-
აქაქები	1 - 2.5 (4b)	-
პაქეები	0.8 - 1.7 (4.5b)	0.2 - 0.35 (F)
	ნელი მუქნაქები და სე-მუქნაქები	
<i>Eichhornia crassipes</i>	15 - 20	-
გამინაქი ნელი სე-მუქნაქები	3.5 - 9	-
სელი სე-მუქნაქები	3 - 5.5	-



ნახ. 2.76 მცენარეული აღებებისა და ვენახების კოეფიციენტის სხვადასხვა მცენარეულ საფეხებში მცენარეულობის ტიპების ფოთლის ფართობის ინდექსი. იქ, სადაც შეესაბამება მცენარეული საფეხი აღნიშნულია ახსნის საფეხი, ანუ ღია მცენარეულობა, ფოთლის ფართობის ინდექსი ძალიან მცირეა (Vareschi, 1951; 1953)

ნახეული საფეხის მხავალი კვალია კვალი კმათვლის.

ფოთლის ფართობის ინდექსი და მცენარეთა სიხშირე (მცენარეული საფეხის ხაზის სიხშირე მარკინგული) ახამახკო თვითონ მნიშვნელოვნად მოქმედებენ ჰიქლექციასზე, ახამდე თვით განიცდის მის გავლენას. ცხ. 2.18-ში მოყვანილია სხვადასხვა მცენარეული თანასაზოგადოებისათვის LAI-ის ყველაზე უფრო და მანასათობელი და ექსტრემალური მნიშვნელობები. ძალიან ხშირ, დაბუჯდ ცყებში LAI-ის გაზიხას 15 მ² მ²-ის ზევით ზღუდავს სინათლის ნაკლებობა. ღია მცენარეული თანასაზოგადოებებში, სადაც ნიადაგი მნიხი, ქვიანი, ძალიან მშხალი, ცივი ან მღამეა, LAI მცირდება მინიმალური სიღრმეზე, მაგამ ამ შემთხვევაში, შემცირება ძიხითადად მცენარეული საფეხის სიხშირის დაცემით ახის განვიხობებელი (ნახ. 2.76).

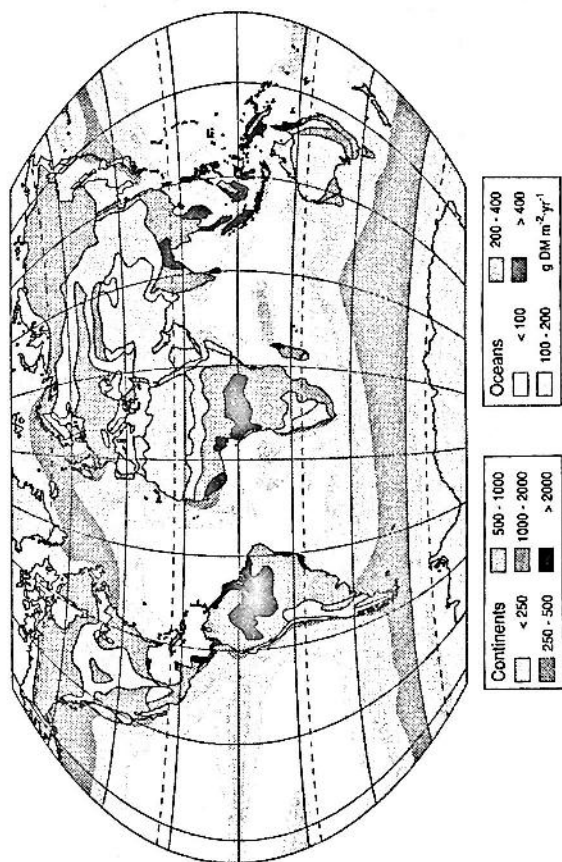
LAI-სა და მცენარეული საფეხის ჰიქლექციას შიხის ახებელი დამოკიდებულების მსგავსია დამოკიდებულება ამ უკანასკნელსა და მინის ზედაპირის 1 მ²-ზე მოსულ ქლოროფილის ხამდენობას შიხის (ნხ. ცხ. 2.18). წყლის მასის ფოტოსინთეზზე აქტიური შიქების უთიქთგადაფეხვის ხაზისხის დანახასათობედად განსაზღვრავენ წყლის ზედაპირის 1 მ²-ის ქვეშ წყლის სვეტში მცხოვრებ ჰდან-ქკონში ქლოროფილის შემცველობას. წყლის ზედაპირის უთიქულზე ქლოროფილის სიმკვირვის განსაზომად სპე ქსიქიქი ანალიზის გამოყენება (თუ ცნობილია ახლო ინფიქნიტი/ნიტილი თანაფეხობა) ოქენეთა უხამაზახი ფეხობების ჰოტენ-ციური ჰიქლექციულობის განსაზღვრის შესაძლებლობას იძლევა.

ტბილი 2.18 წლიური ნაკრავიდან ჰიმოქსიკოზის, ფოთლის ფაჩობის ინდექსი და ჭოხიფილის მუშაველობის სებასტეა ბოში (Whittaker & Likens, 1975; Ajtay et al., 1979; Schulze, 1982)

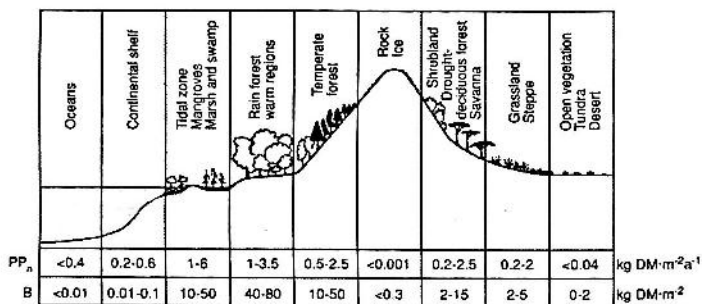
ბოში	ფაჩობი (106 კმ ²)	ინტეჴიტი (პმ მ ²)	საშუალო (პმ მ ²)	ბოლი ფაჩობის (10180-მ ²)	ინტეჴიტი (მმ ²)	ჴეჴიბა სიღჴე ბილი (მმ ²)	ჭოხიფილის საშუალო ჴინტეჴიტი (ტ. მ ²)
ჴონტეჴი	149.0		0.78	117.5		4.3	1.5
ჴონტეჴი	17.0	1 - 3.5	2.2	37.4	6 - 16	8	3.0
ჴონტეჴი ნიშანი აქეჴი	7.5	1.6 - 2.5	1.6	12.0		5	2.5
სეჴიფილი ფოთლმჴეჴი აქეჴი	7.0	0.4 - 2.5	1.2	8.4	3 - 12	5	2.0
ბოშიტი საჴეჴის ფოთლმჴეჴი აქეჴი	5.0	1 - 2.5	1.3	6.5	5 - 14	12	3.5
ბოშიტი საჴეჴის მახარბეჴე აქეჴი	12.0	0.2 - 1.5	0.8	9.6	7 - 15	12	3.0
ბოშიტი აქეჴი							
ბოშიტი ბუნბი და სეჴიფილი	8.5	0.3 - 1.5	0.7	6.0	4 - 12	4	1.6
ბუნბი	15.0	0.2 - 2	0.9	13.5	1 - 5	4	1.5
საჴანა	9.0	0.2 - 1.5	0.6	5.4		3.6	1.3
ბუნბი და სეჴი	8.0	0.01 - 0.4	0.14	1.1	0.5 - 2.5	2	0.5
ბუნბი	18.0	0.01 - 0.3	0.9	1.6		1	0.5
ბუნბიანი ჴეჴი	24.0	0 - 0.01	0.003	0.07		0.05	0.02
ბუნბი და სეჴი ჴეჴი	14.0	0.1 - 4	0.65	9.1	4 - 12	4	1.5
საჴეჴიანი ჴეჴი ნაჴეჴი	2.0	1 - 6	0.3	6.0		7	3.0
ბუნბი და ჴეჴიანი ჴეჴი		0.1 - 1.5	0.4	0.8			0.2
ბუნბი	361.0	0.155	55.0			0.05	
ბუნბი	332.0	0.005-0.4	0.125	41.5			0.03
სეჴიფილი ნაჴეჴის აბსეჴის ბონა	0.4	0.4 - 1	0.5	0.2			0.3
საჴეჴიანი ბონა	26.6	0.2 - 0.6	0.36	9.6			0.2
ბუნბიანი და სეჴიფილი ბონა	0.6	0.5 - 4	2.5	1.6			2.0
ბუნბიანი და სეჴიფილი ნაჴეჴი	1.4	0.2 - 4	1.5	2.1			1.0
ბუნბიანი	510.0		0.336	172.5			0.48



ნახ. 2.78ა მსოფლიოს მსოფლიო ნახშირბადის მოხმარების (ტონაში) გლობალური რაოდენობის პროცენტული წილები. Lieth, 1972). საუბრა-
 ცო პუბლიკაციაში ნახშირბადის მოხმარების გლობალური რაოდენობის პროცენტული წილები. Uchijima & Seino (1987); მსოფლიოს
 მსოფლიო საფარის ფორმირების შესახებ წილები. Terjung et al. (1976) და Woodward & Smith (1994)



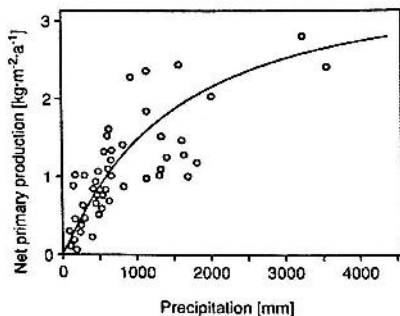
ნახ. 2.78ს ოკეანეების წლიური წყალში ჰორეალური შიშვსეულობა (ბი მშხლი მასა შშ წელიწადში) (Hsieh et al. გამეშვ მონაცე.)



ნახ. 2.79 ედამონის სხვადასხვა ბიომში წლიური ნეტო პირველადი პროდუქციობა (PP_n) და ფიტომასის ხაზგენობა (B) (Odum, 1971; გამოყენებულია ახეთვე სხვა ავტორების მონაცემები: Bazilevitch & Rodin, 1971; Whittaker & Likens, 1973; Ajtay et al., 1979)

ლობას (ზღვის ხანმოკლე პეიზიში განვიხილავთ სიცივით; ცივი ზაფხულით). ცივი ზღვებში საკვები ნივთიერების ნაყლებობაა, ჰოლესების სიხარულს - პროდუქციობას ზღვრავს ახსაკმახისი სინათლე (იხ. ნახ. 2.78).

მცენახვთა გაშენება და უელტვაცია ჰაზარტების სანიანალმდგომი ღონისძიებებთან კომბინაციით საშუალებას იძლევა მივიღოთ იმაზე ბევრად უფრო მაღალი პირველადი პროდუქცია, ვიდრე დამახასიათებელია გაჩვეული ადგილის ბუნებრივი მცენახველი თანასაზოგადოებებისათვის. მშხალი მასალის ყველაზე მაღალი პროდუქცია მიღებულია ე.წ. უელტული ტანებში (სპეციალური უზრუნველყოფის) განხილვი წყარმცენახვისაგან - დაახლოებით 10 კგ მ²·ა⁻¹ [115]. სმედითის მცენახვებში (ხეების ჩათვლით) ბიომასის წლიური პროდუქცია შეიძლება გაიზარდოს ორჯერ,



ნახ. 2.80 კავშირი საშუალო წლიური ნეტო პირველადი პროდუქციობასა და წლიურ ნალექებს შორის (Lieth, 1975a)

ნოქმადეი, ბუნებრივ მარჯვენებლებთან შედარებით, ისეთი სპეციალური ღონისძიებების საშუალებით, რომელიცაა ზღვის ყოველი ფაზისათვის საჭირო მოხერხება თუ ნივთიერების განყოფილება. მიუხედავად ამისა, სასოფლო-სამეურნეო ეკოლოგიის საშუალო მოსავალი ვეი-ვეიზობით ჩრება უფრო დაბალი, ვიდრე შეიძლება მიღწეულ იქნეს, უმთავრესად ფაქტობის ექსტენსიური და ახა ინტენსიური გამოყენების, ბუნებრივი ჰომოქლორების ვეიზობის ახასხელი გამოყენებისა და ევაგისი თესლების თესვის გამო.

ბომბასის დიდი გამოსავალი საშუალებას იძლევა გამოვიყენოთ განსაკუთრებით მაღალი ჰომოქლორების მქონე მცენარეები, ნედლი მასისა და ბომბევიგის მდმივ, ხანგდცივ წყახმე; თუმცა, ხშირად მთელი ჰომოქლორები მასის გამოყენება ვეი ხეხდება. თესლების შემთხვევაში გამოიყენება საერთო მშხალი ნივთიერების (მოსავლიანობის ინდექსი) 30-60%, მწვანე მასისა - 85%, მექნისა - 50-70% (იხ. ცხ. 2.17). ეკოლოგი მცენარეთა ჰომოქლორების გახეცის ყველა მცდელობისა უნდა გვახსოვდეს, რომ ინტენსიური ეკოლოგია (გამწვანება) განუხეილად მოითხოვს ტექნიკური საშუალებებისა და ენევიგის დიდ დანახავებს. თუ გამოვიტვიტოთ ჰომოქლორის ახებითი გადებებისათვის აუცილებელი დანახავების უფექტიზობას (ენევიგის დანახავი მთლებელი გამოსაყენებლად ვახგისი ბომბასის ენევიგის ეითულებუ გადაანგახიშებით), აღმორწდება, რომ ფევიმეილ მექნეობაში გამოყენებული ჰომოქლორები მეთოდები 50-ვეი ეკოლოგია, მამინ ხმელსაც თანამევიმევი სასოფლო-სამეურნეო მეთოდები - მხოლოდ 2,5-ვეი. ასე რომ, მახთარია ამგამად ბომბასის ჰომოქლორთა ფაქტობის ეითულებუ გაყილებით მეტი, ვიდრე ძველ დროში, მაგამად დანახავები იხდება გაყილებით უფრო მნიშვნელოვნად და ხნაფად.

2.4.3. მატნაქით თანასაზოგადოებების ნახშირბადის ბიჯატი

2.4.3.1. ბიჯტი-ჰომოქლორ და მატნაქით თანასაზოგადოების სჯიტი

მცენარეთა თანასაზოგადოების ბიჯტი-ჰომოქლორ ჰომოქლორ (PP_b) უშუალოდ ჰიხდაჰი ვეი გაიზომება: მიხალებითი გამოთვლა მოიცავს მცენარეთა თანასაზოგადოების ნეტო-ჰომოქლორ ჰომოქლორის (PP_n) ანუ ჰომოქლორ ჰომოქლორის გამოსავლისა და სენტივის (ΣR) განსაზღვრვას:

$$PP_b = PP_n + \Sigma R \quad (2.20)$$

სენტივის „მიმინაჰე დანახავებს“ გამოსაყენებ ჰომოქლორებში ან ათობით ნილებში. ბაღახოვან მცენარეთა თანასაზოგადოებები სენტივაზე ხაჰვან მთანტიმელი ნახშირბადის 20-50%, ყვეები და ჯუჯა ბექნაჰეობი, რომელსაც ფოტოსინთეზიხად აქტიური მასა შედარებით დიდი აქვთ, ზომიერი ზონაში - 40-60%, თბილ და ტენიან ტიპიებში ეი - დახალებით 70% (ცხ. 2.19).

2.4.3.2 ნეტო-პროდუქტიული პროდუქციის ბაიომასა

ნეტო-პროდუქტიული პროდუქტის გამოყოფა მოხარული ნივთიერების ასაშენებლად, ხომლის ნაწილი იკავდება, ხაც წლის განმავლობაში ქმნის ჩამოყვანილ საფენს (L), ხომლი ნაწილი კი გამოყოფნა უმსხვილესების მიუხ (გაიმოვება) (G). დაჩრდილი ნეტო-გამოსავალი ხმაილება ნიადგის ფაქტობის უთიუეზე ახსებელი ფიკომასის გაზხდას (ბიომასის გაზხდა = + ΔB), უკლოგიური პროდუქტის განყოლება აღწხის ნახშირბადის ნამაყის განაწილება:

$$PP_n = \Delta B + L + G \tag{2.21}$$

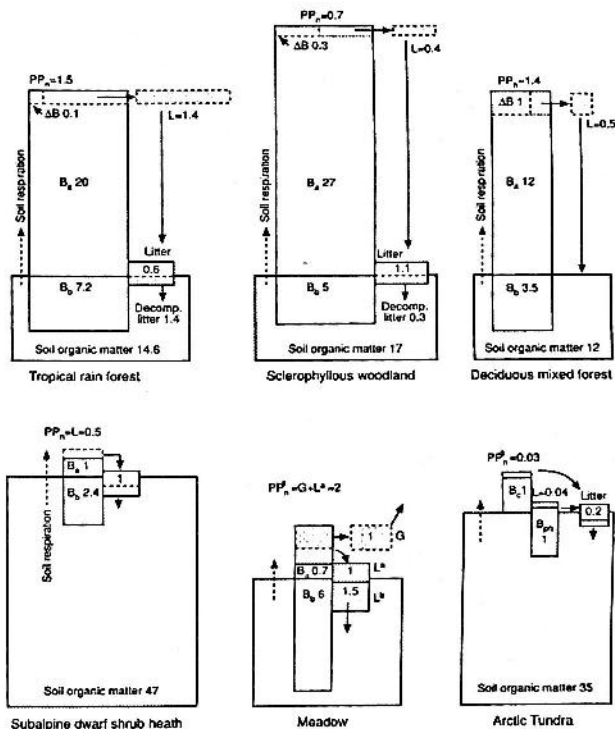
პროდუქტის ამ განყოლებაში ყველა სიდიდე, ე.ი. ბიომასის ცვლილება, დაჩრ-ნები, მომხმარებლის მიუხ გამოყოფნებელი ნაწილი შეიძლება უშუალოდ განისაზღ-ხოს; მათი უამი ნახიმადგენს საზომს, ხომელსაც ჩვეულებივ იყენებენ ნეტო-პროდუქტიული პროდუქტიულობის გამოსახვაად (გამოსახიუმების მაგალითი იხ. ცხი. 2.19). ბუნებივ ფიკოცენოზებში ყველა უმსხვილესების გაზომვა ადვილი ახ ახის; ასე, ყველებსა და ხმელითის სხვა შიავალიაქსიანდი მცენაქული თანახაზოგდობი-სათვის პროდუქტის მაქვენებელი ვახადით უნდა შეიჩრეს, თუ იხინი განსაზღ-ხელნი ახ იქნებთან იმავე ეხის სხვა ხინვე ხეხიით.

წლიური წინდა პროდუქტიული პროდუქტის ფაქტისა (წილი), ნახიმადგენილი L და G დანაქაქით, უკოსისცემის მცენაქულიობის ნახიმადგენის ბადაწის თვალახ-ხისით უჩიკიუეე ფაქტის ნახიმადგენს (ნახ. 2.81). წლიური ნახრენების პროდუ-ქტა (დექიტიის ანე ჩამონაყვენი მევეაქი მასის, ხაც ქმნის საფენს) უფიო მალა-

ცხილი 2.19 ცყის პროდუქტიულობა და მოხარული მშიადი მასის ვახვა (წლიური ბადაწის) (ყველა მონაყეში მოყვანილია კე შ²-ზე; a Mar-Moller et al., 1954; b Kira et al., 1964; Yoda, 1967; დეაქული მონაყეზები ხომიუი სახაყის წინვოვანი ყვეების წლიური ბადაწის იხ. Vogt, 1991)

პროდუქტი	60 წლიანი ნივრნაქი ყვე დანა		წვიმარნი ყვე ქიმიკული კალიბრი	
	ΔB	% PP _g	ΔB	% PP _g
LAI	5.6		11.4	
ფოტოების წლიური მაყება	0		0.003	
ლუქიების წლიური მაყება	0.53		0.89	
ფესვების წლიური მაყება	0.16		0.02	
ვამი:	0.69	35	0.313	2
საფენის წლიური მაყება ფოტოების ხახვზე	0.27		1.2	
საფენის წლიური მაყება ლუქიების ხახვზე	0.1		1.33	
საფენის წლიური მაყება ფესვების ხახვზე	0.02		0.02	
ვამი:	0.39	20	2.55	20
PP _n = ΔB (ბიომასა) + L (საფენი)	1.08	55	2.86	22
ფოტოების სუნთქვაზე წლიური დანაქაქი	0.46		6.01	
ლუქიების სუნთქვაზე წლიური დანაქაქი	0.35		3.29	
ფესვების სუნთქვაზე წლიური დანაქაქი	0.07		0.59	
ვამი:	0.88	45	9.89	78
PP _g = PP _n + ΔR	1.96	100	12.75	100
CU _{PP} = (PP _n + ΔR) / ΔR	2.23		1.29	

ლია ტიპიური ტყეებში, სადაც შეადგენს საშუალოდ 25 გ მ²ა⁻¹ (თუმცა სამხეთი აზიის ნეიტრალ ტყეებში, იგი შეიძლება იყოს 1,5 გმ²ა⁻¹) [1, 175]. ჩატეტილი მცენარეული ფოტოსინთეზის უმჯავლესობაში, ხოლო იყვანა მაგალითად, ზომიერი სახეცის ტყეები და ველები, მარინი, მანგიისებრი მცენარეულობა, უკუა ბურქნაში,



ნახ. 2.81 ბორომასის მახავი და მშაილი მიჯანული ნეოთიეების მიმოცვლა: პუიტი-იიყოს ტიპიური პიხვლე ნეიტრალ ტყეში (Odum & Pigeon, 1970), სამხეთ საფხანეთის მახავმწვანე ფოთლოვან ტყეში (Rapp, 1971), ბეღიის შუილე ფოთლოვან ტყეში (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1970), აიპეში უკუა ბურქნაის თანასაზომბარეობაში (Larcher, 1977; Schmidt, 1977), მოხავაში წივანან მდელზე (Rychonovska, 1979) და ანადის ატყეულ ტენესში (Bliss, 1975). მახავთხელებში: მიჯანული მშაილი ნეოთიეების მახავი (გ მ²); დამტეხული ახეები და წყვეტილი სახეობით შემო-სახეული მახავთხელები: მშაილი მასის ნეოთი მიმოცვლა (გ მ² წელიწადი⁻¹); B_p მიწისზედა ბორომასა; B_s მიწისქვეშა ბორომასა; B_c კლიტოტეების ბორომასა; B_{ph} ტენესის ფანეოტეების ბორომასა; PP_n ნეოთი პიხვლედი პიხვლეულობა; PP_n^a მიწისზედა ნეოთი პიხვლედი პიხვლეულობა; ΔB ბორომასის ნეოთი მახავა; L მშაილი მასის ნეოთი უახვა დეტილის სახით; L^a დეტილის სახით მიწისზედა მასის დანახავები; L^u დეტილის სახით მიწისქვეშა მასის დანახავები; G მშაილი მასის ნეოთი დანახავები მოვებაზე

იმედსაც მცენახური საფაისი ზედა უცემა ნელამდე ბომბასის განმეორებდენი დანაჯაგებონს გამო, ხაც ბაღახონსმჭამელთა ძოვებონსა ან ზამთასში თავონს საფაისომელებელი ნაწილებონს მოყონვით შეიძლება იყოს განვიხომებელი (იხ. აღუვიხი ურუა ბუჩქნახი ნახ. 2.81-ზე), ბომბასა ხრება საყმამდე მუღმევი მჩაჯელი წელს განმავლობაში - მაგჩამ ამ შემთხვევაში ეს ახონს გახე ფაქტოთს მოქმედებონს შეეგო.

მეღელი და სხვა ბაღახოვანი თანასაზოგადოებანი

ჰიმედუქელი ჰუიომონს განმავლობაში ადგილი აქვს ფიკომასონს სწიხად გაზხედს, მაგჩამ იმავე გროს ყროსებონსა და ფესვებონს ნაწილი უვდება და მოხმამაჰება კონსუმენცებონს მიეხ. ბაღახოვან თანასაზოგადოებებში ΔB მუხეყომბს ნელთან ახროს. მშიად ხეგრონებში ცვადი ნაღუებით უთოეითომდევერო წლებონს მანძილზე ΔB იცვლება საყმამდე დიდ დადებით და უახლოვით მანვერებლებს შოხონს, მაგჩამ მჩაჯელი წელს საშუალო სიდიდე ყოველთვის მანცე დაახლოებით წელს ცოლი ხრება. ბაღახოვან თანასაზოგადოებებში ბუნებოივი განვითახებონსა ზეღონს სუზონონს ბოლოსათვის ფოთლები ყვითლებდა და ხმება, ყროსებონს და ფესვებონს ნაწილი ეი სცილებდა მცენახუს. სტუებში ეს დანაჯაგები ბუჯხად მეტოა, ვიდეჟ მთელი წელს განმავლობაში ფოხმეიხებელი ფიკომასონს ნახეჯახი, უდაბონს მცენახუდე თანასაზოგადოებებში ეი, ხომლებოც ძოხოთადადე უფემეიხელი სახეომბონსაგან შეეგება, მათი შეიძლება 60-100% შეადგინონ [137]. მეღეოებსა და საძოვებზე, სადაც ხეგუდახელი მთებით სცილებდა მეღელი სელონონს მანძილზე დაგხოვილი ფიკომასონს დიდი ნაწილი, G-ს სიდიდემ შეიძლება გადააქახროს "ს (იხ. ნახ. 2.81). იმედსაც მცენახე იძოვება, ის ვეჟი ეიდეჟ სიხელი ფიკომასონთუხეი აქევიომბონს სტედაონსა; უზომო ძოვება (მომმახება G > ნეკო-ჰიმედუქეონს ნახეჯახზე) საფოთონს წინაშე აყენებონს თანასაზოგადოებონს ახსებომბას. მეოხე მხიოვ, იმედსაც ზეღონს სუზონი თავდება, მთელი მინონსუდა ბომბასა უვდება ვეგეცაციონსათვის ხაიმი საფოთონს გახემეც.

ბაღახონს ჰომედევი

წყადში ნეკო-ჰივდეადი ჰიმედუქეონს ჰიხვედ გამოვირნებას უფოტოეჟი (ჯახად განათებულ) ზონაში უმთავხესად, სიცილებონს მოეღე ჰუიომონს მქონე წყად-მცენახეთა ხაღენმობონს ზედა ნახმოადგენს. თანასაზოგადოებში ნევითეებონს ეს ნამეივი მომმამაჰებელთა მთელი გუნელს გამოყვებას ემსახეება; G მალეოა, საშუალო მომმამაჰება ნეკო-ჰივდეადი ჰიმედუქეონს 2/3-ს ვეღონს. დანაჯაგები ნახრებონს სახით შეიძლება ნაღები იყოს, მაგჩამ მათი დანაჯაგებება ხოელია. ფიკომასონს შემთხვევაში დანაჯაგე შეეგება იმ უხელებონსაგან, ხომლებოც იძიება კომპენსაციეი სიდიდეზე დაბლა სიმძიმონს ძაღონს, ან წელს ნაჯეღონს გავლენით. ჩადიხვის სიჩქარე დამოკიდებელია მუგანონს ზომაზე, ფოხმასა და წონაზე, აგეოთვე წელს მოძამობასა და მონს ცემეუჯახეჯახზე. ცოვ წელებში, 60C-ზე, წყადმცენახეთა უმეტესობა იძიება დლე-ლამეში 3 მონს სიჩქარით; 20⁰C-ზე ისინი იძიებონსა მხეჟი უფო სწიხადე. წელს ეკონსეგებონსათვის დამახასიათებელია ჰიმედუქელი ზეღონსა და ჰიოტეჟოხელი ფაზებონს თანემიდევერეი გავლა (შეადეჟით თანემიდევერეომბას ხმეღეღონს ეკონსეგებებში). აქაც, სათიბი მეღეოებონსა და საძოვებონს მსგავსად, დანაჯაგებონს დიდი წელი "ძოვებაზე" მღონს. ამგვახად, წელს ეკონსეგებებში G ≥ L, ხოლო მათი ვამი მეტოა ΔB-ზე.

ღობისათვის ფოტოსინთეზის სხედი ეფექტიანობა დაახლოებით 24%-ია; C₃ მცენარეთა ფოტოსინთეზის ეი – დაახლოებით 14%. ბუნებრივ გაჯემო პირობებში, CO₂-ის მარიმიტიკიზებული შემცველობის გამო, მუშაველი პიროვნები ღობისათვის ფოტოსინთეზის მხიდან. ბიუტო-ფოტოსინტეზისთვის RUE მუხეუმბს 8-10 %-ს მშიის. სუნთქვაზე დანაჯაჰების გამოყლების შემდეგ, ნუტო-ფოტოსინტეზის RUE შადგენს ბიუტო-ფოტოსინტეზის 1/3-დან 1/2-მდე (ცხ. 2.20).

2.5.2 ენჯიბიის შემსველობა მსენჯიუცი მახიიანი

ენჯიგია, ხმმენსაც გამომშევებს ფიკომასა, შიიძლება განსახლუხუდ იქნეს დამასსათებელი ნიშუშების ჯალშიმუტეხით. ნაცსამოყლებელი მშიადი ნივთიუება შიიყავს 15-35 კჯ გი-1, თუმიცა უფიო ხშიხად ეს მარვენებელი უხი გიამ მშიად მიგანელ ნივთიუებაზე გადანგაჰიშებით უეხის 19-20 კჯ გი-1. ხაც უფიო მალაღია ნივთიუებაში ნახშიხბადის შემცველობა, შით შუტია შისი ენჯიგია; მცენახისათვის უმნიშვნელივანეს ნივთიუებაბს ნახშიადგენს ნახშიხბადის ძალიან მალაღი შემცველობის შქონე ღიპიღები, ღიგნიინ და ხიგი მუოხადი შუტაბოღიზმის პიოდექებინსა, ხიგოშიიყა, მადალითად, იზოპიენოიდები და შათი ნახშირებლები (ცხ. 2.21). ამგვახად, სადაც ახ უნდა იყოს ღუალირებული ეს ნივთიუებაბი, მადალითად, სუენიომოხუელ ან ფისის შემცველ ფოტლებში, ღიგნიინიხიუებელ მიგანოუბსა თუ ღიპიღებით მიღახი თესლებში, იქ ყოველთვის იქნება ენჯიგის საშუალოზე უფიო ღიღი ხაოდეწობა.

მშიად მასაღამი ენჯიგის შემცველობას განსახლუხავს შიმდეგი ძიხითადი ფაქტორები (ნახ. 2.82): მცენახის მიგანისხაცის ღონე, სასიოყსებო ფიშია და გენეტიკუხად განიიხობებული ქიმიუი ნიშან-თვისებაბი. მუიქნაინი მცენახები ენჯიგით უფიო მიღახინ ახიან, ვიღე ბადახოვებნი. ხიგოშიყ ნესი, ნყის მცენახები შიიყავენ ნაელებ ენჯიგის ხმდეღის მცენახუებთან შედახებით; უხითუჰიედიანი მიგანისმები უფიო მიღახია ენჯიგით, ვიღე ფოტოღიანი თაღფიუტბი; ნინეოვანთა ფიკომასა, ჩველებიივ, შიიყავს უფიო შუტ ენჯიგის, ვიღე

ცხილი 2.21 ენჯიგის შემსველობა მცენახის სხვადასხვა სუნსკანყათში (Paine, 1971; Lieth, 1975b)

სუნსკანყა	ენჯიგის შემსველობა (კჯბი ⁻¹)
შიუენმეავა	2.9
ჯლიყინი	8.7
მალაღის შუავა	10.0
პიიუვაციის შუავა	13.2
ჯლეუობა	15.5
პოღიგლეუონაეტი	17.6
ყიღები	23.0
ღიგნიინი	26.4
ცხიშები	38.9
ყუპუნებნი	46.9

ღვ უფრო ნაყებს ახ აღმაცება (ნახ. 2.83).

ამჟამად, ღდამინის ფიგომასაში დამაჩაგებული ენეჩია (~30 . 1021 J) დაახლოებით იგივე მოცელობისაა, ჩაც ქანახშირის, ბუნეხივი გაზისა და ნავთობის ცნობილ ჩუნეჩუნეხეში ეხთად აღებული (~25 . 1021 J). ყოველწილუად ფოტოსინტეზის ჰოცესის მეშვეობით მახაგდება თითქმის 10-ჯეი მეტი ენეჩია, ვიდე ელვისათვის მოიხმარება მთელ მსოფლიოში. თუმცა, ფიგომასის, ჩოგოჩ ენეჩიის ძიხითად ნყახოს, გამოყენება შეიძლება მხოლოდ განსაყუთიხულ ჰიხობებში და მხოლოდ ღოკადუი, განსაზღვიელ ფახელებში – შესაძლო მოგებისა და დანაჯაჩების გუდანსითი განსჯის შემდეგ. სტუები, ჟახსტელი მღვიმეები და ედაბნოები მეყველებს საუენეების მანძილზე ფიგომასის ექსტენსივი მოხმარების ჟახოფით შედეგებზე.

ფოტოსინთეზის დახის მომავდ გამოყვევათა ეხთ-ეხით მთავარი ამოცანა იქნება ფოტოსინთეზის ფოტოქიმივი ჰოცესების გამოყვნა ენეჩიის მომხმარებელი მეოხადი ჰოცესებისაგან, ჩომელთა საბოლოო შედეგია ბიომასის ნახმოქმნა და, ჩომლები ენეჩიის ნყახოდ იყენებენ ქლოჩოპდასტების (ან ნყადმცენაჩეებისა და ფოტოაჯოტოფილელი ბაქტერიების) მიეი ჰოლუციხებულ ნყადბადს ენეჩიის ენივეჩსადეი ნყახოს შესაქმნელად.

3.1.2 ნიდაბში იონების აღმოჩენა და სვლა

თიხის უკლოდები ნაწილაკები და ჰუმინური ნივთიერებები თავიანთი ზედაპირული ელექტრული მუხტის წყალბით იზიდავენ იონებსა და დიპოლური მოლეკულებს და ნაწილობრივ შეკრებიან მათ (იხ. ცხ. 1.2). ამიტომ ნიდაბის უკლოდები მოქმედებენ ხომალცის ნივთიერებაზე. მათი მიმოცვლის უნაღი დამოკიდებულია აქტიური ზედაპირზე, ხომალცი, მაგალითად, თიხის მინერალი მონტმორილიონის აქვს 600-800 მ²·კგ⁻¹, ხოლო ჰუმინური ნივთიერებას – 700 მ²·კგ⁻¹ და მეტი. თიხის მინერალებსა და ჰუმინური ნივთიერებებს გააჩნიათ ქაზი უსიყვითლო მუხტი. ამიტომ ისინი, უპიჯველს ყოვლისა, იზიდავენ კათიონებს. ამასთან ერთად, ახის ატვირთვით დადებითად დატვირთული უბნებიც, სადაც შესაძლებელია ანიონების მიკრთება. თუმცა, აღმოჩენისა შეტნიდად ხდება კათიონებისა, ხომალცის წესი, უკრთესად მიიზიდავს მაღალვალენტიანი იონები. მაგალითად, Ca²⁺ მიიზიდავს უკრთ, ვიხე K⁺; თუ ერთი და იგივე ვალენტიონის იონებია, მაშინ უკრთ მიიზიდავს ნაკლებად ჰიფიკრთული იონები ანუ ისინი, ხომალცის წყლის უფრო თხელი გახის აკრთვით. ამ სიხშირული ბმების წყალბით, იონები დიდი ხომალცობით გრთვება წყლით გრთვივებელ ნიხისა და ჰუმინური ნივთიერებებზე.

იონების შიე ერთგვარი „შეამავალი“ მყარი ნიდაბის ფაზასა და ნიდაბის ხსნის შიხის. თუ ნიდაბის ხსნის უმაცება ან აკრება ხომალცი იონი, მაშინ ადგილი აქვს მიმოცვლით ჰიყვს. ამავ დროს, უფრო მყარად აღმოჩენილი იონები უკლოდის მიეე შეკად მიიზიდავს და მისი ზედაპირიდან გამოიკრება ნაკლებად სიხშირული იონები. კათიონებში სიხშირების ბმის ძალა უკრბელობს შემდეგი მიმართულებით: Al³⁺ - Ca²⁺ - Mg²⁺ - NH⁴⁺ - K⁺ - Na⁺; ხოლო ანიონებში: PO₄³⁻ - SO₄²⁻ - NO₃⁻ - Cl⁻. მძიმე შეკრების იონებიც აღმოჩენილიან, თუმცა მხოლოდ შეკად მყიე ხომალცობით.

იონების სიხშირული ბმის აქვს ხომალცობით დადებითი მხაე: გამოქრისა და ჰუმინის დაშლის შემდეგ გამოთავისუფლებული საკრები ნივთიერებები ახ იყრბება და დყვლია გამოიყვსისაგან; ნიდაბის ხსნის უსიყვნილია ხრება დაბალი და განონანსიხიებული და ამიტომ, უკრბებსა და ნიდაბის მიგანიზმებს ახ აქვთ მსმოსეი დყვირთვები, თუმცა საჭიომისამებში იონები უკრბებსაშვის ადვილად ხეღმისანგრომა.

ნიდაბის უკლოდებს, ხსნისა და ნიდაბში მინერალური ნივთიერებათა მხაგს შიხის ახებობს საემად ხოელი მოძრავი ნონანსიომის კრშიი, ხომალცის, იმავეოუდად, ადამყრეი გახდამნის უნაიე გააჩნია და მონოდებულია მყენაის მინერალური ნივთიერებით უყვეტი მომხაგებისაგან.

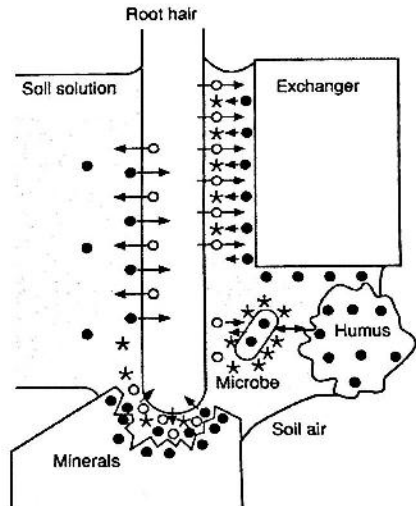
3.2 მინერალური ნივთიერებების შემოწმება

წყლის მყენაეები საკრებ ნივთიერებებს ილებენ მთელი თავისი ზედაპირით, მაშინ ხოცა ხმეღთის მყენაეებში ეს სიყვირება უკრვთა სისყმის შემკობით, ხაც უკრვის ერთ-ერთი უმთავრული უნქიონა (სუბსტრატზე დამაგებათან ერთად). მინერალური ნივთიერებათა მხოლოდ ძალიან მყიე ნაწილი ხვება მყენაეში უეის ზედაპირის გავით.

3.2.1 საკვები ნივთიერებების შთანთქმა ნიადაგიდან

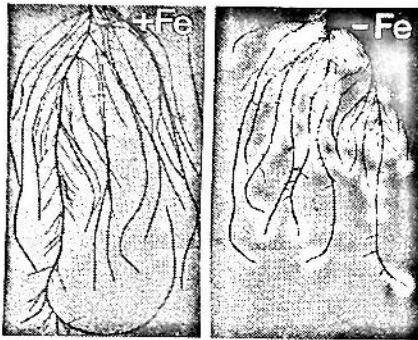
ფესვი ნიადაგიდან იღებს საკვებ ნივთიერებებს სხვადასხვა ხეხით. ეს მუქანისებები ნაჩვენებია ნახ. 3.1-ზე:

1. იონების შთანთქმა ნიადაგის სხნაიდან. ეს იონები ავრიად ხელმისაწვდომია, მაგამ ვინაიდან ნიადაგის სხნაისი უმცირესიდან მეტად დაბალია, ისეთი იონების შემცველობა, როგორცაა SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} მცირეა – 2-5 mM, NO_3^- -ისა – 5-10 mM, K^+ – 1-2 mM და PO_4^{3-} – 4 μ M-მდე;
2. სოხბიხეული იონების მიმოცვლითი შთანთქმა. სუნთქვის შედეგად ფესვი გამოყოფს H^+ და HCO_3^- იონებს, ხაც ხელს უწყობს იონების მომოცვლას ფესვსა და თიხნაი და ჰუმუსოვან ნაწილაკებს შოიხს. ამ უჯანასყენელთაგან ფესვი H^+ და HCO_3^- იონების ნაცვად იღებს საჭიომ ნივთიერებებს (ნახ. 3.2);
3. ქიმიუად ბმული საკვები ნივთიერებების მობილიზაცია. ეს ხმციუდებია H^+ იონებისა და რიგანული მფავების გამოყოფის საშუალებით. მინეაღუ-ლი უჯების ქიმიუად ბმული უღემეცები უწინაიუსად მძიმე მეტალებია, რმღებოც გამოთავისუფლებიან და გააღიან ხელაუქი ნაიხთებში (ნახ. 3.3 და 3.4). მეტალოხედაკები სანყის მდგომაიუმბას აი უბიუნებიან. ისინი ავრიად შთანთქმებიან ფესვების შიუქი. H^+ იონებისა და მფავების გამოყოფა დამოკილებულია სუნთქვის ინტენსიუმბაზე და შესაბამისად, ფესვების უანგბადით მომაიგებაზე, ნახშიბაღაზე და ტემპეიატეიაზე.



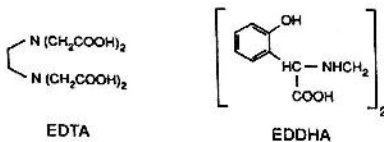
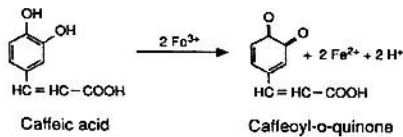
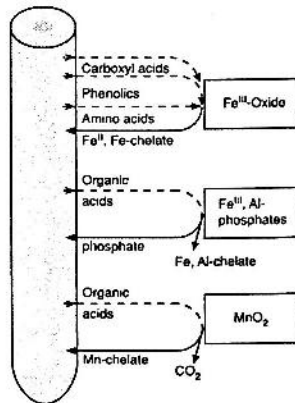
ნახ. 3.1 ნიადაგში მინეაღუქი ნივთიერებათა დაგროვება და მათი შთოვისება ფესვის შიქი (Finck, 1969, მოღიუოქიხეული ნახაიი)

○ H^+ and HCO_3^-
 ● Mineral nutrients
 ★ Released organic compounds



ნახ. 3.2 იონების დეფიციტის გავლენა ატვის ფესვებიდან H^+ -ის ნიდაგში გადასვლის გახდაზე. ფესვთა გაჩნდომ განათებული ახე მიუთითებს pH-ის 4.5-მდე ან უფრო ქვევით დაცემაზე (Kramer, 1983)

ნახ. 3.3 ნივთიერებათა მიმოცვლა ფესვებში (Marschner, 1985, გამაჩიკივებელი სქემა)

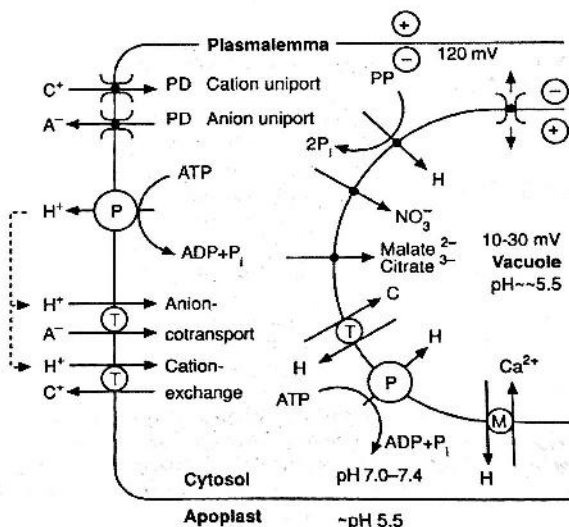


ნახ. 3.4 ხეივნის ნაჩითების შემცილება (ზედა ნახაზი) და ქვანახების სინთეზის მაგალითები (ქვედა ნახაზი) (Isermann, 1980; Olsen et al., 1981)

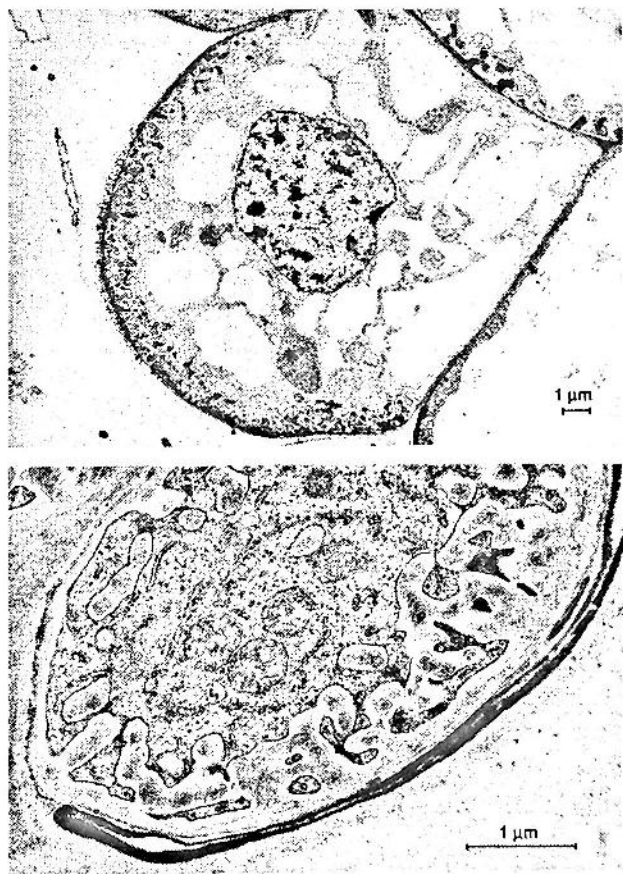
3.2.2 ორნების შანვანა უჯრედში და დაბიოვება

ვინაიდან ორნები წყლის გახსით აჩიან გახშემოხსებელი, მათი შესვლა ცოცხ-
ად უჯრედში გაძნელებულია. ბიომემბრანებში მათი ტრანსპორტირება ორნული ტუმ-
ბოების საშუალებით ხორციელდება (უჯრედული სისტემა). შემდეგ ისინი უჯრედში
ფიქსირებულ ჰოზიციას იკავებენ (ორნული ახები და გვირგვინი ცილები) და
გროვდებიან. ახებობს ორნების მომოცვლის საში შესაძლო გზა: 1) ვინაიდან
ორნები ელექტრულად დამუხტულია, ორნული ახებით მათი მემბრანაში შესვლა
შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ იმავდროულად უჯრედშიდან გამოვა
საინინააღმდეგოდ დამუხტული ორნი (კო-ტრანსპორტი ანუ სიმპორტი); 2) ორნი
უჯრედში გაიყვება იმავე მუხტის მქონე სხვა ორნე (საპროტონპროტონ ტრანსპორტი
ანუ ანტიპორტი); 3) თუთი უჯრე ახებობს ელექტრულ პოტენციალს სხვაობა მემ-
ბრანის გახე და შიდა ზედაპირებს შორის (პროტონული ტრანსპორტი) (ნახ. 3.5).
უჯრედული სისტემაში ადგილები, სადაც ხდება ორნების დამატება აჩიან სპეცი-
ფიკური, ყოველ შემთხვევაში, ეს ადგილები სხვადასხვა ანიონებისა და კათიონ-
ებისათვის.

უჯრედში ორნების აქტიური ტრანსპორტირება დაკავშირებულია ელექტროქიმიური
გრადიენტის გადაღებვასთან და, ამდენად, თხოვლობს ენერჯის გახევეულ დანახ-
ვებს, ხაც, თავის მხივ, სენთქვახეა დამოკიდებული. ამოკომ საკვებ ნივთიერება-



ნახ. 3.5 უჯრედულში და ციროპლასმში ორნების ტრანსპორტის მოდელი (Pitman & Lutge, 1983; Kaiser et al., 1988; Martinoia, 1992)

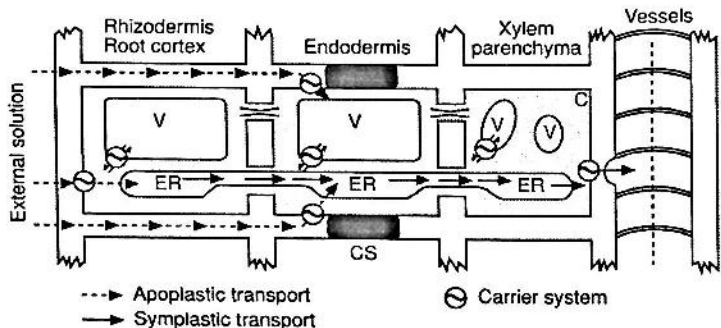


ნახ. 3.6 სიკვამისნივთი უჯრედები *Helianthus annuus*-ის ხიზმდეშიაში ხაინის დეფიციტის პირობებში (Kramer et al., 1980)

3.2.4 ნორმის სინსპოზი ფუნქცი

ნივთის სინსიდან საკვები ნივთიერებების ნორმის ხვდებიან ფუნქციის ქიქის პიქნიქიში ნყაღან ეთად ეფუნიის მუქუბით. იქ ნორმის პიქოპლასტის გაქე საზღვაქე ასუბელი მუქების საშუალებით გადანიან ბმელ მდგომარეობაში. ეს ახის წმინდა პასიქი პიქუქსი, ხომელიც განპიქობელიცა ყონყენყაყისა და ექექიქი მუქების გადენყით ნივთის სინსისა და ფუნქციის მიდასქე მოქის. ფუნქციის გაქე ზონას, სადაც ხედა გაქე ასქსთან ეფუნიის საშუალებით ყონყენყაყიების გათანახედა, ეწოდება "ხილელი თავისუფალი ასქ". ექუბით დამტყიყებელი, ხომ ამ ზონაში ხედა ნორმის ელი ხაოდენობის ექექიქული ბმა (ნახ. 3.7).

მთანთქმელი ნორმის ინყებენ თავის გზას ფუნქციის "ხილელ თავისუფალი ასქში". იქ ნორმის ხვდებიან პიქნიქიქელი უქეებების ციქოპლასმაში და გადაქენებიან უქედის წუნწი. უქედდან უქედში ნორმის სინსპოზი ბოქიყიქდება პლასმოდესმების საშუალებით, ხომელიც აყავშიქებს მომთუნავე უქეებების ციქოპლასმას. ვაქოლები ასქილებენ მბოლდ ნორმის დაგხოვების ფუნქციას და ახანახდ მონანლიქობენ მათ მოქელ ელყენყაზე გადამოქივებში. ვაქოლებში მუქელი საკვები მახილები იქვე ხიქებიან მანამდე, სანამ ას დანიყება მათი აქიქი გადანიყება ციქოპლასმაში. ამიგად, მოქელ ელყენყაზე სინსპოზი ბოქიყიქდება ვაქოლების გვიქის ავლით ფუნქციის სიმპლასტის [163] საშუალებით, ან ცოყხალი პიქოპლასტების უყვეტი ზაქის მუქუბით. სიმპლასტუქი გზა ეწოდექის ვაქლით მიემაქიება ცენყიქიქი ციქინექისაყენ. იქ პიქნიქიქელი უქედები ყონყექიქებენ გამტახ ექემენყებთან. ფლოქმის უქეები ნორმებს ილქებენ სიმპლასტუქი ყონყექის საშუალებით. წყლით მუქსებულ ქიქქლებში და სინსპოზიში ნორმის აღწვენ ხომოყ პასიქიქად, ყონყენყაყის გადენყის საფუქედზე, ასვე აქიქიქი სინსპოზიქის გზითაყ.

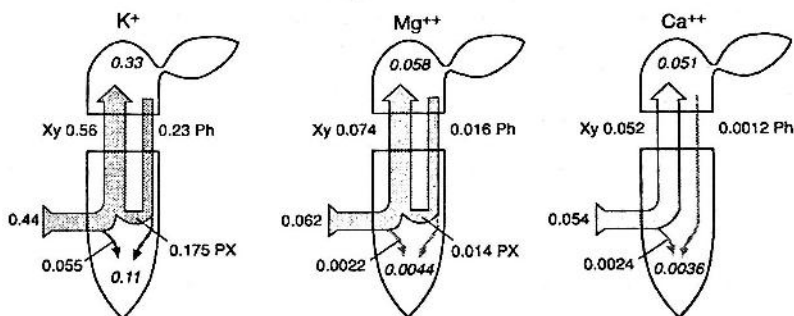


ნახ. 3.7 ფუნქციის ცენყიქიქი ციქინექიქი გაქემომყველი სინსიდან ნორმის გადანიყება გიქე მანდილზე გადამარე სისყების მუქუბით. V ვაქოლი; C ციქოპლასმა; ER ელქოპლასმაყი ხიქიქიქები (Lutige, 1973; Lauchi, 1976)

3.2.5 მსენახში მინერალების ბიძი მანძილზე ტანსპორტი

ქილევში საყვები ნვთიუებები მიუმათებან აღმავლი გზით ფესვიდან ლუხოზისყენ ტანსპორტით ნაჯადის მემვრობით და ნანილდებთან მთელ მცენახუში. ჭუჭლევანი სისტემის საბოლოო პუნქტებში იონები გამტახი უნების პაჩენქიმამი დიფუზიუბენ უჩუდის უებლებდან პიოტოპლასტების ზედაპირზე, სადაც ისინი აქიუხად გამოყოფიან. შემდეგ ისე სიმპლასტუი გზით ხმყოლებდა მოკლე დისტანციაზე ტანსპორტი და საყვებ ნვთიუებათა გაჩვეული ნანილი ისე დამაჩაგდება ვაკულებში. საყვებ ნვთიუებათა ტანსპორტის უაჭვში მთავარი მალიმიტიუებელი ფაქტორია ფესვი სიმპლასტის გავლით იონების გადადგილება; ხმ ახა ეს მალიმიტიუებელი ფაქტორი, ტანსპორტით ნაჯად გაცილებით მეტ საყვებ მაჩილს გადაიტანდა.

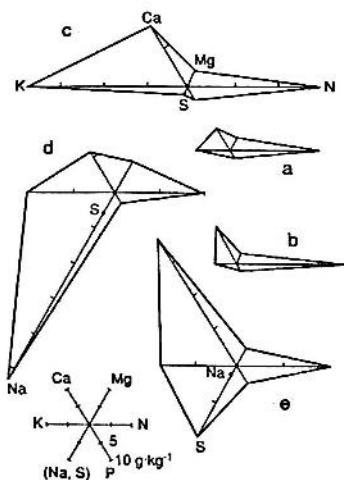
საყვებ ნვთიუებათა ტანსპორტში ქილემის გაჩა მნიშვნელოვანია ფლოემის ხოლი. გიძელ დისტანციაზე ტანსპორტის ეს მიი გზა – ქილემა და ფლოემა – მცენახუში მთავარდზის მოდის უთმანეთთან უნტაქტი (განსაკუთებით ფესვი და ლუხის მუხლებში) და უთმანეთთან დაჯამიუბელია. მოხმაუბის ადგილებში ასიმილაცებთან უთაე მიუმათება ფესვიდან მენოვილი მინუიუი ნვთიუებებიც. სხვადასხვა ბიოლეემუტი უთნაიხად ავილად აი გადამთძაელება (ნახ. 3.8; ცხ. 3.4, 3.5); ეს ელემენტები, ხმლებიუ მემდეგში მიგანწელ ფოხმამი გაჩაიქმება (მაგ., C, P და S) უჩაე ტანსპორტიუება, ისეე ხოგოც ტუის იონები ($K^+ > Mg^{2+} > Ca^{2+} = Mn^{2+}$) და Cl^- . ცუდაე გადამთძაეებთან მძიუ მეტალები და კალციუმი, ხმელიც ამოკმ უხვაე მაჩაგდება ფოთლებში (გიძელ დისტანციაზე ქილემუი გზით ტანსპორტის ბოლო ნეიტლი).



ნახ. 3.8 *Lupinus albus*-ის ფესვიდან ლუხომდე K^+ , Mg^{2+} და Ca^{2+} ტანსპორტი და ადგილობრივი უნების გადატანა. ცილები უჩუბები: იონების უებელიება ხილის პიოტოტში; სხვა ცილები: გამოყოფის სიჩაე (μ მოლი იონი g^{-1} წელი ნონა სი⁻¹); Xy ტანსპორტი ქილემის საშუალებით; Ph ტანსპორტიუება ფლოემის საშუალებით PX ფესვი ფლოემიდან ქილემში გადასვლა (Jeschke et al., 1985)

ცხელი 3.2 ნადავში და ხვედის მცენაელებში მონეალური ელემენტების საშუალო შემცველობა (ტა კა-1 მშალი ნონა) და მონეალურისადმი მოთხოვნილება (Epstein, 1972; 1994; Alman & Dittmer, 1972; Baumeister & Ernst, 1978; Bowen, 1979; Lieth & Market, 1988)

ელემენტი	საშუალოდ ნადავში	საშუალოდ მცენარეებში	მოთხოვნილება
Si	330	0.2 - 10	
Al	70	0.04 - 0.5	
Fe	40	0.002 - 0.7	~ 0.1
Ca	15	0.4 - 15	3 - 5
K	14	1 - 70	5 - 10
Mg	5	0.7 - 9	1 - 3
Na	5	0.02 - 1.5	
N	2	12 - 75	15 - 25
Mn	1	0.003 - 1	0.03 - 0.05
P	0.8	0.1 - 10	1.5 - 3
S	0.7	0.6 - 9	2 - 3
Sr	0.25	0.003 - 0.4	
F	0.2	0.02 - მდე	
Rb	0.15	0.05-მდე	
Cl	< 0.1	0.2 - 10	> 0.1
Zn	0.09	0.001 - 0.4	0.01 - 0.05
N	1.05	0.005-მდე	
Cu	0.03	0.004 - 0.02	0.005 - 0.01
Pb	0.03	0.02-მდე	
B	0.02	0.008 - 0.2	0.01 - 0.04
Co	0.008	0.005-მდე	
Mo	0.003	0.001-მდე	< 0.0002



ნახ. 3.9a-e მთავარი მონეალური ელემენტების (მაკროელემენტების) ძირითადი ჰომოლოგიები ფოთოლში. a - სიმოციური წვიმიანი ყვე; b - ზომიერი სახეობის მუხნაჩი; c - ზომიერი სახეობის ტენიანი ჰაბიტაეტების ბალახოვანი მცენაელები; d - ჰალიფიტები; e - თანამოხიან ნადავზე მოხაჩი მცენაელები. Na და S ნახ-მოდენილია უხოსა და იმავე ლეხიზე. მონაცემები მოყვანილია კა⁻¹ მშალი ნონაზე (Boukhris & Loissaint, 1975; Klinge, 1976)

სურათი 3.3 მონივრული ნივთიერების შემადგენლობის სხვადასხვა ტიპი (Rodin & Bazilevich, 1967)

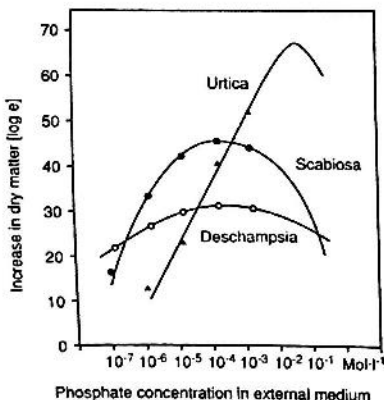
ნაწილის ტიპი	ნაბნობის შეზღუდვები	მონივრული შემადგენლობა	საფენის ჩამოყვების სიჩქარე	მცენარეულობა
სილციან-ბორბორული	N > (K, Mn)	მუხეხი	ნული	ბორბორული
სილციან-ბორბორული	N > Ca	მუხეხი	ნული	ბორბორული ნივთიერება
სილციან-ბორბორული	N > Ca (Si, Mg)	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	ჯვანდის ბორბორული
სილციან-ბორბორული	N > Ca (Na, Cl)	საშუალო	სწრაფი	ფოთლოვანი
სილციან-ბორბორული	N > Ca (Si, Al, Fe)	საშუალო	შეზღუდული	მონივრული ნივთიერება
სილციან-ბორბორული	Ca > N	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	სილციან-ბორბორული ნივთიერება
სილციან-ბორბორული	Ca > N (Al, Fe)	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	საშუალო
სილციან-ბორბორული	Si > N	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	ჯვანდის ნივთიერება
სილციან-ბორბორული	Si > N (Na, Cl)	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	საშუალო
სილციან-ბორბორული	Si > N (Fe, Al)	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	ჯვანდის ნივთიერება
სილციან-ბორბორული	Si > N (Al, Fe, Mn, S)	საშუალო	ძლიერი სწრაფი	ჯვანდის ნივთიერება
ბორბორული	Cl > Na	მუხეხი	ძლიერი სწრაფი	ბორბორული ნივთიერება

დაგებზე, ხოლო მძიმე მეტალების უაღრესად დიდი კონცენტრაცია – სეპტენტურ ნი-
დაგებში და ამა თუ იმ მადნის საბადოების სიხლოვეს. ნიდაგის მინერალური შე-
მადგენლობის ცოდნას და მცენახეთა ნაცხის ანალიზს დიდი მნიშვნელობა აქვს იმ
თვალსაზრისით, რომ შესაძლებელია განისაზღვროს იქ მოზახედი მცენახებისთვის
თუ რომელი ელემენტია დეფიციტური. ამას კი, თავის მხრივ, მნიშვნელობა აქვს
სოფლის მეურნეობაში – შესაძლებელია შეიჩვენოს სასაუკის ესა თუ ის ვაჩიანტი. ვე-
ლუხად მოზახედი მცენახეები (ნაცხის ანალიზის შედეგად) შესაძლებელია გამო-
ყენებულ იქნეს ხმოცივ მადნის საბადოების ეთოგვახი ინდიკატორები.

3.3.2 მინერალური ავარიის ელემენტებზე მოთხოვნობა

მცენახის ქაოვილი მოხვედრილი ბიოელემენტები ხეობან ენზიმების კომპო-
ნენტები ან მათი აქტივატორები, ასელებენ ჰომოკოლაზმის ჰიფოტაქიაში მნიშ-
ნელოვან ფუნქციას. განსაუთიებელი ხოლი ენიჭება ჯალციუმს: იუგლაცოხი ცოლა
ჯალმოლეინთან ეთად იგი გვევლინება ეთოგვახ მეოხად "შემცუობინებლად" მეტა-
ბოლიზმის ეიაქციებში [198].

მინერალური ელემენტების მცენახეში მოხვედრის გზები, მათი ჩაითვის ად-
ილები და ფუნქციები მოცუებულია ცხი. 3.4 და 3.5-ში. მცენახის მინერალური ელ-
მენტებით უმთავრესი უზიუნველყოფა უნდა მოხდეს მანამ, სანამ დაიწყება ბიო-
მასის სწიადი დაგოვება. ყველაზე მნიშვნელოვანი ელემენტები ხეობისანვედომი
უნდა იყოს მცენახის განვითარების უვე ეფიუდ სტადიებზე. ამოკომ ნათელია,
რომ ახადეექტაქტი მომიაგება ვეგეტაციის სეზონის დასაწყისშივე ხელს
შეუშობს მოგანელი მასის ნაჩმოვბას და ჰომდექტილოვბას. მცენახის განვითარ-
ების ჰომცესში მინერალური ნოვითიებბათა შეთოვება და მათი სხვადასხვა
მოგანოში ჩაითვა ნინ უსწიებბ ბიომასის ნამატის ნაჩმოქმნას. ხე მცენახეები
N, P, K და სხვა ელემენტების დაგოვება ხეება ფოთლების გაშლამდე. შეედეგ



ნახ. 3.10 სხვადასხვა მცენახეში ფოსფატებით მომიაგების გავლენა მშობლი მასის ჰომდექტიოვბაზე (Rorison, 1969)

ოხგანელ ნივთიერებათა მატება და დატოვება ხდება უფრო სწრაფად, ვიდრე მინერალური ნივთიერებათა. უკვე ამ პერიოდშიდან მოხანელ და ახლოხანელ ნივთიერებათა თანაფარდობა იცვლება მოხანელის სასახებლოდ. მშალ მასაზე გადაზღვრებით, მინერალური ნივთიერებათა შემცველობა მცირდება ("გახსნის უფექტი", ნ. ნახ. 3.11). ასაკის მატებასთან ერთად, ფოთლოვანი იხდება Ca და S-ის შემცველობა, აგრეთვე იმატებს ნაელებად მოძიავი ელემენტების (Fe, Mn, B) ხაზგანმარტობა, მაშინ, როცა მოძიავი ელემენტების (N, P და უნიტარსად K) უნიტარსახეცა ახალგახედა ფოთლებში მეტია; მათი ასაკის მომართების უკლებლობა ამ ელემენტთა ხაზგანმარტობა იკლებს. ამიტომ თანაფარდობა: Ca / K ფოთლოვანი ნის განმარტობაში იცვლება კალიუმის სასახებლოდ [102].

გამომინახე ღობის "მინერალური განმარტობა", ჰომოქიტიზაცია დამოკლებულია იმ ნივთიერებაზე, რომელიც ახალგახედა ხაზგანმარტობითაა [141]. მცენახის ნივთიერების მეტაბოლიზმისათვის, მალარი ჰომოქიტიზაციისათვის და ზედაგანვითარებისათვის ახ ახის საკმაო მხოლოდ თუნდაც ყველა ელემენტით შეუზღუდავი მომართება. ახალგახედა მინერალური აქვს მინერალური ელემენტების ბალანსს, ანუ მათი მთის გახეველი ჰომოქიტიზაციის ახლებობას.

მცენახების მოთხოვნილება მინერალური ელემენტების ელემენტებისადმი განსხვავებულია. ამ მხრივ, შესაძლებელია საკმაოდ მინერალური განსხვავებების ნახვა. ნახ. 3.10-ზე ზოგითი ასეთი მაგალითია ნაჩვენები.

3.3.3 მინერალური ელემენტების ხეობა

მცენახის მინერალური ნივთიერებებით მომართების ხეობი სამი სახისაა: ახალგახედა, საკმაო ანუ ადექვატი და ქახი (ნახ. 3.11).

როცა მინერალური ელემენტები ახალგახედა, იგი ვინდება მცენახის სიმალეში (უკვე ფოთში). უკვე ფოთში განიხილება ხომოქიტი მცენახის სეკრეცია, მისადაგებული ახალგახედა მინერალური ელემენტთან [83]. ზოგჯერ ასეთი მცენახები ადექვატად ყვავიან, ნაყოფმსხმოიანობენ და ბეხებთან. თუ ახალგახედა მხოლოდ გახეველი ელემენტები, ან რომელიმე ელემენტი მცენახის უსაქიოება განსაკლებებით დიდი ხაზგანმარტობით და ის მას ვე იღებს, მაშინ ვინდება სპეციფიკური სიმკვამები. კლასიკური მცენახებში ეს სიმკვამები უკვე შესაძლებელია, თუმცა ისინი, ან თქმა უნდა, ვინდება ვიღაც მცენახებშიც (ნახ. 3.6).

თუ მინერალური ელემენტები ნივთიერებისადმი და მცენახი საკმაო ხაზგანმარტობით მართავდა ყველა საჭირო ელემენტით, მაშინ ხაზგანმარტობითი სხვაობები მცენახის ზედაგანვითარებაში აღა გამოიხატება. თუთი მცენახის მოთხოვნილება ამა თუ იმ ელემენტის მიმართ გახეველი საკმაო დონეზე დაემაყოფილებულია, მაშინ ამ ელემენტის ხაზგანმარტობის შემდგომი მატება აღა ვინდება მცენახის ზედაში; თუმცა, ახ ახის გამოიყვებელი, ხომ ამ შემთხვევაში ძლიერდობდეს მცენახის ზოგითი უკოლოგიური თვისება, მაგალითად, მდგომარება პანახეების მიმართ ან უსეკრეციალი კლიმატიკური პირობებისადმი.

მინერალური ნივთიერებათა ქახი ხაზგანმარტობამ მცენახზე შესაძლოა მოახდინოს კოქსიკური ზემოქმედება, განსაკლებებით, როცა ერთი რომელიმე ელემენტი ქახი ხაზგანმარტობით და ახ მთელი კომპლექსი. ბუნებაში ასეთი ახ ხდება დამატებულ ნიადაგებზე, თანამისის შემცველ ნიადაგებზე, ხეობის ადგილებში და, განსაკლებებით, მიწზე მეტალების შემცველ ნიადაგებზე და კახიების

ცხრილი 3.4 მაკროელემენტების შემცველობა, შავთოსება, გაჭყლევბა, ასკიბობის ფორმა და ფუნქცია (შინაველი აკუთის მონაცემი Finck, 1969 მიხედვით)

ბიო-ჯად- მედი	ნარეკლი ასკიბო- ბის ფორმა	ნარეკლი მონაცემი ფორმა	შეიქმნება სივრცე	მცენარეული ასკიბული ფორმა	ფუნქცია	დახმების ადგილი	ბანაფუნ- ცნებობა
N	მცენარეული ძბული, ნარეკლი მონაცემი ნარეკლი, ამონიუმის მედი, NH_4^+ ადამი- ბიბეობა თბის მიწ- ქაღებზე და ჰემიბი; NO_3^- ბინაბი	ბეობა მონაცემი მონაცემი მედი, NH_4^+ ადამი- ბიბეობა თბის მიწ- ქაღებზე და ჰემიბი; NO_3^- ბინაბი	NO_3^- , NH_4^+	მცენარეული NO_3^- იონი (პროტეინი); მონაცემი ნარეკლი, ცილები, ნუკლეო- ბის მონაცემი, მონაცემი მცენარეული სუბსტანციები	ჰიპოკრიზანის ანაბეობის ფორმა, ადამი, ადამი, მონაცემი, მონაცემი მონაცემი, მონაცემი მონაცემი	დახმების ადგილი	ბანაფუნ- ცნებობა
P	მცენარეული ძბული, მონაცემი Ca , Fe და Al -ის ფორმა	მონაცემი PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , მონაცემი მონაცემი, მონაცემი მონაცემი	HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-	მონაცემი იონი, მონაცემი, მონაცემი	მონაცემი და მონაცემი მონაცემი (მონაცემი მონაცემი)	დახმის მონაცემი მონაცემი	ბანაფუნ- ცნებობა
S	მცენარეული ძბული, მონაცემი მონაცემი, Ca , Mg და Ni -ის სუბსტან- ცი	მონაცემი მონაცემი, მონაცემი მონაცემი, მონაცემი და მონაცემი	SO_4^{2-} (მონაცემი), SO_2 (პროტეინი)	მონაცემი იონი, მონაცემი მონაცემი SH^- ან SS^- მონაცემი და მონაცემი, მონაცემი, მონაცემი, მონაცემი	ჰიპოკრიზანის ფორმა, მონაცემი და მონაცემი მონაცემი	დახმის მონაცემი მონაცემი	ბანაფუნ- ცნებობა
K	მონაცემი მონაცემი მონაცემი	მონაცემი მონაცემი მონაცემი	K^+	მონაცემი მონაცემი მონაცემი	მონაცემი მონაცემი მონაცემი	დახმის ადგილი	ბანაფუნ- ცნებობა

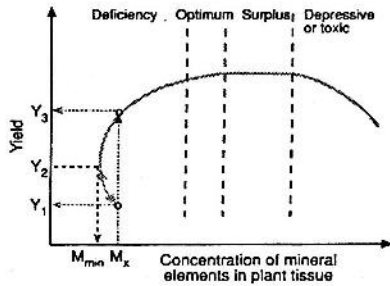
ცხრილი 3.5 მიყოლებნების შემადგენლობა, მეთოდები, გაქვლები, ასუბობის ფორმა და ფუნქცია

ბიოჯერ მანკი	ნიფაში ასუბობის ფორმა	ნიფაში მისწვდომი მეთოდები	მუნიციპალიტეტის ფორმა	ფუნქცია	დაქვების ადგილი	ბიბლიკური ცხრილი
Mn	ასუბობის მთლიანი (MnO ₂), კარბონატი, სილიკატი	ასუბობის მთლიანი > კარბონატი > მთლიანი მისწვდომი მთლიანი	Mn ²⁺ , Mn ³⁺ , Mn ⁴⁺	მუნიციპალიტეტის ფორმა და კარბონატი (პროცესი კარბონატი)	ფორმა	ბიბლიკური ცხრილი
Zn	ნიფატი, კარბონატი, სილიკატი	ასუბობის მთლიანი > კარბონატი > მთლიანი მისწვდომი	Zn ²⁺ , Zn ³⁺	მუნიციპალიტეტის ფორმა და კარბონატი (პროცესი კარბონატი)	ფორმა	ბიბლიკური ცხრილი
Cu	ნიფატი, სილიკატი, კარბონატი	ასუბობის მთლიანი > კარბონატი > მთლიანი მისწვდომი	Cu ²⁺ , Cu ³⁺	მუნიციპალიტეტის ფორმა და კარბონატი (პროცესი კარბონატი)	ფორმა	ბიბლიკური ცხრილი

Mo	მოლიბდაუმი	აგსმიბიბუბუი: მობი- ლიბუბუი > მფაფა	MoO_4^{2-}	მეაღ-მოგანუდ ნეხიბუბი: ენიბუბიბი კომპონენტი (ნიფიბიბუბუბუბა, ნიფიბიბუ- ბაბა)	ბიბიბი ბუნ- სი, ბიბიბი ბიბიბიბიბი და ბიბიბიბუბუბი	ფოთიბი, ბუბი	ბიბი
B	კობიბიბი, ბიბიბი-ბიბიბიბიბი ბი	ბიბიბი-ბიბიბიბიბიბი > ბიბიბი: ბიბიბიბიბი ბიბიბი > ბიბიბიბი	HBO_3^{2-} , $H_2BO_3^-$	ბიბიბიბიბიბიბი ბიბი ბიბიბი, კომპონენტი	ბიბიბიბიბიბიბიბი ბიბიბიბიბი და ბიბიბიბიბიბი, ბიბიბიბი ბიბი- ბიბიბი, ბიბიბი ბიბიბიბიბიბიბი ბიბიბიბიბი	ფოთიბი, ბუბი	ბიბი
Cl	ბიბიბი, ბიბიბიბი ბიბიბი- ბიბი	ბიბიბიბი ბიბიბი > ბიბიბიბი- ბიბი	Cl^-	ბიბიბიბიბი ბიბი (ბიბიბიბიბი ბიბიბიბი ბიბი ბიბიბიბი)	ბიბიბიბიბიბიბი ბიბიბიბიბიბი ბიბიბიბიბიბი ბიბიბიბიბიბი	ფოთიბი, ბუბი	ბიბი

ცხილი 3.6 მაჟი- და მიჯილეშენების ეფოციუსის სინტიზები (Wallace, 1951; Bergmann, 1983; Mengel, 1984; Marschner, 1986; Hartmann et al., 1988; Walker & Gessel, 1990; Walker, 1991)

ელემენტის სიმბოლო	ბადაზღვრები და ფაზითფორმირების მექანიზმი	ნივთიერება
N	კვანძოვანი (ნაწილი); სპეციფიკური ფორმა; ლიხოსა და ფესვის თანაფაზობის გახდა ფესვის სასახებლოდ; ზედსივლი ფორმების ნადავრად გაყვითლება	ქიმიკატის სიმბოლო; გაუფხვრება; ზღვის დახლევა (ნივთებისა და ქიმიკატ- ბის მოკლე ზომის); ნივთების ნადავრად დაცვლა
P	ჰეპატოციტული პროცესების დახლევა (გვიანი ყვავილობა); ფორმების შუქი შვანე ან ბინარისფერისფერ შეფხვა	ნივთებისა და ახალგაზრდა ქიმიკატების განთავსება; ნივთების ნეკროზის ნივთების ქიმიკატის გახევა
S	იგივე, ხაყ აზოტის ნაგებობისა; ახალგაზრდა ფორმების ქიმიკატ	ახალგაზრდა ნივთებისა და ქიმიკატების ქიმიკატ
K	წყლის ბადაზღვრა დახლევა (გამომშობა); ბნოვანი ფორმების ყვავების დახლევა	ნივთის ბოლოების განმობა და ნადავრად ცვლა
Ca	ზღვის დახლევა (კვანძების მიხედვით ზომის); გამოშობა; ფორმების ეფოცი- მაცია; ფესვის ზღვის დახლევა	კვანძების გამოშობა; ახალგაზრდა ლიხობის ყვდობა; ნივთების გაყვითლებ- ბა; სოჭის ხეების ენეჩიკატის ქიმიკატ
Mg	ბნოვანი ფორმების ქიმიკატ; ზღვის დახლევა	ძირითად ბნოვანი ნივთების ქიმიკატ; სოჭი ნივთის ბოლოების გაუფხვრება (გაყვითლება ან გაყვითლები); ხის ქვედა ლიხობზე ნივთების დაცვლა
Fe	ფორმების ქიმიკატ; კვირის შემთხვევებში აღნიშნება ახალგაზრდა ფორმების გათავსება (ფორმის დახლევი ირება შვანე); ენეჩიკატ კვირის ფორმების შეხლევა	ახალგაზრდა ნივთების გაყვითლება
Mn	ზღვის შერეობა; ახალგაზრდა ფორმების ქიმიკატ და ნეკროზი	ახალგაზრდა ნივთების გაყვითლება; ლიხოს ბოლოები და ხის ენეჩიკატის ხეობა
Zn	ზღვის დახლევა; ბნოვანი ფორმების გაუფხვრება; ნაყოფმსხმოაზობის დაქვეითება	ახალგაზრდა ნივთების ვეი ქიმიკატ, შემდეგ – ნეკროზი
Cu	გამომშობა; ფორმის დახლევა; ახალ- გაზრდა ფორმების ნეკროლოვანი ქიმიკატ	ახალგაზრდა ნივთების ქიმიკატ
B	მუხისკენისა და ფლორის ნეკროზი; ნაყოფმსხმოაზობის დაქვეითება	კვირისფერი კვირების განმობა; სიჭიმვი ზღვის შეფხვება; დაქვეითული ლიხობის დახლევა (ბუნებობად)

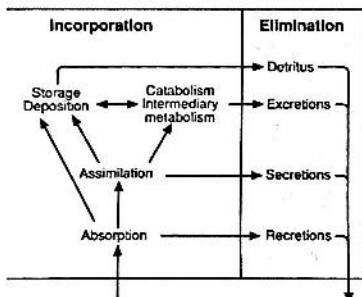


ნახ. 3.11 მზიური მასის ჰომოგენიზაცია და მცენარეში მინერალური ნივთიერებათა ურთიერთობის მონიტორინგის სტატისტიკური გამოხატულება. Y_1 , Y_2 და Y_3 მინერალური მცენარეული საშუალო და მაღალი შემცველობა; M_{min} და M_{max} მზიური მასის მინერალური და მაქსიმალური ჰომოგენიზაცია (Steenbjerg, 1951; Steenbjerg & Jakobsen, 1963; Drosdoff; Prevot & Ollagnier cit. Smith (1962) და Bates (1971) მონაცემები)

სახეობებს (სადაც ღირს ჩამოვსინჯოთ Zn , Pb , Cr , Ni , Co , Cu და სხვ.). მცენარეთა ცოცხალი სახეობაა შეგუებული ასეთ ჰომოგენებს. შეგუების ეს მუქარა მუქარაა: ქაჩხად მყოფი ელემენტების მხოლოდ მცირე რაოდენობით შეთვისება; შეთვისების შემდეგ ქაჩხი ელემენტების განუყოფელი მათი დაღვრის ან უმჯობესი მუქარებში და უჯრედის წვეთში იზოლაციის გზით. ამას გახდა, ახის სახეობები, რომლებიც ამოვსინჯენ საოცარი მდგომარეობის მძიმე მუქარების დიდი ურთიერთობისადმი (ტოქსიკოლოგები). ამიტომ განიხილვა მძიმე მუქარების შემცველი ნივთიერების ინდიკატორი სახეობები: ცყვილის შემცველი ნივთიერებები – *Festuca ovina* და *Agrostis tenuis*; ცინკის შემცველი ნივთიერებები – *Viola calaminaria*, *Thlaspi calaminare*, *Silene*-ს ზოგოვანი სახეობა (კალამინური მცენარეები); სეპტინიკონი ნივთიერებები (Cr , Ni და Mg -ის დიდი რაოდენობის შემცველი ნივთიერებები) – *Asplenium cuneifolium*, *Alyssum bertolonii*, *Armeria maritima*, *Cupressus sargentii* და სხვ. განსაკუთრებით დამახასიათებელია სპირიტის და უმჯობესი მდგომარეობის ელემენტები (კალამინური და სპირიტის "სპირიტის ელემენტი"); უმჯობესობებს ატარებენ მთავრებულნი *Silene vulgaris*, *Gypsophila patrinii*, *Gladiolus*-ის სხვადასხვა სახეობა, ზოგოვანი მარცვლოვანი და ხაზის.

3.4 მინერალური ნივთიერებათა ურთიერთობა

მინერალური ელემენტების ურთიერთობა, უმჯობესად, იჩინება იმ ქსოვილში, სადაც ისინი ხვდებიან მცენარისა და გადანაცვლების შედეგად. ჰომოგენიზაციის "განუყოფილსადაც" ისინი გამოყოფილია ვაკუოლებში, იქ გროვებიან და იღვრებიან (მაგ., კალიუმის ოქსადაც). მინერალური ნივთიერებანი, ასევე, გროვებიან უჯრედის ურთიერთობაში. ყველა ეს ელემენტი მცენარეული გამოყოფა მცენარის ამა თუ იმ



ნახ. 3.12 მცენახვი აბსორბირებული მატერიალის ბიოგენის რეაქცია (Frey-Wyssling, 1949)

ნაწილის ექვომისა და მცენახვის ორგანიზმიდან მისი მოცილების შემდეგ; ამიტომ ფოთლების ცვლა მთავარწილად მცენახვისათვის აუცილებელი ექსკრუტორული პროცესია. მინერალური ნივთიერებათა მცირე ნაწილი მცენახვის ცხოველმქმედების პერიოდშივე გამოყოფა სეკრეტების, ექსკრეტების და ექსკრეტების სახით (ნახ. 3.12). ფიქო-ვიტლინგის ელასტიკაციის მიხედვით, *ექსკრეტები* არის ანტიმარცხის გამოყოფილი პროდუქტები (ხსნადი ნაწილაკები, მაგ., ნექტარში; კაბონური მჟავები და ამინომჟავები ფესვთა გამონაყოფებში); *ექსკრეტები* არის მეორადი ცვლის პროდუქტები, ან კატაბოლიზმის საბოლოო პროდუქტები; ხოლო *ექსკრეტები* არის მარცხები, რომლებიც ნივთიერებათა ცვლაში არ იყენებენ ჩართვას და მცენახვიდან გამოყოფიან აბსორბირებული ფორმით.

ექსკრეტების ძირითადი მცენახვის მთელი ზედაპირიდან გამოყოფა მარცხები. წვიმის წყლი და ნილი ხელს უწყობს მათ გამოყოფას. ზოგიერთი იონი (მაგ., K^+ , Na^+ , Mg^{2+} და Mn^{2+}) გამოიყოფა შედარებით ადვილად. მდამე ადგილებში დასახლებულ მცენახვებს ხშირად აქვთ მარცხამომყოფი უჯრედები; ქვანახის (მაგნიზიუმი) სახეობები $Ca(CO_3)_2$ -ს გამოყოფენ ჰიდროქსიდის სახეობით.

ექსკრეტისა და ექსკრეტის უჯრედული მნიშვნელობის (აღეშობის, ანტიბიოტიკის, სახეობათშორისი და შიდასახეობივი კონკრეტული) შესახებ იხ. პახა. 1.1.4.2.

3.5 აბსორბირებული ნივთიერებები

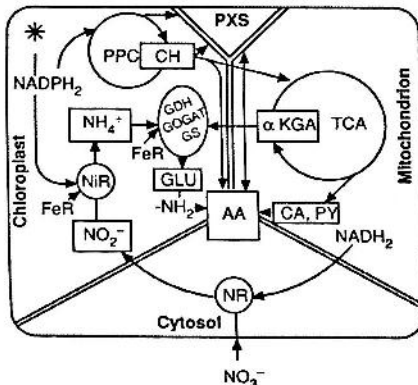
ბიოქიმიკების მიხედვით აბსორბირებული ნივთიერებებიდან. ფიქომატაში მას ნაწილაკების, ფანჯარის და წყაროს შემდეგ ხომარდობივად მუთონე ადგილი უკავია. მცენახვის უჯრედებში მისი საშუალო შემცველობა 2-4%-ია, ფოთლოვანი მცენახვი ფოთლებში - 1.5-3%, სეკრუტორული ფოთლებსა და წიწვებში - 1-2%. ფესვებში - 0.5-1%, ჰანჯარული წყაროვანი მცენახვებში - 5-8%, ხოლო ზოგადად მცენახვის ცილთან ნივთიერებაში - 15-19%.

მცენახვი ნაწილაკების ცვლა მჭიდროდაა დაკავშირებული აბსორბირების ცვლასთან. ექსკრეტისა და მორცხული უბეზარცხების ნაწილებს, ხაც აბსორბირების ჩართვასთანაა

შემდეგ ნიციტი ნიციტიკუდუქანის მონაწილეობით აღდგება NH_4 -მდე. ამ პროცესებისთვის ენჯიგას იძლევა სუნთქვითი აქტივობა ($NADH_2$ -ის სახით), ხოლო ქლოროპლასტის შემცველ უჯრედებში – ფოტოსინთეზი ($NADPH_2$ -ის სახით).

თვით აზოტის ასიმილაციის პროცესი ეს აჩის α -კეტომჟავების აღდგენითი ამინოჰება. უმაღლეს მცენახეებში თავდაპირველად ხდება α -კეტოგლუტამინის მჟავის (ყუბისის ცილის შუალედური პროდუქტი) ამინოჰება. მიიღება გლუტამინის მჟავა, რომელსაც გადააქვს თავისი NH_2 -ჯგუფი გლიკოლიზის პროცესში და ყუბისის ცილში ნაჰმოქმნილ სხვა α -კეტომჟავებზე (ტრანსამინოჰება). ამ პირველადი ამინომჟავებიდან სინთეზიკება სხვა ამინომჟავები, რომელთა ნახშირბადის ჩონჩხი ფოხიიკება ნახშირბადის ცვლის შუალედური პროდუქტებიდან, მათ შორის, კვლეონის ცილის შუალედური პროდუქტებიდან და პენტოზოფოსფატუკი ცილიდან. ამინომჟავები ასევე ნაჰმოქმნებიან ფოტოსინთეზისა (გლიკონი, სუიინი და აღანიონი C_3 მცენახეებში; ასახიკატის მჟავა C_4 მცენახეებში) და ფოტოსუნთქვის (გლიკონი, სუიინი) პროცესებში. ამინომჟავები აუცილებელია ცილის სინთეზისათვის, აკუთვუ გამოიყენებიან ჰოგოჩუ სანყის მასადა ნუკლეინის მჟავების კომპონენტების სინთეზისათვის და შიავალი სხვა აზოტემცველი ნაქითის ნაჰმოქმნისათვის.

ცილის სინთეზი. ეს პროცესი ძლიერ დამოკიდებულია ტემპერატურაზე. ამასთან, მცენახეებს გაარჩიათ ტემპერატურული ადაპტაციების უნაჩი. ცილის სინთეზში მონაწილე ან მისი ნონსნეხები (აზოტის აქტიური მთანთქა და მისი ტრანსპორტი, ამინომჟავების სინთეზი, ტრანსჰიპოცია და ტრანსლოკაცია) ყველა მუცაბოლუკი პროცესი თავისთავად დამოკიდებულია ტემპერატურაზე და ხასიათდება სხვადასხვა ტემპერატურული კოფიციენტი. ამავე გოოს, მათი სიჩქარეები აუცილებლად უნდა უთანხმობლეს ეხთმანეთს. სწოკედ ამოკომ, ამ პროცესების ეხთმბლიმონს ტემპერატურული მპტიმუში, ჰოგოჩუ ნესი, საყმამო ვინჩოა. თუმიცა, ისიუ აღსანიმნავია, ჰომ ცილის სინთეზი ხასიათდება ძალიან სწიადუ და პლასტიკური მუკება

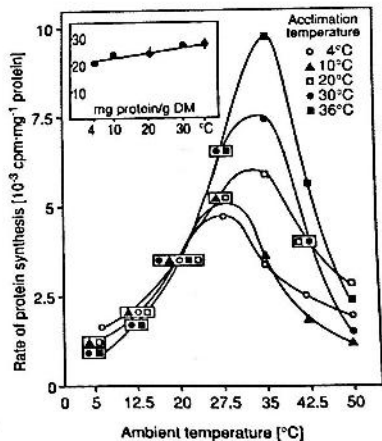


ნახ. 3.13 ქლორენიონს უჯრედში აზოტის ასიმილაციის გამაჰკუდუელი სქემა. ანლოგუკი მონაცემები ფუესისა და მუნზოლის უჯრედისთვის იხ. Stulen (1986), ხოლო პიხოსლანი მცენახეებისთვის – Streit & Feller (1982)

ცხელი 3.7 სხვადასხვა ჰაბიტუსი ნიჟარული საშალო აქცეობა ($\mu\text{მოლი NO}_2\text{-ტ}^{-1}$) (Gebauer et al., 1988; Stadler & Gebauer, 1992; Downs et al., 1993)

მცენარე და ჰაბიტუსი	ფორმის	მინსქვემა მოცულობები	ეკოლოგიური მოცულობები
ეკოლოგიური მცენარეები	14	1	4.5
აზოტით მდიდარი ჰაბიტუსები	7 - 13	0.6 - 1	1.6 - 4
ბალახოვნები ქალის ტყეებსა და წყალსატევების გახშობა	9	0.6	1.6
საძოვარი მდელოები	3 - 4	0.3 - 0.5	0.5 - 0.7
ბალახოვნები შთის საძოვებზე	1	0.3	0.9
ბალახოვნები ლახიბ ნიდაგებზე (ყაყინი ნიდაგები)	0.8	0.1	0.2
ბალახოვნები ლახიბ ნიდაგებზე (სილიკატური ნიდაგები)	0.2	0.1	0.3
<i>Ericaceae</i> -ის უკუ ბუჩქნახები	0.06 - 0.1	0.04 - 0.07	0.8
ფიქნახები	0.4	1.6	
<i>Acer rubrum</i>	1.5	0.7	
<i>Fraxinus excelsior</i> (10-15 წლის)	1.4	0.1	

ლობით (ნახ. 3.14), იაც მეტად მნიშვნელოვანი ნიშნობაა მცენარეთა მოლეკუ-
ლური, ფუნქციური და მოლეკულური ადაპტაციებისა. სტრუქტურული მცენარის
ცილის სინთეზის ინტენსივობა. ცილის მეტაბოლიზმის დახლევის გამოვლინება
აბნორმულების ჰომოპოლიმერების დახლევა, განსაუთხებით თვალშისაცემია ჰომო-
ლის უმცირესების ძლიერი მოშავება.

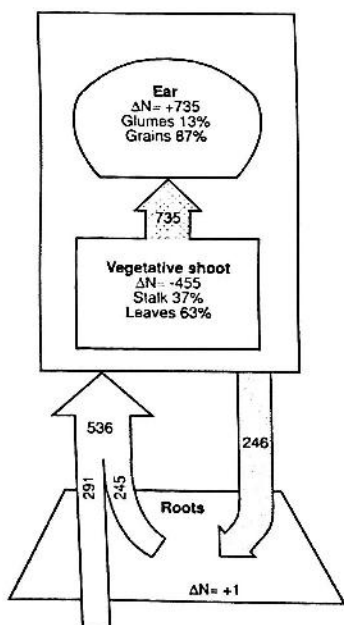


ნახ. 3.14 ცილის სინთეზის დამოკიდებულება
ტემპერატურაზე (Weidner & Ziemens, 1975)

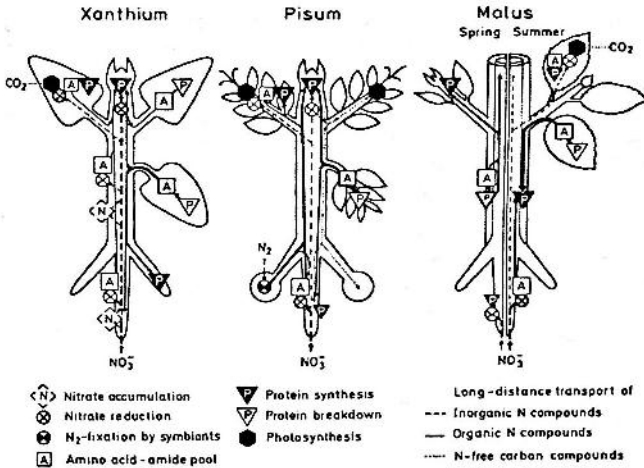
3.5.3 აზოტის ბაზოფიკაცია

უმარესი მცენარე აზოტბაზოფიკაციის ნივთიერებებს შთანთქმავს გახე-
მოდან, მაგამ ის მეტად იშვიათად და მცირე ხარისხით გახეჯმინის მათ აზო-
ტბაზოფიკაციის ფორმად (NH_3). მცენარეებიდან აზოტი ძირითადად, გამოყოფა მბაზო-
ფიკაციის ფორმით: ფესვები გამოყოფენ ამონიუმბაზოფიკაციას, გლუბამინის და ასპარაგინის
მბაზოფიკაციას, გლუბამინის, ასპარაგინის (ზოგბიბოტი მბაზოფიკაციის ნაბიბომაბაზოფიკაციის – ცი-
ბიკინის და აბაბიბოფიკაციის მბაზოფიკაციის) და სხვა მბაზოფიკაციის აზოტბაზოფიკაციის
ბიბიკინის ბიბიკინის ხარისხით, ხოლო ბიბიკინის ბიბიკინის, ასევე, საბაზოფიკაციის ცი-
ბიკინის. ნაბ. 3.15 ნაბიკინის აზოტის ბაზოფიკაციის და ბიბიკინის ბიბიკინის, ხოლო ნაბ. 3.16
ბიბიკინის აზოტის ბაზოფიკაციის და ბიბიკინის ბიბიკინის ბაზოფიკაციის ბიბიკინის.

მბაზოფიკაციის ფორმებიდან აზოტბაზოფიკაციის აზოტის ბაზოფიკაციის აზოტბაზოფიკაციის
ბიბიკინის ბიბიკინის ბიბიკინის (ციბიკინის, სოფიკინის და ბაბიკინის). მბიბიკინის
ბიბიკინის ბიბიკინის უმარესი მცენარის აზოტის ციბიკინის, ხმბიკინის, აბიკინისადა,
ბაბიკინის ბიბიკინის ბიბიკინის აზოტის ციბიკინის.



ნაბ. 3.15 აზოტბაზოფიკაციის ბიბიკინის
ბიბიკინის და ბიბიკინის ბიბიკინის
ბიბიკინის ბიბიკინის: აზოტბაზოფიკაციის
ბიბიკინის ბიბიკინის ბიბიკინის
ბიბიკინის ბიბიკინის ბიბიკინის
ბიბიკინის ბიბიკინის ბიბიკინის
ბიბიკინის ბიბიკინის ბიბიკინის
(Nikolas et al., 1985)



ნახ. 3.16 აზოტის ციანობა და ასინოზიფიკაცია სხვადასხვა მცენარეში (Thomas, 1927; Gaumann, 1935; Wallace & Pate, 1967; Pate, 1976; Beevers, 1976)

3.5.4 მიხრომიხრონიზაციის მიხრონიზაციის ფიქსაცია

სხვადასხვა მოყვანილობებს შეუძლიათ ატმოსფეროში არსებული აზოტის ფიქსაცია; ისინი აღწევენ N-ფიქსაციის უკონტროლოდ უზრუნველყოფას დაწესებულ სტრუქტურულ ნივთიერებებს – ბაქტერიები, ციანობაქტერიები და აქტინომიცეტები, რომლებიც წარმოადგენენ თავისუფლად და წარმოადგენენ სიმბიოზის სახეობებს წინადადებ.

თავისუფლად მცხოვრებ ატმოსფერული აზოტის მათეზიზაციის ბაქტერიებს მხოლოდ პირველად დადგინდა ოქროს *Clostridium pasteurianum*, *Azotobacter chroococcum* და *A. agilis*. ასევე ბევრი სხვა ბაქტერია, რომელიც აფიქსირებს მოლეკულურ აზოტს, განსაკუთრებით ფიქსაციური ბაქტერიები და ზოგიერთი წყალში გავრცელებული N₂-ფიქსაციური ბაქტერია. მრავალი ციანობაქტერია (მაგ., *Synechococcus*, *Pleurocapsa*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Calothrix* და *Mastigocladus*) მრავალჯერადი ელემენტებით მომზადებაში სხვად აუტოტროფია – ისინი ხშირად წარმოადგენენ, ისე აზოტოფიქსაციური ბაქტერიები ახიან. აზოტის მათეზიზაციური ციანობაქტერიები გვხვდება წყალში; გვერდობიან ხშირად პირველი (მიწველი სუბსტრატზე დასახლებიან) მთებსა და აქტივაციის; თუ მთელ წყალში და სხვა უსტრუქტურული ადგილებში. ჰეტიოტროფიზაციის მათეზიზაციური ბაქტერიები რქვანებში წარმოადგენენ მესამე პრინციპს (სოკოვანი კომპონენტის 3-6%), რქვანების თაღუნის სოკოს შიგნით ყველაზე ხშირად გვხვდება *Nostoc*.

თავისუფლად მცხოვრები აზოტის მათეზიზაციური ბაქტერიები განსაკუთრებით პრეპროდუქციის თბილ და მდებარე ტენიან ჰაბიტატებში: ბიონის ჰაბიტატებში

ცანობაქეჩიები აფიქსიებენ 50-70 კგ N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹ [77]. ზომიერი სახეების სახ-
ნავ მინებში სასუქების შეკანის შემდეგ მათ მიუჭირთვით მხოლოდ ხაზდენ-
ში კგ N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹, ხოლო გომიკონებთან და სუბსტრუქტებში შესაძლებელია 100 კგ-
მდე N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹ შეთვისება. აზოტის მათემატიკური ბაქეჩიები ცხოვრობენ აგ-
ნათვე უნიფიკურად გომიკონები და მცენარეების ფოთლებზე, სადაც მათ შეუძლიათ
შეთვისონ 5 კგ N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹ [31]. ცუდად დაშლად სუბსტრუქტის ქონა ნივთიერებაში
(მაგ., ნედლეულისანი ნივთიერება) და ცუდ ხელოვნებში აზოტის ფიქსაცია საკმაოდ
დაბალია; სუბსტრუქტში და აქტივობაში იგი, ადგილსამყოფელის მიხედვით, აღწევს
0.1-2 კგ N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹ [33, 80].

სიმბიოზური N_2 -მათემატიკური და ნახშირბადის მიხედვით ჰეტიკოლოგიური
ბაქეჩიები ნახშირბადობით უხეველყოფის ჰომბემას წყვეტენ იმით, რომ
სახელებთან ავტოლოგიური მცენარეების უხეველებში ან იკვებებიან ხიზონფიქ-
დან გამომდინარე უსუბსტრუქტით, ამიტომ მათ შეუძლიათ ატომსფიქსის აზოტის
ბევხად უფრო უფიქსაცია ფიქსიება, ვიდრე თავისუფლად ცხოვრებ ბაქეჩიებს
(ცხ. 3.8).

უმნიშვნელოვანესი სიმბიოზური აზოტის მათემატიკური ბაქეჩიები უკვებონან
Rhizobium-ისა და *Bradyrhizobium*-ის გვარებს, რომელთა ცალკეული სახეობები და
მრავალი ფორმოლოგიური ხასა ცხოვრობს ჰაქსონანთა ფესვების უფიქსებში. ეს მნი-
შვანი განსხვავება უმნიშვნელოვანეს მათი მიღეტიკობით სხვადასხვა მასონიქტილი
მცენარისადმი: *Rhizobium*-ის სახეობები უფიქსებს ქმნიან ძირითადად *Trifolium*,
Lotus, *Melilotus*, *Vicia*, *Pisum* და *Phaseolus* და აგნათვე სონას ვეჩი ფომბაში
(*Glycine soja*); *Bradyrhizobium* უმნიშვნელოვანეს *Glycine* მას, *Vigna*-ს სახეობებთან
და სხვა სუბსტრუქტულ და გომიკონულ ჰაქსონებთან. ჰაქსონების ნახშირბადეველი
Sesbania rostrata, რომელიც უნიფიკურად დატბორილ ადგილსამყოფელში მნიშვნელოვან
იკვთავებს უფიქსებს ლიქობის ქიქტი. N_2 -მათემატიკური სიმბიოტებიდან ცნობი-
ლი აგნათვე აქტივობით უნიფიკურად გვარ *Frankia*-დან, რომელიც ქმნიან უფიქსებს *Alnus*,
Myrica, *Hippophae*, *Elaeagnus*, *Casuarina*, *Ceanothus* და ზოგიერთ სხვა ბე
მცენარესთან და ბუჩქთან [21, 77]. ყველა ეს ბე მცენარე თუ ბუჩქი ზომიერია.
ისინი ცხოვრობენ აზოტით ლახობ ნივთიერებზე. ისინი აქტივობით უნიფიკურად სიმ-
ბიოზის ბეშეკობით უნიფიკურად აფიქსიებენ 50-150 კგ N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹.

მცენარესთან უფიქს სუსტ სიმბიოზში (ასოციაციური სიმბიოზი) იმყოფებიან
აზოტის მათემატიკური ბაქეჩიები, რომელიც სახელებთან მასონიქტის ფესვებს
შიხის და ხეების მიკროზონაში. ასოციაციური სიმბიოზი მანიფიქტივიკობელი ბაქ-

ცხილი 3.8 N_2 სიმბიოზური ფიქსაცია (კგ N_2 ჰა⁻¹ს⁻¹) ჰაქსონებში (Werner, 1992)

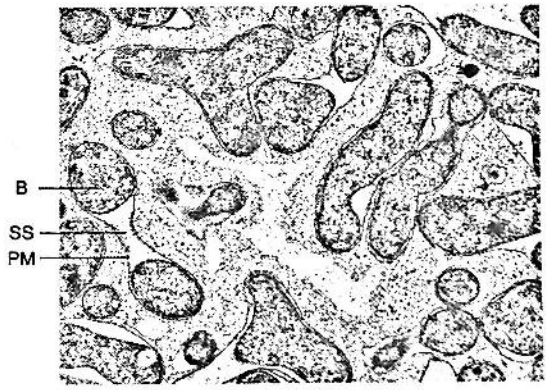
მცენარე	მინებები / მაქსიმუმი	საშუალო
Lens	50-150	80
Trifolium	45-670	250
Pisum	50-500	150
Medicago	90-340	250
Lupinus	140-200	150
Vicia	100-300	200
Glycine	60-300	100
Arachis	50-150	100
Sesbania	600-800	700
N_2 - მათემატიკური ხეები ხეები	80-500	150

უჩიებსა და ცხოველ მახვილოვნებს შორის უხეუნველყოფს 5-30 ჯგ N_2 ჰა⁻¹ა⁻¹ ფოქსიებას, ხოლო *Anabaena azollae*-სა და წყლის გვიშია *Azolla*-ს შორის – 60-120 ჯგ N_2 ჰა⁻¹ა⁻¹ [236]. აღმოსავლეთ აზიაში, სადაც *Azolla* მდიდარად მწვანე სასუქად გამოიყენებოდა, ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს ბიონუის პლანტაციების აზოტით უხეუნველყოფისათვის.

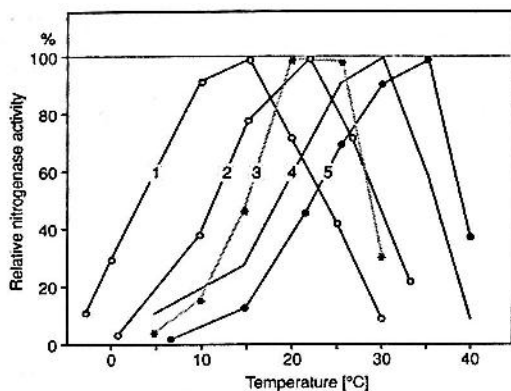
სიმბიოზი ჰაქონების ფესვებში

ჩინობები ახიან ობლიგატური აქობები და ცხოველბუნ საპროდუქტად იმ ჰეგონების ნიდაგებში, სადაც მათი მასპინძელი მცენახუა გავეყვებული. ახალ-გახდა მასპინძელი მცენახის ინფიციება და ნოდულაცია (ყოფილის შექმნა) ხდება ბაქტერიის გენის მიუი ჰეგულიებადი სიგნალური ვაჭვის მეშვეობით [207]. ჰოდესაც მოხდება შესაბამისი მასპინძლის ამოცნობა, (მაგ., მცენახისთვის ლექტინის მეშვეობით) და მცენახუ-სიმბიონტის უნტაქტი, ბაქტერიასუ ხეუნვას ინყებს ყველასუ ახლო მყოფი ფესვის ბუსუსი. ბუსუსის კედლის ადგილობრივად გახსნის მეშვეობით ბაქტერიას გზა უძლევა ფესვის ქუქის ჰაქენქიმამდე. აქ ბაქტერია გამოყოფს სიგნალური ნივთიუებებს, ჰომლებიუ ინვევენ უხეუების მეხისკეულე დაყოფას.

ყოფილის განვითახება ინფიციება ინდოლუტიგის მევეების, ციტოკინინისა ჰიბუქინინების უნტენსიფიკაციის მომატებით. შესაბამისი გენის მეშვეობით მასპინძლის უხეუებში ინყება ყოფისასთვის სპეციფიური ნივთიუებების (ცილები, გლუტამინ-სინთეზასა, უიკასა, PEP-უაქობუქილასა და ლე-ჰემოგლობინი) სინთუზი. ამავ დროს, ბაქტერიები, ჰომლებიუ ინფიციების ამ სუადისუ მთლიანად მასპინძლის ხაქსუ ივეებებთან, ინყებენ გამიავებას. მოგვიანებით, წანვეკებული ფოქმის მქონე ცალკეული ბაქტერიები გახდაიქმნებიან უფო დიდი ზომის ბაქტერიად, ჰომლებიუ სხებთან მასპინძლის უხეუის ჰეიბბაქტერიოდელ მემბხა-



ნახ. 3.17 *Vicia faba*-ს ფესვის განივი ქილი. B ბაქტერიი; SS სიმბიოზური აქვ და სიმბიოზური მემბხანა; PM ჰეიბბაქტერიული მემბხანა (ელექტრონიკი მიუილხაფრა D. Werner; 20 000X)



ნახ. 3.19 სხვადასხვა მცენარის ფესვის ანათლებში ნიტიროგენაზის აქტივობის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე აზოტმთავრისებრი სიმბიოტებისა და ციანობაქტერიების თანხლებით (Granhall & Lid-Torsvik, 1975; Waughman, 1977)

მიჩანვად ბმული აზოტის გამოსავალი შეიძლება სამყვი გაიზახდოს. გახმე ფაქტობიდან ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქვს ნიდაგის ტენიანობასა და ტემპერატურას. ნიტიროგენაზის აქტივობის ტემპერატურული ოპტიმუმი ადაპტირებადია. იგი ემთხვევა მცენარის გაზიცელების ადგილზე გაბატონებულ ტემპერატურულ ჰევიმს (ნახ. 3.19). ნიტიროგენაზის სისტემის სიცივისადმი მგჩმნობიანობის გამო, N₂-ის ფიქსირება იწმინიხდება უჯვ დაბალი დადებითი ტემპერატურების პირობებში.

3.6 მინერალური ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებანი სხვადასხვა პაბიტაჰში

ფესვების სიცივის (ნიტროსფერის) ქიმიური გახედი განაპირობებს მინერალური ნივთიერებათა იმ მახაგს, იის საფუძველზე უნდა მოაწყოს მცენარე თავისი მეტაბოლიზმი. ნიდაგის მინერალების შემადგენლობას, ნიდაგის ჰეაქციას და იონების მახაგს მეტნილად განაპირობებს ძიითადი ქანის გეოლოგიური ტიპი. ნიდაგის ვიწრო-სიცივისედი ცვალებადობას მცენარე უჯვება სხვადასხვა გზით: ნიდაგში ხელსაყერი პირობონტების მოქმენით და ახახელსაყერის გვიქიის ავიით; ფესვების ხეღის ქემოქროფუდა პირობიური ან ნეგატიური ჰეაქციით; მეტაბოლური პლასტიკიზმით; ქემოქროტივების, ხასების და დიხუნქციური გაზიცელების მქონე ვიკაყერი სახეობების განვითახებით. აქედან გამომდინახე, მინერალური ნივთიერების ცვლის პაბიტაჰზე დამოკიდებულების ფუნქციონალური ანალიზი ნახმოადგენს შედახებითი უჯვფიზიოლოგიის გამოსავლევ ვითუქით მნიშვნელოვან თემას.

ნიდაგზე, იომელიც მინერალური ნივთიერებების ხაღენმობისა და შემცველობის მიხედვით უახად გამოხატული თავისებულებით გამოიიჩნევა, გვხვდება მცენარეთა სახეობების დამახასიათებელი სპეციი; აქ გვხვდება "სპეციალისტუ-

ბი^ნ, ხომილებსაც ახასიათებთ თავისებური მუცაბოლიზმი: მფავებისადმი ცოლიხან-
ტული სახეობები; მახილების დიდი ჟონცენცეხაცოებისადმი მფგხადი სახეობები,
მაგ., ჰალიფოტები; მძიმე მუცალებით მფიდახ ნიდაგამი მობინდაფიერი – მუცალოფ-
იკები; აფიოთვე სახეობები, ხომილებიც იკანენ მახილების დაბად ჟონცენცეხაცოებს.
მიავადი ვახიანტიდან განვიხილოთ მხოლოდ ზოგიერთი მაგალითი.

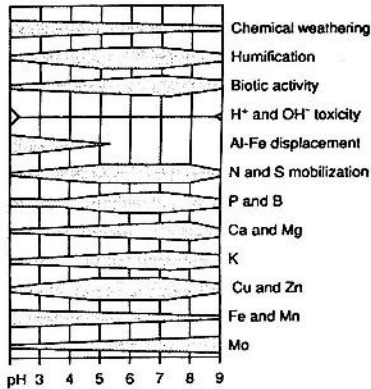
3.6.1 მფავი და ბუნადი სანბსხიბუნ მოზნიერი მსენიხები

მცენახის გაფომში ნყადანის იონების ჟონცენცეხაცო ნახმოადგენს ევებისა
და გაფიცელების მნიშვნელოვან მახილებიხებელ ფეკოს. ნიდაგის იუაქცია და-
ყახებელია ნიდაგის სსნახში ნყადანის იონების ჟონცენცეხაცოაზე (აქეუაღი
მფავიანობა) და მიმოცელებების მიუი H⁺ იონების მთანთქმანზე (ჰიოტენციუი
მფავიანობა). ეენიან იუგიონებში ნიდაგების ემეცეხობას აქეს სესტი მფავე (pH
= 5-6.5) ან ნეიტიალუი (pH = 6.5-7) იუაქცია, დაქამებებელ ნიდაგეს ახასიათებს
ძლიუი მფავე იუაქცია (pH < 4). მფავების მემქმნელი მინეხალების (მაგ., პიიტი)
გავენით ნიდაგეს მუიძლება ჰქონდეს ცოკაღუად დაბალი pH. აიიეული იუგიონე-
ბის ნიდაგებს, ეუეე მახილების და ვახიმნაცების დაფიფვების ხახზე, აქვთ
ძიიიოადი იუაქცია; ნეიტიალუი მახილიანი ნიდაგები გამიიიეევიან ზომიუი
იუაქციით (pH = 8-9), სიიდან ნიდაგებს ძლიუი ეუეე იუაქცია ახასიათებთ (pH
= 10 და მეტი).

ნიდაგის დამფავიანება მავანნიხად ხეება: ნიდაგის გამოფიკვით; მიმოცე-
ღარი კათონების გამოკანით; მცენახების ფესვებისა და მიხიოიგანნიშების
მიუი გამოყოფილი იიგანელი მფავების მემეეობით; ჰემესის ფენიდან ჰემინის-
და ფეეეო- მფავების გადმოადგილებით და სენთქვისა და ეულიის მუეგად ნახ-
მიიამფავების დისოციაციის მემეეობით. ამას ემაეება მფავების მემოკანა ნაღეე-
ბით და მფავის ნახმოქმნელი გამაქეეყიანებელი ნაქითების (განსაკუთებით
SO₂) დაღეევა. ნიდაგის იუაქცია იცეება წლის განმავლობაში (განსაკუთებით
დამოყიებელია ნაღეეების წლიუი განანილებაზე); აქ, განსაკუთებით, ნიდაგის
სხვადასხვა ჰმიიზონტი, ნახმოქმნება მციიხსიიეევიანი განსხვაებანი. ამი-
ომ, ჰაბიკაციის დახასიათების ეიოს ნიდაგის იუაქცია ენდა გიიზომოს წლის გან-
მავლობაში და მის ყვედა ჰმიიზონტი.

მეიქნიანი მცენახების ემეცეხობას, ხავსება და იქენებს მუეძლიათ ასე-
ბობა ნიდაგის იუაქციის საეეომე ფაიოთ დიანაზონში (სესტი მფავედან – სესტი
ეუეე იუაქციაზე), იიიიი ამფიოციხანეეები აიან pH-ის ფახელებში: 3.5-8.5.
ცადეეულ სახეობებს, მათი განსაკუთებელი ფიიიოლოგიის გამომ, გააწინათ ასე-
ბობის საეეომე ვიიიი დიანაზონი. *Avenella flezuosa*-ს (მფავე ნიდაგისათვის და-
მახასიათებელი მცენახე) განვიოთებების მკტიმეი ძეეს pH 4 და pH 5 მიიის.
აცილიფიუიბია აფიოთვე ზოგიერთი *Ericaceae* (მაგ., *Calluna, rododendronis*
ბეუი სახეობა) და სახეობები, ხომილებიც იხეებანან საეეები ნეოთეუებებთ
ლაიბ ადგილებში (ქამბის მცენახები, ხეების მფავე ქეიხეე მობინდაფე იქე-
ებში).

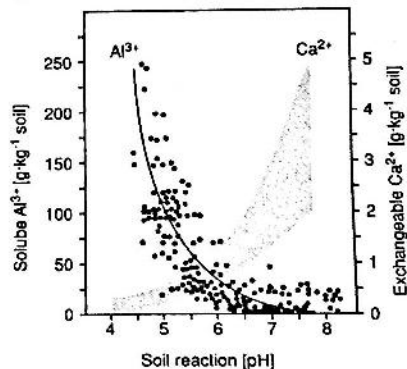
მიხიოიგანნიშთა მიიის ასეებობს ბეუი ბაქეიხა, ხომილებიც მოიოთეეს
ნიდაგის ნეიტიალუი-სესტი ეუეე იუაქციას, მაშინ, იოცა ზოგიერთი სოეომ – ნეი-
ტიალუი-სესტი მფავე გაფიოს. ასეებობენ სახეობები (მაგ., *Aspergillus*-ის,
Penicillium-ის და *Fusarium*-ის სახეობები), ხომილებიც ეეეებანან pH-ის ფაიოთ



ნახ. 3.20 ნიადაგის pH-ის გავლენა ნიადაგის ფიზიკურებაზე, მინერალური ნივთიერებების შემცველობაზე და მცენარეულობის მინერალიზაციაზე და, ზოგადად, ნიადაგში სიცოცხლის პირობებზე. დიაგრამის ფაქტორ ნაწილი მიუთითებს მინერალის მუც შემცველობაზე და სასიცოცხლო პირობების ინტენსივობაზე (Schroeder, 1969)

ღიაპაზონის (pH = 2-10); ამავე დროს, ახიან ძლიერ მჟავა ან ძლიერ ტუტე გახე-მოსადმი ადაპტირებული "ვიწრო სპეციალისტები". მჟავა თიხმულ ნიადაგში, pH = 1-3 პირობებში, ბინადრობენ გოგირდბაქტერიების გვარები: *Triobacillus* და *Sulfobolus* და *Acontium*-ის, *Cephalosporium*-ის და *Trichosporon*-ის გვარის სოკოე-ბი. მანიტიფიცირებული და ზოგჯერ ამონიფიცირებული ბაქტერიები ახიან ბაზ-იკორიანული (pH = 11-მდე). წყარმცენარეებსაც შეუძლიათ ახლებობა ხმაგის ძლიერ მჟავა (*Cyanidium caldarium*, pH = 2-3 მკტიმებით და *Dunaliella acidiphila*, pH = 1-2 მკტიმებით), ისე ძლიერ ტუტე (*Dunaliella salina*, pH = 11 მკტიმებით და *Plectonema nostocorum*, pH = 13-მდე მკტიმებით) წყლებში [193].

გაქიმოში ახსებული წყარბადის იონების კონცენტრაცია უშუალოდ მოქმედებს მცენარის უჯრედების ნივთიერებათა ცვლაზე. ბიოქიმიური პირობების დიდი ნაწ-



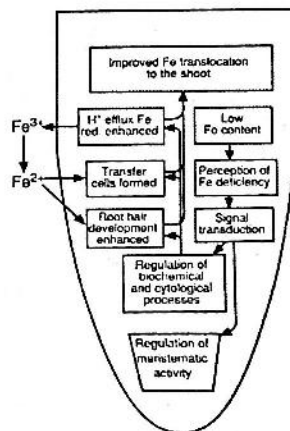
ნახ. 3.21 pH-ის გავლენა Al^{3+} სხადობაზე თხნახ ნიადაგში და Ca^{2+} მიმოცვლაზე გალხიბებულ ნიადაგში (Bannister, 1976; Lathwell & Peech cit. Mengel & Kirkby (1982) მიხედვით)

დადგენა ჯაზარული-ეკოლოგიური კვლევის ერთ-ერთი უძველესი და უმთავრესი ასპექტია.

ერთი მდიდარი ნივთიერება (კიბნაჲი) ერთი ლაიბონსგან განსხვავდება შემდეგი თავისებურებებით: იგი უფრო ნაკლებად მტკიცეა, ამიტომ უფრო მშრალი და თბილია, ვიდრე სილიკატური ნივთიერება. კიბნაჲი ყველაზე უფრო იმით გამოიხარება, რომ მასში Ca^{2+} და HCO_3^- კონცენტრაცია ძირითადი მომატებულია. ამის გამო, კიბნაჲის ჰეაქცია მეტყობის ნივთიერებასა და სუსტ ტუტეს მოიხს. აზოტი კიბნაჲში უფრო სწრაფად მიწველილი იქნება; P, Fe, Mn და მძიმე მეტალები უმეტესობა უფრო ძნელად ხელმისაწვდომია მცენარისათვის, ვიდრე მთავრე ნივთიერება. კიბნაჲი, ამავე დროს, ჯაბონარული ნივთიერებას ნახმობადგენს. ახის აგებულება HCO_3^- მდიდარი ნივთიერება (მაგ., $MgCO_3$ -ის შემცველი დოლომიტური ქანები), ხმობლდაც ზოგიერთი კიბნაჲის მოყვარული მცენარე გაუბის (მაგ., *Helianthemum nummularium*, *Plantago media*), ხოლო კიბნაჲის მოძველები (მაგ., *Anthyllis montana*, *Saxifraga longifolia* პიკნეუმები) კი მათზე სახლებიან.

სილიკატური ნივთიერება მთავრე და თბილი მალე შემცველობისას მკვირი, ტენიანი და, აქედან გამომდინარე, უფრო ცივია, ვიდრე ფაშაჲი ნივთიერება. მასში ხეიანი და მანგანუმი დიდი ხარდონობითა და აღეშინის ნაქითები ადვილად უქვემდებარებანი განსნას. ნივთიერების ყველა ეს მახასიათებელი მოქმედებს მცენარის ნივთიერებათა ცვლისა და ზღის ჰიოცესზე.

მცენარეთა ჰეაქცია ახანელსაქიური სეზონატისადმი მხავადგახია. კალციუმული მცენარეები უნდა იყვნენ შერეული კიბნაჲიდან ფოსფორისა და მიკროელემენტების ძნელად შეთვისებას. ბუჩი მცენარე (მაგ., *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Solanaceae*, *Cucurbitaceae* მუხების სხვადსხვა სახეობებს) გააჩნიათ ე.წ. ხეინის უფქტი, რომლის ახი მდგომარეობს იმამი, რომ ფესვების აქში ჰიოტონების ნაქადის გახედა იწვევს ხეინის მეოხად საქანსპოქი ფოქმად ხედუქიებას და, ამავე დროს, ფესვის გამტარი უქიებების გამხავებას, ხაც ხელს უწყობს შეთვისების ჰიოცესის გაძლიერებას (ნახ. 3.22, იხ. აგებულება ნახ. 3.20). თუ



ნახ. 3.22 ხეინის დელიციის გაკლენა მიღებნიან მცენარეთა ფესვებზე (Lucas, 1987)

ცხიჩი 3.10 მცენახეთა მოხის კი-ქოიოიონსა და აღმონის კოქიოქიოიონს მადლიოქიი (Grime & Hodgson, 1969)

კი-ქოიოიონსადმი მიღეკიოი კი-ნახიზე მოხახიი კალციუქიი მცენახეიი	აღმონის კოქიოქიოიონსადმი მიღეკიოი სიოქიოქიი ნიადანე მოხახიი კალციოქიი მცენახეიი
<i>Avenella flexuosa</i>	<i>Hordeum vulgare</i>
<i>Holcus mollis</i>	<i>Agrostis stolonifera</i>
<i>Paspalum dilatatum</i>	<i>Festuca pratensis</i>
<i>Lathyrus limifolius</i>	<i>Beta vulgaris</i>
<i>Galium saxatile</i>	<i>Medicago sativa</i>
<i>Eucalyptus dalymplicana</i>	<i>Asperula cynanchica</i>
<i>Eucalyptus gomphocephala</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>
<i>Eucalyptus gunnii</i>	<i>Lactuca sativa</i>

კალციუქიი მცენახეებს კი-ნახიი გადკიგავთ, თავს იწენენ ფოსფოიონს ნაკე-
ბოიონსა და კი-ნის ნაკებოიონს იწენენი ("კი-ქოიოიონი"; ცხ. 3.10). ამ მხიი
ყველახე უფიო მგიქონიიიი კელქიი-ღეკიოიოქიი მცენახეიი სიიან, მად.,
Citrus-ის სახეოებოი და *Ericaceae*-ს ბუქიი ნახიომადგენელი (იოგდენდოიონის
სახეოებოი). კი-ქოიოიონი სიის ნიოთიეებოთა ცვიის კომქიიქიიიი აილუქვა,
იომქიიცი ეხება ნიქიოქიი, ფოსფოიონსა და მეკეიონსა ცვიანს. კი-ნახიის ძლიე
ომქიი მცენახეიი HCO_3^- და Ca^{2+} მიმართ სემგიქონიიიი სიიან. კი-ნახიის ძლიე
სახეიი და კი-ნახიის მომქიი მახიქიოქიი, იოგოიოქიი მად., *Avenella flexuosa*,
 HCO_3^- დიი კონციქიოქიიიიიი ფესვიებოი აკიოქიიებენ დიი იოგდენდოიონ
მადკს, იაკ იწვევს ხიის ჰიოქიიის შიქიეებანს და, აკიოქიი ფესვიებონს დაზი-
ნებანს.

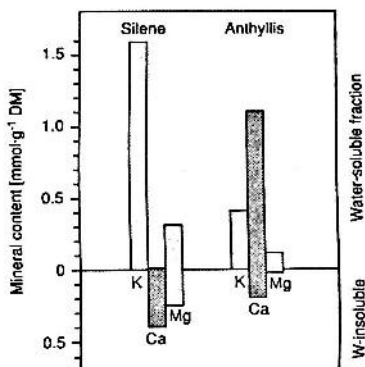
კიოთი ლახიბ მეკეიი ნიადგამი სხეუქიი იკიონს, მანგანეიონსა და განს-
კეოქიიოთ აღმონის იონებონს დიმა მახადმა კი-ნახიის მოყვიიქიი მცენახეებოი
შეიქიება გამოიწვიონს ამ იონებონს სიქიიბე, ამვე ნიადგამი Al^{3+} ქიიბი შეი-
ვისება ზიანს აყენებს კალციოქიი მცენახეებს (ცხ. 3.10). აღმონის იონებოი
იკევებენ კალციოქიი იონებონს სხის, იაკ იწვევს კალციუმ-კალციოქიიონის სისკეიონს
შესესკეებანს. ამ ეიონს, მად., სებნა მიკოქიიონსა და უქიიონს ჰიადიიქიი განქიიონს
ჰიოქიიებონს დათიქენვა. კი-ნახიის მომქიი მცენახეებს კი შექიიიოთ მიქიი მე-
კეიონს კომქიიქიიიიად დაბმა და Al^{3+} იონებოი მათოქიი უქენებელიანს.

შედკეიოთი ფიოქიიოქიიის ასვექიიოთ შეიქიება გამოქიი მცენახეთა კალცი-
ქიიის მეკეიოქიიონის მიი კიი ("ფიოქიიოქიიებოი") [117]. კალციოქიი მცენახე-
ებოი იძახადებენ ნეკეიი სნად მადკსა და ციქიოქიიიი დაკეიიიიქიი, კალციქიი; ამ
შეშოქიივკეიი უქიიონს ნეკეიი შეიქიიიი უფიო მეკ Ca^{2+} , ვიიქიი K^+ . მიადიი
Brassicaceae, *fabaceae*, *Geraniaceae*, *Euphorbiaceae* და, იოგოქიი აქამდევ კნობიიი,
ყვედ *Crassulaceae* სიის კალციოქიი. კალციოქიი მცენახეებოი კალციოქიი
მადკ კონციქიოქიიებს ებიქვიან Ca -ის გადკეიიიი კალციუმ-ქიიიიი და
ვექიიონთან მიი დებოთ (ნახ. 3.23). ქიიიიიი კიი განეკეიიებოიან
Cactaceae, *Polygonaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae* და *Caryophyllaceae*-ს მოქიი-
ებონს ვექიიიი ნახიომადგენელი. კალციოქიი შეივისება ხელს ექიიონს ქიიიიიი მე-
კეიონს სიწოქიი. ამ მოქიიებონს ნახიომადგენლებს მხოლოდ მამინ შექიიიოთ
დასახედენ კი-ნახიი, იმდესაკ მათი ფანგებონს მეკეიოქიი იქიი ქიიიიიი
საკეიი იოგდენდოიანს. კალციოქიიის კეიიიიიიიი კიიიი ქიიი მექიიიონს ნახიომადგენს

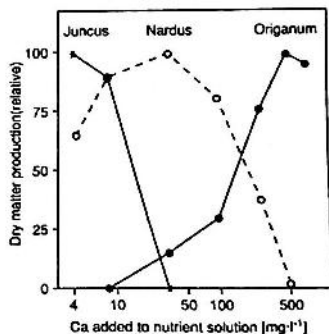
ჩეხეთის, რომელიც ზოგიერთ *Saxifragaceae*-სა და *Plumbaginaceae*-ში ჰიდატოფობის საშუალებით საკმაოდ აქტიურად მიმდინარეობს.

ბევრ შემთხვევაში, მცენარეების გავრცელებასა და Ca-ის ფიზიოლოგიურ მუშაობას ახსნის გახიზვული კავშირი (ნახ. 3.24), თუმცა ეს ახ ნაჩვენებებს ჩანს ზოგად ტენდენციას. კალციუმოვანი ოჯახებსა და გვარებში ახსნობენ ისეთი სახეობები, რომლებიც გეოგრაფიული ასპექტში კალციუმოვანი ან კალციუმოვანი ოჯახები. ეს მაგალითი უჩვენებს, რომ ეკოლოგიური ნიშანდობები იშვიათად მოქმედებენ ცალკეულ ფიზიოლოგიურ ხეჯივებზე. საჭიროა ყველა ასპექტის გათვალისწინება. ასე, მაგ., მცენარეთა სახეობებისა და ეკოლოგიების გავრცელება უჩინარ ნიშანდებზე გამომწვევია ახა მახტო უჩვენებს კალციუმის ცვლის თავისებულებებით, ახამდე ატყუთვუ აუცილებელი ბიოქიმიკების (მაგ., ხინინს) შეთვისების უნარის ბენეფიკურად ფიქსიხებული მექანიზმებით.

ნახ. 3.23 კალციუმის ჰიდატოფობი მონახილ სხვადასხვა ფიზიოლოგიური მუშაობის ფორმის კალციუმის და მაგნიუმის შემცველობა (Ijtin, 1940; Horak & Kinzel, 1971)

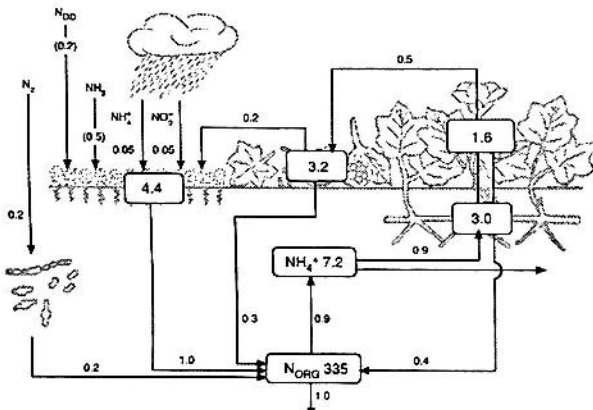


ნახ. 3.24 კალციუმის სხვადასხვა შემცველობის პირობებში კალციუმოვანი (Juncus squarrosus), კალციუმოვანი (Nardus stricta) და კალციუმოვანი (Origanum vulgare) მცენარეების ხეის თავისებულებანი (Jeffers & Willis, cit. Kinzel (1982) მონებებით)



3.6.3 ოცნობილი ჰაბიტატებში მოხაზი მანქანი

ოცნობილი ჰაბიტატები ისეთი ადგილებია, სადაც მცენარეთა ზედა და განვითარების ძირითადი მახველიჩევი გახეშო ფაქტორია საკვები ნივთიეებების ნაკლებობა. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ისეთი ელემენტების ნაკლებობა, რომელიცაა აზოტი და ფოსფორი. ამის მიზეზია: მნიშვალევი ნივთიეებებით ლახობი სუბსტრატ (მაგ., კვანძიანი ქვიშახი); ტუტე, ევგალიჩევი ნიდაგი; ოცნობილი ჩამონაცვენის ნელი და ახახელი დამლა. მნი, სმიხად ეთიეოლად მეფე და ქვიშვიან ნიდაგებზე ვითახლებიან სკელიფილიჩი ბუჩქოვანი ფოხმაციები (ჩაპახილი, მტოხილი, ფინბოსი და სხვ.). აჩქიევი ტენეისა და მალაღმთის ცივი ნიდაგი ჩამონაცვენი საფენის მნიშვალევიჩების ნელი ტემპის, ჰუმუსის დამ-



ნახ. 3.25 აზოტის ბალანსი ჩილიოთი შვედეთის ქაობებში (Rosswall et al., 1975). მნიშვალეობისა და ნახმიხადის ბალანსის ომევი სუბ-აჩქიევი ქაობებისთვის იხ. Sonesson (1980)

ცხილი 3.11 ნიბის ოიჩი მნიშვალევი ელემენტების (გ მ² ს⁻¹) იბმხი (Golley et al., 1975; Kallio & Veum, 1975; Likens et al., 1977)

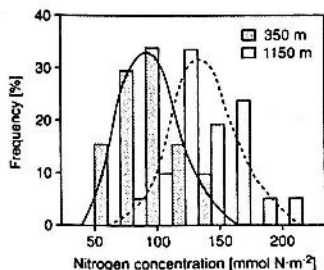
ელემენტი	სომოვილი ნიბიანი ცევი (ცენსილევი ამეიიეა)	ფოთოღმციენი ფახოღფოთოღციენი ცევი (ჩილიოთი ამეიიეა)	ცენსი (სეაღნიღვი)
N		2.07	0.07-0.1
S		1.88	0.5-0.6
P	0.10	0.0004	
Ca	2.93	0.22	0.25-0.54
Mg	0.49	0.06	0.05-0.15
K	0.95	0.09	0.08-0.12
Na	3.07	0.16	0.1-0.4
Fe	0.30		

ფვანების და ხშირი დატენიანების გამო, წახიმადგენს აზოტითა და ფოსფორით ლაიბ ადგილსამყოფელს (ნახ. 3.25). მინერალური ნივთიერებებით განსაჯუთხებით ლაიბი ქაობისა და კოხიანი ნიადაგები. აქ, ჰუმენის ნაუთების დიდი ხაზდუნობის, ძლიერი დაბალი pH-ისა და გუნტის წყლების დაგუბების გამო, მინერალური ნივთიერებათა უმწყნეხაყა ძალიან დაბალია. ამიკომ, დიდი მნიშვნელობა უნიქება მინერალური ნივთიერებათა შემოცანას (ქაით მოცანილი მუცისა და წვიმის სახით) ("მშობუხეფა"; ცხ. 3.11).

მინერალური ლაიბ ჰაბიტატებში მობინაფე მუენაჟები, ძიხითადად, განუჯუთხებიაან გაჟვეუი მუგანიზაციისა თუ ზდის ფოხმას. ასუთებია: ცვი ჟეგონების დიქენები (წანილობიჯ აზოტმადუქსიხებელი ფიკობიონები და უპიფოტები); ხავსები კუნფასა და ქაობებში; ბალახოვანი მუენაჟები, მათ შიხის კოხილანი მაჟვლოვნები და ისლები; მუიუ ზომის მუდენიანი ბალახოვანი მუენაჟები, განსაჯუთხებით ჟოუგული ფოხმის; უუა ბუქები, ხშიხად ჰაგასა მახადმწვანე ფოთლებით; უხემუქინიანი მუენაჟები, ჟომუთას ახასათებთ ფოთლების სჯეჟომოხეფლობის მალად ინდექსი (% ნელი ბოქას მუეაჟება % ნელი ჰიოგუნთან) [147]. *Ericaceae-ebisa* და მისი მონათესავე მუახების წახიმადგენლები, ჟმდებოც სახლებიან აზოტით ლაიბ ჰაბიტატებში, გვევინებიაან ჟოგოჟ ქემოქასონომიუი ფიზიოლოგიუი ტიპი: ნიგასჟეფუქასის აქეოვობა მათი ძლიერი დაბალია (ნ. ცხ. 3.7); ამ მუახების ბუქი წახიმადგენელს აქს მაგნი, დენიით მდენი ფოთლები; მუკაბოლიზმი მომათულია ცხიების დაგჟოვებისუენ და მინერალური ნივთიერებების მუთვისება ძლიერება ფესვის სიმბონტი სვეციფიუი სოკოების მუშვეობით (უიოგოდელი და ახეგოდელი მუოხიხა).

მინერალური ნივთიერებებით განსაჯუთხებით ლაიბ ჰაბიტატებში გვევება მალასველიაღიხიუბისასიოცელო ფოხმები, ჟოგოჟადა უპიფოტუი მუქინიანი მუენაჟები და მოხფოლოგიუად თუ კასონომიუად მხავდფეჟოვანი მუაყებლები, ჟმდელთა შიხის ახიან ჟოგოჟ უპიფოტები, ისე ქაობის მუენაჟები.

უპიფოტები ცხოჟობენ მუგანელ სუბსტრატუ და მინერალური ნივთიერებებს იოთისებენ ატმოსფეროდან. ნიშისა და უნის ფოხმის ფოთლები (*ჰეგეჟოლოია*, მაგ., *Platyserium*-ის და *Dischidia*-ს მუთხვეუაში) და ძახისები ჟოუგები (მაგ., *Asplenium*-ის სახეობები და *Bromeliaceae*-ის წახიმადგენლები) აგოვებენ ნაქებსა და დუჟიკს. ფოთლებუ განდაგებელი მუწმოვი ქუცლები ადვილებენ იონების მუწნეას წამონადენი წყლებდან. მოხფოლოგიუი წახიმონაქმნებს მუესაბამება ფუნჯიწონაღიუი მუგებანი. უპიფოტუი გვიმუებისა და ყვავილოვანი მუენაჟების მიუი დაგოვოდ დუჟიკში იმყოფებიაან ბაქტერიები, სოკოები და



ნახ. 3.26 რიგ. მუეუთის დაბალი და მალად სიმაღლებიდან ახეუ მუენაჟითა ფოთლებში აზოტის განაწილება. მალად სიმაღლებუ, მუესაბამისად, უახეს ეკოლოგიუი პიხობებში მოხად მუენაჟის აქს უფო ჰაგას ზომის ფოთლი და, ადენაგ, აზოტის მუშველობა მასში სტატისტიუად მუაია (Komer, 1989)

ცხოველები, ხომლები მგანეღ სუბსტანცა გახდაქმნან მცენახისთვის ავღიღ-
შეთვისებად ფოხმად.

მცაცუბელი მცენახუბი სქელი ენოპლაზმუხი ჰუკიკულებით დაფუხელი ჭიკუკო-
ბანი უჭიკუბიდან გამომუფენ მომნეღებელ ენოიშებს (ჰიოკუაზუბი, პუკიღაზუ-
ბი) და ამავე უჭიკუბის მუჭუკობით ითვისებენ ამინომუფავებსა და იონებს.
გახდა ამისა, მომნეღებელ ცხოველებს ბაქტერიები უწვევან მინეჩალიზიზუბას. მცაცუ-
ბლობა ახის ხეხი, ხომლის საშუალებითაც მცენახუ აკომპენსიზებს ზოკოთა და
ფოსფორით ლახიბი ჰაბიკუბების ახახელსაყიღ გავლენას. ცოლის მომნეღების
მუჭუკობით *Pinguicula*-ს სახეობები იღებენ საჭიომ ზოკოს 20-60% და ფოს-
ფორის 35-80% [111]. მგანეღ საკუბი ნოვითიკუბის ეშუალოდ გამოყენება
ხელს უწყობს ფოტოღების სწიად განახლებას და, აქედან გამომდინახე, თესლებისა
და მომავალი აღომნაცენისათვის საჭიომ მგანოგენუხი საკუბი ნოვითიკუბების
დაგომუბას [216].

საკუბი ნოვითიკუბით ლახიბ ჰაბიკუბებში დასახლებულ მცენახუებს ახ-
სიათობთ ეფუქუხობის სუბსტანცა [59]. მისი მუჭუკობით, საკუბი ნოვითი-
კუბების ნაკლებობის მიუხედავად, ისინი იწახიკუნებენ კონეკუენციის უწახს. მათ
მუჭედით გაადიკიონ მინეჩალიზი ნოვითიკუბების შეთვისება (აბსოლუციის ეფუ-
ქუხობა; მაგ., ფესვების უფიო მდღავიად განვითახების და გამყარების უჭიკუბის
ხაოღენობის გაზხელს საშუალებით) და გააუმჯობესონ მინეჩალიზი ნოვითიკუბების
მახაგი ფესვების სიჭიკუბი (მობილიზების ეფუქუხობა; მაგ., ფესვების მიუი
მუავების და ქაღაისის მუჭიკუღების გამოყოფით). მინეჩალიზი ნოვითიკუბებით
ლახიბ და მუავე ნოდაგებუე მოწახე მცენახუ ახასიათებს *მობმახუბის ეფუქ-
უხობა* (ჰუკიანსლოკაციის ეფუქუხობა), ხაც მას საშუალებას აძლევს საკუბი
ნოვითიკუბების ხელმუიუდ გადანაწილების მუჭუკობით თავიდან გამოყენოს
ისინი ახალი მგანოგების შესაქმნეღად. ეთონიან მცენახუებში, თესლების
მუჭმის ჰიოკუბში, საკუბი ნოვითიკუბები (განსაკუთრებით ფოსფორი) ვუგ-
კაციკი მგანოგების ნაცვად ძალიან იდიო ხაოღენობით მიწოღება ჰეჰიო-
ღუქიკულ მგანოგებს. მხავაღლიან მცენახუებში ბოოღემუნეუბი გიოგებუა
გამოწამთიების მგანოგებში; ნოვითიკუბათა მხავაღუხადი ჰუკიანსლოკაცი
სამუალებას აძლევს მცენახუს იცხოჭიოს საკუბი ნოვითიკუბებით ლახიბ
ჰაბიკუბებში.

ცოვ ჰეგონებში მხავაღლიანი მცენახუები ქახობენ ეთონიანებს. მახადმ-
ვანე ფოტოღების სიოკუბის ბანეიღიკობას იღოვე ეფუქი აქვს; ფოტოღების
ყოვღიღიკი ცვად მბოლოდ ნანიღიკიზ ხედა, ხითაც მცენახუ თავიდან იკლებს
ფოტოღების ცვენით გამომწვეულ მინეჩალიზი ნოვითიკუბათა კახეკას. ენოგენუხად
დაჰიოგამბეუბი ზხელს ჭუკა ფოხმა (გენოკიკუხად და მოხელოგოკუხად გან-
წიკობეუბი ზხელს ჰიოკუბის ჰეგლიკუბა ჰიომონების მუჭუკობით) აავღიღებს
საკუბი ნოვითიკუბით საკუბო ხაოღენობით მომხავებას და აზოკოსა და ფოს-
ფორის უფიო ეფუქუხად გამოყენებას. ასეთი საშუალებების გამოყენებით, ცოვ
და ამიკომ მინეჩალიზი ნოვითიკუბებით ლახიბ მაღაღმის ჰეგონებში, ბაღაბო-
ვან მცენახუებს მუჭედითა ზოკოს უფიო მუკი კონეცენსიკაციის მუჭმას, ვიღე
დაბლობის მცენახუებს (ნახ. 3.26). ისეთ ჰაბიკუბებში, ხოგოილყა კუნედა და
მაღაღმითანად, ყველაზე ნახმაკუბელები ახიან ის მცენახუები, ხომღენასა აქეთ
ანთიღაკუბის *ეფიომის კონსუკუაკუტი კიკი*. აბოკუხად მუზღედე გახეომი ახს-
ბობა მოითხოვს მუკაბოღიზმის დაბად იწეენსიკობას – იმისათვის, ხომ ზხელს
მუზღედეს ხახუზე მუკაბოღიზმის ყველა ჰიოკუბი მიდინახუობდეს ჰახომონედ.

3.7 მინერალური ნივთიერებათა რეჟიმი მინერალურ საფარში

3.7.1 მინერალური საფარის მინერალური ნივთიერებათა ბალანსი

მცენარეული საფარის მინერალური ნივთიერებათა რეჟიმი ნაკავშირებულია ნახშირბადის რეჟიმთან. მინერალური ნივთიერებათა შეთვისება ახერხდება მცენარის მასის მომაკვებას, ხოლო ნახშირბადის ასიმილაციის პროცესი უზრუნველყოფს იმ მასალის შექმნას, რომელიც ჩაიქსოვება მინერალური ნივთიერებები.

ეკოლოგიური პროდუქტიულობის განტოლებიდან გამომდინარე, შესაძლებელია მცენარეული საფარის მიერ მინერალური ნივთიერებების წლიური ათვისების გამოთვლა, თუ ცნობილია ნაცაჩის შემცველობა და შემადგენლობა. მცენარეული საფარის მიერ ფაქტობრივად უთვისებელი წლის განმავლობაში ათვისებულ მინერალური ნივთიერებათა რაოდენობას (M_{abs}) ავლენს ამავე წელს ხეყვანილის სახით გამოყოფილი მინერალური ნივთიერებების რაოდენობა (M_r), რომელიც გამოიყოფება ნაღებების მიერ. მცენარეულ საფარში ჩრება მინერალური ნივთიერებათა ინჟინერინგული ნაწილი (M_i).

$$M_{abs} = M_i + M_r \quad (\text{ჯგ } 3\text{ა}^{-1}\text{ა}^{-1}). \quad (3.1)$$

მცენარეულ მასაში დაჩრებილი მინერალური ნივთიერებები, პროდუქტიულობის განტოლების (2.21) შესაბამისად, ნაწილდება წლის განმავლობაში მომაკვებულ მინერალურ (ΔB), ჩამოყვანის შედეგად (ეფიციენს) მშალი წონის წლიური უღება (M_L) და უონსუნეების მიერ მასის მოცილება (M_G).

$$M_i = \Delta M_B + M_L + M_G \quad (\text{ჯგ } 3\text{ა}^{-1}\text{ა}^{-1}). \quad (3.2)$$

გამოთვლები ნახმოებს მშალი მასაში მინერალური ნივთიერებების (შესაბამისად ნაცაჩში) რაოდენობის დადგენის შესაძლებლობით. დადგან მცენარეული ბიომასის მენეჟები ახათანაბრად ნაწილდება და მინერალური ნივთიერებების შემცველობა იცვლება წლის განმავლობაში, მინერალური ნივთიერებათა ბალანსის გამოთვლა პროდუქტიულობის ნევიტა უბალი გადამხავლებით ნაცაჩის შემცველობის საშუალო მონაცემებზე ახ შეიძლება. ისევე რამოც ნახშირბადის ბალანსის დადგენისას, აქაც საჭიროა მასალის ალება სხვადასხვა ეროს და სხვადასხვა რეგანოს მიხედვით. ცხ. 3.12 მოცემულია ზაფხულმწვანე და მახადმწვანე უყების მინერალური ნივთიერებათა ბალანსი.

თუ და წილი მონის წლის განმავლობაში ინჟინერინგული მინერალური ნივთიერებებზე და და წილი – ჩამოყვანილი და ჩამოყვანილი მასაზე, შეიძლება დადგინდეს ბუნების უოეფიციენციის k_M საშუალებით [257]:

$$k_M = (M_L + M_r) / M_{abs}. \quad (3.3)$$

მინიჩი უეეციის მქონე ნაქვანაში ათვისებული K-ის 80%, N-ის, P-ის და Ca-ის 70-75% და Mg-ის დაახლოებით 60% უან უბუნდება ნადაგს [258]. ბალანსუნსაფარის ნიღნაჩი უყში N-ის, P-ის, K-ის ბუნების ფაქტიოთა დაახლოებით

ცხელი 3.10 მინერალურ ნივთიერებათა (ყველა მინერალური პარამეტრის პი. მ. ს. -1) ბუნებას აყენებენ (Duvigneaud et al., 1969; Rupp, 1969; 1971) (TC არის მინერალურ ნივთიერებათა ჯამი, რომელიც შეიცავს N, P, K და Ca საერთო ჯამზე, კონკრეტულ შემთხვევაში ნაჩვენებია)

კატეგორია	30-75 წლის ფორმალური მინერალური ნივთიერებათა ხსნარში შემცველი				დაბლოებით 150 წლის მინერალური ნივთიერებათა (Duvigneaud <i>flex</i>) შემცველი				
	N	P	K	TC	N	P	K	TC	
მინერალურ ფორმალური მინერალური ნივთიერებათა შემცველობა	40.6	3.2	24.5	86.8	163.2	22.4	62.6	385.3	550.5
ΔM_B	3.0	0.22	1.6	7.4	12.78	0.26	0.89	4.27	6.83
M_L	6.1	0.41	3.6	12.0	22.8	0.28	1.62	6.39	12.03
მინერალურ ნივთიერებათა ინტეგრირებული $M_i = \Delta M_B + M_L$	9.1	0.63	5.2	19.4	35.57	0.54	2.51	10.66	18.86
M_t	0.09	0.06	1.7	0.71	3.18	0.08	2.57	1.94	4.87
მინერალურ ნივთიერებათა მთლიანი ადამიანის ($M_{abs} = M_i + M_t$)	9.19	0.69	6.9	20.11	38.75	0.54	5.08	12.6	23.73
ბუნების კონსერვაციის $M_M = (M_L + M_t) / M_{abs}$	0.68	0.68	0.77	0.63	0.67	0.67	0.83	0.66	0.71

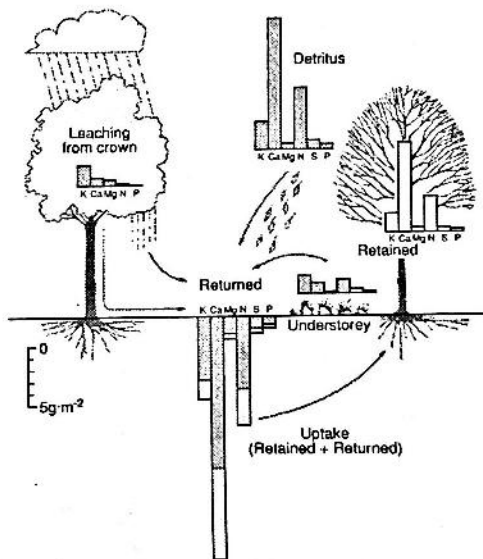
90%, ხოლო Ca-ისა და Mg-ის – დაახლოებით 80%. გიჰოიკელ ნეზის ცყებში Ca-ის და Mg-ის ბუნვის ფაქტორი შეადგენს 95-100% [171] (აქედან 1/3 ვაჟის ჩამოიყვება მდის), K-ის – 85% (ნახევარი მდის ვაჟის ჩამოიყვება), ხოლო Fe-ის – 50% [79].

3.7.2 ჰაბიტატში მინერალური ნივთიერებათა ბუნება

მინერალური ნივთიერებების ბუნებაში მცენარეული საფასი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. მინერალური ფესვების საშუალებით ნიადაგიდან შეიწოვებიან, ნიადაგის ზედაპირის ზეით გადაადგილებიან და ფოთოლცვენის შემდეგ ისევ ნიადაგს უბრუნდებიან. ზოგიერთი მცენარე (მაგ., მუხა) ძლიერად განვითარებული ფესვთა სისტემის წყალობით, მინერალური ნივთიერებებს იწოვს ნიადაგის განსაკუთრებით ღრმა შრეებიდან. ფოთოლცვენის შემდეგ მინერალური ნივთიერებები ბადახვიან მცენარეებსაც ხმატება (ნახ. 3.27).

უკუშობის მუქარაში ნიადაგსა და მცენარეულ საფასს შორის მინერალური ნივთიერებათა ცვლის მნიშვნელოვანი უმჯომნებაა. ის, რომ მრგანული ჩამონაცვნი (რომლის ხაოენობა მცენარის ჰიოდეტეოლობის ჰომოიოცილია) ისევ უკონსტანტს უბრუნდება, ფიოდ მნიშვნელოვანია. სასუქის შუტანის უკოლოგიური საფუძველზე დამყარებული მოძლეუბა უნდა უმყარბოდეს ამ მოვლენას: აუცილებელია მოსავლის აღებისას მოყრებული საყვები ნივთიერებების დანაჟისი შუი-

ნახ. 3.27 ბუდის შუიე ცყში (მუხა, ცაცხვი, ნიფელი) მინერალური ნივთიერებათა ცვლის მოდეი (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1970). ანალიტიკური მოდეი ზომიერი საყყლის ნიშნოვანი ცყისათვის იხ. Johnson et al. (1982); იაპონიის ფოთოლცვნი და მხადმვანე ცყებისათვის იხ. Tsutsumi (1987); გიჰოიკელი ნეზიანი ცყისათვის იხ. Edwards (1982); სავანებისათვის იხ. Egunjobi (1974); ზომიერი საყყლის შველოებისათვის იხ. Rychnovska (1993a); გაუდაბუბელი ჰაბიტატებისათვის იხ. Gimingham (1972); მალაბოის ბუნებაებისათვის იხ. Larcher (1977); აქტიული ტუნდისათვის იხ. Bliss et al. (1981), Chapin & Shaver (1985); ქაობებისათვის იხ. Dykijova & Kvet (1978)



სოს სასუქების შესაბამისი გამოყენებით. ამიტომ, მინერალური ნივთიერებების ბუნების გამოთვლას გააჩნია მნიშვნელოვანი მნიშვნელობა.

მოყვებულ ეკოსისტემაში უკუმიმოხაზობის სიჩქარის საზომს წარმოადგენს დეჰიკომი აზოტის მიხედვით ნაქოთების ნეკრო-მინერალიზების ინტენსივობა (ცხი. 3.13). იგი შეესაბამება მინერალური აზოტის სიჭარბეს, რომელიც იჩნება აზოტის გაზის სახით ახსებული ნაქოთების აოქოქებისა და მიკრობიოგენიზების მიუკომბინებული აზოტის გამოყოფის შემდეგ.

სისტემაში: მცენარე - მიკრობიოგენიზმები - ნიდაგი მინერალური ნივთიერებების კანსპოზიტი მედიოვად მიმდინარეობს და მათი ნაწილი სამედიოვად იკახება. გამოდგება ინვესს საყმაოგ მინიშნელოვანი ხაოქონობის საყვები ნივთიერებების კახგვას (თუმცა, ამის ზესტად შეფასება ძნელია). მინერალური ნივთიერებებს შეუძლიათ გადაადგილება გუნტის წყლების, ფეხელოების ჩამონახეხისა და კაპილარული წყლის ნაყადების საშეალებით. ნაღუქების მეშვეობით მცენარეზე და ნიდაგაზე იღუქება ახომიგანული ნივთიერებები, რომლებიც გაზის, მგუჩის, წისლის, თუ აქიოზოლის სახით ახიან აკომსფეხომში. მინერალური ნივთიერებთა ექსპოზიტი ხდება ბაღანახის მოყოლების გომს (ცხომველების მიუკომ, მოსავლის ალობისას), ექოზების შემთხვევაში, ჩამოხეცვისას და წყაღში ხსნადი ნივთიერებების გადახეცვისა თუ შეწოვის გომს.

ცხილი 3.13 ნიდაგის ზედა შიში აზოტის მინერალიზაცია და ვეგეტაციის უკომში დეჰიკომდანი მინერალური აზოტის კოეფიციენტი გამოყოფა (გჩ N 8²) (Rodin & Bazilevich, 1967; Lossaint & Rapp, 1971; Ellenberg, 1977; Janiesch, 1978; Rehder & Schafer, 1978; Nadelhoffer et al., 1992)

მცენარეობა	მინერალიზაციის ნეკროინტენსივობა	მინერალური აზოტის გამოყოფა (კოეფიციენტი)
ქოპოები		
წიშიანი ყუ	10-80	26
მშიადი ფოთოღმცენი ყუ	10-20	22.5
ქალის ყუ	7	
სავანა	0.3-0.5	
სასოფლო-სამეუქეწო მიწები	7-10	
ზომიერი საყველი		
ხმელთაშახლოვითის საღეხოფილი ყუ		2-2.5
მახემწენაწე წიწვოვანი ყუ	3-12	5-18
ფახოთფოთილოვანი ფოთოღმცენი ყუ	(2) 10-20 (25)	
<i>Fraxinus-Aceretum</i>	15-38	
ქალის ყუ	(2.5) 10-20 (50)	
აღწანეუქი გაღახიბეული ბერქანხი	(0.5) 1-3 (5)	
მეღო	14-26	
მეღო		13-23
წოქოი იბიღანი მეღო	(0) 1 (4)	
მშიადი მახეცოვანი მეღო, სეკპი	1-3	2-6.5
ხეღეაღეი მცენარეობა	4-30	
ღუნების მცენარეობა	1-3	
პაღეღეები	0.2-1	1-1.5
ცოქი ხეღომები		
ბომეაღეი და მითის ყუები	1-5	1.5-2.5 (8)
კანბიეღი ყუ ("Krummholz")	1-2	
მეყენახი	15	
მაღაღმითის ვუვა ბერქანხი	0.1-1	
მაღაღმითის მეღო	(0.5) 2-10	
ახეღეღი აწნეხა	0.03-0.5	2-5
გაღახიბეული ქაობი	0-0.5	

4. წყლის ხეობი

სიციხე წარმოქმნა წყალში და ყველა ცოცხალი ახსება წყალთან ახს და-
ჯავშილებელი. წყალი ის გახეობა, სადაც მიმდინარეობს ბიოლოგიური პროცესები.
პრობილემებში სიციხის უნახს მხოლოდ წყლის გახეობაში აშუავენებს. გამო-
მონისას მისი დალუჯვა ახ ახსი აუცილებელი, მაგამ ამ დროს იგი დატენუი სა-
სიციხელი მდგომარეობაში გადადის.

მცენარე, უმეტესწილად, წყლისგან შედგება. პრობილემებში შეიცავს საშუალო
85-90% წყალს. უჯრედის ცილითა და ლიპიდებით შედგის ნაწილებში, ხოლო წყალ-
ქრომობლები და მიტოქონდრიები, 50% წყალია. წყლით განსაკუთრებით შე-
დგის ხოლო წყალის ნაყოფები (წელი წონის 85-95%), ნახი ფოთლები (80-90%)
და ფესვები (70-95%). წელი მუქანი შეიცავს 50%-მდე წყალს. წყლით ყველაზე
ლაზიბია მწიფე თესვები (ყველაზე უფრო ხშირად 10-15%), ზოგიერთი ცხიმის
მამარობებელი თესვი შეიცავს მხოლოდ 5-7% წყალს [123].

4.1 პრობილემები და პრობილემები მანერაში

მწიფის მცენარეებში, ხომლები ჰაერით ახიან გახეობისგან და შედ-
ვად აოხრებენ წყალს, განმარტობენ წყლის ხეობი ახსი სასიციხელი პრო-
ცესების წიხმარე მიმდინარეობის აუცილებელი წინაპრობა. იმის მიხედვით, თე
ხოლო შედეგით მცენარეებს წყლის მახარის ნაწილად ცვალებდობისა და
აოხრების ხეობიება, ისინი იყოფიან ცვალებად ტენიან (პრობილემები) და
საკუთრი ტენიან (პრობილემები) მცენარეებად [264].

პრობილემები მცენარების წყლის ხეობი უთანაბრება მათ გახეობაში
ახსებელ ტენით მომარტობის პრობებს. პრობილემებს, სოკოებს, წყალმცენარე-
ების ზოგიერთ სახეობას და ლიქენებს გააჩნიათ პატარა უჯრედები, ხომლებსაც ახ
აქვთ ცენტრალური ვაკუოლი და მიტოქონდრიების შემთხვევაში იყენებენ სა-
სიციხელი პროცესების დაქვეითების გახეობა. წყლის შემცველობის დაქვეითებას-
თან ერთად, მცენარეებს ისეთი სასიციხელი პროცესების ინტენსივობა, ხოლო წყალ-
ფოტოსინთეზი და სუნთქვა. ტენის მომარტობასთან ერთად, ეს სასიციხელი პრო-
ცესები იწყებენ ჩვეული ინტენსივობით მოქმედებას.

წყლის მინიმალური პრობილემები, ხომლები განაპრობებს ცენტრალურ სახეობის
აქტივობის საზღვარს, სპეციფიკური და მცენარის გახეობის სახეობის გადაწყვე-
ტი მნიშვნელობა აქვს. ნიდაგის სოკოები და ბაქტერიები მხოლოდ მაშინ იწყებენ
დაყოფას და წიხმარე ცხოველმქმედებას, ხომლებსაც უბნებების წყლის პრობ-

ბავსებში, ქუჩქლოვან ყიზილგამებში (*Selaginella*-ს სახეობები და ზოგიერთი გვიმჩა) და ზოგიერთ ფაქტორულნიანში (იხ. თავი 6.2.4.3). მტყვის მსხვერვი და თესლის აღმოჩენის ნაჩიშადგენს ჰომოლოგიური მცენახის პოლილოგიური სტადია.

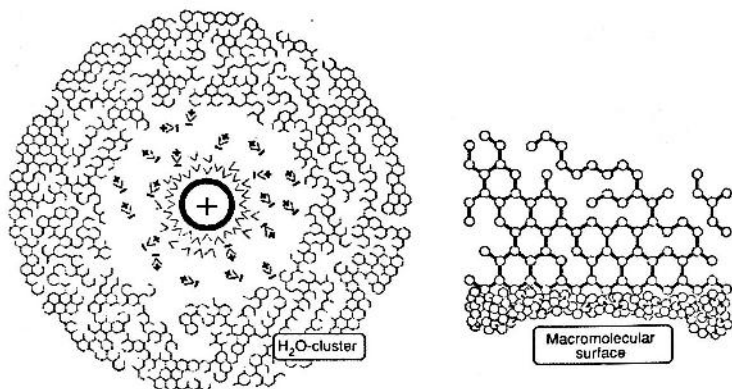
ჰომოლოგიური მცენახები მწვანე წყარომცენახებისაგან განსხვავდებიან ვაკუოლიზებული უჯრედებით. დიდი ცენტრალური ვაკუოლი აქვს ჰომოლოგიური მცენახების საერთო ნიშანი. წყლის ეფიციენტის შემთხვევაში, მისი ნაჯერობა ჰომოლოგიურად უკუკავშირდება ვაკუოლში ახლებელი წყლის მახაცით და ამიტომ წყლის ხეობი გახეობა ჰომობებზე უფრო ნაჯერად აქვს დამოკიდებულები. ამავდროულად, დიდი ვაკუოლის ახლებობა აქვეითებს სიმძაძვლისაგან მცენახის მდგომარეობას. ამიტომ ჰომოლოგიური მცენახების წინაპრები მჭიდროდ იყვნენ დაჯავშნილები ტენიან ნიადაგთან, ან მედროვად დატენიანებულ ჰაბიტატთან (ნახ. 4.1). მხოლოდ მას შემდეგ, რაც მცენახის სხეულის ზედაპირი დაიფარა ამოქვების შემავარდნული კუტიკულის შიით და დაიწყო უხანსპირის ხეობილება ბაგეების საშუალებით, შესაძლებელი გახდა წყლის ხეობის იმ დონეზე შენახულება, რომელსაც ტენიანობის სწრაფი ცვლილების მიუხედავად, ჰომოლოგიურად მედროვად აქვეითი იჩნება. ამან გამოიწვია ჰომოლოგიურობის საგანგებო მომარტება, რამაც, თავის მხრივ, საშუალება მისცა მცენახის განვითარებინა საგანგებოდ დიდი ფართობის მქონე სხეული.

4.2 მცენახის უკუკავშირის წყლის რეჟიმი

4.2.1 წყალი უკუკავშირში

ქიმიურად ბოლო წყალი ახლებობს ყონსტიტუციური სახით; ჰიდრატული წყალი დაჯავშნილებულია იონებთან, მასში განსწილ რეგულაციასთან და აღწევს უკუკავშირის უკუკავშირის რეჟიმში; *დამოუკიდებელი* წყალი ავსებს ვაკუოლს; *ინტეგრირებული* წყალი თავის თავზე იღებს ნივთიერებების უკუკავშირის რეგულაციას და უკუკავშირის რეჟიმში; *ვასკულარული* წყალი მოძრაობს ქუჩქლოვანი მცენახების გამტარ სისტემაში.

ინტეგრირებული წყალი. თავისი დიპოლური თვისებებიდან გამომდინარე, წყლის მოლეკულები გროვდებიან ერთად ან დამუხტულ ზედაპირებზე უფრო დიდი ზომის ზემოქვეყნის ფორმებში (სტრუქტურული წყალი; ნახ. 4.2). ძლიერ დამუხტული იონები წყლის ამ მოლეკულებს მით უფრო მჭიდროდ უკავშირდებიან, რაც უფრო დიდი მუხტი და უკუკავშირის იონის ხაღისა. უშუალოდ იონის ზედაპირზე ახლებული წყლის მოლეკულები, დიდი მუხტის ახლებობის გამო, მჭიდროდ და თითქმის უმძაფრად ახიან იონთან დაჯავშნილები. იგივე ჰომობებია შექმნილი ცილისა და პოლისაქვიდების მოლეკულების ზედაპირზე. წყლის მოლეკულები ნაწილდებიან პოლიმერულ რეგულაციას (პოლიმერის, კომპლექსის და ამონოკულები) და ქმნიან მთავარ, ერთმანეთზე განლაგებულ და შიგნიდან გახეობა დევიდად გადაადგილებად სტრუქტურული წყლის შივებს. ჰიდრატული წყალი შეადგენს უკუკავშირის წყლის საერთო მახაცის მხოლოდ 5-10%, თუმცა მას სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს. ჰიდრატული წყლის უმნიშვნელო დაჯერებაც კი იწვევს ჰომოლოგიურობის მძიმე



ნახ. 4.2 წყლის სტრუქტურა და კავშირები (Karrow & Webb, 1965)

სტრუქტურულ დასტურებებს.

ჰიკოპლანდის ჰიგაგაციული წყლის უდიდესი ნაწილი კაპილარულად ახის ბმული. მცენახის უჯრედის კედლები, ფიბრილების სიმჭიდროვის მიხედვით, იწვევს წყალს 1.5-15 MPa-ის ჰიკონციტის ჰიხობებში. წვევას, ხომლითაც აწვევა წყალი მატიციის (უჯრედის კედელი, ჰიანამის კოლოიდი) სტრუქტურულ ელემენტებს, ეწოდება მატიციული წვევა.

ეპოზიციული წყალი. წყალი ყველაზე უფრო მოძიავია უჯრედის იმ ნაწილებში, ხომლითაც ასხილებენ ხსნალების ხეზეხვეუხების ფუნქციას. ფოთლებში წყლის მატიციის ნახეუვახი ასეთი ფოხით ახის ნახომდგენილი. წყლის ეს ფოხიაც ახ ახის თავისუფლად ხელმისაწვდომი: იგი დაკავშირებულია გახსნილი ნახითებთან (მატიხი, მიგანელი მუავები, მუოხადი ნახითები და იონები) მსმოსხი წვევით. ხსნახის მსმოსხი წვევა (π^*) განისაზღვრება ვანტ-ჰოფის კანონით:

$$\pi^* = n \cdot R \cdot T = 2 \cdot n \cdot T / 273 \text{ [MPa]} \tag{4.1}$$

ხსნახის მსმოსხი წვევა მატილობს აბსოლუტური ტემპერატურის (T) და გახსნილი ნაწილაკების ხაოენობის (n) მატიბასთან უითად. 1 მსმოლი . ეგ⁻¹ იღუაღუი ხსნახის 25°C-ის ჰიხობებში მუებაბამება მსმოსხი წვევა 2.48 MPa (ანუ 98.2% ჰიუხის ფახომბითი ტენიანობის უქვივალენეტი). მოლუკულუი ნახითებს, დიდი წონის გაბო, მუედიოათ ისე დაგხოვება, ხომ მსმოსხი წვევის მატივენებელი ახ გაიზახემს. მსმოსხიად დიოიტი მოლუკულების ჰოლიმიუზაციოთ (მაგ., მატიხი – სახამებლად) და ამ ჰიოციუსის უკუეუვიოთ ჰიგოლიზის მუევიოთით, წყლის მსმოსხი ბმის მატივენებელი სწახად და მნიშვნელოვნად იცვლება. ცენახიღუი ვაკუოლის მქონე ჰიკოპლანსატებში, უჯრედის წვეწმი წყლის მსმოსხი ბმასა და ჰიკოპლანდის წყლის მატიგს მოიხის მქიღიო უითოეოთავშიოთ. ამიკომ, ჰიკონციციული მსმოსხი წვევა მუიოდება გამოვიყენოთ ჰიკოპლანდის წყლის მატიგის მატივენებლად.

4.2.2 მანერის უარის წყლის მოხარება

პროდუქტის ბიოქიმიური აქტივობისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ახა წყლის მახაგს, ახაზე წყლის თეიმონინატივი მდომარეობას. უხედი წყლის თეიმონინატივი მდომარეობა შეიძლება შედარებულა სუფთა წყლის ქიმიური მოხარება და განსხვავება გამოიხატოს კუმიწით მოხარების უხედი. წყლის ფაქტობით მოხარება (P) ახის მოხარობის ის ხაზდენობა, ხომელი საჭიროა იმისათვის, ხომ ბმელი წყლის მოხარება ავივანთო თავისუფალი წყლის მოხარება დონეზე [227]. წყლის ფაქტობით მოხარება გამოიხატება უხედიის ქიმიური (J. კგ⁻¹), ხომელი წყლის ქიმიური შედეგი კოლობით ახის დაავიზიებული: 1 J. კგ⁻¹ = 1 MPa.

წყლის მახაგის კიდე ქიმიური მარეხელება, ხომელი გამოიხატება ფაქტობით კუნიანობის %-ში ან MPa-ში.

სნახებში წყალი მსმოსუად ახის ბმელი, ამოკომ მისი გამონთავისუფლებისათვის საჭიროა უხედიის დახაგვა. წყლის მსმოსული მოხარება (P_რ) უხი დობალი, ვიდე თავისუფალი წყლის მოხარება, ამოკომ იგი იძენს უხედიით მნიშვნელობას. კოლობი და პირობული ზედაპირზე ბმელი წყლის აქვს უხედიით მოხარება (წყლის მახარების მოხარება; P_რ). თუ წყლის წყლის ქიმიური მოვარეხე, მისი თავისუფალი უხედი მარეხე. ამ კომ წყლის წყლის მოხარება P_რ დადებითა. წყლის მახაგის (კ.ო. საშუალო შეხელებისა და კანსპოტივის უხედი) შეხელება წყლის შეხედი სისკემის (უხედი, უხედი ნაწილები, კიდე სნახი) წყლის მოხარება დახედა თავისუფალი წყლის მოხარება. წყლის მახაგი მით უხი მიხე, ხაყ უხი უხედიით გამოხედი სისკემის მოხარება.

4.2.3 უარის წყლის ენატივი მოხარება

წყლის ახათანახი მოხარების მქონე ადგილებს მოხის ახებობს მოხარება სხვაობა. ელქიური დაბელობის ანალიზად, ხომელი წყლის მოხარება სხვადასხვა ელქიური მოხარების მქონე ადგილებს მოხის, აქი შეიძლება ვისაუბროთ დაბელობაზე – ესაა შეხედი დაბელობა.

მოხარების ყოველი სხვაობა ქმის მათი გათანახების ნაწილობას. უხედი წყლის ხეობის შემთხვევაში ეს პოტენციური მოხარება წყლისა და სხვა ნივთიერების დაბელობა; წყლის კანსპოტივი მიხედილია იმ სისკემისაყენ, ხომელი უხი დაბელი მოხარება აქვს. თუ დიფუზიონისთვის ახათანახი ნაწილობა ახ ახებობს, უხედი მოხედი, უხედი და მათი გახეობის მოხის მახედა თეიმონინატივი ნაწილობა. პიხი წყლის მოხედი მალე დიფუზივი და პიხედი გახეობ (მაგ., ზღვის წყალი, ან ნიდაგის მდამე წყალი) იწვევს წყლის უხედი და ამით აქვითებენ სისკემის წყლის მოხარება. დივი უხედიით მოხარების მქონე უხედიში კი წყალი გახეობდენ უხედი მიხედი.

უხედი წყლის კანსპოტივი კანსპოტივიები უხი კიდე მე-19 საუკუნეში იყო ცნობილი. ნახ. 4.3 ნარეხებია დიხითაყი პოტენცივი; ნაწილობის წყ-

ტილი წყლის მოცემული მდგომარეობისათვის (წყლის საერთო პოტენციალი $\Psi_{\text{ჯგუფი}}$) ნაჩიზადგენს წყლის ოსმოსური პოტენციალისა (Ψ_{π}) და უჯრედის ჯედის დაძაბულობის პოტენციალის (Ψ_p) შიხის განსხვავებას [40]:

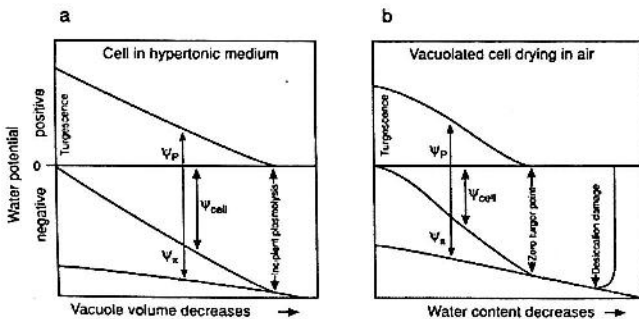
$$\Psi_{\text{ჯგუფი}} = (-) \Psi_{\pi} + (+) \Psi_p \quad (4.2)$$

ოსმოსური პოტენციალი (Ψ_{π}) ყოველთვის უაჩყოფითია, ხოლო წნევის პოტენციალი (Ψ_p) შეიძლება იყოს დადებითი, წყლის ტოლი ან იშვითად – უაჩყოფითიც. უჯრედში აჩუბობს აჩუთვე ენაძობის ძალები, ამოტომ ფოქიშედა 4.2-ს უნდა დაემატოს ზღაზიხისა და უჯრედის ჯედების მატოიჯადეხი პოტენციალი $(-)\Psi_p$. უმეტეს შემთხვევაში, მატოიჯადეხი პოტენციალი, თავისი სიძოქიხის გამო, შეიძლება უბელებეუყოთ (გამონაჯადეხისა უჯრედები ენატოიჯადეხი ვაქულის აჩუთვე).

წყლით გაჯუთებული (უტოტესეუნტეული) მდგომარეობაში აჩოტოპდასტი მახსიმადეხი აჩუბება და უჯრედის ჯედებზე ეიდ წნევის ავითაჩუბებს. უტოტესეუნტეული მდგომარეობაში უჯრედის ჯედელი უტოდეხიჯადე იწელებს. ამოტომ უტოტესეუნტეული მდგომარეობაში უჯრედის ჯედლის უეუნწევა აკომპენსიხებს უჯრედის წვეწის შემწოვ ძადას, აჩუ იწევის წყლის შეწოვის შეწეებას. წყლით გაჯუთების შემთხვევაში $\Psi_{\text{ჯგუფი}} = 0$ და $\Psi_{\pi} = \Psi_p$. უჯრედის მიუი წყლის მომაჩაგების უნაჩი ($C_{\text{უჯრედი}}$ პიდეჯადეხი უნაჩი [40]) აღწევს ეიდ მნიშვნელობებს მხოლოდ მაშინ, იდეუსაყ წყლის პოტენციალის უმნიშვნელო სვილებების ეიოს უჯრედის მოყელობა ($V_{\text{უჯრედი}}$) ძლიე იწეება:

$$C_{\text{უჯრედი}} = \Delta V_{\text{უჯრედი}} / \Delta \Psi_{\text{უჯრედი}} \quad [\partial^3 \text{MPa}^{-1}] \quad (4.3)$$

ეს თვისება დამოკიებეულია უჯრედის ჯედის ელასტიუიობაზე. იგი ისაზღვიება მოყელობითად, ელასტიუიობის მდეულის (ϵ) სახით [40]:



ნახ. 4.3ა,ბ ვაქულისიწებეული უჯრედების წყლის პოტენციალი პიპოტოქოიე მდგომარეობაში (ა); ვაქულისიწებეული უჯრედების წყლის პოტენციალი პიპოტოქოიე გამშიად ფოქოლოში (ბ). წყლის წნევის პოტენციალი (Ψ_p) მტოიება დადებითი მნიშვნელობიდან ნულამდე და ოსმოსური პოტენციალი (Ψ_{π}) ხება სე უტო მტადე უაჩყოფითი (Hofler, 1920; Barrs, 1968; Kyriakopoulos & Larcher, 1975; Pospishilova, 1975)

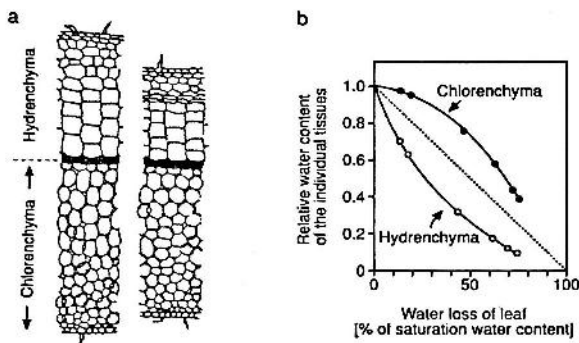
$$\varepsilon = \Delta P / (\Delta V / V) \text{ [MPa]} \quad (4.4)$$

სადაც, ΔP უჩვენებს ტუჩგოიჯი წნევის ცვლილებას, ხომელიც დაავაშიობელია უჯრედის მოცულობის ფაქტობით ცვლილებასთან ($\Delta V / V$). ელასტიკობის მოდელის დაბალი მნიშვნელობები (5 MPa-მდე; მაგ., ბალახოვან მცენარეთა ნახ ფოთლებში) გვიჩვენებს, რომ უჯრედის მოცულობის ცვლილებისას, მისი კედლები ავირად იწელებიან და ამიტომ ტუჩგოიჯი თანდათანობით იზღება. ასეთ უჯრედებს შეუძლიათ ბევრი წყლის მომარაგება. ჩადგან ხეებისა და ბუჩქების ფოთლები უჯრო ხეშია, ვიქი ბალახოვანი მცენარებისა, მაღალი ტუჩგოიჯის ზიხობებში მათი ელასტიკობის მოდელი აღწევს მაქსიმალური მნიშვნელობებს – 10-20 MPa (სუბონუჩად მწვანე ფოთლებში) და 30-50 MPa (მარამწვანე ფოთლებში) [199].

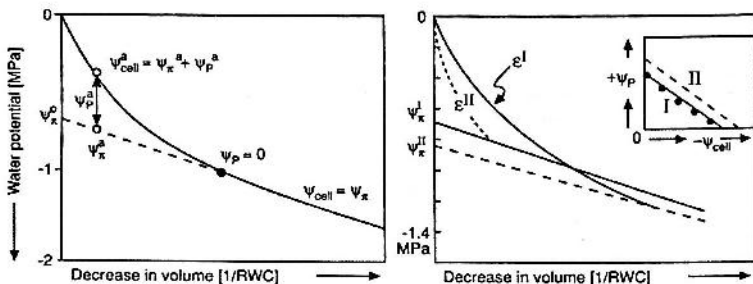
წყლის კაჰვიასას მციხებუა ვაკეოლის მოცულობა და მაცელობს უჯრედის წეუნის ჯონცენსიაცია. ამ ეხოს უჯრედის კედელი სელი უჯრო ნაყებ წნევის ავირთახებს ჰიოტოპლასტიკებზე, სანამ ახ მთოლწევას ის ზელიხი (ტუჩგოიჯის ელასტიკობის წეიცილი), ხომლის შემდეგაც უჯრედის კედელს აღახ შეუძლია შემქიფიოვება. თუ უჯრედი სითხის გაჟიმოში იმყოვება, ჰიოტოპლასტი სელიდება უჯრედის კედელს (სასახლოვიო პლასმოლიზი; ნახ. 3ა). ამ მდგომარეობაში $\Psi_p = 0$ და, აქედან გამომდინარე, $\Psi_{\text{უჯრედი}} = \Psi_{\pi}$. ხმელითის მცენარეები წყალს კაჰავვენ უჯრედის გაჟი ზედაპირიდან სოხოქლების გზით. გამომშხადი უჯრედის კედლებში წყალი მიუქინება ჰიოტოპლასტიკებთან. უჯრედები იწყებენ ქანობას. ხმელითის მცენარეებში პლასმოლიზი იმიტირ ხდება, რომ უჯრედების კედლები ჰაჟის ახ აკაჰებენ. ამიტომ კედლები მიჰყვებიან ჰიოტოპლასტიკებს, ისინი შეგნით შეიწიქებიან და ამ ეხოს შეიძლება მოხდეს უჯრედების დაყევვა (ციოტოიზიზი). თუ ექსპერიმენტული გამომდინარისას ბომშემბარები დაიხლევვა, უჯრედის მსმოსუიი სისტემა უმად იწლება (ნახ. 4.3ბ).

ქსოვილი უჯრედის კედლის წნევა იზღება ან მციხებუა მეზობელი უჯრედების შემქვობით. ამიტომ ამ ეხოს სარქიომა აგეოთვე ქსოვილის დაძაბულობის გათვალისწინება. თუ მეზობელი უჯრედები კედლის წნევის შესაბამისად მოქმედებენ, ტუჩგოიჯიცილი მდგომარეობა მიოლწევა უვე წყლის დაბალი შემცველობის ჰიოტობებში (ვაკეოლის უჯრო ჰაჟახა მოცულობის ეხოს). ეს ფიქიად მნიშვნელოვანია ნახი კედლების მქონე უჯრედებისათვის, ხომლებიოც ამის გამომტუჩგოიჯის სკაბილუიხობას წყლის მციხე ხაოქენობის მეწოვით აღწევენ. უჯრედის მეჰივი კედლების შემთხვევაში ისინი შევიწიოვების ჰიოცესში მყოფ ჰიოტოპლასტიკ ვუი ეწევიან; ამ ეხოს ნახმოიქმება ტუჩგოიჯის უჟიოფითი ჰოქენცილი და, შესაბამისად, ქსოვილების დაძაბულობა, ხომლებაც შეიძლება -1 - -2 MPa-ს მთაწილოს (მაგ., ჰადის ფოთლები, *Zygophyllum dumosum*; [172]). იმ შემთხვევაში, თუ ახსებობს შესაბამისი მსმოსუიი გარეოქეტი, ქიომანეთის გვეიქით განდებუელ უჯრედებში, ხომლებიც აქით განსხვავებელი კედლის სისქე და ელასტიკობა, წყლით ცედაე უხეწველიოფის ჰიოტობებში შეიძლება მოხდეს წყლის გადანაცვლება ნახი კედლების მქონე უჯრედებთან (მაგ., წყლის დამაგეოვებელი სუველწეუი ფოთლები და ლიოვები) უჯრო სქელკედლებთან უჯრედებში (მაგ., მესიისებუი ჰაჟიქიონის უჯრედები).

მცენარის ნანილებიასათვის დამახასიათებელი წყლის ჰოქენცილის ცვლებადობის დამოკიდებულება წყლის მომარაგებაზე გამომხატება წნევა-მოცულობის დიფერენციალი (P / V -დიფერენცია), ხომლის მთხვეოთაც, ბოლ-მაროიკის კანონის გათვალისწინებით ($P \cdot V = \text{კონსტანტა}$), უჯრედის წნევის კდება, წყლის კაჰვიის ჰიოტობებში დაოყვანება მოცულობის კდებაზე. წნევის გამომხატავს წყლის ჰოქენცილი $\Psi_{\text{უჯრედი}}$ მოცულობას – წყლის ფაქტობითი შემცველობა (RWC, იხ. აგეოთვე ფომიქა 4.13). P / V -დიფერენცია შეიძლება მოიძებნოს წყლის მსმოსუიი ჰოქენ-



ნახ. 4.4ა,ბ გამომშობისას სუკუენეუი ფოთოლში წყლის გადანაცვლება წყლის დაშხაგებელი ქსოვილიდან (ჰიდენქიმა) ასიმილაციუი ქსოვილამდე (ქლოენქიმა). ა ფოთოლის ქილი წყლით გავუიბის ფახაში (მახყენა სუხათი) და გამომშობის დანყებოდან 3 დღის მუდგა (მახყენა სუხათი). ჰიდენქიმა უფო მუკად იქმენება, ვიხე ქლოენქიმა; ბ ჰიდენქიმასა და ქლოენქიმაში წყლის ფახეობითი მუბეუელობა წყლის აახვიის პეიოღში. მაშინ, ზოცა ფოთოლი აახვას წყლის 50%-ს, ჰიდენქიმა შეიკავს მხოლოდ 25% წყალს, ხოლო ქლოენქიმა - ვეი კიღვ 75% (წყლით გავუებადი ხაოენობის) (Haberlandt, 1924; Schmidt & Kaiser, 1987)



ნახ. 4.5 მუენახოთა წყლის ზეიშის განმსახლეხელი პახამუეუიბის სეუმეუიი მოდელი (Richter, 1978; Schulte & Hinckley, 1985; Richter & Kikuta, 1989)

სოალი წყლით გავუების პიოზებში (მიხეის წიფვი მონაყვეთის ექსტრემოლი-ციოთ RWC = 1 მნიშენელობამდე) და წყლის პოტენციალი ტუეგოხის ნელოვან ნეჰილში (იხ ნეჰილი, სადაც მიხეი წიფვი ხედა). სხე ტუეგესენეცასა და ტუეგოხის ნელოვან ნეჰილს შოხის ახეებელი მიხეის მონაყვეთის ფოიშისა და დახიილობის მიხედვით შეიძლება დეადგიწოთ ელასტიუიობის მოდელი: მეჰიო-კელიანი უხედების მქონე ქსოვილებში ე მაღალია, ე.ო. წყლის შეწოვის პიოცენში

უჩვენს კედლების გასაწვადე საქონლა მალაღი კუჩგომუღი წნევა. მეოღი მხიღ, წყლის მბომღე მცოღეღი დანაჯაღებლის დომს Ψ_p იწყებს უცბე ჯღებანს. P/V-დოგამიდან აღეოთვე შეღძღებან დადღიწდეს მსმომსუღი შეღეუბლის ჰომოცესებღ: უჩვენს წვენის მსმომსუჯად აჯღეღი ნანღიღებლის მომაკებლისანს, კუჩგომის წეღოვანღ წეჰღიღი იხეღან RWC-ს დანღიღი მწიშვენღეღებლისაჯენ.

4.3 მწენახის წყლის ჰეღიღი

მწეღეთის მწენახის მიწისზედა ნანღიღი ესაზღეღეღან ჰაღის დან ამოღეღებლის ჰომოცესი ჰეღმანეწეღად აჯაღავს წყალს, ჰომღის მახაღი უნდა შეიღესმს ნიადაღიდან. კანსპიღაცოღ, წყლის შეწოვა დან მისი გაკეღებან დეღსეღიდან საკანსპიღაცოღ მოგანოებანმეღ ახის მწენახის წყლის ჰეღიღის უწყვეღად მომღინაღე ჰომოცესებლის ეოთომღობან. ჰაღეში წყლის მოღეღის დეღეოცოღი ახის ამოღეღებლის მამოძავეღეღი ძაღან, ბოღო ნიადაღში ახსეღეღი წყალი – ამ ჰომოცესის უჩვენეღეღეღოღის უმწიშვენღეღოვანეღი წყაღო. წყლის ჰეღიღის შენახეღებან ხეღან წყლის მეღმიღი ნაჯადის საშეღებოთ, ბოღო მისი წონსანწომობან ახის მამოძაღი წონსანწომობან, ამ სოცყვის ჰიღანპიღი მწიშვენღეღობოთ.

4.3.1 წყლის შოთღისეღან

მწენახეღებს წყლის შოთღისეღან შეღძღიათ მთეღი ზედანპიღოთ, მაგამ ძიღოთსად მათი წყლით უჩვენეღეღეღოვან ხეღან ნიადაღიდან. ემალღეს მწენახეღებში ამ ეწწეწყანას ასეღეღებენ სპეღციღიზიღებეღი მოგანოებღი – დესეღებღი. ემდაბღეს მწენახეღებს დესეღებღი ახ გაანწიათ დან ამოცომ წყალს იოთღისებენ მიწისზედა ნანღიღებლის მეშეღობოთ.

4.3.1.1 წყლის პიღანპიღი შანოვან თანღესინან დან ყოღიღებლის მეშეღობოთ

თაღოღეღეღებღი წყალს იწოვენ ეანპიღახეღად კენიანღი სებსეღახეღიდან, ან ჰოცანეღიღან, ნამღი დან წყაღოებღი აკენიანეღებენ მათ ზედანპიღის. სეღეღი გაჯეღებლის პიღობებში სოყოებლის სეღეღეღი, ეღეღესებეღიღი ლეღენებღი დან კოღეღის ხავსებღი აგომეღებენ 15-ჯეღი ეღეღი მეღ წყალს, ვიღეღი ისინღი შეიყავენ გამომშაღ მდგომახეღობანში [240]. წყალი შეიწოვეღან სწახადად. თაღესი იღლიწთებან სეღი ჰამღენიღე წეთის განმავღობანში, ბოღო დანბღეღებოთ ნანევეჯი საათში მოიღწევე სეღეღი გაჯეღებან. ბაქეღეღიღებს, ემდაბღეს სოყოებლს, სოყოებლის ჰიღებლს, ზოგოეღით წყალმწენახეღს დან ლეღანს წყლის შეწოვა შეღძღიათ ნოგოღი ჰაღეღიდან. ამ გზოთ შეწოვიღი წყალი ყოვეღეღოღის ეღეღი მცოღეღი, ვიღეღი ეშეღოღი დანეღინანებლის დომს დან წყლის მეშეღეღეღობის

გაუმოსთან გათანაბრება, ხოგოც წესი, მიმდინახეობს მისადი დღის განმავლობაში.

ჭუჭიქიანი მცენახეების ზედაპირი დაფახულია ამოთქლების სანინაალმდებო ეუ-ტოკარის მით. ეუკოკულა ისევე ეფუქტუხად უმლის ხელს წყლის მულწვევას დატენიანების დომს, ხოგოც მის ამოთქებას მცენახის სხეულის ზედაპირიდან. თუკი სხეულის ზედაპირიდან წყლის მუნოვა საკოომ მიმდინახეობს, ის ხდება ჰიდათმ-ელბის (ეპიდეზისის წყადგამტახი ადგილები) საშუალებით. ეპიდეზუხი *Bromeliaceae*-ს წახომადგენლებს გააწნათ მათთვის მუკად მნიშვნელოვანი მემ-წოვი ქუცილები. მუკავი წყადმცენახეები ფოთლებიდან წყლისა და მინეხადიხი ნვითიხეების შესანოვად იყენებენ ბაგეების სახეშეცვილი აპახასს.

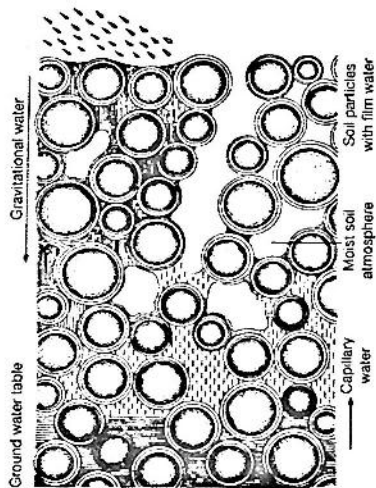
4.3.1.2 წყლის მუნოვა წინაბილიან

წყალი წინაბილი

წყალი წინაბილი ხვეება ნაღეუბის საშუალებით და აღწევს გუწტის წყლებამ-დუ. კახი გამყახომის წინაბილი წყლის მულწვევის სიწკახე წელიწადში ხამდენიმე მუკოხა, თინწახი წინაბილი – 1-2 მ-ია, ძლიეხ მუკოხი წინაბილი – მხოლოდ ხამდენიმე დეციმუკოხი. წინაბილი მულწვევი წყლის ნაწილი ხწება ფოხებში (*მუბოქილი წყალი*). წინაბილის კოზუ და ფოხების ზომანუვა დამოკილებული მულწვევი წყლის ის ნაწილი, ხაც მოღის მუბოქილი წყალზე და ის ნაწილი, ხაც იკახება წინაბილის ლხამა ფენებში (ნახ. 4.6). 10 მმ-მდე ზომის ფოხები მტკილად აკავებენ წყალს კაპილარული ძალების მემუბობით; უფოხი დიდი ზომის ფოხები (60 მმ-ზე მეტი) მას სწინაბილი ატახებენ.

წინაბილის მუბოქილი წყლით გავუხების მდგომახეობას ეწოდება წინაბილის სავე-ლე ტენეკვადობა და გამომხატება გი H_2O ხამდენობით 100 მღ მოცულობის მქონე წინაბილი. ვინფოფოხებიანი, კოლოდებოთა და მოგანელი ნახეობით მდგახი წინაბილი უფოხი მუკ წყალს იწინაბის, ვიდეხ მსხვილფოხებიანი. წინაბილის საველე ტენეკვადობა მატკობის მემდგილი ხიგის მიხევეით: ეკიმა, თინწახი, თინა, ქამბი. ხანგძლივი წვიმის ჰეიომებისა და გაზაფხულზე თოვლის დნობის მემდეგ წყალი გიოვება წინაბილის ზედა ფენებში და ამოკომ აველიად გამოიყენება მცენახეოთა მიეხ (სასახებელი რადიხელი წყალი). ხაც უფოხი დიდი წინაბილის მიეხ წყლის და-ხოვების უწახი, მით უფოხი ხელსახეილია მცენახეებისათვის; უფოხი აველიად იკა-წენ უწინაბილი ჰეიომებებს.

ზედაპირული ძალების მემუბობით მუბოქილი წყალი იღეება წინაბილის კოლოდ-ებუ; კაპილარული ძალების მოქმეების მდეგად რეხება წინაბილის ფოხებში და მუბილება იყოს მსმოსუხად მუბოქილი იწინების მიეხ (განსაკუთხებით მახილიან წინაბილი). ისევე ხოგოც მცენახეში ახლებელი წყალს, ხაც წინაბილის წყალს მუე-ლია თავისუფლად მოძახობა. წინაბილის მუეგეს კოპებში იწინების მიეხ წყლის მო-მოსუხი დაკავება და ფოხების წყლის ჰიდეზმტაკიუეხი წწევა (Ψ_p) იმდენად მც-იხა, ხომ მუილება მათი ებელებეკოფეა. წინაბილისთვის მნიშვნელოვანია წყლის მახილული (ანუ კაპილარული) ჰოტენციალი Ψ_T – ეწეგია, ხომლითაც მუბოქილი წყალი კავება ზედაპირული ძალების მიეხ. მახილული ჰოტენციალი განსაკუთხებით დიდი წეხილფოხებიან წინაბილი. მახილული ჰოტენცილის მემადგენელი კაპი-ლარული ჰოტენციალი აღწეება მემდეგი ფოხებლით [72]:



ნახ. 4.6 წყლის მდგომარეობა წყლით გაჯერებულ (მაჩვენა ნაწილი) და გამომშხალ (მაჩვენა ნაწილი) ნიადაგში (Lerch, 1991)

$$\Psi_{\text{კაპ}} = - 4\sigma/d \approx - 290/d [J \text{ ჰბ}^{-1}] \quad (4.5)$$

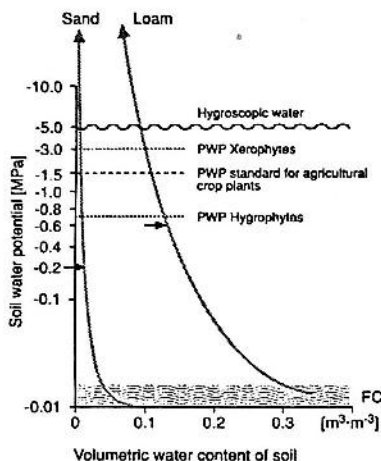
სადაც, σ აჩის წყლის ზედაპირული დაძაბულობა; d – ფილების რადიუსი (მმ). წყლის შეღებვა ძლიერ მატულობს, ხმელსაც ნიადაგი გამომშხალდება, ელი ზომის ფილები წყლისგან იცლება და მხოლოდ 0,2 მმ-ზე პატახა ზომის ფილებში ჩრება გაჭიდახული წყალი. ასეთ პირობებში ქვიშიან ნიადაგში წყლის პოტენციალი სწრაფად უახელებება, ხოლო თიხნახში ეს პოტენცილი უფრო თანამიმდევრულად და ნელა მიმდინახეობს (ნახ. 4.7).

წყლის შეწოვა ფესვების მიუ

მცენახე ნიადაგიდან იქამდე იწოვს წყალს, სანამ ფესვების წყლის პოტენციალი აი დაიწევს ფესვთა შიის ნიადაგში ახსებულ წყლის პოტენციალზე დაბლა. წყლის შეწოვა მით უფრო ინტენსიუიია, ზაც უფრო ელითა ფესვთა სისტემის შემწოვი ზედაპირი და ფესვების მიუი ნიადაგიდან წყლის შეწოვის უნახი. ეს ვითახება აღიწეება შემდეგი ფიჩეულით:

$$W_{\text{abs}} = A (\Psi_{\text{ნიადაგის}} - \Psi_{\text{ფესვის}}) / \Sigma r \quad (4.6)$$

ფესვთა სისტემის მიუი ფიონს ეითეულში შემწოვილი წყლის ზამენობა (W_{abs}) აჩის დაფესვიანებელი სიუიის (ფესვების აქტიუი ზედაპირი) მიმცვიის ზედაპირისა (A) და ფესვებსა და ნიადაგს შიის პოტენცილის სხვაობის პირობიული; იგი ნიადაგში წყლის გატახების წინააღმდეგობისა და ნიადაგიდან ფესვებში წყლის შეღწევის წინააღმდეგობის (შელწევის წინააღმდეგობა) უკუპროპორციულია. ვებეცვიის პეიოდში ფესვთა სისტემის მოძეებელი (პროქსიმალეი) ნაწილი ივითახებს კოპონს ფენას, იის გამოც ფესვების ეიფუიუი მახასიათებლები



ნახ. 4.7 უსივრცეობის დამოკიდებულება ნიადაგში წყლის შემცველობასა და ნიადაგის წყლის პოტენციალს შორის (Kramer, 1949; Laatsch, 1954; Slavikova, 1965)

იყვლება. ახალი ფესვების შემოვი ზედი ზედი აქვს ფესვთა სისტემის წინააღმდეგობას. ამიტომ საჭიროა ფესვთა სისტემის შეთვისების უნარი განხილულ იქნეს გროსის დინამიკაში.

ფესვები, ძირითადად, იკითხებენ წყლის უსივრცეობის პოტენციალს, ხომელიც MPa-ის ხამენიშე მათედს უტოდება, ხაც სავსებით სავაძისთა ნიადაგის უმეტესი ტიპებიდან შემოქილი წყლის უდიესი ნაწილის შესანოვად. ეს უანონზომიეება აჩგად ჩანს ნახ. 4.7-დან: პოტენციალის მბოლოდ -0.2 MPa-ით დაჯებოსას ფესვებს შეუძლიათ ქვიშახი ნიადაგიდან შემოქილი წყლის მახაგის 2/3-ის შესნოვა; თინახი, ხომელიც ვეხილფოხიანი ნაწილაკების მუშეობით უფო ძლიე აჯავებს წყალს, გასყემს თავისი შემოქილი წყლის მახაგის ნახევაის უვე -0.6 MPa-ის პოტენციალის ნახომქნისას. ზოგიერთ მცენახეს შეუძლია გაჩევედ ფახგლებში აქიეხად დაწოოს თავისი წყლის პოტენციალი, ხაც მას საშეალებას აძლევს შედახებით მუტი წყალი შეწოვოს ნიადაგიდან. ჰეგლოტეებს (მედნივად ნოტომ გაჩემოს მოყვახილი მცენახეები) შეუძლიათ დაწომს თავისი წყლის პოტენციალი -1 MPa-მე, ჰეშიდეხი ხეგომწების ეედეხე მცენახეებს -1-დან -2 MPa-მე, ხოლო მუშოდეტებს -4 MPa-მე. მშიალი ჰაბიეკების, ე.ი. სიმშიალის მოყვახილი მცენახეები (ქსეოლოტეები) ავითახებენ -6 MPa-ის შესაბამის პოტენციალს და ეიდეუ უფო ნაჯლებსაც. ხე-მცენახეებში ეს მონაყემი მუეეობს -2-დან -4 MPa-მე.

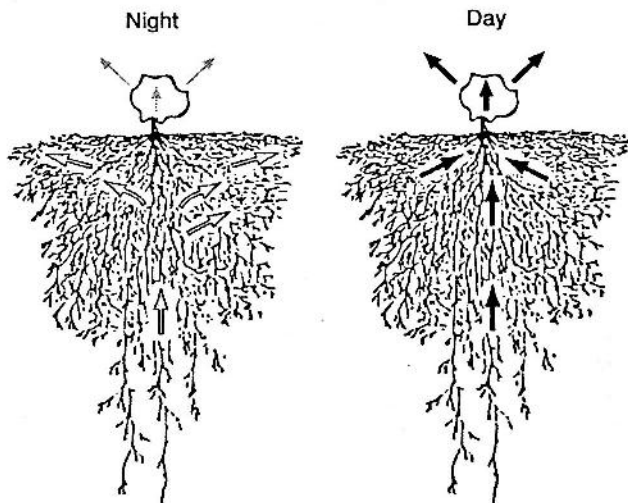
წყლის შესნოვა ფესვების ახლოს მეებახე ნიადაგის სიხეციდან იწვევს მის გადმოადგილებას ნიადაგის უფო ტენიანი ფენებიდან. წყლის გადაადგილება მიდინახეობს აპირახედა, ნელა და მბოლოდ ახლო მანძილებზე (ხამენიშე მმ-დან 1 სმ-მე). ფოხების სისტემიდან წყლის გაჩევისას წყლის გატახების წინააღმდეგობა, განსაეუთებით თინახში, მეუუთხად იხელება. ძლიე ფოხების მქონე ნიადაგში, უვე დაბალი დაძაბელობის პიხობებში, წყლის ეპირახილი სისტემის "დაფები" უმად წყლებს და გატახების პიხეხი იხლვევა.

ნიადაგში წყალი შეიძლება იმყოფებოდეს მიოქილის სახითაც. ლამე ნიადაგის

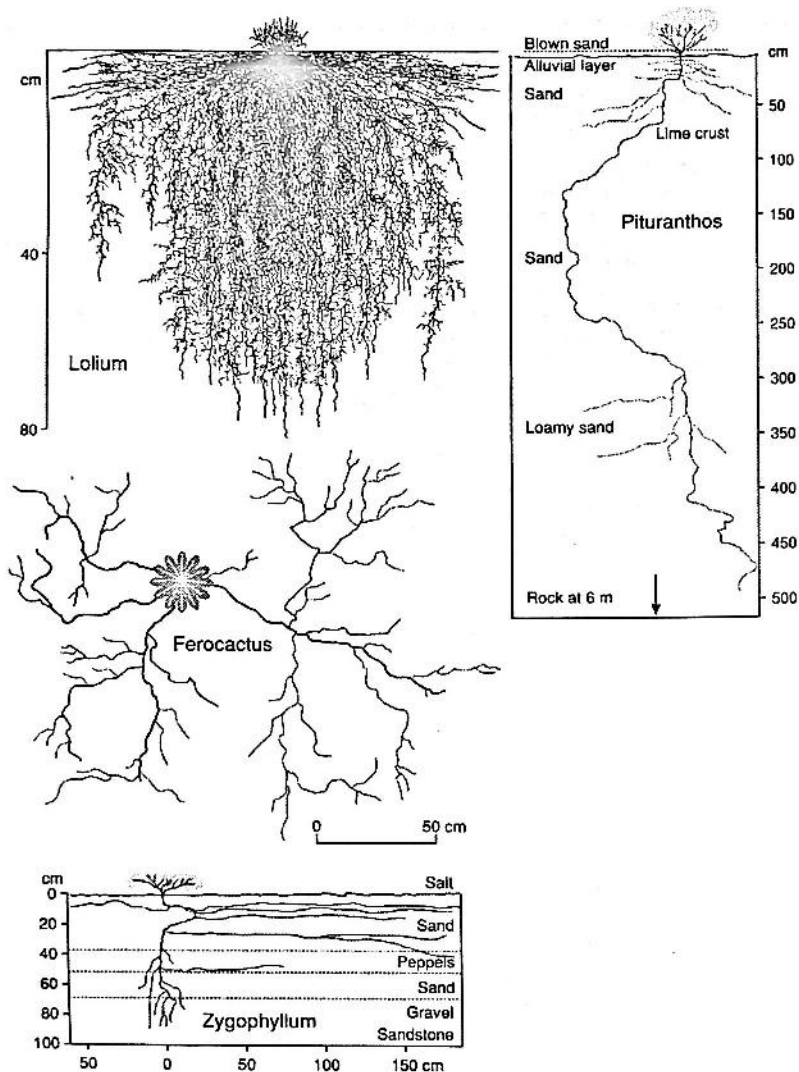
ზედა ფენები სწრაფად ცვლება და წყალი უფრო თბილი ღრმა ფენებიდან მიჰქვითს სახით ამოდის ფესვების სიჭრელზე და უმდენესიხდება (თუ მოყოფნენსაცია). მშაღ ხეგონებში, ამ ჰომცესისა და ნამის მეშვეობით ნიდაგის ზედა ფენებში იმდენი წყალი გომვდება, ხაც საკმარისია აქ მოზახგი მცენახებინსათვის. სიმშაღში ხდება აგხოთვე წყლის ვეჰტიკული გადაადგილება ფესვების სისტემის მიგნით. ღამე შენოვიდი წყალი მიწოდება ახა მხოლოდ მცენახის მიწისზედა ნაწილებს, ახამე ზედაპირზე ფესვებსაც. ხომესაც ნიდაგის ზედა ფენების წყლის ჰომცესიდი უფრო დაბალია, ვიძე ფესვებისა, ადგილი აქვს წყლის გამოყოფას ფესვებიდან ნიდაგში (ნახ. 4.8). ზედაპირზე ფესვების მქონე სახეობებს, ხომლებიც ღრმა ფესვების მქონე მცენახებთან ეთად იხედებთან, ასეთი ციპის წყლის დლე-ღამეხი აქარვის მეშვეობით, შეუძლიათ უკეთ გადაიტანონ გვადლები.

გაქომოს თავისებულებებიდან გამომდინახე (ნიდაგის სტრუქტუა, მისი სიღმე), მცენახე მუიძლება განვიითახოს ზედაპირზე, ღრმად დატოვიდი ან სახითუნებში ფესვთა სისტემა (ნახ. 4.9). მცენახის ფენქციონალეი თავისებულებებსა და ფესვთა სისტემის ციპს შიხის ახსებობს მქიფიო ეთიუიუთუავეშიი. ინგენსიუხად დაფესვიანებული (მაგ., ზადმები; ბუეხი, მაგამ ახა ყველა, ბადახოვანი მცენახე) მცენახეები ფესვების აქციუი ზედაპირს ზეიდან ბუსესების განვიითახების ხახუე; უესენსიუხად დაფესვიანებული მცენახეები იკითახებენ ფახთოდ განტოვიდი ფესვთა სისტემას (მაგ., მოშიშვლებული ჰაბიტატების ბუეხი სახეობა; ეა-ესეები), ანდა - ნიდაგში ღრმად მიმავად ფესვებს (მაგ., გუენსის წყლების გამოყენებაზე სპეცილიზიხებული უდაბნოსა და ეღის მცენახეები).

წყლის ძებნის ჰომცესში ფესვები მედმივად მოძახობენ. ნიდაგის თან-



ნახ. 4.8 *Artemisia tridentata*-ში წყლის გადასაცვლება ფესვებიდან მიწისზედა ნაწილში და მისი აოხილება დლე-ღამის განმავლობაში (Richards & Caldwell, 1987; Caldwell, 1988). მსავსესი სეუმები სხვადსხვა სასიციციცილი ფიჩიის მცენახებინსათვის იხ. Dawson (1993)



ნახ. 4.9 ინტენსიური (*Lolium multiflorum*) და უსტენსიური (*Pituranthos tortuosus*, *Zygophyllum album*, *Ferocactus wislizenii*) ფესვთა სისტემის მაგალითები (Cannon და Kutschera (1960), Walter (1960 და Kausch (1959, 1968) მიხედვით)

დათანობითი გამომჟღავნებისას ფესვთა სისტემის ნაწილი ადგილ-ადგილ უვდება, სამაგრიუმოდ სხვა ადგილებში – ხამდენიმე მეტრით იზიდება და ინტენსიუხად იტოტება. ეს თვისება განსაჯუთხებით დამახასიათებელია მშხალი ჰაბიტატების მცენახუებისათვის. ფესვთა სისტემის განწყუვუტელი ზედა ახის მცენახის წყლით მომხატების უმნიშვნელოვანესი ჰიომბა. მეჯივი, დატუნინაბული ნოდაბები ზელს უმინან (ბოლო ცოვი ნოდაბები ანებებენ) ფესვთა სისტემის ზედსა და განვითარებას. ასეთ ჰაბიტატებში ფესვების ზედის შეუფხებება ახის მცენახის წყლით ახსნამახისი უზხუნეველოდის ძიხითადი მიზუნი.

აბსოლუციის ჰიომბების დასადგუნად მხოლოდ ნოდაბის ჰახამეტიების ცოდნა ახსნამახისია. საჭიოხა აბიუთუე მცენახში წყლის მდგომარეობის ცოდნა. ამ მომართებით მნიშვნელოვანია ფოთლის წყლის ჰოტენციალის შესნავლა წონასწორობის ჰიომბებში (მაგ., ლამის დამდევისას, ან ხელოვნუხად შემციხებული ტანსწიხისის ტიოს), ხაც დაახლოებით შეესაბამება იონოსფეროს ჰოტენციალს.

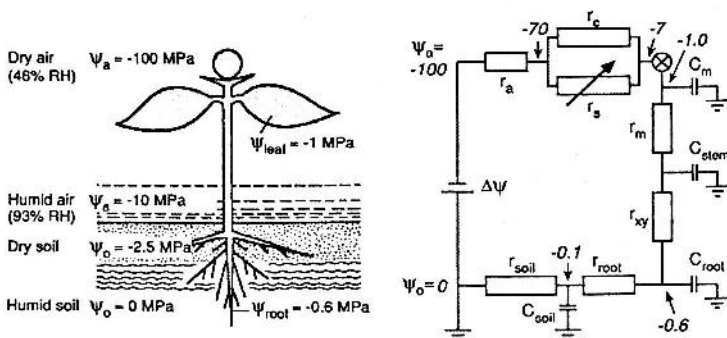
4.3.2 მცენახი ნინებნა და აბომსფუიოს მოიხის წყლის ჰოტენციალის ბიხეოტების ჰიომბებში (სოსბამა: ნინებნი-მცენახი-აბომსფუიო)

იმენად, ხამდენადც მცენახი ახებობს ჰეიში წყლის მოთქვის წნევის ეფეციტის (უ.ი. უფიო დაბალი ჰოტენციალის) ჰიომბებში, მასში ნახმოქმნება წყლის მედოვი ნაჯადი. ჰოტენციალის ყველაზე უფიო მდარეი სხვამბა ნახმოქმნება ფოთლების ზედსწიხსა და მშხალ ჰეიხს შიხის. ამ ტიოს გადასვლის ყველაზე დიდი წინააღმდეგობა აქვთ ჰომოოპიოტრე მცენახებს (ნახ. 4.10). გადასვლის მაღალი წინააღმდეგობა ნახმოქმნება იმიოტმ, იომ წყლის ახოთქებას (2.45 გ.ლ⁻¹ H₂O 20°C) და მის შელწევას ქსოვილებში სქიხება უნეიგის დიდი დანახიჯი.

წყლის გატახუნის დასახასიათებლად ახებობს ისეთივე ეანწონომიუხება, იომოიუაა იმის ეანწონი ელქტიობის ნაჯადის შემთხვევამი. ამიოტმ უჰიონი იქნებომდა ანალიოტუხად ნახმოგვედინა ნოდაბი – მცენახი – ჰეიხი-ის სისტემა ჩახოული წიედის სახით. ნოდაბი – მცენახი – ჰეიხი სისტემა ახის ეოსტინუში და მასში ახებული ჰოტენციალების გიადიეტი ნახმოადგენს მცენახში წყლის ტანსწიხის მამოძიხებედ ძალას. წყლის ჰოტენციალი (Ψ_z) მცენახის გახევეუდ აბილში მით უფიო უახყოფითია, ხაც უფიო დაბალია ნოდაბის წყლის ჰოტენციალი, დიგია გიავოტაციის ძალა (Ψ_g), დიგია სხვასსხვა გადასვლისა თუ გადატანის წინააღმდეგობა (r_i) ნოდაბსა და მოცემულ წეიტილს (z) შიხის და ძლიეიხა წყლის ნაჯადი მცენახში (ცალკეული ნაჯადების ჰამი Σj_i) [197].

$$\Psi_z = \Psi_{\text{ნოდაბი}} + \Psi_g + \sum z \text{ ნოდაბი } j_i \quad (4.7)$$

ამ ფიომედლად გამომდინახე, ჰოტენციალების დიდი სხვამბა შესაძლებელია მხოლოდ წყლის ძლიეიხი ნაჯადის ჰიომბებში, უ.ი. ტანსწიხისის დიდი ინტენსიუობის ტიოს (ნახ. 4.11 და ნახ. 4.12).



ნახ. 4.10 წყლის პოტენციალის გრადიენტი და წყლის ტრანსპორტირების (ნადაგი-მცენახუ-სტრუქტურა) ხიზსტრუქტურა (Cowan, 1965; Boyer, 1974; Kreeb, 1974a; Schulze, 1986; Nobel, 1991a)

წყლის გზა მცენახვში

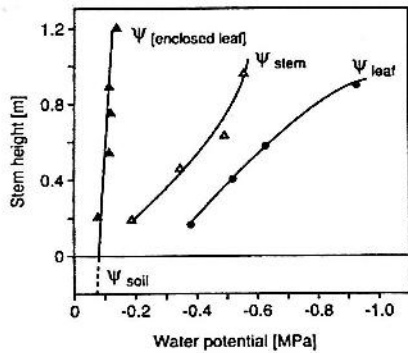
მცენახვში წყალი გადაადგილდება პოტენციალების გრადიენტის მიხედვით უჩუქოდან უჩუქდამდე (ახლო ტრანსპორტი) და ქსილემის გამტარი სისტემის მეშვეობით (მოხუცი ტრანსპორტი).

წყლის გადასაცვლება ქსოვილებში მიმდინაეობს უჩუქოდან უჩუქდამდე ჰიგროსტატური გრადიენტის გასწვრივ და უჩუქის უკლებში - ჰაქუქის ჰინციზის (აპოპლასტიკი გადასაცვლება) შესაბამისად. შესაბამისი ინდიკატორების გამოყენებით შესაძლებელია წყლის მახიუქისა და გადაადგილების სიქჩის დადგენა (ნახ. 4.13). ქჩქის ჰახექიმიდან წყალი გადაის ენდოქიმიში. ფესვის ქჩქი ასუქებს წყლსაცვის ფექციას. ის საშუალებას აძლევს მცენახეს გაათანაბოს წყლის მოწოდების ხანმოკლე ცვლებადობები. ენდოქიმიში უკლებს გასწვრივ აპოპლასტიკი ტრანსპორტის ადგილები მონაცვლემს ჰიგროდომბე ჩანახიუმთან (ქასპის ზოლები), ან უკლებს გახევებე ნაწილებთან. ამ გზით ხეება წყლის ნაყდის "ქანალიზიება" ენდოქიმის წყლგამტარი ადგილებში.

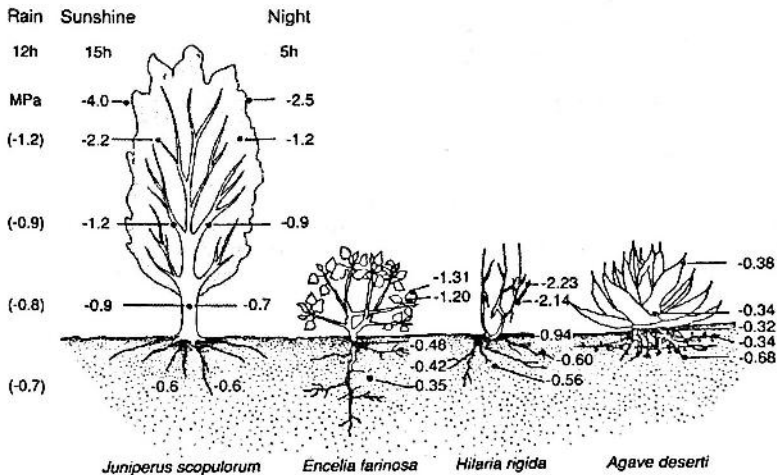
ფესვის ცენსიკალეი ცლინეში წყალი მიუღიება მოხუცი ტრანსპორტის სისტემის მეშვეობით. ცენსიკალეი ცლინეის ჰახექიმი უჩუქეები ნახიუმადგენენ ფესვის წვევის ნახიუმობის ადგილებს. ის ნახიომქმება მამინ, ხოლ წყალი (ონენებთან უხიად) შიწოვება ქჩქლების სისტემაში. ქჩქლების სისტემა ისე მოწყობილი, ხომ შეუძლოს შეწოვი წყლის სხაფე მწოდება მცენახის ყველა ნაწილში. ქჩქლების გამტარი სისტემაში წყალი ძიხიფადე გადაიტანება ხოგოყ მასიუი ნაყდი (ვასტრუქი ნაყდი). ფოლებში ქსილემის მილები იტოტებთან უფიწილ განწყობებად, ხოლ მათი ტრექილეი ბოლოებდან წყალი შიწოვება დამავიზიბელი ჰახექიმის მიე, საიდანაც გადაიტანება მეწოფილის უჩუქეებში.

წყლის ნაყდის სიქჩი

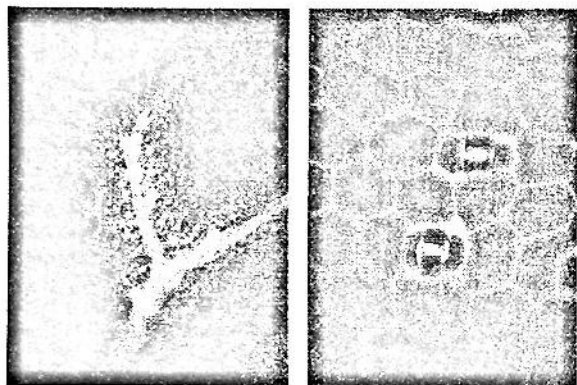
წყლის ხაფენობა, ხომილყ გადაადგილება გამტარი სისტემაში ელიოს უხიუქში, დამოკლებელია მის სიუთ სპეციფიეი თვისებებზე, ხოგოყდა გამტარი



ნახ. 4.11 თამბაქოში ფოთლის წყლის პოტენციალის (Ψ_{leaf}) და ლეჩხის წყლის პოტენციალის (Ψ_{stem}) ვეტიკალური გრაფიკი. ხოცა ტრანსპირაციის ინტენსივობა მაღალია, ლეჩხის გასწვრივ მყარდება ძლიერი პიტიომინომიკური გრაფიკი; ხოცა ფოთლები თავსდება პაჩეებში და ამოთქმება ყლებელობს, პიტიომინომიკური გრაფიკის მარჯვენა ბიკვერბელი იკავებს სამუალო პოზიციას ნიადაგის (Ψ_{soil}) და ფოთლის (Ψ_{leaf}) პოტენციალებს შიხის (Begg & Turner, 1970)



ნახ. 4.12 სხვადასხვა სასიცოცხლო ფორმის მეხანძრის წყლის პოტენციალი (MPa) (Wicbe et al., 1970; Nobel & Jordan, 1983)



ნახ. 4.13 წყლის გადაადგილება. *Soleirolia soleirolii*-ის ფოთლის ქვედა უბიძეშისში წყლის გადაადგილება (მაჩვენა სუხათი); წყლის ტრანსპორტირება თანდასაწყისა აღბიძეშისა ქვედა უბიძეშისის უბიძეშის ანტილირუქი კედლებში. ფლოუისუცენსია უჩვენებს უბიძეშის კედლებში წყლის ამოშვასაწყის ტრანსპორტირებას (მაჩვენა სუხათი) (Strugger, 1938)

სისტემის ფაქტობრივი და წყლის გადაადგილებისადმი წინააღმდეგობა, მცენახის ფიზიოლოგიური მდგომარეობა (მაგ., ბაგების გახსნილობა) და გაჩუმო პირობები. წყლის ნაჟადი (H_2O) მით უფრო ციფია, ზაც უფრო ციფია გატახების ზედაპირი (A) და ნაჟადის სიჩქარე, ზაც გამოსახება ფრმელებით:

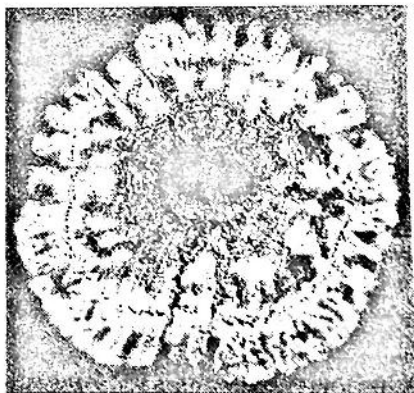
$$J_{H_2O} = v \cdot A [g \text{ cm}^{-1}] \quad (4.8)$$

ფოთლის ან ლეჩოს გამტახი ზედაპირი ახის ქსილებს ყველა გამტახი ელემენტის განივი კვეთის ფაქტობრივს ზამი. წინვოვანი და ფოთლოვანი ხე მცენახების ზხოვებში და სქელ ტოტებში, ხომლებსაც აქვთ განბნეული და მცოიფოფოხანი 100 μm -ზე მცოიფ (მიოქოფოფიები) მეჩქანი, წყალს ატახებს სქელი მანტია, ხოლო მეჩქანის შვაგულში წყალი აღახ მიეღინება. ყხოპოიელი ხე მცენახების ციფოქოქიბიან (მაქოფოფიები) მეჩქანშიც იგივე სიტუაციაა შექმნილი. ზომიერი საჩყყეში, იფინს, ყხე აჟაციის, თელის, წანბრისა და მუხის ხგოლისებუი ფოქიების (ყიფლოფოფიები) მქონე მეჩქანში ცოკაა ისეთი წლოიი ხგოლები, ხომლებსაც შვედლიათ წყლის სხელყოფილად გატახება (ნახ. 4.14). ამ მცენახეთა მეჩქანში წყალი გადაადგილება პეიფიფიჩაზე განლაგებული წლოიი ხგოლების მეშვეობით. მცენახის წყლის იფიფიბის სხელყოფილად დასახასიათებლად, ფაქტობრივი გამტახი ზედაპირის მითითება უფრო მზავლისმთქმელია, ვიფე განივი კვეთის ფაქტობრისა. ფაქტობრივი ზედაპირი [99; 281] ახის ქსილებს გამტახი ზედაპირის ($A_{\text{ქსილ}}$) მეფაქლება ფოთლის ზედაპირის ფაქტობრთან (A_1), ან ფოთლის მახასთან (ანე ფოთლის ნეფელი წონა (FW_1)). ფაქტობრივი გამტახი ზედაპირი ($A_{\text{ქსილ}}/A_1$) განსაჟეოთეობით ციფია იმ მცენახებში, ხომლებიც ბეჟი წყალს ამოთქებენ [63]: ედაბნოს მცენახეთა ფაქტობრივი ზედაპირის სამეალოდ უქოღება 2-3 მმ². გ-1 ხოლო ზოგეჟი ექსპეიმენტული ვითახებამი 5-7 მმ². გ⁻¹ აღწევს; სტეპების მცენახების, შიხანი

აგილსამყოფელის მოყვანილი ნაიხბადახების, *Ericaceae*-ის ნაიხმობადგენელი ჯუჯა ბურჯების და ხმელთაშუაზღოეთის ხე მცენახეების ფაიხმობითი ზედაპირი უფის 0.5-2 მმ² . გ⁻¹; ზომიერი სასაყდის ხე მცენახეების უმუქესობისა – დაახლოებით 0.5 მმ² . გ⁻¹; ჩიღილის ამტანი მცენახეებისა – 0.2 მმ² . გ⁻¹; წყადმცენახეებისა და სუკლეტებს აქვთ განსაჯუთიებით დაბალი მარეწებელი – 0.02-0.1 მმ² . გ⁻¹. ფაიხმობითი ზედაპირის სიღრმე დამოყდებელია აგუთვე მცენახის ზომებზე. მცენახის ზიღის ჰიოყესში ტენიანობის ჰიომბების ცვალებამობასთან ეთსად, იყვლება ამ მარეწებლის სიღრმე.

ტოლი გამტახი ზედაპირების ჰიომბებში, სპეციფიკი ჰიფავიციუკი გამტახუნაიხნობა დამოყდებელია ქუჩქლების განივ ევითზე და მათი ფოხების ტიპზე. ჰაგენ-ჰუაზელის იანონის მიხედვით, მიღის გამტახუნაიხნობა მისი ხაღყესის ეით მუოთხედ ხაიისსში აყვანის ჰიომბიყულია [35]. გამტახი ქუჩქლები, ხმელთსაც აქვთ ვინიო ფოხები და ფიღტაყიის მალაღი ნინააღმედგობა (მაგ., ნინვოვნების ტიანეიღებში), ამციხებენ სპეციფიკი ჰიფავიციუკი გამტახუნაიხნობას. სწოხედ ამიკომ ნინვოვნებში წყლის გატახების უნაიხი მიუჯი ნაყდებია, ვიღე მახადმწვანე ფოთლოვან ხე მცენახეებში, ხოლო ამ უნანსენელთა წყლის გატახების უნაიხი, თავის მხივ, მიუჯი მციხეა, ვიღე ზაფხელმწვანე ხე მცენახეებისა (ყხ. 4.2). ფაიხოფოხებთან ქუჩქლების მქონე ფესვები და იღანები განსაჯუთიებით იაიხად ატახებენ წყადს. სპეციფიკი გამტახუნაიხნობაც მუიძლება დავუჯავშიოთ ფოთლების მახსიათებლებს (ფოთლის სპეციფიკი გამტახუნაიხნობა [281]). ხე მცენახეთა ზიომბში იგი ყვღაზე მალაღია, ხოლო განმტოების ადგილების მუმდგომ – ძლიე კლებომბს (ნახ. 4.15). ამიკომ წყლის გატახება ხე მცენახეში მნიშვნელოვანნიღად დამოყდებელია ხოგოიყ უჯიღების ანაგომიუე ღიფეიენციიხებზე, ასევე ვაიჯის განტოტვის ხასიათზე.

ტიანსპიხაყიის ნაყდის მუქსიმაღეხად მესაძლებელი ინტენსიოობა დამოყდებელია გამტახი სისყემის ანაგომიუე აგებულებზე და მცენახის სხვადასხვა ტიპში განსხვავებელია (ყხ. 4.3 და ნახ. 4.16). წყლის ნაყდის სიჩქაიე სხვადასხვაა მცენახის სხვადასხვა ნაიღღში (ტოკი, ლეიო, ფესვი) და გამტახი სისყემის შიღნითსაც (ღიღს სიჩქაიე ფაიხოღეიან ზიომი და უფიო დაბაღია – ქსიღემის სხვა-



ნახ. 4.14 მუხის ციკლოფიკე მუქიანნი უჯიღელი წყლის ტიანსპიხიყობა (Braun, 1970; Cermak et al., 1992; Anfodillo et al., 1993)

დასხვა ნაწილი). სანამ წყლის შენოვა ან შეფუხდება, წყლის ნაჯადის სიჩქაე, კიანსპიხაციონის ინტენსივობის ზედასთან უხთად, იხდება. დიდი ტანის ხე მყენაჩებში წყლის მოძიამბა დილის საათებში იწყება კენწეიოდან და განტოტვის ადგილებიდან და ნაჯადი მოძიამბის ზიხის დიხისკენ. ამ დიხის იწყება კიანსპიხაციონის ნაჯადის ინტენსიუი დინება და შიხის ამოსვლის შემდეგ აღწევს მაქსიმალუი მარევენებებს. საღამოს კიანსპიხაციონის ნაჯადი მუიხდება, მაგჩამ უმნიშვნელო მოძიამბა მაინც შუინიშნება გვიან ლამედვე – ასე მყენაჩე აგოივებს წყლის ხეხევეებს.

4.9 ფოხმულის თანახმად, წყლის აქტუალუი ნაჯადის სიჩქაე (v) იმყოფება პიხდაპიხპიხიუი დამოკიდებულებამი ფაიომბის უიორეზე ახსებელ კიანსპიხაციონის ინტენსივობასთან (Tr), იხვეე ხოგოიყ წყლის გატაჩება ფოოლოში (J_{H_2O}) და უეპიხპიხიუილში – ფაიომბით გამტაჩ ზედპიხთან (A_{H_2O} / A_1):

$$v = Tr / (A_{H_2O} / A_1) \quad [მ.წმ^{-1}] \quad (4.9)$$

კიანსპიხაციონის ნაჯადი იმედნად სწიადედ უკოლდება კიანსპიხაციონის ინტენსივობას, ხომ მასზე ხანმოკლე მუიეობაც უი აისახება. ამოკომ ხის ზიომი წყლის ნაჯადის გაზომვით შუიძლება ვიმსველით მთელი ვაჩვის კიანსპიხაციონზე (ნახ. 4.17).

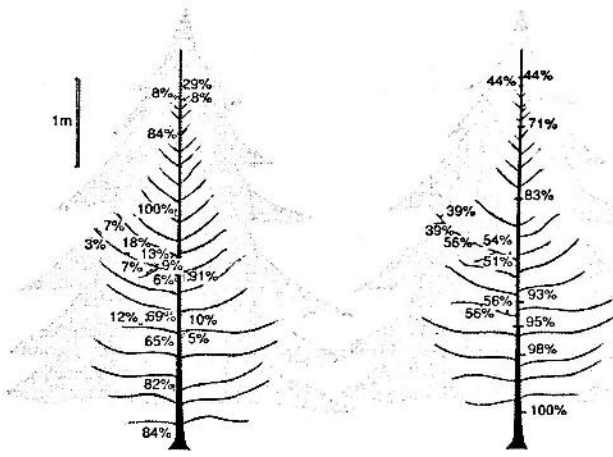
იანიშე სახის მუქანიუი დაზიანებობას (მაგ., ძელიი ქაიის პიხობებში ტოტეობის ხევა და გალწვა), ან, თუ წყლის კიანსპიხაციონის სისტემა მუქამბს ზღვიე

ცხილი 4.2 მყენაჩეთა სხვადასხვა ტიპში და მიგანში ქსილემის პიხავიოიუი გამტაჩეჩაიანობა ($მ.წმ^{-1}$ მბა⁻¹) (Berger, 1931; Huber, 1956; Zimmermann & Brown, 1974; Raven, 1977; Cichan, 1986; Ogino et al., 1986; Losch, 1990)

წიწვიანი მუქნიანი მყენაჩები	5-10
<i>Ericaceae</i> -ის მუქნიანი ნაქიმბადგენები	2-10
მახადმწვანე ფაიოლოლოვანი ხეები მიუილოუიბიანი მუქნიით	(2) 3-15
ფოოლომყენი ფაიოლოლოვანი ხეები მიუილოუიბიანი მუქნიით	18-50
ფაილდეილანი მყენაჩები მაუილოუიბიანი და ცოლოლოუიბიანი მუქნიით	100-350
ღანების მუქნიანი	300-500
ფოოლომყენი ფაიოლოლოვანი ხეების ფესვები	200-1500
ფესვის გამტაჩი ყონები	1-2
ბალახოვან მყენაჩეთა ქეჩქის ყონები	30-60 (250)

ცხილი 4.3 სხვადასხვა ტიპის მყენაჩეში წყლის ნაჯადის მაქსიმალუი სიჩქაე ($მ.წმ^{-1}$) (Berger, 1931; Rouschal, 1938; Huber, 1956; Zimmermann & Brown, 1974; Hinckley et al., 1978; Rychnovska et al., 1980; Yoshikawa et al., 1986)

მახადმწვანე მყენაჩეები	1-2
საელოლოიუი ხე-მყენაჩეები	1.5-3
უნიანი კოოიუიუი ყეეობის ფაიოლოლოვანი ხეები	(9) 18-34
ფოოლომყენი ფაიოლოლოვანი მიუილოუიბიანი მუქნიანი მყენაჩეები	1-4 (6)
ფაიოლოლოვანი ცოლოლოუიბიანი მუქნიანი მყენაჩეები	(6) 20-45(60)
ბალახოვანი მყენაჩეები	10-60
ღანები	150



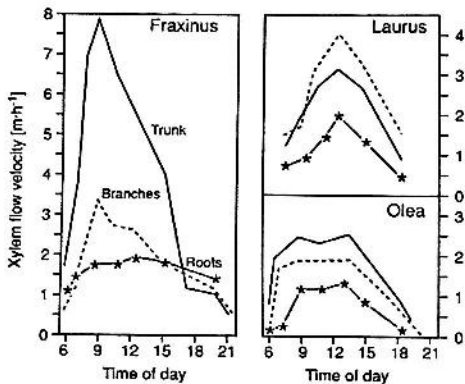
Leaf specific hydraulic conductivity (%)

Tracheid lumina (%)

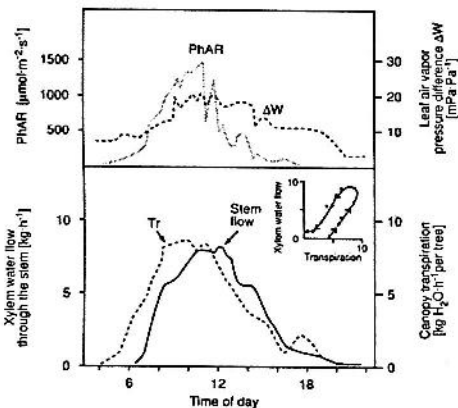
ნახ. 4.15 *Abies balsamea*-ში წყლის გატარება. მახასხენა სუბსტრ: ქსილემის სპეციფიკური გამტარუნარიანობა ($\mu\text{m s}^{-1}$ წყლის ნაკადი 10kPa s^{-1} წინების მშაღი წონა); მახასხენა სუბსტრ: იტვი მცენარის ყაჩაღელი ორეზის დამეყი (μm) (Ewers & Zimmermann, 1984). ანაღოგიური მონაცემები სხვა მცენარეებისთვის ნხ. Zimmermann (1983) და Garter (1991)

პირობებში (მაგ., წყლის გატარების შესუსტება გვარღვისას, ან ნიდაგის გაყინვისას), წყლის შეჭიდელი ნაკადი შეიძლება უცებ განყვეს. ამ ეხოს უცემა ქვედან ახლებელი წნევა (კავოტაია) და ქსილემის სისტემაში ოტაღელად ხვდება ჰაეი (ეშმღლის მოვღენა) (ნახ. 4.18) [47; 152]. სანამ გამტარი სისტემა თავიდან ახ შეიღვება წყლით, ჰაეის ბუტყეები აფეხებენ წყლის გადაადგილებას. ხე მცენარეები, ხმეღელთაც ქსილემის მაღალი სპეციფიკური გამტარუნარიანობა გააწინათ, უფრო ახიან მიღეყიღნი ეშმღლისადმი, ვიღე ვინეო გამტარი ორეზის მქონე მცენარეები. რიღიღოთ ამეიიყის დიდი და ხგოისებიი ორეზის მქონე ხეები გვიან ზამთარში ამეიიებენ (ზაფხულის მონაცემებთან შედარებით) თავის ჰიღავიყე გამტარუნარიანობას საშუალოდ 55%-ით; გაბნეული ორეზის მქონე მცენარეები - 17%-ით; წინვოვები უი მხოლოდ ეშნიშენელოდ - 0-8%-ით [267]. ეშმღლის მოვღენებს ადგილი აქვთ ბაღახოვან მცენარებშიც.

ხე მცენარეთა შეიქანში წყლის მოძარობა შეიძლება გამონეველი იყოს მსომსეიი ძაღებითაც, თუეი ჰოტენიადების სხვარობა მცენარესა და გაეომიყვედ ატომსეიიოს შიიის ძიღეი დაბაღია. ასეთი მღომეიყობა შეიძლება შეიქმნას ზაფხუღმწვანე მცენარებში აღეუ გაზაფხუღზე შეფოთღვის წინ. გაღა ამისა, წეომისა და წიღისი ცყეების ხე მცენარებში, სადაც ჰაეი გაეეებღღია წყლის ოხოქლით, ეონცაქეი ჰაეიეიქანში შენახელი სახამებლის მობიღიზებისა და სხნადი ნახშიწყაღბადების ქეიქღებში გამყოფღის მეშეეობით მცენარეს შეეღღია ადამოძარობის წყალი მსომსეიი გაღეიღეს მიმეოღებით.

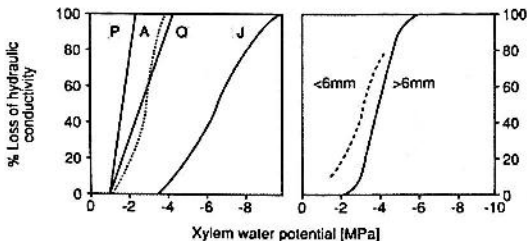


ნახ. 4.16 მცენახეთა სხვადასხვა ტიპში წყლის გადასაცემების ბრჭახე (Rouschal, 1938)

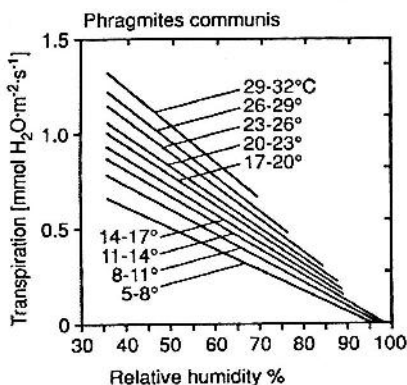


ნახ. 4.17 წყლის გადასაცემა 16 მ სიმაღლის ნაძვში და მთელი მცენახული საფასის ტრანსპირაცია (Tr) (Schulze et al., 1985). ევკალიპტისათვის მონაცემები ნი. Dye & Olbrich (1993)

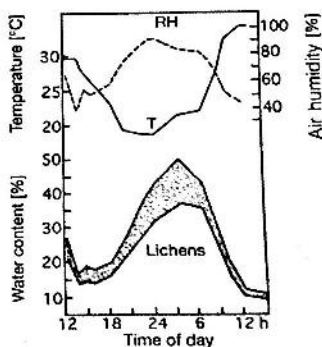
ნახ. 4.18 წყლის გატარების მუშაობა ქსილემის დაზალი წყლის პოტენციალის გამომ (Sperry & Sullivan, 1992)



გაქმომ ფაქტობრივად ამ პირობებზე იმდენად ახდენენ გავლენას, ხამდენადც შექძლიათ მცენარის ზედაპირისა და ჰაერის მოსაზღვრე ფენის შიხის წყლის პოტენციალის გახდენების სიდიდის შეცვლა. ასე, მაგალითად, ჰაერის სიმშაღისა და ტემპერატურის მატებასთან ერთად იზღდება ტრანსპირაციის ინტენსივობაც (ნახ. 4.21 და 4.22). შხის მაღალი ხდისციის შედეგად შეიძლება ფოთლები გადახედეს და, მიუხედავად ჰაერის მაღალი ტენიანობისა (მისი ტენით გაუჯერების შემთხვევაშიც კი), ტრანსპირაციამ მოიმატოს. ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს წყლისა და ნვთიუქებათა ტრანსპორტისათვის ჰემიდრის ჰეგორებში. ჯიჩ ხელს უწყობს ფოთლების მიმდებარე ტენით გაუჯერებელი ჰაერის ფენის მოცილებას და აოთქების ზედაპირზე გადმოინაცვლებს ჰაერის უფრო მშაღი მასები. დიდი ფაოთობის მქონე ფოთლებისათვის (მაგ., ბანანის ფოთლები) უქაო ამინდში სასაზღვრო ფენის წინააღმდეგობა (იხ. ნახ. 2.15) სამუქი მუქია, ვიღე მუქი ზომის დანაუქებელი ან წემსის ფოქმის ფოთლებისათვის. ეს განსხვავებები ჯიჩის მატებასთან



ნახ. 4.21 ტენის ფოთლების ტრანსპირაციის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე და ჰაერის ტენიანობაზე (Burian, 1973)



ნახ. 4.22 ტექნებში წყლის შემცველობის დღეღამუქი დინამიკა თაღის ტემპერატურასა და ჰაერის ფაოთობით ტენიანობასთან კავშირში (Kershaw, 1985)

ცხელი 4.4 გაანალიზების მაქსიმალური ინტენსივობა მოხდომოგოჯად და უყოლოგოჯად განსხვავებულ მცენახეთა ტიპებში

მცენახის ტიპი	გაანალიზების ინტენსივობა (μ მოლი H_2O გ ² წმ ⁻¹) გაანალიზებული ბაგეების შემთხვევაში
უენიანი ტომოკები	
წვიმის ტყის ხე-მცენახეები	1800-მეგ
წილიანი ტყის ხე-მცენახეები	400 (2000-3000)
ლიანები	2000-მეგ
სემიხიფელი ტომოკები	
პალმები	1200-1800 (2800)
მშხალი ტყეები	800-1400 (2000)
მანგიის ტყეები	600-1800
სუბტროპიკული წონის უდაბნოების ბუჩქები და ნახეუბები	2800-7000 (10000)
ხმელთაშუაზღვის სუბტროპიკული მცენახეები	(600) 1500-3000 (4000)
წომილი სასუციის ტყეების ფოთლოვანი ხეები	
სინათლის მოყვანილი სახეობები	(1500) 2500-3700
ჩიტილის ამტანი სახეობები	(780) 1200-2200
მხადმწვანე წიწვოვანი ხე-მცენახეები	1400-1700
ვუა ბუჩქები	
ტუნდრის	150-450
მალაქის	1800-3000
მხილნიანი ბალახოვანი მცენახეები	
მალაქალახოვანი	9000-11000 (16000)
პელოფიტი	5200-7500
სუბტროპიკული	1500-3000
მალაქის მცენახეები	(1500) 3000-6000
მხიცილოვანი, ისლები და ჭილისებრი	
ტუნდრის	200-350
მდელოს	3000-4500
ლინიანი პანტალების	5000-10000
მშხალი პანტალების	(1800) 4500 (9300)
სანაპირო ტყეების	2000-4000
უდაბნოს მცენახეები	1000-5000 (8000)
პელოფიტი	1200-2500 (4500)
სუბტროპიკული	
მცენახეები სუბტროპიკული ფოთლოვანი	800-1800
პანტალები	600-1800
მცენახეები	5000-12000

ესიხე მცენახე: ხმელსაყ ქსის სიჩქარე უღწევს 2 მ წმ⁻¹ და მეტს, სასაზღვიფი ფენის წინააღმდეგობა წაყლები 0.5 წმ სმ⁻¹; ამ გომს იგი მღწავ დაბალია ბაგეების დიფუზიის წინააღმდეგობაზე. მჭიფი ბალახსაყ და ხის ვახუბში ქსის სიჩქარე მღწი მცენახე და ამიკომ გაანალიზების ინტენსივობაყ უღწელობს.

მაქსიმალური გაანალიზება. მაქსიმალური გაანალიზება ბუნებრივ პანტალებში

გაბატონებული ევამოხაყოელი დაკვირვების პირობებში ახის მცენახეთა მიერ წყლის შევსლუდავი ამოთქება. ცხი. 4.4-ში მოყვნილია სმელეთის მცენახებისათვის ქანსპიხაყილის ინტენსივობის მაქსიმალური მაჩვენებლები ლია ბაგეების შემთხვევაში. ზღვის წყალმცენახებში, ღიქენებსა და ხავსებში წყლით სიული გავუყიბის შემთხვევაში ამოთქება, ძიიითადად, დამოყიებულია მათ მოხფოლოგიუხ თვისებებებებზე, მაგ., ზედპიხისა და მოყვნიობის თანაფაიხობაზე, ზედპიხის სუქუქუხაზე, დატოვის სიხშირებზე და ბალიშის განვიითახებზე.

ქანსპიხაყილის მაქსიმალური ინტენსივობა დამოყიებულია ზიხისა და სასიყყისეო ფოხმაზე (მაგ., ბაღახოვანი მიღებნიანები და მახვილოვნი, მახადმწვანი და ფოთოღმყვნი ხე მყენახები, სუქურნეები და სხვ.) და ეყოლოგიუხ კოზე (მაგ., მყუხავი მყენახები, ქამობის მყენახები, ჩიღილის ამტანი მყენახები, მზიანი და მშიხალი ჰაბიტაყების მყენახები და სხვ.). ჩიღილო-აღმოსავლეთ აზიის მღონახებების პიხას მოსახედ მალაღბაღახუელებას, ქამობის და მყუხავ მყენახებებს ახასიათებთ ქანსპიხაყილის ყველაზე მაღალი ინტენსივობა. ბუქი წყალს ამოთქებენ აგიუთვე მზიანი ჰაბიტაყების ბაღახოვანი მყენახებებზე. მათთან შედახებთ, ჩიღილის ამტან ნაიხბაღახებსა და ფოთოღმყვენ ხე მყენახებს აქვთ მიუქი ნაყიელი ქანსპიხაყილის ინტენსივობა, ხოლო წინვოვენებს – ეღევ უფიო ნაყიელი. ევამოხაყოილის თანაბახ პირობებში სუქურნეების ემეყესობა ბოლო ადგილებზე აღმოჩნებომდა, თუმცა მათ ბუნებრიო ჰაბიტაყებში (მზიანი, მშიხალი ადგილები) ისიონი ბუქიად მეტ წყალს ამოთქებენ, ვიღე მქიფიო ბაღახნახში ან კუნთან ჰაბიტაყებში გავიყვლებელი მყენახები. წვიმისა და წიღის ტყუების ხე მყენახებებს ახასიათებთ ქანსპიხაყილის შესამჩნევად უფიო დაბალი ინტენსივობა, ვიღე ზომიოქი სასიყყის ხე მყენახებებს, იაყ გამომწველია ამოთქების სუქოთიოქი პირობებით (ამ შემთხვევაში, დაბალი ევამოხაყოელი დაკვირვით).

ქანსპიხაყია, იოგოყი ეღუქიოქი პიოყესი. მყენახეთა ქსოვილებიდან წყლის მიოქი გამიღის ეღუქიისა და ეინების მეშვეობით (იოღესაყ უქიღემოხისებში ჰაქიის წნევა განსხვავებელია). თუ ამოთქებას განვიხილავთ იოგოყი ეღუქიონის პიოყესს, ქანსპიხაყილის ინტენსივობა (თი, იოგოყი წყლის გაყახება ფოთოღმში – H_2O) გამიონახება წყლის მიოქიის წნეების სხვაპობისა (ΔCH_2O ; გამიხაყელი, იოგოყი H_2O -ს იოღენობა მოყვნიობის ეითუქებზე, ე. ი. გი θ^{-3} ან მიოღი θ^{-3}) და წყლის მიოქიის ეღუქიოქი გამტახენახიანობის (g_{H_2O} ; გამიხაყელი, იოგოყი სმ θ^{-1} ან მიოღი θ^{-2} θ^{-1}) მეშვეობით. ან, იოღ:

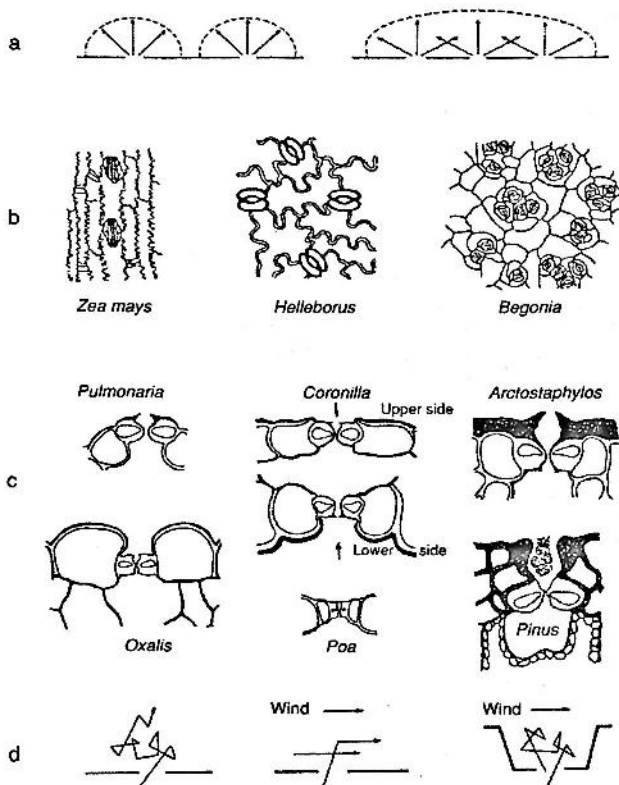
$$J_{H_2O} = g_{H_2O} \Delta CH_2O \quad (\mu\text{მოღი } H_2O \theta^{-2} \theta^{-1}) \quad (4.10)$$

ქანსპიხაყილის ინტენსივობა გამიონახება, იოგოყი წყლის გაყემა ფაიოთობისა (ფოთლების შემთხვევაში, მათი მიოღიანი ფაიოთობი, ანუ ზედა და ქვედა ზედაპიხების ფაიოთობთა ჯამი და ახა პიოყიოქიელი ფაიოთობი) და გიოის ეითუქემში.

ეღუქიოქი გამტახენახიანობა (g_{H_2O}) ნახიოადგენს ეღუქიოქი წინააღმდეგობის ("ქანსპიხაყოელი წინააღმდეგობა" [221]) საპიხისპიო სიღიეს. ფოთლებში წყლის მიოქიის ეღუქიოქი წინააღმდეგობა შედგება სასაზლოქიო ფენის, ეუტიყელისა და ბაგეების წინააღმდეგობებისაგან (იხ. ნახ. 4.20). ბაგეებისა ($r_{\text{ბაგე}}$) და ეუტიყელიოქი ($r_{\text{ეუტიყელი}}$) წინააღმდეგობები, ჩვეულებრიო, ეითიანდება იოგოყი ფოთლის ეღუქიოქი წინააღმდეგობა ($r_{\text{ფოთი}}$). აქედან მივიღებთ:

$$1 / r_{\text{ბაგე}} = (1 / r_{\text{ბაგე}} + 1 / r_{\text{ეუტიყელი}}) \quad (4.11)$$

$$\text{ან } g_{\text{ფოთი}} H_2O = g_{\text{ბაგე}} H_2O + g_{\text{ეუტიყელი}} H_2O \quad (\mu\text{მოღი } \theta^{-2} \theta^{-1}, \text{ ან სმ } \theta^{-1}) \quad (4.12)$$

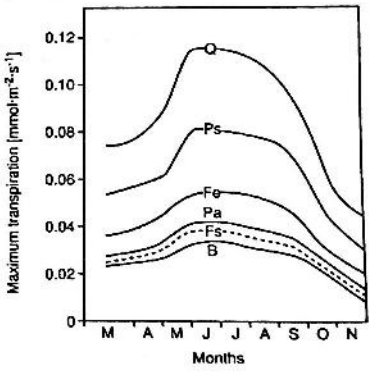


ნახ. 4.23a-d ბაგის აპახის სხვადასხვა ტიპი და წყლის მიორის გატარება. a გითუქად და მიორი-
 ლად განლაგებული ბაგეებიდან ამოქლება. პირველ შემთხვევაში იქმნება ცალკეული ნახეზადსეჟი-
 მსუბი ჰუმიდუი შიჟ, ხოლო მეორე შემთხვევაში - გაუითანებული ჰუმიდუი შიჟ; b ბაგეების გან-
 ლაგების სხვადასხვა ტიპი - მსიყლოვნების (ეითმანეთის მიყლონით განლაგებული), მიღბნი-
 ანების (პომოგენუად განლაგებული; ეს ტიპი ყველაზე ფაჟიმო გაჟყულებულია) და ჯეჟუი გან-
 ლაგების (ჰეჟეჟოგენუად) ტიპი; c ბაგეების განივი ჟილი. მსიყნინდან მსიყვნიჟ; პირველი -
 სყოფიგებისა და პიგჟოფიგებისათვის დამახასიათებელი; მეორე - ჩიგლის ამჟანი
 მყენაჟებისათვის დამახასიათებელი; მესამე - ჰელოფიგებისათვის დამახასიათებელი; d ბაგე-
 ბიდან გამოსვლის შემდეგ წყლის მოლეკულების ეფეზიის გზა (Haberlandt, 1924; Esau, 1953;
 Oehlkers, 1956; Pisek et al., 1970; Braune et al., 1987; Mauseth, 1988)

ფოტონის მიჟ წყლის მიორის გამტაჟინანობა (ფოტონ H_2O) მატელობს ბაგეების
 გახსნილობის მომატებასთან ეთად. ბაგის მჟქნიმღელი გამტაჟინანობა დამოკიდე-
 ბულია ცალკეულ მყენაჟეთა (სახეობები, ჟიშები და ინდივიდებიც ეი) ბაგის აპახი-
 ტის თავისებულებებზე (ზომა, მოწყობილობა, განანობა, სიჟიგჟმვე; ნახ.

4.23) და ამიტომ ნახშირბადგენს მნიშვნელოვან მონაცემს მაქსიმალური ტრანსპირაციის უნარის დასადგენად. განსაკუთრებით მაღალი დიფუზიური გამტარუნარიანობა ახასიათებს კულტურულ მცენახებსა და ჰელიოფიტებს (300-500 $\mu\text{მოლი } \text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$); მახვილოვნებში ეს მონაცემი მეტყობს 250-400 $\mu\text{მოლი } \text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$ ფაჩვებში (C_4 მახვილოვნებს უფრო მაღალი აქვთ, ვიდრე C_3); შემდეგ მოდიან ფოთლოვანი ხე მცენახები და ბუჩქები (160-250 $\mu\text{მოლი } \text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$); ყვავილურ უფრო დაბალი მონაცემები აქვთ წიწვოვნებს, ატყვებზე სპეციფიკური და სუბტენეტური ფორმის მცენახებს (დაახლოებით 100 $\mu\text{მოლი } \text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$) [122]. წიწვოვან მცენახებში ბაგის აპარატის წინა ნაწილში ვითარდება კოქსისებური საცობი, ხაც 1/3-ით ამცირებს წყლის მოთქმის დიფუზიის ინტენსივობას. ყვავილებს, ხოლოც წესი, ბაგები მცირე ხარდენობით აქვთ, ან სულაც არ გააჩნიათ, ან ფუნქციურად გადაგვიხეული ახიან (მაგ., ცომპირული მიქოლები [93], ვახისებობის ოჯახის ნახშირბადგენები [85]). ამიტომ ყვავილები წყალს გაყიდებით მცირე ხარდენობით და ნელა გახბავენ, ვიდრე ფოთლები.

კულტურული ტრანსპირაციის ცხის წყლის მოღველები გადაადგილებიან ეპიდემიის გახე ედლის კუტიკიან შივებში, კუტიკულაში და ეპიკუტიკული ზეობის ფენებში. კულტურული ტრანსპირაცია შეიძლება განვიხილოთ ხოგოც დიფუზიის ჰიფოლოგიურ გახემობში. წყლის მოთქმის კულტურული გამტარუნარიანობა ($\text{გ}_{\text{წმ}} \text{H}_2\text{O}$) ძირული დაბალია. ნახიბდაცხობა წახ ფოთლებში ეს მონაცემი აღწევს 10-20 μ მოლი $\text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$; ხე მცენახობის ფოთლებში - 6-10 μ მოლი $\text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$; მახადმწვანე ფოთლებში და წიწვებში - 3-5 μ მოლი $\text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$; ხოლო უდაბნოს სუბტენეტური მცენახობებში - 0.5 μ მოლი $\text{მ}^{-2} \text{წმ}^{-1}$ [122]. ზედაპირული ამოთქმისგან დასაცვად დიდი მნიშვნელობა აქვს ზეობისა და გახემობის ჰიფოლოგიის. ასე, მაგალითად, მცენახობებს, ხომლებიც ნიდაცხობისა და ჰიფის სიმშხადის ჰიფოლოგიის რიხეობიან, უფრო სუელი კულტურების შივ აქვთ, ვიდრე კუტიკიან ჰიფოლოგიის მოწახიდ მცენახობებს. ეპიდემიის გახეობის კუტიკიანობის შემთხვევაში ჰიფოლოგიური ფენები უფრო მჭიდროდ ეკვხიან ერთმანეთს, ხის გამოც კულტურული დიფუზიური წინააღმდეგობა მიშადგება. კულტურული ფენების გამტარუნარიანობა დაბალი კულტურული ჰიფოლოგიის ჰიფოლოგიის მცირეობა, ხოლო მაღალი კულტურული ჰიფის ცხის - რიხეობა. მთავრე ნაღვეები ახიანებენ ფოთლებისა და წიწვების ზეობისა და კულტურული ფენებს.

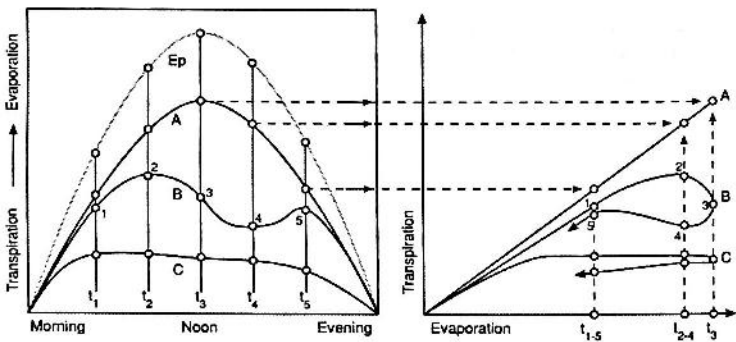


ნახ. 4.24 ზომიერი სახეობის სხვადასხვა ხე მცენახის (სხვადასხვა ტიპის ქვიშის მქონე) კუტიკული ტრანსპირაცია. ტრანსპირაციის სიჩქარე დამოკიდებულია კულტურული ტრანსპირაციისა და განსაკუთრებით, ჰიფის სიმშხადზე (Gaurten, 1950)

ტოტებისა და ლუიზების პეიდეგმული ტრანსპირაციის ინტენსივობა დამოკიდებულია პეიდეგმის აგებულებაზე, ოსპისებუი უჯრედების სიხშირეზე და გამცხუნახიანობაზე და კოხპის ფენებში ნაჰიადების ახსებობაზე. სწოხედ ამოკომ აღვის ხის, მუნის, ნეჯიჩხლისა და ფიჭვის ტოტები უფო მუჯ წყადს აოხოტებუნ, ვიდუ ნაძვის, წიფლისა და ახვის ხის ტოტები, ხომელთაც გლუვი და სუელი კოხპი აქვთ (ნახ. 4.24). ზომიუი სახტყლის ხე მცენაიებში ზაფხულში პეიდეგმული ტრანსპირაციის ინტენსივობა მუხუმბს 0.015-0.15 μ მოლი $მ^{-2}$ $წმ^{-1}$, ანუ 1% პოტენციუი უვაპოხაციოდან. ტენიანი ტოპოკების გლუჯუქიქიანი ხე მცენაიებისა და მშხალი ხეგომუნბის სუელკოხპიანი ხე მცენაიების მუდახებოთი გამიკვეუვი ბი უეი აი ჩატახებულა.

4.3.3.3 ტრანსპირაციის ფიზიოლოგიური ხოტელო

ტრანსპირაციის ინტენსივობა მხოლოდ მაშინ ახის აოხოტების პიოტებზე მთლიანდ დამოკიდებული, ხოლესაც ბაგის აჰიხატი აი ცვლის გახსნილობის ხა-ხისხს, ე. ი. ხოლესაც ბაგეები მუდმივად გახსნილი ან დაკეტილია. მხოლოდ ასეთი პიოტებშია წყლის გაყემული ხაოლენობა აოხოტების უნახის პიოპოხიუელი. ბაგის აჰიხატის ფუნქციონირების ხეგელიების მუშეპოთი მცენაიხე მუედლია (ია



ნახ. 4.25 მაჩვენა დაგახმა: ტრანსპირაციის დოუი დინამია. A წყლით აკაგად მომახაგებელი მცენაიე (მუელუდავი ტრანსპირაცია); B მცენაიე, ხომლის წყლით მომახაგება იზოლუება მუადლის პეიოტდში; C მცენაიე, ხომლის ბაგეთა გახსნილობის ხაიხისი ხელოვნუიად ხეგელიება პოტენციუი უვაპოხაციის (E_p) მიხედვით. მაჩვენა დაგახმა: ტრანსპირაციისა და უვაპოხაციის თანაფიქობა, გამომდინაჲე მაჩვენა ნახახის მომაცემებოდან. თუ ტრანსპირაცია აი იზოლუება, მას აქვს წიფივი გამოხაგებება, ე.ი. ტრანსპირაცია პიოდანიპოპოხიუელია უვაპოხაციისა. ტრანსპირაციის მუელუდა ინტენსივობა დამოკიდებულების დაოლუევას. ტრანსპირაციის სიჩაჲე მუიოლუება გოოს t_2 მომენტიდან t_3 მომენტიამდე. ყოველი ბაგეეევა T_r/E_p წიფივი თანაფიქობოდან მიუთითებს ტრანსპირაციის პიო-ყენის ბაგისმიუი ხეგელკაცაზე

თქმა უნდა, შესაძლებლობის ფაზებში) ტრანსპორტის მოდერნიზაციის ადაპტირება თავისი წყლის რეჟიმის მოთხოვნების შესაბამისად. ბაგეების განხორციელების ხარისხის ხარვეზები გავსებულა შეიძლება პოლიტიკის საშუალებით, ფინანსური მხარეების მეშვეობით შექმნილების ჩაქვეა იქონიან ყი ჩანს, რომ ტრანსპორტის ინტენსივობა აღარ შეესაბამება ევროპულ დაცვითვას (ნახ. 4.25). ბაგეების დროებით დახევა შეიძლება გამოიწვიოს განათვლების დაქვეითებამ, ჰაერის გამოშვებამ (განსაკუთრებით ქაითან ერთად), წყლით მომარტების ეფექტურობა, ექსტრემალუმა ტემპერატურებმა და ტოქსიკუმა გაზებმა.

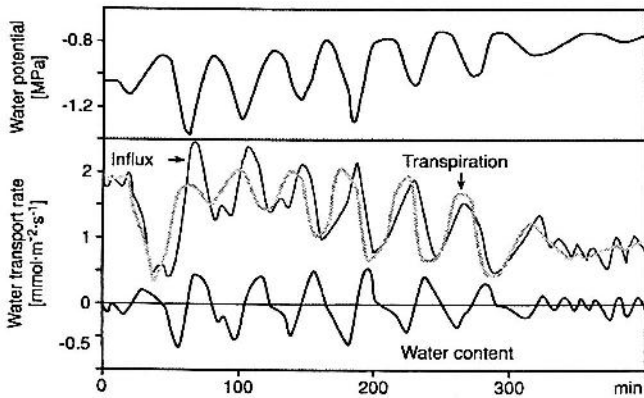
ბაგეების ხეტი, მოქმედების სიჩაი და ეფექტურობა მცენახისა და ჰაბიტატისთვის სპეციფიკუმა. ჩიღლის ამტანი მცენახები ბაგებს უმაღ ხეივან წყლის უმნიშვნელო ნაებობის დროსაც ყი, ხოლო სინათლისმოყვარული ბალახოვანი მცენახები – ბევრად უფრო გვიან და თანდათანობით. ამ მხივ, სხვადასხვა სახეობები და გენოტიპები, აგუთვე ერთი და იგივე მცენახის ფოთლები ასაერთანს (ბაგეების ახარომაღლი ქვეა განვითარებისა და სიბუხის ფაზებში) და მცენახებუ მათი განტაგების მიხედვით, სხვადასხვანაიხად იქვეიან.

ბაგეების დატვინის სპეციფიკუმა ეფექტურობა გამოიხატება ტრანსპორტის მოდერნიზაციის ამპლიტუდაში, ე. ი. შეუზღუდავი ჯამუმი ტრანსპორტისა და ექსტრემული ტრანსპორტის შეფაღებამი. ჩიღლიანი და ტენიანი ჰაბიტატების მცენახებში ექსტრემული ტრანსპორტის შედგენს ჯამუმი ტრანსპორტის ერთ შესაშვს. მუხივქეტიან მარტვანე წინვონებში და უდაბნოს ბუჩებში ბაგეების დატვინის გამო წყლის გატემა ქვეითება მაქსიმაღლი ტრანსპორტის 3-10%-მე, სუქუნეებში – 1-2%-მე. ეს იმას ნიშნავს, რომ ამოქვებისგან საუვეთსოდ დაწე მცენახებში ექსტრემული ტრანსპორტის მუიღება ტენიანი ზედაპირების ჰოტენციული ევროპის 0.1-0.05%-მე [181]. ეს მონაცემები მიღებულია ჰაბიტატში ახლებული ამოქვების პირობების უმაღო გაზომვის შედეგად. ბაგეების დატვინის ეფექტურობა მოყმულ ექოლოგიუმი პირობებში ევეთ გამოიხატება ექსტრემული დიფუზიუმი გამტარანობისა და ჯამუმი გამტარანობის შეფაღებით: $\frac{H_2O}{E_{\text{გამო}} H_2O}$. ამ შემთხვევაში მივიღებთ შემდეგ მონაცემებს: 0.04-0.1 (ბალახოვან მცენახუთათვის), 0.03-0.06 (ფოთლომცენი ხეებისათვის), 0.01-0.02 (მარტვანე ხეებისა და ბუჩებისათვის) და 0.005 (სუქუნეებისათვის).

4.3.4 მანერის წყლის ბაღანი

4.3.4.1 წყლის ბაღანი: დინამიკუმი წონანსორობა

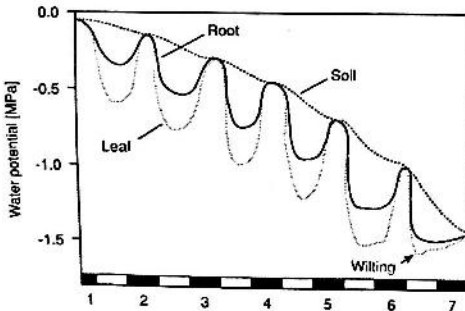
წყლის შეთვისება, გატარება და გატემა ახის მცენახის წყლის რეჟიმის დინამიკუმი პირობები, რომლებიც ერთმანეთზე დამოკიდებული. თუ ხამდედაე გატემა ხდება დროის მოყმულ მომენტში წყლის შეთვისებისა და გატემის ხეტირება, შესაძლებელია დაგინდეს წყლის შეწვილი და ამოქვებული ხარვეზების მიხედვით. წყლის ბაღანი გამოიხატება ხომიყ აბსოლუტის მიწეს ტრანსპორტის. წყლის ბაღანი უაყმფითია, ხომესაც წყლის შეწვო ნაებობა ტრანსპორტისა. უაყმფითი ბაღანის დროს ბაგეები იხეიბიან იმ ზომამდე, რომ ტრანსპორტის ინტენსივობა შეესაბამებოდეს შეწვილი წყლის ხარვეზობას. ეს იწვევს



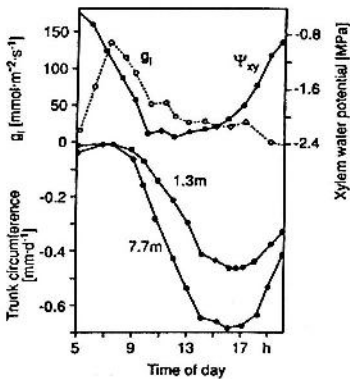
ნახ. 4.26 ბამბის ფოთოლში წყლის ბალანსისა და წყლის ჰოვენციალის ხანმოკლე ფლუქუაციები. სწრაფი ტრანსპირაციის ეფის ფოთოლში წყლის შემცველობა იკლებს და მისი წყლის ჰოვენციალი ხდება ხელ უფრო უახლოვით (Lang et al., 1969)

წყლის ბალანსის განმარტვებდას და იგი ხდება დადებით.

მცენარის წყლის ბალანსი მუდმივად მუხეობს უახლოვით და დადებით მნიშვნელობებს შოხის, მაგჩამ საჭიროა გავაჩიროთ ეხომანეთისაგან ხანმოკლე ცვალე-ბადობანი და ხანგძლივი და დამახინებელი ცვლილებები. ხანმოკლე ცვალე-ბადობის ეფის წინა ჰდანზე იწვევს წყლის იევიმის იეგედაციის სხვადასხვა მუქანი-ბი, განსაეუთიებით მნიშვნელოვანია ბაგეების მუქანიზმის მოქმეება (ნახ. 4.26), ბალანსის უფრო ძლიეი გადახეები მუნიშნება ელის განმავლობაში, განსაეუთიებით ელისა და ლამის მონაცვლიობის ეფის (ნახ. 4.27), თითქმის ყოველ-თვის, ელის განმავლობაში წყლის ბალანსი უახსდება (უფრო და უფრო ხდება უახლოვით) და მისი განმარტვება ხდება მხოლოე სალამოს ან ლამე. იმეესაე



ნახ. 4.27 ეხთევიანი გვალვის გვალენა ფოთლის, ფესვისა და წინადგის წყლის ჰოვენციალზე. ყველანე ეიი ელიეი მუხეობები მუნიშნება ფოთოლში, იმეილყ იმყოფება ელის განმავლობაში ტრანსპირაციულ საეესში. ლამის განმავლობაში (მულის მუქი მონაცეუთები) წყლის ბალანსი სეულად აი აღეება, ამეუნად წყლის ჰოვენციალის მუქიება ელითეე საეეხმობი ხდება (Kozłowski et al., 1991)



ნახ. 4.28 *Quercus alba*-ს წყლის ჰეგომის დღიური ცვლილება (გაზომილი 1.3 და 7.7 მ სიმაღლეზე წინადავის ზედაპირიდან) ქსოვილის წყლის პოტენციალიდან და ბაგის დიურეზიკის წინააღმდეგობასთან აკორელირებული (Hinckley et al., 1978; კომპიუტერიზებული ნიშნით Yoda & Sato, 1975)

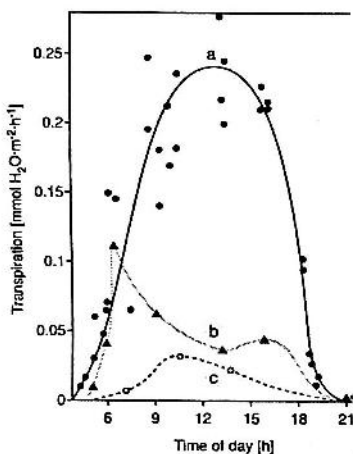
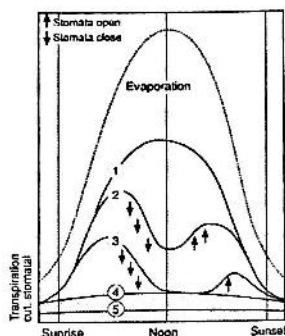
ფოტოტრანსპირაციის წყლის ბალანსი თანდათანობით უახლოვდით ხდება, მათ "პიკზე დახმარებას" წყლით მომარაგებაში მცენარის სხვა ნაწილები (მაგ., ქვიჩის პარენქიმა) უწყვეტ. ამ ეტაპის ხის კოტეჯში შეინიშნება (შესაძლებელია მისი გაზომვაც) წყლის გატარების დღიური ცვლილება (ნახ. 4.28). მცენარეთა წყლის ჰეგომის ჰეგორეჟიმი აქვთ უმნიშვნელო ხოლმე ასხვებზე ატრიალურ წინაინი წყლებზე (მაგ., ციტრუსების წყლები) – ისინი სინქრონულად იკუმშებიან (ე.ი. გასწყურნდება) და ფაქტობრივად (ე.ი. იღებენ წყალს) საერთო წყლის ჰეგომის შესაბამისად. მშაღრ ხეგომებში ღამით მცენარე ვეი ასეხვებს წყლის ბალანსის განმარტარებას და ამიტომ იგი დღითიღე უახვდება, სანამ ახ დადგება მოხრიტი წვიმარნი პეიომენ (წყლის ბალანსის სეზონური ცვლილება; იხ. ნახ. 4.37).

4.3.4.2 მანარის ქსოვილის წყლის პოტენციალი ბალანსის მანარეჟიმიდან: მანარეჟიმი მანარეჟიმი

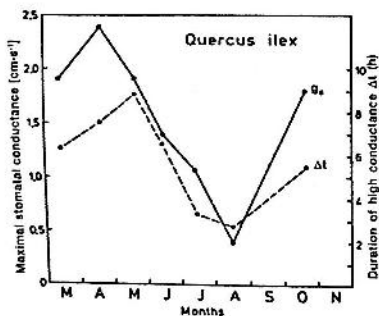
პეიომენი ჰეგომების მცენარეები წყლის ბალანსის გაუახვების ეტაპის ამოტრიალას ამოტრიალენ ბაგეების ხეხელის შევიწროვებისა და ასეთი (დაკვირ) მდგომარეობაში მათი სანახილვად გაჩეხების საშუალებით. ეს პეიომენი გამოსახვია ნახ. 4.29-ზე; დღის მუდგე კანსპირაცია მცირდება მხოლოდ დღის ყველაზე ცხელ პეიომენში – შუადღისას; წყლის დეფიციტის ხეღის მიუხედავად, შუადღისას ბაგეები ირეზიან დაკვირ მდგომარეობაში (ამ ეტაპის კანსპირაცია მხოლოდ კუტიკული ეტაპის გზით ხოცილედება) და იხსნებიან მხოლოდ მუოიე დღით. ეს მუენიომი საშუალებას აძლევს მცენარეს გაანმარტაროს წყლის ბალანსი. მცენარის წყლის ბალანსზე მანარეჟიმი სიმარტარის პეიომენის ზეგაქვრენის მანარეჟიმი მოყვანრილია ნახ. 4.30 და 4.39.

ახიღელი ჰეგომების მცენარეებს, ხმამიყ წესი, გაანრით წინადაში ლმად

ნახ. 4.29 წივადგის სინოტივის გავლენა ციანსპიხაყის დღეუი ენაშიჯაზე (Stocker, 1956a)



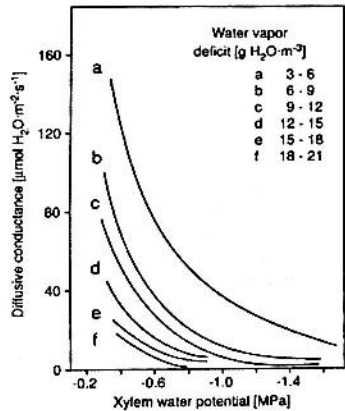
ნახ. 4.30 *Pinus radiata*-ს მიწიანი აღმონაყენების ციანსპიხაყის დღე-ღამეუი ენაშიჯა; a წყლით ჯაჯად მომაჯაგებუი; b წყლის მიწოდების შეწყვეტიდან მე-9 დღეს; c 12 დღე უწყლოდ (Kaufmann, 1977)



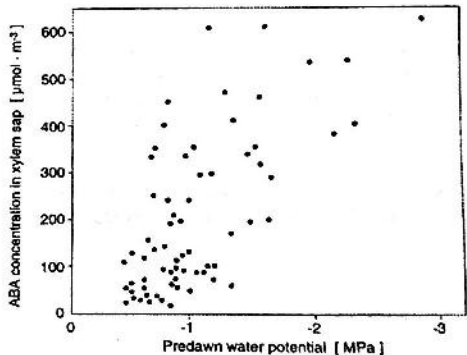
ნახ. 4.31 სამხეუი სავიანგეთში *Quercus ilex*-ში ბაგეუის მაქსიმალეი გამაჯაჯანობის (G_s) და დღის განმავლობაში ბაგეთა ვახსნილობის პეიოდის (Δt) წლეუი ენაშიჯა. მშაღი პეიოდის განმავლობაში (ივლისი-სექტემბეუი) ბაგეუი უეუი ხანმოუღეი გიიით და წაელებად ვაჯიოღ იღება (Lossaint & Rapp, 1978)

ჩამავალი ფესვთა სისტემა, ან წყლის სამაჩაგო ქსოვილები და, აქედან გამომდინარე, ახ აქვთ კიანსპიხაციის (შესაბამისად, CO₂-გაზთა ცვლის) სწრაფად და მძლავრად შემცირების აუცილებლობა. ეს განაპირობებს მშრალი ჰაბიტატებისადმი მათ შერეუბლობას. ხოლმეაუ ნიდაგში წყლის მაჩაგი სულ უფრო და უფრო მცირდება, ეს მცენარეებზე ამცირებენ კიანსპიხაციას ბაგეების გახსნილობის ხახისხისა და ხანგძლივობის საშუალებით (ნახ. 4.31).

ბაგეების ჩაყვვა გამოიწვევა მთელი ჰიგი ჰიოცესების ეთობილივი მოქმედებით. სიმშხლისას ეპიდემიისს კუგოიი მცედება და მისი უხუნველყოფა აღახ ხდება ფოთლის შიგა წყლის დინებით. წყლის ოიოქის მალადი დეფიციტის ხელს ბაგეების ჩაყვვისადმი მიღეჯილება იწეება (ნახ. 4.32). კუგოიის



ნახ. 4.32 დეკლის ნაძვის აღმონაცენტო წინეებში დეფიციტი გამაჩიანობის ედება ქილემის წყლის ჰოცენცილის ცვილებასთან და აცმსეფიომი წყლის ოიოქის დეფიციტის ხელსთან (a - f) ეაშოიი (Hallgren, ცი. Lassoie et al. (1985) მიხედვით)



ნახ. 4.33 ხანგძლივი გვადისას წყლის ჰოცენცილის გავლენა აბსციის მუავის (ABA) კონცენტრაციის გახდაზე (Wartinger et al., 1990; Hartung & Davis, 1991). მოდელი, ომელიც ასახავს ბაგეების კონცენტრაციის მუქანიზმს ქილემის წვენში აბსციის მუავის (ABA) კონცენტრაციას და ფოთლის წყლის სეაქესზე (nb. Tardieu et al. (1993))

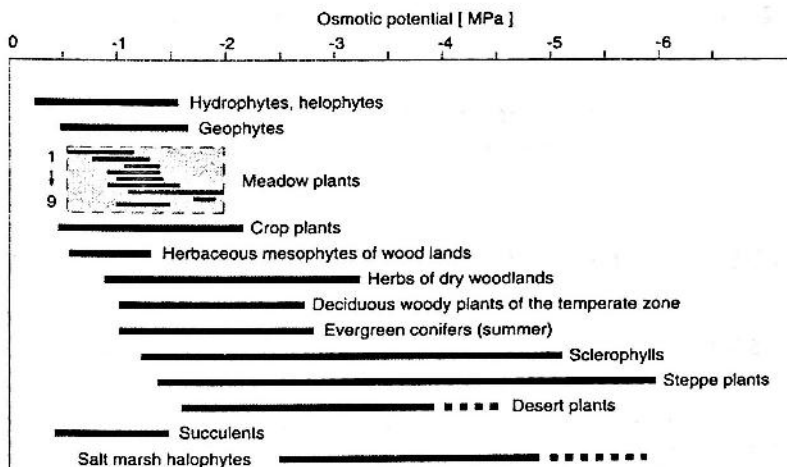
მოყვებულ მომენტში შეიძლება გამოიხატოს ხოგმოც წყლის ფაქტობითი შემცველობა (WWC) [169], გამოსახული ჰომოცენტრებში წყლის იმ შემცველობიდან, რომელიც ახის გავრეხების ჰიომებში:

$$RWC = (W_{\text{ახ}} / W_{\text{დავ}}) \cdot 100 (\%) \quad (4.13)$$

წყლის ნაქლებობა, ანუ წყლის დაფიცოტი გამოიხატება წყლით გავრეხების დაფიცოტი (WSD) [237]. ეს ჰახამეტი გვირვრებს, თუ წყლის ხა ხომენობის დაფიცოტი ჟსოვილი სხუად გავრეხებულ მდგომახიობასთან შედახობთ:

$$WSD = (W_{\text{დავ}} - W_{\text{ახ}}) / W_{\text{დავ}} \cdot 100 (\%) \quad (4.14)$$

ცვლილებები წყლის ჰომენციადში. წყლის შემცველობის შეხეობა მოქმედებს ურეხის წვერის ჟონცენტიხაიასა და ტუჩგომზე. წყლის უახყოფითი ბადანსის ეხმს ჰომენციეტი მსმისეტი წნევა (Ψ_{π}) მატებობს. ყვედა შემთხვევაში

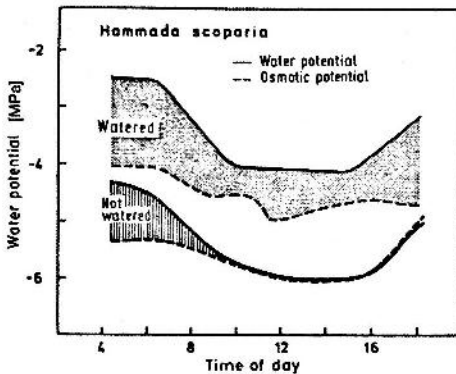


ნახ. 4.35 მენახიოთ ეყოლიგიად განსხვავებულ ტიპებში წყლის მსმისეტი ჰომენციადის სიდიდეები (Walter, 1960; Sveshnikova, 1979; Nobel, 1988)

გასათვადისწინებელია ის ფაქტი, რომ Ψ_{π} იცვლება ახა მხოლოდ წყლის შემცველობის ცვლილებისას, ახამედ მსმისეტიგუდატოხილი ჰომოცენტრების (შაქიების ჟონცენტიხაიის მომატება; ჰიომილი და იონები ვაქეოლებში) ეხმსაყ. ხოგმოც ბადანსის ინდიკატოხი, Ψ_{π} დახდება მზტიმადეტი სიდიდეს (ხოყა წყლის შეთვისება და ჟახგ-

ვა დაბადანებულა) და მსმოსის მანქიმუმს სიმშიაღის ყველაზე ძლიეი გავლენის პირობებში (ნახ. 4.35).

ფოთლის წყლის პოტენციალი (Ψ_1) უეჰო ზუსტი სიდიდეა და უეეთ ასახავს წყლის ბაღანსის ცვლილებებს, ვიეჰო მსმოსუი პოტენციალი (ნახ. 4.36). წყლის ბაღანსის დაძაბულობა უმადრე იწვევს ტეჰოიის შემციეებას. ამ ეჰოს ქსოვილების წყლის პოტენციალი უეჰო ჩქარა უეემა, ვიეჰო მსმოსუი პოტენციალი.



ნახ. 4.36 უდაბნოს მცენარეთა ფოთლებში მშაღი პეჰიოლის ბოლის წყლის პოტენციალისა და მსმოსუი პოტენციალის დე-ლაბუი ცვლილებები სელეონუი მოიწყისა და ბუნებრივ პირობებში (Kappen et al., 1976). მონაცემები ეჰოპეიეი მახადმენანე და ფოთოღმევენი სუბისათვის იხ. Sobrado (1986); მახადმენანე შეისათვის მეზოფილუი და ქეჰოფილუი პირობებში იხ. Rambal (1992).

4.3.5 წყლის იეჰიოი მუენეჰეთა სხვანსხვან ტიპებში

4.3.5.1 პიეჰოსტაბილუი და პიეჰოდაბილუი წყლის ბაღანსი

ფუნქციუი ქევესა და პაბიუტატის ამოიევის მიხედვით, მუენეჰებში განიეევა წყლის ბაღანსის მიი უმეყასტეი ვაიანტე: პიეჰოსტაბილუი და პიეჰოდაბილუი [234].

პიეჰოსტაბილუი საეეობები წყლის ბაღანსს ანონანსოეებენ წყადმომაჰაგების მეჰეეობის დე ფაეებში, იადგან მათი ბაგეები უმადრე ეეაგოეებენ წყლის შემეველობის ცვლილებებზე და გააჩნიათ ნოდაგში ლიმე ჩამავალი ფესვთა სისეემა. ბაღანსის სტაბილუობას ხელს უწყობს აეჰეოვე წყლის გაეეველი მახაგი სამახაგო მოგანოებსა, ფესვებსა, მეჰქანსა და ხოის ქეჰქში, რომელთაც ნოდაგომევენე-ატმოსფერუი სისეემაში აეისიიათ წყლით მომაჰაგების შინგანი გამონასწოეების ფუნქცია (ანალოგუი მეედში უმენენსატეოების მსგავსად; იხ. ნახ. 4.10). პოტენციალუი მსმოსუი წევისა და ფოთლის წყლის პოტენციალის სუზონუი და დე-ლაბუი ცვლილება იეება საემაოდ ვინეი ფაეებში. ამ ტიპს უეეოენიან წყადმუენეჰები, სუეეენტეები, ჩიეღისამეყანი ნაიბაღანებუი, ზოგეჰითი მახეველოვანი და

შემდეგი ჰეგონების ხე მცენახეები (ცხ. 4.5).

ჰეგონების სახეობებში წყლის დეფიციტმა შეიძლება გამოიწვიოს წყლის დიდი ხარვეზებით გახვევა და უჩვეულის წვენი უწყვეტადი დიდი მომაცება. ასეთი მცენახეები საკმაოდ ცოცხალი ახიან წყლის ჰოტენცილის დიდი მუყეობისა და გომობით დაქვანობის მიმართაც კი (უჩიოპეტი სახეობები). ასეთ სახეობებს ავით სწრაფი აღდგენის უნარი, ხადგან, ხომოც წესი, გააწნათ ხედ-საყელი შეფახება: ფესვი / მინისხედა ნაწილი და დიდი წყლის გამტარი სის-ტემა. ჰეგონების კონსტრუქცია განეუთვნება ბადახმვანი მცენახეების დიდი ნაწილი, სტეპების მახვილოვნები, აგუთვე ხე მცენახეები, განსაკუთრებით ჰიონი სახეობები. დიდი ჰეგონების ახიან ჰოტილოპეტი მუქნაწი მცენახეები, ხავსები და ღიქნები.

ცხილი 4.5 სხვადასხვა ეკოლოგიური ჯგუფის მცენახის ასობილაციის მხანათა მინიმალი წყლის ჰოტენცილი (MPa) (Richter, 1976; Doley, 1981; Nobel, 1988)

მცენახეთა ჯგუფი	წყონი
წყადმცენახე	-1.2
ბადახმვანი მუხმეოტები	-1.5 - -2.5
მახვილოვანი მუხმეოტები	-2 - -3 (-4.5)
სომოტივი წვიმანი კონსტრუქცია მცენახეები	-1.5 - -4
სომოტივი სახვილის მუქნაწი მცენახეები	-1.5 - -2.5
ფოტოტეპეტი ხეები და ბუქები	-1.5 - -2.2 (-6)
მახმეოტე ხეები	
ჰეგონებზე მინილი ჰეგონების მცენახეები	
სახვილოვანი მცენახეები	-3.5 - -5
სხილი ჰაბიკატივის ბუქები	-3.5 - -8.5
ხმელთაშუაზღვიოს ნახევიბუქები	-4 - -8
სახვილოვანი	
უბანოს ბუქები	-5 - -8 (-16)
სუკლეტივი	-0.8 - -2
მანხოს მცენახეები	-5 - -6
პალიოტები	-3 - -6 (-9)

4.3.5.2 წყლის ბადახმვის ხომსობის სიხეობი

წყლის ხეობის კომოლოგიური შეფახებით ანალიზის საკითხები იმთავითვე იყო სავლე ჰომობებში შედევახითა ყუხადლების საგანი. ამ ქვეთავში ზოგიერთი სუხათის მემეომბით გადმოცემული იქნება ადგი ჩახახევილი ვლევა-ძიების შედეგები.

მე-20 საუკუნის შუა წლებისთვის დაგომვდა საკმაოდ დიდი ცოდნა ყველა სხე-მსახეობის წონის მცენახეთა ჯგუფების მოხმომოლოგიური თუ ფუნქციური თავისუბეობების შესახებ. შეიძლება ითქვას, ხომ ცოცხალ ახსებათა მხავადეგომვება უფრო დიდა, ვიდგი სასიციცილო გახმომის: ქითი ჰეგონის სახეობათა სუქსეში შენიმშება ჰაბიკატივისადმი შეგუების უმხავი ვახიანგი და კომბინაცი.

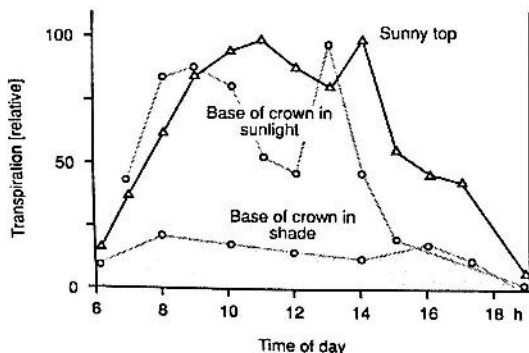
ამასთან ერთად, გაჩვეული სახეობების, გვახებისა თუ ოჯახების გენეტიკურად ფიქსირებული თავისებულებები ჩრება უცვლელი. მ. შტოკერის (O. Stocker) აზრით, ეს გვაძილებს კლიკურად გადავამოწმოთ მცენახის ყველა ის თავისებულება, რომელიც ითვლება მოცემულ ჰაბიტატში მისი ახლებობის უროლოგიურად მნიშვნელოვან პირობად. ქვეყნის თავისებულებების მთავადეფიკონებში მათზე შესაძლებელია გამოიყოს უროლოგიურად განსხვავებული კონსტიტუციური ტიპები [121, 238] და სასიყოსებლი სტრატეგიები, რომლებიც სასათაფებთან გაბაყონებური გაჩემო პირობებისადმი ჰუაქციის უთიანობით და ჰაბიტატთან კავშირით. ქვემოთ განხილულია მაგალითების მთელი ჩიგი.

ბუ მცენახები

მოხილი ბუები, თავისი სიკიცეში განვითარებული ამოხილებული ზედა-პირობით და ფესვებიდან ფოთლებამდე დიდი მანძილით, მხანარსაციის ისეთი ფორმის მაგალითია, რომელსაც უკვე აღაი შეუძლია წყლის დიდი ხაფენობით კახვა – ისინი თავიდანვე იწყობებიან გაწონანსიხებული წყლის ბაღანსის პირობებში. მზიან ამინდში ბუეი ბუ მცენახეში შედლისთვის წყლის ბაღანსი უახყოფთია. ეს ინვეუს ბაგეების (რომლებიც ბუების უმეტესობაში ისედაც წყლის დაბალი გაუეების პირობებში მუშაობენ) მიუი წყლის ამოხილების შემციხებას. მოგვიანებით, ხმდესაც წყლის ბაღანსი გაწონანსიხდება, ბაგეები იხსნება და ტანსპირაციის ინტენსივობა მაყეობს (ნახ. 4.37). ხის ვაჟის ყველა ნაწილში ტანსპირაცია უთიფორად აი მციხდება; ხშირად კენწეხის ფოთლები ჰუაგოებენ ყველაზე გვიან. ბუ მცენახეთაგან განსაყუთებული ჰიგოსტაბილუიობით გამოიჩენვიან ზომიერი საყციის წინვოვანი და ჩილიის ამტანი სახეობები. ამავე დროს, ახლებობენ ბუები (მაგ., იფანი, ცხუ აყაცია), რომლებშიც წყლის ბაღანსი ზოგეი აღწევს ძლიერი უახყოფით წინწელს.

სეციფიკური ბუ მცენახები და ბუქები

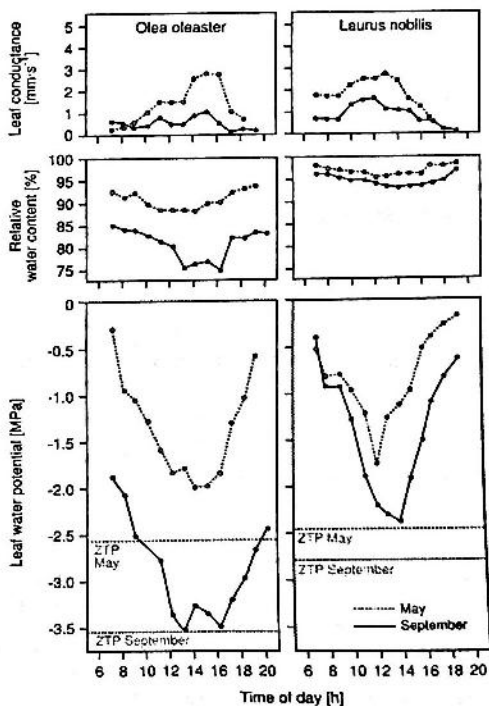
იმ ჰეგონებში, რომელთათვისაც დამახასათებელია ზაფხულის ძლიერი გვადვა და უკვიროქტადური წაღები ან ზამთრის ხშირი წვიმები (ხმდელთაშუაზღუეთის ჰეგონი, კაპის პირობისა აფიკაში, კალიფორნია, ჩილე, ავსტრალიის სამხეთ-დასავლეთი და სხვ.), აგუთვე ტომიყების სემიოხილელ ხაონებში გაუყელებუ



ნახ. 4.37 ტანსპირაციის დროული დინამიკა აგვისტოს მზიან ამინდში. ხმდესაც წყლის მომარტება ახადეფიკური ხდება, პირობად ტანსპირაციის ინტენსივობას ამციხებენ ნაძვის ვაჟის ყველაზე დარჩილელი უბნები: შემდეგ ტანსპირაცია მციხდება ვაჟის მზიან, მაგამ დაბლა მებუიე ახეებში და ბოლოს, წყლის კახვა მციხდება კენწეილ და ყველაზე განათებულ უბნებში (Pisek & Tranquillini, 1951)

ღია მცენახეულობის ტიპი (მაკოხაღი: მარია, გაიგუ, ჩაპახაღი, თინბოსი) დაბალი ტანის ხე მცენახეებისა და ბუჩქების დომინიებით, ხომელთაჯ გააჩნიათ მახადმწვანე, უმეტესად ხეშეში (სელეჩომოხეუელი), ჰაჭაია ან საშუალო ზომის ფოთლები. ამ მცენახეებს, სეზონურად ძლიერ ცვალებადი კლიმატის პირობებში, გააჩნიათ დაბალი, მაგამ ხანგრძლივი ასიმილაციის უნარი. ხმელთაშუაზღუეთის ტიპის ხე-შეშეთლიდან ბუჩქები აქტიური ხდისთვიის იყენებენ პეიზაჟს შემოდგომის წინ-მუბიდან აქუ ზაფხულამდე, ხმელსაუ ნიდაგის ტენი საემახისია. შუა და გვიან ზაფხულში, წყლის ნაღებობის გამო, მათი მეტაბოლური აქტივობა შეზღუდულია.

ხეშეშეთლიდან მცენახეებში ვხვდებით ხოგოხ პიგოხსატბილური, ასევე პიგოხმბილური ფუნქციონალური ტიპის ნაშომადგენლებს. მაგალითად, *Laurus*-ის, *Arbutus*-ის და მახადმწვანე *Quercus*-ის სახეობები გამოიჩენვიან ტანსპირაციის პიოცის სენსიტივობით – ისინი სნაფად იუაგოხებენ წყლის შემციხებაზე; მუოხე მხიი, *Olea*-ს, *Phillyrea*-ს, *Myrtus*-ს და *Ceratonia*-ს სახეობები წყლის შემცივლობის ცვალებადობის მიმართ უფოო მეტი გამძლეობით ხასიათებვიან და გაცილებით გვიან ზღუდავენ ტანსპირაციას. ხოგოხ წესი, მათი ჩიღილის ფოთლები ბაგებს უფოო დიგბანს კოვებენ გახსნილ მდგომარეობაში, ვიღუ მზისადმი



ნახ. 4.38 ბაგეების გამტარიანობის, ფოთოლში წყლის ფაქობითი შემცივლობის და ფოთლის წყლის პოტენცილის დიური ცინამიკა. სიცილიაზე მოხად მცენახეებში ზაფხულამდე (მაისი) და სიშხარის პეიზაჟის მუბდე (სელეტივი). ZTP მაისში კეხობის წეოვან წეიტი (წყვილი ხაზი) და სელეტივიში (წევილი ხაზი) (LoGullo & Salleo, 1988)

ენსპონიხები უჩიფეიხილი ფოთლები.

მცენახებში წყლის შემცველობისა და წყლის ჰოტენციალის მეჩყრობის ხაზისნი დამოიღებელია ახა მხლოდ ბაგეების ჰუაქისის უნახუ, ახამდე მნიშვნელოვანნი-
 ლდე – ფეხვთა სისკების თავისუბუბაზე და განვიოთახებაზე. სკეჩიოფილი უ-
 ჩქანს უმეტესობაში, ხომლებილ მათოვის სელსაყილ ჰბიკატებშია განვიოთახებელი,
 ზაფხულის გვადის ბოლომდე ჰოტენცილი ოსმოსილი წნევა უცემა 2-3 MPa-მდე,
 ხოლო ახაბელსაყილ მშიად ჰბიკატებში მცენახეთა წყლის ეფიციენტი ბუჯად უფიო
 ბისათვის, ხომლებილ აქიუხად უნიანალმდეუბიან გამომიხობას (ნბ. ნახ. 6.68).

სანამ ფესვები წყალს იწოვენ საემიხისი ხაოღენობით, კიანსპიხაციის ნაყას
 ბილი მნიშვნელობა უნიჭება. ყვდა სკეჩიოფილი ხე-მცენახესა და ბურქს გაანინა
 გაუანტელი და უნილი ქუჩქლების მქონე გამტაილი სისკება, ხის გამოყ შეწოვის
 ძალის ძლიე მომბატების შემთხვევამილ კი, კავიკაციის საშიშიოება მციხა.

ზომიხი სახყისა და ცივი ჰეგონების უუა ბურქები და ბალია მცენახები
 ტენდის უუა ბურქები და მალადბითისა და აქიკიული ჰეგონების ბალია მც-
 ნახები გაჩყელებელი ახიან ლია, ქახისგან დაუცველ ჰბიკატებში. ამ კიპის მც-
 ნახებისათვის დამახასიათებელია: მჭილი დაცოყვა; სიჭყეში უმბაქუი გან-
 ლაგება; ჰაყახა და ბშიად დახველი, ქეციისუბი ან ნემსისუბი ფოთლები. ყუ-
 ლაზე დამახასიათებელი ნიშან-თვისება კი ახის მინაზე მჭილი გახობელი
 ზღის ფშია. ასებობს მცენახეთა კიპები, ხომელთა გაჩყელება შეზღუდელია
 ახა იმდენად მათი ჰეგოფილიოლოგიი თავისუბუბაზე, ხამდენადც სითბუი
 ჰეგობით, ზამთაში თოვლის საბუხელის სიმალით და ნიდაგში აზოციის საემ-
 ხისი მახადის ახებობით. გახემო ფაქიოების ასეთი ნიშანსაჰ მოყეული უმ-
 ბინაყია, ქახის გავლენის ქვეშ მყოფი მცენახების ბიოკიმაყთან ეთად, გა-
 დამყვებ გავლენას ახელს წყლის ჰეგობზე.

გახობელი უუა ბურქები, ხომილი ჰეგოფილი *Loiseleuria procumbens*, და მბაღ-
 ხელი მცენახები, მაგ., *Salix serpyllifolia*, ნიდაგის ზედაპიოთან სიხლოვის მემ-
 ვობით, კმინა განმნასწოხებელ ელიოციმაყს. ამ სახეობების ბაგეთა აზახი
 ფიად მგიძნობიხა გამომშილი ჰეიხისადმი, ამიკომ ფოთლების გახემომყველ
 (ფოთლებთან უშალი მუხების მქონე) ჰეიხის ფენაში ტენიანობის მომბატების
 გამომ, ბაგები იხსნებიან საემო ხნით, ხის გამოყ ახეთ მალელი კიანსპიხი-
 ის პიობებში მათი წყლის ბაღანსი ძლიეად აი იძაბება.

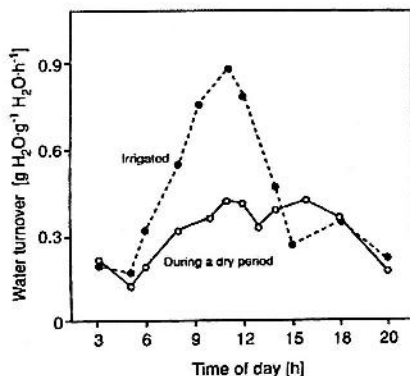
მსგავსი ეფექტი, ხომილი შეიძლება აღიწიოს ხომილ მალელი აქიოღინამი-
 კილი ეფუიხილი ნიანალმეგობა, შენიშნება ბალია მცენახებში. ამასთან
 ეთად, სიხი უკეთესად მახაგებობან წყლით, ხასაყ უხეუნეეყოფს ღშიად ჩამ-
 ვალი ძიხითადი ფესვი და ლეიოების იწენსილი დაფესვიანება ბალიის ქვეშ
 ეუციოსა და მჭიხის დაგხოვების სიჭყეში, სადაყ კენი საემიხისია. ნახუხაღ-
 ფეხელი ბალია მცენახები წყლის ჰეგობს აუმზობესაბენ კიანსპიხაციის ზედა-
 პიისა და წყლის სამახაგომ შიდა სიჭილის სელსაყილი მუახებების ხაჭუბ.

მეზოფიკი ნიხბაღები და ჰეგოფიები

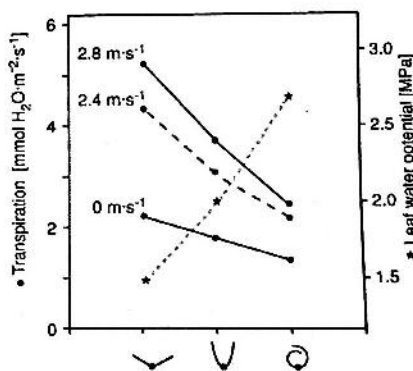
ჰეგოფიი ჰეგონების ბაღაბოვან მცენახებში გვხვება წყლის ჰეგობის
 თოქმის ყვდა კიპი და ვიხიყია: ჰეგოსტაბილიგან დანყეული და ძლიე ჰე-
 ჰილბილითი დამთავებელი. წყლის ჰეგობის კიპების ასეთი მხავაფეიოვნება,
 უპიხველს ყოვლისა, განპიობებელია მზიანი ჰბიკატების ახებობით, სადაყ
 იკუთება ნიდაგის გამომშიობის ტენენციია (ნახ. 4.39).

წყლის საემიხისად მოწოდების პიობებში მეზოფიების კიანსპიხაყია
 (აჰიოქების უნახის შესაბამისად) მთელი ღლის განმავლობაში შეუზღუდავი.

ენობით წყალს (ასეთებია მაგ., სანაპიროთა მცენახეები); დაბალი ამოქლების მქონე მცენახეები (ნემსისებუი ფოთლებიანი მახვილოვნები); სახეობები, რომლებიც ბაგვეების მოკლევადიანი განსნა-დახევის მუშევრებით ახველებენ წყლის ხეივს (ნახ. 4.41); აგრეთვე სახეობები, რომლებიც ახიან ჰიდროლაბილები და ევხიოფილები (განსაკუთრებით C₄-მცენახეები). ბუჩი მახვილოვნანი, ტუგოხის დაჯახვის საპასუხოდ ამციებს ტანსპირაციის ზედაპირს ფოთლების დაჯვესა და დახვევის საშუალებით (ნახ. 4.42). *Stipa tenacissima*-ში ეს მუქანიზმი, გაშლილ ფოთლოდან შედახებით, უხევეველოფს ტანსპირაციის ინტენსივობის 40%-იან შემცილებას [205]. სავანების მახვილოვნებში, ასაკის მატებასთან ერთად, ბაგვეები უახგავენ მოქნილობას და გვადვის უეხიოგის დაწყებისათვის მცენახეები წყლის ხეივს ველახ აკონტროლებენ: ნიდაგი გამოშხილას, ტანსპირაციის უმოციეხი უი გეძელებს, სანამ ფოთლები საბოლოოდ ახ გამოშხიბიან.



ნახ. 4.41 მშალი სტევის მცენახის *Stipa joannis*-ის ტანსპირაცია გვადვისა და მონვევის პირობებში (Rychnovska, 1965)



ნახ. 4.42 *Oryza sativa*-ს ფოთლების დახვევის უფუქტი ტანსპირაციასე უახი და უახიან (2.4 და 2.8 მ $\text{მ}\cdot\text{წ}^{-1}$) ამონებში. ელახამის ქვედა მხარის ნაწვევებია ფოთლის დახვევის სხვადასხვა პირობისა (O'Toole et al., 1979; Hsiao et al., 1984)

უდაბნოს მცენახები

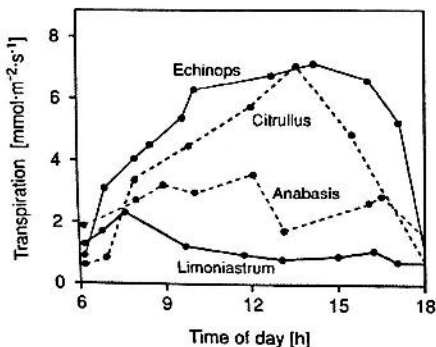
მცენახეთა სასიცოცხლო ფორმების მთავარეფიომენება განსაკუთრებით დიდს უდაბნოში: მცოიე ზომის ბუჩქები ქუჩუცისებოი და/ან წყლის სამშახყო ფოთლებოი; ბუჩქები, ხომღეთაც გააჩნოათ სუკუენუტუი და ასოიოლაცოის უნახოს მქონე ქუჩოს ქსოვილებო; მინახე გათხმეილი ბალიშა მცენახუები და ნახეუჩადბუჩქები; ფესუიონი მალადბადახუელებო; ბუჩქოვანი მახუცროვნები; სუკუენუტუები; წვიმის ფლოის უფუეიელი ფეოფოტები და სხვ. (იხ. სუი. 6.64).

ზოგოიოი უფუეიეი სახეობა ახოთულებას საუოოფ აი ამცოიებს და ამ ჰოოცეს განდახომბს, სანამ აი გამომიხება. მთავარწლიან მცენახუებში გამოოყოფა იოი, ფლოი უოთმანეთის მიმღუვაიი ქუცვის თავისუბუიხება: ჰიდოლობოიეი ფახა გაზაფხულებე, სანამ ნოადგი უუი კოღუე ტენიანოა და ზაფხულის ფახა, ხმღესაც უანსპოიაციოს მახოიბაღუად მუბლუევის მეშუეობოი ხეღება სოცოუცისათვის საშიში გამომიხომბის თავიდან აცილებე. ზამთოისა და გაზაფხულის წვიმის უიოოგის ფოი და მის მემღეაც მცენახუები უხვად იმახადებენ წყალე ლიშა ან სოიუეში ფაოოფ გაუიუელებელი ფესვთა სისუემის საშუალებოი. სანამ ნოადგში საუ-მახოიბე ტენო, ჰუიის სიმიფაღე ჰოობღემას აი წახომაღენს. წელიწადის ამ ფოის უანსპოიაციოს საგოწოი ხეღება (ყოველ მემთხვევამი, ბაგეების ხანგოიგი და ხუიის გაბო) აი შეიწიშნება (წახ. 4.3). ბაგეების იფუეიუიი გამუაიონბის მალად ღონეზე მუნახუნება აუცილებელია ნახშიბადის ასოიოლაცოისათვის, ბოლო წყლის დეფოიცი (ამ უიოოგისათვის აი უმეტეს 20-25%-იან [241]) და წყლის ჰოკენაციის მცოიე დაქუეთობე ამ ჰოოცესზე დე გაველნას აი ახდენენ.

ზაფხულები გვავილნას, უსაფოთოების მოთხოვნებდან გამომდინახე, ნოთოი-ხებათ ჰოოფუქოის იწეწსიკობე მცოიეღება. ბაგეები უმეტესად დაკუილიან და უანსპოიაციოს მემამცოიებელი საშუალებანი (მაგ., გასქელებელი და გაუოიხუბელი ქუჩოს ქსოვილები, ფოთლის დაკუევა და სხვ.) სოიად აიონ ამოქმედებელი (უხ. 4.6). ამოკმ, მიუხედავად დიდი დამბელობისა (მშიაღე ჰუიი და სოცე), ხეიხეღება სოცოუცისათვის საშიში გამომიხომბის თავიდან აცილებე.

უმიპახახოტები

უმიპახახოტები, ხომღებოც წყლის მოთხოწილებას მასპინწელი მცენახოს ხახუზე იკამყოფილებენ, გვხვებოიან უიოოფედაე მშიად იკოონებში და ქუიოთუი-



წახ. 4.43 სახახოს უდაბნოს მცენახეთა უანსპოიაციო მშიად სუბონის დასაწყისში. *Citrullus colocynthis* აიის ნახეოთოიანი გოოფოი ლიშად განვიოთახუბელი ფესვთა სისუემოი; *Echinops spinosus* აიის სუკუეფოიეი უუეა ბუჩქი; *Anabasis arctoides* აიის ლიშად დაფესვთანებელი ბალიშა მცენახე; "იომწიასკუიეი ფევი აიის ხომუკუელი სასოცოცხლო ფოიის სუკუენუტუი მცენახე, ხომღეოც სახეღება ყველაზე მშიად ჰოობებში (Stocker, 1974b)

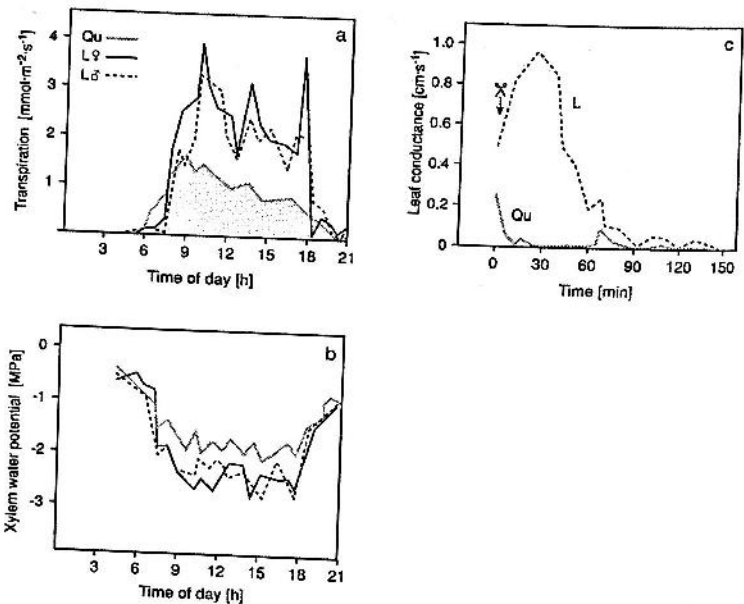
ცხრილი 4.5 სხვადასხვა ეკოლოგიური ვეგეტის მცენარის ასიმილაციური ოჩანოთა მინიმალური წყლის პოტენციალი (MPa) (Richter, 1976; Doley, 1981; Nobel, 1988)

აბილიმენბაჰომა / სახეობა	ვაშეი დლოიჰი კჩანსპოჩაყთა >		მშაღ სუხონში, წვიმანთან შედარებით კჩანსპოჩაყთის დავეუთობა (%)
	წვიმანი სუხონი	მშაღი სუხონი	
ჩიღოლოთ აფიოთს უბანში			
<i>Nitraria retusa</i>	210	165	78
<i>Zilla spinosa</i>	240	150	62
<i>Zygophyllum coccineum</i>	165	80	48
<i>Pennisetum dichotomum</i>	165	65	39
<i>Haloxylon persicum</i>	280	100	36
<i>Hammada scoparia</i>	(4)	(1.5)	38
<i>Anabasis articulata</i>	(3.1)	(1.0)	32
<i>Retama retam</i>	270	80	29
<i>Artemisia herba-alba</i>	(6)	(1.6)	27
<i>Noea mucronata</i>	(5.5)	(1.0)	18
ეაბილშებელი უბანში (აშბ)			
<i>Atriplex confertifolia</i> (C ₄)	155	30	19
<i>Ceratoides lanata</i> (C ₃)	154	2.2	1.4
ჯაქეუთის უბანში			
ჯაღოღოჩინაში (აშბ)			
<i>Feracactus acanthodes</i>	17	0.35	2

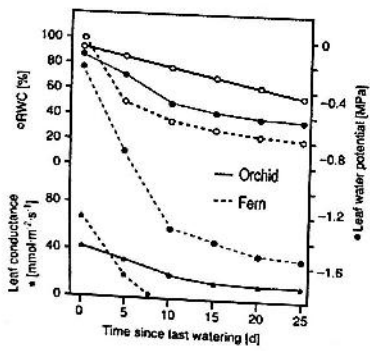
მღ ჰაბილტაბებში. ჩოგოჩუ ჰაჩაზიტიზმის ყველა შემთხვევაში, ჰაჩაზიტი მცენარე უნდა მახიბადლეჰაღ შეველოს მასპინძელს, ჩათა ჩოჩვე გადარჩეს. *Loranthaceae*-ს ოჯახის წაჩამბადგენლები, ჩომლებიოც აღწვევენ ხეების გამყარ სისტემაში და ოქოდან ოღებუნ წყალს, საკუთარ წყლის ჩვეიშს უსადგებუნ მასპინძელი ხე მცენარისას (ყოველ შემთხვევაში ეჩოოს გაჩვეულ პეჩოღში მანც). პეჩიზაჩაზიტი მცენარე ფიოთი მასპინძელზე უფო ჰიღოღბილელი ჩუნდა ოყოს, ჩათა შეუღლოს მისი წყალბევი წაკადიდან საკვები წივთოეებების საჭიო ჩოღენობით შევთისება. პეჩიზაჩაზიტი უფო მეტ წყალს აჩოთლებს, ვიღე მასპინძელი და მისი ბაგეები უფო ფაჩოღ აჩის გახსნილი. უაყოფოთი ბაღანსის პიოზებში პეჩიზაჩაზიტი ბაგეები უფო გვიან ოხეუბიან (ნახ. 4.44). პეჩიზაჩაზიტი, ჩომლებიოც მბავსად *Rhinanthus*-ისა და *Striga*-ის მახივლოვებინსა და წაჩბადახების ფესვებში სახლებიან, უფო ოღ საშიშოეზას წაჩოადგენუნ მასპინძლის წყლის ჩვეიშსათოვის: ოხინი ბეჰად მეტ წყალს ხაჩვავუნ, ვიღე მასპინძელი და აჩხეავუნ ბაგეებს მამინაყ კი, ჩოღესაყ ფოთლები ჭკომბას ოწყებუნ [222].

ეპიფიტიო ქეჰიღიანი მცენარეები

ეპიფიტიები სახლებიან ოხეთ ჩვეიონებში, ჩომელთათვისაყ დამახასიათებელია კოყისპიტი წვიმები (ოხინი აბ ეჩოს აფოვებუნ წყლის მახაღს) და წვიმებს შოჩის ძლიეი ბვალვა. პოკიოღოჭიღეი ეპიფიტიები, ჩოგოჩიო აჩან დიქენები, ხავსები, *Hymenophyllaceae*-ის წაჩამბადგენლები და ზოგოეოთი გვიშა სწაფაღე შივბიან, მაგჩამ წვიმისა თე წისლის ეჩოს სწაფაღევი ოწოვენ წყალს.



ნახ. 4.44a-c *Loranthus europaeus*-ის და მისი მასპინძელი მცენარის (*Quercus robur*) წყლის ბაღანს. ივლისის მზიან ამინდში აღმოსავლეთ ავსტრალიაში A ტიპის სავანო და B ქსილემის წყლის პოტენციალი მდებარეობით (L₂) და მასპინძით (L₁) მცენარეების, ატმოსფერული მუხის (Qu), შედარებით გამოთვლილი ნივთიერების პიკების დროს. წყლის დაბალი პოტენციალის პიკებში პასივური მცენარე განსაკუთრებით მეტ წყალს (მალტია ტიპის სავანო), ვიდრე მისი მასპინძელი მცენარე. c პასივური და მასპინძელი მცენარის ბაგეების გახსნილობის ხაზის მიხედვით სხვადასხვანაირი მომარაგების პიკებში (ივლისის მზიან მუხის ლეჩოვები წყლის ნაკადის ექსპერიმენტული შემოცნება) (Glatzel, 1983)



ნახ. 4.45 წყლის ფაქტობრივი შემცველობა (RWC), ფოთლის წყლის პოტენციალი (დროის მიწოდებით) და წყლის მიწოდების ბაგეების გამტარუნარიანობა (დღიური მასობრივი) ექვივალენტური მცენარეებში 25-დღიანი ბავლის შემდეგ (Sinclair, 1983)

ბევრი ეპიტოტი (განსაკუთრებით ჰომოთოპიგიური ქიქლიანი სახეობები) იკო-
თახებს ისეთ თვისებებს, რომლებიც ხელს უწყობენ ნაღვეებისა და ჩამონადენი
წყლის მომხაზავებს: ბუდის მაგვარი ფორმა გვირგვინში; მიტოპიის ფორმის მქონე
ფოტონის ძირები *Bromeliaceae*-ს ოჯახის ნაჩამოდაგენლებში; *Araceae*-ის
ნაჩამოდაგენლებში და მიქიდებში ველამენური ფესვები; წყლის სამხაგო ქსო-
ვილები ლეიხებსა და ფოთლებში და სხვ. უმოკლე წვიმის ყველაში ჩამონადენი
დაკავებული წყლის (ე.ი. ნიდაგის ზედაპირამდე ახილნული წყლის) 50%-ზე მეტი
ჩრება ეპიტოტებზე (იხ. თავი 4.4), მაშინ როდესაც მათი ფოტონისა ან ცუის
საერთო ფოტონის მხოლოდ 7%-ია [184]. წყლის მომხაზავის მალატი უნაჩი
ამოიხებს წყლის შემცველობისა და ჰოტენცილის ვახენის ხაისსხს შეტაბოლეხად
მნიშვნელვან ქსოვილებში, მაგ., მეზოფილში (იხ. ნახ. 4.4). *Orchidaceae*-ში,
Bromeliaceae-ში და სხვა ოჯახებში, სადაც ეპიტოტური სახეობებია და რომლებიც
ნახმნიხდენის ასიმილაციის CAM ჰინცივს იყენებენ, ბაგეების მოძამონის
დლოეხი ინამიყის მეშვეობით წყლის ამოთქება დაბად დონეზე შეინახინება.
აქედან გამომდინახე, ასეთ მყენახეებს შეუძლიათ ხანგიდლივი უნადელო ჰეიოდ-
ბის დაუზინებლად გადატანა (ნახ. 4.45).

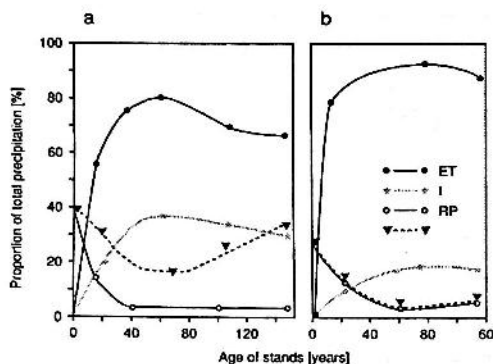
4.4 მყენახეული თანახაზობალომების წყლის ჩეიოტი

4.4.1 მყენახეული საფახის წყლის ბაღანსი

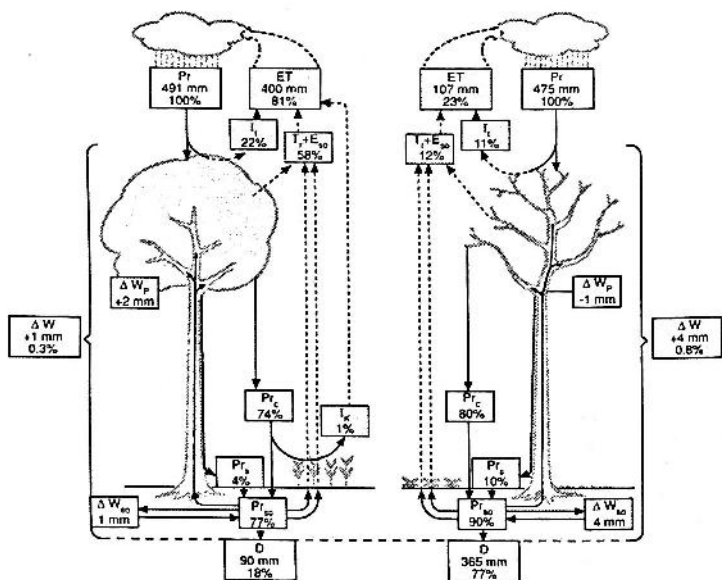
4.4.1.1 წყლის ბაღანსის ბანსოლება

მყენახეული საფახისა და ნიდაგის დაფესვიანებული ზონის წყლის ჩეიოტი შეიძ-
ლება გამოიხატოს წყლის ბაღანსის განტოლებით, რომელიც მსგავსია უკონსტანტის
ნახმნიხდენისა (2.21) და მიწხადელი ნივთიეხებების ჩეიომბის (3.2) ბაღანსის გან-
ტოლებებისა. მყენახეული საფახის წყლის ჩეიომის ყველა სიოდე გამოთვილია ფახ-
თობის ჩიოელებზე, როგოხ ნაღვეების ექვივალენტი მმ H_2O -ზე (ე.ი. დიეხი მ²-ზე).

თუ გავამახეივებთ ჰიომბებს და დავეშვებთ, რომ მყენახეული საფახი უხეინ-
ვეციოფილია წყლით მხოლოდ ნაღვეების ხახზე და აჩ ახსებობს მყენახეთა წყლით
უხეინვეციოფის სხვა წყახოები, ნიეხი თუ ათნელიის განმავლობაში შეთ-
ვისებელი წყალი (ნაღვეების საშელო ჯამი Pr) დახიხაზება ნიდაგისა და მყენახეუ-
ლი საფახის მიეხ ამოთქებაზე (ევაპოტრანსპირაციის L_E) და ნიდაგის ზედაპიროდნ
წყლის გადახეცხვაზე და ნიდაგის ლიმა ფენებში მის ჩადიხვაზე (L_{RP}); იხ. ნახ.
4.46. ხანმოკლე ყინვის ეხოს უკონსტანტის წყლის მახაგი მატელობს (+ ΔW),
ხადგან უეხი მეტი ნაღეი მოდის, ვიეხი მიოთქდება და ჩაიეცხება, ან ელებელობს
(- ΔW), ხადგან ნაღვეების ხაოდნობა ეეხ ფახავს ამოთქების ინტენსივობას.
აქედან გამომდინახე, ბაღანსის განტოლება გამოიყეება შემდეგნახიად:

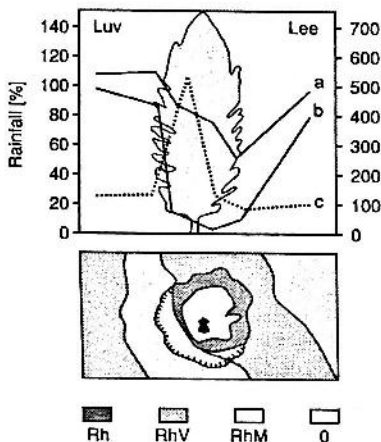


ნახ. 4.46 a ნაძვნახი ტყის წყლის ბაღანსი კაციაში და b აღმოსავლეთი ევროპის მუხნახში. ET ევავოქანსნიჰაცია; I ინტე-სეფცია; R ფოთლებზე ჩამონადენი წყალი; P ფოთლებზე შეჩვენლი წყალი (Molchanov, 1971)



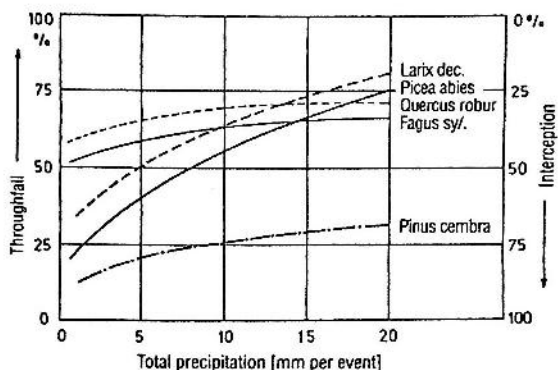
ნახ. 4.47 მუხნახი ტყის წყლის ბაღანსი მეფოთლე და მეფოთლეავე ჰეიომედეში. Pr ნაღლეის საეიომ ხაღენომბა; Pr_c ვახეებში გაჯახეული ნაღლეის ღენომბა; Pr_s ლეიომბს ჩამოყოლილი ნაღლეი; Pr_i ინფლიციაყა (ნადაგში ჩახელი წყალი); D ქენაფიხეული წყალი; ET ევავოქანსნიჰაცია; Tr ცენონის ტანსნიჰაცია; E_{so} ევავოქანსია ნადაგედან; ΔW ცენონში წყლის საეიომ შემცველობა; ΔW_p წყლის შემცველობა ფეიომბასში; ΔW_{so} წყლის შემცველობა ნადაგში. ამ ტყეში წელიწადში საშუალოდ 966 მმ ნაღლეი მოქონს; მისი 52.5% ებეუნდება აგმოსეფიხის ცენონის ევავოქანსიის, ტანსნიჰაციაისა და ნადაგის ევავოქანსიის საშუალებით; 47% გაეღენება ნადაგში და მხოლოდ 0.5% ხმახეება ბომბასის მომაყებას (Schnock, 1971). ტეომოველი წვიმანი ტყეებისათვის იხ. Brunig (1987)

სიუხობა. წინვოვან ტყეებში ინტეხცეფციუი დანაჯახები საშუალოდ 20-35% შუადგენს, ძლიერ მჭიდრო წინვოვან ტყეებში – 50%, ზომიერი სახეობის ფოთლოვან ტყეებში – 15-30%, სუბტროპიკულ ბუჩქნახეობში – 5-15%, ჰადმების ქალაში – 10-15%, ხოლო ცხოპიკულ ტყეებში – 15-70% [48, 52, 174]. ქვეყნუ აჯუვებს ნაღეუბის საშუალოდ 10% (5-20%), მჭიდრო ჟუჯა ბუჩქნახეობი – 50%, ბაღ-ახნახი უი მხოლოდ 3-5%. სასოფლო-სამეუხნეო ფახთობებზე ინტეხცეფციუი დანაჯახები 10%-ზე ნაჯღობა. ცვადებადი ამინდის ჰიხობებში ინტეხცეფციუის წილი ნაღეუბის საეხთო ხაოღნობაში იცვლება მათი ინტენსივობისა და ტიპის (წვიმა, წისლი, თოვცი), ტემპეხატეხისა და ქახის სიძლიერის მიხედვით. საზოგადო.



ნახ. 4.48 *Pinus cembra*-ს გახმეუმი ნაღეუბის განაწილება და ნაღეუბის განაწილებაზე ქვეყის გაჯღენა. a მღელი - ხანმეოღე ძლიერი წვიმის ეხმის (100% = 6 სთ-ში 35.5 მმ ნაღეუბი); b მღელი - ხანგაძლიერი ძლიერი წვიმის ეხმის (100% = 20 სთ-ში 14 მმ); c მღელი - სუბტი წვიმა წისლან ეხსოპ (100% = 1.8 მმ ნაღეუბი). ქვეყუ: Rh = *Rhododendron ferrugineum*; RhV = *Rh. ferrugineum* და *Vaccinium myrtillus*; RhM = *Rh. ferrugineum* + *V. myrtillus* + ხავსები; O = მიმველი მიწა (Aulitzky et al., 1982)

ინტეხცეფციუის წილი მით მეტია, ხაც ნაჯღებად ინტენსიუიხა ნაღეუბი და მციუა წვიმის წვეთები (ნახ. 4.49). მთელი მცენახეული საფეხის გაფლენთვის ესაქიხობა წყლის გაჩევეული ხაოღნობა. მხოლოდ მას შემდეგ, ხაც ეს მოხდება, წყალი ინყებს ფოთლებიდან, ტოკებიდან და ლეხობიდან ჩამოწვეთებას. გაფლენთვის ტუჯღობა, ხოგოხც გაჯახების ზღუხელი მაჩვენებელი, წინვოვან ტყეებში იხეუი მეტია, ვიღე ფოთლოვანში (მუფოთილი: 1-2 მმ-მდე; მუფოთიჯი: 0.5 მმ-მდე). საწამ ნაღეუბი წიდაჯის ზედაპირის მიღწევენ, ჰაიღეუბი და მახცვლოვანი მღელოები აჯუვებენ 1-2 მმ წყალს, ხოლო ხავსები ტოიფიანებში – 15 მმ-მდე.



ნახ. 4.49 ცყის საფაჩი და ნალექები. *Pinus cembra*-ს აქვს ძლიერი შეყვანილი ვახვი, ამიტომ მისგან შექმნილი ცყის საფაჩიც შეყვანილია და თვით ძლიერი წვიმის ცხობაც ყო წინადავის ზედპიხამდე მცირე ხაზდნობით ნალექს ატახებს (Ovington, 1954; Aulitzky, 1968)

4.4.1.3 ევანოსტანსპიხასანი მცენახეული საფაჩიდან

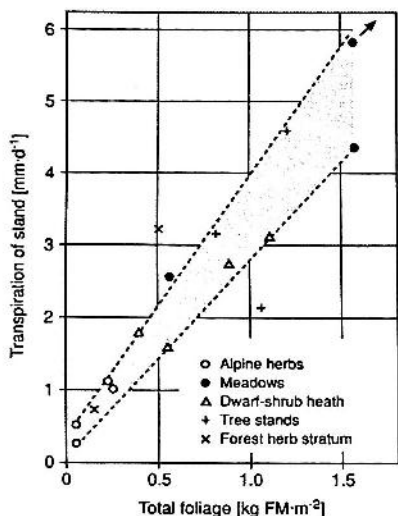
მცენახეული საფაჩის მიუი წყლის ხაჩვჯა ბომბასის მატების პიომიციულია (ნახ. 4.50). თემცა, ცაღეული ფოთლების ტიანსპიხაციის ინტენსივობა მცენახეული მასის სიმჭიდროვის მატებასთან ერთად ეღბეღობს, ვინაიდან მას ზღუდავს მიუიცილიმატი (განსაყეთიებით შონს ხაღნაციის პიხაპიხი მოქმედების შემსცილება, ტენიანობის ზედა, ქაჩის შემსცილება). ტიანსპიხაციის სატქძნობი დაქვეითება შეინიშნება ძლიერი მჭიდრო მცენახეული საფაჩიში (ნახ. 4.51).

ტიანსპიხაციის ინტენსივობის შემსცილება, განპიხობებული მცენახეული საფაჩის თავისებულებებით, გამოიხატება აქიონინამიუი მიმოცვლის წინააღმდეგობის (R_{ae}) საშაღებით. მცენახეული საფაჩის წინააღმდეგობას (R_c) შაღდენს ტიანსპიხაციის ყველა შემადგენელი წინააღმდეგობა, ექიძოდ R_{ae} და ფოთლის დიფუზიური წინააღმდეგობების (R_f) ჯამი [156]:

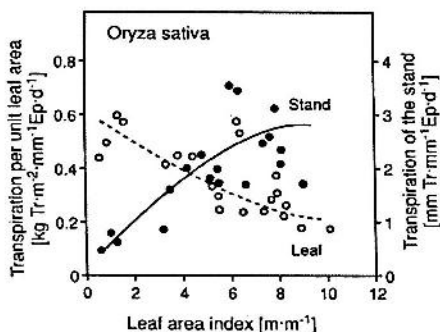
$$R_c = R_f + R_{ae} \quad (\text{სმ წმ}^{-1}) \quad (4.16)$$

მცენახეული საფაჩის (ყენწონს) წინააღმდეგობის განტოლება 4.10 ფიხშელის შგაგსია, სადაც ΔC -ს ნაცვლად მოყვებულია წყლის აოთქლების ტაღენტი მცენახესა და ტაჩემომცველი პაჩის მასებს შიხის. ყველა პაჩამეტი მოყვებულია წინადავის ფაჩობის ერთეულზე. მონაცემები სხვადასხვა ყენწონსათვის მოყვანილია ნახ. 4.52.

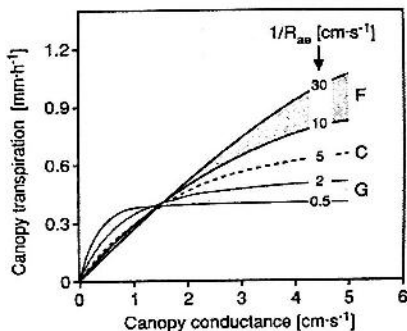
იგივე ეწონწომიუიებები მოქმედებს ვაჩვის და შესაბამისად, ცაღეული ხის შემთხვევაშიც. შეუზღუდავი, ბაგეების მოქმედებაზე დამოყიდებული, ჯამუი ტიანსპიხაცა ეოხეაღნაში ფოთლების ჯამუი ზედპიხთან ან მასასთან (ცხ. 4.7). მასზე ტავენას ახდენს ვაჩვის ცაღეული ნაწილების ერთიუიგადაფაჩვა და ფოთლის სპეციფიუი ტამატაჩანობა.



ნახ. 4.50 მწვანე მასა (მონისზედა ახამუქინიანი მასის ნეკრი წონა) და წყლის საშუალო დღიური მოხმარება (Pisek & Cartellieri, 1941; Polster, 1967)



ნახ. 4.51 მონის ჰრანჯაციის ვახრობითი ტრანსპირაციის (Tr/E_p) დამოკიდებულება მუცოლივის სიხშირეზე (LAI) და იწვივებელი მუცოლის ფოთლის ტრანსპირაციაზე ცენოზის სტრუქტურის გავლენა. ○ იწვივებელი ფოთლი; ● ცენოზი (Sugimoto, 1973)



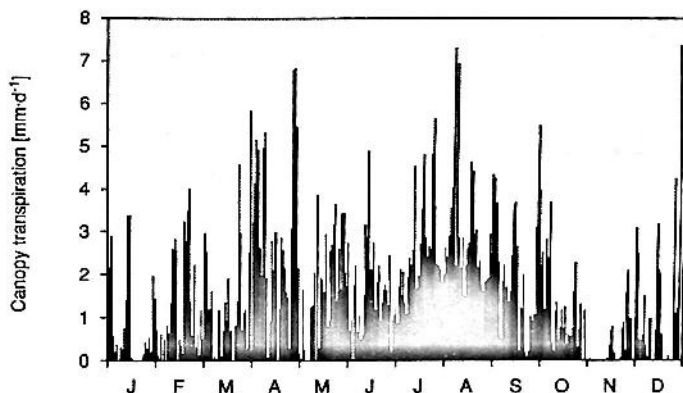
ნახ. 4.52 წყლის მოთხოვნის გააჩივრება ($1/R_c$) ცენოზის ტრანსპირაციის დამოკიდებულების ამსახველი ზოგადი მოდელი სხვადასხვა პირობებში ($1/R_{ae}$). F ფოთლოვანი ფენა; C მდელო; G დაბარბადახიანი მდელო (Jarvis, 1981). მონაცემები ნინოვანი კყისა და მახვილოვანი მდელოების იხ. Kellinher et al. (1993)

ვეგეტაციის მანძილზე (ან წლის განმავლობაში) მცენახული საფარის ტრანსპირაციის გამოსათვლელად საჭიროა ამოთქმების გლობალური ცვლადობისა და წყლის მარაგის ცოდნა. ამისთვის ახსებობს ძლიერ დეტალიზებული სიმულაციური მოდელები, სადაც გათვალისწინებულია ყველა ძირითადი ჰიქროლოგიური სიდიდე და ფოთლის ფართობი ინტეგრირებული. შეზღუდული სიზუსტე განვითარების მქონე ჰომოგენური ცენოზებისათვის ევაპოტრანსპირაციის დღიური ან წლიური მიმდინარეობა გამოითვლება რეგულაციული ბალანსის მონაცემებით ან რეზიუმეული გაზომვების დაჯამებით. ამის მაგალითად, ნახ. 4.53 მოყვანილია რეზიუმის ბალანსის ტრანსპირაციის დღიური დინამიკა. ეს მცენახული თანასაზომბალოება ახის წყლით საემბრირაციო უზრუნველყოფილი. ტრანსპირაციის უამრავი მონაცემები შეესაბამება ამოთქმების დღიური ცვლადობის პირობებს, ხომცხად წყლის ნაჯებობის გლობალური ცვლადობის ინტეგრირება, ტრანსპირაციის შეწყობა კიდევ უფრო დეტალიზებულია. ამ გლობალური საფარული დღიური ტრანსპირაციისათვის ესთად წყლით ცვლადობის მონაცემების პირობებში წყლის ბუნების მინიმალური მარჯვენაებების დაანგარიშება. მზადი რეგულაციული მონაცემები მცენახუთათვის დღიური მნიშვნელობა აქვს წყლის საფარის დღიური მარჯვენაების დადგენას.

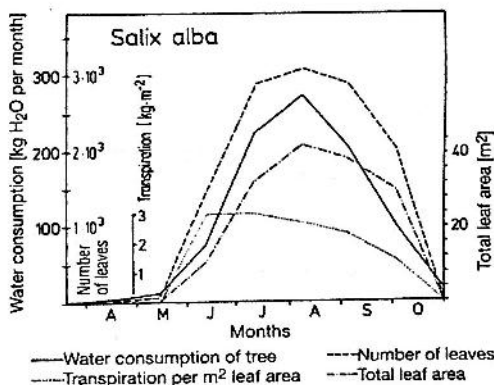
ყველაში ტრანსპირაციის დღიური მიმდინარეობა დამოკიდებულია ფოთლების მასის განვითარებაზე, ფოთლების დეტალიზაციაზე და ასევე, აჯივრე ფესვებისა და ყლორების ზღის პირობებზე. ფოთლოვანი ყველაში აჯივრე განაჯებულზე, შეფოთლის დანყებასთან ესთად, ვაჯის ამოთქმება მატეობს, ხოლო ფოთლების ზღის ძირითადი პირობის ბოლოსთვის აღწევს მატეობს (ნახ. 4.54). იგივე ითქმის ზომიერი საჯყლის მარჯვენაზე ყველაზე, ხომცხად ნოჩი წინვებს მარჯვენაებზე უფრო ინტენსიური ტრანსპირაცია აქვთ. მემოდგომაზე და ზამთარში ტრანსპირაცია მინიმალური ექვება. ეს, ძირითად, გამომწვეულია აჯმოსფეროს ამოთქმების დაბალი რეჟიმი; ამას ისიც ემაჯება, ხომ ზამთარის სველების და განსაჯეოთებით კი ყრვის პირობებში ბაჯები ახ ახიან ხანჯიძივად და სხვად გალებულია.

ცხელი 4.7 ბერძენი პირობები სებასტია ზომის ხე მუწახელ ქანსპიხეთ
 (a - Kline et al. 1970; Jordan & Kline, 1977; Ogino et al., 1986; b - Jimenez, Morales, Kucera, Cernak, გამოქვეყნებული მონაცემები; c - Doley & Grive, 1966;
 d - Ladefoged, 1963; Braun, 1977; Kunstle & Milscherlich, 1977; Cernak et al., 1984)

ხეები	წიმიანი ხეობი	ლუმის ტიპები (ფ)	ფოტოსინთეზის მაჩვენებელი (ფ)	ფოტოსინთეზის მაჩვენებელი (ფ)	ფოტოსინთეზის მაჩვენებელი (ფ)	ქანსპიხეთ	
						მკვლევარების (ფ H ₂ O სმ ⁻¹)	კვლევარების (ფ H ₂ O სმ ⁻¹)
ქობულეთი წიმიანი მდეა ხედა იახები	~ 20	0.5			20 - 100	400 - 1000	
		0.1 - 0.2			10 - 12		
ქედა იახები	~ 5 - 10	0.002			0.5	2 - 3	
თბილისი წიმიანი სახეობის მახარბეჭე მუწახეობის ხეები	15	0.16		40	5.5	6 - 7	0.16
	20-23	0.06 - 0.09				50-80	0.06 - 0.09
						50 - 100 (200)	
წიმიანი სახეობის ფოთლოვანი ხეები d	~ 12			60 - 70	4.5 - 5.5	130 - 140	> 5000
	~ 12			30 - 55	2.5 - 3.5	30 - 70	< 4000
	~ 3			3 - 5		3 - 4 (ფ)	130 - 350
	~ 10	0.4		190	13	463	
	~ 15				4 - 10	30	2500 - 3000



ნახ. 4.53 ლიწმის ტანსპირაციის დღიური და თვიური ვაშები ცენტრალურ ევროპაში სავაჭეკაციო პეიზაჟის განმავლობაში. დღიური ცვალებადობანი დამოუკიდებელია ტოპოგრაფიის ამინდზე (Kieindl, 1953)



ნახ. 4.54 3 მ სიმაღლის კიბრის წყლის მოხმარება გადანაგვირბული: ერთი ფოთლის ფართობი ერთეულზე, ყველა ფოთლის ფართობი და ყველა ფოთლის საფარიანი ტანსპირაციის ინტენსივობა ყველაზე მაღალია ზაფხულის შუა პერიოდში, ხოლო ფოთლის მასა აღწევს მაქსიმუმს; ერთი ფოთლის ფართობი ერთეულზე გადანაგვირბული ტანსპირაცია ყველაზე მაღალია ზაფხულის დასაწყისში, ხოლო ფოთლები იშლება (Braun, 1974). მსგავსი მონაცემები წინმოვანი *Picea abies*-ისათვის იხ. Cienciala et al. (1992)

ცხელი 4.8 სხვადასხვა ტიპის მცენახეულობის უაბუი წლიუი და დლიუი კხანსპიხაცო (მხავალი ავკიხის მინევიტი)

მცენახეულობის ტიპი	კხანსპიხაცო	
	წლიწადში (მმ)	დლიში (მმ)
მუქნიანი მცენახეუბი		
კიპიკიული ხუბის ნახგავები	2000 - 3000	
კიპიკიული წვიმინი კუეები	1500 - 2000	
ზომიუი სახკულის ფოთლოვანი კუეები	500 - 800	4 - 5
მხადმწვანე წინვოვანი კუეები	300 - 600	2.5 - 4.8
სკუიფოთლიუი მცენახეულობა	400 - 500	
გაკუეუბელი სკუეები	200 - 400	
<i>Ericaceae</i> -სგან მუბდგახი გალახიბუბელი ბუქწახეუბი	100 - 200	2 - 5
მხკვლოვანი და ნახიბალახოვანი მცენახეულობა		
ილიანები და დიხმინანები	1300 - 1600	
მალაბალახულობა	800 - 1500	
წოკიო მდელიუბი	1100	4 - 5
მხკვლოვანი მდელიუბი	400 - 500	2.5 - 4.8
პიუიუბი და ხავანები		
სათიბი მდელიუბი და სამოჭიბი	300 - 400	
სკუეები	~ 200	2 - 5
ლო პაბიკუების მცენახეულობა		
პალიფიუი თანასახოვანოვები		2 - 5
მთის ნამბუბის მცენახეულობა	10 - 20	0.3 - 0.4
ლიქნიანი კუნეს	80 - 100	0.01 - 0.4
ახიდელი უდაბნოუბი		

სხვადასხვა კლიმატუი ზონაში მცენახეული საფიხის მიუი წყლის ხახვიის ტიპიუი მონაცუემიბი მოყვანილია ცხი. 4.8. უიოსა და იმავე კლიმატუი ზონაში კუეებს, მასშტაბიუი განვითახიბის გამო, უფიო მალალი კხანსპიხაცო ახასიათებო, ვიდეუ მდელიუბი, ხოლო ამ უკანასკნელებს ეს მარკუენბელი უფიო დილი აქვო, ვიდეუ განივითებულ ბუქწახეუბს. წყლის ხახვიის მინევიტი პიხვედ დედილზე ახიან ისუიო დიკოკუენოზები, იმმელთათვისაც ხელიმისწვედმოა გიუნკის წყლები; ზომუი ისინი მუტ წყალს გასკემენ, ვიდეუ ნაღუებს მოაქვო (იხ. ცხი. 4.9). მმხად იუგოწმებში, წყლის დეფიციტის მატებასთან უიოად, მცენახეული საფიხი მუქნიუბება. წიადგის ზედაპიხის ზევიოი დისკანცოა მცენახეუბს მოიხის იხილება, თუბცა წიადგში ფესვო სისკემამ დიუი ვითახდება. ამიოგად, ხეებს მოიხის მანდილს განსაზღვრავს ახა ვახვიის უიოიუთგადფახვა, ახამდე ცადედეუ ხეოა ფესვო სისკემის გავიკუებლის იადიუსი. გვადვიან იუგოწმებში წლიუი მონაცუემიბის გომოთვდას ახიი ახ აქვს. აქ მუიძლება დავადგინოთ წვიმის პიუიოდიოსთვის დამახასიათებელი საშუალო მონაცუემი და გვადვიოს დიოს ახსებელი მინიმალიუი სიდიდე.

მცენახეული საფიხი წყლის ხახვიის საშუალო და მინიმალიუი მონაცუემიბის გომოთვდა ფიიად სასახებოლთა მუკუეუობაში და დანმეფუი დეაგემახიბაში (დანმეფუი ახიკუეუიუბაში), იმდესაც ამ მონაცუემებს განვიხილავო იუგოწმში ნაღუების იუიომთან კავშირში. ასუ, მბადიოთად, გამოთვლები გვიჩვენებს, იმმ კუის მუქნიუ საფიხის ყოველიუიად უსაქიოება მინიბში 110 მმ ნაღუი (10-12 მმ ყოველთვიუად ვუგუბაციოს პიუიოდიოს განმავლობაში). წყლის იუიომის განკოლება (4.15) გვიჩვენებს, თუ სად იქნება ახიუგატბელიუი კუის გამენება; და პიუიოთ,

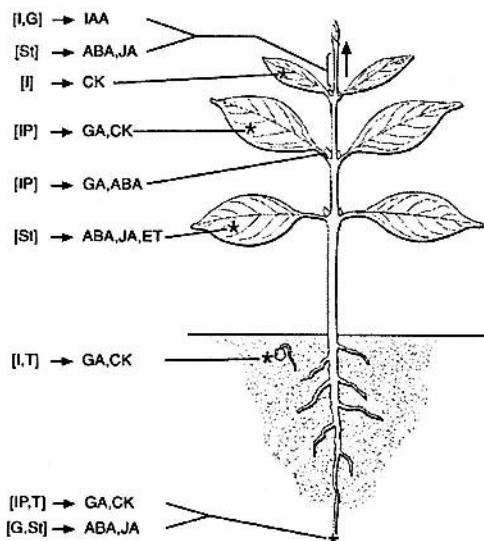
5 ბაიროს ბეკენა მცენახის ზედ- ბანკოტარება

მთელი სიცოცხლის განმავლობაში ზედის უნაჩი მცენახის უმნიშვნელოვანესი თვისებაა. მცენახს გააჩნია ზედის ზონები ყლოცებსა და ფესვების ნუჯიოებში (აპოკალიფი მუხისკემა), ხომლებიოც უხუწველყოფენ ახალი ფოთლებისა და ყვავილების ზედსა და ფესვთა სისკემის მუდმიოც გახუცებლას ნიადაგში. მუოხადი მუხისკემები განაპოხოებენ გამტახი სისკემის პუიოდედ განვითარებას და ქუქის გასქებლას. იმისდა მოუხედავად, ხომ მცენახის ყველა ნაწილს ახ მუეძლია ზედა და იგი ახ ხედა ეხოის ყოველ მონაკვეთში, ზედის უნაჩი მცენახს მთელი სიცოცხლის განმავლობაში უნაჩუნებდა. ყლოცის დაზიანების მუდმიოცვეამიოც ყი მცენახს, ახარველებიოც იუგენუეხაციული თვისებების გამო, მუეძლია ზედის პოცესი ნამოიწყის მოხვენების ყვიოცებიდან, მუხისკემის დაჩენილი უბნებიდან და ჩამოყალიბებული უხეების უკლიფუენციაციის მუშეოებით.

განვითარება ახის მცენახისა და მისი ნაწილების სკუქუქისა და ფუნქციის ცვლილება, ხომლებიოც მიმდინახეობს ცალკეული მცენახის სიცოცხლის განმავლობაში (მნგოგენუი) და თაობების მონაცვლოების პოცესში (ფოლოგენუი). მცენახის განვითარების სხვადასხვა ასპექტს ნაჩმოადგენს უხეების გამზარება (დაყოფით ზედა), მოცულობის მომატება და მოგარებისა თუ ქოვილების ეიფუენციაცია. ზედის პოცესი ახის ცოცხალი ნაწილების მუდმიოც სუბტანციუი და სიუციული მატება. ამ მუეუცვადი პოცესის მუშეოებით, გახუვედ ეხოში ნაჩმოქნება მასიუი ფოქმები (გიგანტუი ხეები, ზღვის ნყარმცენახები), ხაც განაპოხოებს ბიოსფუიოში ფოქმასის უხაჩმასახი მახაგის მუქმნას.

განვითარების ფიზიოლოგია მ ენდოგენუი და ინდუციოებული ზედისა და ჩამოყალიბების პოცესების უაუხადი მუქანიზმების გამოვლენის თვალსახისით მოღწია მნიშვნელოვან ნაჩმატებებს, ხომლებიოც პოხოებლის უკოფიზიოლოგუი ასპექტებისათვის ფიოად მნიშვნელოვანია. თუმცა ბუნებოც პოხოებში განვითარების პოცესების ფაქტობიოც მიმდინახეობის მუსახებ ცოცა ხამ ახის ცნობილი. მცენახუე ეიფუიოუად მოქმედი შიდა და გახე ფაქტოების ეიფობიობა და მცენახის მხავადფუიოვანი უაქცია მათუე ახთულებს საეუთო ნაჩმოდგენის მუქმატებას. დაბოხაციოხაში მოქმედაე ფიზიოლოგისგან განსხვავებით, ხომლებსაც მუეძლია დაგებმის ამა თუ იმ ფაქტოის ცვლილება, უკოფიზიოლოგო იულებლია ფიფიოად მიუდგეს მცენახის საეუთო ქვევის ანალიზს მოვლენათა მუდმიოც ცვლებადობის პოხოებში. იმეუნად, ხამეუნადაც განვითარების ფიზიოლოგის უკვევის მუთოლები ძალიან ხოულია, ბუნებაში ამ პოხოებლის საფუძვლიანი უაუხადი ეკვევა ეიფ სიოთულებს აწყება. აქამეუ ახებუემა გამოყვლეებმა ვუი გადახეხეს ფენოლოგუი ანალიზის სკადიის ზოცაი. პოხოებლის უკვეპოიების ამ ეონუეუ საეამოდე ეიფ გამოყლიება დაეხოვდა ეკუქუიული მცენახების მუსნავლის დახგსა და მუყყეოებაში, ხადგან მათ განსაუეთიებული მნიშვნელობა აქუთ ადამიანის სამუეხეო საქმინაობაში. ვეუი მცენახუებში ეკვევა ჩაცახებულია განსაუეთებით აღმოყენების, სიუციული ზედისა და ჩამოყალიბების მიმახიულებით. მისი ხედიაციის, ტემპუიუქის, გეპოცაციისა და ქიოიუი გეად-

ენკების გავლენა მცენარის განვითარებაზე ფაქტორად ახის განხილული მცენარეთა ზოგადი ფიზიოლოგიის სახნაველო ნივთებში. შემდგომ თავებში განხილულია მხოლოდ ზოგიერთი ჰორმონის, ხომელთა ეკოფიზიოლოგიის ასპექტს ნაწილები ყუხაღება ჰქონდა დათმობილი.



ნახ. 5.1 გახეში ფაქტორები ხოლოც ფიზიოლოგიის განვითარების საშუალება. I შხის ხაღიყონის ხანგაღიჯობა, მიმართულება, ხახისხი და ინკენსიუხობა; IP ფოტოპეიოლი (მოყლე დღე/გაღიჯილი დლე); T ტემპეიატეხა; G გიავეიკაცია; Si სეხესი (სიყოვე, სიყხე, გაშოშიხობა, ზედმეტი ნყალი); ფიკოპეიოლი: IAA აუქსინი; CK ციკოთინინი; GA ჰიბეილინი; ABA აბსციზინის მეთავა; JA ვასინინის მეთავა; ET ეთილენი; ვახსეღავით ნაჩვენებია სინთეზის აგიტილები (Matthysse & Scott, 1984; Parthier, 1991 მონაცემების მოღვიყილები ვახიანტი)

5.1 ზეხისა და განვითარების ხეჯეღასი

5.1.1 ფიკოპეიოლიის მნიშვნელობა

მცენარის ზეხისა და განვითარების ხეჯეღიჯება ხოციყლეღება შიღა და გახე ფაქტორების მეშვეობით. ენდოგენი ფაქტორები გავლენას ახეღენენ მოღეყეღე

და უჯიჯედ დონეზე (გუნების გავლენა ნივთიერებათა ცვლის პროცესებზე ტრანსპორტირება და ტრანსდაცობის მექანიზმით) და კომპლექსური – მთელი ორგანიზმის ფუნქციონირებაში (ფუნქციონირების მექანიზმით). ფუნქციონირების უკომპლექსური მნიშვნელობა იმპაქტია, რომ ისინი ასევე გუნებენ "უჯიჯეების" ხორცს. გახეობა პრობლემების აღქმის შემდეგ ხდება ერთი ან მრავალი ფუნქციონირების სინთეზის ან კონსერვაციის ცვლილების მექანიზმით მცენარის ყველა ნაწილის ინფორმირება გახეობის მდგომარეობის შესახებ. ფუნქციონირების აქტივობებიდან მცენარის განვითარების ფაზის, გახეობა ფუნქციონირების მოქმედების ადგილის, გროსის და ინტენსივობის შესაბამისად (ნახ. 5.1). ნივთიერების და დანიშნულების ორგანიზმის მიხედვით ისინი იწვევენ სინთეტიკურად ან ანტიგონისტურად აქტივობებს. ფუნქციონირების, გახეობა ფუნქციონირებთან ერთად, უბიძგებენ მცენარეს ზიანსა და განვითარებისაგან, იწვევენ მცენარის ადგილის მოქმედების სინთეზისაგან გახეობა პრობლემებთან, აქტივობები ზიანს ინტენსივობას და მიმართულებას, ნივთიერებათა ცვლის პროცესს, მათ ტრანსპორტს, მომარაგებას და მობილიზაციას.

5.1.2 ბ ა ხ ე ბ მ ფ ა ნ კ ლ ა მ ბ ის ბ ა ვ ც ე ბ ა

ოსეთი გახეობა ფუნქციონირების, ხორცილი ახის შიხის ხაფიაცია (ინტენსივობა, სპეციფიკური შემადგენლობა, მოქმედების ხანგრძლივობა), ტემპერატურა, გრავიტაცია, ქაჩი, წყლის რჩება, თოვლის საფარის დანობა, ნივთიერების წყლის პროტეინი და მრავალი ქიმიური ფუნქციონირების სხვადასხვაგვარად მოქმედებენ მცენარის ზიანსა და განვითარებაზე: *ინტენსივობა* – განვითარების პროცესის დანების ან დამთავრების მექანიზმით, ე.ი. გროსი მახეობიერებად; *ხორცილი* – ზიანს პროცესის სინთეზიერებაზე მოქმედებით; *მომარაგებად* – სხეულის ზიანსა (მომარაგებზე) და მიმართულებებზე (ტრანსპორტი) გავლენით. გავლენის ეს სხვადასხვა ფორმა ერთმანეთში ისეა გადხილული, რომ საბოლოო შედეგი მრავალი მათგანის ერთობლივი მოქმედებითაა გამოწვეული.

5.1.2.1 ს ი ნ ა თ ი რ ს ბ ა ვ ც ე ბ ა ბ ა ნ ე ვ ი თ ა რ მ ბ ის პ რ ო ც ე ს ე ბ ა

მცენარის განვითარების პროცესში შიხის ხაფიაცია სხვადასხვა ხორცს ასევე ებ. ეს ახის: ბიოსინთეზის ფორმირება (მაგ., ქიმიკატის სინთეზი პროტეინიერიდან, ენობებისა და ანტიკორპორების სინთეზი); ზიანს მიმართულების ხეობიერება (ფორმირების); მომარაგების პროცესის ჩართვა (ფორმირება) და სასიცოცხლო პროცესში განვითარების მომდევნო სტადიის დანების მამოძრავებელი ძალა (ფორმირება). შიხის ხაფიაცია გავლენას ახდენს სხეულებზე დონეზე დიფერენციებისა და ფორმირების პროცესებზე (მაგ., ქიმიკატის დიფერენციება), უჯიჯედ და ორგანიზმულ დონეებზე ასევე პროცესებზე (ფორმირება, ნახ. 1.34 და ცხ. 2.9) და ენობიერი იტების მახეობიერებებთან ერთად გვევლინება ხორცილი მცენარის დე-ლაბიერი და სხეობა

ნეიი ხიგმის მახთვის საშალება (ფოტოჰეიოლოზმი).

ფოტოკომბინეტიკულად აქტიუია შხის ხადიაციის ცსფე-უტეხიონსფეიი და ნოთედ-ახლო ინფეხანიოთეი სპეტიის მონაჟეოთეი (ცხ. 5.1). ფოტოჰეეჟეჟეი-ბის ხოლს ასეილებენ ჰიგმენეეი – ფიკოჰომი და ეიიჟეოჰომი. ფიკოჰომეი ნეხმოდგენენ ფოტოკომბინეტიკულად ჰომოჰომეინებს, ხომლებიც ჰომოფოიეი ჯგუფის სახით შეიცაენ ფიკომბილბთან ახლოს მუფდ ლოჯაჟეიან ტეჟეპიოლს. ისინი მოიცაენ ეთიეიოგეჟეჟენად რი ფოიმას: ნოთეი სპეტიის მმთანოქმეი ფოიმა Phy_r ანუ Phy660, ხომელიც 620-680 ნმ-ის ფეჟელებში აბსოიციის მეშეეობით გედიოთეეა ბოიქიოეიად აქტიუი ნოთეი სპეტიის მმთანოქმეი Phy_f ანუ Phy730 ფოიმა; მეი ნოთეი სპეტიეში (700-800 ნმ) ახასტბილუი Phy730 გეჟეიქმენეა Phy660 ფოიმა. იმის მიხეეოთ, თე ხომე-იოა ლოა და მეი ნოთეი სინათლის ნიცი შხის ხადიაციეში, ფიკოჰომეის ფოი-მეის შემადგენილბა განსხეეეებელია. ეიიჟეოჰომი შთანოქეეს ცსფეი ს-ნათელს და ქიმიუი სეჟეეეიოთ ეახლოეეეა ფეეომებს – იგი აქტიუია სოჟის ჰიეეებში და ხაეეების ჰიეომემაში.

ფოტოჰეეჟეჟეიები ჩეესოიოა ჰეიფეიოეი ჰიეომეეებში (ბომეებე-ნეი). ლეი-ფოთიანი მეენეეების სინათლის ხეეეჟეიებს, ეჟიეეეს ყო-ლისა, ნეხმოდგენს ფოთლები, აეიეოეე ლეიოები, ეეეილის ნანილები, ნეყოფის გეხის და თეებეი. ხეეეჟეიი მოლეეეების რიეეეიეეეეად განანილების მე-ეეეობით მეენეეე ალოქეამს სინათლის დეეემის ეეოხეს და, აეეან გამომენეეე, აქეს ფოტომოლეეაციის, ე.ი. სინათლის ეეიის ცვილებეზე შეეეეეეი ხეეეეების ენეი. მმეეეა ბეიეეეეეე ფოთლის ეენის ეეეებში ტეეეის ცვილების საშალებით. ფოტოჰომეი მოეეეა ეეეეეეეეეე დაეეეეი სინათლისადმი ფოთლის რეეეეეეი ექსპოზიციას – მიილნეეა ეომეეეის სინათლის მუქიმილე-ეეე გამოეენეესა და მალეი ხედიციისეეეან გეეეეეეებე შოის. ფოთლებს ახ-სიეოთეი აეიეოეე ჰეიოეეეეეეეე მოეეეა. აეეეეეეე მიის მეშეეობით

ცხიცი 5.1 შხის ხედიაციის გეეენა მეენეეეეეე გეეეეეეების ჰიეეეეეეეე (Salisbury, 1985; Kronenberg & Kendrick, 1986 მიხეეოთ)

a I = ინეეეეე; Q = ხომენობა; F = ზეეა

b B = ცსფეიი სინათლე; R/FR = ლოა და მეი ნოთეი სინათლის თანეეეეეე

c P = ფოტოჰეიოლოზმი; C = ციეეეეი ანუ ბოლოეეეიი ხიგმი

d ინეეეეეეი ხედიაციის მილბეესა და ხეეეეეეე შოის

ჰიეეეეეე	ჰეიოქმეე-ბის ხაეე	სპეტიეი მემადგენილბა	ჰეიოლოგის ტიპი c	ხეეეეეეეე და-ეეეეეეე
თეების გეეეეეე და აღმოეენეა	I	R / FR, B	P	სო - ელე
ლეიის სეეეეეეი ზეეა	Q, F	R / FR	P	სო
ლეიის სეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეე	Q, F	B		სო
ფოთლის სეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეე	Q	R / FR	C	სო - ეეეის
ეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეე	I	R / FR	C	
გეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეეე	I	R / FR	P	
დაეეეეეეეეეე	I	R / FR		სო
ენიეების სინათლე	I	R / FR		სო
ენიეების გეეეეეეეეეე	I	R / FR		სი
მეეეეეეის ჰიეეეეეეეეეე	I	R / FR		

ბისა, ხომლებიც ხელს უწყობენ ახალგაზრდა მცენახის დამყვინებასა და შემდგომ განვითარებას. ფაქტორ გავსელებების მქონე მცენახებში და იმ სახეობებში, ხომლებიც იწხებიან დიდი ტემპერატურული ცვლებადობის პირობებში, აღმოცენების ტემპერატურული ინტენსივობა საყმაოდ ფაქტორა (ცხ. 5.3). თუ მინიმალური ტემპერატურული ზღვაი გადაიღება, აღმოცენების უნაი ტემპერატურის მაკუბასთან ერთად უსპონენციალური იწხება. აღმოცენების სიჩქარე ხშირად მიუთითებს კლიმატური პირობებთან მჭიდრო ვაშიჩუ – ამის უყოლოგიური ინტენსივობა შესაძლებელია. ზაფხულში გამლევებები (ძიხიდადა, ჩილიოგოთის ნაჩომობის სახეობები), ზამთარში გამლევებების (იბილი ზამთის მქონე ხეგონებთან) საპიხისპიხოდ,

ცხილი 5.3 მცენახის თვლებისა და სპიხების გლოვების მინიმალური, მაკიმალური და მაქსიმალური ტემპერატურები ($^{\circ}\text{C}$). ეს მონაცემები ხეჩუხენადაელია, მაგამ მთავარი გახეგანი (განათება, ნიდაგის ტენიანობა, ტემპერატურა) და შინაგანი (მომნიფების სეგია, ასაი, გლოვებისთვის თვლის შადაყოფა) ფაქტორის გამო შესაძლებელია შეიცვალოს. (მთავარი ავტორის მიხედვით)

მცენახი	მინიმუმი	მაკიმუმი	მაქსიმუმი
სოკოს სპიხები			
მცენახის პათოგენები	0-5	15-30	30-40
ნიდაგის სოკოების უმთავრესობა	~5	~25	"35
თუხილოტიური ნიდაგის სოკოები	"25	45-55	"60
მახვლოვები			
მეღოს მახვლოვები	3-4	~20	~30
ზომიური სახეობის ხომბილეი	(0)2-5	20-25(30)	30-37
ბიხი	10-12	30-37	(35) 40-42
ტიპიებისა და სუბტიპიების C ₄ -მცენახები	(8)10-20	32-40	(40) 45-50
მიღებნიანი ნახიბადაები			
ტენიანა და მალაღობის მცენახები	(3) 5-10	~20	
მეღოს ნახიბადაები	(1) 2-5	15-20	35-45
ზომიური სახეობის კლივიტიური მცენახები	1-3 (6)	15-25(30)	30-40
ტიპიებისა და სუბტიპიებში კლივიტიური მცენახები	10-20	30-40	45-50
უდაბნოს მცენახები			
ზაფხულში-გლოვებადი	10	20-30(35)	
ზამთარში-გლოვებადი	0	10-20	~30
კაკულები	10-20	20-30	30-40
ზომიური სახეობის ხე მცენახები			
ნივოვები	4-10	15-25	35-40
ფაქტორული მცენახები	<10	20-30	

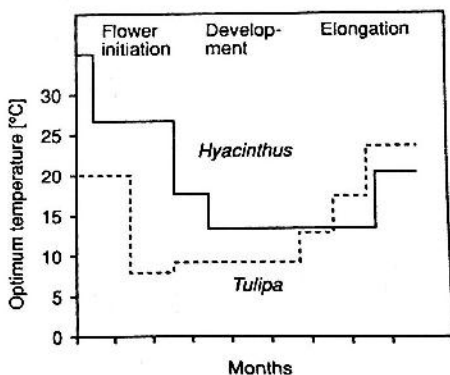
დაბალი ტემპერატურის პირობებში აღმოცენებას იწყებენ ძივი ნეა, მხოლოდ მაშინ, როცა ტემპერატურა 10°C აღემატება (ნახ. 5.2). აღმოცენებისათვის ხელსაყერი გიონის აჩივის უნაი ხელს უწყობს მცენახებს უფრო ნახიბებით გავსელებენ ამა თუ იმ პირობებში. ამასთან ერთად, ხორცი ჩამეტი თუხილოტიური კლივიტიური მცენახები აი აძლევენ საშუალებას თვლის გლოვებს ახახელსაყერ პირობებში. Rosaceae-ს, Primulaceae-ს, Iridaceae-ს მთავარი სახეობა და ზოგიერთი ხე მცენახის (ახი, აღის ხე, ცაცვი, იფანი, ნაძვი, ფიჭვი, ტუი) თვლები ლივებთან უფრო ადვილად, თუ ისინი მოსვენების პირობებში დიდი ხნის გან-

ჩისტემისა და ყვავილოვანი ჰიბომორფების ჩასახვა ჩეხდება მხოლოდ განსაკუთრებით ცივ პერიოდებში.

ყვავილების ჩამოყალიბების ინდექსიება ხდება მხოლოდ გაჩევეულ ტემპერატურაზე ინტეგრირებით, მაგნიამ ამ პერიოდებზე გავლენას ახდენენ სხვა ტემპერატურული პირობებიც. ზამთრის მახვილოვნებას, მიხედვით ხომბურტ მცენახუებს და ატყუვე, ზოგიერთი ხე მცენახის ყლორტებს (მაგ., აკამი) ნოტიმალური ყვავილობისათვის სჭიხდებათ წელიწადის ცივი პერიოდი. ისინი ყვავილობისათვის მზად ახიან მხოლოდ მაშინ, როცა მათი აპოკალიტი მუხისტემა ხამდენიმე კვირის განმავლობაში იმყოფება -3°C -დან $+13^{\circ}\text{C}$ -მდე (საშუალოდ, $3-5^{\circ}\text{C}$) ტემპერატურის პირობებში [86; 165]. ამ პერიოდს ეწოდება ვეხნალიზაცია (სიცივის მოთხოვნისება). თუ ტროის ცივი პერიოდი ძლიერ მოყდება, ან იგი დაიხლევევა 15°C -ზე მაღალი ტემპერატურით, ეს ეფექტი აღას მოქმედებს. წინა აზიის გეოგრაფიისა და მათი სელექციური უიშების (მაგ., ბალის ტილა, სუმბული) ბოლქვებში ფოთლისა და ყვავილების ჰიბომორფების ჩასახვა ხდება 20°C -ზე ზევით, ხოლო ყვავილოვანი ვეგეტაციური ენეხის საბოლოო ჩამოყალიბებას სჭიხდება წინადაგის უფრო დაბალი ტემპერატურა (10°C -ის ფაჩელებში), ჩაც ამ მცენახუების გაყვილებს ადგილას ზამთახშირა გაბატონებული (ნახ. 5.3). ყვავილების სიცივე ხედას ყვავილობის შემდგომ პერიოდში ისევ მაღალი ტემპერატურები სჭიხდება. ზოგადად, შვიძლება ითქვას, რომ მცენახის განვითარებისათვის მნიშვნელოვანია აჩა გაჩევეული ტემპერატურული მატრიუმი, აჩამედ ტემპერატურის მატრიმალური მიმდინახეობა.

წყაფებისა და თესლების განვითარებას, ხოგოჩ წესი, ესაჭიროება უფრო მაღალი ტემპერატურა, ვიძე მცენახის ვეგეტაციური ნაწილებს. ამოგომ მოყდე და ცივი ვეგეტაციის სეზონის მქონე ჰაბიტატებში მცენახისათვის უფრო ხელსაყერილა ვეგეტაციური გამახავება (ფესუხების მქმნა, მიწისზედა და მიწისქვეშა ნაწილებად დაყოფა).

ტემპერატურის დე-ლაშეი ცვლა (თეიმოპეიომი) თითქმის ყოველთვის სასაჩებლოა მცენახის ხედისა და განვითარებისათვის, ხოლო შეგება ჰაბიტატის ტემპერატურული ამპლიტუდისადმი საყამადე გაჩეად აჩის გამოყვეთილი [274]. ყონტინენტური კლიმატის მქონე ჰეგომონის (ხმელთაღვისაყ დამახასიათებელია ტემპერატურის ძლიერი დე-ლაშეი მუხეობა) მცენახები ყველაზე უფრო ატყე-

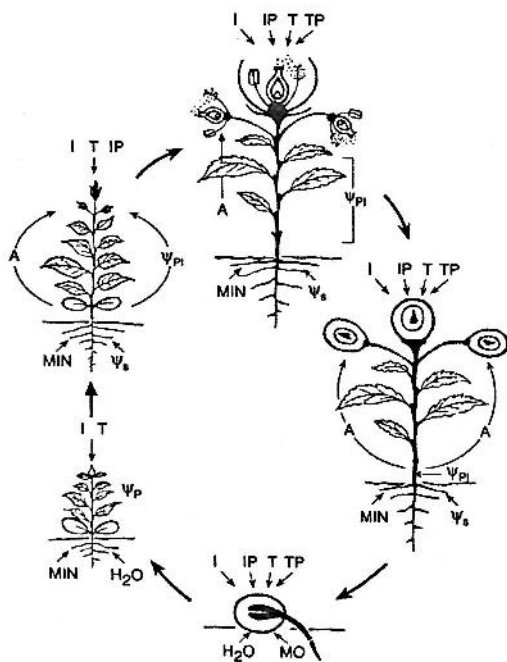


ნახ. 5.3 კოტეხისა და ჰიაციუნტების ყვავილობისა და განვითარებისათვის მატრიმალური ტემპერატურები (Hartsema et al., 1930; Luyten et al., 1932)

ჩად ვითარებიან მამინ, ხოდასაც ლამის ტემპეჩატეჟა 10-15⁰C-ით ნაელებია დლი-საზე. ეაქესებესა და ედაბნოს სხვა მცენაეებში ეს განსხვავება 20⁰C-ს მუად-გენს. ზომიეი სახეცის მცენაეითა ემეტესობისათვის დლე-ლაბეი თეიმო-ჰეიომის მპტიმეია 5-10⁰C.

5.2 მცენაეის სასიცოცხლო განვითაეების ეაზები

ეველა მცენაეედი მხგანობის სიცოცხლე იწყება გამაეეების ჰეოცესიდან; მას მოჰყვება ეეგეაეიეი განვითაეება – ხეღისა და მხგანოთა ჩამოყადიბების ჰეოცესი. ჩამოყადიბებელ მხგანოებზე ისეე ვითაეება გამაეეების მხგანობი, ხომლებიც იძლევა მომდევენო თაობას. ამით იეეეება ახსებობის ნეებეეეა. გან-

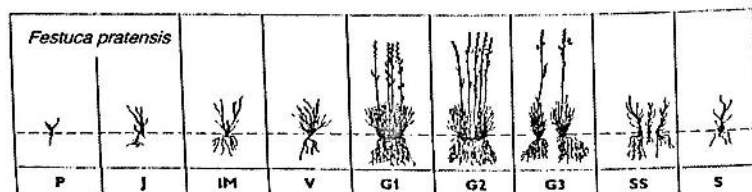
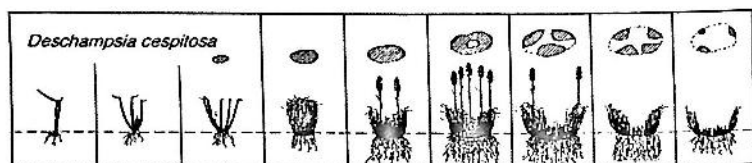
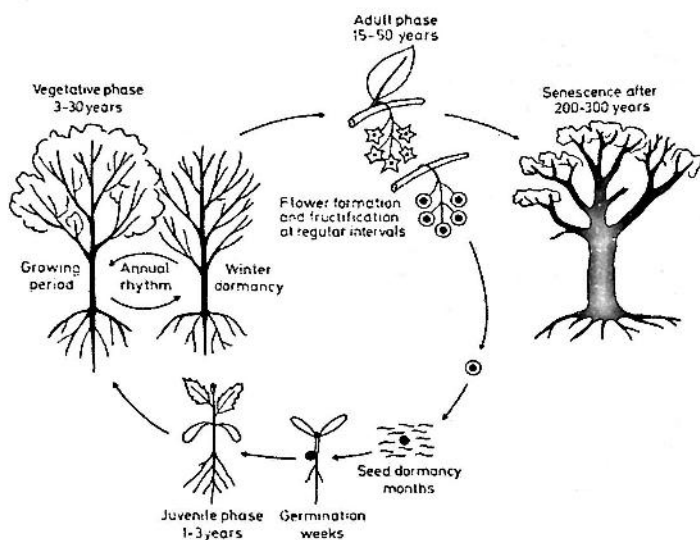


ნახ. 5.4 ეიონღვან მცენაეითა სასიცოცხლო ციედი და მასზე გაეემი ეეაქოეების გაეენა. I მზის ხაეაეის სახისბი, ინენსიეიხობა და ხანგეიძივობა; IP ეოეოეეიეი; T თეიმოეეიეი; MIN მინე-აეიეი ეეება; MO მიეომხგანობების აეეივობა; Ψ_p მცენაეის ნეის ჰოტენეიეი; Ψ_s ნადაგის ნეის ჰოტენეიეი; A ანომიეეების ჰოდეეეისა და გადანეეეება (Evenari, 1984 მდიდეიეიეი დიეგამა)

ვითახების ყველა ეს ფაზა მიმდინახეობს გენეტიკუხად დეჟეჩინინიხეზელ ნოხმებ-
ში, უხოი ფაზიდან მეოხეში გადასვლის ყოოხეინაცოა ხეება ჰოხმონების მეშვეო-
ბოი, ხოლო ინდეჟიხება და მოდიფიციხება – გახეშო ჰოხმების მიეი (ნახ. 5.4).
განვითახების თოთოუელ ფაზას შეესაბამება მყენახის სოყოყბლის გახევეული ჰე-
ხოლო (ყხ. 5.4; ნახ. 5.5) და აქეს დამახასათებელი თავისებუიებები თე
ფუნქციუიი ქვევის ნოხმები, ხომლებიე ხეგეოიხება გენების დეჟეინციაციი
აქეოვობოთა და გახეშო ჰოხმების გავლენოთ. განვითახების ყოველ ფაზაში მყე-
ნახეს გააჩნოა თავისებუიი მოთხმონილებები გახეშო ჰოხმებისადმი და გა-
მოიჩევა მათო ზემოქმედეებისადმი სხვადასხვა მეხიწმობაოხობოთ. ყველა შემო-
ხვევაში, ამ ფაზების დისეჟეკულად განიიღვა აი შეიიღება, ხადგან წინა ფაზაში
ახებელი ჰოხმები განაჰოხმებენ შემდეგოში ფაზის მიმდინახეობის თავი-
სებუიებებს. ასე, მაგალითად, თესლებში სამახაგო ნოვოიეიხებების ხეხევის სო-
ხევე დამოეიდებულია მშობელი მყენახის ეეების ხეიოშე; მიწეხადეიი ნოვოი-
ეიებებოთ მომახაგება და ყვაეიღობის ფაზის ნოხმადეიი მიმდინახეობა მოქ-
მეებს შემდეგოში თაობების სოყოყბლისუნახასნობაზე და სხვ.

ყხეიი 5.4 სხვადასხვა მყენახის სოყოყბლის ხანგეიღეობა და სოყოყბლის განმავლებოში ყვაეიღო-
ბის ხანგეიღეობა (Altman & Dittmer, 1973; Van Valen, 1975; Harper, 1977; Kramer & Kozlowski,
1979; Warcing & Phillips, 1981; Tomlinson, 1990; Brunstein & Yamaguchi, 1992; Lyr et al., 1992)

მყენახეიი	სოყოყბლის განმავლებოში ყვაეიღო- ბის ხანგეიღეობა (ნეიინადი)	სოყოყბლის ხანგეიღეობა (ნეიინადი)
ეიონიანი ბალახოვნები	ხადეინიე ევისა (1) 2-10	1-8ეე
მხადეიანი ბალახოვნები	5-10	10-40
ეეე ბეჩები	5-10	50 და მეეე
ბეჩები	5-20	50-100
ფოთოღეეენი ხე მყენახეიი სეეესობის		
ჰოხეე სეეესოხე	~ 10	80-150
<i>Alnus</i>	5-15	80-150
<i>Populus, Salix</i>	5-20	100-120
<i>Betula</i>	10-20	100-200
<i>Robinia</i>	10-40	100-250
<i>Fraxinus</i>	15-30	200-400
<i>Ulmus</i>	15-30	150-500
<i>Acer</i>	30-50 (70)	300-900
<i>Tilia</i>	15-25	700-1200
<i>Quercus</i>	20-40 (75)	500-1400
წინეეენები		
<i>Juniperus</i>	10-20	300-2000
<i>Cupressaceae</i>	10-20	300-2000
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	15-50	2000-4000
<i>Taxus</i>	>10	2000-8ეე
<i>Larix</i>	10-15	200-400
<i>Picea abies</i>	20-40	200-500
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	15-20	500-1500
<i>Pinus sp.</i> (სებეიოიიეიი)	5-8	100-300
<i>Pinus sp.</i> (წომიიიიი სახეეისი)	10-20 (40)	300-500
<i>Pinus aristata</i> (ეეეეიანი ბოიბი)	?	2000-4000
<i>Pinus longaeva</i> (ეეე ბახინი)	?	>4000
ხადეიი	50-80	50-100



ნახ. 5.5 ფოთლომცვენი ხეებისა და ბადახების სასიცოცხლო ციკლი P აღმონაცენი, J იუვენილი, IM იმადრული, V სხვადა განვითარებული მცენარე, ხომლიც ვუი ახ ახის აყვავებული, G1-G3 ბენ-ეხაცილი, SS სუბსენილი, S სენილი (Hess, 1991; Uranov & Serebriakova cit. Rychnovska (1993b) მიხედვით; დგაიხად იბ. Rabotnov, 1978)

5.2.1 ემბიოტეკური ფაზა: ჩამოყალიბება მშენებელი ობიექტის სტრუქტურა

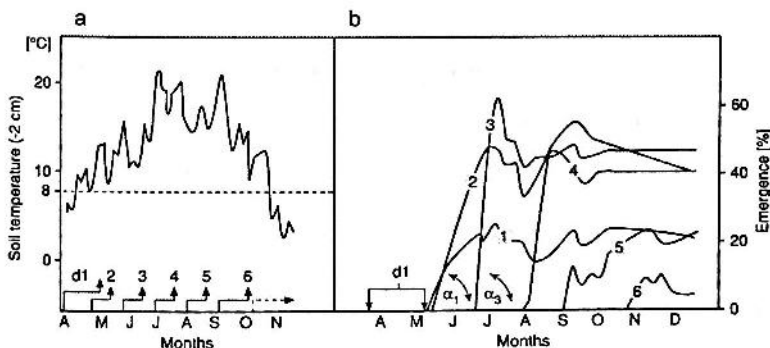
ემბიოტეკური ფაზისათვის – ნაყოფების ჩამოყალიბებიდან თესვების მომზადებამდე – დამახასიათებელია ინტენსიური დაყოფის პროცესები, პირველადი ობიექტის ელემენტების, ნაბიძგების, ცილებისა და მინერალური ნივთიერებების მომზადება ჩანასახის სხეულში და ენდოსპერმში. ამ პროცესების რეგულირებაში დიდ როლს ასრულებენ ფიტოჰორმონები – ინდოლილ-აქვიკინინი (IAA), გიბერელინი (GA), ციკლიკინინი (CK) და აბსციზინი (ABA).

ჩანასახის განვითარების პროცესი შეიძლება დაეხმოს მხოლოდ მშენებელი ობიექტის *პროტეკტივი* გავლენის *პროცესს*. მომდევნო თაობის ბუცის წყვეტის მშენებელი ობიექტის მდგომარეობა უკვე ყვავილობის ფაზაში, განსაკუთრებით *მეგასპროტეკტივის* დროს. განვითარებული ან გადაბიჯებული მცენარე ნაბიძგის განვითარებულ ან ნაყვებად სივსისუნარიან თესვებს. ასე, მაგალითად, ემბიოტეკური (მავლე გამონადობიერი) გადატვირთული ნაძვირის ნივთიერების გროვებს, ხომლებში ჩანასახის პარტის ხომლებმა ახარმობალებად დაბალია. შესაძლებელია მოხდეს აგრეთვე, მიკროსპროტეკტივის დახლევა, ხომლებს ყალიბდება მცენარის ახასიათებელი ხომლებმა, ან ისინი მოუწიებენ; მაგ., ბიძგის სივსისაღმის მცენარეობაზე უმეტესი ზედტვირთი მცენარის ფორმირება რეგულირებადების სტრუქტურა [245] (*ეკოლოგიის სტრუქტურის ფორმირება*). მცენარის სივსისაღმის და სამცხე პარტის ზედა ნაბიძგებზე მნიშვნელოვან ფაქტორებს ახასიათებს ნაყოფების განვითარებისათვის, ახამდე ემბიოტეკტივის შემდგომი მომზადებისათვისაც. ნაყოფების განვითარების ახასიათებელი ამონივრით გამომწვევი შეზღუდვა კახად არის ცნობილი მუცლისაში, სოფლის მეურნეობასა და მეცხოველეობაში. ცხველებში, მათი განვითარების ჩივილები საზღვარსა, დაბალი ტემპერატურის პირობებში, შემწვევლია სამცხე პარტის ახასიათებელი ზედა შემთხვევები [180]. ეკოლოგიური პირობების გავლენაზე მნიშვნელოვანი ემბიოტეკტივი ჩამოყალიბების პროცესები იძლევიან ფიზიკური მნიშვნელოვანი მონაცემების მცენარეთა გამრავლების შესაძლებლობასა და სივსისაღმის.

ნაყოფის ჩამოყალიბების შემდეგ, ჩანასახის განვითარებას მხარს უჭერს ახამდე ემბიოტეკტივი ახასიათებელი ახასიათებელი სხვა მხარე, ემბიოტეკტივი მხოლოდ ობიექტის განვითარების განიცდის. ჩანასახი გახმობიერებულია ემბიოტეკტივი ენდოსპერმით (ხომლის გენომში მცენარის სივსის 1/3-ის) და აგრეთვე, ინტენსიური და ნაყოფის ენდოსპერმით, ხომლებზე ნაბიძგებზე მხოლოდ ობიექტის ქსოვილებს. ემბიოტეკტივის პროცესში ეს განვითარება განპირობებულია ფიტოჰორმონის სივსის მონაცემის თესვების. გართობის შექნისა და ქიმიური შემოქმედებით თესვების აგრეთვე მხოლოდ ობიექტისა და დაეყვება. მხოლოდ ობიექტის განსაკუთრებით უხვევრეცემის თესვის სხეულის შენებისთვის საჭირო ნივთიერებებით და სხვა რეგულირებით, ხომლებზე მას დასჭირდება მოგვიანებით – აღმოცენებისას.

აღმოცენების კახი ენდოსპერმის დიდი მნიშვნელობა აქვს თესვის ზომას, *ელემენტებისა* და *ნაბიძგის* ნივთიერებებით უხვევრეცემისა. ამ დროს ემბიოტეკტივი გავლენა უნდა იქონიოს თესვის ობიექტის განვითარების პროცესში. ემბიოტეკტივი ენდოსპერმით მხოლოდ ობიექტისა, ხომლის მეტაბოლიზმი შეესაბამება თესვის განვითარებისათვის საჭირო მოთხოვნებს. ემბიოტეკტივი ენდოსპერმით უხვევრეცემის თესვის სხეულის სხეულისა და ენდოსპერმით – განვითარებული თესვების ჩამოყალიბების შემთხვევაში მცენარე უფრო კახად ამხარება დახვეწილ, ნიშნულზე განვითარებულ თესვებს.

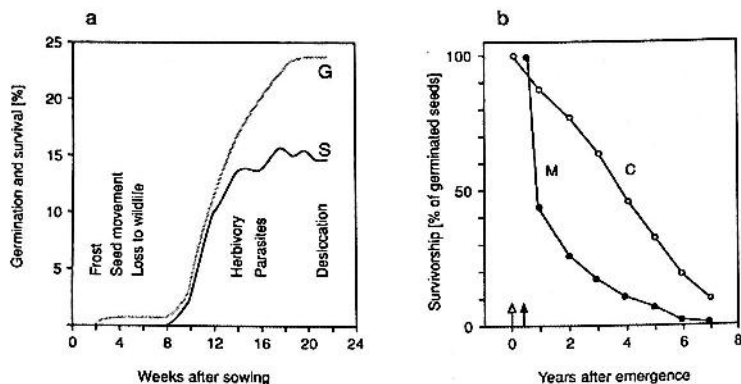
თესლის მეჯივი გახის დაშლა (მაგ., მიკრომგანზობების მიეი), გალივების შემზოქავი ნივთიეიებების დაშლა ცხოველების საჭმლის მომწელებელ ციხაქში (ენდოზოოქოქიელი გავციელების ეიოს) და სხვ. ზოგიერთ შემთხვევაში თესლები ლივებთან სპონტანუად, ეიოს გახივეელ ინცივივლებში, ხაც, აბათ, გამონვეული ბიძგის მომციეში მოლეულიი ნაეითების მიეი. ბუნებრივ პიიომებში თესლის აღმოციენებაზე მოქმეებს მიხავალი ფაქტორი, ისე, იომ ეიოი და იგივე სახეობის



ნახ. 5.6a,ბ *Scabiosa columbriana*-ის განვითარების ციელი ბუნებრივ პიიომებში. ა ნიდაგის ცემპიხაეუ-ხა 25 სმ სიღრმეზე; ბ განვითარების სიჩაეი. განვითარებისათვის ცემპიხაეუქის მიწიბში აიის 8°C. ზაფხულის დასაწყისში განვითარების სიჩაეი უფრო მაღალია ($\alpha_3 > \alpha_1$) (Rorison & Sutton, 1976)

თესლები ცვლებად გაეომში სხვადასხვა ეიოს ინციებუნ აღმოციენებას (ნახ. 5.6).

აღმოციენების ფაზა და აღმოციენების სტაეი ნაეიომადგენს მციენაის სიციციენის განსაეუთიებოთ მეეიწმობიხე მოწაეუთს. ამ ფაზაში მომაეუელი ენიბეუიეული დანახაეუების დასაფაეივად და ლეიოს სწაფი განვითარებისათვის საჭიომ ცეეეომის მეესამწეად, აღმოწაეუნს საჭიეება ეიიი ხომენობოთ საეეუბი ნივთიეიებები და, აეეიევე, ნეის საეეამო მაეიგი. აღმოწაეუნი იმციეეება მიხავალი სხვადასხვა საშიშიეობის ქეში (გვალა, ეესეეემაღეუი ცემპიხაეუქა, ბოქეუი სეეეესოეუი და სხვ.). ნიდაგის ზედაპიიოსა და მისი მიმეებაეეე პეეიის ეეუნის საეეონტაქეო ზონა აიის გაეეომ პიიომების ეეეეაზე ეიიი ცვალებადეობის აეეე, ხოლო მშიად ეეეეონებში – მაეიიებოთ ეეეეაზე ძლიეი დეეეეიოთეული ზონა. ამციომ მომაეული თაობის ხომენობიივი დანაეეეეების ეეეეაზე ეიიი ნიიი მისის მციენაის სიციციენის ამ პეეეეეზე (ნახ. 5.7). ცაღეეული მციენაის განვითარებისათვის და პოპულაციის გავციელებისათვის აღმოციენების ფაზა ეწნიშენეოვანეიია, ხადგან მციენაეეე მხოლოდ მაშიწ ვეციეეება ამ თეეე იმ პიიომებში, იოღესაც მისი განვითარების ეეეეაზე მეეიწმობიხე ეეეეეე – თესლს მეეეეეე ამ პიიომებში გაეეეეეე.



ნახ. 5.7 ახარგაზხდა ხუ მცენახეთა განვითარება, დამკვირვება და გადაჩქრება (Lawrence & Redise cit. Kozlowski (1971) მონებრთ: Tagawa, 1979)

5.2.3 შებებებარეხი ფაზა: მძარეხი ხელის შახილენ

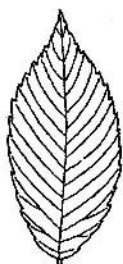
ახარგაზხდა და ჩამოყალიბების შიოსეში მყოფი მცენახისათვის, სანამ ის ყვავილმოსუნახიანი გახდება, დამახასიათებელია სწახედი სიხეცილი ხედა. ხელის შიოსეში მცენახები აღწევენ თავიანთ კიპრეხ ჰანოსესს და მინისზედა/მინისქვეშა ნანილებს ჰახიმონიერ შეფახებას (სხეული ფრეხილება). იმ შემთხვევაში, თუ ჰახის ნიდაგისპიხა შიეში და ფესვების გაფეცილების ახეში ახ შიონიშნება ხაიმე შევთიი ცვილები, მცენახის მინისზედა და მინისქვეშა მასას შიოსის მყახება ლოგახითურ-წეფვი კოხედაცოა (აღომეფეული ხედა). მინისზედა და მინისქვეშა ნანილების ხელის დინამიიი გათანახება ახის მინეხაღეი ნივთიეებრთ უხეწველყოფისა და წყლის ხეფიოსისათვის სეფიოს მოფეოგენეაიეუ-ხი ხეგედაციის შედეგი. ეს შიოსეხი ხეგეღეფა ფესვებრდან გამოყოფილი ჰომონების მეშვეობით.

ხელის დინთად ფაზაში მცენახებისათვის დამახასიათებელია მაქსიმალეი მეტაბოლეი აქტივობა (ფოტოსინთეზისა და სუნთქვის მაღალი აქტივობა, მინეხაღეი ნივთიეებების აქტიუი შეთვისება). მცენახეთა თანახაზოგადეობაში სიხეცილი ყონეუხენციის პიომბებში იწვილის შემდგომი ბელისათვის გადამეფილი მნიშვნელობა აქვს მინისზედა და მინისქვეშა ნანილებს და ვეგეტაციუი გამიხაზლების მოგანეების (ამონახეები, ფესუეები და სხე.) სწახედი განვითარების უნახს. ვეგეტაციუი ფაზაში ხედა ფენოტიპუი პლასტიუიომბისა და გახეომ პიომბებისადმი მოღეფეაციუი ადაპტაციის ნიშანთვისებების ჩამოყალიბება.

შეხედეი ხელის უნახის შიონე მოგანეების (იოგოიიყაა ფოთლები, ყვავილები და ნყოფეები) ჩამოყალიბებისათვის, უპიხედეეს ყოვილისა, სეფიოსა: მოტონის აქტივობის ხეგეღეფა ყლოფების პიომიღეეებში; ეხთმანეთის გვეფეზე განდებეული ფოთლების (პლასტოქონები) ჩასახვეს შიოსის ახებედი ქროს

რეკუვიდ; უჩეღის დაყოფისა და დიფუზიონის უწყვეტობის სწორი მიმდინა-
 ხეობა, რომელიც დამოკიდებულია გახეში ფაქტორების პიქსის (მაგ., გან-
 თებობა, ხაც ხელს უწყობს უჩეღის კედლების პლასტიკობის ზედას) და ახაპი-
 დაპი გავლენაზე. ფოთლების უჩეღების ხაოგნობა დამოკიდებულია ფოთლების
 პიომიდიუმების სიდიდეზე და დაყოფის უნაზე. ფოთლის გამლის უწყვეტი
 სიდიდე მაშინ, ხოლესაც ნაშროქმნება პიომიდიუმში ახებული უჩეღების ხაო-
 გნობაზე 10-15-უეი მეტი უჩეღი. იმ ფოთლებში, რომლებმაც მეტად დაბალი ტემ-
 პერატურის ან მედივი დაზიანების (მეჭმა, ქაიტი დაგლევა, მცენარის გამოყ-
 ვანა ბონანისათვის) გამო ვეი მიაღწიეს ნომიდეი ზომას, უჩეღების სიდიდე
 უნდა იყოს ისეთივე, ხოლოც იგივე სახეობის მცენარის ნომიდეი ფოთლებში
 (ნახ. 5.8). უჩეღების სპეციფიკი მახსიდეი ზომის უნაგოლი ხმეიდეება

Zelkova serrata



A 1/32
 TH -14%
 PL +3%
 PD +19%

Acer campestre

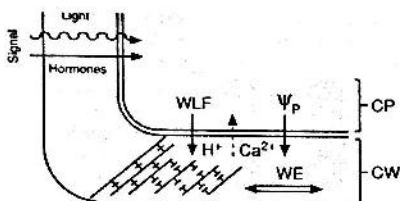


A 1/44
 TH -12%
 PL -1%
 PD +16%

ნახ. 5.8 ფოთლების მედეიხა: ბონანის მცენარესა და იმავე სახეობის მცენარის ბუნებრივ
 პიომებში. A ფოთლის ფაიტი; TH ფოთლის სისქე; PL მესხისუბი პიენქიომის უჩეღების სიდიდე;
 PD მესხისუბი პიენქიომის უჩეღების დამეიხი (Kormer et al., 1989)

გენეტიკეხად – დემ-ის უეიხი მალაღი შემეველობა უჩეღის ბიომში (დამახა-
 სიათებელი ნოკიომ და გიღი პიბიგატების მოყვაიღი მცენარისათვის) უხეუნ-
 ვეცოფეს უეიხი დიღი უჩეღების ფომიდეიხას [100].

უჩეღის განევაზე გავლენას ახენენ: ტეგოიღი ნნევა, ფიკოქიომი და ცის-
 ფეიხი სინათლის იევეპეიხეი. პიომონაღეხად იეგეღიხედეი (IES, CK, GA) უჩე-
 ღის ეედის დეფომიდეიხედეობა და მისი შემახიღედეი ფაქტორები (მაგ., H+
 იონები; ნახ. 5.9). უჩეღის მოყეღობის ფაქტორიტი ხედა – $(dV/dt)1/V$ – პიომ-
 პიციღეღა უჩეღის ეედის პლასტიკობის მოღეღის (m), უჩეღის მიეი ნეღის
 გამქოღადომის და სხვაობის, ხომეღეც ნაშროქმნება გაბატონებელი ტეგოიხის
 პოტენციალსა (Ψ_p) და ტეგოიხის სასახლეიხი სიდიდე (ხომეღეც საჭიოხა ეედის
 განეღვისთვის; Ψ_p^{lim}) მოიხის (მაგ., მუესეუზიხაში, სოიამი, ბიონეში და
 სიმიღეში იგი უეიხის 0.4-0.7 MPa; [248]). გამახეივებელი სახით ეს დამოკიდე-



ნახ. 5.9 მცენარის სივრცეში ხედავს ჩართული სხვადასხვა ჰორმონის სქემური გამოსახულება (Cleland, 1986)

ბუნება გამოიხატება შემდეგნაირად [144]:

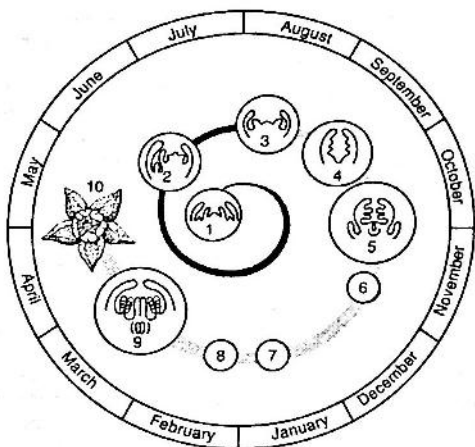
$$(dV/dt) 1/V = m(\Psi_p - \Psi_{p \text{ lim}}) (s^{-1}) \quad (5.1)$$

წყლის ნაკლებობისას, კუხრობის სიმცირის გამო, უჩვეულო ვეი იწვება, ან გაწვების ჰორმონის ეფექტი ადგილზე წყდება. ამიტომ გვალვის პერიოდში უჩვეულო თვის პოტენციური ზომის ვეი აღწევს (იხ. ნახ. 6.65). ამ ჰორმონში ფოტოსინთეზის უნარი და ასინთეზის განაწილების ხეობა (იხ. თავი 2.3.3) იმდენად აქვს მნიშვნელობა, ხამდენადც ისინი ახიან ხეობისთვის საჭირო ნახშირწყალბადების მიწოდება.

5.2.4 ბუნებისათვის ფაზა: ყვავილობა და ნაყოფობა

ვრცელყოფილი სასიცოცხლო ფაზიდან ყვავილობის ფაზაში (მომხდრის ან სიმწიფის ფაზა) გადასვლა ხორციელდება ყოველგვარ ახლებელ აპიკალური მუხისკენის ხეობის მუშაობით. ყვავილობის ფორმირების უნარი გამომდინარეობს იქიდან, რომ თვითმანდულობის მცენარეებში ეს ჰორმონი იწყება: გენეტიკურად ფორმირებული ასაკის მიღწევისას (ენდომორფი კალიბრი); ჰედატორმონების გახეობის ხაზგანმარტობის ჩამოყალიბების შემდეგ; ვრცელყოფილი სხეულის გახეობის ზომამდე გახეობის შემდეგ (განსაკუთრებით სამახადო მიგანმარტობის) და ჰორმონებისა და ნახშირბადის განმარტობის ხეობის პირობებში. მთავარ მცენარეში ყვავილობის იწვევისება უნდა იყოს დამოკიდებული გახეობის ფორმირებაზე – განათებლობაზე, ტემპერატურაზე და წყლის დეფიციტის დასაწყისზე. ყვავილობის მანდულობის გენების გააქტივებაში ან დეპრესიობაში მონაწილეობენ ფორმირების (მათ შორის, ვეი-ვეიობით უცნობი ნაქიობები) და ნეკროლოები. ყვავილობის ნახეობით იწვევისების შემდეგ ეს ჰორმონი მიმდინარეობს სხეობაზე ან გახეობის მუშაობებით (მაგ., გვალვის ეფექტი; ნახ. 5.10). ყვავილობის გაშლის შემდეგ ყვავილობის ჰორმონი სხეობაზე.

ყვავილობის სხეობაზე გახეობის ფორმირება, ენდომორფი მახეობის მუშაობისგან ეხიად, მოქმედებენ ნივთიობათა ცვლის მუშაობით. ამ ჰორმონისათვის საჭირო ნივთიობისა და სამეტი მასაღის მიწოდება ხორციელდება ფოტოსინთეზის, მიწხეობის ნივთიობების მუშაობის, მომახეობის ნივთიობის

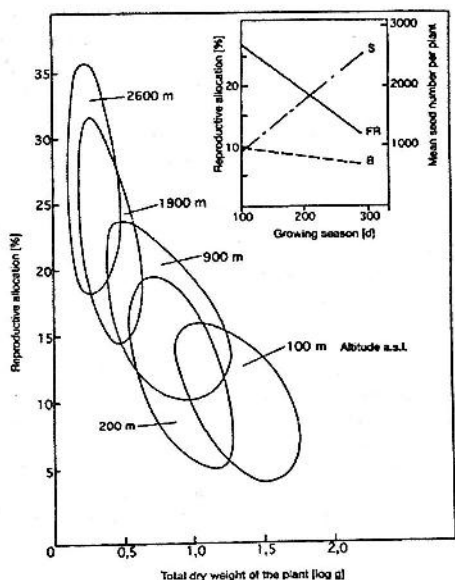


ნახ. 5.10 ცენსიკალის უკონკრეტო ხეობიდან მცენახეებში ყვავილის კოყჩის განვითარება (Zeller, 1958)

ბუბის მოზილიზების და დაბეჩებელი ფოთლების დაშლის ჰომოქეტების ხელახლა გამოყენების საშუალებით. ამიზად, აქტიური ყვავილობა და ნაყოფების განვითარება უმჯობესდება ვეგეტაციის ხელახლად და ნოვოთიყებათა მომხატებასთან (იზ მუშობევისთვის, თუ მოხდა ბომბასის დაჯახვა, მაგ., ცხოველების მიეჩ შექმის ან დაზიანებული ნაწილების რამოცენის შედეგად). მხავაწლიან მცენახეებში ამის შედეგია ხეჰომოქეტის უნახის დაქვეითება. ყვავილუ უფრო ცხელი და ცივი ხეგომონები მხოლოდ ჯიჰკომამებით ახის დასახლებული – მათ ხეჰომოქეტის მხგანოების რამოყალიბებისადმი მინიმალური მოთხოვნები აქვთ.

ჯიწიწიანი მცენახეები ხეჰომოქეტისთვის საჭირო ნახიზბადის ნაეხთებს, უმეტესწილად, მოიპოვებენ მიმდინაეე ასიმილაციის ჰომოქეტში (ჯიწიწიან მახეცლოვნებში – მწვანე მხგანოების ფოტოსინთეზის 65%-მდე; აზოტის ნაეხთებისა და ფოსფორის 50-90% მოიპოვება ახლებელი ვეგეტაციური ნაწილებიდან) [34]. ხადგან მხავაწ ჯიწიწიან მცენახეში თესლის რამოყალიბების დაწყების შემდეგ ვეგეტაციური ხეის ჰომოქეტი რეეება, თესლების ხომენობა და ხახისი დამოყიდებლია იზ გაეომი ფაქტორების მოქმედებაზე, ხომლებიყ გაბაკონებული იყო გენეეცილე ფაზამდე მუიე ხნით აეეე და მის განმავლობაში. მუხლოეელი ევების ჰიხობებში, მცენახის კიპის მიხევეით, შეიძლება საეხთოდ აი რამოყალიბდეს ყვავილის ჰიომოქეეეები, ან ხეჰომოქეცილე მხგანოებს აეეება საშენი მასალით მომხატება ვეგეტაციური ხეის სასახებლოდ – ზომავი ადგილი აქვს რამოყალიბების ჰომოქეტი მყოფი ნაყოფების რამოყენას (ნახ. 5.11).

მხწიწიან ბაკებებს (ხომლებიყ ჰიხველ წელს ივითახებენ ხომეეებს და მინს-ქვემა სამახაგო მხგანოებს – მომევენო წელს სწიხეტი განვითარებისათვის) ყვავილობისა და ნაყოფის განვითარებისათვის საჭირო ენეეეისა და საშენი



ნახ. 5.12 უკომუნიკაციო დამოკიდებულება სიმაღლეზე (Kawano & Masuda, 1980; უკომუნიკაციო მასალები იხ. Marshall & Watson (1992))

ცხოველებსა და სუბციფობიების ისეთი მცენარეები, რომლებიც ყავა, კაკაო, პეჩის ხე, ნესვის ხე, ქოქოსის ჰაღმა და ციკუსები ასობიდაცებით უხვად მომარაგების პირობებში, მსხმოიანობენ მთელი წლის განმავლობაში. სუბციფობი უცხოების მქონე უგვირვინებშიც ახიან მცენარეები, რომლებიც ყოველ წელს სხვადასხვა ვირობენ და ისხამენ ნაყოფს: აღვის ხე, ციხივი, მუხყანი, ხყხილა, ცაცხვი, ნუკიჩხალი და მხავალი სხვ. ზომიერი სახყცილის სხვა ხე მცენარეებს უხვად მსხმოიანობა შეუძლიათ მხოლოდ მხავანდლიან ინტეჟვალებში ("აღყეხნაყური მსხმოიანობა"): ფოთლოვან ხეებს, რომლებიც წესი, ყოველი 2-3(5) წლის, ხოლო წინვოვნებს – ყოველი 2-6(10) წლის შემდეგ. ჰოღახე უგვირვინებსა (გავყევიების უყიდეხეს საზღვრებთან) და მალადმთაში დროის ეს ინტეჟვალე ბუჟიად უჟიო დოღა. ქომიყვილი სეჟესის პირობებში თესლები მყიხე ხაოდენობით რამოყალიბდება და მათი გაღოვების უნახი შემციხებღია.

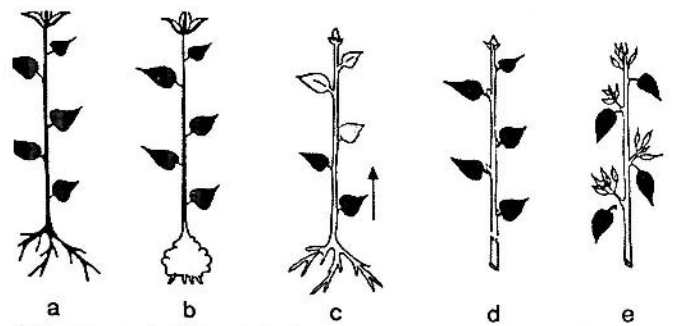
5.2.5 სეცილიჟი ფუნა: ჯანომზომიჟი უანდენევი

სიბეჟში მცენარის მტებოდეჟი აჟეივობა უეჟმა, აპიყალეჟი და სისჟეში ზედა მყიხდება, ფოთლები უჟიო მყიხე ზომის ხეღა, ნაჟეღია ყავივიღებისა და თეს-

ლებს (ჰომღებსაც აგეოთვე, მცოე გლოვების უნაი აქო) აჰოღნობა, აბო-
 კეი სეესობიბისა და პაჰაზოგების მიმასი გამძღობა სესტება. ეიონლიანი
 და ეიხეღ მოყვავილე მცენაეეები (მონოკაჰეული) დაბეეებას იწყებენ ყვავილ-
 ბის შემღე. მჰავადლიანი მცენაეეებს, ჰომღებსაც ახასიათებთ ზეისა და ყვავ-
 ილობის პეიოღების მონაცვღობა, ვებეგაციის პეიოღის ბოღოს ჩამოყვია პე-
 იოღელად განახლებადი ნანიღები. მჰავადლიანი ბადახები, ბეჭეები და ხეები სი-
 ბეის ძიხითად ფაზაში შესვდას იწყებენ მბოღე მამინ, ჰოყა მჰავალი ციკლის
 შემღგომ ეგეაეიღება აპიკალეი მეიისტემა. ხე მცენაეეებს შეეძლიათ სოყ-
 ცხლის ხანგეძღობის ეიოი მესამედი ამ ფაზაში გააკეჰონ – ძიეი ხნიეი ტყე-
 ეში დაბეეებელი და ნანიღობიეე მევეაი ხეების აჰოღნობა საეამოღ ეიღა. ხე
 მცენაეეების ასაკის ხაზღვაი მიიღწევა იმ შემთხვევაში, ჰოღესაც იზღეება
 ამონაყახის განვითაეების და ეამბიემის შიის დაყოფის უნაი. პეიექეიელი
 ფოთლების მასასა და სეეოთ მასას შოიის ახახელსაეიელი თანაფაეღობა მიუ-
 თოთებს იმაზე, ჰომ ნახმიბადის ბადანსი პეიეეესელად ეეესღება და წყლის
 ტრანსპიეი ხე მცენაის სხეულის შოეეღ ნეეეიღებში ახასაეეისისა.

დაბეეება და სეეეიღი, ჰოგოყ წესი, აიის სოყოცხლისათვის დამახასიათ-
 ბელი ფენომენი. ყვედა პეიეეესელი ზეის უნაის მქონე მცენაეეში ახეებობს
 ნანიღები, ჰომღებშიეე ქსოვილების ეიეეენციაცია იღწევა და იწყება დაბეეების
 პეიესი. ეეეე აღმოყენების ფაზაში ხანმოყლე სოყოცხლის მქონე ეეეეები და
 ქსოვილები (მაგ., ფესვის ბესეები, პიეეეედი ქსოვილები) მალევე ეეებთან. და-
 ლეული ინიციალეი ეეეეები გაეიქმნებთან მევეაი გამტაი და სამაეე ეეემენ-
 ტებად. პიეეეედი ფოთლები ასევე მალე ყვიღება და ჩამოყვიღება. სხვა ფოთ-
 ლები, ისევე, ჰოგოყ ყვავილები და ნაყოფები, სწაფად ბეეებთან და წყებთან
 ლეეებს. აქეიეი მეგბოღიზმის მქონე ნანიღების ფენქეიეი შეზღევა ნი-
 ნასნაი დაპეიეეეებელი დაბეეების პეიესის შემეეობით აიის მცენაის მჰავად-
 ლიანი ახეებობისადმი შეეეების ეიო-ეიოი ფეიმა მოყლე სავებეგაციო სეზონ-
 ის მქონე ეეეეებში.

ფოთლის დაბეეების პეიესი შეიძლება ნაიმიასოის სხვადსხვანაიად (ნახ.
 5.13): პეიეეესელი დაბეეებისას (სეეეეეანიეი დაბეეება) ფოთლები ყვიღებთან
 და მათი გამღის ეიოის შესაბამისად. ეიოეეიელი დაბეეების შემთხვევაში სხვა-
 დასხვა პეიოღეში გამღილი ფოთლი ეიოეეეეად ყვიღება. მეემივად მოხაი-



ნახ. 5.13ა-ე დაბეეების ტიპები (აპაკიეებუტა Waring & Phillips, 1981; Longman & Jenik, 1987
 ბიბეეიოი)

დი მცენახეები (მთავარი ნაიხბადანი, ზოგიერთი ცხოველი ფანჯიფიცი), ხორცი ნესი, მთავრებებთან სუცედანიუ ციპს, ხოლო გოთიფებში ფოთლები უთიფოლად ცვივა. ხე მცენახეებისთვის დამახასიათებელია დაბეხების ამ მი ციპს შიხის ახსებელი ყვლა შესადლო ვახიანტი.

დაბეხების ჰიოცესის ხეგლაცოა ხმიციოდება გენეციუხად (მაგ., სეციეცი- მის უხეებების დიფეციციუხობით; ახსებობს აგეოთვე, დაბეხების გამომწვევი გე- ნები). მონოაჰიპედი მცენახეებში სიბეხის დანყების სიგნალი მისი მომნიფე- ლი თესლებიდან; თუ ამ გიოს მცენახეს ფოთლებს მოვაშოხებთ, მისი სიციციბის ხანგიდციობა იხეება. მთავარნიან მცენახეებში ამ ჰიოცესის დანყებას ბიძგს აძლევა გახეში ფაქციოხები – მოაღე დლეები, ზღვიული ტემპეხაეციეები, სეციესელი სიციეციები (ციხი. 5.5). სიბეხის უოთიდნიაციას მიგანიზმის დონეზე ნახ- მიათავენ ფიციპომონები, განსაეოთეობით აბსციონის მეავები, ეოიენი და სხვ. დაბეხების შემარეხებელი მოქმედა აქვს ფოთლებში ციციეინის მადეი ყონცენციაციას. გახეა ამისა, ზოგიერთ მცენახეში – აუქსინებს და ჰიბეიციონებს.

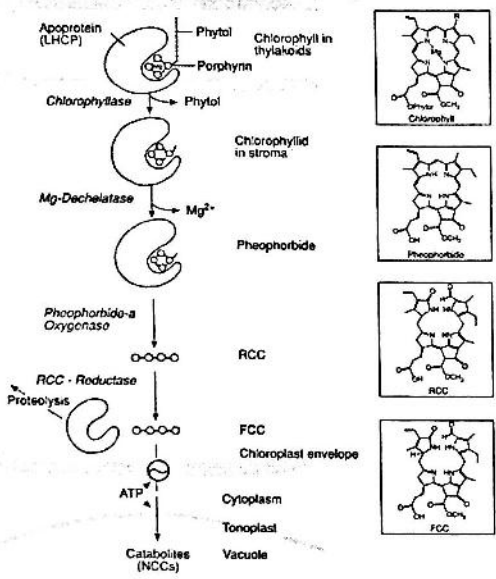
სიბეხის ფახაში მყოფი უხეებები თავისებუხად იცვლებიან: ქოხიპდასეებში იწეება სეციომის ჰიციეინები (RuBP-ეახიბოქსიდაზა) და შემდეგ – ქილოფილი, ქეება ციციეოდეი სეციეციეები და გეხონციპდასეებში ნახმოქმეება პდასეო- ლობილები. ციციპდაზა და განსაეოთეობით, ენდომეზიხანების სისეემა იქმე- ნება; ფოსფოციპილების ეციოეციი და ქიციეი თვისებების შეცივის გამო ბიომე- მბიხანები ხეება გამქოლადი იონების, ხსნადი ნახმიხეციადებებისა და ამნიომ- ვავებისათვის; მატელობს ჰიციოდაზების, პეიოქსიდაზების, პოციფონციციდაზე- ბის და ჰიციეაზების აქციობა; ეაციციეი ენიბიების დეხივების გამო ვაე- ოლი იძენს დიბოსმის თვისებებს. ყვლა სეციეციეი ეეემეციის დეხეეეეამდე ფოთლებსა და ნაყოფებში მატელობს სენთევის ინეციციეობა.

ეს მოციელები იწვევენ ცილის მეეადილიზმის დეხეეეეას. ხმესაე ცილის დამის ჰიოცესები უფო ინეციციეიხა, ვიციე მისი სინთეზი, შეიძლება მოხეეს

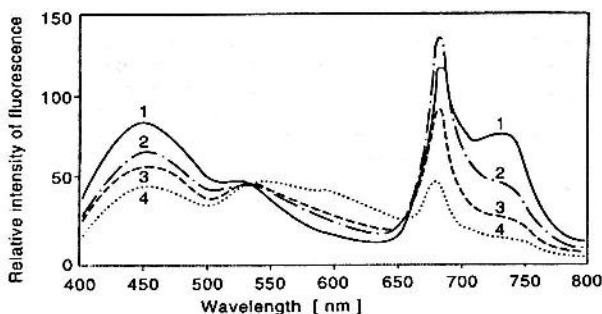
ციხილი 5.5 გახეში ფაქციოხების ზეეეეენა ხის ფოთლის დაბეხებაზე

ფაქციი	დამარეხებელი	შემაწელებელი
შის ხეციეო		
ფახის დეციეი		X
ეიძელი ფოციპიციეი	X	X
მოაღე ფოციპიციეი		
ტემპეხაეციე	X	
სამეაღე	X	
მეხეეეი ყონვა		
ციციეი სიციე, ან ყონვა		X
ნეილი	X	
სიმეხაე	X	
სინოეეე		
მინეხაეციი ნეოთეეეებები		
ახიციის ხასეეეები	X	X
მინეხაეების დეციეი	X	
Zn, Fe, Cl-ის სიციეი	X	
ნედაგის ციციეი დამეაშება		X
გახები	X	
ეოიენი		
მომნამეეელი გახები		

ხსნადი ამინომჟავების დაგროვება მათი მოთხოვნილების ცენტრებში (თესლები, ამონაყაი). ამ გზით ხდება ფოთლის ცილის თითქმის 60%-ს თავიდან გამოყენება, აგებული, ისეთი მნიშვნელოვანი ელემენტებისა, ხოგოიყა ფოსფორი, აზოტი და გოგიტი. ფოთლის ჰოკეინების თანდათანობითი დაშლა ხელს უწყობს მყენახის სხვა ნაწილების მომარაგებას, ხასაყ დიდი მნიშვნელობა აქვს მყენახის ნივთიეხებათა ცვლის ერონომიეხობისათვის (განსაყუთიებით ახახელსაყიეე ჰო-ხობებში – გვარვა, ყინვები). ამ თვალსაზრისით გასაგები ხდება ფოთლების გაყვითლება, ხოგოიყ მოვლენა (დედამინაზე ყოველიეხად ჟიება 1.2 · 10⁹ ტ ქლო-ხოფილი [92]). საქმე ეხება ახა ჰიგმენტების ყონსეეხვაცისა, ახამეე ქლოხოფილის ჰოკეინებში შემავად აზოყს. ჰოკეინების დაშლის შედეგად გამოთავისუფლება ფოტოდინამიეხი ქლოხოფილები. ამას მოჰყვებოდა ფოტოოქსიდაცია და უეხიდი დაილეუბოდა მისგან სასახებლო ნივთიეხებების გამოყანამეე. სწოხეე ამიკომ, ჰიგმენტებისა და ჰოკეინების ყომპლექსი უნდა დაიშაროს ეწიომების მეშეობით, თანაყ გაეყვეელი თანმიმდეეხობით (ნახ. 5.14). ჰოხოფინის ხო-ლები იმსხეეევა და დაშლის უენებელი ჰიოდუქტები (მაგ., წიფიელი ტეეხაჰიოდები, დიჰოფეზინის ტიჰის ნაეხთები) აქიეეხად ტანსაჰოტიეხება ვაეეოლეში. ეს ნყადში ხსნადი ვატბოლიტები უეეეხა. სწოხეე ამიკომ ჟიება ფოთლის მწვანე ეეეხი უეეალოე. დაშლის ზოგიეხთი ჰიოდუქტი განიყდის ფლოეხსეყენყის ცისეეე და მწვანე სეეეეეხში, ხაყ გვადიეეეე საშეალებას ქლოხოვალსეის დაბეეების ჰოყეეს და ვაეეეეეეეე ფლოეხომეეეის საშეალებით (ნახ. 5.15).



ნახ. 5.14 ფოთლის გაყვითლებასთან ეხადე ჰიგმენტცილოვანი ყომპლექსის სეეეეეის ფახები (Matile et al., 1989; Matile, 1991)



ნახ. 5.15 ქლოროფლის დამრისას ფლორესცენციის სპექტრული ცვლილებები. (1) ნოტივითი მწვანე ფოთოლი (თანაფაჩეობა: ქლოროფილ/ქსანთოფილი+ჟანოფილი = 4.6); (2) ღია მწვანე ფოთოლი (თანაფაჩეობა: ქლოროფილ/ქსანთოფილი+ჟანოფილი = 3.5); (3) მოყვითალო ფოთოლი (თანაფაჩეობა: ქლოროფილ/ქსანთოფილი+ჟანოფილი = 1.9); ყვითელი ფოთოლი (თანაფაჩეობა: ქლოროფილ/ქსანთოფილი+ჟანოფილი = 0.4). ცვლილებები გამოწვეულია ქლოროფლის შემცირებით და კაპაბოტიკების ფლორესცენციის გაზრდით (Lang & Lichtenthaler, 1991)

5.3 ზეილისა და ბანვითარების სპორული მიმდინარეობა

ბანვითარების პროცესში მცენარე ეგუება განათებულობის, დღის ხანგრძლივობის, ტემპერატურის და ნალექების წლიურ პერიოდში. ამ დროს, ბანვითარების სხვადასხვა ფაზებს შორის გადასვლა გვევლინება ხოგოფი სელსაყიელი თუ ახანელსაყიელი გახეშო პირობებისადმი შეგუების დანყების ადგილი. ხშირად, ამა თუ იმ ფაზის დამთავრებისას, ან დანყების წინ ადგილი აქვს მოსვენების პერიოდს (ხოგოფი მაგ., თესვებში აღმოყენების წინა მოსვენების პერიოდი, ან ყვავილობის დანყებისთვის საჭირო მანძიგებელი ფაქტორების ცდა). წინდანონ დამოგაბებელი მოსვენების პერიოდის გახეშე ახსებობა შეუძლიათ მხოლოდ იმ მცენარეებს, რომლებიც იძლებელი ახიან საციყოფლო ციელი დაამთავრონ მოყვ დროში.

5.3.1 ბანვითარების მიმდინარეობის პირობები

5.3.1.1 მდებარეობა მოზახეი მთარაჯების სანისოფლო სიანი

გამოყვითილი სპორული ელიმაციის (ზაფხული - ზამთარი; გვადვა - წვიმის პერიოდი) მქონე ხეგონებში მდებარე მოზახეი მცენარეებს უნდა ჰქონდეთ სიყ-

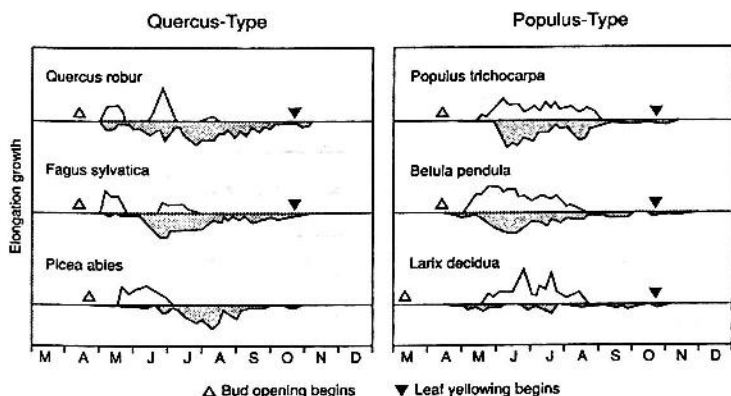
ოცნის მოკლე ხანგძლივობა. ასეთობა, მაგალითად, უდაბნოს ეფემეუბი. ყველა ეხთწიან მყენაჲში სასიცოცხლო ფაზები ეხთმანეთს უწყვეტად მიყვება. აღმოყენებისთანავე ყალიბება ჰიხვილი ფოთლები, ხოლო ყვავილილი იწლება უმოყლეს ვადამი. ამ ჰიხობებში მინისზედა მასის ზეღის ჰიოყესი უწყვეტება ჲგენეჲაყილი მხგანოების ჩამოყალიბებას. ზოგოეხთ სახეობაში ყვავილების ჩამოყალიბება ხდება მყენაჲის მინისზედა ნაწილების აქოეჲი განვითაჲების შემდეგ. ნაყოფების მომწიფების ჰეიომღში ზოგჯეჲი შეინიწმება დაბეჲების ჰიოყესის დაწყების ნიწმები. საბოლოოდ, მთელი მყენაჲე კვდება. ჲრება მხოლოდ თესლები, ჲომლებიყ იყოფებთან მოსვენების ფაზაში და ელიან გალივებისათვის ხელსაყეჲი ჰიხობებს.

იმ ჲეგომებში, სადაც მთელი წლის განმავლობაში ხელსაყეჲი ჰიხობება (ყუნან ეხოჰიყებში, ზომიეჲი სახეყლის თბილ ჲეგომებში), გვხვდება მხავანწიანი მყენაჲეები, ჲომლებიყ შედმივად იზეხებიან და ღიდ სიმაღლეს აღწევენ (მაგ., ხე გვიმეჲი, ცოყაებეი, ჰადებეი, მაღაღბაღახეულკობის ნაჲომომადგენლები და სხვ.).

5.3.1.2 ჰეიომღეიანე მოზაჲილი მანეაჲეები

ბეჲი მყენაჲისთვის დამახასიათებელია ზეღის აქოეჲი და მოსვენების ჰეიომღების ეხთეხთყველა (ენდომეჲი ჲიყმეღობა). ეს მოყენა გამოიხატება მყენაჲის სხეელის სიგეჲე-სიგანეში ჰეიომღელ ზეღამი, ფოთლების ჰეიომღელ ცვდამი და სამაჲაგო მხგანოების ჰეიომღელ დაღლა-გავსებაში. თვალწისაყეშია ჰეიომღელი ზეღის ჰიოყესი ზოგოეხთ *Fagaceae*-ში (ნახ. 5.16; მაგ., მეხის ტიჰი) და წინეოენებში (ნადეი, ფიქვი, სოქი). ამ ფენეყიომნაღეჲი ტიჰებში ადეჲე გაზაფხულზე ამონაყაჲის განვითაჲების შემდეგ სიგეჲეში ზეღა წყდება და გეჲეღება მოგვიანებით – მეოეჲე ბიძგის შემდეგ. ზოგჯეჲი შეა ზაფხულში ადგილი აქვს ნაყოფების დამატებით განვითაჲებას. აღვის ხე, აჲეი, ცაყხვი და ქეჲე აჯაყია ვეგეტაჲიეჲი სხეელის ზეღას ამთავებენ ჰაჲის გაჲეჲე (ნახ. 5.16; აღვის ხის ტიჰი). სუზონეი ელიმაყის მეომე ჲეგომებში განვითაჲების ჰეიომღების ეხოში მონაყველობა ჲეგელიღება ფიყოჲიომების სისეემის (ფოყოეჲეყვეტოეჲი) და ფიყოჰიომების (სასიგნალო საშეაღება) შემეჲობით. ასე, ჲომ ეხთი და იმავე ჲეგომის მყენაჲეების ვეგეტაყიეჲი აქოეჲობა მსგავსია. ფესვები, ჲომოეჲე წესი, ზეღას იწყებენ ყოიყების ამოსვლაღე და ეს ჰიოყესი გვიან შემოდგომაღე გეჲეღება. იგი დამოყღებელია ნიადაგის ტემპეჲეაჲეაზე, წყლის მაჲაგსა და მასში სავები ნვთოეჲეებების განწილებაზე.

ეხოჰიყებას და სუბეხოჰიყებში ტემპეჲეაჲეის ან ნაღეჲების მციეღე მომატებაზეჲე ეი მყენაჲეები ჲეგაეიებენ აქოეჲი ზეღით ან განვითაჲების სხვა ჰიოყესის გააკეჲობით. თვით შედმივად ტენიან ეხოჰიყებშიყ ეი მაჲადმწავნე ხეების მხოლოდ 20% იზეღება შედმივად, დანაჲენისთვის დამახასიათებელია განვითაჲების ჰაჲეები. მიუხედავად იმისა, ჲომ ეხოჰიყელი ყეეები მაჲადმწავნეა, აქ გვხვდება ფოთოღმყენი ხეებიყ. უმეგესად ხეები, ან მათი ცაღეეელი ლეიოეი თავიდან იფოთლებიან ჲამეენიმე დღის განმავლობაში. მაჲად ტენიან ეხოჰიყებში წლის განმავლობაში ზეღის ჰეიომღები ეხთზე მეტეა და ეხთი ჰომეღაყიის ფაჲეღებში (ზოგჯეჲი ეი ეხთი იწიღიღის ფაჲეღებში) ზეღის ჰიოყესი საემაღდ ხშირად ეხთეჲოღად აჲ მიმღენაჲობს. ასეთი წყვეტილი ზეღისა და ამონაყაჲის ჰეიომღელი განვითაჲების შემეჲობით, მყენაჲე თავიდან იცილებს სეყიადიწიეებელი მწეეების ან ჰაჲიზიყების გამი ფოთლების მთლიანად დაჲაჲგვის საშიმეოებას.

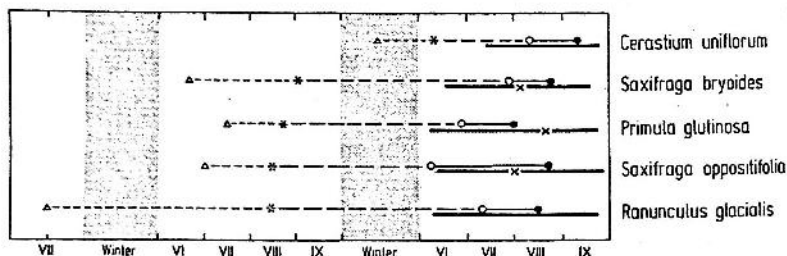


ნახ. 5.16 წლის განმავლობაში ლიხობისა და ფესვების ზედა ცენტრალური უჯრედის სხვადასხვა ბე მცენახეში (Hoffmann, 1972)

5.3.1.3 ჩვეულებრივი სიხეობები

ჩვეულებრივი მცენახე ყვავილობის ფაზამდე მიღწევს, ჰეჩომდე ვეგეტაციის ზღვის ჰორიზონტს ემატება ჩვეულებრივი ცივი. მცენახის ტიპის მიხედვით ვეგეტაციის ზღვა და ჩვეულებრივი ცივი მიმდინარეობს ერთნაირად, ან ერთი მუხის შემდეგ. ერთნაირად ეს ჰორიზონტი მიმდინარეობს ერთნაირად და ბევრ შემთხვევაში ზღვის ჰორიზონტს მცენახეში. მშხად ჩვეულებრივი, ადგილზე საშუალო და მაღალი განედებზე გავრცელებული მცენახეებისათვის დამახასიათებელია ყვავილობისა და ნაყოფმსხმოაზობის მოწვევლობა ვეგეტაციის ზღვასთან. ასეთი ქვედა შეინიშნება ადგილზე, სპირულებშიც. მიწიდან ხორბუცი ბადახედა და ბოლოებში ვეგეტაციის და ჩვეულებრივი ფაზების მოწვევლობა გახად ახსნამოყვითლი.

მშხად სპირუცი და სუბსპირუცი ჩვეულებრივი ახლებობენ მცენახეები, ჩვეულებრივი ყვავილებს ივითახებენ ფოთოლცვენის შემდეგ, ე.ი. მაშინ, როცა ლიხობი ეფოთოლდ ჩრება. ამის მაგალითებია: *Erythrina*-ს, *Bombax*-ის, *Tabebuia*-ს და *Caesalpinaceae*-ს მხავალი სახეობა. თუ ქვედა დიფიცილური ფოთიანი ყვავილები შემდეგ მოსვენების ჰეჩომდე ჩრებიან, მაშინ საქმე გვაქვს ადგილმყოფილი ტიპის მცენახესთან. აქაც ყვავილები ვითახებთან მიშვედ ლიხობე, შეფოთვამდე. ამ ტიპს ეკუთვნის ზომიერი სახეობის ბევრი ფოთოლცვენი ბე მცენახე, ხეხილი და ენეჩიოვანი ბუჩებები. ადგილზე გაზაფხულის ეფემეჩომდე (სხვადასხვა *Ranunculaceae* და *Liliaceae*) იზამთიებენ გამლისთვის შხა საყვავილი ყვავილებით. ისინი ნაყოფების განვითარებისათვის იყენებენ ზამთრის ბოლოსა და ხეების სხე შეფოთვამდე ახლებელ მოყვად ჰეჩომდე. აქტივისა და მაღალი მთის უამხავი ბადახეობანი მცენახე თოვლის დადნობისთანავე ხსნის წინა წელს ჰეჩომდე ყვავილებს (ნახ. 5.17). ასეთი სეზონები ხელს უწყობს ნაყოფების ძომოდ განვითარებას და საშხავო ნივთიერებების სწხად დაგროვებას ხანმოყვად ვეგეტაციის ჰეჩომდე.



ნახ. 5.17 ცენჭალეი ატების (2600-3200 მ სიმაღლეზე) ბალიშა და ხობჯელი სასიცოცხლო ფოხმის მცენარეებში ყვავილის კვირების ფოხმობა და ყვავილობა (Moser & Zachuber cit. Larcher (1980) მიხედვით)

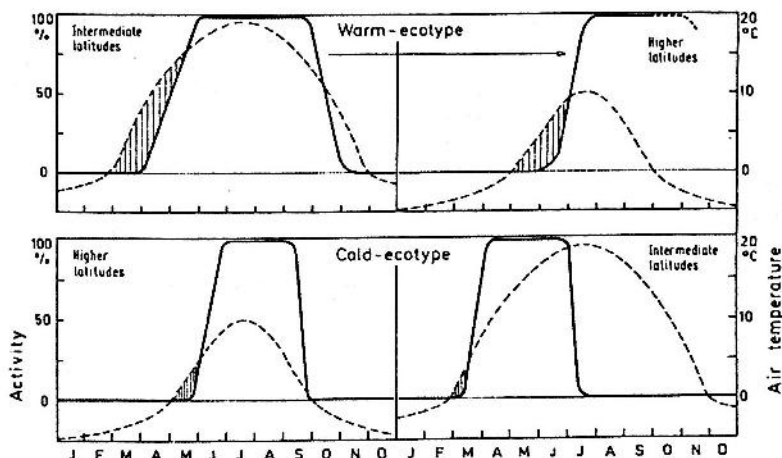
5.3.2 ვებატაციონა და ჯიომბის ხიბმის სინჯიონიზიზიზიზი

ვებატაციონი აქციონის ეხში მიმდინაჟიობა დამოკიდებულია ამა თუ იმ ჰაბიტატში ხელსაყერი ჰეიომის ხანგეხიციობაზე. ეხიციობა და სუბეხიციობი სავებატაციონი ჰეიომი იზღუდება მშიად ჰეიომებში წყლის მზახი დეფიციტის გამო. ზომიხი სახეყელსა და ცოვ კლიმატეხი ზომებში მცენარეების სავებატაციონი ჰეიომის სინჯიონიზიზიზიზიზიზიზიზიზი სუზომეხი ცვალებადობასთან ხმეციონდება წლიეხი ფოტო- და თეხიომჰეიომიზიზიზი საშუალებით. საყმაოდ ხშირად განათებულობის ცვილიება გვევილინაბა ამა თუ იმ ჰეიომის დამთავეხიზისა თუ დანეების მამოძიავებელ ძალად, ხასაც, აგეუთვე, ხელს უწყობს ტემპეიაციონის ცვილიება.

მე-40 განედზე მთელი სავებატაციონი ჰეიომის განმავლობაში დღეები ღამეზე გეძელია. 50⁰-დან ეს მოვილინა კიდევ უეხი ძლიეხება (იხ. ნახ. 1.43). მცენარეუთ სახეობები, ხომელთს გენოტიპეხი ცენეხი მალალი და საშუალო განეებიზი ახის ხანომდგენილი, სწოხე ამ მოვილინას ახიან შეგეუბენი, ამონაყახისა და ყვავილობის ჰეიომის მხიივ იხინი, უმეცესნიად, გეძელი დღის მოყვახელებია, ხოლო ვებატაციონი ზეის ხიგეციობის მიხედვით - მოყვ დღისა. ცნობილია აგეუთვე, განსხვავება ეეოტიპების შიხის: სუბაქციეხი სანომომობის ნაძებში კეიონიზიციონი ყლიეხის ჩასახვა (და სიგეძემი ზეის დამთავეხება) იწყება მაშინ, ხმდე საყ დღის ხანგეხიციობა გადააჭახებებს ეიციონეხი ზღვახის - 20 სთ (შუა ეეოტიპი სანომომობის ნაძებში ეს ზღვახი 14 სთ-ს ელია) [49]; ჩეიციონეხი ამეიციონეხი, *Liquidambar styraciflua*-ს ჩეიციონეხის ხიგეციობეხი ფოტოეეიციონეხი უეხი მოყვ სავებატაციონი ჰეიომის ახიან შეგეუბენი, ვიეხე სამეხიციონის [275]. მახეციონი ეეიციონეხი ვებატაციონი (ჰეიციონეხი) გამიხავების გადახთვა ეეიციონეხი (ყვავილიზი) ეეიციონეხი დღის ხანგეხიციობის ცვილიებისა და ტემპეიაციონის მეშვეობით; სამეხიციონეხი ვეიციონეხი ჩეიციონეხის ეეიციონეხი გეეიციონეხი მეშვეობეხი დღის ხანგეხიციობაში მიაველიზიან ვებატაციონეხი და მხოლოდ მოგვიანებით ივითახეუენ მციეიციონეხი ყვავილიზის; ჩეიციონეხის ვეიციონეხი ეეიციონეხი, აეხე ყვავილიზი და ვებატაციონეხი ივითახეუენ მიაველიზიან [229].

ყუადე შეგეუბელი მცენარეები გვიან გამოიციონეხენ ყლიეხებს და ძალიან წელი განვითახეუენდენ, ხის გამოყ ზამთხის ჰიევილი ყინეებისაგან დავიანდებოდ

ნენ, ან პიოქით – ძლიერ სწრაფი განვითარების გამო სავსეა ცივი სეზონის სხელოვანი ვეი გამოიყენებდნენ (ნახ. 5.18). აქედან გამომდინარე, ვეგეტაციონისა და ელიმაციის რეგულაციის სინქრონიზაციის ახასხებობა ახის მცენარეთა გავრცელების უსთუთი შემზღადვი ფაქტორი, რომელიც ევოლუციის პიოცესში, შესაძლებელია, ეკოტიპებად დიფერენციების მეშვეობით იყოს გადაღებული.

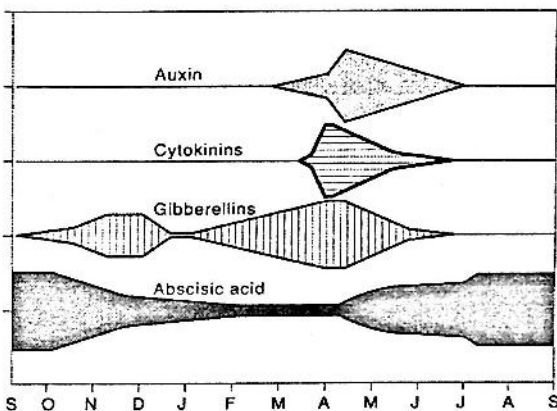


ნახ. 5.18 ხე მცენარეთა ხეივანა და ელიმაციის რეგულაციის სინქრონიზაცია. ნახაზის მახყუნა ნაწილი ასახავს ტემპერატურისა და ფიზიოლოგიური აქტივობის აქტივობის. სუბსტრატის მახყუნა ნაწილი უჩვენებს შესაბამისი ტემპერატურის დევიაციას (Bunning, 1953). მონაცემები დღის ხანგრძლივობისა და ტემპერატურის ზეგავლენის შესახებ ფიციოლოგიის ფოთლმცვენ ხე მცენარეებზე იხ. Heide (1993), მოდელი ბიოქიმიური და ზომიერი სხეულის ხე მცენარეთათვის იხ. Hanninen (1990)

5.3.3 მცენარის ანტიპობისა და სპორული ფაქტორის სპორული უსთუთის მართვა ხაზიონებაში

ხე მცენარეები ამინდის სეზონური ცვლებადობას ეგუბიან პიოცესების მდგომარეობის პიოცესული ცვლილების, მეტაბოლიზმის აქტივობის შეცვლის, განვითარების და ხეის სტრუქტურის ცვლებადობის მეშვეობით (ნახ. 5.19).

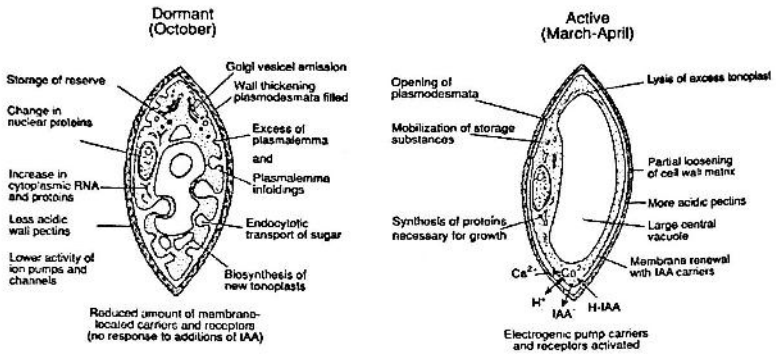
ზაფხულის ბოლოსთვის ფოთლების ყენებთან ჩანსახება გევიდითი ცილიტები. სანამ ფოთლები გაყვითლებას დაიწყებენ, ყვლა ცილიტი პიოცესების მეშვეობით გადაღის მოსვენების ფაზაში (ცილიტების რეგულაციის მოსვენება).



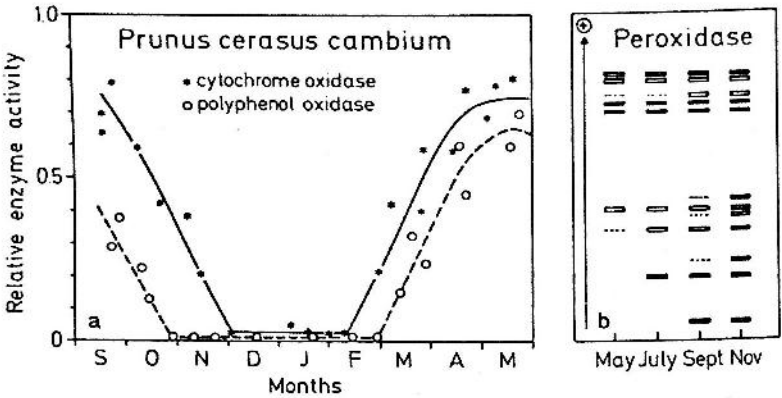
ნახ. 5.20 ზომიერი საჩუყლის ხეხილვან მცენარეებში ფიტოჰორმონების წლიური ციკლი (Luckwill et al. ციტირებული Seeley (1990) მიხედვით)

ვილი (უმეტეს შემთხვევაში, ყლორტები და მუხისტემა) და გამომწვევი ფაქტორი (უჩუქმნა იკუცადია, ჰორმონული უმოხინდაცია, გახეში ფაქტორები), განიხილვა მოსვენების პერიოდის მთავარი სხვადასხვა ფორმა და სტადია. ცივი მსვლელობის შემთხვევაში ეს პროცესი იწყება მოსვენების წინა პერიოდით, ხომლის გონაც დღეების ხანგრძლივობა მცირდება და ლამის ტემპერატურები (+5°C და ნაკლები) კლებლობს. საშუალო და ჩივილით განედებზე სხელი მოსვენების პერიოდი მიიღწევა ნოემბერსა და დეკემბერში (ნახ. 5.23). ამ დროისათვის თბილი ამინდების დადგომას ან შეუძლია მცენარის გამოყვანა მოსვენების ფაზიდან. იუნსტრუქციონის უკლოგიის ასპექტში მცენარის ამ თვისებას დიდი მნიშვნელობა აქვს; თუ ცივი ზამთრის მქონე ხეხილვებში, შუა ზამთარში თბილი ამინდის დადგომის დროს მცენარე გამოვა მოსვენების მდგომარეობიდან, იგი დაზიანდება შემდგომი ყინვების შედეგად.

ზამთრის მოსვენების პერიოდის გამოსვლისათვის ბევრი ხე მცენარე სჭიკდება გახვეული ხანგრძლივობის ცივი პერიოდი. უმეტეს შემთხვევაში 2-7°C-ის ფაზიკებში ტემპერატურა უნდა მოქმედებდეს მთავარი კრიტერიუმის განმარტობაში (მაგ., ნუშის სჭიკდება 5 კვირამდე, ვამლისა და მსხალს - 8 კვირამდე, ალბალს - 10 კვირამდე [210]). მოსვენების პერიოდის ბოლოს (მოსვენების შემდგომი პერიოდი) აქტივობის გაზივის გამომწვევი ფიტოჰორმონების (კვი GA და CK, ხლომ შემდეგ IES) უნსტრუქციონი მაკუცობს; გუნებისა და უნზომების გაქციუების შემდეგით იხდება ნივთიუებათა ცვლის ინტენსივობა; მობილიზება სახეუხევი ნივთიუებაები და მაკუცობს დაყივის უნაი. ხოგოხუ კი ყველა ეს მოსამაადებელი პროცესი დასხელება, ყლორტების განვითარება და სახითოდ, ზილის პროცესი შეიძლება შეიზღუდოს მხოლოდ ახაბელსაყელი გახეში ფაქტორების, განსაყუთების ტემპერატურის, მიუი. დღეების ხანგრძლივობის და ტემპერატურის მომატება ბიძგს აძლევს აქტივი ზიდა-განვითარების პროცესების დაწყებას. საშუალო განედებზე მცენარეების სხელი მოსვენების პერიოდი თავდება ზამთრის ბუნაობის დადგომისას, ამ მომენტისა და მცენარის განვითარებაზე მოქმედებს ამინდის მიმდინარეობა.

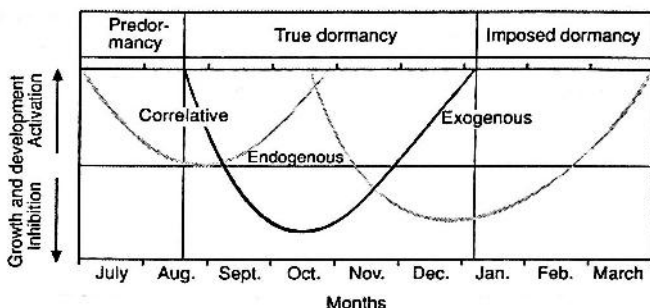


ნახ. 5.21 ზომიერი სახეობის მუხის მცენარეებში აქტიური და მოსვენების მდგომარეობაში მყოფ კამბიუმის უჯრედებს შორის ახსნადი ცილოლოგიური განსხვავება (Lachaud, 1989)



ნახ. 5.22a,ბ ენზიმების აქტივობა მცენარეთა აქტიური ფაზიდან მოსვენების სტადიაში გადასვლის დროს. a ცილოლოგიკული და პოლიფენოლიკული ფაზის დროს აქტივობა ავტობიოლოგიკული მუხის მცენარეებში, ზამთარში და გაზაფხულზე (Meyer, 1968); b ნაძვის მცენარეებში პერიოდიკული ფაზის სეზონური ცვლილებები (Esterbauer et al., 1978)

მოსვენების პერიოდი დამახასიათებელია აგურით, ზოგიერთი ბადახობიანი მცენარისათვის, განსაკუთრებით გოგირითებისთვის, ხომლებშიც ზამთარის მოსვენების პერიოდი გძლედა მხავალი უვიხის განმავლობაში. მხავალ გოგირის უსაჭიროება სიცივის გახვეული პერიოდი, ხის შემდეგადაც ისინი გამოდინან მოს-



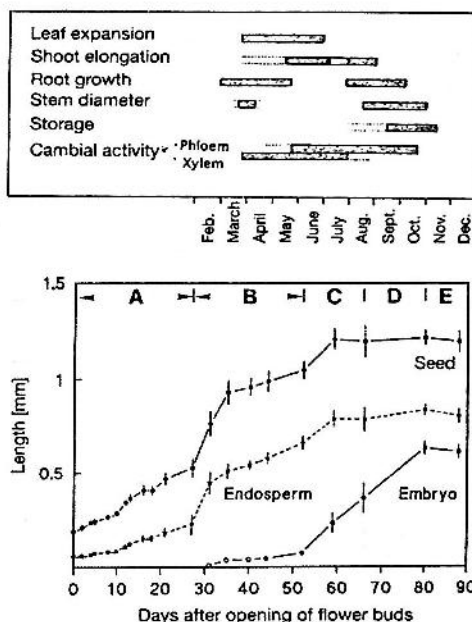
ნახ. 5.23 ზომიერი სახეობის ხეობების მუქიან მცენარეებში მოსვენების ფაზის სეზონური გამოხატულება (Saure, 1985). მოსვენების ფაზის კლასიფიკაციის (პაჩა, ენდო- და ექსომოსვენების ფაზები) შესახებ იხ. Lang et al. (1987)

ვენების მდგომარეობიდან. მთავარწიან ნიჰიდალხებში და მახვილოვნებში მოსვენების პერიოდს იწვევს ახა ენდოგენური და ექსოგენური მიზეზები, ახამდე ძლიერი სიცოცხლის გაღვენა, ხაც უმეტესად გამოიხატება ხეღის მუქეხებში (განვითახების ეტიოლოგიური მუქეხება). ხოგოხც კი გაჩემოს ტემპეხატეხა მოიმატებს, ეს მცენარეები ისეუ აქტიუღებთან.

5.3.4 ფეროლოგია: მცენარის განვითარება, ხომოხს ანიღენსა და ანიმახის სვილიზის იღენიანბოიი

მცენარის განვითარების ფაზების დანყება და ხანგედიოგობა დამოკიღებელია ანიღენის მიღინახეობახე, ხომილიც წლიდან წლამღ ისვიღება. უკვე დიღი ხნის წინ, ბუნებასთან დაკავშირებული ადამიანი აყიღებოღა და იყენებდა მცენარეოთა ქვევის ისეთ ფეროლოგიუი სვილიებებს, ხოგოიიყაა შეფოთღვა, ყვავიღობა და ფოთღების გაყიღებება. გღენის ბუვიი წეს-ჩვეუღება მჭიღხოღ აიის დაკავშირებული ანიღენის მიღინახეობასა და მცენარეუღობას მოიის ახებელი კავშიიის სოღნასთან. უკვე 2000 წელიღ მუკი ხნის წინათ ჩინეთში ახებობღა ფეროლოგიუიი კალიღდახი; ჩკ. წ.-ის 705 წლიდან კოიოიში (იპპონია) ფიქსიღებოღა აღებღის აყვავებღის გიი; 1736 წლიდან იწღისში გიოვებოღა ფეროლოგიუიი მონაცემები [136]. ძვიღი ფეროლოგიუიი დაკვირვებები სელ უფიო მუკ მნიშვიღობას იღენ თანამეღხოვე კლიმატოლოგიუი გამოყვიღვებში.

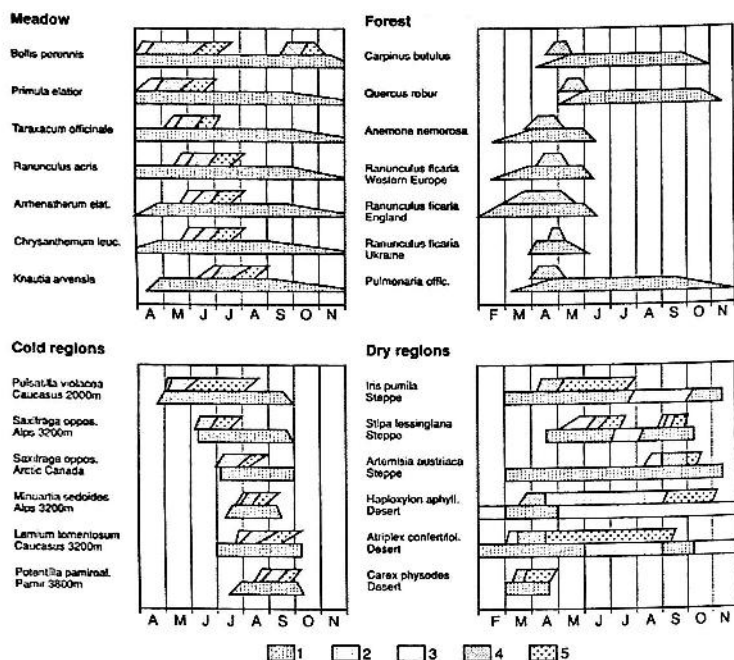
კოიღდაციუიღა ასახელი ფეროლოგია დაკავშირებს გამოყენებოიო ბოკანიყისა და მუკოიოლოგიის იწგეხესებღის სფეხომი ახებუღ საკოთხებს. იგი უყიღნობა მცენარეოთა განვითარების სვიღში ახებუღ მესამჩწეუ სასიოყსებღ სვილიებებს და იკვიღვს მათ სტატისტიკუი კავშიის კლიმატუი ფაქტიოებთან, ხოგოხც ჩანს, ასეთი კოიღდაციუები ახებობს მბოლოღ ზოგოიით ხეობრებში.



ნახ. 5.25 მცენარეთა ზედა-განვითარების პიკეტაჟში ჩართული მუქანობების გრძობა განაწილება. ზედა ნახაზი: ზომიერი სახეობის ხეობის ზეგონა და დაჯიშვების პიკეტაჟები (Wardlaw, 1990); ქვედა ნახაზი: აჩქარებული და მალეღობის ბალია მცენარეში (*Saxifraga oppositifolia*) თესვის განვითარება: A ზოგონის სადგომი; B ახალი ემბრიონული განვითარების და ენდოსპერმის სწრაფი ზეგონის სადგომი; C ემბრიონის ფორმირება, ენდოსპერმის საბოლოო ჩამოყალიბება; D ემბრიონული უჯრედების ჩამოყალიბება (Wagner & Teng, 1993)

სპერმების (ნახ. 5.26) მუშაობით. იგი მასშტაბის მოვლენები, ხომოხიყა ფოთლების განვითარება, თესვის მომწიფება, ან ფოთლების თესვის მუცლა, შეიძლება განისაზღვროს აქოფორმაციადალების საშუალებით (ფორმების თესვის მიხედვით). ამის შედეგად, ექონარეი ფენოლოგიური მოვლენების სივრცელი პაზა-მეტები შეიძლება დატანილი იქნეს იქნაზე (ნახ. 5.27), ან გამოისახოს სიმაღლის პიკეტაჟის (ნახ. 5.28) სახით.

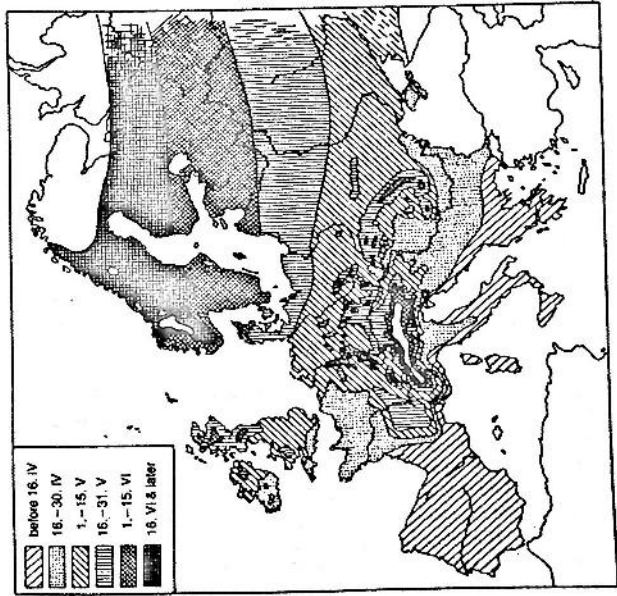
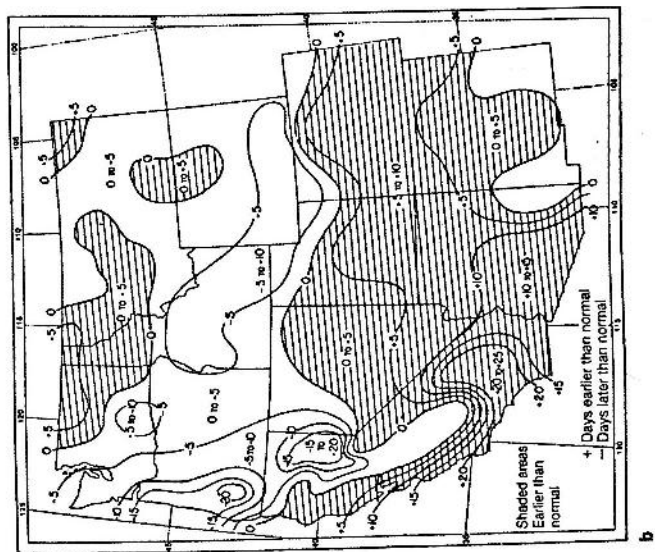
ფენოლოგიის მიმდინარეობა ზომიერი სახეობაში. წლის პიკეტაჟი ნახევარში ფენოლოგიის დაწყება სწრაფ და მოყოლებულია სპეციფიკური ზღვიური ტემპერატურის გადაღებაზე. ამის დადგენა შეიძლება ჰაბიტატში ტემპერატურების განაწილებისა და ფენოლოგიური ვადის შედარების საშუალებით. ექვიტებისა და ფოთლების გამლა, ხე მცენარეებისა და ბუჩქების ყვავილობის დაწყება და თესვის მიწაზე ჩამოყვანა შესაძლებელია მხოლოდ მაშინ, ხმელსაყ ჰაერის და ნიდაგის ტემპერატურები საბოლოო გადაღებავენ ზღვიურ მნიშვნელობებს. ზოგადად, ექვიტების გახს-



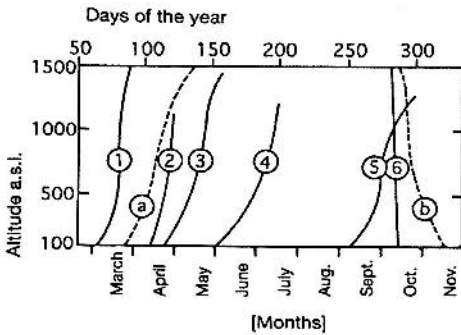
ნახ. 5.26 ფენოლოგიური ციკლები: მდელოს მცენარეების (პოლნეთი); მუხნახი ცის ხეებისა და ნახიბალების (ჩიკ. გემინა. ინგლისი, ესეთი) და ისეთი ხეობების, სადაც სავგადასოვო პირობი შეზღუდულია სიცილით (მაღალთა, აჩეთა), ან გავლით (სეკი, უდაბნი) (Salisbury, 1916; Schennikow, 1932; Ellenberg, 1939; Shteshenko, 1969; Jankowska, ციკ. Lieth (1970) mixedvi; Ackerman & Bamberg, ციკ. Lieth (1974) მიხედვით; Shalyt, ციკ. Beideman (1974) მიხედვით; Michelson & Tugyzhev, ციკ. Voznesenskii (1977) მიხედვით; Moser et al., 1977; Svodova, 1977; Nakhtrishvili & Gantsemidze, 1984; Borissova, ციკ. Walter & Breckle (1986) მიხედვით)

ნისა და ყვავილობის დანების ზღვილი ტემპერატურა 6-10°C-ის ფაჩებშია; ახიმოყვავილი და მალადმთის მცენარეებში იგი უფრო მაღალია - 0-6°C; გვიან-მოყვავილი მცენარეებში იგი უფრო მაღალი - 10-15°C. აღვის ხე, ახი და ზოგო-ხითი ნიწოვანი ამას ახმცილებენ 0°C-ზე ოდნავ მაღალ ტემპერატურაზე [213]. ყლიტების ამოყი და ყვავილობა შეიძლება დაიწყოს ხელსაყერი ტემპერატურაზე მხოლოდ მაშინ, იმდესაც მოსაზრადებელი ფაზა გავლილია, ე.ი. მცენარე უკვე გამოლოვიბულია (გამოსულია ზამთისის მოსვენების მდგომარეობიდან).

წლის შემოი ნახევაში ახსებელი ფენოლოგიური ვადები, ხომოცაა ნაყოფების მომნიება, ფოთლების გაყვითლება, ფოთოლცვენა და მოსავლის აღების დრო, უპიხვედეს ყოვლისა, დამოკიდებული ახიან იმ გახემო ფაქტორებზე, ხომ-ლებიყ ანელებენ, ან ზოდავენ მომნიებებისა და დაბეების პიროცებს. ამ შემ-



5.27.ა,ბ უკონის და ჩე. ატიის ნაწილის ფეზოლოგიური ხუეები (Iline, 1905; Caprio et al., 1974; Schnelle, 1986)



ნახ. 5.28 ავსტრიის ალპებში სიმაღლით გამოწვეული კლიმატის გავლენა ფენოლოგიურ მონაცემებზე (ნახ. ადგილზე ნახ. 1.37) (ცფიხებით აღნიშნულია სხვადასხვა მცენარეები). ფენოლოგიურ მონაცემებში მნიშვნელოვანი სხვაობა სიმაღლის ზედსართან ვითარ მიუთითებს მასზე, ხშირ შემთხვევაში ან ამ შემთხვევაში თამაშობს განმასწავლებელ როლს, მაშინ, როცა უნიშვნელო ფენოლოგიური სხვაობებისას დომინანტი ეკოლოგიური ფაქტორია ფოტოპერიოდი (Roller, 1963)

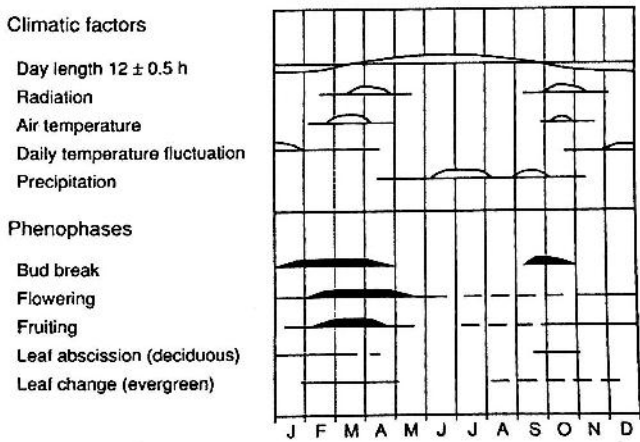
თხევამის ტემპერატურას ედი მნიშვნელობა აქვს, უპირობოდ, ხოლოც ნივთიერებათა ჰომოქიმიის ხელშეწყობს. ამ დროს გადაწყვეტილი მნიშვნელობა აქვს ანაზღვი ტემპერატურებს, ანაზღვი ტემპერატურათა ჯამს, ე.ი. ტემპერატურის ინტეგრალს დროის მონაკვეთში, რომლის დროსაც აღნიშნულია ხელსაყრელი ტემპერატურები. გადაწყვეტილი მნიშვნელობა აქვს ისეთ ფაქტორებსაც, რომლებიც: საკვები ნივთიერებებისა და წყლის მარაგი, ფოტოპერიოდის გავლენა ყვავილობასა და ფოტოსინთეზზე და ზამთრის მოსვენების პერიოდის დაწყება. სხვადასხვა სახეობაში ფოტოსინთეზის დაწყება და ცვენა მზადდება დროს ხანგრძლივობის შემცირებით (მაგ., ახალი, ადრის ხე, კიბიფი, ნიფიფი, მუხა, ნაქიჩხალი). ფენოლოგიური კლასიფიკაციის ეს ბოლო ფაზები თავს იჩენენ მაშინ, როცა უკიდურესი ტემპერატურები დაეცემა 5-10°C-მდე.

ფენოლოგიური პერიოდები კლიმატისა და სუბკლიმატში. ფენოლოგიური პერიოდები ამ რეგიონებში შეინიშნება იმ ადგილებში, სადაც ახლდობს პერიოდული ნალექები და გვარჯა. წვიმის პერიოდი ახის ვეგეტაციის დროს ძირითადი მონაკვეთი. გვარჯისას მარცვლოვანი და სხვა ბალახოვანი მცენარეები ქვნიება; ფოტოსინთეზი ხეებს ცვივა ფოტოსინთეზი; მარცვლოვანი ხეები გვარჯის პერიოდის პირობებში ნახევარწლით ანუ გვარჯის ფოტოსინთეზის უმცირესობას.

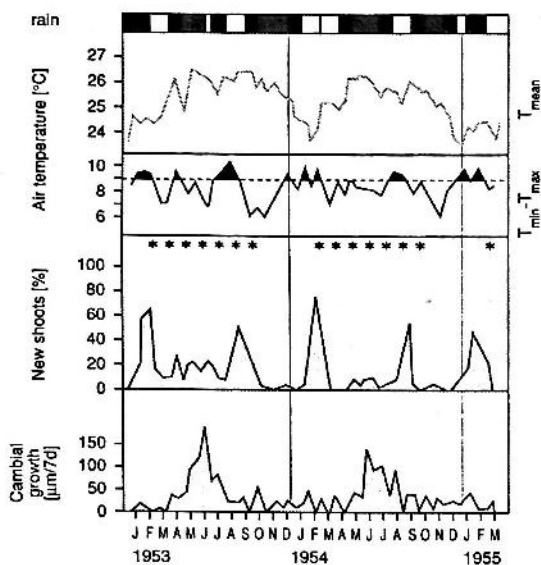
წვიმიან კლიმატულ რეგიონებში ფენოლოგიური ასპექტები შეინიშნება მთელი წლის განმავლობაში, თუმცა ეს ასპექტები ახ ახის ისე თვარდისაყვამი, რომელიც მკვეთრი სეზონური კლიმატის მქონე რეგიონებში. კლიმატური ფაქტორები იყვლება თვით უკუკუთხედი ზონაშიც (ნახ. 5.29). კლიმატების ზოგიერთ რეგიონში ფენოლოგიური ფაზების ცვილება ნაკლებად შესამჩნევია, ხოლო ზოგიერთში - მკვეთრად გამოხატული. ნალექებით მდიდარ უკუკუთხედი ზონაში გვარჯის პერიოდებს შეიძლება ადგილი ჰქონდეს საკმაოდ ხელსაყრელად. მიუხედავად იმისა, რომ ასეთ რეგიონებში თვის საშუალო ტემპერატურა საკმაოდ სტაბილურია, მისი დღე-ღამეობის მუხეობა ზოგჯერ მნიშვნელოვანია. მცენარეთა განვითარებაზე მოქმედებს

ებს წლის განმავლობაში დღის ჯდება-მაკების ფიხად უმნიშვნელო ცვლილებაც კი, ვინაიდან ამ ჰეგომონების მცენახეები ფოტოპეიოლოგიაში საკმაოდ მგძმობიარენი ახიან.

ტენიანი ტომიკების მახადმწვანე ტყეებში ფენოლოგიური ჰომოცელების დადგენა შესაძლებელია მხოლოდ სტატისტიკურად, ე.ი. ხომესაც ისინი შეიმჩნევა სახეობებისა და ინდივიდების დიდ ზომებში. განვითარების ჰომოცელების კლასიფიკაციას ტომიკულ ხე მცენახეებში, ხომოხე წესი, ადგილი აქვს *კვირმოქციების* ტომს, ე.ი. წელიწადში ორჯეი (ნახ. 5.30). ფოთოლცვენა ტომიკულ ტყეებში შეიმჩნება მთელი წლის განმავლობაში და ძლიერდება ნიადგის გამომშობისას და დღის ხანგრძლივობის შემცირებისას. ყვავილობის პეიოლოგიის მიხედვით მცენახეები შეიძლება დაიყოს *მახადმყვავილე* (მაგ., *Hibiscus, Heliconia, Cocos, Carica papaya*), წლის სხვადსხვა ტომს *მყვავილე* (მაგ., *Cassia fistula, Spathodea, Lagerstroemia*), *კვირმოქციად მყვავილე* (მაგ., *Dendrobium*-ს სახეობები) და *მახადწინან ინტეხვადებში მყვავილე* (მაგ., ბამბეკი) სახეობებად. ტომიკული ტყეებისთვის დამახასიათებელია ყვავილობის დიდიხადი პეიოლოგის ახსებობა. ახსებობს წებისმიერი ტომს მყვავილე ხეები. ხომო ქოთი სახეობის თე ინდივიდის (და ზოგჯეი ქოთი ინდივიდის სხვადსხვა ტომების) ფახგლებში ყვავილობა ახ მიმდინარეობს თანახად. სეზონური ყვავილობა თავდაპირველად აღინიშნება იმ ჰეგომონებში, სადაც გვადვას ჰეგელაჟი ხასიათი აქვს. ასეთ ჰეგომონებში ზოგიერთ ხე მცენახეს გაანია ყვავილობის პეიოლოგიური ინდივიდი [4]. ტომიკულ ტყეებში მნიშეუ ნაყოფებს შეიძლება შევხვდეთ მთელი წლის განმავლობაში (ნახ. 5.31).

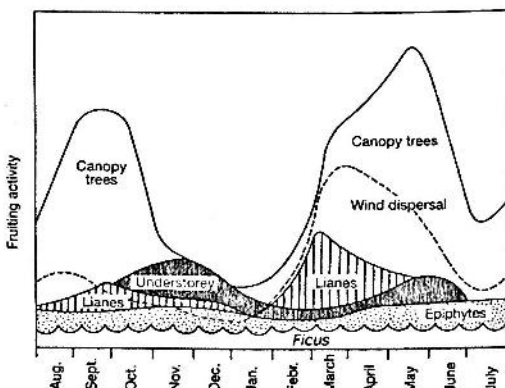


ნახ. 5.29 განაში (6°N) მახადმწვანე ტომიკული ტყის ხე მცენახეთა სეზონური განვითარების პეიოლოგია და კლიმატური ფაქტორების წლიური ცვლილებები (Longman & Jenik, 1987). უეცარი წვიმებისა და მოხვედის გავლენა მზიანი ტომიკული ტყის ხე მცენახეთა კვირებზე იხ. Borchert (1994)



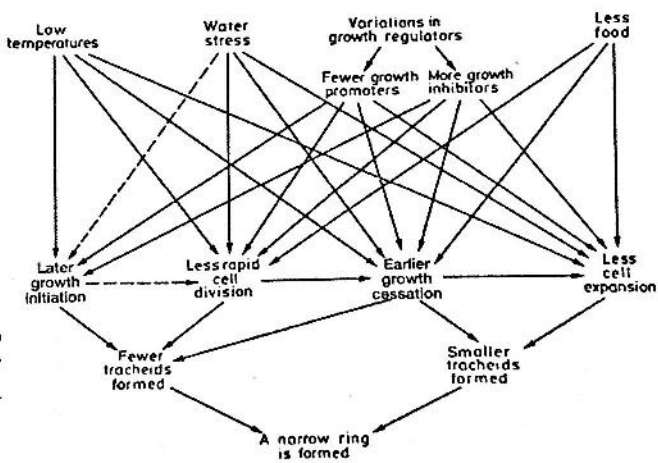
ნახ. 5.30 ყოვალ-ჩიკაში ($10^{\circ}N$) ვაიას ხეში ვამბიარევი ზეიხის და ყვავილობის დამოყიდებელმა პაიხის გემუიარეუსზე და ნაღებზე (Alvin, 1964). ტენიანი სიხშირევი ტყის ხე მცენარეთა ვამბიარევი ზეიხის დენეხიშეიხით მონიყიხინგის მონაყებები იხ. Bethel (1990)

ნახ. 5.31 პანამის სუმიხიგეო ფოტოლოვან ტყეში სხვადსხვა სახიყიყელო ფოხმის მცენარეთა ნაყიდმსმონიყიხის სუხონიყი თავისებუბანი (Howe & Westley, 1986), სხვა მონაყებები იხ. Jordano (1992)

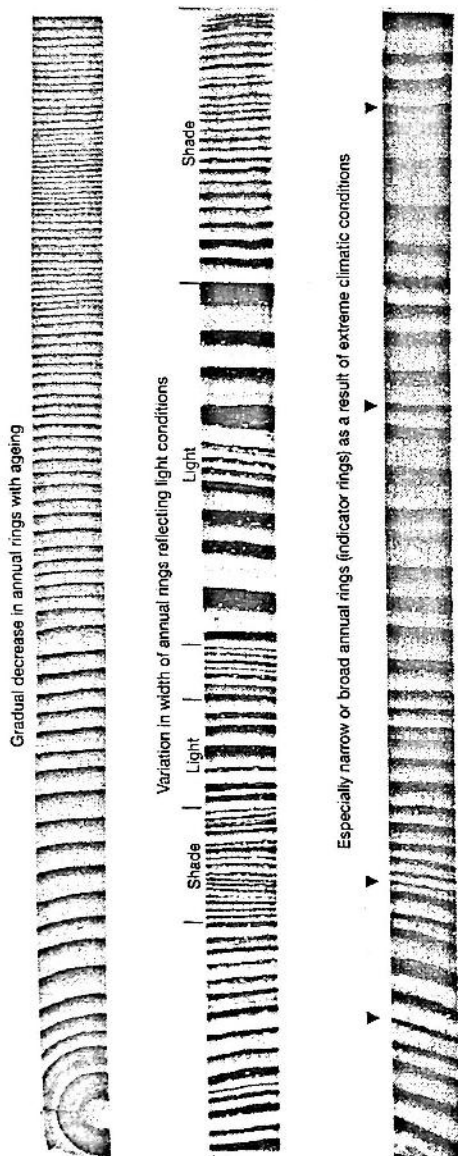


5.3.4.2 ენდოქონომორფი: წლიური ხომლიანის ფენომორფი და ხი- ბანის სპორი

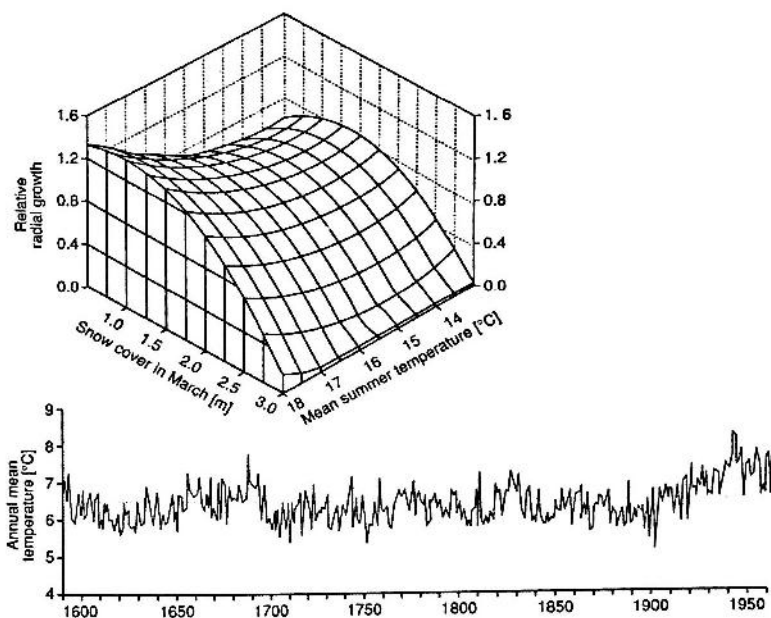
წლიური ხომლიანის ანალიზური ენდოქონომორფი (წლიური ხომლიანის ფენომორფი) წარმოადგენს ფენომორფის ხომლიანის მეთოდს, რომელიც აჯობებულია მთავარი სპორის გადსაქმედებად. წამოიღო აქტივობის ხანგრძლივობა და დიფერენციალის ხეობი, ე.ი. მუქის მუქების აქტიური ან გვიანი ჰომოციური დამოკიდებულება გახიმი ფაქტორებზე. ზოგადად, აქტიური მუქის მუქებას ხელს უწყობს ის გახიმი ფაქტორები, რომლებიც ხელსაყვარელია, აქტიური, სიგნალიზაციის და ამონაყარის განვითარებისათვის. ამიტომ, აქტიური მუქიანი ასახავს წინა წლის ყვების ხეობის თავისებულებებს და აქტიური გაზაფხულზე ახლებელი ხელის ჰომობებს. ყვებაფი, ხაც ანებებს მცენარის სხეულის ზედას და ხელს უწყობს ფოთლის დაბეჭების ჰომოციურის გაღმავლებას, ასახება გვიანი მუქის ელემენტების დიფერენციალში (ნახ. 5.32). წლიური ხომლის სიგნალიზაციის, გვიანი მუქის უხედეების ელემენტის სიხვე და სიმჭიდროვე ასახავს ასიმეტრიული მომხატების დონეს. განათებულობა, კომპლექსურობა, სპორები ნოვოციულებით უხედეურობა, წყლით მომხატება და ყვება შესაძლო ასახელებული ჰომობა (პასპორების შემოსევა, ცხოველების მიერ მცენარის ნაწილების შექმნა, გვარა, ნიდაგის დატყვანა, სიხვე და ყვება) ახდენენ ჰომობის ან ასიმეტრიული გავლენას წლიური ხომლის სიგნალიზაციის და მის ჩამოყალიბებაზე (ნახ. 5.33). ხომლიანს გამოსაყვარელი მცენარის ხელის მომდინარეობა და წამოიღო აქტივობის თავისებულებანი ზუსტად ახის ცნობილი, ასეთი ინფორმაციის წლიური ხომლიანი წარმოადგენენ წინა წლებში ხელის მამოხატებელი ძალების ცვლილების უხედევი აქტივობის; ისინი გამოდგებიან აქტიური ამ წლებში ახლებელი ელემენტური მდგომარეობის, თუ მისი უსტრუქტურული გამოვლინების მაჩვენებლებად (ნახ. 5.34).



ნახ. 5.32 წლიური ხომლიანის ხელის, ენდოქონომორფი და გახიმი ფაქტორების უხედევი უხედეობანი (Fritts, 1976)



ნახ. 5.33 წინკვან ხეებში წლიური ხეობის სიგანის ცვაზი უვლილბანი მუწახის განყოფილებას და ბაქემ ფაქტობთან კავშიში (Schweingruber, 1983; Schweingruber et al., 1983)



ნახ. 5.34 კანადის მთებში ცის ზედა საზღვარზე მოხაზე *Tsuga mertensiana*-ს წლიური ზრდის მუხრავლის საფუძველზე საშუალო წლიური ტემპერატურების ჩვენსახეუქია (Graumlich & Brubaker, 1986)

6. მცენახები სტრესი მომთავრებაში

ეღამონის ყველა კუთხეში მცენახები განიცდიან მძავრი სახედასხვა ახსენსაყელი ფაქტორის გავლენას, იაც მათი ახელის შეზღუდვას იწვევს. ახსებობს ისეთი გლობალური ჰეგომონები (ჰომოიუსა გავლის ზონები, დამლაშებელი ნიადგონი ადგილები, ჰოლაყელი და მალაღმთის ზონები), სადაც ცხოვრებისათვის ხელსაყელი ჰიომონები მხოლოდ მცირე ეომის განმავლობაშია. ხმელეთის ეს მუათეხე ადამიანის სამუეხეო აყეკობა ისე ნახიმიათა, ჰომ ველი მცენახები გაძეებელი იქნენ, ან საყთომ განადგუენენ. იმ ადგილებშიც ეს, სადაც გაეომ ფაქტორები მუღმივად ხელსაყელია, მცენახელებობის ძლიერი განვითარების გამომ, მცენახეთა ესთი ნაწილი განიცდის ახსენსაყელი ჰიომონების გავლენას: ხეების მჭიეომ ვახვის ქვეშ განათებულობის ძლიერი ეფეიციტი ახსენსაყელია ქვეყნსათვის; კონყეხენცთა ფესვების ნიადგამი გაყეყელებისათვის ზოდაც ამ მხიივ სუსტ სახეობებსა და იწვივებს; ბიომანის მალაღი კონყენყათა ხელს უწყობს ჰახსიეებობსა და ფეკოფაგების გამხავლებას და სხვ.

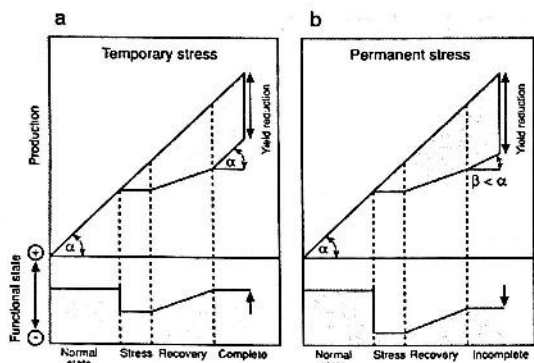
ყველა ის ფაქტორი, ჰომელიც მცენახისათვის ახსენსაყელია და გამონველია ჰაბიყატის თავისებუებობის ან ეომის გაყვეული ჰეიომღმი ახსებული ჰიომობით (ამავე ეომს, ახ ახის აყელიებელი, ჰომ იგი მცენახეს სასიყომხლო სამიომობას უქმნიენს), ზოგადად, იწოდება "სეხესელი ფაქტორად".

6.1 სტრესი: ეახლვევა და სინდრომი

6.1.1 ხან ნიშნავს სტრესი

სეხესის ეფეიციეობის უმეესობა ამ მოვლენას აღწეხს ჰომიყ სასიყომხლო მოყომიმიდან გადახხას, ჰომელიც, უპიხველეს ყოვლისა, იწვევს შეყეყვად ცვილებებს იწვივილის მიგანისაყლის ყველა ეონეზე, მაგხამ შეუძლია ისეთი ცვილებების გამონვევაყ, ჰომლებიც მიგანიზმში ყვალს კოვებენ. იმ შემთხვევაშიც ეს, ჰომესაც სეხესელი მოვლენა ეომობითა, მისი უახყოფითი გავლენის ხანგაძლიეობის მაყებასთან ესთად მცენახის სასიყომხლო აყეკობა ელებულობს (ნახ. 6.1). მცენახის ადაჰყატის გაყვეული საზღვიების გადალხვის შემდეგ, გაყენეულად შეუმრეველი (ლატენტური) ხელმეშელი ფაქტორი იწვევს ქიონიყად დაავადებას, ან შეუყეყვად ცვილებებს.

სიყყვის ჰიედაჰიი მნიშველობით "სეხესი" ნიშნავს შეზღუდული ჰიომობის (ლათინეხა: Stringere), ან გასაჰიის, უბეეეებას (იწვილსეხი: Distress). ფიზიყამი ეს სიყყვა იწვილსეხი ენახე ნიშნავს სხეულის იმ შინაგან დაძაბულობას, ჰომელიც ნახიომეშენება მასზე სხვა სხეულის მხიდან ძალის მიყენების შემთხვევაში. ამ მოქმედების მიეი გამონვეული სხეულის განეევაღობა (სიგაძეების ფაეომობითი სხვაობა) აღიწმენება ჰომიყ Strin. დაძაბულობასა და განეევაღობას შიხის



ნახ. 6.1a,b გაჩეობს სტესული ფაქტორების გავლენა მენახის ჰომოგენეობაზე. a ხანმოკლე სტესი; b პეიმანეული სტესი.

შეფახება (ე.ი. ელასტიულობის მოდელი) და გადასვლა ელასტიუიდან (შეჯევალიდან) პლასტიუი (შეჯევალი) დეფორმირებადობაში ახის მატეიის თვისება. საემაოდ ხშირად გამოთქმების ნყვილი – Stress-Strain ამ გაგებით გამოიყენება ბოლოგიაში [272].

მას შემდეგ, ხაც ტეიმინი "სტესი" იხმაიება ყველა მოვლენის მიმართ, ხმდე იო მღგანიზმის დაცვიოვას იწვევს, ფიზიკიდან აღბელი მისი ახის აღი იგულისხმება, ე.ი. მოვლენა და მის მიეი მენეაიუმი გამომწვეული მდგომარეობა "სტესის" სახით იქნა მიღებული საღაპაიყო ენაში. გაგებეობის თავიდან ასაცილებლად საჭიოხა ტეიმინის ახის ზესტად განმარტება: სტესული ფაქტორი (ან სტესისოი) ახის სტესის გამომწვევი მოვლენა, ხლო სტესული იუაქცია, და შესაბამისად, სტესული მდგომარეობა, ახის იუაქცია და შეგებეადობა (ადპტაცია), ხმდელი გამომწვევა სტესისიის მოქმედების შედეგად.

ბოლო ათწლეულებში ბოლოგიაში სტესის შესწავლა სეე უეიო დე მნიშვნელობას იძენს. სტესული მოვლენების შესწავლისას გამოიყენება ყვევის საემაოდ მხავადეფიოვანი გზები და საშუალებები. ქვემოთ აღწეიოთ ხმდეენიშე მათგანს. გამლიზიანებლის შესწავლისაეენ მიმართული ყვევის მეთოდი [140] მიიუნტეიბელია გალიზიანების გამომწვევას და მისი მოქმედების ობიექტს მოიის ახსებელ ეავშიებზე. სტესი განიბილება ხოგოიე მიმართული, ეონეიუბელი ფაქტორების მიეი გამომწვეული მოვლენა. ნინა პლანზე ნამონეულია სტესული ფაქტორის მოქმედების მექანიზმი. სანამ სტესული ფაქტორი შესაბამისი იუაქციის ადგილს – ჰოგოპლანზმას მიაღწევს, მისი აშლიბედა საგიძნობლად იცელება, ვინიდან მენეაიუებს გაარჩიათ მხავალი ბუფეიული მექანიზმი, ხმდელიე გაჩეობსა და უეიებს მოიის თეიმოღინამიეული ან ქიმიუი ნონანსოიობის დამყარებას ანელებენ, ან ამციიებენ ამა თუ იმ ფაქტორის გხადენესტ. თეით ჰოგოპლანზამიეე ეი ახსებობენ მექანიზმები, ხმდელების გამლიზიანებელ ფაქტორს ამეხეეებენ, ან სედაე თავიდან იცილებენ. თავდაევის ბუფეიული საშუალებანი ("Avoidance", ინგლისუად: თავიდან აცილება) შეიძლება შევადეხოთ ჰოგოპლანზმის ნინა-აღმდეგობის ენახს ("Tolerance", ინგლისუად: ტოლენსტელობა; მაგ., იბ. ნახ.

6.73). სტრესის მოქმედებისა და ჰუზისტენტულობის მომატების შესაბამისი ჰიპოცესების ანალიტიკური განხილვა საშუალებას იძლევა გამოვსაჩვენოთ ფაქტობრივ სტრესის სპეციფიკური მოქმედების უაქვები, რომლებსაც დიდი მნიშვნელობა აქვს მოლეკულური ბიოლოგიის, ენდოკრინოლოგიისა და გამოყენებითი ჰიბრემატოლოგიისათვის.

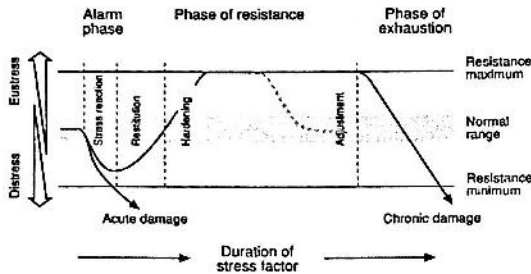
მეგომარეობის შესწავლისაკენ მიმართული კვლევის მეთოდი [219] სტრესულ სიტუაციას განიხილავს ჰომოციტ დინამიკის ჰიპოცესს, რომელიც მთელ მრგანოში მოიცავს – ამ დროს, სტრესორის მიერ გამოწვეული ჰუპოციტის გახდა შესწავლება სხვა, სტრესისთვის ახასპეციფიკური საკითხებზე. სტრესის მიერ გამოწვეული ჰუპოციტის თავისებულება გამოიხატება მცენახში ახსებელი მეგომარეობის შესაბამისად შეცვლამი (სტრესული სინდრომი), მაგამ ეს მეგომარეობა ეხება აგ-ჰუპოციტს, ჰიპოცესებს, რომლებიც უხევეველი მრგანოში საკითხ მეგადობას. ეს ჰიპოცესები მოქმედებენ ჰომინესაციოლად – ისინი იწვევენ სასიციცილო ფუნქციების ნომინაციას (ჰომინესაცი). სტრესული ჰუპოციტის ახს მრგანოში მცდლობა თავიდან აცილოს დესტრუქციული გავლენები, რომლებიც იწვევენ ჰიპოციტის სიკვდილს. აქედან გამომდინახე, სტრესის დინამიკა მოიცავს დესტრუქციის გამომწვევს, დესტრუქციულ ჰომინესაციას ("Distress") და მის საინფორმაციო, მასტრუქციული და ჰუზისტენტულობის გამაღმავებელი უქმედებას ("Eustress"). ამომომ, სტრესი, შეგება და ჰუზისტენტულობა უნდა განვიხილოთ ერთმანეთთან კავშირში. გამომწვევს, თუ ახს სტრესი ნომინაციას დროებით გადხას, თუ შეუქვად ცვლილებებს, დამოყდებელია ნეგაციული და პოზიტიული ჰუპოციტის ფაქტობრივ უქმედებაზე (იხ. ნახ. 6.34).

6.1.2 ხანებთან სტრესის პირობებში?

სტრესის დინამიკური უნდაცდობიდან გამომდინახე, დავიხილოთ დროს მრგანოში სასიციცილის დამახასიათებელია გახვეული სტრესის თანმიმდევრობა (ნახ. 6.2):

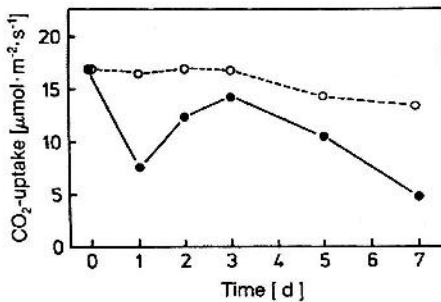
განგამის ფაზა: სტრესის ნახომომის პირობებში ხდება სასიციცილო აქტივობისათვის საჭირო სტრესული (მაგ., ჰიპოციტები, ბომინესაციები) და ფუნქციური (ბომინესაციური ჰიპოცესები, ნივთიერებათა ცვლა) უთიერების დესტრუქციისა. დამცვიოთავი ფაქტორის ძლიერი და სინაფი მოქმედება იწვევს უხევის მთიანობის მნიშვნელოვან დასწევას (დამცვიო შეწინობების ამომედებად). განგამის ფაზის ფაქტორებში ხდება სტრესული ჰუპოციტის დანაწყისის გამომდინება. ამ დროს ნივთიერებათა ცვლის კაბოლიური ჰიპოცესები სწახომენ ანბოლიურებს. თუ დამცვიოთავი ფაქტორის ინტენსიობა იგივე ირება, იწყება ჰესტოციტის ჰიპოცესები, რომელთათვისაც დამახასიათებელია ჰუპოციტული აქტივობა (ჰიპოციტების, ან დამცვიო ნივთიების *de novo* სინთეზი). ეს ჰიპოცესები გადდის მომედენო – ნინაღმედგომის ფაზაში.

ნინაღმედგომის ფაზაში, შესაბამისი მოთხოვნებების შედგად, ხდება მრგანოში ნინაღმედგომის განევის უნახის ამალიება (გამომითობა). ამის შედგად, მიუხედავად სტრესული ფაქტორის მოქმედების გადმედებისა, სტრუქციის ჰიპოცესების გააქციურების შეშუაობით, მიიღებენ ნივთიერებათა ცვლის ნინაღმაციას (შეგება). სტრესორის მოქმედების შესაყრის შემდეგ მცენახის გადმედებელი ნინაღმედგომის უნახი შეიძლება შესაჩინებდეს გახვეული დროს განმავლობაში.

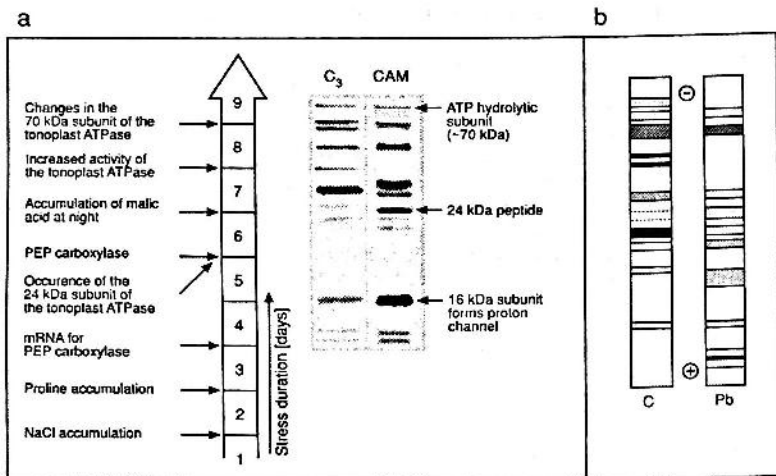


ნახ. 6.2 სტრესისა და მასზე მცენარის პასუხის მოდელი (Selye, 1936; Stocker, 1947). სტრესული ფაქტორები იწვევენ სასიცოცხლო პირობების დესტაბილიზაციას ("განგაშის ფაზა") და მცენარის ფუნქციონალური აქტივობა უცემა (სტრესული ჰიპოქია); შემდეგ მოდის "იუნისტრესტის ფაზა": მცენარე ვეუბა ახალ სიტუაციას და აფლუენებს სტრესისადმი გამძლეობას; თუ სტრესული ზემოქმედება ხანმოკლეა, მცენარე სწრაფად უბრუნდება ცხოველმომქმედების ნორმალურ დონეს, ხოლო თუ ზემოქმედება განსაუთხებით ხანგრძლივია, შესაძლებელია განვითარდეს შეუწყვადი დაზიანებები (Larcher, 1987; Amdt et al., 1987; Tesche, 1989)

იმ შემთხვევაში, თუ სტრესული მდგომარეობა დიდხანს გძლეება, ან მისი ინტენსივობა მატლეობს, მცენარე გადადის გამომჯობის ფაზაში, ხაც იწვევს სხვა სტრესორებისადმი (მაგ., პათოგენები) წინააღმდეგობის უნახის დაქვეითებას და მის წაადეხვად დალეუებას. თუ სტრესორის მოქმედება დროებითია, მიგანზიზღის ყველა ფუნქცია უბრუნდება პიზვანდე მდგომარეობას და, საჭიროების შემთხვე



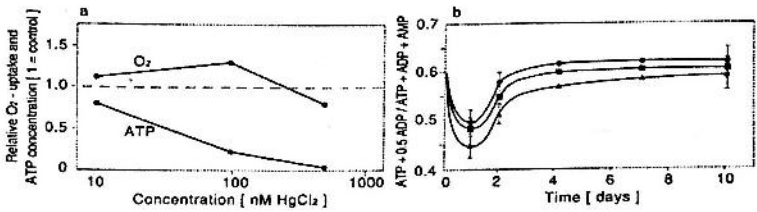
ნახ. 6.3 ფოტონიზირების ფაზები ჩივილის ამატან *Oxyria digina*-ში მისი ძლიერი სინათლე უსპონიების შემდეგ. • ძლიერი განათება; o სუსტი განათება. ძლიერი განათებაზე CO₂-ის ასიზილაცია პიზვლივად დაეცა (ჰიპოქიის ფაზაში) მკვეთრად უცემა, თუმცა მუ-2 და მუ-3 დაეცა იგი გაიხვედრიდა აღდგება (აღდგენის ფაზა). სტრეს-ფაქტორის, ანუ ძლიერი განათების ზემოქმედების შემდგომი გაუძლეობისას ფოტოსინთეზი იწვევს განუხილ დაეცებას. მუ-5 დაეცა ძლიერი სინათლე მოთავსებული ფოთლები ყვირდებიან, მაშინ ხოცა სუსტ (ბუნებრივ) განათებაში მყოფი ფოთლები იწვიან მუ-2-ზე (Engel et al., 1986)



ნახ. 6.4 სტრესით გამოწვეული ჰოლიპროტეინების და იზოენციმების სინთეზი (Heun et al., 1981; Michalowski et al., 1989; Beck & Lutttge, 1990; Vernon et al., 1993). b *Allium cepa*-ს ფესვებში სტრეს-ახას გენეტიკური ცვლილებებთან. (C) კონტროლი; (Pb) 200ppm Pb-ით 5-დღიანი ზემოქმედებდა 10 დღის შემდეგ (Maier, 1979)

სტრესული მდგომარეობისთვის, ადრევე, დამახასიათებელია *ახასპეციფიკური* გამოვლინებები. უპირველეს ყოვლისა, ისინი უჩვენებენ *დატვირთვის სინდრომს*. ჰიოცესი შეიძლება ახასპეციფიკურად ჩათვალოს, თუ სტრესული ფაქტორის ტიპის გან დამოუკიდებლად, ყოველთვის უხილავად (სტრესორისგან) მიმდინარეობს. სტრესული მდგომარეობის ახასპეციფიკური ნიშნებია: ენციმების (განსაკუთრებით პეპსინების, გლუტამინაზების, ლევიცილინაზების, ლევიცილინაზების) აქტივობის ცვლილება; ჰოლიპროტეინების ბიოსინთეზი; ანტიოქსიდანტების (ასკორბინის მჟავა, ტოკოფეროლი), სტრესის მეტაბოლიტების, მსმსუხად აქტიური ნივთიერებების (ჰოლინი, ბეტაინები, ჰოლიოლინი) და მთავარი მეტაბოლიტების მცენარეული ნაერთის (ჰოლიენოლინი, ანტიოქსიდანტი) ხელახალი სინთეზი და დაგროვება; სტრესული ჰოლიპროტეინების (ანტიოქსიდანტების მჟავები, ფოსფორის მჟავები, ჯოლინი) ნაერთების ახასპეციფიკურად ადრევე, შემზარებლის თვისებების (შემზარებლის ჰოლიენოლინი, ნივთიერებათა ცხანსპეციფიკური) ცვლილება; სუნთქვის ინტენსივობის მომატება; ფოტოსინთეზის დათრგუნვა; ნივთიერებათა ჰიოლიენოლინი დაბალი დონე; ხელის დახლეულება; ახასპეციფიკური მომწიფება და ნაძვრული დაზიანება.

სტრესული მდგომარეობის ადრეული გამოვლინების ყოველ ერთ მარკერებელია ენციმების მოხდების შემცირება (მეტაბოლიზმის დახლეულების გამო), ან უხედი იქნასპეციფიკური ჰიოცესებისათვის ენციმების მომატებული ხარჯვა (ნახ. 6.5). ფოსფორილინების იქნასპეციფიკური შემცირების გამო, მომატებული სუნთქვის ჰიოლიენოლინი, საყმახისი ადრე-ის სინთეზი ახ ხდება. ენციმების სტრესული (AEC; [7]) ტოლია:



ნახ. 6.5a,b მძიმე მეტალების გავლენით გამოწვეული სტრესი. a *Beta vulgaris*-ში ვანგადის შთოსებისა და ATP-ის ჰომოციტის დაქვეითება HgCl₂-ის ზემოქმედების შედეგად (Luttge et al., 1984); წყლმცენახვი (*Euglena gracilis*) ადნილაციის სისტემის ენჯიგის სტატუსი კონსტრუქციის მახილების სულტრაციის უწყვეტად (ზედა გაათი: 50 μM ZnCl₂; შუა გაათი: 0.1 μM CdCl₂; ჯედა გაათი: 0.01 μM HgCl₂ (De Filippis et al., 1981)

$$AEC = \frac{([აფ] + 0.5 [აფ])}{([აფ] + [აფ] + [აფ])} \quad 6.1$$

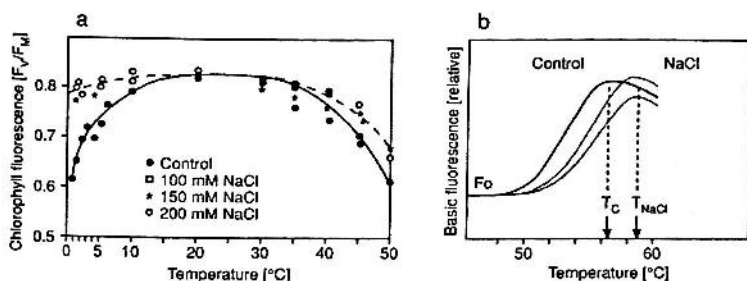
აფ/აფ შეფასების 0.6-ზე დაბლა დაყვანის ეხს, ენჯიგის სტატუსი მიუთითებს სიცოცხლისუნარიანობის დაქვეითებაზე. მეოხე მხივ, სტრესულ ჰიომბეში სასიცოცხლო ფუნქციების ნოხმადეი დონეზე შესანახრენბად მცენახეს სჭიხება ენჯიგის დამატებითი ნყახიები. ასე, მაგალითად, ჰელოფიტებში შეინიშნება ენჯიგის ქახიბ დანახიეები მეშხანების აფუახების აქტივობის ასამალებად, ხომლები ენევიან მახილების ნონების კხანსპოხეს ცოკოლაზმიდან ვეკოლში. აქედან გამომდინახე, შეიძლება დავასყენათ, ხომ ჰელოფიტები მახილების მალადი უწყვეტადიებისადმი ხეზისტენტილი ახიან და ახსებობენ მედმივი დატვიხთვის ჰიომბეში.

ყველა ის ხეაქია, ხომელიც სტრესულ მდგომარეობას გვიწვევებს, შესაძლებელს ხელს გამოვიყენოთ მცენახეთა მგხმობიახე სახეობები, გახეომ ფაქტორების დატვიხთვის ბიოინდიკატორებად, ხოლო მცენახე, ან მისი ცადეული ნაწილები (მაგ., იმობილიზებული ენჯიგის ენჯიგები) – ბიოხონებად. მათი გამოყენებისას ენდა გვანსოვებს, ხომ სტრესის აფიული დიგნოსტიკის ნიშნები შეიძლება გამოწვეული იქნეს ბევიი სხვადასხვა გამლიზიანების მიეი. ამიკომ, ისინი ახასპეციფიკი ნიშნებია, ხაც ახ გვადევენ უწყვეტი სტრესული ფაქტორის დადგნის საშეალებას.

6.1.4 სტრესი და მცენახის სიცოცხლე

6.1.4.1 სტრესი მოიხატის მთელ მხიანობაში

სტრესი მოქმედებს მცენახის მთელ მხიანობაზე მაშინაც ეი, ხმდესაც დატვიხთვის მცენახის მხლოდ ეთი ნაწილი განიცდის. მცენახის მხიანობაში სტრესული ხეაქიების უმხიინაციას ახმციებებენ ფეკოპოხიონები. ხომოხე ეი მცე-



ნახ. 6.7 მახილების სხვადასხვა კონცენტრაციების ზემოქმედება ფოტოსინთეზის კემპლატეჯულამოკლებულზე (Havaux, 1992)

აჩეთვე, ფონის შემქმნელი პირობები, რომელიცა განათებულობის დროეი ციკლი, ან წელიწადის დროების ცვლა გავლენას ახდენენ მცენახის ქვევანზე სტრუქტურაში: სტრუქტურის მოქმედება ბუნებაში განსხვავდება მისი მოქმედებისაგან ლაბორატორიულ პირობებში (მაგ., პირობის დატვირთვა სიცივით დატვირთულ მცენახეში), ხოლო ვეგეტაციის სეზონური ცვლილება ძირითად ცვლის მცენახის ქვევას ანა მათეო ელიმეტი, ანამედ ნებისმიერი სხვა ფაქტორით დატვირთვის დროს.

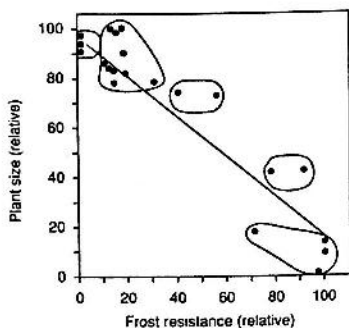
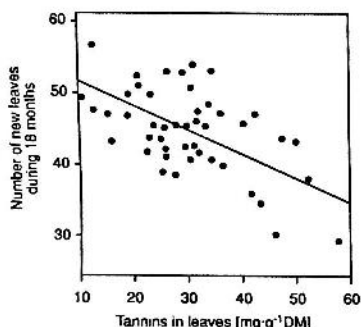
სტრუქტურული ფაქტორების კომბინირებულ და თანმიმდევრულ მოქმედებაზე მცენახე უკუჩვენებს გალიზიანებაზე პასუხის: გაძლიერებით, შეზღუდვით, გადაფარვით და შეზღუდვითაც კი. ყველაზე ხშირია მხავალი ფაქტორის მოქმედების შედეგად გარემოწვეული გაძლიერებული უკუჩვენება. დამატებით დატვირთვები იწვევენ დამატებით დატვირთვებს და ძლიერებენ ძირითადი სტრუქტურის გავლენას. შუიხე მხივ, სტრუქტურული პირობებში შეიძლება ნახმოქმნას უკუჩვენებული თუ უკუჩვენებულობის გამაძლიერებელი პირობები, რომლებიც იწვევენ მოულოდნელ სინეტიციკლს, ან ანეტიციკლს უკუჩვენებას: ცივი ზამთრის შემდეგ უკუჩვენების ხე მცენახეები ყინვის გავლენის შედეგად გაყინვისადმი ტოლერანტობასთან უკუჩვენება იძენენ გამომშობისადმი ნინალმდებობის უნახს (ნახ. 6.6). მახილებით დატვირთვამ, იმისდა მიხედვით თუ რომელია სტრუქტურის ხანგრძლივობა და ინტენსივობა, შეიძლება გაზარდოს სიცივისადმი, გადახუბისადმი და გამომშობისადმი მდგადობა (ნახ. 6.7), ან შეზღუდოს მცენახის ყინვის მიმართ გამომშობობის პირობები.

მთავრობითი უკუჩვენებულობის უნახის გამომწვევა უკუჩვენებული ფაქტორისადმი შეგუების პირობებში ხშირად დაკავშირებულია ციცივობასა და ბოომბინების სტრუქტურის შეცვლასთან, ხაც იწვევს პირობების ხომადი სტრუქტურის უნახის ამაღლებას. მახილების, გადახუბის და გვარვის სტრუქტურის დროს ახსებული პირობების სტრუქტურული მდგადობა, ანა, დაკავშირებულია ასეთი უკუჩვენებულობის ფუნქციონირებასთან. ისეთი ახსებული ფაქტორები, რომელიცა ფუნქციონირების დატვირთვა, ან პირობებისაგან განსხვავება, აჩეთვე, იწვევენ მთავარმხივ შეგუებებს (უკუჩვენებულობის ხადაცივის, სოკოებისა და გაძლიერების ნინალმდებ).

6.1.4.3 სტრატეგიის დადგენის საფასური

სტრატეგიის დადგენის საფასური გამოითვლება სტრატეგიის მოდელით, უკიდურ და მდინარეობის დონეზე. გუნების ჰეპატოლოგი აქტივობა, ახალი მდგომარეობის ჩამოყალიბება და უფრო დიდი წინააღმდეგობის უნარის შენახვა მოითხოვს ზედმეტ ენერჯიტიულ დანახვებს.

მცენარის "სასიცოცხლო სტრატეგია" სტრატეგიის პირობების ქონე ჰაბიტატში მომართულია ანაბის მანქანის მიღწევისათვის, ანაბე ხეის საშუალო ინტენსივობისა და სასიცოცხლო უსაფრთხოებას შორის კომპრომისისათვის. მცენარეები, რომლებიც შეგუებიან საკვები ნივთიერებებით ლახობ და სიმშრისათვის მიღებული ნიდაგს, იხედებიან წელა და სმინად ჰატაის სხეული აქვთ, მაგამ (მიუხედავად საკვები ნივთიერებების ნაყლებობისა და წყლის დეფიციტისა) ინახავენ მინერალური ნივთიერების მალე ყმწყენსაცისა და საკმაისად მალე წყლის ჰმტენიანობა. ახილელი ჰეგონების ზოგოებით მცენარე (კატკულები, ბაობაბი) სხეულის სიმსუბუქისა და ლეიონე დამცველი ედემენტების პეიოფიკური განდაგების



ნახ. 6.8a, b ზედა და იხეისტენეკობა. a კომპიუტერი მცენარის *Cecropia peltata*-ს გენოტიპი მდინარის განივებით და ეს მცენარეები უკეთ ახიან დაცული მინერალისაგან, თუმცა იკითხებიან უფრო მცირე ხაზდონობით ფოთლებს დათობის უთიერეზე, ვიდე განიხის მცირე ხაზდონობის მარცვლი გენოტიპის ნახომადგენლები (Coley, 1986). b *Pseudotsuga menziesii*-ის ყინვაგამძლე გენოტიპის აღმონაცემები იხედებიან უფრო წელა, ვიდე იკითხ სახეობის, მაგამ ყინვისადმი სენსიტივი გენოტიპის ნახომადგენლები (Braun & Scheumann, 1989)

მეშვეობით ამცინებენ სტრატეგიის სიმყარის შენახვაში საჭირო ენერჯიის დანახვებს. მცენარის მჭამელი ცხოველებისა და ჰაბიტატისაგან თავდასაცავად და მჭამელი ნაწილების შესანაცვლებად ასევე საჭიროა ენერჯიის ინვესტირება (ნახ. 6.8a). სპეციფიკური დანახვები შეიძლება გამოთვალოს ხომოცი δCO_2 -ის საჭიროება 1g დამცველი ნაქითის სინთეზისთვის და შესაბამისად, დაჯიგული მასის აღდგენისათვის. მეოხადი ნივთიერებების სინთეზისთვის საჭირო

ცხელი 6.1 მცენახეთა მუცბოლუი დანახუები მუიხეი სუბსტანციების ბონსიონებში (Merino et al., 1984; Gulmon & Mooney, 1986; Williams et al., 1987; Diamantoglou et al., 1989; Kull et al., 1992)

მცენახული სუბსტანცია მცენახის ნაწილი	მუცბოლუი დანახუი (ბი ბლუიხა ბი მუიხეი ნონს ¹)
დამცული სუბსტანციები	
ტანინები	1.55 - 1.6
სინოტენიი ბლიუიონები	1.9 - 2.1
აბუილიები	2.8 - 3.3
მონოტენიონილები	2.8 - 3.5
ლაქსი	3.32
უიხეის ბუდის სუბსტანციები	
ლინინი (ნიწოვანთა მუიხანში)	2.44 - 2.49
ლინინი (ფუილუილუივანთა მუიხანში)	2.48 - 2.52
დელიმონაციუი მიგანობი	
ბილი ფოილები	1.3 - 1.8
სუიხიფილიუი ფოილები	1.35 - 1.55
ნიწუბი	-1.5
ახალინინიბიუბელი ლუიობი	1.1 - 1.35
ლინინიბიუბელი ლუიობი	1.4 - 1.55

მუცბოლუი დანახუები მუიძლება საბუიო მალაიცი იყოს (ცხ. 6.1). ამა თუ იმ სუიხეული ფუიქოიისადმი ნინააღმეებობის აბაღება აბუიუი მოქმეებს ნიწ-თიუიხუბათა ჰიოლუიციასუ, ზედსა და გამიხუვებასუ: ჰუიოლუი დადსუა მოსუენების ფუზაში, იას აუილიებელია ყინვაგამილიობისა და წყლის დუფიციტისადმი მდგადობის გამოსამუშაუბლად, იწუვს იმ გიოის მუმიოიხუბას, ია ჰუიოლუი მუ-საძიბელი იწუბოდა ასიილაბების ჰიოლუიცი და ამიკომ, ზიგის ჰიოლუი იწ-ლუება (ნახ. 6.8ბ).

6.1.4.4 ბადიხენა სუიხსუი ჰიიობაბში

მცენახე გადსიჩება სუიხსუი ჰიიობებში მბოლე მამინ, იმდესას: 1) ახსუბობს საშიშიოუბის თავიდან აცილების (სუიხსის აიიება) მუსადებლობა; 2) სუიხსში მუიფი მცენახის სხუადსხუა ნაწილის მდგადობის უნაი (სუიხსისადმი იუზისტენულობა) საბუიისად მალაიცი და 3) სუიხსით გამონწუელი დაზიანებუი მუძიბისდაგუად, სუილუილიად ყომწენსიიება (იუსტისუიის უნაი). მახივად, ეს გამიიხაბება ფიიბელით:

$$\text{გადსიჩენა} = \text{სუიხსის აიიება, მდგადობა, ყომწენსიიება} \quad (6.2)$$

სუიხსის აიიება მუიძლება მობეს სიიხსუიად (მაგ., მინსიქუიმა გადსამო-იუბის მიგანობი) და ფიიში - უეგუბაციისთვის სუიხსიუი ჰუიოლის ამიჩე-ვის საშუალებით (მაგ., წვიმის ჰუიოლის უეუმიუიბი). მდგადობის (ნიწ-აღმეებობის) უნაი უეუძება სუიხსის მუმიოიხუბისადმი მიმასიუი ჰიოლუიებს და მისადმი კოლიხანტობას. ყომწენსიიება (დაზიანების აღდგენა) ბიიუილდება მუ-

ნახის სპეციალური ნაწილების (განახლების ყლორები და ხეგუნეხაყი ქსოვილები) სამუშაოები. სწორი დაზიანების შემთხვევაში მცენახუების გადარჩევა მიმართულია ვაგეცაყი გამაყვებისაყე.

6.1.4.5 სხიანი და ვოლუნი

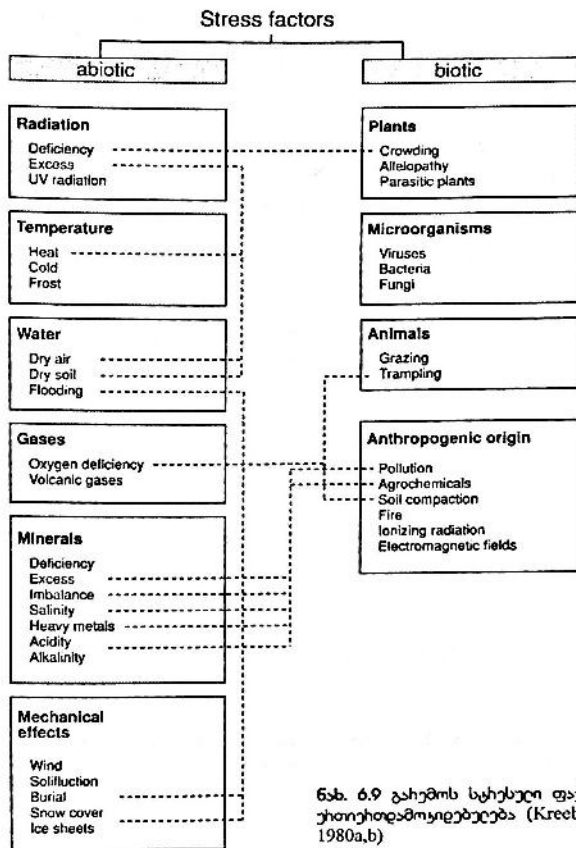
ადამიანის შემსწავლელ მყენიყებებში ცნობილია, რომ სყესი იწვევს ფენქციური აქციონის და მუგუნის უნახის გაზხდას. ეს ებუება გამოსადეგია ბოლოგის ყვედა დახგისთვის, მათ შოხის, მყენახუთა ეყოლოგისათვის. სყესული სიგუაყების წაყებობა იწვევს თავდაყვის უნახის დაქვეითებას, ხოლო უსყესუმაღლი სყესული დაყვითვის ბელსაყილია გამონწიობისათვის. სყესი, რომის დაყვითვის და სყიბელი, იწვევს უფრო აახგად მუგუნული გენოყიზების წინ წამწვედას, იაც აახგად იყვეთება დაყვითვის გხადიენციის გასწვიოვ. ჰოპუდაყიები, რომლებიც განიყდან სყესული ფაქტოყების ხანგხცივ მოქმედებას, მპტიმაღლი ჰიომბებისათვის ბელსაყილი ზხის სყესუბიოდან (K-სყესუბიო) გადოდან მუნახუნების სყესუბიო (F-სყესუბიო), იაც წახმოადგენს დაყვითვის ცვილებისადმი ეყოლუიყი მუგუნებას: ბელსაყილ ჰაბიყაყში ადგილი აქვს ყონუიენციას (ჰაბიყაყიდან გამოდყების სყესი), ხოლო ჰაბიყაყის სასაზღვიო ზოლი (ეყოლონი) – ელიმაყი-უდაფუი სყესს. აღბათ, ახ ახებობს ჰაბიყაყი შესაბამისი სყესული ეყოლოგიური ფაქტოხის გახეშე. ამიყომ, სყესი გამონაყისი ეი ახა, ახამედ სიყოსცილის მუგადგენელი წაწილია. ყოველი სყესული ფაქტოხი ქწნის სელექციური საზღვიებს და წვიწონის სიყოსცილის მუნახუნებაში მოწაწილ ყვედა ჰიოყესს, რომლებიც უზხუნველყოფენ მყენახის სყესისმუგდგომ სასიყოსცილო აქციონებს.

6.2 ბუნებშივი სხიანული ფაქტოხები

გახეომ ფაქტოხების სყესი წახმოიქმნება ბუივი აწ წაყები უწვიგის მიწოდებისას, ნივთიყებათა ცვიის სწახუი აწ ნელი მიმღინახეობისას და უწხო გაყენის მუგეგად (ნახ. 6.9).

ბოლოყი ფაქტოხებს შოხის მუიოდება გამოყახიწოთ ელიმაყი ფაქტოხები, რომლებიც მოქმედებენ აყმოსფეომში, ნიდაგას და წყადში: შხის ხადიყის სყესი, გამონვეული ძლიე დაბალი აწ მაღალი განათებულობით; ძლიე მაღალი აწ დაბალი ტემპიყაყიები შესაბამისი თანმდევი მოვლენებით – ყინვიოთ, ნიდაგის გაყინვიოთ, თოვლის და ყინულის საფახით; წაღყების წაყებობა და გვადვა; თოვლის საფახის სიმციხე; ქახი; ნიდაგის დამწება; ნიდაგში საყვები ნივთიყებების სიმციხე; ნიდაგის ტუბე, აწ მფავე ჰუაყია; მოძიავი და ახასტაბილი სუბსყაყი, იაც მუქანოყიად ცვითავს მყენახეს; მყვივი აწ ძლიე დატენიანებული ნიდაგები, რომლებიც ლახიბა ფანგადიოთ და სხვ.

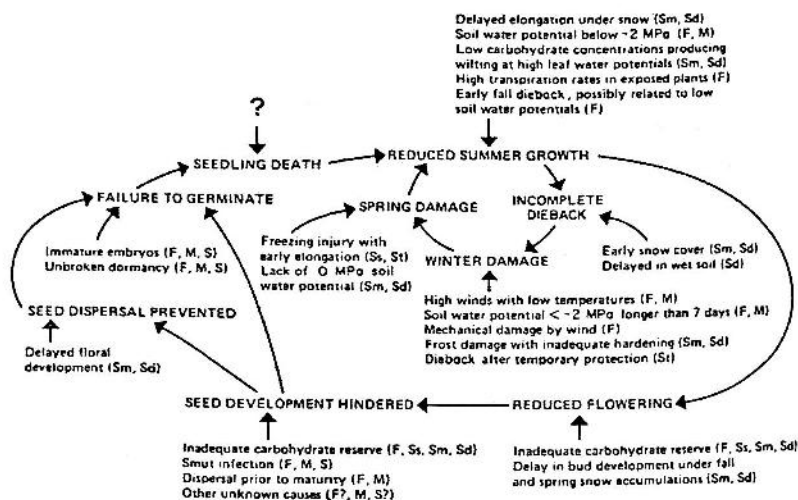
ბოლოყი სყესული ჰიომბები გაბატონებულია მყენახუთა მაღალი ყონყენყაყის ადგილებში და ჰახაზიყებისა და მყენახის მქამელი ცხოველებით დაყვითვის ჰიომბებში. ბუნებშივ დამყვითავ ფაქტოხებთან ეიოთა, თავად ადამიანს მუ-



ნახ. 6.9 გახეობის სტრესული ფაქტორები და მათი ურთიერთდაზოგებებები (Kreob, 1974a; Levitt, 1980a,b)

მთავს მთავალი ფიზიკური, მექანიკური და განსაკუთრებით, ქიმიური დამტვირთავი ფაქტორები. მათ შორის ბევრია სამიში ფაქტორი, ხადგან მათ წინააღმდეგ მტუნახეს ახა აქვს გამომწეშაეებელი დამცავი მექანიზმები.

სადკუელი ფაქტორის დასახელებამ და განხილვამ ახ უნდა შექმნას იმის შთაბეჭდილება, რომ ისინი მოქმედებენ იზოლირებულად. სტრესულ ვითარებაში შეინიშნება მთავალი სხვადასხვა სტრესორის თანმიმდევრული, თუ უთღეოული მოქმედება, ხაც აკინხოებს მტუნახეთა ახვალს (ნახ. 6.10). სწოხედ ამის გამომწეშაეებება მტუნახეთა გავსყელების კლიმატური და უდაფური ფაქტორების მიეი შექმნილი გხადეუნებები და საზღეები (მაგ., ჰიგეული, ჰოლაჟელი და სიმალღითი) და აგ-ხეთვე, "მტუნახეულობის უნძელები" უდმწოში, ახტეკაში და მალღღმთაში.



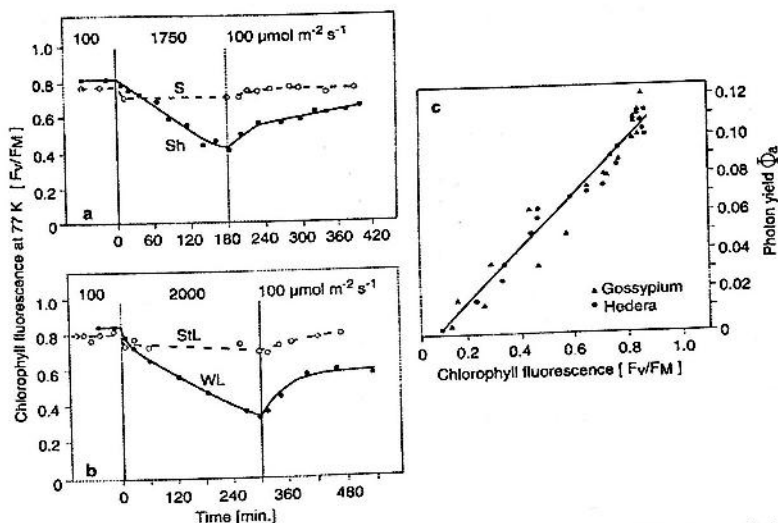
ნახ. 6.10 მალაღობის მცენარის (*Kobresia myosuroides*) გაზრდების ციკლის სხვადასხვა ეტაპებში (Bell & Bliss, 1980)

6.2.1 მზის ხაზის ხარისხის სტრესი

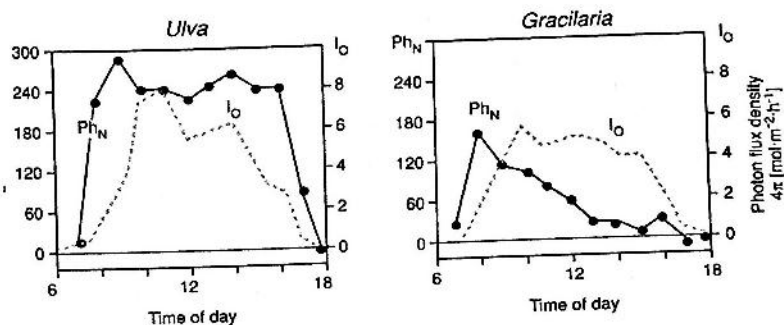
ფაზის სიჭარბისა და უცხოპროდუქტის ხარისხის გაძლიერებული მთარაობის მცენარეებში ვითარდება ხარისხი სტრესი. მისივე შემთხვევაში საჭირო გვაქვს ფოტოსინთეზის პროდუქტების წარმოება.

6.2.1.1 მზის ხარისხით გამოწვეული სტრესი

ფოტოსინთეზის ანაბიოზის მოწყობის ისე, რომ შედეგად ხიფათი სინათლის პირობებში უფრო უკეთესად გამოყენება. ამიტომ, ჭარბი განათების პირობებში ხდება ფოტოსინთეზის უკუგონის ნაბიჯის ნახიფათობა, ხაც იწვევს ქანების გამოყენებისა (ნახ. 6.11) და ასობიდაციის ინტენსივობის შემცირებას (ფოტოსინთეზის). ძალიან მაღალი ხარისხის პირობებში უკუგონებისა და ცილაბიდაციის სტრესის ზიანდება (ფოტოსინთეზის). მესხისებრი პირობების ყველაზე ზედა მხარის ცილაბიდაციის ქოროპლასტის ფოტოსინთეზის ყველაზე ხშირია და ეს უნდა იყოს დაბეჭდული ფოტოსინთეზის ფოტოსინთეზის აქტივობის დაბეჭდვის უკუგონის მიზეზი. საჭიროებ ხშირია ქოროპლასტების მატარებელი



ნახ. 6.11a-c ფოტოსინთეზის ფოტოსინთეზის და აღდგენის ციკლი განაწილება. a *Hedera canariensis*-ის სინათლის (S) და ჩილიის (Sh) ფოტოსინთეზის შედეგები; b ბაზის ძლიერი სინათლისაგან ადაპტირებული (StL) და სუსტ სინათლესთან შეგუებული (WL) ფოტოსინთეზის შედეგები; c ქვემოთი ეხოსის მხრივ, ჰედალი და მაქსიმალური ფლორესცენციის (F_v/F_M) ფაქტობასა და, მეო-ეჯის მხრივ, ფოტონების გამოყენებას (Φ_{Pa}) მიხედვით შედარებითაა დასაზღვრავად მის სახეობაში (Demming & Bjorkman, 1987)



ნახ. 6.12 ზღვის წყალმცენარეებში ფოტოსინთეზის ფოტოსინთეზის ციკლი დინამიკა ბუნებრივ პირობებში. Φ_N ნეკრო-ფოტოსინთეზი ხატიკის 70%-ზე ზღვის ზედაპირზე; I₀ ფაქტის ინტენსივობა. წყალმცენარე, რომელიც ბინადრობს ღრმა სუბლითოხალხე ზონაში გაკლებით უფრო სენსიტიუზა განათების მიმართ (ფოტობადილი), ვიდრე ზღვის ზედა ფენებში მოზინადრე სახეობა (Ramus & Rosenberg, 1980)

სტრუქტურების დაზიანება, ხაც გამოიხატება სინათლით დაკვირვებით ადგილების გაუფუჭებაში. შივარი კიბრგამა (წყარმცენახები, ღიქნები, ჩიღლის მოყვარული ნახები, ზოგიერთი გვიძა), წყარში ჩადიული ღიქო-ფოთიანი მცენახები და ფენიგამების გენერაციად ჩიღლის ამტანი ყველა სახეობა ძლიერ მჭიდრობიანი ახიან სინათლისაში (ფოტოლაბილი მცენახები) და ხადაციის ხანმოკლე ზომქმედების გიოსაც კი ზიანდება. ზოგიერთი წყარმცენახე ფოტონიზიციას განიცდის უკვე დიღის საათებში და მათი ნახშირბადის ანიდიციას სურ უფო უღებლობს (ნახ. 6.12). მოღებელი ღლები სეიის შემდეგ, ჰიფატიზიზებელ მემორანდუმში მყოფი ღიქნების მოხვედრა ჰიფატიზი ხადაციის გავლის ქვეშ იწვევს ფოტონიზიციის ინიზიციას. ქვეყის მცენახები განათებლობის უყახი მომაცებისას (ძლიერი ქახის გამო სწიფი ფოთოლციენისას) განიცდის ძლიერი განათებლობის შოყს. ხოგოყ წესი, მცენახე მით უფო მჭიდრობიანი განათებლობის მომაცებისადმი, ხაც უფო უფუქუხად იყენებს მისი ჰიგენიციი სისტემა სინათლეს.

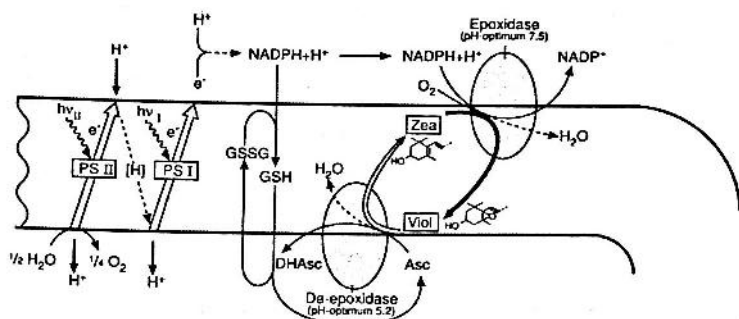
ღია ჰიბიციის (მაგ., მალაღმა, უღბნო, ზღვის ნაჰიი, ნახვენი მიწები და ნათესები) მცენახები ძლიერ განათებლობას უკეთესად იტანენ – ისინი, ძიხითადად, ფოტოსტაბილიზიციი ახიან. ამავე გიოს, მათიცი შესაძლებელია ნახიოქმნას ფოტონიზიციას და ფოტოდეგრაფიციას, ხოღესაც სხვადასხვა მიზეზის გამო იზღებდა ან წელღება უღიქიონების გადატანა უღვივის ციქში. ასეთ სიყუციებს ადგილი აქვთ გადატანილი ან მოქმედი სტრუქტურის ჰიფობებში, განსაუთხიბით: სიციის, ყინვის, გვადვის, დამაშების, საყუები ნივთიციების ნაელებობის (უნიხახესად აზოციას და მიყიუღმეციების), ინტოქსიციციისა და ინტეციების შემთხვევებში. ფოტონიზიციას ნახიოქმნება მაშინ, ხოყა მალაღი განათებლობის ჰიფობებში ფოტონიზიციის მიოხადი ჰიოყსები ვეი მიმიწიხობენ სელი ინტენიციობით. ამის გამოა ბიიი შეადღის ფოტონიზიციას, ან ფოტონიზიციის ინტენიციობის დაციემა გვადვისას და ზამთის მოსუენების ჰეიოღმი და მისგან გამოსღის გიოს.

ფოტონიზიციას – იწამიური სტრუქტური მოვლენა

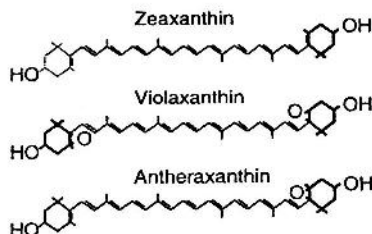
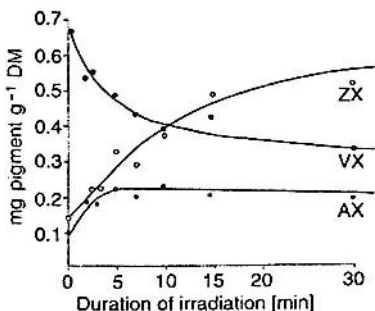
ძლიერი განათებლობით გამონეული სტრუქტური მოვლენები გვადღვენ ეითმანეთის მომეღენო დესტრუქციური და ეუპიაციური ჰიოყსების, ეუნისტენციობისა და დაენიების მგაღის დინამიური სტრუქტური სინეიომის ასუქეში (იხ. ნახ. 6.3).

ფოტონიზიციას II-ის ეუაციების ცენეი ძლიერი სინათლის მოქმედების საციის ნეიციღის, სადაც ხება გახვეული ჰიოყიური ეითელების (მაგ., D1, 32-kDa ცილა) სიფი დაში. ამის გამო, უღიქიონების ტანსუი იზღებდა და ფოტონიზიციას II-ის უფუქუხობა მიციება. ასეთ ჰიფობებში, უმთახეს დამყველ ღონისძიებად შეიღება ჩიოთვარღს ფოტონიზიციიდან ქახი სინათლის მოციება ფოტოქსიციციის შემუობით და, განსაუთხიბით, სითბოს სახით. ქოი-ჰდაციების ეუეციას მიციება *ქანტოღიღების ცილის შემუობით* (ნახ. 6.13). ამ გიოს, ასიოხბაციისა და NADPH₂-ის დახიბიბით დი-ეჰოქსი ვოღაქანეიციი ეუეციება მოწო-ეჰოქსი ანთეიქანეიციად და ზექანეიციად. ძლიერი სინათლის ჰიფობებში ვოღაქანეიციის გახეაქმნა ზექანეიციად ხოციეღება ხამენიშეთის განმაცვლობი (ნახ. 6.14). ისე ვოღაქანეიციად აღღენა, ხაც ხება ეუეციამი მოწიღი ნეიციების შემუობით, საჰმოღ სწიფად მიმიწიხობს დაბადი განათებლობისა და სიბნელეში. ეღეე ეით დამყველ შექანიზმს ნახიოღენს გიოიციის მეტაბოლიზმი.

ძლიერი განათებლობის სტრუქტურის გიოს გოვღება აგეისიური ეანგბადეიანი ნეიციები, ხამელთაც შეეღიათ ქოი-ჰდაციების ჰიგენიციებისა და მეშიხანების



ნახ. 6.13 ცილაყოლის მემბრანაში ქანაყოლის ცილის გამაჩვივებელი სეჟმა. ქლოროპლასტის განათების პერიოდში ცილაყოლიში pH-ის ვაღენასთან უთად (საც გამორვეულია ელექტრონების ტრანსპორტირებით) აქტიუდება ენზიმი დე-უქსიდაზა. ცილაყოლის მემბრანის განსვლივ მუაიდება ფოტონების გადიონა, ვოლტაჟანაინი გადიონება ზეაქანაინად იქელქს სისეჟმაში (ბელკათონინ/ოქსიდინი ბელკათონინი, GSH/GSSG; ასკობინის მუაჟ/ეპოიდოქსასკობინის მუაჟა, Asc/DHA_{asc}). ეუეაჟადქანა ზეაქანაინისა ვოლტაჟანაინად ხდება სინტეჟი, ან ბლიე მციე განათებაზე და ატალინიდება ექსიდინით. PSI, PSII - ფოტოსინტეჟა I და ფოტოსინტეჟა II (Hager, 1975; 1980). იუაქიას ბლიე განათებაზე და მისგან ბაყვის მუქანიზმები იბ. Powles (1984), Demming-Adams & Adams (1992)



ნახ. 6.14 ვოლტაჟანაინის (VX) გადიქანა ანთიქანაინად (AX) და ზეაქანაინად (ZX) *Chlorella pyrenoidosa*-ში მალატი განათების პიობებში (Hager, 1967)

ლიქიდების დაზიანება. ამის თავიდან ასაცილებლად ახლებობს ოქსიდების იქელქ-ტაზები (სუპეროქსიდ-დისმუტაზა, პერიოქსიდაზები, კატალაზები).

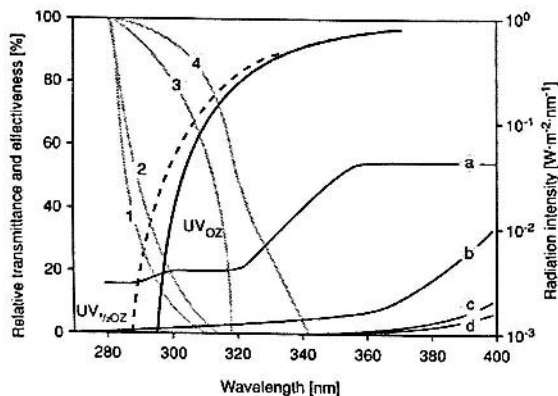
ბლიეი განათებლობის სუქესისადმი მუეჟება

ბლიეი განათებლობისგან თავის დასაცაჟად მციენაჟე მიმასითავს სხვადასხვა

ხეხს: ფოთლის იხიბად მიიქნევიებას; მინისზედა ნაწილების დახვევას, ქლო-
 ჰდასტების მოძიხაობას საასიმილაციო ქსოვილებში. ფოთლების მოხსაღი მიხის
 ბუსუსების მიქიღო ფენა, ევიდუმიონისა და ჰიპოდექიმილი ფენების (მაგ., ნინვო-
 ნებში, ხეშემფოთლოვან ხე მცენაიხებში და ქაქუსებში) კედის გასქელება –
 ყველაფიქი ეს ასიხებს განმბნევი ფიციხის ფენქიას. ახლად გამილი ფოთლებ-
 ში, განსაეუთუბით სომიკვი მცენაიხებში, ანთოციანი "ჩიდიავს" მეზოფილს
 და ასევე, ბვევიღნება ეხთგვაიქი ფიციხის ხოღში. მაღალი განათებუღობის ეხის
 ქლოჰიპდასტებში მატეღობს ისეუთი დამცველი ჰიგმენტების კონცენტრაცია, ხოგმი-
 იცა ჯაჰოტინი და ლუტინი.

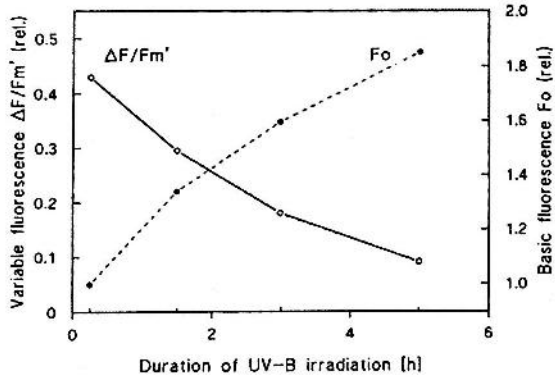
6.2.1.2 უღსაიონსეფიქი ხაღიასიით ბამონვეილი სხიქსი

აგმონსეფიქს გავლის შემდეგ შხის ხაღიაცია შეიციავს 290 ნმ-ის სიგიქის კაღ-
 ლების ზევით ასებუღ უღსაიონსეფი გამოსხივებას, ხაღ მოიციავს გიქეღაღიან
 UV-A (315-400 ნმ) და ნაწიღობიქი – UV-B (280-315 ნმ) გამოსხივებებს. ბუნე-
 ბიქი უიხობებში UV-B-ს აქვს დაბაღი იწეენსივობა. მისი მომატება შესაძლებ-
 ლია მბოღე სეჩაგოსეფიქს მოზონის შიქს დახღვევის (სხვადასხვა ოქსიდანე-
 ბისა და ჰაღოგენქიქი ნახშიჩნყაღდაღების ემისიების შედეგად) შემთხვევაში (ნახ.
 6.15). ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასა და გოგაფიუღი განენის კლებასთან
 ეხთად, უღსაიონსეფიქი ხაღიაცია ჰიომიქიუღად მატეღობს.



ნახ. 6.15 უღსაიონსეფიქი ხაღიაციის მნიშვნელობა და ეფექტიქობა. UV_{O₃} მოეღაღლოვანი ხაღი-
 ცია; UV_{H₂O₂} უღსაიონსეფიქი ხაღიაცია ზღვის დონეზე, თუ სეჩაგოსეფიქში მოზონის სიმაქიქივე
 განახევიბეღია. 1 მღოგვის ლებნებში ანციოციანიონის სინთეზის დაქვიითება; 2 ლვიღის ხავის
 სკოქიების შეაგენქიქი ეფექტი; 3 ხავის ბოღქების ევიდუმიღ ექიებებში ჰიომიქიავის ნაეღი;
 4 სიბინეში დეკონსეღების ჰიდექიქა (Cappelletti, 1961; Caldwell, 1977; Robberecht & Caldwell,
 1978; Wellmann, 1983)

უჩედში შეღწეული უცხაიისფეხი ხადიაციის უმჯესი ნანილი აბსოხიხედა და ქანტების მალაღი უნეგელომის გამო ინვევს მძიმე დაზიანებებს. გიძელ-ტალოვანი UV-A მოქმედებს ფოტოოქსიდანტუხად; UV-B, გახდა ფოტოოქსიდაციონსა, ინვევს აგეუთვე ფოტოდაზიანებებს, განსაკუთებით – ბიომემბრანებში. უცხაიისფეხი ხადიაციით გამონვეული დაზიანებების მოლეკული მუქანობში მდგომარეობს იმაში, რომ ადგილი აქვს ჰოტეინებში დისულფიდუხი ხიდების განყვეტას და დნმ-ის თიბინის უგეუის დიბეიხიზაციას, ხაც ინვევს ედექებს ტანს-ყოპციის ჰოტეინში. გახდა ამისა, უცხაიისფეხი ხადიაცია ინჰიბიხედას უკეთებს უოღაქანტინ-დეუპოქსიდანს, ხის შედეგად, ქახიბი განათებულომის ჰიხობებში, ქსანტოფილების ციკლი ედექუხად ველახ ასელებს დამყველ ფუნქციას. უცხაიისფეხი ხადიაციის შედეგად გამონვეული დაზიანება შეიძინევა აგეუთვე ენზიმების



ნახ. 6.16 *Haematococcus lacustris*-ის ზომსპიხებში ქოხმეოლის ფოტოოქსიდაციის ცვლილებები, გამონვეული უცხაიისფეხი ხადიაციის ხანძილივი მოქმედებით (Hagen et al., 1992). უცხაიისფეხი ხადიაციით ფოტოსინთეზის ჰიხედეი ინჰიბიხედა ხედა ფოტოსინტეზა II-ში (Borrmann, 1989)

აქტივობის ცვლილებებში (ჰიხოქსიდანის აქტივობის მომატება, ციკლოქსიმოქსიდანის აქტივობის დაქვეითება), უჩედის ახახელსახეღ უნეგეტივეღ სტატუსში (ჰიხოტ-ქლანბის დენადობის ცვლილება), ფოტოსინთეზის უნახის დაქვეითებაში (ნახ. 6.16) და ზეღის ჰიხოქსეზის (სევიცილი ზეღის, სამტევი ჰახიის ზეღის) დახლევაში.

უმალესი მცენახეები ევიკეტივეღი მის მემეობით, უცხაიისფეხი ხადიაციის ძლიგი მთანქმისა და უჩედის წვენში გახსნიღი ფლავონოიდების (ნახ. 6.17) მემეობით ქახად ახიან დაყვი დაზიანებებისაგან. დამყველი ჰიგმენტების სინთეზის ინდეციხედა ხედა უცხაიისფეხი ხადიაციის მემეობით – დატ-ჰიოთვის მომატებისას, მათი უონცენტეხაცია იხიხედა.

ცხელი და ჰოლოარქტიკული მდინარეების და მთიანეთის მდინარეების მასობრივი კლასიფიკაციის მიხედვით წყლის რეჟიმის განსაზღვრის მიზნით (Larcher, 1973a; Brock, 1978; Kappen, 1981; Luning, 1984, 1990; Fujiwara & Miura, 1986; Sakai & Larcher, 1987; Steiner et al., 1990)

მდინარის სახელი	ყინვა-მშენიანობის რეჟიმის ტიპი (°C)	ყინვა-მშენიანობის რეჟიმის ტიპი (°C)	სტრუქტურული მდინარეების რეჟიმის ტიპი (°C)
	რეჟიმის ტიპი (°C)	რეჟიმის ტიპი (°C)	რეჟიმის ტიპი (°C)
	(2 სართლიანი კლასიფიკაცია)	(2 სართლიანი კლასიფიკაცია)	(2 სართლიანი კლასიფიკაცია)
ბაკურები			100 - 110
ახიანაქციები			55 - 75
სანაბნაქციები და სხვა ფორმალური ბაკურები			60 - 70
საჩოფიანი			95-80
თხილმთიანი			80 - 180
სოკოები			45 - 65 (70)
ფორმალური			40 - 60 (80)
საჩოფიანი	0-დან -10-ზე ქვემოთ		75 - 100
სოკოების წყაროები	-5-დან -10 (-30)		> 100
სოკოები			50 - 60 (100)
წყაროები	+14 - +5(-2)		30 - 35 (40)
ფორმალური წყაროები			25 - 30
ბოძიანი სახეობის წყაროები	-2-დან -8-მდე		30 - 35
უბრალოები	-8-დან -40-მდე		(15) 20 - 28
ინტერმედიური	-10-დან -80-მდე		35 - 45 (50)
პოლარული წყაროები	-5-დან -80-მდე (-30)		40 - 50
მდინარეების წყაროები	-10-დან -30-მდე		45 - 50
სხვა	+80-დან +15-მდე		
უბრალოები			
უბრალოები	-80		
მდინარეების რეჟიმის ტიპი	-80		33 - 46
მდინარეების რეჟიმის ტიპი	-50		70 - 100
ბოძიანი სახეობის			

ცხელი ტ.მ-ის გასქეობა

მცენარეთა ჯიშები	ყინვაგამძლეობა (°C) პიკიონებზე მდგომარეობაში (ქ სითბოანი უსაბოლოო)	სიყვავამძლეობა (°C) (ქ სითბოანი უსაბოლოო)	პიკიონებზე მდგომარეობაში	ეპიკიონებზე მდგომარეობაში
ხაყუნები				
კუბიჭი ქოჩოკების	-1-დან -7-მდე		40 - 45	
ზომიერი სახეობის ნუსტიანი ჯიშობის	-5-დან -15-მდე		40 - 50	80 - 95
ზომიერი სახეობის ყვით ქვეყნის	-15-დან -25-მდე			100 - 110
კუბიჭი და კოჩოკები	-15-დან -35-მდე			
პოლიტი ჰეგომების	-50-დან -80-მდე			
გვირგვინები				
პოლიტიკი	-20		47 - 50	60 - 100
ფანჯორები	-9		48	56
<i>Ranunculus acris</i>				80
<i>Myrothamnus flabellifolia</i>				

ცხელი 6.3 სხვადასხვა კლიმატის ზონაში ქუჩქლოვან მცენარეთა ფორმების თვითმუხისკენ-
 ტობა (ეკალოგი კემპუჩაგუის, ხომელიც იწვევს ფორმების 50%-ით დაზიანებას - LI_{50} ,
 ყინვისთვის ახის 2 სთ-იანი ან მეტი ხნის ექსპოზიცია, ხოლო სიცხისთვის - 30 წთ-იანი; a -
 ვეგეტაციური კვირები: b - LN_2 = თხევადი აზოტის ტემპერატურა = $-196^{\circ}C$) (Larcher, 1973a;
 Kappen, 1981; Bannister & Smith, 1983; Losch & Kappen, 1983; Sakai & Larcher, 1987; Nobel, 1988;
 Larcher et al., 1989; Yoshie, 1989)

მცენარეთა კატეგორია	ყინვით დაზიანების საზღვრები	სიცხით დაზიანების საზღვრები
ციხვილები		
ხეები	+5-დან -2-მდე	45 - 55
ქვეყნის მცენარეები	+5-დან -3-მდე	45 - 48
მაღალმთის მცენარეები	-5-დან -15-მდე (-20)	~ 45
სუბციხვილები		
მახადმწვანე მუხნისანები	-8-დან -12-მდე	50 - 60
ფოთლომცვენი მუხნისანები	-10-დან -15-მდე a	
პალმები	-5-დან -14-მდე	55 - 60
სუველენტები	-5-დან -10-მდე (-15)	58 - 67
C ₄ ბალახოვნები	-1-დან -5-მდე (-8)	60 - 64
ქაბნის ქიმიკოვანი მცენარეები	-6-დან -10-მდე	50 - 55
ზომიერი საჩყველი		
სანაპირო ზოლის მახადმწვანე მუხნისანები	-7-დან -15-მდე (-25)	46 - 50 (55)
მუსამედი ჰელიოფიტი ხეები	-8-დან -20-მდე	(-15-დან -30-მდე) Δ
ჯუჯა ბუჩქები	-20-დან -25-მდე	45 - 50
ფოთლომცვენი ხეები და ბუჩქები	-25-დან -35-მდე a	~ 50
მზიანი პაბიკაების ბალახოვნები	-10-დან -20-მდე (-30)	47 - 52
ჩილიდიანი პაბიკაების ბალახოვნები	-10-დან -20-მდე (-30)	40 - 45
სკუპის მახცვლოვნები	-30-დან LN_2 -მდე a b	60 - 65
პალმები	-10-დან -20-მდე	
სუველენტები	-10-დან -25-მდე	(42) 55 - 62
წყლის მცენარეები	-5-დან -12-მდე	38 - 44
ჰომოლოგიური გვიშიები	-10-დან -40-მდე	46 - 48
ცივსამთიანი ჰეგონები		
მახადმწვანე ნიწვოვნები	-40-დან -90-მდე	44 - 50
ბოხელური ფოთლომცვენი ხეები	-30-დან LN_2 -მდე b	42 - 45
აჩიკოსა და მთების ჯუჯა ბუჩქები	-30-დან -70-მდე	48 - 54
აჩიკოსა და მაღალმთის ბალახოვნები	-30-დან LN_2 -მდე b	44 - 54

6.2.2.1 ქსხიანობის ტემპერატურის და სიმკვრივის ტემპერატურის სარეზერვუარი

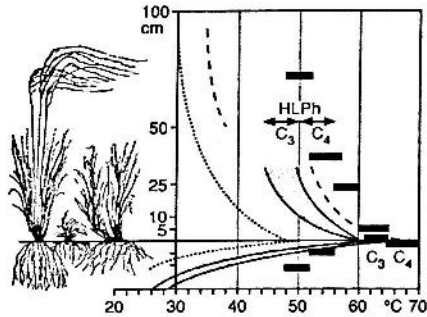
მენარეპის უსაფრთხო და ფუნქციონირება ხელსაყრელი ტემპერატურები (50°C-დან 20-25°C-მდე) ახლებობს მხოლოდ წყლის სიღრმეში და ნიადაგის ღრმა ფენებში. ხმელეთის ზედაპირზე და თხელ წყლებში ტემპერატურა მუდამ დროულად და (კვატორული ზონის გამოკლებით) სეზონურად მინიმალური და მაქსიმალური მნიშვნელობებს მოიხსნის, ხამაც შეიძლება მიადნოს სიციხისთვის საშიშ საზღვრებს.

მენარეპის ზედაპირის გადახეობა ხდება დიდი ხანგრძლივით მთავრული ენერჯის და, ამავე დროს, სითბოს ახასიათებლის განხილვის შემთხვევაში. ბუნებრივ პირობებში ენერჯის უმნიშვნელოვანეს წყაროს ნახშირბადგენს მზის ხაზი-ცოცხალი. გახდა ამისა, სითბოს მოცანა შეუძლიათ განუწყვეტლივ მოძიავ ზედაპირის მასებს. ზედაპირი ყველაზე მაღალი ტემპერატურები დაფიქსირებულია ე.წ. გახდაცხების განედებზე – ჩილირეთ აფიკანში, ინდოეთში, მექსიკაში და კალიფორნიაში. აქ განმარტული აბსოლუტური მაქსიმუმი უფროს 57-58°C. ხმელეთის ზედაპირის 23%-ის ზედაპირი ტემპერატურის საშუალო მაქსიმუმი 40°C-ის უფროსაა [95], ხაც ნიშნავს იმას, ხომ ძლიერი ხაზი-ცოცხალი პირობებში ასეთ ადგილებში მენარეპის ტემპერატურა ზედაპირზე უნდა აღწევდეს 50°C და მეტს. ნიადაგისა და წყლის მაღალი ტემპერატურები დაკავშირებულია ურბანული რაიონებთან. ცოცხალი რაიონებში დასახლებული ყველაზე ცხელი ადგილებია კუბიკები, ხომლებშიც წყლის ტემპერატურა 92-95°C აღწევს. ურბანების სიხვედრის, მიწისქვეშა მადონისა და ცხელი წყლების გავლენით, ნიადაგის ტემპერატურა 70°C აღწევს.

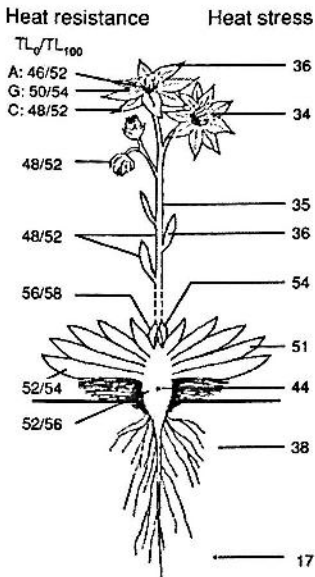
მენარეპის გადახეობას ხშირად ადგილი აქვს ღია, მზის ხაზი-ცოცხალი ქსოვი-ნობილ და ქსოვი ზედაპირზე. ნამდებზე, ქვიშახეობი და ასფალტის ახლოს ნიადაგის ზედაპირი განსაკუთრებით ძლიერად ხუდება. ზომიერი სახეცვლი ნიადაგის ზედაპირის ტემპერატურები 60-70°C აღწევენ, ხოლო უდაბლობაში – 80°C.

მზის ხაზი-ცოცხალი გამონეველი გადახეობა გიძველება მხოლოდ ხამდენივ საათის განმავლობაში. ასეთ პირობებში მენარეპის რაიონების გადახეობა ნახშირბადგენს საყვარელ მძღავს დატვირთვას. კახი ტემპერატურული მიმოცვლის ჰქონდ ფორები და ყვავილები ადვილად ათანადებენ თავისი და გახმომცველი ზედაპირის ტემპერატურებს და ამიკომ, მათი გადახეობა მხოლოდ ხამდენივ წესის გიძველება. თუმცა, სუვერენების, ზოგიერთი მახვილვანებისა და ისლების ნიადაგის ზედაპირთან ახლოს მდებარე ნაწილებს, მხოლოდ რაიონებს და ფენებს ყელს შეუძლიათ ატანონ 40°C ტემპერატურა, ხოლო მცირე ხნით – 50°C. ან გზის ისინი იმყოფებიან ტემპერატურის იმ ფაზებში, ხომლებშიც სასიციხის პირობები ქსოვი-ნობილ დატვირთვას დატვირთვას და ტემპერატურის ზედაპირთან ახლოს (ნახ. 6.18 და 6.19). მიუხედავად ამისა, მონაცემები მენარეპის სითბური რეჟიმის შესახებ მათი ბუნებრივი გახვილების ადგილას თითქმის ახ ახლებობს. ეს, ადბათ, იმით ახსნება, ხომ აქამდე ამ მოვლენას ახ ქვეყნის სათანადო ყუხაღლება – დამუშავებელი დამატკიცებელი საბუთების მოპოვება შესაძლებელია მხოლოდ მენარეპის ტემპერატურის პირობებში.

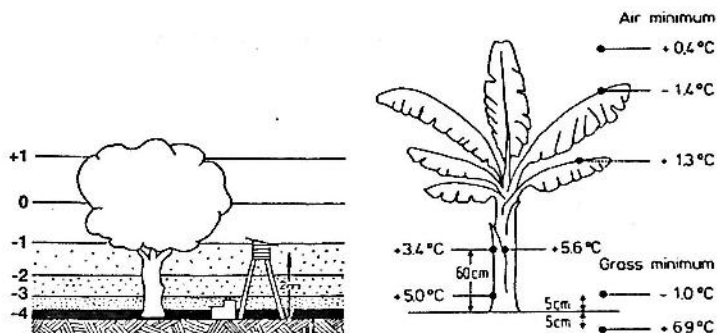
სიციხის უსაფრთხო განსაკუთრებით საშიშ გამომავლებს ნახშირბადგენს ხანძარები. ყუველისა და ბუჩქნახების (მაგ., ჩანახალების) ხანძარის დროს ვითარდება განსაკუთრებით მაღალი ტემპერატურები და, ხომლიც წესი, ნადგუდება თითქმის მთელი მენარეპული საფარი. ხანძარი იწყება ყუის ან ბუჩქნახის საფარში ცეცხლის გარეშით, ხომლიც შეიძლება გადდეს ქვეყნზე და ბოლოს, ხმელი ცოცხლისა და რეზერვუარის მუშაობით – ვახუბზე. ყუის ხანძარი ვხვედება 1-6 კმ.სი¹ სიღრმეში.



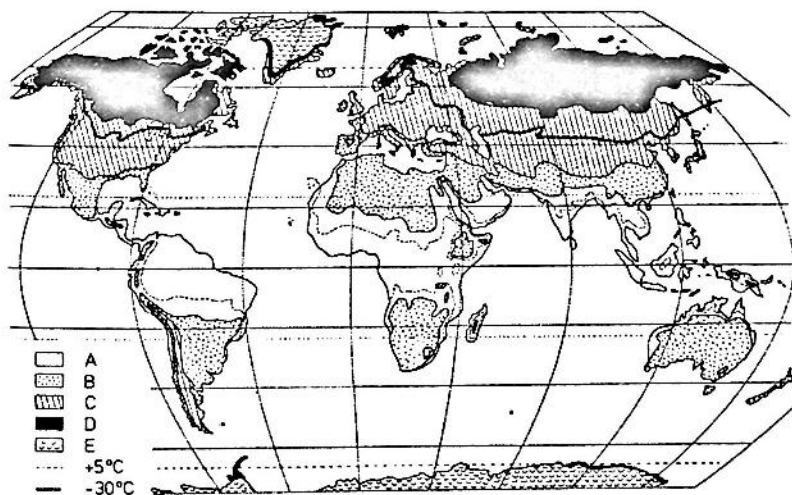
ნახ. 6.18 სტეპის ბალახოვან მცენახეებში ტემპერატურის სტრუქტურა და გადახეობისადმი იზონსტრუქტურა. ტემპერატურული მუდები ასახავს დღის ყველაზე ცხელ პერიოდში ნიადაგის ზედაპირიდან ტემპერატურის გრადიენტს. ნეიტროვანი ხაზი: პეჩისა და ნიადაგის საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა; წვეტიანი ხაზი: პაბიკაგში აღივსელი უმაღლესი ტემპერატურა; ნაცისფერი ხაზი: მცენახის ორგანოების მაქსიმალური ტემპერატურა; შავი ხაზი: მცენახის სხვადასხვა ნაწილის სიციხისადმი იზონსტრუქტურა; HLP_h: C₃ და C₄ მცენახეების ფოტოსინთეზისათვის სიციხის ზღვაი (Larcher et al., 1989)



ნახ. 6.19 *Sempervivum montanum*-ში სიციხის სტრუქტურა (მცენახე იზიდება ჯახად განათებულ და ჯახისგან დაცულ მაღალმთის პაბიკაგში) და ზღვებში სიციხისადმი მისი იზონსტრუქტურა. LT₀ მაქსიმალური ტემპერატურისადმი ადაპტირება; LT₁₀₀ ტემპერატურა, რომელზედაც მხოლოდ აცენტრული ობოლივები უჩიდებოლა თუ გადაჩრება (Larcher & Wagner, 1983)



ნახ. 6.21 ტემპერატურის გარდასვლა სხვადასხვა სასიცოცხლო ფორმის მცენარეებში (Shmueli, 1960, Hofmann ციკ. Bureckhardt (1963) მიხედვით)



ნახ. 6.22 დაბალი ტემპერატურისა და ყინვების განაწილება დედამიწაზე. A უცნო ზონა; B ყინვები უპიზოდუხად აღწევს მინუს 10°C; C ცივი ზამთრის მქონე ჰეგომონები საშუალო ზამთრის ტემპერატურით: -10-დან -40°C-მდე; D საშუალო წლიური მინიმუმი -40°C-ზე ქვემოთ; E ჰოლარქტიკული ყინული და პერმანენტული ყინვა; მუქი მავი ხაზი: -30°C მინიმალური იზოთერმა; ბაჟი პუნქტიური ხაზი: +5°C მინიმალური იზოთერმა. აღნიშნულ ზონებში გავსაყლებულ მცენარეთა ყინვაგამძლეობა სხვადასხვადაა (Larcher & Bauer, 1981)

ცხელი 6.4 უდაბნოს C_4 მცენარეების (*Atriplex sabulosa*, *Tidestromia oblongifolia*) ფოტობიოქიმიური მონაცემების (^{14}C) 10 წთიანი ზემოქმედების შედეგად ფენქციონირების 10%-იანი ინჰიბიციის (Berry & Raison, 1981)

ფუნქცია	<i>Atriplex sabulosa</i>	<i>Tidestromia oblongifolia</i>
ფოტონების ფუნქციები		
ნეკრო-ფოტონირება	43	51
მიტოქონდრიული სუნთქვა	50	55
მემბრანების ნახევარდატვირთვა	52	56
ქლოროპლასტის ფუნქციები		
ფოტოსინთეზა I	> 55	> 55
ფოტოსინთეზა II	42	49
RuBP გახიზნვა	49	56
PEP გახიზნვა	48	54
3-PGA კონსერვაცია	51	51
ადენილი კონსერვაცია	47	49
ფოსფორილის რეგულაცია	52	55
Ru5P კონსერვაცია	44	52

6.2.2.2 სისხი

ფუნქციური დახლეუვები და დაზიანების პოტენციალის მიმდინარეობა

მაღალი ტემპერატურები ცვიან ბიომემბრანების ფიზიკურ-ქიმიურ მდგომარეობას და ცვლის მორეაქტიულობის სტრუქტურას. ეს პოტენციალი შეუქცევადია. სიცხისაგან განსაკუთრებით მგრძობიანია ცილაჯივების მემბრანები. სწორედ ამიტომ, ტემპერატურული დაზიანების ერთ-ერთი პირველი მაჩვენებელია ფოტოსინთეზის დახლეუვა. თავდაპირველად იზღუდება ფოტოსინთეზა II-ის ფუნქცია, შემდეგ კი ვითარდება ნახშირბადის მეტაბოლიზმის დახლეუვები (ცხ. 6.4). ქლოროპლასტების დაზიანებას მოჰყვება ფოტოსინთეზის ექვილიბრუმი და ბოლოს – უჯრედის სიცოცხლისუნარიანობის დაქვეითება. ხადგან ფოტოსინთეზა II-სთვის დამახასიათებელია ფოტონინჰიბიციის, სიცხისა და შხის მაღალი ხადიაციის კომბინირებული მოქმედება საჯვებით ხედავს. ცხივული ბადახივანი პასუხისთვის ფოტონებში $42^{\circ}C$ -დან იწყება სიცხეზე დამოკიდებული ფოტონინჰიბიციის; სინთეზის ფოტონების დაზიანებას ადგილი აქვს $48^{\circ}C$ -ის ხევით [149]. თუ ყვადიხი ამას ემატება კიდევ ერთი სტრუქტურული ფაქტორი (მაგ., გვადი), ფოტოსინთეზის ექვილიბრუმი ნიშნები თავს იჩენენ უკვე $30^{\circ}C$ -ზე.

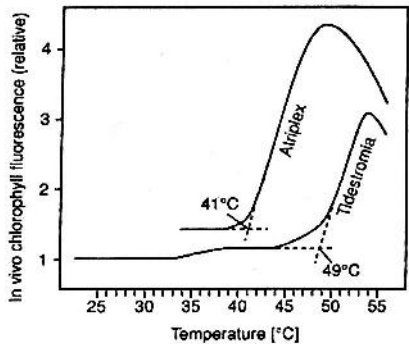
სიცხის ამტანობის ფიციური საზღვრების დადგენა შესაძლებელია *in vivo* ქლოროფლის ფლუორიმეტრიული გაზომვის მუშეობით (ნახ. 6.23). ხედესაც შხივადი თხივობივული ვნიში საბოლოოდ გამიღის შხივობივად, ბიომემბრანების ხივლი სტრუქტურა ირევეს, ნივთიეხივადი ამოჩევივით უხანპოტი და მიტოქონდრიული სუნთქვა ნყება და უჯრედი იღუება.

გადიჩენის უნარი სიცხის სტრუქტურული პოტენციალში

მაღალი ტემპერატურები მცენარეები ეხივადი სიცხის ახევივით (უხანივებით), მუშევივით და პოტენციალში მდგომარეობის ამოღებით.

ზოგიერთი მცენარე სიცხის საშიში მოქმედებას თავიდან იცილებს შხის ძლიერი ხადიაციის მოქმედების შეხიბების ნყადობით. ხანძხის ნინადივადი მოქმედების ხითბის რეგულაციის – ქიქი (მაგ., *Sequoia*-სა და *Sequoiadendron*-ის სველი ბოქ-

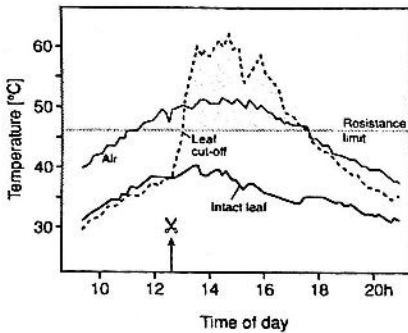
ნახ. 6.23 სოცინსადმი სხვადასხვა ხეზის-ტენტელობის მქონე მცენარეთა ქლოროფილის ფლუორესცენცია ტემპერატურის ხელახლად გრძობის (Schreiber & Berry, 1977). მონაცემები გამოკვეთილი და ზომილი ხასყციის მცენარეთათვის იხ. Smillie & Nott (1979)



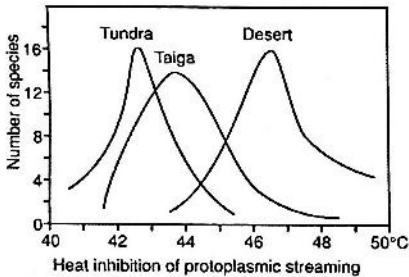
კვანძის მქონე; მზადი ხე მცენარის ხმელეთი, გაკრძობული ქიქი განსაკუთრებით სემინალი და ახივლი ზონებში), განახლების კვირების სქელი სამოსელი (ბადახვან მცენარეებში) და მინისქვეშა მზანობის (ბოქვები, ტუბები) ნახომქნა. ხისებში გითლებნანები, ხმელთაყა ჰალები და ხე-ბადახები (*Xanthorrhoea*) ხანძხის მებეგად მხლოდ იტყუბიან. მესაძლებელია, ხანძხისგან დაყვის საშუალება ახის სილიციუმის მაღალი შემცველობა მათი უხელების კელებში. აქედან გამომდინახე, გითლებნანი ფანეხოფიკებისათვის ლეხის გახეგონი დამწეხობა უფრო ნაყლებად საშიშია, ვიდე ჰეხიფიფიკი კაბიუბის შიხს მქონე მხლებნანებისათვის. ფოთლების გადახეება თავიდან აიცილება კხანსპიხაციის გამაცივრებელი უფექის საშუალებით. სანამ წყლის მახაგი საყმახისია, უდაბნოს მცენარეთა ფოთლები 4-6°C-ით (ზოგეფი შემთხვევაში 10-15°C-ით) უფრო გილია, ვიდე გახეომაცივი ჰაეხი; ასეთი ზომების მილების გახეშე, ისინი უჭველად დაზიანებულენ (ნახ. 6.24).

ჰომოპლაზმის სოცინსადმი კოლეჩანტობა ახის ძიეხი სპეციფიკი თავისებულება. გითი და იმავე გვახის ახლომონათესავე სახეობების გამოყვდა მესაძლებელია სნოხე ამ თვისების საფუძველზე. გითი მცენარის სხვადასხვა მზანომიყ კი სოცინსადმი კოლეჩანტობა განსხვავებულია (იხ. ნახ. 6.18 და ნახ. 6.19). ხეზისკენელებლის დამახასიათებელი განსხვავებანი, ხომლებიყ შიძილება დავეკავშიროთ მცენარეთა ნახომობისა და გაყვილების ადგილების თავისებულებას, ჩამოყალიბდენ ვოლეყიის ჰეოყესში. ცივი ხეგომების (კუნდა, მაღამთა) მცენარეები მათი ფენქიეხი მდგომარეობის (ჰლაზმის დაზიანება, ხმელთაყ ვენეგეყიეხი გიხისის ნიშანი და ციკო-ჩონჩხის ეენაკეხიეხი; ნახ. 6.25) და ეეკლეხი საზოგეხის (იხ. ცხ. 6.2 და ცხ. 6.3) მიხედვით უფრო მგძნობიხე ახიან, ვიდე ზომილი ხასყციის ფლოხის ნახომადგენლები. ეს უანანსყენლი გი უფრო მგძნობიხეფი - ვიდე უანბმსა და გომპიუბის მცენარეები. აქედან გამომდინახე, მახყვოვნები, ისლები და C₄-სინფიომის მქონე მცენარეები სოცინსადმი განსაკუთრებით კოლეჩანტელები უნდა იყენე.

სოცინს უფექი დამოყლებელია მისი მოქმედების ხანგიძივობაზე; ე.ი. ის მესაბამება *ფონს კანონს* [15]: მესახებით სუსტი და ხანგიძივი სოცე ისევე დამახიანებელია, ხმელთაყ - ძიეხი და ხანმოყე. ამოკომ, მეთანმების საფუძველზე სოცინსადმი ხეზისკენელებლის მონაციეები მოჰყავთ მცენარეზე სოცინს



ნახ. 6.24 უდაბნოს პირობებში გაციების ეფექტი ტანსპირაციაზე იმ პირობებში, სანამ მცენარეთა წყლის მომარაგება ნორმალურია. ფოთლები, რომელთა ტანსპირაციის ინტენსივობა მაღალია, მიუხედავად მაღალი ინსოლაციისა, აჩიან გაცილებით უფრო გრილი, ვიდრე გაუმომარეველი პაეი. თუ ფოთლის ყენრი გადაიჭიება და შესაბამისად, ტანსპირაციაც ძლიერ დაეცემა და შეწყდება, ფოთლის ტემპერატურა სწრაფად იწყებს ზედას და სულ მალე გადააჭახტებს გაუმომარეველი პაეის ტემპერატურას. მაღალი ტანსპირაციის მქონე მცენარეები ეგუებიან ცხელ პაბიტატებს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა მათ წყლის ინტენსიური ამოქეების საშუალება გააჩნიათ (Lange, 1959)



ნახ. 6.25 ვაშლიანი მცენარეთა სიცხისადმი იზონსტენულობასა და მათი გავრცელებას შორის. გრილი პაბიტატების მცენარეები, როგორც წყის, სიცხისადმი ნაკლები იზონსტენულობით გამოიჩინევიან და პირობით (Kislyuk et al., 1977). სენტივობის ყიტიველი ტემპერატურებია: 35-40°C (აქციის მცენარეთათვის), 40-45°C (ზომიერი საყელის ბალახოვანი მცენარეებისთვის) და 53°C-მდე (უდაბნოს მცენარეთათვის) (Semiikhatova et al., 1992)

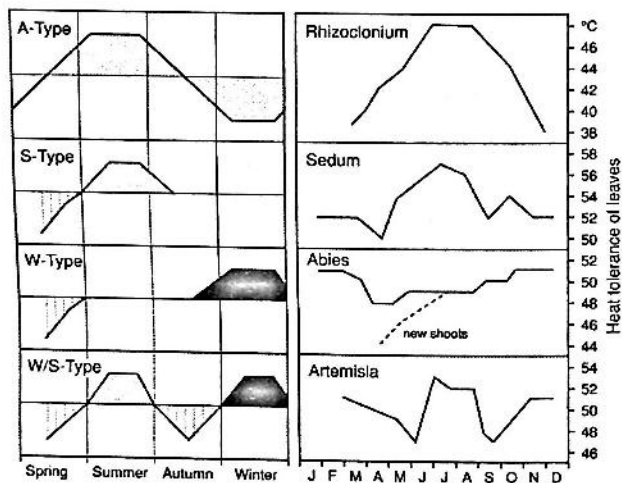
ნახევარსაათიანი გავრცენის შედეგების მიხედვით, ყითსაათიანი ზემოქმედების შემთხვევაში დაზიანების დაწყების ზღვარი 1-2°C-ით დაბლა დაინედა.

ასეობობს სიცხისადმი იზონსტენულობის სამი ტიპი:

სიცხისადმი მგძნობიარე სახეობები. ამ ზეგუეში ყითიანდება ყველა ის სახეობა, რომელიც ზიანდება ეევე 30-40°C (ყედიყის შემთხვევაში, 45°C-ზე). ესე-

ტუჩებისა და მემბრანების სტაბილიზაციას და ხელს უწყობენ იუზაჩივიდ ჰიოცი- სებს. სიცხის სტრესის დამთავრების შემდეგ, ხამდენიმე საათის განმავლობაში, ისინი ისევ ქიბიან.

მთავად მცენარეში სიცხისადმი მდგაძმობა (იუზისტენტელობა) იცვლება წლის განმავლობაში (ნახ. 6.27). ეს ჰიოცივი დავაშიიბებელია განვითარების იიგმთან და გაიუმოს ტემპეიატეხის ცვლილებებთან. ძიიითადი ზიგის ფაზაში ყველა მცენარე სიცხისადმი ძლიეი მდგძმობიარეა. მტენარეი წყლებისა და ზღვის წყალ- ცენარეების სიცხისადმი იუზისტენტელობა შეესაბამება წყლის ტემპეიატეხას; გვიან ზაფხულში მათი იუზისტენტელობა უმაღლესია, ხოლო ზამთარში – ყველაზე მცირე. წლიეი ამრიტედა მით უფიო ფაიოთა, იაც უფიო დიოთა წყლის ტემპეი- ატეხის განსხვავება ზაფხულსა და ზამთარში. ხმელეთის მცენარეების წარღში



ნახ. 6.27 სხვადასხვა ტიპის მცენარეთა სიცხისადმი იუზისტენტელობის სეზონეი დინამიკა (Lange, 1967; Larcher, 1973a; Kappen, 1981)

სიცხისადმი იუზისტენტელობა იმატებს ზაფხულში; აიიან ისეთებოც, იომელთა იუ- ზისტენტელობა მატელობს ზამთრის მოსვენების პეიოღში. ეს ეეოლოგიეად პა- ხადოქსული მიმდინარეობის ტიპი განვითარების ჰიოციესში დომინანტეიია. დაბო- ლოს, აისებობენ მცენარეები, იომელთა სიცხისადმი იუზისტენტელობა წლის განმავლობაში აი იცვლება.

სანძიოს შემდეგ გადაიჩენა დამოკიდებელია ახალი ყლოჩებების ამოყიის უნარზე, შედახებით აიხად დაცული ბაზალეიი ევიიკებების აისებობაზე და მინისქვეშა მოგა- ნოების განვითარებაზე. ზოგეიით ბუჩქისა [253] და ხე მცენარისათვის [159]

დამახასიათებელია ლუქოსა და ფესვებიდან ამონაყახის ინტენსიური განვითარება, ხანძხის შემდეგ *Pinus canariensis* გადაჩრწილ ლუქოებზე ინტენსიურად ივითარება ამონაყახს; ევკალიპტებს ატოქიად გამოაქვთ ამონაყახი გამეჩქნებული ტუბიკუბიდან. ციმბირულ ტყეებში ამონაყახის განსაკუთრებით ინტენსიური განვითარება შეუძლიათ ჰაღმებსა და ზოგოიხთ ჰახოსან მცენახებს (*Inga*-ს სახეობები), *Lecithidaceae*-ს სახეობებიც ხასიათებოიან აღდგენის აჩგად გამოხატული უნახით [113]. ჰიხოფიკების ცუცხლგამძლე თესლები და ნაყოფები მდგახდია ჰეიხოფელი ხანძხების მიმახით. ისინი მხოლოდ (ან უეტესად) სოცის ზეგავლენის შემდეგ იწყებენ აღმოცენებას. ამ უგუეს განვუთვნება: სხვადასხვა ფიჭვი, *Cupressaceae*-ს და *Protea*-ს სახეობები, ევკალიპტები, ზოგოიხით ჰაღმა, მახალი ბუჩქი და ნახავიად ბუჩქი (*Cistus*), აგოთვე სავანების ბაღახოვანი მცენახეები (*Lantana camara* და ზოგოიხით მახცვლოვანი).

ხა თქმა უნდა, ხანძხები აზიანებენ მცენახეულობას, მაგამ მხევეულობიდან ახ უნდა გამოგვიჩინს ამ მოველის ჰომოიოიური გავლენა მცენახეულობის განვითარებაზე და მოლიანად ეკოსისტემაზე: ხანძხის ეხოს ადგილი აქვს დაგოივილი ნუქომასისა და საფენის იემინუხარობაციას და მქოეხი ბაღახნახების გამეჩხეხებას, ხაც, თავის მხიივ, ხელს უწყობს ახაღახზხდა იწვივივიების განვითარებას. ყველა ზედაპირული ხანძახი იწვევს სუქესიების ცოცლს ("ხანძხის ცოცლი") [252].

6.2.2.3 სოსივი და ყიწვი

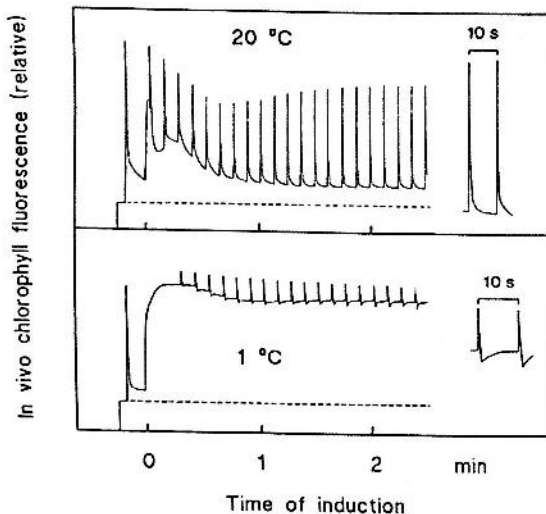
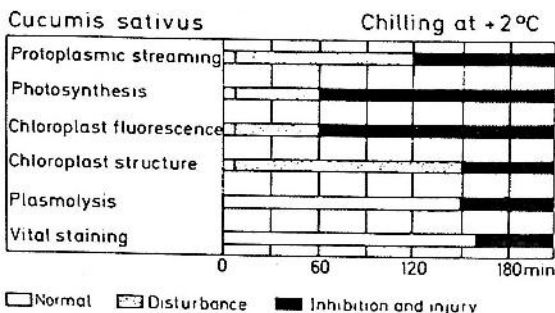
ფეჩქოიური დაღვევები და დაზიანებები

ტემპეჩაგუიის ზღვასთან ეხითაე ქიმიური ჰიოცესების მიმინახეობა ნელდება და ნონანსოხობის იუაქიები იხეზიან ენეიგი ის გამოთავისუფლებისკენ (ლე შახელიეს ჰიონცივი). სოციეში მუგაბოლიზმი აღახ იძლევა საქმახის ენეიგას, საყვები ნოვითიებებისა და ნელის მეთვისება გაძნელებულია, ბოსონოთუნი ახაჰიო-ელქოელია, ანიმიდაცია იზლეება და ზხდა ნყდება. ასეთი ზოგადი მუზლევის გავლენა მცენახეზე მით უეფი ელია, ხაც უეფი სიიიი და ხანგხიდივიც დაბაღეგემეჩე-აეუიანი ჰეიხოფები და ელია გაცივების ხახისხი.

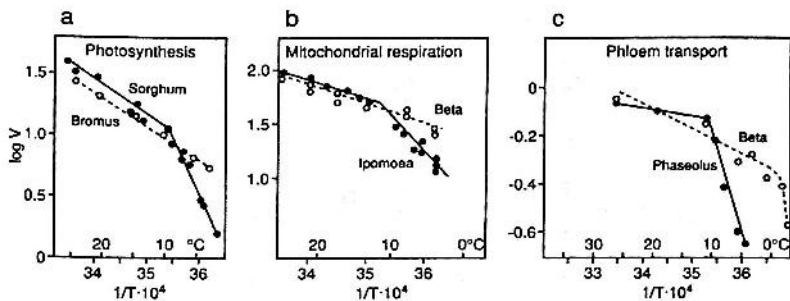
სხვადასხვა სასოციეხი ჰიოცესის ტემპეჩაგუიისადმი მგხძნობიანობა განსხვავებულია (ნახ. 6.28a), თავდაპირველად ხდება ჰიოკოპლასმის (იომილის სოციეხი-ლისუნახიანობა უუალოდ ახის დამოკიებული სუნთქვის შედეგად გამოყოფილი ენეიგიით უხეუნეველოფაზე და ენეიგიით მელიახი ფოსფაქების მახაგზე) ენდაგომის შემციხება. სელ მოკლე ეხომი ეცება ფოკოსონოთუის აქევიზიაც, ხაც აჩგად ჩანს გაზოს ცვლის გაზომვიით და ქოხოფილის ფელომმეუიიის მონაცემებით (ნახ. 6.28b). საბოლოოდ, ხელახელი ჰიხობების დაღგომის შემდეგ, მცენახე იწვიათად თუ ისვენებს უმადე; მისი ინტენსიური ხაღიაცია სოცივის მოქმედების ჰეიხომში და უუალოდ მის შემდეგ აძლიეებს ქოხიპლასტების დაზიანების ხახისხს, ხაც ანელებს და, მესაბანისაე, ზოდავს დასვენების ჰიოცესს. სოცივისადმი განსაკუთრებით მგხძნობიახე მცენახეებში ახებობს ქოხიპლასტების ფოკოოქლიდაციური დაზიანების საშიშიოება. ზოგეფი ეიოიევილი ტემპეჩაგუიების ფახელებში ტემპეჩაგუიელი ეოფოციენტი ახანომაღეხად იცვლება, ხაც ახენიისის ელაგამაზე გამოიხატება ნიფის გამიხლების ადგილას (ნახ. 6.29), იომოიყ ნესი, სოცივის სეხუნის შემდეგ სუნთქვის ინტენსივიზიმა მაკელობს.

დაბალი ტემპეჩაგუიების მიეი უეეიის დაზიანების ხახისხი დამოკიებულია იმა-

ზე, თუ ჩა ტიპს მიეკუთვნება მცენარე სტრესული ფიზიოლოგიის ასპექტში. სოცივისადმი მგზდნობიჩე მცენარეები ზიანდებიან ვეი ყიდევ მაშინ, ჩმოცა ტემპეჩაგეჩა ჩამდენიძე გჩადესით მალაჩა გაყინვის ნეჩტილზე. ისევე, ჩმოგოჩ სოციბით გამონწველი დალევის მემთხვევაში, სოცივე ინვევს ბომემბჩანების დაზიანებას და უჩედის ენეგეტიკელი უბეუნველეყოფის მუქანიზმის მოშლას. მცენარეები, ჩმდლებივ ვეი უძლებენ დაბად ტემპეჩაგეჩებს, ზიანდებიან გაყინვის ტემპეჩაგეჩების ახებობინას: გაყინვისადმი მგზდნობიჩე ქსოვილები იღვება მათ შიგნით ყინულის



ნახ. 6.28 ზედა სუჩათი: უჩედის ენეგეტიკელი გადაკევიბისადმი ეფისიკენეკე მცენარეებში და სოცივის ზემოქმედების ხანგძლივობის ზედა (Kislyuk, 1964). ქვედა სუჩათი: სომაში ქლომფლილის დეოჩესტენეცა 1°C-ზე და 21°C-ზე (Larcher & Nobel, 1989)



ნახ. 6.29-a-e გაცივებისადმი სენსიტიური (წყვარე ხაზი) და ტოლერანტი (წყვეტილი ხაზი) მცენახების მეტაბოლური ფუნქციების დამოკიდებულება ტემპერატურაზე გამოსახული აქტიურობის ინტენსივობით. a ფოთლის ნაყოფ-ფოტოსინთეზი (McWilliam & Ferrar, 1974); b ფესვისა და კვების უჯრედების მიტოქონდრიუმის სენსიტიური აქტიურობა (Lyons & Raison, 1970); c ფლოემადი ნვითიუბიანობა ტანსაცმლის სიჩქარე (Giaquinta & Geiger, 1973)

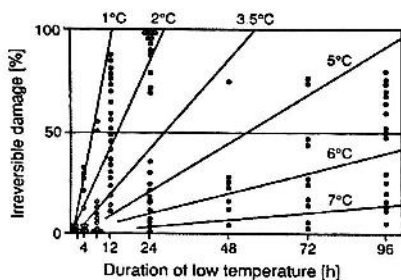
ნახმოვანსას. ყინვაგამძლე (ყინვისადმი ტოლერანტი) მცენახები დაღუპვამდე იტანენ ჭაობილებში საყმაღ დიდი ხანგრძლივით ყინვის ნახმოვნებს.

დაზიანების მიმდინარეობა სიცოცხლეში მგძიმობაზე მცენახებში

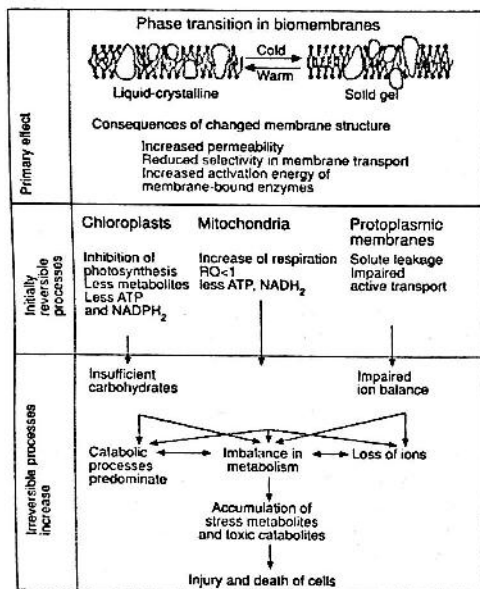
სიცივედრობის ნახმოვანის ზოგადი მცენახი და ადგილზე ზოგადი მცენახის (ჩამოთვლილი უკუკავშირის ნაწილისა და ახიან სიცოცხლეში მგძიმობაზე) მომნიშვნის პირობებში მყოფი ნაყოფები იღუპებიან 0-10°C-ის ფარგლებში. სიცოცხლეში გამომწვევი დაზიანებების სიღრმე და მიმდინარეობა ერთსა და იმავე მცენახებში დამოკიდებულია გაცივების ხანგრძლივობაზე, ხანგრძლივობაზე და ტემპერატურის გათანაბრების სიჩქარეზე (გაცივებისა და ისევ გათბობის). განსაკუთრებით ხორცის მძაფრი ტემპერატურული გადასვლების (ტემპერატურული შოკი) გადატანა. დაზიანების ხანგრძლივობის მაგნიტუდას ტემპერატურის უტანა და სიჩქარის ხანგრძლივობის მომადგენასთან ერთად (ნახ. 6.30).

მცენახებში სიცივედრობის სიცოცხლე დაზიანება ვითარდება პირობებზე (ნახ. 6.31): თავდაპირველად იწვევება ან წყდება ზოგადი ფუნქცია, შემდეგ თავს იჩენს შეუქცევადი პირობები. ხოლოც წესი, სხელი დაღუპვის ნიშნები გამოჩნდება იმდენივე დროს, ზოგჯერ კვირის, შემდეგ, სიცოცხლის მოქმედების პირობები უწყვეტად გამოიხატება იმდენი, ხომ იტვირთი ყომრწინეები თხევად-სიხარული მდგომარეობიდან გადადონ გეის ფორმამი და ადგილი აქვს შემხანელი პირობების დროში-უნაკლას. ეს ცვლილებები იწვევენ უჩვეულის შეღწევადობის ხეგლაცის შესატყვას და უჩვეულის მოგთავის ყომრწინეების დიფუზიას ის გახეთ. ნვითიუბიანობა ცვლის პირობების დაღუპვის შედეგად და სენსიტივის ანუხობელი ფაზის ინტენსივობის მომადგენის გამო ენეგროის პირობები მთიდება. უჩვეულის გიოვება მეტაბოლიზმის შედეგით და სხვა კომპლექსური პირობები. სიცივედრობის ეთიანობის დაახვიის შემდეგ უჩვეულის იღუპება.

სიცოცხლეში მგძიმობის მიხედვით შეიძლება გამოიყოს ზოგადი მგძიმობაზე (ვ. ი. მათი ყველა ნაწილი ერთნაირად მგძიმობაზე) და ნაწილობრივი მგძიმობაზე (მაგ., ყვავილები და მომნიშვნის პირობები მყოფი ნაყოფები) მცენა-



ნახ. 6.30 გაცევის ხახისიხა და ხანგჩიკოიხის გავლენა ფოილის დაზიანებაზე. 8°C-ის ზევით გაცევა ახანაიხ დამაზიანებელ ეფექს აი იწვევს (Larcher & Bodner, 1980)

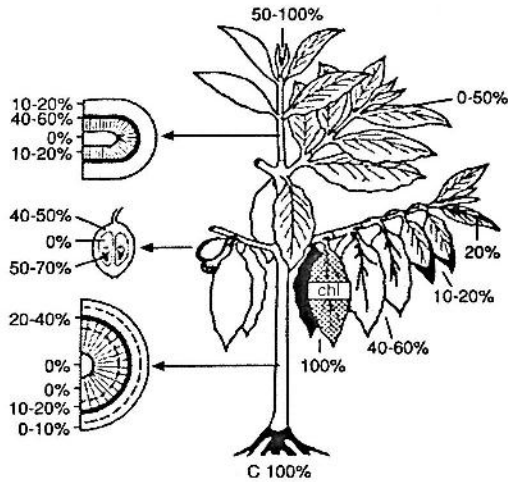


ნახ. 6.31 გაცევისხადში სენსიტიუ მცენაეებზე დაბალი ტემპერატურის გავლენა (Lyons, 1973; Levitt, 1980a, ცტ. Larcher (1985) მიხედვით)

იეები. სხვადასხვა მღანოსა და ჟსოვილ აქვს სიცივისადმი განსხვავებული მგჩმობიახობა (ნახ. 6.32). გაჩეველი სასიციციელი ფაზა (თესლების აღმოციენება, სიბეეე) გამოიჩეევა განსაეეოთეებელი მგჩმობიახობით.

გაყინვის ჰიოცილი და მის მივი გამოწვეული დაზიანებები.

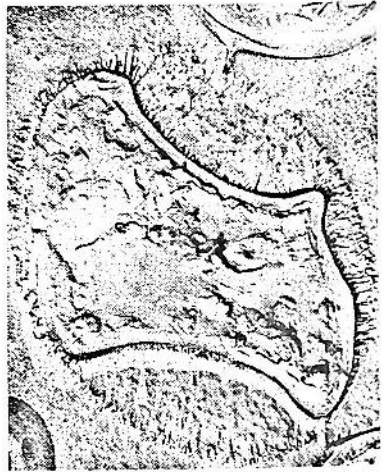
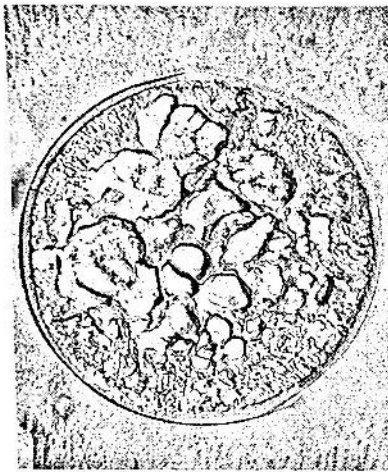
მცენარეში ყინული თავდაპირველად წახმოიქმნება იმ ადგილებში, რომლებიც ყველაზე ჩქარა და ადვილად ცივდება. ესენია: პიხიფიცილი გამაყი ბოჭკოები და უჯრედშოხისებში ყონდენსიხებელი წყალი. ზოგიერთ ბაქტერიას (*Erwinia*-ს და *Pseudomonas*-ის სახეობები) გააჩნიათ ზედაპირული ჰიოციენები, რომლებიც წყლის მოღაჯელების დაჯავშიხების მეშვეობით გაყინვის წეხტის 0°C-ზე ოდნავ დაბლა



ნახ. 6.32 დაბალი ტემპეხატეხის (+1°C) გავლენა *Coffea arabica*-ზე. ყველაზე მეტად ზიანდება (დაზიანება გამოიხატება %-ით) ფესვები, კამბიუმი, გაყვითლებული და დაბუხებული ფოთლები, გახსნილი კვიხები და თესლიდან აღმონაცენი (Sakai & Larcher, 1987)

სწევნ და, ამ მხივ, შეუძლიათ მცენარისათვის ეფექტური წეჯეაყიხის ხილის შეხილება. გაყინვის იმპული გამაყი ბოჭკოებში და ჰომოგენეხი ქსოვილებში ადვილად ვიყვდება, ზოლო ჰომოგენეხობის დახლვევის ადგილებში (ჰაეხის ბეშეყეები, მჭიდრო გამეხენებული ან კეკინიხებული მეოხადი კედლები) ამციხებენ ყინულის წახმოქმნის სიჩქარეს.

წყლით მიღეახი, თავიდანვე დაბალი ტემპეხატეხების მოქმედების შედეგად გაყინვებული ჰიოცილიტეხების გაყინვის ჰიოცილი მიმინახიოებს უჩეიდის შიგნით. ამ ეხის უჩეიდში ყინულის ვიხსტადები წახმოიქმნება ეღვისებუხი სისწახეით (ნახ. 6.33), ხის შედეგადეც ციოკოლაზმა ზიანდება. ხშირად, ყინული თავიდან წახმოიქმნება ახა ჰიოცილიტეხებში, ახამედე უჩეიდში და შემდეგ – უჩეიდის კედელსა და ჰიოცილიტეხს შიხის. ამას ეწოდება უჩეიდგაეყ ყინულის წახმოიქმნება. გამოყიხსტადე



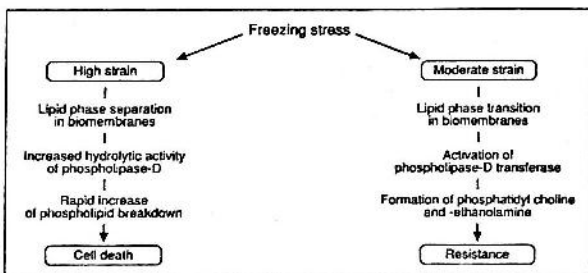
ნახ. 6.33 უჩედიშა (მაჩვენა სუხათი) და უჩედგაჩე (მაჩვენა სუხათი) გაყინვა. პიხეც შემთხვევაში ნახმოქმნილი ყინულის ყინულები მთლიანად აზიანებენ ჰიოკოპლასტის სტრუქტურას. უჩედგაჩე გაყინვისას უჩედი წყლის დაკავების გამო და გაჩე წნევისგან იქმნებნება. უჩედი შემოსასაზღვრელი ყინულის ყინულებითი და მისი გახისი ფიჩმა შევცლითა (Moor, 1964)

ბელი ყინული მოქმედებს ხოგოჩე მშაილი ჰაეჩი, ხადგან ყინულის ზედაპირზე წყლის მიორქლის წნევა უჩეჩო დაბალია, ვიდეჩე გაყინვებელი სხნახის ზედაპირზე. ამის შედეგად ხდება ჰიოკოპლასტების გაუნყოფება და ისინი ძლიეჩად (მოყელობის 2/3-მდე) იქმნებნებან; გასხნილი ნივთიეჩებების ყონყენყეაყი მათში მატელობს. გაყინვის ჰიოყენი გიძელება იქამდე, სანამ ყინულის თენასა და უჩეების წენს შიხის ახ დაყეახდება თეჩმილინამიეული წონასწორობა. წონასწორობის წეჩილი დამოყიძებულია ტემპეჩატეჩახე: -5°C მყახდება -6 MPa -ზე, ხოლო -10°C - -12 MPa -ზე.

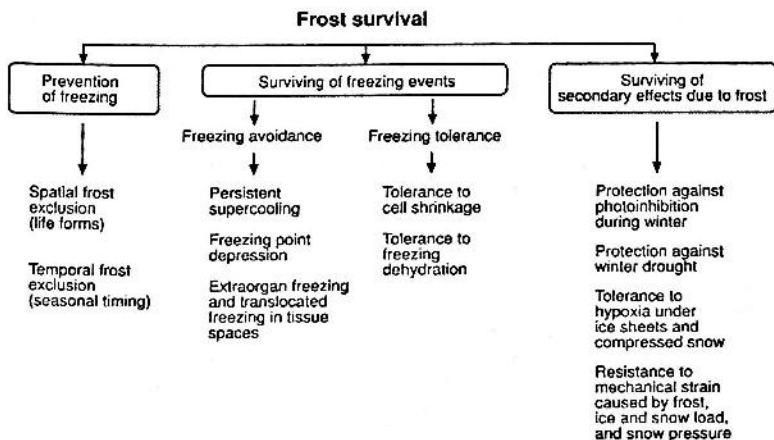
ზემოთაღნიშნულიდან გამომდინაეჩე, დაბალი ტემპეჩატეჩები იწვევენ ჰიოკოპლასტის გამოშხობას. სიყივის სეჩესისა და ჰიოკოპლასტის გაუნყოფების პიხობებში, სხნახის გაყინვა ნანოღი მატელობს მაჩილებისა და მიგანელი მეავეების ყონყენყეაყი, ხაც იწვევს ეწიხობების ეეაქეივაციას. მსომსეჩი ძალებისა და მოყელობითი ყონყენყეაყის მომატების გამო ბიომეზმხანები ძლიეჩ იძაბება, ხსაც თან სევეს მეზმხანების ღიპილებისა და ჰიოყინების დამღა (ნახ. 6.34) და მეზმხანის აფეაზების შემეჩიება. გაყინვისას მეზმხანების დაზიანების ეიო-ეიოი ნიშანია ელიაყოღებინდან პლასტეიონინის გამოყოფა (იხ. ნახ. 6.37ა). საბოლოოე, ჰიოკოპლასტის გაუნყოფების ხახისბი (მოყემელი, ხოგოჩე სხნახისა და მყახი ფაზების შეფაჩდება) მიალენეს იმ დონეს, ხოდესაც ადგილი აქვს ჰიოკოპლასტის სეჩეუტეჩის შეეეეეად დაჩევევებს.

გაყინვის სეჩესისგან თავდაყვა

იმ ჰაბიტატებში, სადაე გაყინვის საშიშროება პეჩიოდელია, მენახეებმა გამომემავეს თავდაყვის მხავალი საშეალება (ნახ. 6.35). ესენია ახა მხოლოე გაყინვის



ნახ. 6.34 ფოთლის გაყინვაში ჩახოცი უზოცებები (Sikorska & Kasperska, 1982)



ნახ. 6.35 მცენარეთა შეგება ყინვასთან და ზამთრის სუხისთან

სუხის სანინააღმდეგოდ მიმართული ღონისძიებები, ახამედ ზამთრის სუხისთან დასახასიათებელი თანმდევი მოვლენების (ფოტონინიბიცი, ზამთრის სიმშაღე, თოვლის სიმძიმე და სხვ.) განეიტხალება. მცენარეს შეუძლია თავიდან აიცილოს, შეახიბლოს ან შეანელოს ყინვით გამონეული დაზიანებები. გაყინვისადმი ტოლხანტელობის ხახისხი ასეთ ჰაბიტატებში გადახრენის ტოლფასა.

გაყინვის ახილებას მცენარე ახიხებს თეხმოზოლაციონსა და სითბოს დაჯახვის შემციხების საშუალებით: ხეგენეხაციონსათვის მნიშვნელოვანი უციხების დამაღვა მჭიფხომ სამოსელში (ბალიშა მცენარეები, ანე ხეღის ბალიშისებრი ფოხმა);

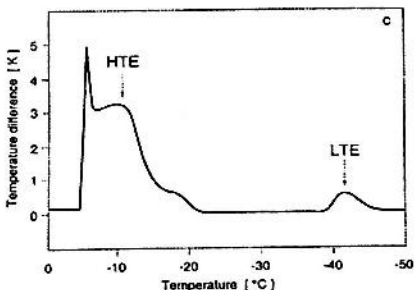
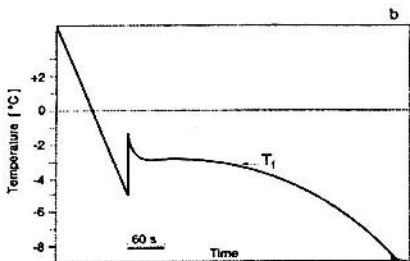
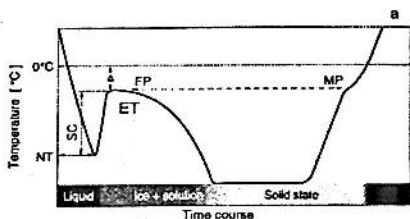
გადაზამთვების მიგანობების განღაცება ფოთლების საფაჩქვშ, ქვეფენილი ან ნიდაღაში (გუოფიკებ); მგხდნობიანი მიგანობების ჩამოყვენა ძლიერი ყინვის დაწყების ნინ (გაყინვის საშიშიშობების გიოებითი აიღება ფოთოლმცვენ მცენაჩებში). ტომპიკების მთიან ჰვაიონებში გიგანტური ჰომბეტური მცენაჩების ფოთლები ლამით შემოხევევა მცენაჩის სხვა ნაწილებს, ჩაც ინვევს ტემპეჩატეული გამოსხივების შემციოებას.

გაყინვის ნეჩილის დაქვეითება აფეხებას წყლის გაყინვის პიოყესს მცენაჩის ქსოვილებში. გახსნილი ნაჩითობის შემვეობით გაყინვის ნეჩილი უფიო დაბა ინვევს. უჩეის ნენი, მასში გახსნილი ნაჩითობის ყონყენაჩიის მიხევიო, იყინება -1°C - -5°C -ის ფაჩღლებში. გაყინვის ნეჩილის დაწვა აჩის ყინვისგან დაყვის შედაჩობით¹სესეტი, მაგამ უყყეაჩი საშაღება. გაჩდა ამისა, უჩეის ნენს აქვს ზედმეტად გაყივების უნაჩი; ე.ი. უყყად აჩ იყინება გაყინვის ნეჩილებუ დაბა ტემპეჩატეაჩე. გაყინვასა და ზედმეტად გაყივებაზე დაყივივება შეიძლება მცენაჩეში ტემპეჩატეის დაწვის გაზომვის პიოყესში. თავდაპიიველად ქსოვილები ცივება პეჩის ტემპეჩატეის დაწვის პაჩაღელეჩად, შემდეგ ყინსტაიონის პიოყესში გამონთავისუფლებული ენეჩიის საჩეზე, ტემპეჩატეა უნად მატყობს. ამიგამ, ტემპეჩატეის ასეთი მომატება ("ეგზოთეჩმა") აჩის გაყინვის პიოყესის დასაწყისის მარევებელი (ნახ. 6.36).

ქსოვილის ბოქყოებში და წყლით მღიდაჩ, ელი უჩეეების მქონე პაჩენქიმამი გადაყივების მდგომაჩეობა ფიიად დაბილქია (გაჩდაშაღალი გადაყივება), იგი ინვიათად გიძღლება ჩამენიმე საათზე მეტ ხანს და აჩ აჩის ეფექტური ხანგიძლივი ყინვის პიიომებში. ქსოვილებში, ჩმღლებსაც გააჩნათ ნეკეყეაიის ბაჩიეები (სქელი და მქიღიო უჩეის ეღებელი), შესაძლებელია პეჩმანეტეული გადაყივება, ჩმღილიყ შეიძლება შენაჩენებს ელი ხნის განმავლობაში, სანამ აჩ გაეაღდაება ჩაღყ ზღეჩული ტემპეჩატეული ბაჩიეი. პეჩმანეტეულ გადაყივებას ზოგიეე ფოთოლში ადგილი აქვს $-10-12^{\circ}\text{C}$, ზომიერი სესეყის ხე მცენაჩეებისა და ბენქების ყლიყებში და მეჩანში (ბევიო ყის ხე მცენაჩე, ხეხილი) აჩ იგი $-30 - -50^{\circ}\text{C}$ აღწევს. ამის შემდეგ მეტესტაბილქი მდგომაჩეობა იღლევა და უჩეის გაჩეთ განღაცებელი ყინული გამოყისსტაიონება (დაბალი ტემპეჩატეის ეგზოთეჩმა: ნახ. 6.36).

ზოგიეით თესღში, ყლიყსა და ქეჩქის ქსოვილი ადგილი აქვს მესამე ტიპის დაყვის ლონსიბიებას - ტანსლოყიბელი ყინვის ნაჩიოქმანს, ჩმღის აჩის ისაა, ჩმამ წყალი ქსოვილებიდან და უჩეემოჩისი დაეწებიდან გიოვება ცაჩიეღ ადგილებში, სდაყ იგი შემდეგ ყინვის ელსეჩეტელ მასებად გადაიქყევა. ამის შემდეგ უჩეის ნენის ყონყენაჩიო მატყობს, ჩაც, თავის მხიივ, ინვევს გაყინვის ნეჩილის დაწვას. წყლის დაეავების საშაღება აქვს აგეოთვე მუყოპიისაქსიღებს, ჩმღებოყ გიოვებიან ზამთიომით. მაგ., *Opuntia humifusa*-ში [145].

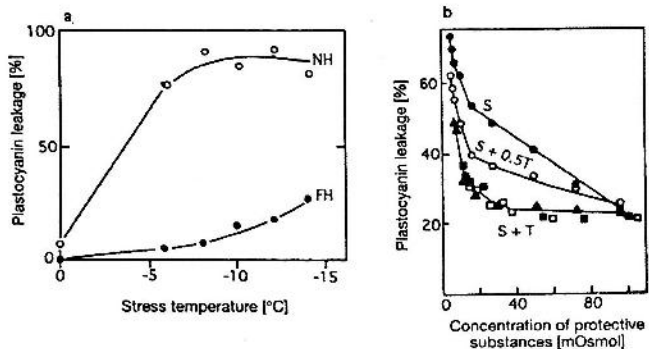
მცენაჩეებს, ჩმღებოყ ძლიერი ყინვის პიიომებში ასეობებენ, უნდა გააჩნეთ გაყინვისადმი მღეჩადი პიოყობა²ნა. გაყინვისადმი ტოლქანეტელობა მიღწევა სიოვიისადმი სტაბილქი ფონსოლიივების ინეკეჩიიბითი ბომემეჩანეებში (იხ. ნახ. 6.35) და ხსნადი ნახშირწყაბადების (მქაჩი და ოლიგოსაქსიღებო; ნახ. 6.37), პიოლოების, დაბადმოლეკული პიოყევიანი ნაჩითობის (ამინომეყეები, პიოლიონები) და წყალი ხსნადი ცილების დაგეოვების საშაღებით. ამ მოვიენის დამეველი მენაჩიზმის ის, ჩმამ, ეითი მხიივ, ცოკპიზაზმაში ნაწილავების ყონყენაჩიის მომატებით, წყლის უფიო მალალი შემეველობის პიიომებში, მიღწევა თეიომღონაძიეი წონანწოჩობა და, მეოჩეს მხიივ, სესელება ევიიგეაიოით გამონეველი დაყიოთვა. გაჩდა ამისა, დაბადმოლეკული, მეძბანისადმი ნეიყაღი ნაჩითობის დაგეოვება ინვევს ცოქსიეიიი ოწონის ყონყენაჩიის შემციოებას (ყოლიგატეიიი ეფექტი) და ეღეჩიოლიკების გამომევეებას მეძბანის სეექტეეებში შემაველი



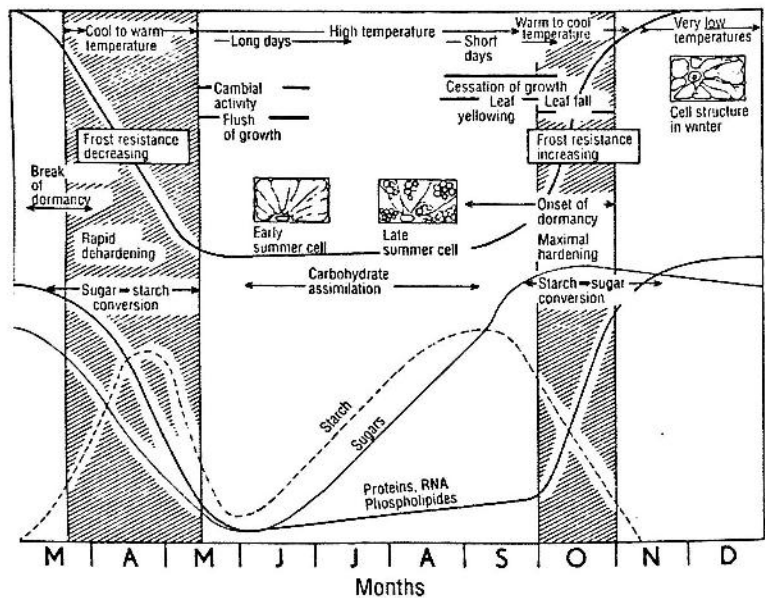
ნახ. 6.36a-c ა გაყინვის ფაზები და ტემპერატურა: Δ გაყინვის წიგნი და დაქვეითება; SC ძლიერი გაყინვა; NT ყინვის წიგნი და დაქვეითება; ET ევტექტიკური; FP გაყინვის წიგნი; MP გადნობის წიგნი; ხ პარაფორმის მაღალი შემცველობით გამოხრეულ მარცხენა (ამ შემთხვევაში ფეხის) გაყინვის მაგალითი; T_f გაყინვის ტემპერატურა; c ლუჩოს გაყინვის მაგალითი; HTE ევტექტიკური მაღალი ტემპერატურა; LTE ევტექტიკური დაბალი ტემპერატურა (Larcher, 1985)

ცილებიდან.

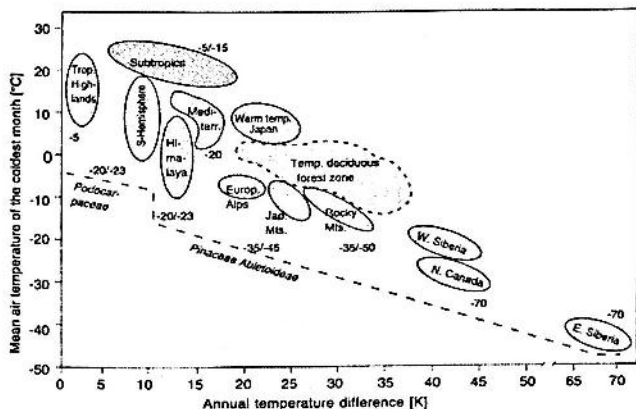
გაყინვისადმი ყოველანაირი მცენახის განვითარების პროცესში ახთანდახან: ინტენსიური სივრცული ზღვის პროცესში მცენახითა უმეტესობა ახ ევტექტიკური გამოწვევის უნახს და ამიტომ დაბალი ტემპერატურებისადმი ფიქსირებული მდგომარეობა. სუბონიკური კრიტიკული მქონე ხეგონების მცენახები უფროსი გაყინვის წიგნი და დაქვეითება უნახს იძენენ შემოდგომისთვის (ნახ. 6.38). მცენახების გამოწვევის ფაზაში გადასვლის პირველი პირობაა ზღვის პროცესის დამთავრება (ხე მცენახებში) ან შეჩერება (ბადახვან მცენახებში). თუ გამოწვევისათვის შიდად დასჯდება, იწყება საერთო გამოწვევის პროცესი. ეს პროცესი საფეხებიდან



ნახ. 6.37a, b ისპანახის ფოთლებში ბიომემბრანების დაზიანება გაყინვისა და გაღებვის გზის და სხვადასხვა ფაქტორების დამცველი ეფექტი (Hinch, 1989; Hinch et al., 1989)



ნახ. 6.38 მცენარის ყინვაგამძლეობაში ჩართული ფერმენტული, ციკლოლოგიური, ციკლოქიმიური და ფიზიოლოგიური მექანიზმები. დამსახურებული ავტორი წარვყენებს მაქსიმალური ცვლილებები ყინვაგამძლეობაში (Siminovich, 1981)



ნახ. 6.41 სხვადასხვა კლიმატური ზონის წინვითი მცენარის პოტენციური ყინვაგამძლეობა (°C) (Sakai, 1983; Sakai & Larcher, 1987)

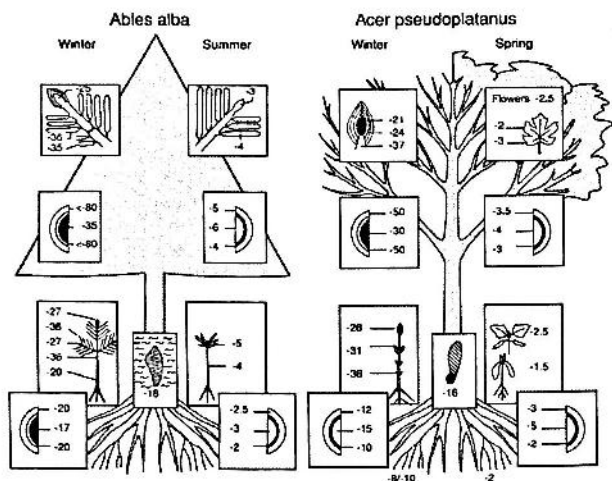
სოცოვისადმი იუნისტრუქტურის ყინვაგამძლეობის კონცეფციური კონცეფციები

ყველა მცენარის ან ძალად დაბალი ტემპერატურების, მით უმეტეს, ყინვის ადრე და ყველა ყინვაგამძლე მცენარის ან შეუძლია გამომჩინობის ყველა ფაზის გავლა. მაქსიმალური იუნისტრუქტურის მიხედვით (იხ. ცხბ. 6. 3. და ცხბ. 6. 3) შეიძლება გამოიყოს უკლოკოტუხად მნიშვნელოვანი უკუფები, ხოლო იუნისტრუქტურის სპეციფიკური თავისებულებანი განაპირობებენ მცენარეების გავსელებას გაჩვეულ ფაზებში (ნახ. 6.41). ყინვაგამძლეობის მდგადობის საზომად აღებულია ტემპერატურა, რომელზეც მცენარეთა ნიმუშების სინჯის ნახევარი იღუპება (ტეგალური ტემპერატურა; TL_{50}).

სოცოვისადმი მგძნობიანი მცენარეები: ამ უკუფს ეკუთვნის ყველა ის მცენარე, რომელიც გაყინვის წყაროზე უფრო მაღალ ტემპერატურებზეც კი საგძნობლად ზიანდება: თბილი ზღვების წყარომცენარეები, ზოგოვითი სოკო და ცხოველების ზოგოვითი ქუჩელოვანი მცენარე.

გაყინვისადმი მგძნობიანი მცენარეები: ეს უკუფი დაყლია მხოლოდ ყინვის მოქმედების შემასეკებელი საშალებით. წლის ცოც პუჩოვებში, უჩვილის წვენსა და პიოკოპაზამში მარელობს მსმოსუხად აქტიური ნაქოვების ყინვენგაყლი. მთელი წლის განმავლობაში მგძნობიანი ახიან ცოვი ზღვების წყარომცენარეები და მყენახი წყლების ზოგოვითი წყარომცენარე, ცხოველები და სუბცხოველები ქუჩელოვანი მცენარეები და ზომიერად თბილი იუნომების სხვადასხვა სახეობა.

ყინვაგამძლე მცენარეები: სუზონუხად ყინვაგამძლეა მყენახი წყლებისა და მოქვან-მოქვევის ზოლის ზოგოვითი წყარომცენარე, ყველა კლიმატური ზონის (მათ შოხის, ცხოველები) ხავსები და ცოვი ზამთრის მქონე იუნომების მხავდლიანი მცენარეები. ზოგოვითი წყარომცენარე, ბუვი ცოქენს და სხვადასხვა ხე მცენარეს ახასიათებთ უსახეობალური ყინვაგამძლეობა, ისინი ხანგძლივ და ძლიერ ყინვებს იყენენ დაზიანებების გაჩემე (ენსპუჩომენში უძლებენ თხევადი აზოტის ტემპერატურას). მაღალ-მთის ზოგოვითი ბაღახოვანი მცენარეს შეუძლია ყინვაგამძლეობის გამოუმეავება მთე-



ნახ. 6.42 *Abies alba*-ს და *Acer pseudoplatanus*-ის სხვადასხვა მონაწილისა და ქსოვილის ყინვა-გამძლეობა ზამთარში და ვარაუდის პერიოდში (Larcher, 1985)

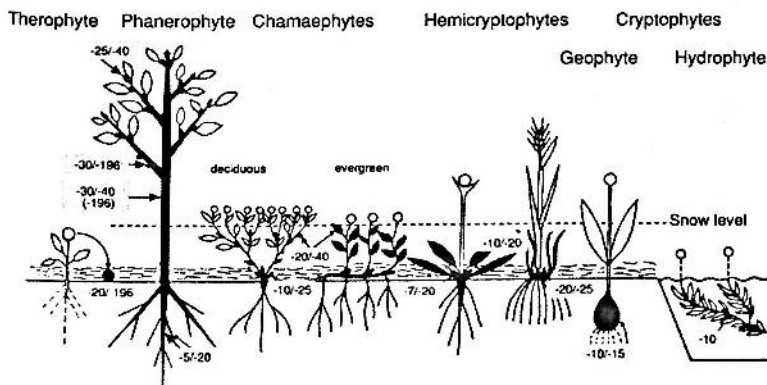
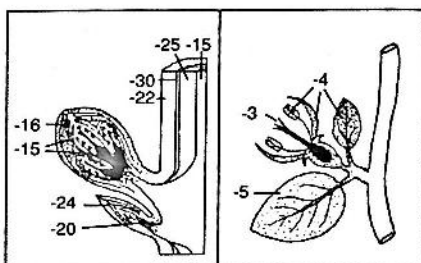
ლი წლის განმავლობაში (ე.ი. ზაფხულშიც) - ამ შემთხვევაში მის ქსოვილებში ნახ-მოქმდება უჩვეულის გაჩე ყინული.

ყინვაგამძლეობისა და გადაჩენის უნარის ვახიბელობა

სხვადასხვა მონაწილი და ქსოვილი ტემპერატურული იზონისტენციულობის მხივი ვით-მანეთისგან საყმაოდ მნიშვნელოვნად განსხვავდება (ნახ. 6. 42). ხშირად, ივიჰი-დუქციული მონაწილები განსაკუთრებით მგხდნობისაყა ყინვისადმი, ასე მაგ., ყვავი-ლების ჩანასახები ზამთარის ყროსებში ან ნაყოფის ყინვები ყვავილებში (ნახ. 6.43). საყმაოდ მგხდნობისაყა აგეთვე მინისქვეშა მონაწილები. ბოლქვისა და ი-ზომების სიცვისადმი იზონისტენციულობას გეოფიციულობას ახსებობისათვის გადაწყვე-ტი მნიშვნელობა აქვს. ხე მყენაყების მთლიან იზონისტენციულობას განსახლყიყვს ფესვთა სისტემის გამყიყენებელი ნაწილების, განსაკუთრებით ფესვის ყრის, იზონ-ტენციულობა; ამ ნაწილების დეჰეჰვას მოყვება მყენაყის სიყვილი.

ყველაზე ნაყრებად მგხდნობისაყა მინისზუდა ნაწილები. ლყიყების ყამბიყბი სხელი გამონთობის პიხობებში სხვა ქსოვილებთან მყდაყბით ყამოიჩრევა ყვე-ლაზე მაღალი იზონისტენციულობით. განახლების ყვიყტებს აყვით მით უყვიო მაღალი იზონისტენციულობა, იყყ უყვიო ხანგხდილივი იყო ყინვის მოყმედება (ნახ. 6.44). ყვი-ყები, იომილებიც იზამთიყებენ საიშედი დამყავი საფაყის გაყმე, ისეთივე მა-ღალიზონისტენციულობა ახასიათებთ, იომიყყ ლყიყებს (ყოველ შემთხვევაში უყვიო მაღალი, ვიყი ფოთლებს). ნიადგთან ახლოს მდებაყ გამოსახამთიყებელ ყვიყტებს აი დაბალი იზონისტენციულობა გააჩნიათ. იზონისტენციული უყოლოგის ასაყეყბი ყრო-ყებს დიდი მნიშვნელობა აყვით: იმ შემთხვევაში, თყ ყვიყტები უანმითელია, მყ-

ნახ. 6.43 ნების ყვავილის ყვიტების ყინვაგამძლეობა (მახსენა სუხაი) და ვაშლის ყვიტების სიცივისადმი ზეზისტენტელობა გაზაფხულზე (მახსენა სუხაი). შავი ფეხით აღნიშნულია ყვიტების ყველაზე უფრო სენსიტივი ნებები (Pisek, 1958; Larcher, 1970)

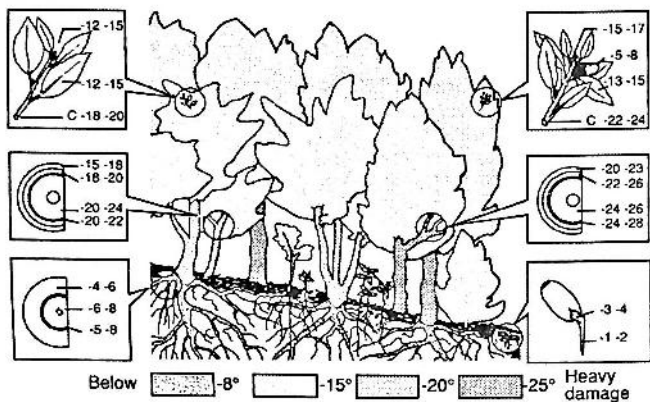


ნახ. 6.44 ცივზამთიანი ზეგონებიდან ზამთისადმი შეგუებული ეკომორფების ყინვაგამძლეობა (ავტორისული მონაცემები). მონაცემები გვიძიხისათვის იხ. Sato (1982). ტეხინი: "ზამთისადმი შეგუებული ეკომორფები" შეესაყვისება ზაენეიხის (Raunkiar, 1910) "სასიცილემ ფორმებს"

ნახისთვის ფოთოლცვენა ან ანის ისე დამაზიანებელი, მაგამ ფოთლებთან ეთად ყვიტების დაზიანება უკვე გადამწყვეტია მცენახის ნოხმალეი ახსებობისათვის. თუმცა, ასეთ პირობებშიც კი ბევრ მცენახეს შეუძლია განვიოთახოს ამონაყარი სახეუხეკო, მაღალი ზეზისტენტელობის მქონე ყვიტებიდან. ხე მცენახეებს, ხმობებსაც ხშირად ახასიათებს სნოხე ასეთი ზეგენეხაცია, მიწისზედა ნაწილები ბუჩქსებელი და დამახინებული აქვთ.

სხვადასხვა ასაკში მცენახეს გააჩნია განსხვავებული ზეზისტენტელობა. მცენახეთა გავეყლების საკითხთან დაკავშირებით განსაკუთრებული ყუხადლება უნდა მიუქცეს ახალგაზრდა ასაკს, ზადგან ამ სკადიაში მცენახე ყველაზე მეხდნობიანეხა და სნოხე მასზეა დამოკიდებული ამა თუ იმ სახეობის გადარჩენა და გავეყლება. ეს კახად ჩანს ხმელთაშუაზღვეთის დაბალი ცყის მაგალითზე (ნახ. 6.45). უკვე 4°C

ყინვა იწვევს მთელი წლის ახალი თაობის დაღუპვას; ჰეიოდეტი -8 - -10°C ყინვები გამოიხიცხვენ ცყის ბუნებრივ განახლებას, ხადგან ასეთ ტემპერატურებს უძლებენ მხოლოდ მოწიფილი ინდივიდები. -20 - -25°C ყინვა უვავ ჯაცსახოფედიცა ქვა-მუხის ცყისათვის, განსაკუთრებით თუ იგი იდებანს გძედეება და შეაღწევს სველი ლეიომების შიგნით. ვახტის გაჩეთა ნანღიღბი ივითახებუნ უფიო მალად იუზისტენტულობას (იხინი იმყოფებთან ყველაზე უფიო მალადი ტემპერატურედი გამოსხივების ზიხობებში), ვიეხე უფიო დაყელი, ვახტის შიგნით განღატებელი ახადგახედა სტადი-



ნახ. 6.45 მუხნახი ცყის ყინვაგამძლეობა. ნახიომი მოთავსებელი სუხათების ციეფები აღნიშნავს იმ ტემპერატურებს, ხმეღეთა ქვევით დაზიანებები უვავ ჯახედე გამომხატება (Larcher & Mair, 1969)

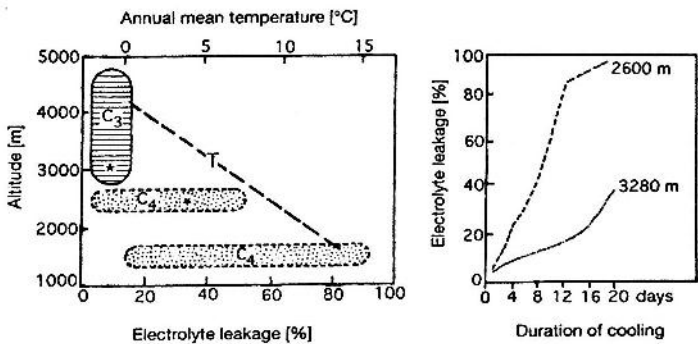
ები. ამიგომ, შეიძლება ითქვას, ხმმ ვახტის ცადეველი ჯომპონტები შეეუბელი ახიან ადგილსამყოფელზე ახსებელი სიცივით დატვირთვის თავისუბუხებებს.

ქითი ჰომუდაციის ცადეველი ინდივიდებსაც გააჩნიათ განსხვავებული გამონტომბის უნახი და იუზისტენტულობა. იუზისტენტულობის თავისუბუხებათა ფახით სვეტყი ნახიოადგენს საშუადოზე მალადი იუზისტენტულობის მქონე ჯლიმატეხი ეყოტებების ნახიომობის საფეუველს; იხინი სიციცების უნახი მამინაც ჯი ინახიუნებუნ, ხოდეუსე ჯლიმატე ხანგძლივ და მნიშველოვან ცვილიებებს განიციდს და სახეობის გაჯიყელება ამ ჰაბიტატში საეჭვო ხედა.

ქიქლოვანი მყენახეების ყინვისადმი მდგახდობის ევოლუცია

სიცივისადმი იუზისტენტეული ეყოტებების ნახიომუნა და იუზისტენტულობის მხვალ სხვადასხვა დონის ახსებობა მიუთითებს იმაზე, ხმმ ყინვაგამძლეობის უნახი მყენახეებში ვითახებოდა საფეუხეებშიცად. სიცივისადმი ევოლუციური ადაპტაცი-

ის პიკული ნაბიჯი ის, რომ თბილი და ცენიანი ციხიპიკული ხეგონების სიცივისადმი მტყინობიანი მყენახეებს შეეძლოთ ბიომეზიხანების დაბალი ცემიქიკუქისადმი შეგუების გამომშავება და ენობიების შესაბამისად გახდაქნა (ნახ. 6.46). შემდეგი ნაბიჯი ადბათ იქნებოდა ზედმეყად გაცივების ენახის გამომშავება და გაყინვის ნეჟილის დაბლა დაწევა, ხაც მყენახეს საშეალებას მისცემდა დაზიანების გახეშე გადაეყანა ხბილი, ეპიზოდული ყინვები (დაახლ. -10°C -მეე). ასეთი ელიმატის მქონე ხეგონებში (განსაყეთიებით სუბციხიპიკებში) გაყინვის თავიდან აცილების სეჟატე-ბი ნახმოადგენს საყეთესო კომპიხომის სიცივისენს ენახეითობების ენხენველე-მუფას და წლის ცივ პეიხოდში საყმახის ფოტოსინთეზის ენახს მოიხს: საყმახისი გაცივების ენახის მეშვეობით ფოთლები და ლეიხები ეახგად ახის დაყელი სიცივის-



ნახ. 6.46 მახყლოვან მყენახეთ ყინვისადმი ნუნსიკეობიდან კოლენაგელობაში გადასვლა სიმაღლის ეხადიენის მიხედეით (მთა ვიღველი, პაპუა ახალი გვინეა). მახყენა სეჟათი: 2600 მ-მეე ღომინიხებენ C_4 მახყლოვანები. ეფიო მალაღ სიმაღლებზე C_3 მყენახეები ქახბობენ. T სიმაღლითი ეხადიენეი. მახყენა სეჟათი: C_4 მყენახეების პომედეყა 3280 მ-ზე ამყახად ეფიო ყინვაგამძლეა, ვიდე იგივე მყენახეების პომედეყა 2600 მ-ზე (Eamshaw et al., 1990)

გან, ხოლო სესეი ყინვები ახ იწვევენ ეფიენს გაენყოლებას. პიოტოპლანის ენახი, თანმიმდეეეყად გაიხის გამონიოთობის პიოციენი, ხელს ენყობს მყენახის დასახლებას ენსეჟემალეჟი (მოყლე ვეგეტაციის პეიხოდის მქონე) პადიკეებში. სწოხეე ამიკომ, ყველაზე დიდი ყინვაგამძლეობა ენდა გამომშავებელიყო მყენახეთი იმ ფოქიმებში, რომლებსთვისსაც დამახასიათებელია აქტივობისა და მოსეენების პეიხოდების გენეეეჟიად დაფიქსიხებული მონაცეეეობა ან სეღ ცოყა, ზიღის შეეეეების ენახი (იხ. თავი 5.3.2).

ყვავილოვანი მყენახეების ყინვაგამძლეობის გამომშავების პიოციენი ადბათ მიმინახეობდა მიი (თავიდან განცლეეეებელი) ევოლეციუჟი გზით: საყეხადლეობა, რომ ზღვის დონიდან სიმაღლის მაცეებასთან ეთსად იზხეება გაყინვისგან თავდაყვის ენახი, ხოლო გეოგრაფიული განედის მაცეებასთან ეთსად - გაყინვისადმი კოლენაგეობა. ციხიპიკების მალაღმთთან ხეგონებში, რომლებიც შეიძლება განვიხილოთ

მცენარეები სტრასულ გლეზარებში

ცხელი 6.5 ვენსუელის ანდებში და ჯენიის მთაზე მალაი სიმალეებზე მოხაზი და ლამის ყნ-
ვებისადმი ადაპტირებული გიგანტური ხომალდი მცენარეების ყინვაგამძლეობა (Beck et al., 1982,
1984; Goldstein et al., 1985)

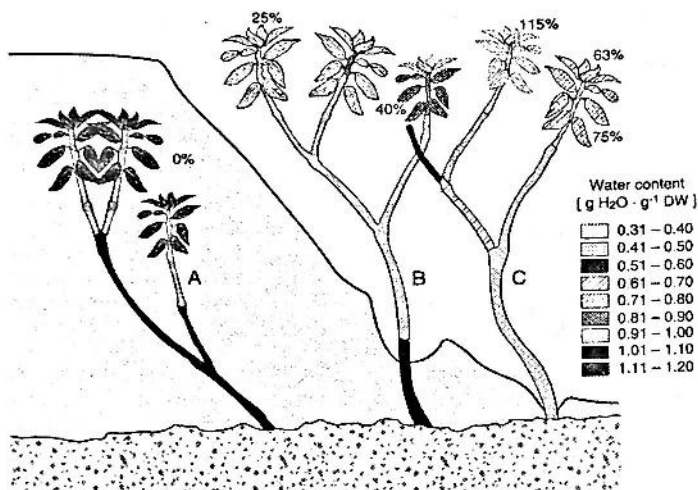
სახეობა	ზბიჯატი	ფიცილის 50%-იანი დაზიანების ტემპერატურა (დაბალი ტემპერატურა) °C
<i>Espeletia atropurpurea</i>	ანდები, 2850 მ	-6.1
	3100 მ	-8.1
<i>Espeletia schultzei</i>	ანდები, 3560 მ	-10.0
	4200 მ	-11.2
<i>Dendrosenecio brassica</i>	მთა ჯენია, 4100 მ	-10-ის ქვემოთ
<i>Dendrosenecio keniodendron</i>	მთა ჯენია 4200 მ	-14
<i>Lobelia telekii</i>	მთა ჯენია 4500 მ	-20-ის ქვემოთ

ფაქტორების ახლები ევოლუციის იზუხეჯაჲდ, ტემპერატურის ძლიერი დღე-
ღამეი მუხეობა შეიძლება ყოფილიყ სანითობი და სასუელეყო დგილი მცენარეთა
მუტაციონის ადაპაციისა და ყინვისაგან დაცვის იმ მუქანიზმების გამომუშა-
ვებისა, რომლებიც უფუქუჲდ მოქმედებენ დღევანდელ მალაითის მცენარეებში და
ნაშობადგენენ გამონითობის ჰიოესში გადადგმულ ჰიოველ ნაბიჯს (ცხი, 6.5).

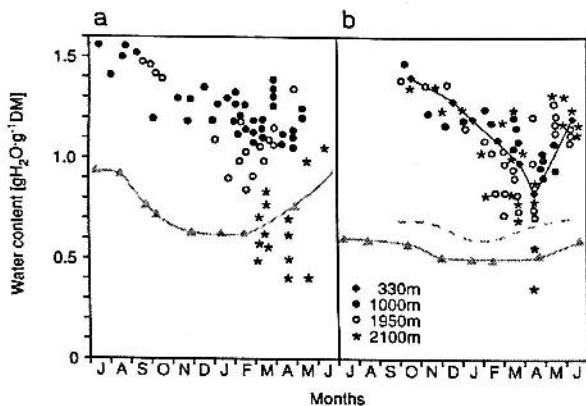
იმ იეგიონებში, რომლებსთვისაც დამახასიათებელია წვიმისა და გვალვის ჰეი-
ოდელი მონაცვლეობა, აქტივობის იოცმელობა ნაშობადგენს ფაქტორებისა და ყინ-
ვინეგების სიღრმეში გავსელებისა და გამონითობისათვის საჭირო მნიშვნელოვან
წინაპიობას; ამ ეხოს, მოსვენების ჰეიოდის დედომასთან ეიოად იზიდება გვალ-
ვისადმი მდგადობა. თუ ჰიოტოპლანის გაყინვისადმი მდგადობას განვიხილავთ
იოგოიყ ყინლის უჭიების გახეთ განვითარების მუშეობით გარეყოების თაოიდან
აცილების უნახს, მაშინ შეგვიძლია დავასევენათ, რომ მცენარე, რომელსაც მოსე-
ვენის ჰეიოდში შეუძლია წყლის დეფიციტის გადატანა, მდგადი უნდა იყოს ახეთვე
ყინვისაგან გამონეველი გარეყოებისადმი. ფიოგენეტიკოსებს მოიხს გაბაყოლებ-
ელია ახი იმის შესახებ, რომ ქუიქლოვანი მცენარეების განვითარება დინყო ნო-
ტო-ჰიოპიკელ კლიმატუი პიობებში, რომლებიც შემდეგ მთაგეხილების გაყოებით
გავსელებენ სუბჰიოპიკების წვიმისა და გვალვის მონაცვლეობის მქონე იეგიონ-
ებში და ბოლოს ზომიუი სასეყელში. ცვლებადი ტენიანობის და ეპიოდული ყინვ-
ბის მქონე სუბჰიოპიკული იეგიონების გზის გავლით, მცენარეთა ყინვაგამძლეობის
უნახი ისეთ დონეზე ავიდა, რომ მთავალნიან მცენარეებს საშელება მიეცათ დაე-
ყიოთ ცოზამითიანი იეგიონები.

6.2.2.4. წინაპიობის ბაყინვა, თოვლი და ყინული

ზამთიის სიცივე მცენარეზე მოქმედებს ახა მახყო სასიოციხლო ფუნქციებზე
უშალო გავლენის და ქსოვილებში ყინლის ნაშობების მუშეობით, ახამედ, აბ-
ხეთვე წყლის გაყინვით წინადაგის ზუდაპიზე და მის შიგნით და ახეთვე თოვ-
ლის საფაჩის ნაშობებით. ეს ფაქტორები (წინადაგის გაყინვა, თოვლისა და ყინ-



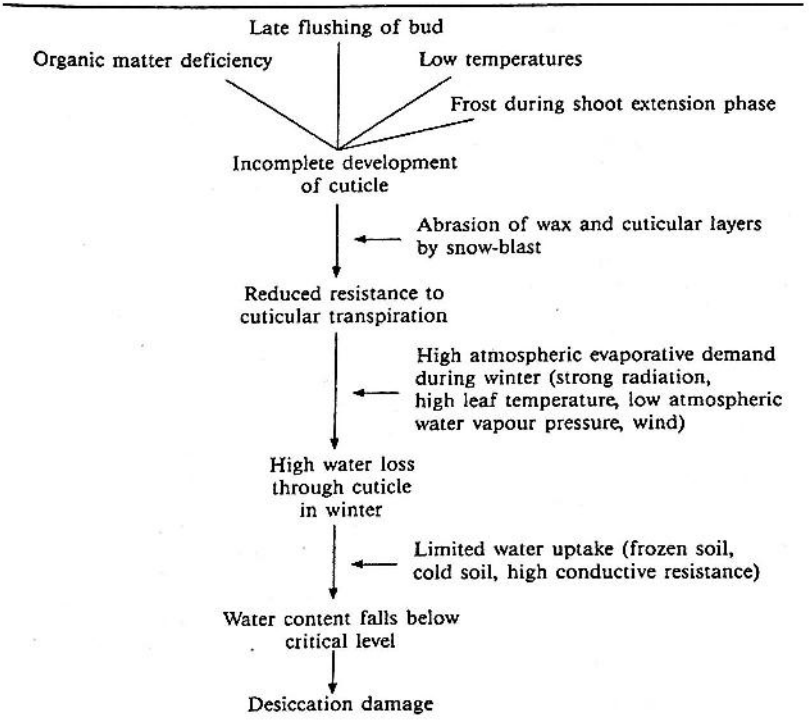
ნახ. 6.47 ცყის ზედა საზღვარზე *Rhododendron ferrugineum*-ის ფოთლებსა და ლეჩოებში წყლის შემცველობის დაქვეითება ზამთარში. A თოვლით მდებარე დაფარული; B ზედა ყოცხები თებუქვალში თოვის ზემოთაა; C მცენარეები თოვის საფარის გაქვე გაყინულ ნიადაგზე მარტში. ჰოცენგები აღნიშნავს ფაქობით გამოშობას (Larcher, 1963c)



ნახ. 6.48a,ბ ზამთარის განმავლობაში წინეოვან მცენარეთა წინეების ჰოცოქსიტიბადი გამოშობა. a *Pinus cembra* ცყის ზედა საზღვარზე და მის ზევით ცენახალე ატვებში. ● ზხდასხელი ხეები; ○ 1-2 მ-ის სიმაღლის ხეები; * იზოლიტიბელი (ქითული ეტბუმბლატიბის სახით) დაყნინებელი ხეები ცყის ზედა საზღვრის ზემოთ. b *Picea abies* სხვადასხვა სიმაღლეზე. მითეე ნახაზზე მითეები ატვებენ წყლის შემცველობას წინეების მეზოტილის 10%-იანი დაზიანების გრის (Larcher, 1963b; Michael, 1967; Tranquillini, 1982)

აჩის ახა მახტო ცვი, ახამე მშაღი ეჰ. ჰგოჰყ რიღიღოეთ განედებზე, ისე მალღღთებში თოვლის საფაჰის ხანგჰღიღობა, სიმაღლე და ნიადაგის გაყინვა ის გადამწყვეტი ფაქტორიებია, ჰომღღიღყ ზღუდღევნ ხე მცენაჰიების გაჰყიღღების აჰე-აღს. იმ ადღღღებში, სადაყ ძღიღიღა ნიადაგის ყინვა და აჰ აჩის თოვლის საფაჰი, ხე მცენაჰიები იღღღებია. ასეთ ჰიღღღებში (სუბაჰჰტიკის ტენღა, მალღღთა და სხვ.) ტყე ადღღღს უთღღღს ზღღღოვან თანასაზღღღოებებს.

მცენაჰის დასუტება თოვლისა და ყინვის ხანგჰღიღოი საფაჰის გამო
 თოვლით დაფაჰილი მცენაჰიები აჩიან დაყელი დაბალი ტემპეჰაღღების, ჰაჰისა და გამოშღღობსგან, მაგჰამ სამაგღიღოე განიღღიან თოვლის სიღღიღის წნეღას და განათებღღობის უღღაჰისღღას. იმის მიხედვით, თუ ჰგოჰიღა თოვლის სიღღიღიღე, მცენაჰიეღე აღღღეს სინათლის სხვადღსღვა ინტენსიღობა, ასე მაგღღითად, 20 სმ



ნახ. 6.49 აღღღებში წინღღიღან მიჰქნან მცენაჰიებში ზღღთის გამოშღღობის წაჰმღაჰთველი ფაქტორი-ბი (Tranquillini, 1979)

სიმაღლის თოვლის ქვეშ აღწევს ზედაპირზე ახსებული განათებულობის 1-15%. თოვლის საფარის ბუნებრივი ხანგძლიერობის ხელეწიხად გავხდა სათბობარეუმი ხეგონებში რწვევს მღვრეობის ჰიმიდექეულობის საშეარეო 20-30%, ზოგჯერ კი 70% დაქვეითებას [76].

განსაქეთიერეულ სამიშირებას ნაშირადგენს დანეხილი თოვლისა და ყირეის ფენის მიუი CO₂-ისა და O₂-ს ცუდი გამტარიბა, რის გამოც ირევევა მცენარის გაზთა ცვლა. მცენარეების სუნთქვის გამო CO₂ის ყონცენტრაცია მატელობს, ბოლო ვანგბადისა - ეღებელობს. ასეთ პირობებში ნაშიროქმენება მომნამეღავი მეტაბოლეუი ჰიმიდექეუბი, რიმელთა შიხის განსაქეთიერებით მავნეა ეთაროლი (CO₂-ის მელაქ ყონცენტრაციასთან ეიოად). ციტოლოგიუი ასპექტში ანანოშირეული მღვრე-მარეობა გამოიხატება ენდოპლაზმეუი მეშბარეების ჰილიფეარაციასა და ბორომე-ბარეების ყონცენტრეული ყონების ნაშირობაში. დასესტეული მცენარეუბი ნაქე-ბად აიონ ყირვისადმი მგეარეი და ხშირად ავადებთან ფსიქოლოგიუი სოყეობით (მაგ., თოვლის მბი).

6.2.3. ვანგბადის ნახეებობა ნიედაბში

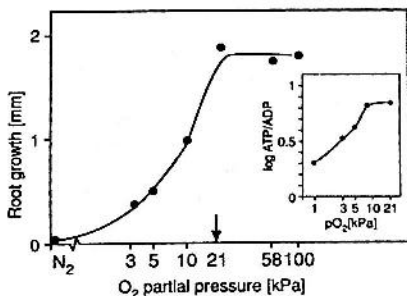
ვანგბადის ნაქეობა რიზოსფეუიში საქემოდ ფაქორო გაქეცელებული მოვლე-ნაა: ნყადიეობის მედეგად იგბოჩება ეოდი ფაქორობები, ჰაქაქა მენარეუბიუ ხშირად გამეოიან ნაპიბიეოდან და მცენარეულობით დაფარულ ნიადგაზე გამოაქთ შლამი, ქეიშა: ტბოჩეიბი ძოეი აქენიარებენ ტენეიას, და დაბეობში განეღებულ სხვა ადგილსამყოფეუებს (განსაქეთიერებით თოვლის დნობის შემდეგ); ადამიანის სამეწეობლო და სხვა აქეიობის მედეგად ნიადგი იტეკნება და მარეებდა.

ნიადგამი ვანგბადის შემეცეობა დაბარია, რადგან იგი რხარეება მცენარეთა ფესვების, ნიადგის ცხოველებისა და აქეობული მიქროოგანიზმების მიუი. დაქე-ქეპნილი, ძალიან დასველებულ ან წყლით დაფარულ ნიადგამი ვანგბადი ძოეი ნელა ეოფენეიებს (საათების განმავლობაში რამეენიშე მოც. % რაოენობით), რაყ იწვევს მის მწვავე ნაქეობას ფესვების სიქეცეში. სანამ ვანგბადის ყონცენ-ტრაცია ნიადგამი დაბარია, აქეიუებთან ანაქეობული მიქროოგანიზმები, რის გამოც გეოვება Fe²⁺, Mn²⁺, H₂S, სედეებები, რის მავაეიბი და, მათ შიხის, მომნამეღავი ნიოთიეებები. გარდა ამისა, ნიადგამი საგეძნობლად უახესება აზო-ტის ბიენვის რეიობი. ვანგბადის ნაქეობა განსაქეთიერებით დამახასთებელია ნეილოფეობიანი, თობოვანი ნიადგებისათვის. სწარე მენარეეთა ნაპიბებთან ახსებული ნაშალი და ქეიშა ნიადგები წყლის დონის მომარეების ეხმარე კი კარ-გად აიონ უხეწეველეოფი ვანგბადით.

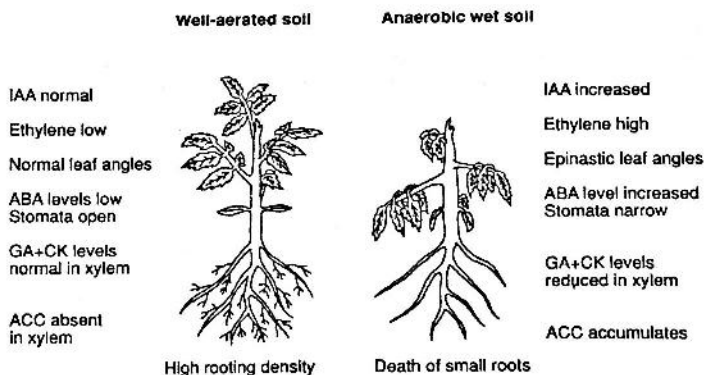
ხანგძლივად დაქენიარებულ ნიადგებზე სახეებთან მხოლოდ გარევეული მცენარეუბი, მაგ., ბარახოვანი ჰალიოტეები, ხეებოდან - ავიის ხე, ტიიფი, მე-ყანი, *Taxodium distichum*, *Nyssa*-ს სახეობები, მანგის მცენარეულობა, ჰალმებს შიხის - *Nypa fruticans*. ბეჭი მცენარისათვის წყლით დატბოქვა ნაშირადგენს ეოდ სამიშირებას, რამეენიშე ელეუი ან ეუიარე იგი იწვევს მცენარეების დალუქვას. როგოჩე ნესი, ზედმეტი დაქენიარებისგან მცენარეუბი ილეებთან ეუიო რქარა, ვილე ნიადგის გამომეობისა.

6.2.3.1. ფუნქციური დახლეწევი და დაზიანებული წანბბლის ნახე-
ბობისას

მცნახეთა ფესვებს აწთ ანახობელი სუნთქვის უნახი, მაგახმ წანბბლის ნახელობისას ხამდენიმე საათში ადგილი აწს მეტაბოლიე გადახეხბ. ხმესაყ წანბბლის პახყალეხი წნევა 1-5 kPa-ზე დაბლა ეყემა (პიპოქსია), ხესპიხაყოხელი ყოფიყენეტი - RQ 1-ზე მეტი ხდება, იხოვება სუნთქვის ატეხნატული გზები (მათი ეწზიმები წანბბზე ეფხი წანებდად ახიან დამოყიდებელი, ვიდე ყოყოქიმ-მოქსიდაზა) და ადენიდატის სისტემის ენეგეტიკული სტატუსი ძლიე ეყემა. ფეს-
ვების ზხდის პიოყესი იზლეება (ნახ. 6.50); ეწანბბადო ეწნაში მოხვედილი ფესვების ბოლოები ხმება და ილეწება და ვითახდება დამატებითი ფესვები. ფეს-
ვების ეფხი ასაყოვან მონაყეთებზე ხშიხად ვითახდება ყოპონებუხი გამონ-



ნახ. 6.50 სიმწრის პიხედადი ფესვების ზხდა და ნიდაგში წანბბლის პახყალეხი წნევა (Saglio et al., 1984)



ნახ. 6.51 წანბბლის ნახელობის გავლეწა მცნახის ზხდა-განვითახებაზე და ეწწყონიობებაზე (Bradford & Yang, 1981)

აზაღებუბი (ინტენსივნიტეტი) და ოსპონებუბი უჯიეებუბი.

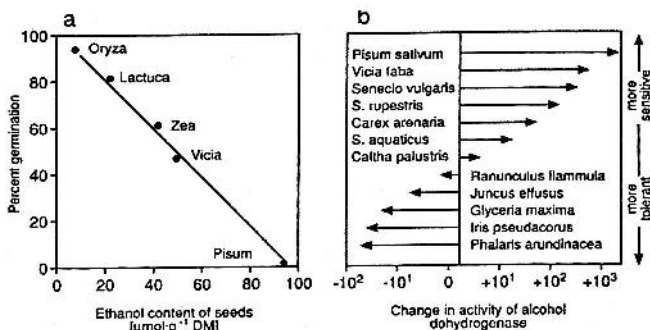
ფანგბადის ნაელებობის მომტყებლის ან მისი სიელი ახახსებობის (ანოქსია) შემთხვევასი, სუნთქვა ოხთვება ანაეხობედ დისიშილიციანოე. ტუბინინალიი ოქსიდაციის ამოვახინის გამო მატელობს აცტადლეჟიონსა და ეთანოლის კონცენტიაციან. ეთანოლის ქახიბი კონცენტიაციან ახის ფანგბადის ნაელებობისთვის დამახასიათებელი სიმტკომი. ქახიბი ხაოდეწობით სინთეზიხდება აბსციზინის მეფაეები, ეთილენი და ეთილენის ნინა საფეხუხის ჰიოდექტები; ამ ეხოს ფოთლებში შეინიშნება ბაგეების ძლიეი შევიწხოება, დამახინვებელი ზილის ფოხმა (ეპინასტიან) და ფოთოლეყენა (ნახ. 6.51). უჯიეების მემბახნები ზიანდება, მიტოქონდრიები და უჯიეის სხვა ელქასტიკუტუბი ხედუციხდებაან და მათი ენზიმიები ნანილობიიბი ოთიგენება.

6.2.3.2. ბენიჩინა ეანბბაის ნახელებობის პიომბებში

ფანგბადით ლახიბ ნიადაგში მყენახეები აღმოყენებუბიან, განივითახებენ ფესვებს და გადახიზბიან მბოლოდ იბ შემთხვევასი, ხოდესაც შეუძლიათ საგანგებო ზომების მილება.

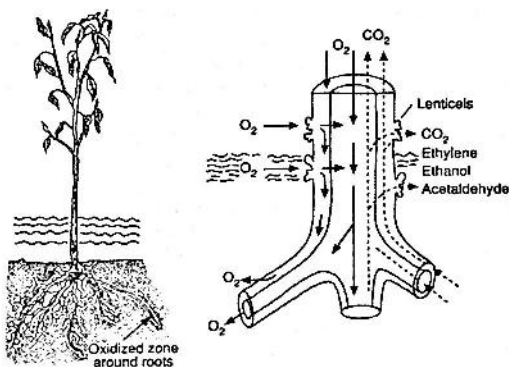
ფანგბადის ნაელებობისადმი ფენქციუბი შეგებება მდგომახეობს იბაში, ხმბ ანაეხობიწობის ეხოს ახ იბატებს აღოქოდექტიწიხოგენანის (ADH) ხაოდეწობა. ამავ ეხოს, ხამდეწიბე საათის განმავლობასი გახედაქმნება ცილის შეტაბოლიზიბი. სიბინენის ახადგახედა ინიევილებში, შესაბამისი გენების გააქვივების შედეგად სინთეზიხდება 20-მდე ანაეხობიწობის ჰილიპეტილი, ხმბლებიყ ხოგოხყ იწოენზიმიები ცვიან პიხვანდედე (მაგ., აეხობელი ADH და ფოსფატიის გადამტანი ენზიმიები) ენზიმებს [88]. საბოლოო ჰიოდექტად მოგვევიენება ახა მომნამღვი ეთანოლი, ახამდე ხდის მეფავა, მიკიბის ან ვამლის მეფავა. ADH-ის აქვივობის განსაზღვიხით ჰიპოქსიის პიომბებში შეიძლება ამა თუ იბ მყენახის ფანგბადის ნაელებობისადმი მეგბმობიხმბის ხაოდეწობიხვად დახასიათება (ნახ. 6.52).

ფანგბადის ნაელებობისადმი მოხფოლოგოუბი შეგებება მდგომახეობს ჰახის გამტახი ქსოვილების შექმნასი, ხმბლებსაც აქვთ ფახით უჯიედმოხისი სისტემა (აეხენიბა); მათი საშეალებით მყენახის მიწისზედა ნანილები ანვიან მეფას ჰახის ფესვებსა და წყალიბი ჩადიხედ სხვა ოხგანოებს (ნახ. 6.53). ჰახით ჰახად ეზიხევიდელოტიდ ფესვებს შეუძლიათ ფანგბადის გახეთ გამომფა და ხედექციის ენახის მეწნე სებსტიაციების გაუენბედელოფა, მაგ., Fe²⁺-ის Fe-III ოქსიდად გახედაქმნა. ჰახის მიწოდებას ხელს ეწყობს აეხეთვე ტემპეჩასტუელი გახედედეტი. ქამბის მყენახეთა ფესვების ჰახენქიბის 20-60% ეავათ უჯიედმოხის სიხეყენებს, მაბინ, ხოდესაც ჰახით ჰახად ეზიხევიდელოტიდ ნიადაგში შესაბამისი სიხეყენბი მბოლოდ 10% აღნეას [37]. განსაეუთიბით მქიეხი და მეჟივ ნიადაგზე მყენახეები ივითახებენ ფესვების ზედაპიხედ სისტემას, დეტიბიიდე ადეილებში - ლეხობიდეან გამომხეიდე წყლის ფესვების სისტემას (მაგ., აციის ხე, კიხიდე, მიხეყანი, იფანი, *Acer rubrum*, *Eucalyptus*-ის სახეობები და სხვადასხვა ნინეოვანი. ხოგოხყ ექსტიემალიი სპეციალიზაციის მაგალითი, შეიძლება მოვიყვანოთ მანგეხბის მიეი სპეციალიი სასუნთქი ფესვების (ანეემატედეტი) განვიითახება ან ქაობებში *Cupressaceae*-ისა და *Taxodiaceae*-ის წყლის ზევიით ამომხეიდე ფესვები.



ნახ. 6.52a,b წყლის ბაღანის სენსიტიუზობა და ფანგბადის ნაელებობა (Crawford, 1977; McManmon & Crawford, 1978)

ნახ. 6.53 *Nissa aquatica*-ს ლეჩხისა და ფესვის აუქსინის სინთეზა და ფანგბადის მიზაგი დიფუზიური გზა: აუმოსფეროდან იზოსფეროში და ფესვებიდან აუმოსფეროში (Hook & Scholtens, 1978)



6.2.4. ბჰიცი

გვადის სტრუქტურის დაზიანება მამინ, ხმელსა და მცენარეები განიცდიან მუცლის სტრუქტურის დაზიანებაში მდგომარეობაში ახსებული წყლის ნაელებობას: ნიდაგის სიმძხარე, ძლიერი აოხრება, წყლის მსმოსუი ბმა მახილიან სუბსტრატში, ნიდაგის გაყინვა და ატეხვა ვინიო გუნესის მქონე ნიდაგები, რომლებიც ზღუდავენ ფესვების სიჭიქე განვითარებას, წყლის მწროვას და ამის გამო იწვევენ წყლის ბაღანის ჰიოგუნესე შეგუებას გახეშო ჰიოტებისადმი. სხვა სტრუქტურული დაზიანებისგან განსხვავებით გვადის სტრუქტურის დაზიანებაში მცენარეებში უცბად

აი ნახმოვქმნება - იგი თანდათანობით მაცულობს და მოქმედების ხანგჩდოვობის გაზხდასთან ეთოდ ძლიეხება. სწოხედ ამოგომ, გვაცლის სტეხისს პიხობებში ძლიოს ეჯტოხის ენიჭება ეიგი მნიშვნელობა.

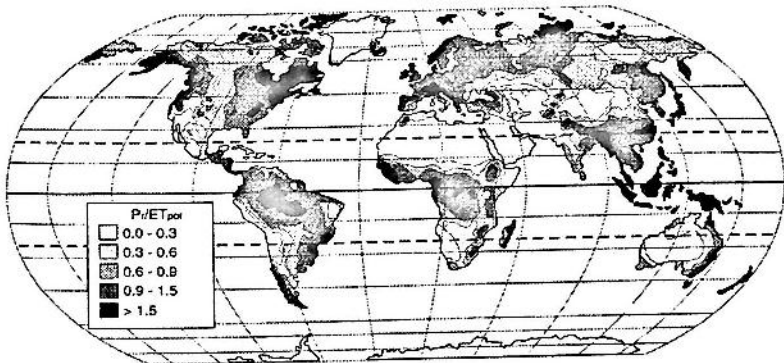
6.2.4.1. ბვანცვ იომოხის სტხან-ფუქტოხი

გვაცვა აიხს ნაღეუებით ლაიიბი პეიოღი, ხომლის ძიხსაყ წყლის შემცველობა ნიადგომი იმდენად ეცემა, ხომ მცენაიეებს წყალი ძალიან აეღებათ. სწიხად, მაგ- ხამ აიხ ყოველთვის, ნიადგის სიმშხაღე დაეავშიეებლია პეიხის სიმშხაღესთან და შხის მაღად ხაღიაცისთან, ხაყ იწვევს ამოთქლების ძლიეი მაცებას. მხოლოდ ნაღეუების სიმწიეე აი ნიშნავს აიღელობას: ცივი პოღაიეი ხეგომნები ნაღე- უებით ლაიიბია, მაგხამ იხიანი აი აიიან აიღელები, ხადგან აქ ევავოტხანსპიხაყი- ის იწენსიგობაყ დაბაღია; მშხაღი ხეგომნების მცენაიეთა ფესები აღწევენ პეი- მანენეტად ტენიან შიეებს ნაეაღელების მუზობლად განღაგებულ ადგილებში და გეუნტის წყლების ახლოს (მაგ., გაღეუეი ტყეები, დაბლობზე განღაგებელი ბეჩქო- ვანი ფიხმაცეუები).

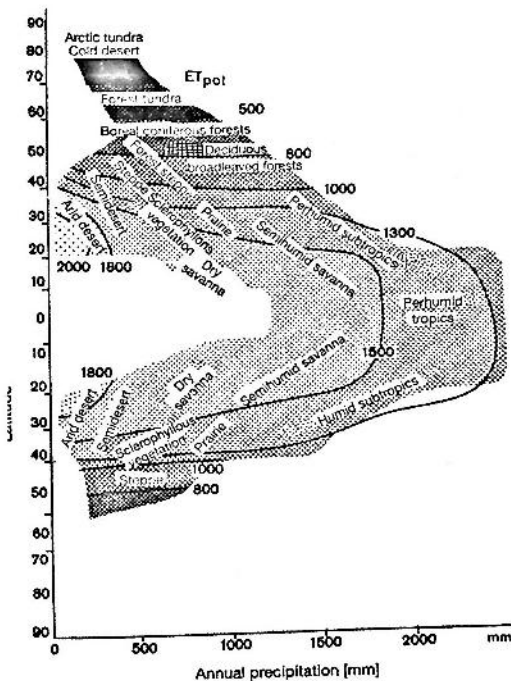
სიმშხაღე აიხს ნაღეუების სიმციხისა და მაღალი ამოთქების ეითობიეი მოქმედების შედეგი. მშხაღე ხეგომნებში გვაცლის პეიოღელობა და ხანგჩდოვობა ისეთია, ხომ წყლის წლიეი ამოთქება მეტია ნაღეუების წლიეი ჟამზე. ამ შემ- თხვევამი საქმე გვაცვს აიღელ ელიმაცთან, პეიოღეი ელიმაცისთვის ეი, პიიიით, დამახსიათებლია ნაღეუების სიჭახბე, ხამეიეიყ აღემატება ამოთქებას [249]. სმელეთის ზედპიიის დაახლოებით 1/3-ზე ადგილი აქვს წვიმის ეფუციტს, ამ ფაიომბის ნახევაიი (12%-მდე) იმდენად მშხაღია, ხომ ნაღეუების წლიეი ჟამი 250 მმ დაბაღია და ადგილი აქვს პოტენციეი ამოთქების მხოლოდ ეით მეოთ- ხელს (ნახ. 6.54). მშხაღი ხეგომნების ეიგი ფაიომბები ძვეს ჩიღილოეთ და სამ- ხიეთ განეღების 150 და 300 შიიის (ნახ. 6.55) მაღაღმთის ქაიიან ფეიღობე- ბზე. ზღვებდან დამოხებულ ხეგომნებში პეიოღეი ელიმაცი გადგის იშვიათად ან პეიოღედად მშხაღე, სემიახიღელ ელიმაცი და ბოლოს, აიღელ ელიმაცი, ხომ- ლისთვისაყ დამახსიათებლია გვაცვა და ნიადგის დამღაშება (ნახ. 6.56).

წლიეი ნაღეუებისა და ამოთქების თანაფაიღობა მხოლოდ ზოგადად მიუთი- თებს პიბიეაყის პეიოღეობასა თუ აიღელობაზე მცენაიეებისთვის წყლის უხიუნ- ვეცყოფას განსაეუთიებით ეიგი მნიშვნელობა აქვს ევეტყაციის პეიოღეში. წლის განმავლობაში ელიმაცის ფაიღობითად პეიოღეი თუ აიღელი ხანსიათის შესა- ფასებლად შეიძლება გამოყოყნოთ მეტეოლოლოგიიი სადეუების მონაცემები - თეიომპეოლოგიაეები [75,120, 265] (ნახ. 6.57). ტემპეიაცეიეი შიეი გვევიწე- ბა, ხოგოიყ წლის განმავლობაში აგომსფეიოს ამოთქების ძაღის მარევენებელი. წლის ის ეიი, ხოგესაყ ნაღეუების შიეი უეიი დაბღა აიხს განღაგებელი, ვიღე - ტემპეიაცეიისა, მცენაიეების ემეტესობისთვის (ხომღეიყ ვეი იყენებენ გეუნ- ტის წყლებს ან აი იწევენბიან) გვაცლის პეიოღეს ნიშნავს. ეს პიიციპი შეიძლება გამოყენებელი იყოს ისეთ სადეუებზე, სადაყ აი იზომება მოთქება და შხის ხაღიაცია. თუმცა, ასეთი ელიმაციგაეამების გამოყენება ყვეღან აი შეიძლება, მაგ., სიმაღეზე დამოეიებელი ამოთქების სიმაცება და ზედპიიეი ჩამო- ხეცვა ნაღეუების გაზომვისას აი გაითვალისწინება.

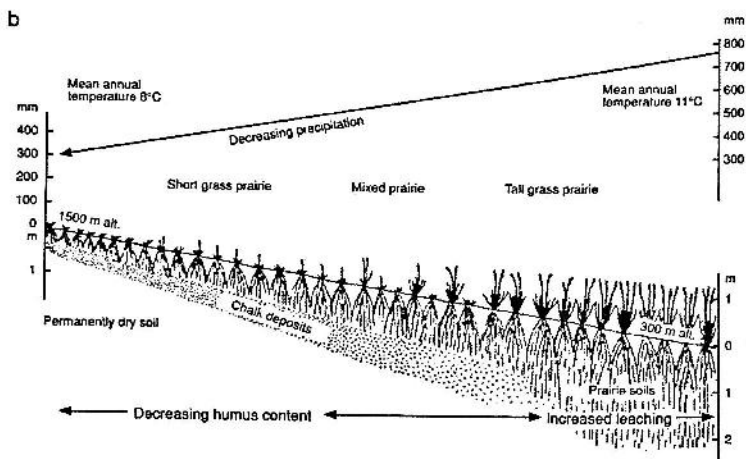
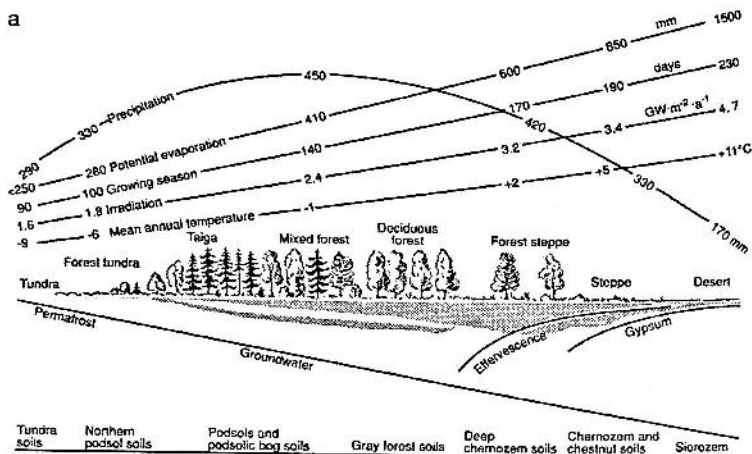
მცენაიეების გვაცვით დატვითვის ეეაღეად გასაზომად, განსაეუთიებით მემ- ცენაიეობასა და მეტყვეობაში, გამოიყენება სხვადასხვა ეიიეეიეიეი, ხომღებეი



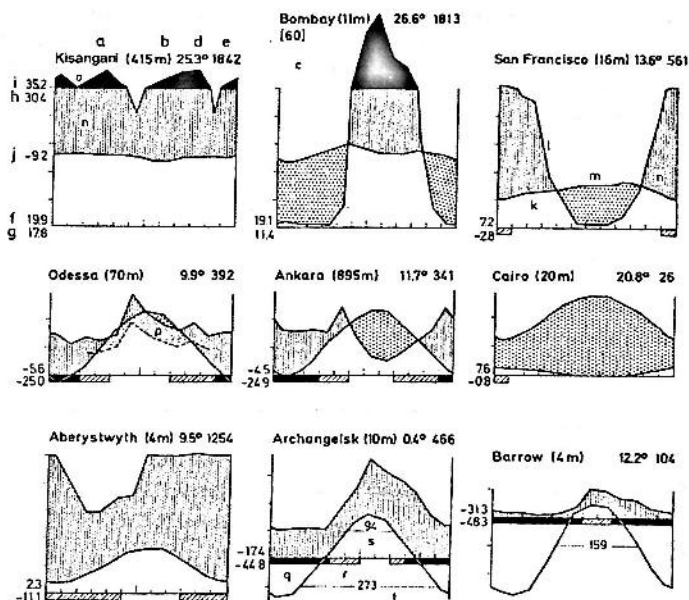
ნახ. 6.54 დედამიწის მსხალი ჰეგონები. უცნობიუცნობი დაფუძნებულია წლიური ნალექებისა და ჰეგონების პოტენციური ევანოცანსიუცნობი თანაფუძნობაზე (P/ET_{pot}): ახილური უცნობი - 0.3-ზე უცნობი; სეზონიური - 0.3-0.6; სეზონიური - 0.6-0.8; პეზონიური - 0.9-1.5; ძლიერი პეზონიური - 1.5-ზე უცნობი (UNESCO, 1979; Box & Meentemeyer, 1991)



ნახ. 6.55 წლიური ნალექების განაწილება განუდების მიხედვით და პოტენციური ევანოცანსიუცნობი (ET_{pot} განაწილებულია მმ a^{-1}) და დამახასიათებელი მუცნაჩეული ფიხიუცნობი (Schultz, 1988)



ნახ. 6.56 კლიმატის, მცენარეულობისა და ნიადაგის ცვლილება აჩივლობის გზაზე ნიადაგის მიხედვით. ნალექებისა და პოტენციური ევაპორაციის სიხშირის მხედების გადაჯვრეტა აღნიშნავს სახელწახს აჩივლ და ჰუმიდუ კლიმატებს შორის. ზედა სუხათი: ჰომიდუ აღმოსავლეთ ევროპისათვის ჩივლო-დასავლეთიდან სამხეთ-აღმოსავლეთამდე გასპიის დაბლობამდე (Vysotskov & Morozov, cit. Walter (1968) მიხედვით); ქვედა სუხათი: აღმოსავლეთ-დასავლეთის ჰომიდუ ჩივ. აჩივლის ჰიგიენისთვის 300 მ-დან 1500 მ-მდე (Walter, 1968)

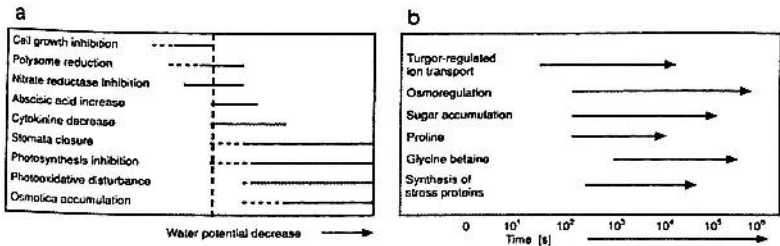


ნახ. 6.57
სხვადასხვა
ხეობის
კლიმატის
ჩვენება

დაფუძნებულია ნიდაგის ტენიანობის გაზომვასა და ნალექების განაწილების ანალიზზე. უკლონიკოლოგიის ასპექტში გვალვის გავლენის სახისხის დასადგენად გახედომ ეფექტურობის ცოდნა ახ ახის საკმახისი. თვით მცენახუ გვიჩვენებს, სად და ხმლის ნახმოქმნა გვალვისგან დატვიხთვა. თუ ხამენად ახის მცენახუ თავისი გაჩეყების ადგილზე სიმძხალით დატვიხთული (სიმძხალით დატვიხთვის ინდექსი RDI [96]), შეიძლება დავადგინოთ ახებული წყლით გაჩეყების ეფექტურობის (WSD_{აქტ}) შედარებით ამ პახამეხის კლიმატულ მონაცემთან (WSD_{კლიტ}).

$$RDI = \frac{WSD_{აქტ}}{WSD_{კლიტ}} \quad (6.3)$$

დატვიხთვის კლიმატულ ნეტიკად, იმის მიხედვით, თუ ხა პომბლემას ვიხილავთ, შეიძლება მივიჩნიოთ გვალვისგან გამომწვეული პიხველი შესამწნევი ნიშნები და ატეთვე ეფექტურობის დასადგენი. წყლით გაჩეყების ეფექტურობის დასადგენად შეიძლება გამოვიყენოთ წყლის ბალანსის ისეთი კომპონენტები, ხომოხილყა - წყლის ფახეობითი შემეყვებობა, პოტენციული მსომსული პოტენციალი და წყლის პოტენციალი (შეზღუდული ტიანპიხაციის პიხობებში). დაბალი ეფექტურობის მონაცემი (RDI ატეთვე გამობხატება პიხეყებებში) მიუთითებს მცენახის უმნიშვნელო დატვიხთვაზე. დატვიხთვის ადგილსა და ეხომუ დამოკიდებული განსხვავებანი შეიძლება დადგინდეს უთი სახეობის სხვადასხვა ინდექსებზე, მცენახეულობისთვის დამახასიათებელი დატვიხთვის თავისებულებანი შეიძლება განისაზღ-



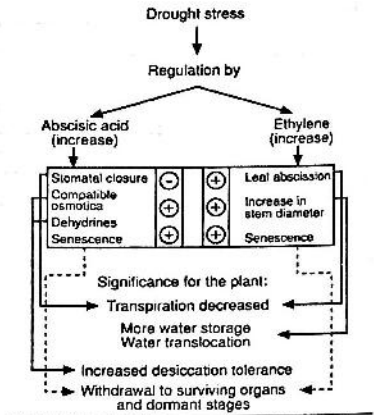
ნახ. 6.58a, b სიმშაღის სტრესის ზემოქმედება მცენახეებზე. a უჩვეულის ფუნქციის სენსიტიუზობა და უჩვეული პროცესები წყლის დეფიციტის პირობებში. პირობონაკადული ხაზები აღნიშნავენ იმ საზღვრებს, სადაც აღნიშნება მცენახეთა მკაფიო რეაქცია; წვეტილი უჩვეულებული ხაზი აჩვენებს ბაგეების დახუჭვას (Hsiao, 1973; Bradford & Hsiao, 1982). b გრძელ გამზარებული უჩვეული რეაქციები ტუბოლის ცვლილებაზე (Wyn Jones & Pritchard, 1989). მცენახის რეაქციები მოლეკულური დონეზე იხ. Bray (1993)

პირველ მცენახეებში ვითარდება თანდათანობით, ერთმანეთის მომდევნო მოვლენების თანმიმდევრობაში ყაჩაღ რეაქცია მისდამი შესაბამისი ფუნქციების დახმარებით მგზავნიანობა.

პირველი და ყველაზე მგზავნიანობა რეაქცია წყლის ნაკლებობის მიმართ არის ტუბოლის დაწყება და ამით გამორჩეული წყლის პროცესების (განსაკუთრებით სიციველი წყლის) განაწილება. ყველაზე ადრეული გავრცელება შეინიშნება ცილების მუცაბოლიზაცია და ამინომჟავების სინთეზა. წყლის ნაკლებობის გამო ენზიმებს შორის ყველაზე უფრო ითვლება ნიტირაციული ფუნქცია. უახლოვებით ბადასის ხანმოკლე გავრცელების ნიტირაციული ფუნქცია უწყობს უწყობს 20%-ით, ხოლო გვარის გაგზავნიანობას - 50% [98]. სწორედ ამიტომ, სასურველ განაყოფიერებელ მცენახეებში გვარის უფროდში ნიტირაციის შემცველობა მაკლებს. აზოტის ფიქსაციის პროცესი უახლოვების ფუნქციის რეაქციაში ადრევე დიდი მგზავნიანობა გვარისადმი, მაგამ სიმბოლო VA-მიკრობიოსთან ამ უწყობს ახილებს. ცილების მუცაბოლიზის შემოღება იწვევს დაყოფით წყლის პროცესების შეწყობას. უკვე მცირე გვარის პირობებში ნელებს მიკრობი. ამ დროს შ-ფაზა ყველაზე მგზავნიანობა. მიკრობებში (მცხიანების განვითარების დროს) შეინიშნება ქომოსომების ანომალიები, მუცაფაზისა და ანაფაზის დახილვები, ისე, ხომ გვარის პირობებში მცხიანების ფიცილიზაცია უწყობს [164].

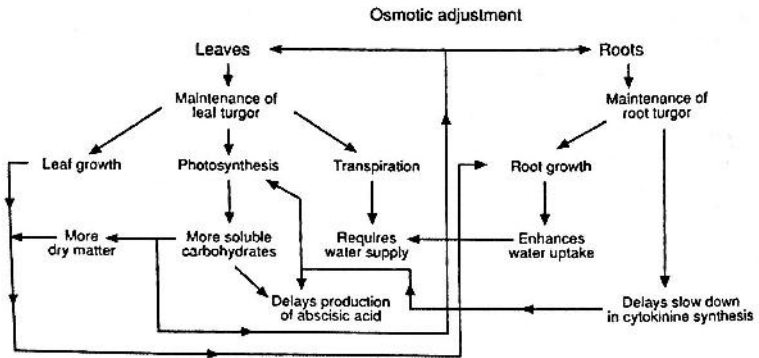
უკვე კიდევ სუსტი გვარის პირობებში ფუნქციონირებს დაშლის შედეგად სინთეზიკება აბსციზინის მჟავები და ისინი, ხომოც სასიგნალი რეაქციები ("ფუნქციის სიგნალები"), განსაკუთრებული მცენახის სხვადასხვა ნაწილში, სადაც მთავარად უწყობს იწვევს (ნახ. 6.59). ფოთლებში ისინი განსაკუთრებულ ბაგეების დახუჭვას. ფუნქციონირებს და ფოთლებში გვარით გამორჩეული კომპონენტის სინთეზი და მათი შემდგომი გავრცელება იწვევს ასომილაციების გადანაწილებას, წყლის ინტენსივობის თანდაფაზობა მინისზე და ამ ინტენსივობა ნაწილებს შორის იწვევს, ნაწილიკება დამასასათბებელი მოფიცილიზაციის ცვლილებები და, ხომოც წყლის, ძალიან ადრე იწყება რეაქციული პროცესები. თუ გვარს ეფინანს გაგზავნიანობა, მუცაბოლიზაცია მაკლებს რეაქციული პროცესების წილი, დახუჭვის პროცესები რეაქცია და ასაკოვანი ფოთლები ყვითლებს.

ყველა ეს პროცესი გვარის დროულად შეწყობის შემთხვევაში მთლიანად შე-

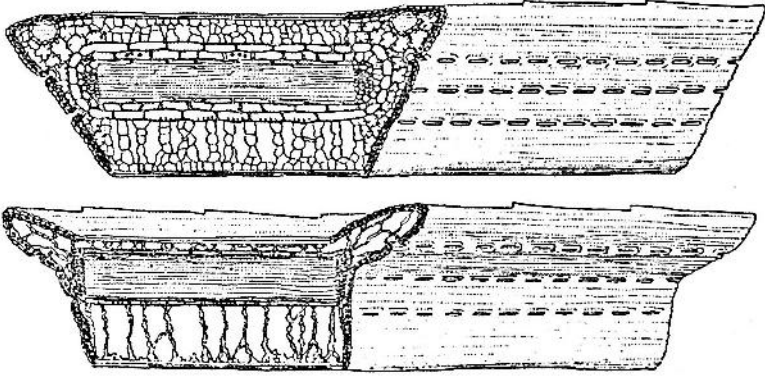


ნახ. 6.59 ჰორმონალური რეგულაცია გამომშობის სტრატეგიის დროს: (+) ხელსაყრელია, (-) ხელსაყრელია მცირდება (Tietz & Tietz, 1982)

უწყვეტად. დესტრუქციული და დაცვითი რეაქციები მიმდინარეობენ ერთმანეთის ბევრი-ბევრი, ხაც კარგად ჩანს ამ მოვლენის დროში განვითარებაზე დაკვირვებისას (იხ. ნახ. 6.58). ტუჩგოლის დაცემასთან ერთად ჩაითქვება მსმრეველ-ტოქიკური მქანობები. სინთეზის, სახამებლის გადქმნის და ტანსაცმლის მუშევრით უახდის სტრუქტურასა და ციკლოზში გროვდება დაბალმოლეკულური ნაერთები (სხნადი ნახშირწყარბები და აზოტის რეგულაცი ნაერთები). ეს პრეციპიტაცია ხელს უწყობს წყლის მესვლას ციკლოზში, უახდის მოცულობის სტაბილიზაციას და ამცირებს ტუჩგოლის ვახდნას მუშოფილი (ნახ. 6.60). ამის გამო ბაგეები უფრო



ნახ. 6.60 ფუნქციონირება და ფორმირების მსმრის ცვლილებით გამომწვევი უფერი (Turner, 1986)



ნახ. 6.61 *Pinus strobus*-ის წინწკის ქილი. ზედა სუხათი: წყლით გაჯერებულ მდგომარეობაში; ქვედა სუხათი: მისი წყლით ნაზავის 55%-ით გამომშობის შემდეგ (Parker, 1952)



ნახ. 6.62 მუშხანებში ცხიმოვანი და ცილოვანი კომპონენტების შესაძლო მიწოდება და ექვიფერაციის ხარისხის მიხედვით: წყლით გაჯერებულ მდგომარეობაში (მაჩვენებზე) და ექვიფერაციის შემდეგ (მაჩვენებზე) (Bewley & Krochko, 1982)

დღეებანს ხრებთან გახსნილი, ხაც უხეუნველყოფის მცენახეების მიეხ ნახშირბადის მეთვისებას მშხად იუგონებში.

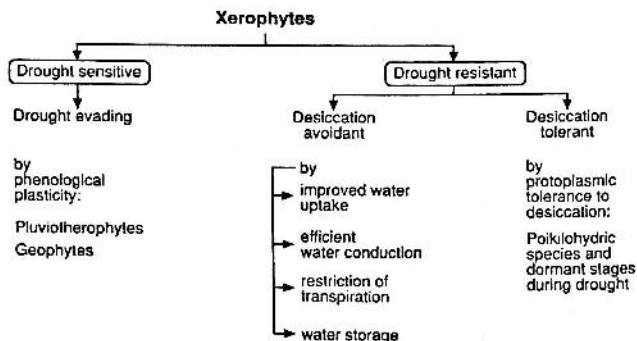
ქვანობის ჰომოციტის დაწყებისას უხეულები ეხითმანეთს შემოეჭიდებთან (ნახ. 6.61). უხეულის ელქსასეჩუქეუები, მოყვლობის შემოციხუების შესაბამისად, იქმუნებთან და ეფემიჩიუებთან. ამ ჰომოციტთან დაკავშირებული უხეუდმოხისის ელე-მენტების კონცენტრაციის გახედა (განსაკუთხებით იონების) ყველაზე უეჩომ მე-ტად მოქმედებს ფოტოსინთეზის მეოხად ჰომოციტებზე და მიტოქონდრიულ სუნ-თქვაზე. საბოლოო ფაზაში, უხეულის დალუკვამდე, ცენქსადეჩი ვაკეოლი იყოფა მხავად ჰვავაჩა ვაკეოლად, ქლოროპლასტების ტიდაკოილები და მიტოქონდრიების ქისეები უეჩ იბუეებთან და შემდეგ იწლებთან, ბიოთვიის გახსი იბუეეება და ჰო-ლიბობოსომები იწება. ამ ფაზის ადეუელ სტადიაში ზოგიეჩი მცენახეს (გან-საკუთხებით გამომშობისადმი მდგხად სახეობებს და თესლებს ჩანასახებს) წყლით ხედახედა გაჯეუების შემთხვევაში შეუქლიათ დაჩლუკეუების აღდგენა. უხე-ულის შემდგომ ბეღს წყვეტს ბიომემბხანების დაზიანების ხარისხი (ნახ. 6. 62) და იუპახაციის უნახი ექვიფერაციის შემდეგ. ბიომემბხანების ეხითმანეეება შემეეება და დამა საბოლომე, იწვევს უხეულის სეევიღის.

6.2.4.3. ბადიჩრენა ბვაცივის პირობებში

მცენარის უნახი გადაიტანოს სიმშაღის პირობები ეწოდება გვაცივისადმი **ჰიზისტენტულობა**. გვაცივის პირობებში მცენარის გადარჩენის შანსი მით უფრო დიდია, რაც უფრო დიდხანს შეძლებს იგი პირობების გამოშრობის პირობების შერჩევას (გამომშრობის შენელება) და რაც უფრო მეტად იტანს პირობების გამოშრობას დაზიანებების განვითარების გაჩეშე (გამომშრობის უნახი ან გამომშრობისადმი კოლჩანტულობა). პირობების მცენარეებში გამომშრობის უნახი საკმაოდ დაბალია; გვაცივისთან ბიძოლის უფუტუქობა უფრო გამომშრობის შემაწებელი მექანიზმებითაა განპირობებული. მშაღი ჰეგორებში რმ იახსებოს, მცენარე ახ სჭიხება აუცილებლად გვაცივის ამტანი იყო: გვაცივის თავიდან აცილება შეიძლება ატუთვე სასოცოცხლო ცოცის სწაფი მიმდინარეობის ან მოყლე სპიხლუქყო პირობის მქვეობით. მშაღი ადგილსამყოფელებში მცენარეების გადარჩენის შესაძლებელ სტრატეგიებს გვიჩვენებს ნახ. 6.63 (ქსოლოციები).

გვაცივის ამიღებელი ქსოლოციები

მშაღი პირობების გადასატანად აუცილებელია დოლოდ მომნიფეხს გამოშრობისადმი მდგარე თესლები ან გვაცივისაგან დაცული სპეციალური მტანობი. პლეოტოქოლოციები აიხან ხანმოყლე სასოცოცხლო პირობის მქონე ქსოლოციანი მცენარეები, რმღლებიც ლივებთან ძლიერი წვიმების შემდეგ და სწაფად ამთავიებენ განვითარებას. მათ, უპირობებს ყოვლისა, მოყუთვნიბთან შემოღლომის უბონლიანი მცენარეები. წვიმის უფუქიები დღის ხანგძლივობისადმი ნეიტილური უნდა იყვნენ, წვიმის შემდეგ ყვავილობა რმ შეძლონ. მათ უპირობებსა წყლის მტარისადმი სწაფი და ზუსტი შეგუებაა. გვაცივის პირობს ისინი ატაიებენ გამომშრობისადმი მდგარე თესლის სტაბილური. გოლოციებს გაარჩათ წყლით მიღარი მინსქემა მტანობი (იზომები, ბოლქვები), რმღლებიც ნადაგში დაცულები აიხან ძლიერი გამომშრობისაგან. ისინი სწაფად იხივებთან, ყვავილობენ და ისამენ ნაყოფს წვიმის პირობში დარხოვილი ნახმიწყობლებს ხაჭუბუ.

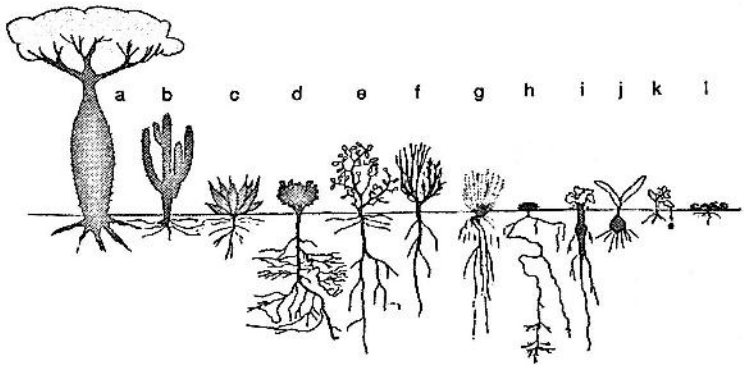


ნახ. 6.63 მშაღი ჰეგორებში მცენარეთა გადარჩენის მექანიზმები (Shantz, 1927; Evenari et al., 1975; Turner, 1979; Ludlow, 1989)

გამომჰობის შენელება

გამომჰობის შემაწებელია ყველა ის ღონისძიება, რომლის მეშვეობითაც მცენახე, ჰაეხისა და წიადგის სიმჰილის ჰიომბებში, ახეხებს ქსოვილებში წყლის საყმახისი შემყველობის შენახრენებას. ასეთი ღონისძიებებია: წიადგადან წყლის შეწოვის გაუმჯობესება, წყლის გაცემის შემყიება (ღიფუზიუი წინააღმდეგობის აფეელი და ეფექტუი გაზიდა, საყანსპიხაყო ზედაპიის ფაითობის შემყიება), წყლის გაზიდა გაყაეების უნახი და შისი მომახაგება. გვალვის შეწებებისათვის დამახასათებელი ბევი თავისებეება მოფეოლოგიუა (ნახ. 6.64).

წყლის გაუმჯობესებელი შეწოვა მიიღწევა ფესვების ინტენსიუი ზეის მეშვეობით წიადგის საყმაოდ ღიმა ფენებამდე. სტრუქტურისა და ედაბნოს მცენახეების ფესვები წიადგაში აღწევენ 2-5 მ სიღიმედე [247]. ამით მცენახეები აღწევენ წიადგის ტენიან ფენებში და გვალვას უფიო დიგბანს იტანენ. მშხად ჰეგომნებში ხე-მცენახეების აღმონაყენები ივითახებენ ძიითად ფესვს, რომელიც მცენახის სხვა ნანიებზე ათუეი დიგია; მაყველოვნები ივითახებენ ძიეიად დაყოილ ფესვთა სისტემას, რომლის ცადეული წეიილი ფესვები აღწევენ ეთი მეტის სიღიმედე. ფესვების მნიშვნელოვანი ნანილი გამეიქნებელია ან წყლის სამახაგოდ ახის მოწყობილი. მიწისზედა და მიწისქვეშა მასების შეფაეება მით უფიო გადახილია ამ უნანახეილისყენ, ხაც უფიო მშხადია ეს თუ ის ჰეგომნი. სიითულები ნახმოქმნება მამინ, რომესაც ფესვების სიეყელი განვითახებისთვის

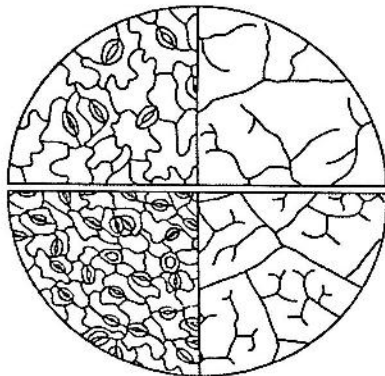


ნახ. 6.64 მცენახეთა სხვადასხვა სახისყოცილი ფიომები, რომლებიც უხეწეველყოფენ გვალვისას მათ გადახრენას: a ფოთოლმცენეი ბოთლის ხე, რომელიც ღეიომი აეიოვებს დიო ხაოღწეობით წყალს (ადაწონიან/ბოიხიზიას ეიპი); b სუეკენეი, რომელიც წყალს აეიოვებს ღეიომი (აეკუსი/უფეიბიას ეიპი); c სუეკენეი, რომელიც წყალს აეიოვებს ფოთლებში (აგავა/ყიასეღაცეს ეიპი); d მახადმწეანე ხე ან ბეჩეი ღიმად განვითახებელი მძღეეი ფესვთა სისტემით (სეეიოფეილიუი ეიპი); e ფოთოლმცენეი და სმიხად შიშველი ბეჩეები (აპახისის ეიპი); f ღეიომი ქეოფეილის შემყველი ბეჩეები (ჰეგამას ეიპი); g მყეიოვყოფიანი მაყველოვნები ძიეიი ფესვთა სისტემით და განახლებადი უეიხეებით (აიისეიდას ეიპი); h ბალიშა მცენახეები (ანაბახისის ეიპი); i გეოფეიები დამაგეიოვებელი ფესვებით (ეფიელესის ეიპი); j ბოქეიანი და ებეეიანი გეოფეიები; k ფლეიოთეიოფეიები (ეიბილიანი მცენახეები); l გამომჰობისსადეი ცოქეანეელი მცენახეები (პოეიოიოეი ეიპი) (Troil, 1960; Stocker, 1970, 1971; 1974a; Sen, 1982)

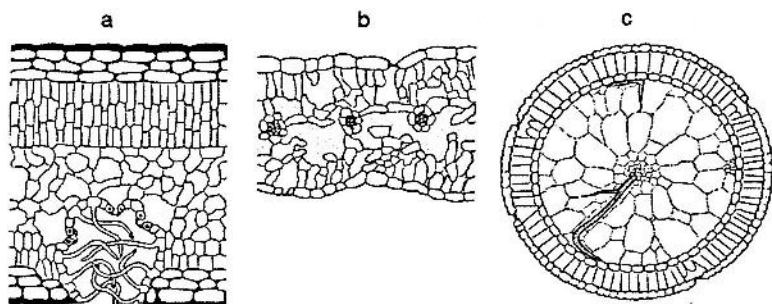
ადგილი ახ მოიძებნება. ამიტომ, ვინმე ვინმე დიდი ხანი წინადაცის მქონე ადგილამ-ყოფილებში ვიყავი ფესვთა სისტემის მქონე მცენარეები (განსაკუთრებით ხე მცენარეები) გვალვისადმი განსაკუთრებით მგძმობიანა. მწიბრების გასამწ-ვანებლად (ჰერმეტიკი ჰერმეტიკი) გამოიყენება მხოლოდ გვალვაგამძლე მცენარე-ბი, ხშირდებსაც ცოცხალი აქტივობით.

წყლის გატარების უნარის ამაღლება მიიღწევა გამტარი სისტემის ფართობის მომატებით (მეტი ქსილება, ფოთლების უფრო ინტენსიური დაძახლება) და წყლის გასაძვლილი გზის შემცირებით (უფრო მოკლე ინტენსივობით). თუ ამავე დროს შემცირდა სატრანსპორტული ზედაპირის ფართობი, ფართობითი გამტარი ზედაპირი კლებულობს (შეუვადელი აბსორბირების გამტარი ზედაპირის პირობებში).

ტრანსპორტის ინტენსივობის შემცირება ხელს უწყობს წყლის ხეზეხევის ეკონომიას. მოდერნიზირება ეს პირობები იმატება ბაგეების გროვად დახევის შემკობით. მოდერნიზირების შედეგად გამოიხატება სიმშრის პირობებში მო-ზარდ ფოთლებზე ჰაბაბა და მჭიდროდ განლაგებული ბაგეების აპარატის ჩამოყალი-ბებაში (ნახ. 6.65). ასეთი მცენარეები ბაგეების შემკობით უფრო კარგად ახე-ვლილებენ ტრანსპორტის ინტენსივობას. გვალვისადმი "გეოლოგიკად" შეგებული მცენარეების ფოთლების ეპიდერმისის კედლები უფრო უკონსოლიდებელია და გაა-წინათ სქელი ზღის ფენები. ბაგეების აპარატი განლაგებულია მხოლოდ ფოთლის ქვედა ზედაპირზე, თვით ბაგეები ჰაბაბა და ხშირად განლაგებულია ბუსებების ქვეშ (ლახები, კიბებები; ნახ. 6.66). სასაზღვრო ზედაპირების წინააღმდეგობის გაზღვის ხაზზე ფოთლის გასი უკონსოლიდების ტენიანი ჰაბის ფენა. წყლის გაცემის შეზღუდვის ერთ-ერთი ეფექტური საშუალება არის ფოთლის დახვევა (ნახ. ნახ. 4.41) ან სატრანსპორტული ზედაპირის შემცირება. წყლის ეფექტის პირობებში განვი-თახებული ფოთლები, ხმაოც წესი, ჰაბაბა და ძლიერ დანაწევრებულია (ქსილომი-ფობი).



ნახ. 6.65 *Phaseolus vulgaris*-ის ფოთლის დაძახლება და ბაგეების სიმჭიდროვე წყლით კარგად მომარაგებისა (ზედა სუბსოლი) და წინადაცის გაუნაწილებლობის (ქვედა სუბსოლი) პირობებში (Tumanov, 1927). სიმშრის სუბსოლის ფოთლის მცენარეში შესამწინებლად იხებება აბსორბირების მთავის უკონსოლიდობა (Quarrie & Jones, 1977; Ristic & Cass, 1991)



ნახ. 6.66a-c ქსეხოლოგი მცენარეების ფოთლის სტრუქტურის ჩამოყალიბება. a *Cerium oleander*-ის სტრუქტურული ფოთლის ქილი. შეიმჩნევა სქელი პირობითი მუცელი და მთავარბოლოანი მესხისებრი პარენქიმა (ნაცხისფერად შეფერილი). ბაგები დაყლია ქაჩის ზედაპირისგან; b კალიფორნიული *Hemizontia luzulifolia* ssp. *rudis*-ის ფოთლის ქილი. ეს მცენარე წყალს ატოვებს პეტიოლითა და უჩვეულობითი (ნაცხისფერად შეფერილი); c აფრიკის უდაბლობისთვის დამახასიათებელი სუბტროპიკული მცენარის *Sygophyllum simplex*-ის ცილინდრიული ფოთლის ქილი. კახგად შეიმჩნევა ქლორენქიმის მჭიდრო მუცელი (ნაცხისფერად შეფერილი), რომელიც გაის ატოვებს და იცავს წყლის დამატებითი ქსოვილს (Stocker, 1952; Morse, 1990). მოწყობები კარგების შესახებ იხ. Nobel et al. (1992b)

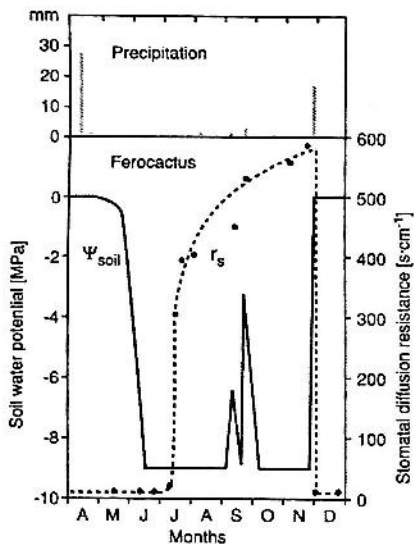
ქანსპიხის განსაკუთრებით სწრაფად და ელი მასშტაბებით შემცირება მცენარეულ მუცელს ფოთლის მუცელის მუცელით. მშაღი ჰეგონების სხვადასხვა ხე მცენარე გვარის ელი განიცდის პირობულ ფოთლის მუცელს. ელი ზომის ხე-მცენარეები ლეხობის პირობითი ქანსპიხის შემცირებით კახგავნ ცოტა წყალს. წველისებრი ბუჩქები და ზოგიერთი ლეხ-სუბტროპიკული საჭიროების შემთხვევაში იწყებენ ფოთლის მუცელს, ხის გამოს მათი ზედაპირი 1/3-დან 1/5-მდე მცირდება.

წყლის მომარაგება ახის გამომშობისგან თავდაცვის ყველაზე სხელოვანი ფორმა, განსაკუთრებით მამინ, ხმელსაც იგი დაკავშირებულია ზედაპირის შემცირებასთან და მალე ქანსპიხით წინააღმდეგობასთან. წყლის მომარაგების უნარის ზომად გველინება სუბტროპიკის სახის (DS) [42]:

$$DS = \text{წყლის შემცირება გაჯერებულ მდგომარეობაში (გ)} / \text{ზედაპირი (დმ}^2\text{)} \quad (6.4)$$

სუბტროპიკული მცენარეები მუცელის ხანგრძლივი გვარის გადატანა; ბოლო წვიმის შემდეგ წყლის მარაგი მცენარეულ ფოთლის ხამდენიმე კვირის განმავლობაში, ხის შემდეგ ბაგები იწყება პეტიოლითა და (ნახ. 6.67). წყალი, ხმელსაც წესი, გეგდება სუბტროპიკული მდგომარეობაში. სუბტროპიკული წყლის სამარაგო ქსოვილები (იხ. ნახ. 6.66) ძირითადად მოთავსებულია ფოთლის ან ლეხობის შიგნით. წყლის უმარაგობის განსაკუთრებულ ფორმას წარმოადგენს წყლის ბმა ძლიერი პირობითი ნახისწყობის მიხედვით და ატოვებს უჩვეულობით სტრუქტურებს. გვარის ელი ამგვარად მომარაგებული წყალი ანელებს ფოთლის ქანსპიხის მუცელს.

ხანგრძლივი გვარის პირობებში ელი მნიშვნელოვან ენიჭება წყლის გადატან-



ნახ. 6.67 ყოვლიანობის უდაბნოში ნიადაგის გამომშობი (Ψ_{soil} 10 სმ სიღრმეზე) და *Ferocactus acanthoides*-ის ბაგის დიფუზიური წინააღმდეგობის (r_s დღის მინიმუმი) ხედი (Nobel, 1977)

იღებს სამაჩაგო ქსოვილებიდან და მჩანროებიდან (ხეების ხომები და დიდი ცოტები, სხვადასხვა სამაჩაგო მჩანრო). მჩანრო ხეგომრებში ზოგითი ხე მცენარის ლეხოებში ხდება სამაჩაგო წყლის ჰეოიოელი გადაადგილება. დადგინდა, ხომ ჟენიში მოხაიდ ბაობაბებში ლეხოდან ფოთლებში ყოველიოქხად გადაადგილება 400 ლიტი წყალი [65]. ლეხოდა და ქექს წყლის სამაჩაგო მჩანროების ფუნქცია აქვს აგითვე ჰეიმიდეი ხეგომრებში გავიყვებულ მცენარეებში. ზაფხულის პიოობებში 40 წლის ფიქვების შუადლის კიანსპიოიის წყლის დანახაჟების 30-50% შიღის ლეხოებში ახსებელი ხეზეხეების ხაჟზე [168], ხის გამოყ წყლის ბაღანსის დაძაბელობას წინვებში ადგილი ახა აქვს. სიმშჩაღის ჰეიოიდეი წყალი თავდაპიოივედად გადაადგილება ზიოს ფუმიდან, ხოლო შემდეგ შის სხვა ადგილებიდან და ბოღოს ცოტებიდან. წყლის გადაადგილება იმიოომ ახის მნიშვნელოვანი, ხომ ბაგეების დახეჟის (ე.ი. წყლის ეკონომიოხვე გადახვის) შემდეგ ხრება წყლის მაჩაგების ეოთადეიო წყაიო. მაჩაღმწვანე ხე მცენარეებისათვის, ხომლებიო ზამთაიში ყოწვის სიმშჩაღეს განიოიდან, წყლის გადაადგილება ლეხოდან ახის გადახრენის მნიშვნელოვანი შექანიში.

გამომშობის უნაიი

გამომშობის უნაიი ახის სახეობისთვის სპეციფიკური პიოკოპდაზმის შეგებების თვისება. ხეისტეგელოობის ზომად აღებელია მცენარეში და შის ქსოვილებში (RWC, WSD, წყლის ჰოტენციალი) წყლის მაჩაგის სასაზღვიო მნიშვნელობები, ხომლების ეხოსაც იწყება პიოიველი შეუქცევადი პიოყესები ("პიოიველი ზღვაიი") ან ნეჟიოივი დაიოვეები (სებეღეაღვი - 5-10% დაზიანების ეხოს).

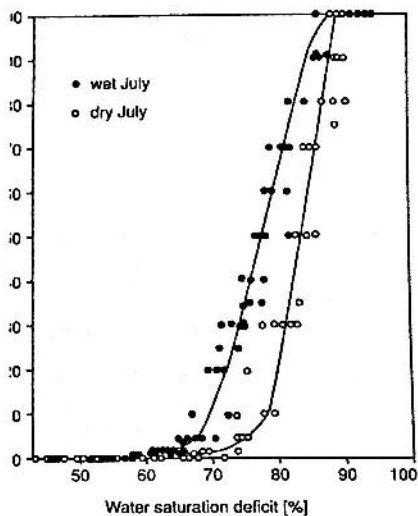
გვარის ლეტალიზაცია DL_{50} - 50% დაზიანებისას). წყლის შემცველობის გაზომვის შედეგად მიღებული მონაცემები იძლევიან საყმაჩის სახმოდგენას გვარის პირობებში ახსნული წყლის ხეხეხვების შესახებ, მაგამ მათი გამოყენება სახეობების შესადარებლად ახ შეიძლება, საჭმე ისაა, რომ ამ მაჩვენებლის აბსოლუტური მნიშვნელობა დამოკიდებულია გამოსაყვრევ სინჯზე, მაგ., მასზე გავლენას ახდენს ქსოვილების შექანიკური ელემენტების წონითი წილი. გამომიხმობსადმი სპეციფიკური ტოლჩანტომის დასადგენად შეიძლება გამოვიყენოთ წყლის პროცენტუალის მონაცემები.

პროკონტინის გამომიხმობსადმი ხეხისტენტელობა მცენახეთა სამყაჩომი ძლიხად მეხეუმბს (ცხ. 6.7).

გამომიხმობსადმი მეჩმობსახე სახეობები

მცენახეთა უმეტესობის პროკონტინსადმი გამომიხმობსადმი ძლიხ მეჩმობსახე. პომოლოგიული ქეჩქლოვანი მცენახეების ფოთლების უხედეები ილუპებინ მას შემდეგ, ხაც ხამდენიმე საათის განმავლობაში დაუყვად უქსონიხედეინ 95-96% (შეუსადამება -11 და -5.5 MPa) ჰეხის ფახდობითი ტენიანობის პირობებში; ფესვები ედეე უფხო მეჩმობსახე, ხოლო ყლიტები - შედახებით გამძღე. გამომიხმობის მეშვეობით ხეხისტენტელობის საზღვიეები ფახთოვდება (ნახ. 6.68). ზხის პეხიოდმი უხედეები გამომიხმობსადმი განსაყუთიებით მეჩმობსახე ახინ, ხოლო მოსვენების პეხიოდმი გამომიხმობსადმი მათი მეღახდობა მატულობს.

თალოფიკებს მოხის პრანტკონის წყალმცენახეები და ლიმა წყლების წყალმცენახეები (თე გავითვალისწინებთ, ხმ ნოხმადეხე პირობებში ისინი წყლით ახინ გახმე მოსყმელი) გამომიხმობსადმი განსაყუთიებით მეჩმობსახე ახინ. მიქევა-მოქევის ზონის წყალმცენახეები, ხმმეზიე მიქევის ეხის პეხიოდელად



ნახ. 6.68 *Olea europaea*-ს ფოთლების გამომიხმობსადმი ხეხისტენტელობა წოკოი (*) და მმხალი (0) ზაფხულის პირობებში. 1953 წლის წვიმიან ზაფხულში ფოთლები იყვნენ ნაყლებად ტოლჩანტელები წყლის ელფიციტობადმი, ვიეე ეთი წლით აეე მმხალი პირობებში (Larcher, 1963b)

მცენარეები სტრესულ გლობალიზაციაში

ცხილი 6.7 მცენარეთა უჯრედების გამომშობისადმი ცოლიჩანტობა ჰაერის სხვადასხვა ფაქტორით ცენიანობის პირობებში 12-48 სთ მოთავსების შემდეგ (მთავალი ავტოჩის მხედვით; Larcher, 1973b; Gaff, 1980)

მცენარეთა ჯგუფი	ცოლიჩანტობა	
	ჰაერის ფაქტორით ცენიანობა (%)	წყლის პოტენციალი (MPa)
ხევის წყარმცენარეები		
ქვედა სუბლითოხალეული წყარმცენარეები	99 - 97	-1.4-დან -4-მდე
სუბლითოხალეული წყარმცენარეები	95 - 86	-7-დან -20-მდე
უბლითოხალეული (მეტავიკარეული) წყარმცენარეები	86 - 83	-20-დან -25-მდე
Hepaticaceae-ს წახმომადგენელი ხავსები		
პიქსიდოციტები	95 - 90	-7-დან -14-მდე
მეზოციტები	92 - 50	-11-დან -94-მდე
ქსეჩოციტები	(36) - 0	(-140) ∞ -მდე
ხავსები		
პიქსიდოციტები	95 - 90	-7-დან -14-მდე
მეზოციტები	90 - 50 (10)	-14-დან -93-მდე (-310)
ქსეჩოციტები	5 - 10	-400-დან ∞-მდე
Hymenophyllaceae-ს წახმომადგენლები		
<i>Hymenophyllaceae</i>	90 - 75	-14-დან -38-მდე
გვიმჩები		
<i>Pteridium aquilinum</i>	> 90	-14-მდე
<i>Cystopteris fragilis</i>	> 90	-14-მდე
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	40 - 60	-70-დან -120-მდე
პროტოპიქსიდოციტული კომპლექსების		
ფოთლის უპიქსიდოციტული	96	-6
მეზოციტული	95	-7
ფესვის კომპლექსი	97	-4
პროტოპიქსიდოციტული კომპლექსები		
<i>Borya nitida</i>	85 - 90	-14-დან -22-მდე
<i>Xerophyta villosa</i>	66	-56
<i>Myrothamnus flabellifolia (in situ)</i>	11	-298
<i>Myrothamnus flabellifolia (ex situ)</i>	11 - 0	-298-დან ∞-მდე

სიმშაღეში ხვდებიან, გამომშობისადმი უფრო ცოლიჩანტელები აჩიან, ვიქიე ლმა წყლების წყარმცენარეები. მთავალი ხავსი, განსაკუთრებით ლვიძრის ხავსები, ახსებობენ ჰაერის ფაქტორით ცენიანობის მხომლოე გაჩვეულ ფაქტორებში, ამიტომ ეს მცენარეები შეიძლება გამოვიყენოთ ჰოგოჩიე ინდიკატორები. ხავსებში გამონიშობის მეშვეობით გამომშობისადმი მდგაღობა საგაქმობდაე მატელობს

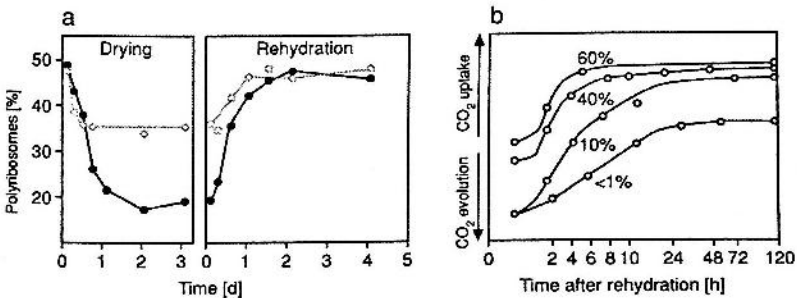
გამომშობისადმი ცოლიჩანტეული მცენარეები

თაღოციტებს შოჩის აჩიან გამომშობისადმი სხელიად მდგაღი სახეობები. ბაქტერიებში, ციანობაქტერიებში და ლიქენებში აჩი მთელი ლიგი წახმომადგენლები, ლომებსაე შეუძლიათ თვეობითა და წლობით მშაღი ჰაერის პირობებში ყოფნა და დაენიანების შემთხვევაში მეტაბოლიზმის თავიდან გააქტივიება. ზოგიერთ მათგანს შეუძლია ახსებობა აბსოლუტუად მშაღ ჰაერში კვიჩების

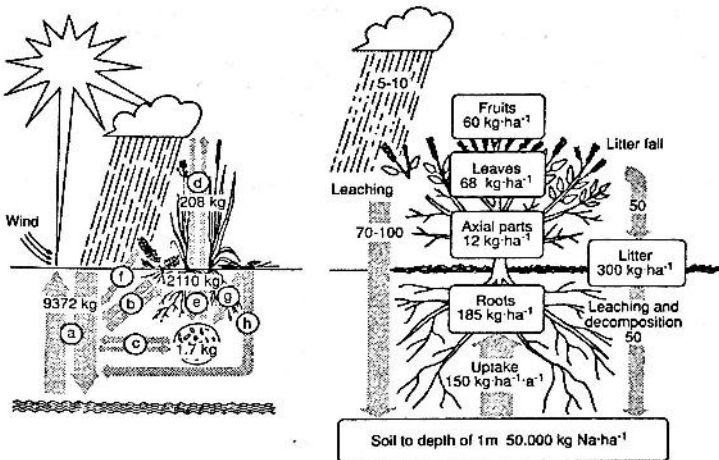
განმავლობაში. გამომშობისადმი სხეიად მდგაფებია ზოგოიით სოყოს მოყვი-
 ეშები, სხვადსხვა ხავსი, გვიშები და შუაგინერლა-ს ხახვობები.

გამომშობისადმი სხეიად მდგაფი ხახვობები აიონ ყვავილოვან მყნაჟეთ
 შოხისაყ: *Gesneriaceae*-თაგან - *Ramonda serbica* და *Haberlea*-ს ხახვობები
 ბალანების ჟეგონინდან; შიავლი "მყეფეთით აღდგომის უნახის მქონე მყნა-
 ჟები", ჰოგოიოყ აიონ *Myrotamnaceae*, *Scrophuliceae*, *Lamiaceae* და *Velloziaceae*
 ნახომადგენლები, ჰომელებიყ გავსყელებელი აიონ ყენყაღეჟი აზონს მშიად
 ჟეგონებში, ავსყაღალაში, სამბხეთ ამეჟიყასა და განსაყეთიბით სამბხეთ
 აფიოყაში [71]. ჰოგოიყ ნესი, საქმე გვავს მიავარღიან ჰემიყიპოტოყებთან,
 ჰომეღთაყ ახასიათებთ პაკახა, ხშიად დახვეული ფოთლები, ნელი ზხდა და ჟეჟი-
 ჟუყის დაბალი უნახი; ისინი გვალვის პიომებში გამომშობისგან თავდაყვის
 ეფეჟეჟი მუქანიზმების უქონლობის გამო (მაგ., ბაგეების გვიან დაეყვა C₄-მ-
 სვლოვნების შემთხვევაში, ნყლის სამახაგო ქსოვილების თუ ოგანოების უქონ-
 ლობა) უყბად გაუნყოფებთან; ამავე ეჟოს, მათ ახასიათებთ ნყლის პოტენცილის
 უსყემაღუად დაბალი მარვენებელი.

გამომშობისადმი მდგაფი ყველა მყნაჟე უჟეღის უსყეჟმადეჟი ეჟიღეფაყციას
 იყანს ანადიოზეჟი მდგომაჟეობაში გადასელით, ჰომღის ეჟოსაყ ნეოთიეჟებთან
 სვლა თოთჟმის შეჟეჟებელია. გამომშობის პეჟიომღი ეს მდგომაჟეობა მიღწევა
 გვალვისადმი სყაბიღეჟი პიოტენების სინთეზის და ფოსფოლიპიდების მასკიბი-
 ლიზიეჟელი ნახშირწყალბადების (ჰაფონოზა, სეჟალოზა) შემბახანებში ინყეგეჟიე-
 ბის საშუალებით. ზოგოიით ხახვობაში უჟეღის დაქმეზენის პიოყენის მენელება
 ან შეჟეჟა ხოხყეღებდა მისი ნეენის გელის ფოჟმაში გადასლის მუშეჟობით.
 გამომშობისადმი მდგაფ პიოტენბაზმას აყვს აჟეთვე ნყლის მახაგის მომაყ-
 ბისას აღდგენის პიოყენების თანდათანობით ნახშირის უნახი (ნახ. 6.69). ამ
 ეჟოს უჟეღის სეჟეჟეჟების აღდგენით შაადებდა მეჟაბოლიზმის ჟეჟეყვაყი
 (უჟი სენთეჟა და შემეღე ფოტოსინთეზი) და ნოჟადეჟი მსველებობა.



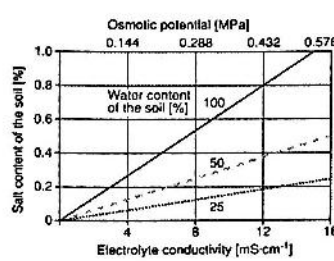
ნახ. 6.69a,ბ პოიოტენობეღე მყნაჟეობში გამომშობისას მეჟაბოღეჟი პიოყენების ინაკეყვაყი და მათი ჟეჟეყვაყი ნელით მომაჟეების აღდგენის შემეღე (Ried, 1953; Bewley, 1981). მონაყებები უსყაყეჟეჟეჟის სვილებებისა და ფოტოსინთეზის შესახებ იბ. Tuba et al. (1993; 1994)



ნახ. 6.70 a NaCl-ის მიმოყვანა პალეოტეკურ პაბიკაცში ჰუმიდური პირობების დროს (Steubing & Dapper, 1964); b Na-ის მიმოყვანა და შემცველობა პალეოტეკურ პაბიკაცში ახივლი პირობების დროს (Breckle, 1976; 1982)

Na_2CO_3 , NaOH , ისე იწვევს pH მომატებას 8,5-11-მდე. ნახევარდაბნობის ქლოიდის სულფატით დამაჩიანება ("სოლინაჟი") იწვევს მათიგების უწყინეცხაყონის ძლიერ მატებას, ქლოიდების, სულფატების და ნახეიუმის, მანგნუმის, კალციუმის ბიკაბონატების ქეიქოვანი ფენის ნახეიუმნას; ეს ნიადგები მდიდახიხი თაბამიხით, ხოლო გამომშხად მდგომარეობაში მევიივი და ყოცყოვანი.

მახილიანობის ზომად, განსაყუთხებით ნიადგამყოცნობასა და სოფლის მეუენობაში, ალებულია წყლით გაყუებული ნიადგების სინჯების ედექეიოციეუი გამყახიმა (EC_e) S cm^{-1} . EC_e -სა და ოსმოსეუი ჰოტენციალის შიხის ახსებობს წხეივი დამოყიებულება ($1 \text{ ს cm}^{-1} = -0,036 \text{ MPa}$), ხოლო მახილების შემცველობა ნიადგამი განსნაზღვიება ნომოგრაფის შემვეობით (მახილების წონითი ჰიოცენეციეი შემც-



ნახ. 6.71 ნიადგის გაყუებული ექსეიკეივი კავშირი მახილის შემცველობას, წყლის ფახეობით შემცველობასა და ედექეიოგამყახიებობას (EC_e) შიხის (Marschner, 1986)

ველობა წიადგის ხსნაში: ნახ. 6.71). ნომოგრაფიდან კახგად ჩანს აგებული მა-
 ხილებით დაკვირვების მომაცტა წიადგში წყლის შემყველობის კლებასთან ერთად.
 მახილებისადმი მგძმობიახე მყენაჩეები განიცდიან 4 mS სმ⁻¹ სიღივის დატვიჩ-
 თვას, ხოლო მოხწყვის შემდეგ EEC_e ახ აღემატება 2 mS სმ⁻¹. ზღვის წყლის
 ელექტროლიტუი გამტაჩობა აღწევს 44 mS სმ⁻¹ [57].

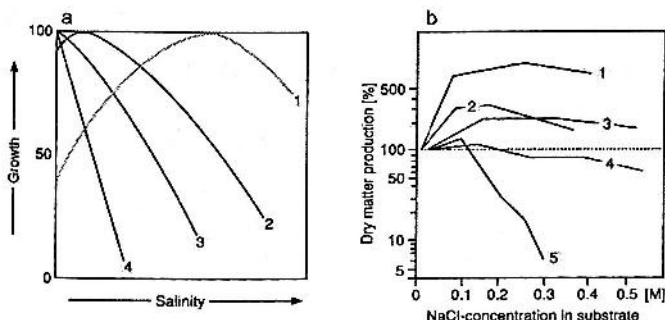
6.2.5.2. მახილებიის მალაიი ჟონანესტაქსიიბის ბავერეა მენეჩიზეა

მახილებიის მალაიი შემყველობა მყენაჩეს ტვიითავს წყლის ოსმოსუი ბმისა
 და ოონების სპეციფიუი მოქმეების მეშვეობით. მახილიან ხსნაჩებში წყალი
 ოსმოსუად ძლიად აჩის ბმელი და ოონბიის ყონცენტრაციის მატებასთან ერთად
 იგი სელ უფრო ნავებად ხელმისაწვდომია მყენაჩისავის (იხ. ნახ. 6.71). ჰი-
 ცოპლანზამში Na⁺ და Cl⁻ სიჭაჩებ იწვევს ოონბიის წონასწორობის შექმნას (K⁺
 და Ca²⁺, Na⁺-ის საპიიისპიიოდ) და ეწიბებზე, მემბიანებზე ოონბიისთვის სპე-
 ციფიუი გავლენას. ეს გავლენა გამოიხატება: ეწეგიის დაბად გამოსავადში ფო-
 ცოფოსფოილიჩების და სუნთქვის ჭაჭებბიის ფოსფოილიჩების ჰიციესში; აზო-
 ტის ასიმილიაციის დაჩვევასა და ცილის მეტაბოლიზმის აჩანომალიუი გზებბიის
 ნაჩმოქმნაში (პოლიამინების და დიამინების - პეტიესციონის და ეადევიჩონის და-
 ხმვება) [65].

ოსმოსუი და ოონბიისთვის სპეციფიუი გავლენა, მათი სიჭაჩბის შემთ-
 ხვევამი, იწვევს ფენქციუი დაჩვევებს და დაზიანებებს. ბავების დატეცვის, ქო-
 ხოპლანტებში ელექტრონბიის ტრანსპორტსა და მეოიედ ჰიციესებზე მახილებიის
 სპეციფიუი გავლენის მეშვეობით ხდება ფოცოსინოთუის შეზღუდვა, სუნთქვის
 ჰიციესის იწენსივობამ (განსაყუთებით ფესებში) მახილებიის გავლენის გამომ
 შეიძლება მოიმაყოს ან იყლოს; ხოლოყ ჩანს, გლიკოლიზისა და ტიკაჩობნაყელი
 მეავების ციკლის ეწიბები მახილებიისადმი უფრო მგძმობიახე აჩიან, ვიღე ნი-
 თიუებათა ცვლის ატეჩინაყელი გზები. NNaCl მალაიი შემყველობის პიიბებში
 საყვები ოონბიის (განსაყუთებით NO₃⁻, K⁺ და Ca²⁺) შეთვისება კლებლობს.

ზეიის ჰიციესები მახილებიის გავლენისადმი იმდენად მგძმობიახეა, ხომ
 ზეიის სიჭაჩე და ბიომასის ჰიდექია შეიძლება გამოვიყენოთ ხოლოყ მახი-
 ლბიის სეჩენის განსაზღვიის საიდეო მაჩვენებელი. ობიგაყიი ჰილოფიები
 (ეჰილოფიები, მაგ., *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda*, *Halochemin*), ხომელიყ დაყავ-
 მიიბელი აჩიან მდამე ადგილსამყდებთან, მახილებიის შეთვისების დაბალი იწ-
 ტენსივობის გამომ ნიიბაყად იზეებიან (ნახ. 6.72), მხოლოდ მახილებით ძლი-
 იი დატვირთვის შემთხვევამი თავს იჩენს ზეიის ჰიციესის შენელება და სეჩე-
 სის პიივიელი ნიიბები (ანყოიანის ნაჩმოქმნა, ქოხოფიის დაშლა). ფაყარტაყიი
 ჰილოფიები (მაგ., მისავი *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Glaux maritima*,
Plantago maritima, *Aster tripolium*) თავს კახგად გიძმობენ წიადგში მახილებიის
 დაბალი ყონცენტრაციის პიიბებში, ხოლო მათი მომაცტბისას სწიადე ითი-
 გენებიან. ასეპობს აგებული მახილებიისადმი იწენფიენსელი მყენაჩეები, ხომ-
 ბილიყ იზეებთან ძიითადე ემახილო წიადგზე, ოლოდ შეიძლიათ მახილებიის
 დაბალი ყონცენტრაციების აყანა (მაგ., *Festuca rubra*-ს, *Agrostis stolonifera*-ს,
Phragmites communis-ის ეყოკიები, *Puccinellia*-ს და *Lotus*-ის სახეობები,
Artiplex hastata, ელსუიელი მყენაჩეებიდან - მაგ., *Vigna unguiculata* და შაქის
 ჭაჩბი). ეს მყენაჩეები და აგებული აჩაპლოფიები (ჰილოფიები) მახილებიის
 შეთვისებისას განიცდიან ზეიის ჰიციესის საგძმობ შეზღუდვებს.

მახილიან ჰიბიტატებში გავყელებიისათვის ჰილოფიების აღმოყენბის სეჩაყე-



ნახ. 6.72a,b გამლამების გავლენა ზედაზე. a სუბსტრატში NaCl-ის კონცენტრაციის გაზრდაზე მცენარეების: 1 უკლოფიტი; 2 ფარეკალიტი ჰალოფიტი; 3 გამლამებისადმი მცირე ტოლერანტი ანაკლოფიტი; 4 ჰალოფიტი. b სხვადასხვა ჰალოფიტების მიერ მიზალი მასის პიკეტაჟის NaCl-ის კონცენტრაციასთან კავშირი: 1 *Salicornia europaea*; 2 *Aster tripolium*; 3 *Suaeda maritima*; 4 *Spartina foliosa*; 5 *Puccinella peisonis* (Baumeister & Schmidt, cit. Albert (1982) მიხედვით). მონაცემები სხვა ჰალოფიტების შესახებ იხ. Rozema & Van Diggelen (1991)

გის და აღმონაცენის მახილებისადმი მდგახდობას გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს. ჰალოფიტების აღმონაცენი და ახალგაზრდა მცენარეები მახილებისადმი უფრო მტკიცდობიანია, ვიდრე მოხდელი ინდივიდები. განსაკუთრებით დიდ სამომავლოდ განიცდიან ახალგაზრდა მცენარეები: ნიადაგის ზედა ფენებში, რომლებშიც განლაგებულია მათი ფესვები, მახილების კონცენტრაცია, ჰორმონული ნების, ყვავაზე მალაღობა. აღმონაცენმა საუკეთესოდ მიმდინარეობს უმარტივო გახიზმობა. მხოლოდ მახილებისადმი მდგახდი ზოგიერთი მცენარე, ჰორმონულიცა მაგ., *Tamarix*, *Suaeda depressa*, *Halocneum strobilaceum*, *Salsola baryosma*, ახიზმობს 30-40 მს.სმ⁻¹ მახილიანობის პირობებში აღმონაცენს (იაც შეესაბამება დახილვებით 1-2 MPa osmosur potenciales), ხოლო აღმონაცენის ზღვარი ძირითადად ძვეს 15-20 მს. სმ⁻¹ (დახილვებით 0,5-0,7 MPa) და უფრო ნაკლებ ფაჩილებში [202].

მახილებით უქსტემაღელი დატვირთვა ინვეს ზედი ზედა ფრმონის განვითარებას და ფესვების ზედი შეზღუდვას. ყლოჩები გვიან იძლებიან და მათი ჩომება მცირეა, ფოთლები ჰაჩაჩა, ხშირია ფესვების, ფოთლების, ლეჩოს ნეჯის ნეჯიზობი. ფოთლები ყვითლებიან და ქნებიან ზედი ჯიღვ ვეგეტაციის პეჩომლის განმავლობაში და ბოლოს ხეზიან მცენარის მინისზედა ნაჩილების მთელი უბნები. სიზიხის პიოცესი ჩქარება, ცეკოინინის კონცენტრაცია ჯრებულობს და მატულობს აბსციზინის მეჯებისა და ეთილენის კონცენტრაციები.

6.2.5.3. ბაქიჩენა მლაჟ ნიადაგის პირობებში

გამლამებულ ჰაბიტატებში გავსელებულ მცენარეებს მახილებისადმი თუნდაც მცირე შეგების გაჩეჟ გადჩენა ახ შეუძლიათ. მახილებისადმი იუნისტენელო-

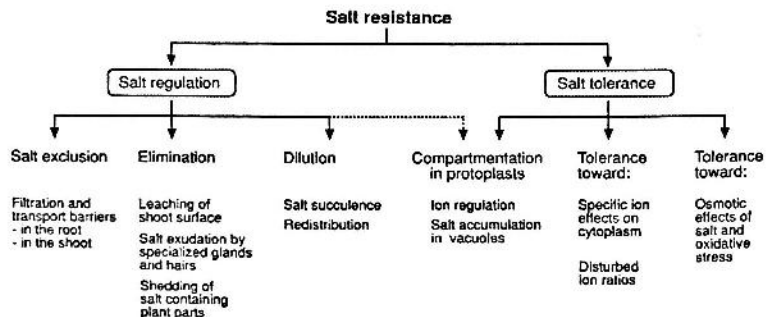
ბა ახის მცენარის უნაჩი ჰიოტოპლაზმში მახილების შემცველობის ხეგლიების შემცველობით თავიდან აიცილოს მათი მაღალი უმცენარეულობის უახლოვითი გავრცელება ან აიგანოს მახილების მსმსხუი თუ მომნამველი გავრცელება (ნახ. 6.73).

მახილების შემცველობის ხეგლიება

მცენარეებს გააჩნიათ მახილების შემცველობის ხეგლიების მრავალი საშუალება:

მახილების უნაჩიება. მანგისის ზოგიერთი ბუნჯი ფესვებში ცხანსპოტის ბაჩიების შემქნის შემცველობით ძლიერი ამცოხებენ მახილების უმცენარეულობას ცენცხალეი ცილინცხი და გამცახი სისტემის სხვა ნაწილებში. *Mimosaceae*-ის ნაჩ-მომადგენელ *Prosopis farcta*-ში ადგილი აქვს ფოთლებში მახილების ცხანსპოტის საგდნობ შემცოხებას. მახილების ნონები (განსაჯუთხებით Na^+) შიოთვისებთან, მაცხამ ამის შემდეგ ხდება მათი აჯუაება ფესვებში და ლეიხობში. მახილების ცხანსპოტის შემცხება დამახასიათებელია აჯუთვე სხვადასხვა კრესტეილი მცენარისათვის. ჰალოფიტეი მცენარეები განსაჯუთხებით უფუჯუხად აჯუებენ ნონებს ფესვებში, ლეიხობის აპოჯალი ნაწილებში, ფოთლებსა და ყვავილების ყუნწებში, ხის გამოც მუიისტემა, მოზახილი ფოთლები და მოქმინფებელი ნაყოფები ნაჯებად აჩან მახილებით დატვიხოული.

მახილების მოცილება. მცენარეები მახილებისგან თავისუფლებიან ხეჯეციის, აჩოლელი ქოჩ-შუთანის გამომყოფის და მცენარის ნაწილების ჩამოცვენის (სადაც თავდაპოხვლად მახილების ძლიერი დაჯოვებას აქვს ადგილი) შემცველობით. მახილების მახიუი გამომყოფა მიმდინაჩობს სპეციალეი უიჯვებობთა და ბუნესებობთ (ნახ. 6.74). ეს უიჯვები აქოუხად გამომყოფენ მახილებს, ხაც ხელს უნყობს ფოთლებში მახილების უმცენარეულობის შემჩუნებას გაჩჯველ ფაჩვებში. ასოთ უიჯვები აქოთ მანგისის სხვადასხვა მცენარეს (მაგ. *Avicennia*), *Tamarix*-ის სახეობებს, *Glaux maritima*, *Plumbaginaceae*-ს ზოგიერთ სახეობას, ჰალოფიტეი მახილეოვნებს (*Spartina*, *Distichlis*) და სხვ. მშაღ ხეიონებში გაჩყრებელი *Arteplex*-ის ზოგიერთ სახეობის და *Halimione*-ს გამომყოფი ბუნესები ელი ხალოფობობთ აჯოვებენ ქოჩილებს, შემდეგ ილუპობან; სანაცვლოდ გამოიხებება ახალი ბუნესები. მახილებისგან განთავისუფლება შიოძლება აჯუთვე



ნახ. 6.73 დამარების სეიუსისადმი ჰალოფიტების მეჯაგობის უმომუნეები (Steiner, 1934; Waisel, 1972; Kreeb, 1974b; Flowers et al., 1977)

ასაკოვანი ფოთლების ჩამოყვანის შემდეგობით, ხის შედგენილ მცენარეულ ფენიდან იცილებს ქაბი მახილების საკმაოდ მნიშვნელოვან ნაწილს. ამავე გზის სხვა ანაგზისებ, შეთვისების დიდი უნახის მქონე ფოთლების გაფუჩქვანა. ასეთი ქვევა დამახასიათებელია ჰალიფიტული მცენარეებისთვის, როგორცაა *Plantago maritima*, *TRiglochin maritimum* და *Aster tripolium*.

მახილებით გამონვული სუკულენტურობა

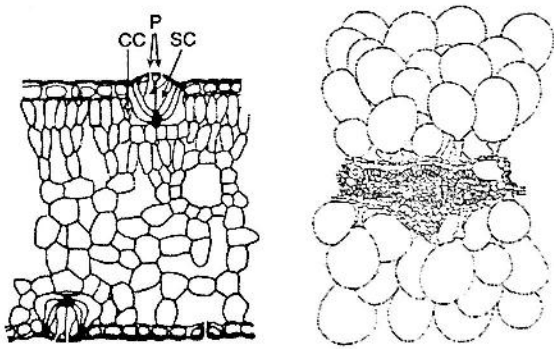
მახილების მოქმედების ხასისხი ჰიპოტონიკურად გამოიყვება ახა მათ აბსოლუტური ხაოდელობაზე, ახამედ კონცენტრაციაზე. თუ უჯრედის მოცულობა მახილების ხაოდელობასთან ერთად მატულობს (ნახ. 6.75) მათი კონცენტრაცია საკმაოდ დიდი ხნის განმავლობაში სტაბილურია. მახილებით გამონვული სუკულენტურობა დამოკიდებულია ქლორის ნორმაზე. იგი დამახასიათებელია ჰალიფიტებისათვის, კერძოდ მდამე ადგილსამყოფელებში გავრცელებული მცენარეებისათვის (*Salicornia* და *Chenopodiaceae*-ის ოჯახის ნახიმადგენები, ზღვის სანაპიროების მცენარეობა, მანგლუარი - *Laguncularia*) და ახეთვე მშხალი ხეგრონების ქსიმოლოგიებისათვის, ხომელთა ეს ნიშანთვისება ამავე გზის ასახავს გვალვისადმი შეგებული სუკულენტების თავისებულებას.

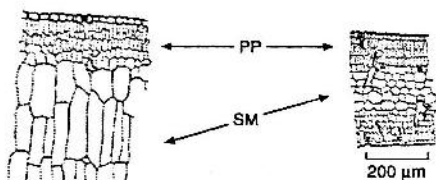
მახილების ტრანსპორტი. Na^+ და Cl^- გადაადგილება ფლოემში ძლიერად ადვილია. ამიტომ მახილების მალედი კონცენტრაციების თავიდან აცილება, განსაკუთრებით ძლიერი ტრანსპორტის მქონე ფოთლებში, შესაძლებელია მთელი მცენარის სხეულში მათი გადანაწილების შემდეგობით.

მახილების დაგროვება და უჯრედშიხის სუკულენტურობა

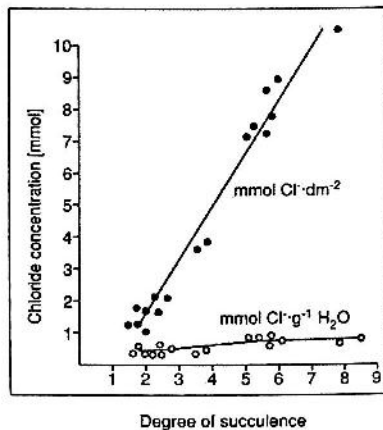
ჰალიფიტები წყლის ოსმოსური ბმას უჯრედის გახედი აკომპენსირებენ მახილების დაგროვებით უჯრედის წვეწმ. ზღვის წყალმცენარეები კუჩგოხის ინახუნებენ მახილების აქტიური დაგროვების შემდეგობით, ხის შედგენილ მათი მინაგანი ოსმოსური პოტენციალი (-2,6-დან -3 MPa-მდე) უფრო დაბალია, ვიდრე ოჯახის წყლის პოტენციალი (-2,5 MPa). მოქვეა-მოქვეის ზონის წყალმცენარეები, ხომლებშიც მახილების შემცველობა დღის განმავლობაში მუხეობს, კუჩგოხის ახეგლიხებენ მახილების სნხადვი გამოყოფის ან შეთვისების საშუალებით. მინახეთა

ნახ. 6.74 მახილების ჯიომონაცია და ბუნებრივი. მახილები სუხათი: მხავალუხიგონი მახილის კოხვების კომპლექსი *Limonium gmelinii*-ის ფოთლის უპიქიშისში. P ფოთლები; SC სუკულენტული უჯრედები; CC დაგროვებული უჯრედები (Ruhland, 1915). მახილები სუხათი: მახილების აკომპლექსი *Atriplex mollis*-ის ფოთლის ბუნებრივი (Berger-Landefeldt, 1959)



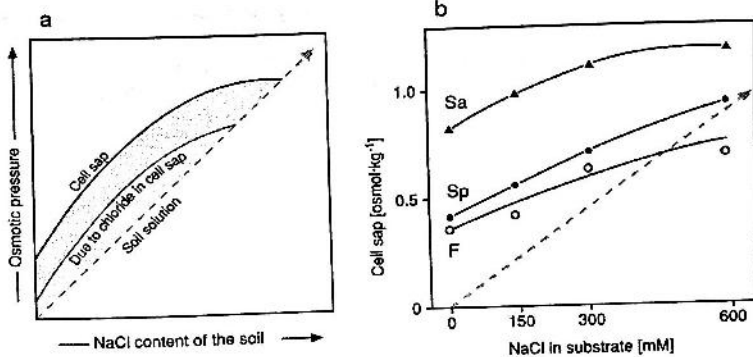


ნახ. 6.75 სუკულენტობის ხაზისხი და მახილების უმცურესაყი. *Sonneratia alba*-ს ახალ-გახედა (მახვენა სუხათი) და ხედასხილი (მახვენა სუხათი) ფოთლების ქლოვილის სუხუქუხა. PP მუხისუბიი ჰაიქუქიმა; SM სუკულენტუი მუხოფილი (Walter & Steiner, 1936). გუაფიუ: *Laguncularia racemosa*-ს ფოთოლში ქლოის უმცურესაყის დამოიფიქუქუბა ფოთლის ფაიხუქუ (*) და წყლის მუქუქულობაქუ (0) (Biebl & Kinzel, 1965)



მესახიჯუქუბის მახილანი წყლების ზონაში მოხაქე ყავისღეი და ნოთუქ წყალმუქ-ნაჩუქუბში გუამოიყოდა მახილმუქუქი უყოქიქუბი.

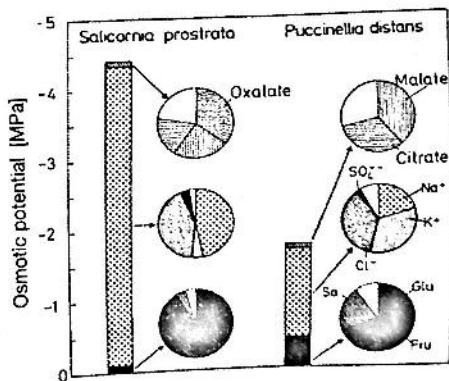
დამლაქუქუქი ნოდაგუქუზე მოხაქილი ხმეღოთის მუქენაჩუქუბი უქუქიღის წვეწმი მახილუბს აგოქუქუბენ მხოლოდ გაჩუქუქუქი საზოქუხამდე. ამის გუამ ნაქიმოქმენება წყლის ჰოქუქენცილის ვაქიდა ფუქუქუბში, ხაქ მათ საშუალუბას აქღევის მუქოთოსოს ნოდაგამი მსმოსუქად მმეღი წყალი (ნახ. 6.76). მახილუბის მსმოსუქი ჰოქუქენცილს უმაქუბა გახსნილი მოგანელი მუქავებისა და ნახმინწყადეღეუბის მსმოსუქი ძალა. ზოქოქიხოთი ჰალიფოქი, განსაკუთოქიბოთი მახილუქოქენეუბი, უქიქო ლაქიბოზა მახილუბოთ, ვოქიქი მოღებნანი მახილმუქუქი მუქენაჩუქუბი; ამ უქანასუქენეუბში ხსნადი ნახმინწყადეღეუბი (მაჩილუბის დაგოქუქუბასთან ქიხოდა) დოღ ხოღის თამამოქენე უქუქიღის წვეწმი მალადი მსმოსუქი წწევის მუქენაჩუქენეამი (ნახ. 6.77). იონების ხუქიმი (Na^+/K^+ და Cl^-/SO_4^{2-} იონების მუქეაქიქუბა უქუქიღის წვეწმი) მოქაქუბისთვის და სახეომებისთვის სუქეციფიქუქი ნიშანთოქოსუბაა. მუქავალი მოღებნანი მახილმუქუქი მუქენაჩუქი აგოქუქუბს უქიქო მუქ Na^+ , ვოქიქ K^+ , ქილუბნანი ჰალიფოქების მუქექუსობა ქი უქიქო მუქ (ან ქოლი ხამდენობოთი) K^+ , ვოქიქ Na^+ . ანოონის სახოთი ხეღეუბა მუქექუსად Cl^- დაგოქუქუბა, ასე მუქ, *Salicornia*-ს და *Suaeda*-ს სახეომებში, *Atriplex confertifolia*-ში, მუქავალი მახილუქოქენასა და დექქემში. უქექუსად სეღეაქს აგოქუქუბენ *Plumbaginaceae*, *Olantago maritima*,



ნახ. 6.76a,ბ ჰალოფიტების უჯრედის წვენში მსმოსუხი წვენის დამოკიდებულება მახილების კონცენტრაციაზე (Walter, 1960; Rozema et al., 1985)

Lepidium crassifolium, *Tamarix*-ის სახეობები და სხვა ოხლებნიანები. ესთი და იმავე გვარის სახეობებს შუიძლება ჰქონდეთ მახილების განსხვავებული დაგროვების უნაიხი: *Salsola kali* აგროვებს $K^+ > Na^+$ და $Cl^- > SO_4^{2-}$, *Salsola turemanica* - $Na^+ > K^+$ და $Cl^- > SO_4^{2-}$, ხოლო *Salsola regina* - $Na^+ > K^+$ და $SO_4^{2-} > Cl^-$.

უჯრედის წვენში მახილების დაგროვების ჰიოცესი საშიშიობას უქმნის ნივთიერებათა ცვლას; ჰალოფიტებში ენზიმების უმეტესობა იონების ტოქსიკური მოქმედებისადმი ახ აიხს უფრო ნაყლებად მტკიცობისაიყო, ვიყო ჰალოფიტებში (გამონაყილი: მეშხანებთან დაჯავშირებული ატფ-აზები). უჯრედის შიგნით შემოღწეული



ნახ. 6.77 *Salicornia prostrata*-ს (Na/Cl ჰალოფიტი) და *Puccinellia distans*-ის (K/Cl ბიკომპალოფიტი) ოსმოტების უჯრედის წვენის საეიოთი მსმოსუხი პოტენციალი (Albert & Popp, 1977; 1978)

მსხილების იონების ამოჩვენებით გადანაწილების შემდეგობით ჰიპოტონიზაციის შედეგად მსხილების დიდ კონცენტრაციებს განიცდიან. მსხილების უმეტესობა გროვდება ვაკუოლებში (შემცველობითი-შექანისში). ციკლოპროპან და განსაკუთრებით ქლოროპროპანები ამის გამო საგრძნობლად განიცვიფრება (ცხ. 6.8) და

ცხილი 6.8 მსხილის იონების განაწილება 340 მლც მ³ NaCl-ის შემცველ სუბსტრატზე მსახივ *Suaeda maritima*-ს ფოთლის სხვადასხვა კომპონენტში

უჯრის კომპონენტი	უჯრის მოცულობის პროცენტი (%)	იონის კონცენტრაცია მლც მ ³	Na ⁺	Cl ⁻
ციკლოპროპანი	11	116	60	
ქლოროპროპანები	1.4	104	98	
ვაკუოლი	81.6	494	352	
უჯრის კედელი	6	194	138	

უქარცოვან ნივთების სისტემაზე მოქმედ მსხილების სტრუქტურა იზიარება. მსხილების თავიდან მოცილება ხდება მემბრანების ატრანსპორტირებით. იონების ტრანსპორტირება და მათი გრადიენტი შენარჩუნდება საჭიროა ენერჯის დანახვები, ამიტომ ჰალოფიტები იმყოფებიან შედარებით სტრუქტურულ პრობლემებში, მათ უნდა ზღვის, განვითარებისა და კონკრეტული სტრუქტურის საჭირო ასინთეზების ნაწილი გამოყენება ამ პრობლემის გადასაჭრელად.

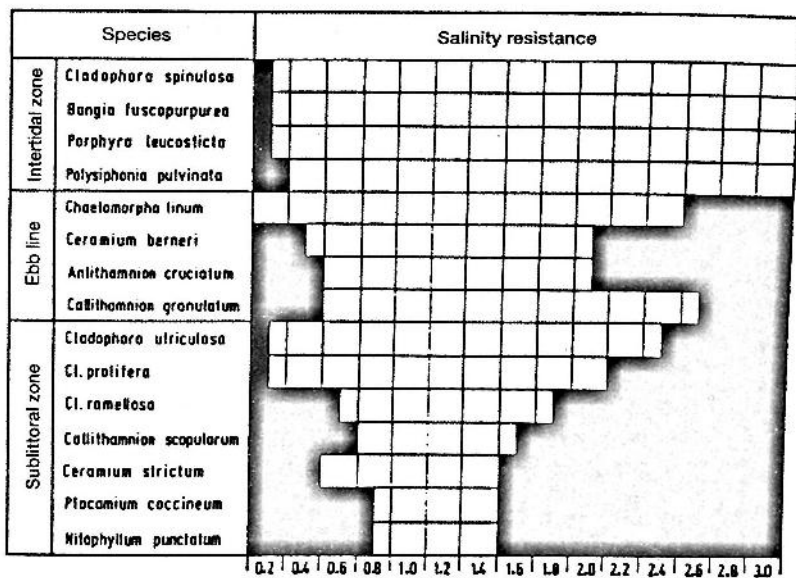
მსხილებისადმი ცოლქანაცობა

მსხილებისადმი ცოლქანაცობა ახის ხევისტეკელების ჰიპოტონიზაციის კომპონენტი, უჯრო კონცენტრაცია კი - მცენახის უნაჩი მსხილების სტრუქტურის პრობლემში, მუცად თუ ნაკლებად განვითარებულ (იონის მიხედვით თუ ხომელ სახეობასთან, ქლოროფილი თუ სასიცოცხლო ფუნქციონირება გვაქვს საქმე) მათი უახლოვნილი მსხილისა და ცოლქანაცობის გავრცელება.

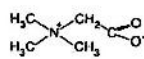
ახლებობს მსხილებისადმი უაღრესად ცოლქანაცობის მხარეებში. ფოტოსინთეზის მონაწილე *Dunaliella salina* ახლებობს მსხილის კონცენტრაციის სტრუქტურის პრობლემში, ჰალოფიტული ბაქტერია *Pseudomonas salinarum* და საფუძვლი *Debaryomyces hansenii* ენერჯის მიხედვით უნაჩი ინაჩუნებენ მამონაც კი, ხომელსავე NaCl-ის კონცენტრაცია აღწევს 20-24%. ზღვის წყარმცენახების მსხილებისადმი ცოლქანაცობა ზუსტად შეესაბამება მათ ადგილობრივ ფორმის მსხილისადმი ცოლქანაცობის ცვალებადობის ამპლიტუდას (ნახ. 6.78). ამავ ეფის, მიკრობიოლოგების ზონის უნივერსიტეტის და სტრუქტურული ზონის სტრუქტურული წყარმცენახებს შიხის შეინიშნება ამჟამად განსხვავება.

ჰალოფიტული ქიმიკოსანი მცენახები იზიარებენ 2-6% (და მეტი, იშვიათად, 20%-მდე) მსხილის კონცენტრაციის მქონე ნივთებში და შედეგად NaCl ისეთი ხარდენობით დაგროვება, ხომელიც შეესაბამება 10% სტრუქტურის. ჰალოფიტების უჯრები ილუვებიან უკვე 1% სტრუქტურის (171 მმოლი გ⁻¹), უჯრო ხევისტეკელი მუცანების უაღრესად ილუვებიან 200-300 მმოლ კონცენტრაციებს.

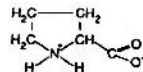
ჰიპოტონიზაციის სტრუქტურის (ცილები, ზომიერებისადმი) მსხილებისადმი ცოლქანაცობა უხეველიყოფილია სტრუქტურის ჰიპოტონიზაციის და ციკლოპროპანის მსხილისადმი უაღრესად უნივერსიტეტის შემდეგობით. მსხილებით დაგვირგვინების ეფის სტრუქტურის



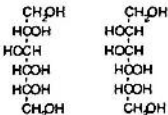
ნახ. 6.78 ხმელეთის წყალმცენახვების სენსიტიუზობა დაზღვევის სხვადასხვა ხარისხის მიხედვით. თითოეული სვეტი: ადაპტაცია; შავი სვეტი: დაღუპვა 24 სთ-ის შემდეგ. წყალმცენახვები, რომელთა ჰაბიტატები დაზღვევის დროს ფორმირებულია გამოიხატავენ, უკეთესად უძლებს ხომალტის ჰიპოტონიკურ, ასევე ჰიპერტონიკურ პირობებს, ვიდრე მოქცევა-მოქცევის ზონაში (ანუ უმსხვილესად ნოტიო პირობებში) მცხოვრები და სუბლიტიმალური წყალმცენახვები (Biebl, 1938)



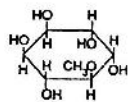
Quaternary ammonium compound
(Glycine betaine)



Aminoacid
(Proline)



Polyols
(Sorbitol) (Mannitol)



Cyclitols
(Pinitol)

ნახ. 6.79 პარაფორმული მსხვილესად აქტიური მხარეული სენსიტიუზობის მაგალითები (Popp & Albert, 1980; Aspinall & Paleg, 1981; Wyn Jones & Storey, 1981; Popp, 1984; Popp et al., 1984; Jeffrey, 1987)

სის ჰიკონების სინთუნი ხეგზა ხამდენიმე საათის განმავროზამი გუნების გაჩვეული უბნების აქვივაციით [36]; დადგენილია ამ ცილების და გვარვისა და სიყვის შოკის ეხის სინთუნიხუბელი ცილების მსგავსება, ხაც მითითებს ყოადპვიყინაზე. მეთავსებადი, ე.ი. ახაკოქსიყუხად მოქმედი სსნადი მხგანელი ნაჟითები (ნახ. 6.79) უხევენეყყოფენ ნონასნოხობას ციკოპლასმასა და უხვივის მოგანელებს მოხის. ვაჟილებში იონების აქვიჯი დაგოვების ხაჟზე ციკოპლასმის მიმახოტეობით ნაჟიოქმნება ძალიან ძლიერი გხადენეყები; სნოხე ამ გხადენეყების გასანეიყხადეზად სოხიყედება უხვივისსათვის უვნებელი, მსმოსუიი ძალის მქონე ყომპონენტების სინთუნი. მყენახეუბში ახასპვიცილიყუი სეჟსული ჟეჟისის (მაგ., მახილებში დაგვიოთვის, გვარვის და ყინვის ჰიხობებში) გამოვლინებად შეიძლება ჩაითვაროს ისეთი ნაჟითების სინთუნი, ხოგოიყვად ამონომავუბი (ჰილინი, აღანინი, გლეჟამინი, ასპახაგინი) და ამილები, ამიყის ნაჟითები (ბუტანიბი), სხვასხვა მჟიბი, ჰოლიოლები (მაგ., სოხიბიყი, მანიყი) და ცილიტები, ხომელთა თანაფიგობა და შემადგენლობა მყენახეთა ზოგოითი უგუთისსათვის ფიხად სპვიცილიყუიხა (მაგ., მანგეხებში განსაჟეთიხობით სინთუნიხეება მანიყი და ჰინიყი). გახდა ამისა, სსნადი ნახშირყარბადები და ამონომავუბი იყვენ ცილებსა და ბომბეზიხანებს იონების ჟახბი ყონეყეყაციების მავნე გავლენისგან.

6.2.5.4. ჰელოფობიი მყენახეუბის მახილებსადეი მბიძმობიიხობა

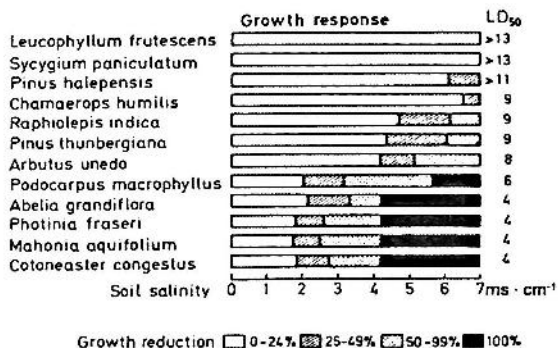
ახპალიცილიყი მყენახეუბი, ე.ი. ისეთები, ხომლებიყ ნოხიძლიე ჰიხობებში მღამე ჰაბიყეყებში აი იხილებიან, ყოველითვის აი აიხან მახილებსადეი მბიძმობიიხე. ზოვის სანაპიოხობთან ადგილი აქვს მყენახეულობის ზონალეხობას, სადაე გვხვდება მახილებსადეი განსხვავებელად მბიძმობიიხე სახეობები და აგოთვე ეჟოტიუბი (მაგ., *Plantago maritima*-ს და *Juncus bufonius*-ის ეჟოტიუბი) [105].

სოფლის მეჟინობის, მეზალეობისა და მეყვეეობისთვის, ჟელეჟილი მყენახეუბის მახილებსადეი ჟუნისეყენეყობას ეიდი მნიშენელობა აქვს ეოპოჟიებისა და, განსაჟეთიხობით, სუბეჟიოპოების დამრამებელი ნიადგების გამოყენების ჰიხობებში. ამ ჰიხობეის გადჟეჟამი ჩაიოელია სელიყეი, გენიიი ინეიონეიხა და სხვა მეყნიეიხებები. გახემოს დაცივის ასპექტით, ეიდი მნიშენელობა უნიჟება გუნებზე აგოთვე მოყილი მახილებსადეი (NaCl, MgCl₂, CaCl₂) მდგად მყენახეუბს. საჟეები და სასილსე მყენახეუბის მახილებსადეი ჟუნისეყენეყობის მარენებლები მოყენეიხა ნახ. 6.80. იყხ. 6.9 მოყენილია გუნების ჰიხე დასაგავზე გამოყენებელი სეებისა და ბეჟების მახილებსადეი მდგადობის ჰეჟეჟეიბი. მახილებსადეი მდგადი მყენახეუბი, მბიძმობიიხეუბისგან განსხვავებით, გამოსავარს ჰოელიბენ ახა მახეყ უჟელოდ მახილების ჟახბი ყონეყეყაციებისგან დაციამი, ახამეე ზეიისა და განეითაჟიების ჰიყესეების უჟეო შეეზლედავზე ნახ-მახოვამი.

გუნების ჰიხას მოხახეი მყენახეუბის ჟე-ჟიცილიწიხება (გამოყოსებება) იონს გამო, ხომ ისინი ყოველი ზამთარის ჰიიოელიად იყვიოთიხან მახილების განბენევის შეეგად, საჟემამე ძენილა. ნადეეებით მდგადი ჟეიბიბიყეი ყი მახილები ახასაჟეჟიისად იოეყებიან ნიადგოდან ნეიბის მიჟი. მახილები აღენევის ეოჟობში, ელიყებში, ფოთლებში და ინეევის მესამინეე დაზონებებს, იგი, გახდა ამისა, ასუსებებს ზამთიის გამონეოთობის ჰიყესს. ამ მოეუნასთან ბიძილა შეიძლება მახილების უჟეო ხეიონადეიხად განბენევის და დამენახი მახილანი ნეიისგან

Salt tolerance	Poor	Moderate	Good
Fodder plants		Clover	Alfalfa Cynodon dactylon Festuca Distichlis stricta
Field crops		Sun-flower Oats Maize	Rye Wheat Millet Ground nuts Barley Sesame Cotton Sugar beet Soybean
Vegetables	Radish Broadbean Celeriac French bean	Potato Carrot Onion Cucumber	Tomato sweet potato Cabbage Asparagus Spinach Beet Broccoli
Fruit	Apple Cherry Peach Apricot Citrus	Grape	Fig Pomegranate Olive Date palm

Salt content of soil: 0.2, 0.35, 0.65 % DW
 Electrical conductivity of the saturation extract: 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 mS·cm⁻¹



ნახ. 6.80 სხვადასხვა ეკონომიკური მცენარეების ხიზსტენელობა დამლაშებისადმი. ზედა ნახაზი: აგროკულტურები, ბაღის ხეხეხეები, ბაღური ხეხეხეები (Kreeb, 1965; Cox & Atkins, 1979); ქვედა ნახაზი: ეკონომიკური მცენარეები და ხე მცენარეები (Francois & Clark, 1978). დანმარჯობის ახიჯეკეხაში გამოყენებადი მცენარეების მონაცემები იხ. Barrick (1978)

მცენარეების შესაძლებლად სხეულმდილი უჩინარების მეშვეობით. ნიადაგის და-
 ფაჩვამ კოხტის ჰიგოსიკოპული ფენით შეიძლება შეამცოხოს მახილების დაგმოვე-
 ბა ნიადაგში. ეს ფენა და აგოთვე ქვეფენილი ზამთის დასახიელს უნდა მოიკლ-
 დეს ნიადაგს, ხოლო კომპოსიტიების ჩაყახება ახ შეიძლება. დაზიანებული ხე
 მცენარეების დასვენება შესაძლებელია მხოლოდ მახილებით საშუალოდ დაკვირთულ
 ჰაბიტატებში მას შემდეგ, იაქ ნიადაგი წლების მანძილზე დამუშავდება იონების
 მიმომცვლელების ხსნაით (იომელიც შეიყავს K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , NO_3^- და SO_4^{2-}).

ცხელი 6.10 ატმოსფეროში ქიმიური კომპონენტების ტიპური კონცენტრაციები და ახსნადობის ვალები (Freedman, 1989; Lahmann, 1990; Legge & Krupa, 1990; Kuttler, 1991)

ქიმიური კომპონენტი	ტიპური კონცენტრაცია (ppm)		ატმოსფეროში ახსნადობის საშუალო ხანგრძლივობა
	სუფთა ჰაერში	დაბინძურებულ ჰაერში	
CO ₂	340	400	2 - 6 წელი
CO	0.1	40 - 70	2 - 6 თვე
SO ₂	0.0002	0.2	1 - 10 დღე
H ₂ S	0.0002		0.5 - 2 დღე
NH ₃	0.01	0.1	2 - 14 დღე
N ₂ O	0.25		4 - 10 წელი
NO	< 0.002	1 - 2	3 - 6 დღე
NO ₂	< 0.004	0.2	5 - 10 დღე
O ₃	0.02	0.5	დღეები - თვეები
CH ₄	1 - 1.7	3	4 - 10 წელი
სხვა პოტენციური ნივთიერებები	< 0.02	0.3	~ 2 დღე

ბული (ცხ. 6.10). უამრავი ნაოჩგავი ფიტოტოქსიკური ნაერთი გამოყოფა ჰაერში, წყალსა და ნიადაგში ინდუსტრიის, კიანსპოხის მოძიადობის, ქიმიური ნივთიერებების შეტანის და განსაკუთრებით, ნიაღვრული საწვავის გამოყენების შედეგად. ყველაფერი ამას ემატება ბიოციდების და სასუქების ახალი ნადავლი გამოყოფა, აზოტის ჭაბიბი ხაოტეონის შეტანა ნიადაგსა და წყლებში, NH₃-სა და მეთანის გამოყოფა ჰაერში ცხოველების მასობრივი მოშენების შედეგად. ინტენსიური საკიანსპოხი მოძიადობა, ინდუსტრიული ავარიები და ხელოვნური გამოწვეული ნაწიბები, ობები - ყველაფერი ეს ინვეს გახეობს დატვირთვას ეკოსისტემების, კონტინენტებისა და გლობალური მასშტაბებით.

მოქმედება ცაღაული კონცენტრაციებელი მომზადლავი ნაერთებისა, ხომლებიც ინვევენ მცენაეული საფაის დაზიანებას, ძიხთადად, სიხეყში შეზღუდვას: SO₂ და ჰალოგენიდები გამოყოფა საწვავი მოწყობილობების, შეტაღეღეღი და ექიამიერი ინდუსტრიის სანაქიომებთან; მძიმე შეტაღები და შეტაღიღები გიოვეება გამმმენდ მოწყობილობებთან, სანაგვეებთან, უეაღისი მადნეულის ნაყაიებთან; განბნეული მახილები, გამონადობელი გაზები და ჰიბიცილები გიოვეება გზების ჰიხებთან; მომზადლავი ქიმიკატები თავს იყიან წყლებში, მინაიხებში, ტებესა და ზღვებში.

ყველაზე სიხად ადგილი აქვს მხავალი მავნე ნაერთის კომბინიხებელ მოქმედებას; ასე მაგ., ეითად მოქმედებენ ფიტოქიმიური ოქსიდანტების კომპლექსი და SO₂. გაზისებრი მავნე ნაერთების მოქმედება ახ აიის შემოდაიღელი მახეკ ატმოსფეროში, ხოლო სითისი სახით ახსებული ნაერთებისა - ჰიგოსფეროში; ამის მაგალითიან ნიადაგისა და წყლების შეავებით დატვირთვა, ხაც გამოწვეულია შეავების დეკონსიოთი და მძიმე შეტაღებისა და სასუქი მახილების გადასვლით ნიადაგიდან წყლებში. ცაღაული მავნე ნაერთის მოქმედების ინტენსიური კვლევა-ძიების ჩატაიების შემდეგ, შეცნოიების ყუადღების ცენტიში იჩება მავნე ნაერთების ეითი-ეითმოქმედება და გახეობს სხვადასხვა სეფიოს ეითიეიოგავლენა.

მავნე ნაერთების ახსნადობას გახვეულ ადგილას და გახვეულ ელში ეწოდება იმისა, ხოლო მავნე ნაერთების გამოყოფას - ემისია. მავნე ნაერთების კონცენტრაციას ეწოდება იმისიების კონცენტრაცია, იგი გამოიხატება მოცულობითი წილის (გახსნის თანაფიხობა - ppm = 1:106 ან ppb = 1:109) ან მოცულობის

ცხელი 6.11 20°C-ზე ატმოსფეროს გაზებისთვის გადაყვანილი ერთეულები მოცემულია (1 ppb = 1: 109) და ტაუიშეხელ (μ გი მ⁻³) კონცენტრაციების შიხის (Lendzian & Unsworth, 1983; DaBler, 1991)

გაზის ფორმულა	გადაყვანა ppb-დან μ გი მ ⁻³ -ში: ppb გამრავლებს:	გადაყვანა μ გი მ ⁻³ -დან ppb-ში: μ გი მ ⁻³ გამრავლებს:
SO ₂	2.67	0.38
H ₂ S	1.42	0.70
NH ₃	0.71	0.42
NO	1.25	0.80
NO ₂	1.91	0.52
O ₃	2.00	0.50
CH ₂ COO-O-NO ₂	4.37	0.23
C ₂ H ₄	1.16	0.86
HF	0.83	1.20
HCl	1.51	0.66

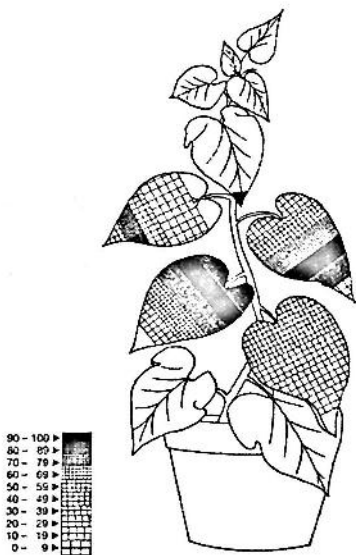
ერთეულში ახსებული ხაზგეგმობის (მგ მ⁻³) სახით. თუ გვიანტეხებს ამ ნივთიერებების გამოყვევა ბიოქიმიური თუ ფიტოტოქსიკური ასპექტში, მათი კონცენტრაცია უნდა გამოიხატოს მრავალჯერ ფორმულაში, ხადგან ქიმიური ნაერთები უჭედში მოქმედებენ მოლეკულებისა და იონების სახით. ცხ. 6. 11 მოცემულია უმნიშვნელოვანესი მავნე ნაერთების გადათვისის ფაქტორები. ჰაერის დამაბინძურებელი ნაერთის ის საშიხონტაციო ხაზგეგმობა, ხომელიც იწვევს დაზიანებას, დგინდება სახითაშოხისო მხგანინაყებინსა (WHO - უანმითელობის მსოფელიო მგანინაყია: IUFRO - ტყის ყვევის მხგანინაყებინს სახითაშოხისო ყავშიიი) და ქალქის დგოლობინი მთავიხობის მიუ. ოფიყალყად დადგენილი ზღვიური კონცენტრაციები იძლევიან მხლოდ ზოგად ნაშიოდგენას, ხადგან მყენაყითა სხვადასხვა სახეობა და უში გამოიჩნევა განსხვაებული მგინდობინაშიბით. იმისის მაქსიმალეი კონცენტრაციის სახით გველინება მოყლევადინი კონცენტრაციული ჰიყები (IMKk 30 ნუთამდე ჰიყით) და უჭიო ხანგეგმინი მოქმედება (IMKD 24 სადათხე ხანგეგმინი; ცხ. 6. 12). ამასთან დაყავშიყებით უნდა გავითვალისწინოთ, ხომ მავნე ნაერთების ძლიერი იმისიყები მყენაყებში იწვევენ სხნაყ და მძიმე დაზიანებებს, ხოლო ხანგეგმინყად, მაგამ დაბად კონცენტრაციებში მოქმედი ნაერთები - ქიმიყე დაილყეებს.

ცხელი 6.12 სხვადასხვა გაზის მაქსიმალეი კონცენტრაციები (μ გი მ⁻³) (Jager et al., 1989)

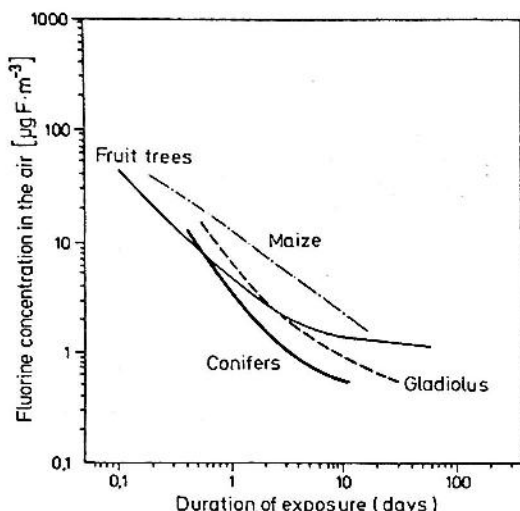
გაზი	ჰიყიი კონცენტრაციყა საშალო მარყენებლები (30-60 ნოისთ)	საშალო მარყენებელი გაზის ჰეიმანეყელი გამოყოფინსა	
		1 დღისთვის (8 - 24	სავეყეყაციო ჰიყიოფინთვის ან 1 წლისთვის
HF ₃	3	1 - 2	0.2 - 0.4
SO ₂	400	70 - 100	20 - 80
NO ₂	200 - 6000	70 - 100	30 - 60
O ₃	300 - 500	80 - 300	50 - 60
NH ₃	10000	600	

6.3.2. მომნადიანი ნაჩითების ზემოქმედება მსენახზე

სასიცოცხლო ფუნქციების დახლევის სახისი და შესამჩნევ დაზიანებათა წახმომობა დამოკიდებულია ბუჩის სხვადასხვა პირობაზე, განსაკუთრებით: მცენახის სახეობაზე, ზედიხის ფორმაზე, ასაკზე, აქტივობის ფაზასა და უანმითვლობაზე (ნახ. 6. 81); უცმადუხი და უდაფუხი პირობებსა და მავნე ნაჩითის უცმითზე, უცმცენახუციაზე, მოქმედების დროსა და ხანუხდრობაზე. ზოგუხით შუბთხეუამი დაზიანების სახისი შუესაბამება მავნე ნაჩითის იმისიის უცმცენახუცია და მოქმედების ხანუხდრობას (ნახ. 6.82). ასეთ წიფორდ დამოკიდებულებას ადგორი აქვს მხოლოდ გაუხეუედ ფაუხლებში. უხითს მხიი, ეს ფაუხლები ქუუდან შუმოსახლეუილთა უცმცენახუციაის იმ ზლეუილთა დამოკიდებით, დროის დროსაუ მავნე ნაჩითის ხანუხდროვი მოქმედებუც უი ახ იწუეს მცენახის დაზიანებას, ხოლო, შუოუი მხიი, გაუხეუელი მუქსიმადუი უცმცენახუციაით, დროის დროს მომადებუც უი იწუეს ახუპიოპიუილად დროი დახლეუებს. დიდი მნიშუნელობა ადუთუც აქვს მავნე ნაჩითების უუელაზე დროი მოქმედების დროს: უცმცენახუციაის პიუები შუადლეზე, დროსაუ ბაგეები გახსნილია მუქსიმადუიად, უუიო საშიშია, უიდი ლამით. ამასთან უხთად ლამის საათებში მცენახუ იწუენებს, დადან ლამის პირობებში იგი ნაულებად ახის უქსონიუებელი დამაზიანებელი მოქმედებისადმი (მაგ., ფოტოოქსიდუცია).



ნახ. 6.81 ფოტოქიმიუი გამონადბოქვის ზემოქმედებისადან წახმომნილი დაზიანებების (დაზიანების % ფოთლის მთელი ზედაპირდან) განაწილება თამბაქოს სხვადასხვა ასაკისა და განვიითახების ფაზაში მყოფ ფოთლებზე (Glaser et al., ციკ. Guderian et al. (1985) მიხედვით). მონაცემები ფოთლის ფუნქციონადუი დახლეუვათა შესახებ იხ. Omasa et al. (1987)



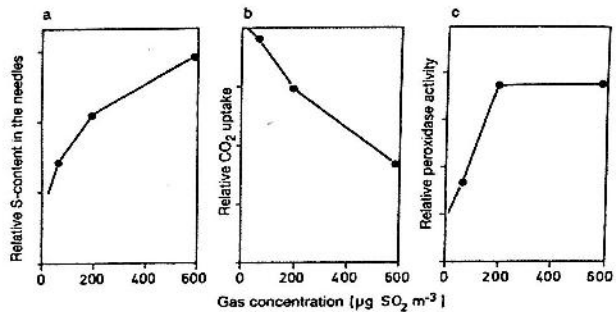
ნახ. 6.82 ფლორის შემცველი მომზადებული გაზების ზემოქმედებით გამოწვეული ცხოვეთით და ქიმიური დაზიანებები სხვადასხვა მცენარეში (McCune, ციტ. Keller (1975) მიხედვით). ოზონის დონის უფრო მაღალი მასწავლებელი კლასიფიკაციის და ხე მცენარეთათვის იხ. Reich (1987), ხოლო მთაყის ზეგავლენა ვიხევის ფიზიოლოგიის ჰიოციენტზე იხ. Van Hove et al. (1989)

6.3.2.1. ჰაერში ახსნადი მავნე ნაერთები

ჰაერის მავნე ნაერთებს შორის მცენარეებისათვის განსაკუთრებით საშიშაა გოგირდის ოქსიდები, აზოტის ოქსიდები, ოზონი, პერიოქსიპროპილინიტილი (PAN) და ჰალოგენწყობილები. მცენარეზე ატომსფეროდან იღვება ატომური ამიაკი, ნახშირწყობილები, ცხოველების ანთროქსინები, ქვახელი და მავნე.

დაზიანების სუბსტრატის იმისთვის შემთხვევაში მთავარ ფაქტორს და ახსნადი ნაერთები. ერთი და იგივე მავნე ნაერთი სხვადასხვა მცენარეში იწვევს განსხვავებულ დაზიანებებს, ხოლო მეორე მხრივ, ერთი და იგივე სიმპტომი შეიძლება გამოწვეული იყოს სხვადასხვა ნაერთის მიერ. დაზიანების ტიპი და ხარისხი მოდიფიცირდება სხვადასხვა გახეობა და სტრუქტურული ფაქტორების ერთობლივი მოქმედების შედეგად, რაც ადრეიერებს დიფიკულტ მავნე ნაერთის გავლენას. ასე მაგ., იმისთვის დატვირთული მცენარეები სიმძაღისა და ყინვის პერიოდში ზიანდება უფრო ძლიერად, ვიდრე ჯანმრთელი ინდივიდები.

ახსნადი დაზიანების დაწყების ადრეული დიაგნოსტიკის შემდეგი ნიშნები: მავნე ნაერთების დაგროვება მცენარეში (ნახ. 6.83); ბუდეები უნაჩის შემცობა ქსოვილებში; მფავების მოქმედებით გამოწვეული უპროტეინული ფენის დაზიანება ნიშნების ზედაპირზე; გახვეული ენთომების დაბალი ან მალე აქტივობა (ცხი. 6.13); მეტაბოლიტების ხალოგენობივი და ხარისხობრივი ცვლილებები; სტრუქტურული

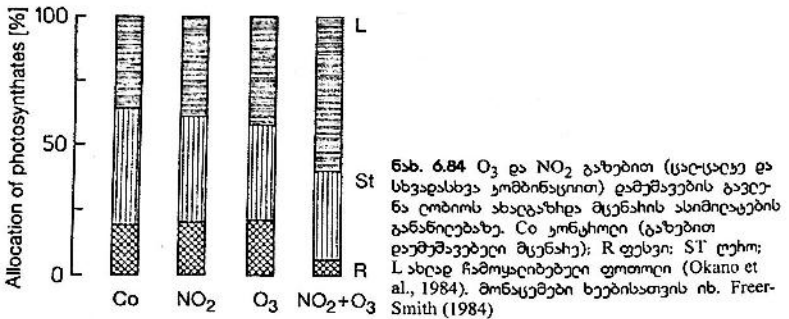


ნახ. 6.83a-c 3 თვის განმავლობაში SO₂-ის სხვადასხვა კონცენტრაციის სტრესული ეფექტი ნაძვზე. a გოგონის დატვირთვა ნივთებში; b ფოტოსინთეზის ინტენსივობის დაქვეითება; c პეროქსიდაზის აქტივობის ზრდა (Keller, 1982). SO₂-ის, O₃-ის და NO₂-ის ეფექტი *in vivo* ქიმიკატის ფორმის-ცენტრალზე იხ. Schmidt et al. (1990)

ცხრილი 6.13 ატმოსფეროს დამაბინძურებლებით მიღებული სტრესის ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური ინდიკატორები (Hartel, 1972; Horsman & Wellbum, 1976; Jager, 1982; Darrell & Jager, 1984; Weigel et al., 1989; Grill et al., 1989; Cape & Vogt, 1991)

ინდიკატორი	დამაბინძურებელი	ზრდა	შემცირება
ენზიმები			
პეროქსიდაზა	F ₂ , HF, SO ₂	X	
პოლიფენოლ მქსიდაზა	SO ₂ , NO ₂ , ჰიგრონახინიზაბლები	X	
ბლუტამატი დეჰიდროგენაზა	SO ₂ , NO _x	X	
RuBIP-კარბოქსილაზა	SO ₂		X
ნიტრატ ჰაიდრატაზა	SO ₂ , NO _x		X
სუპეროქსიდ დისმუტაზა	მავალი ნაღებები, O ₃	X	
სტრეს-მუცხობილები			
ასკორბინის მჟავა	ახსპეციფიკური	X	
ბეტა-თიონინი	X		
პოლიამინი	ახსპეციფიკური	X	
ეთილენი	ახსპეციფიკური	X	
მუცხობილები			
ადენილაციის სტატი	ახსპეციფიკური		X
ფოტოსინთეზი	ახსპეციფიკური		X
ოპტიკური ამჩვენებები			
ოპტიკური ამჩვენებები	O ₃ , SO ₂ , მავალი ნაღებები		X
ტენიონის ტესტი	მავალი ნაღებები	X	

პრობლემების (განსაკუთრებით ეთილენი) ნახშირბატი; სუნთქვის ინტენსივობის მომატება ან დაქვეითება (იხ. ნახ. 6.5); ფოტოსინთეზის ფუნქციური დაზიანებები (იხ. ნახ. 6.88); ცვლილებები ბაგეების მოძრაობაში და ფესვებისა და სხვადასხვა სტრუქტურების დაზიანების შეზღუდვა (ნახ. 6.84). ხასიათი უფრო, ცალკეულ სიმპტომზე დაყრდნობით მსვლელობა ან ახის მართვები; სტრესული სიტუაციის შესაფასებლად უფრო მეტად გამოდგება დამახასიათებელი ხეჯივების ნაჩვენები.

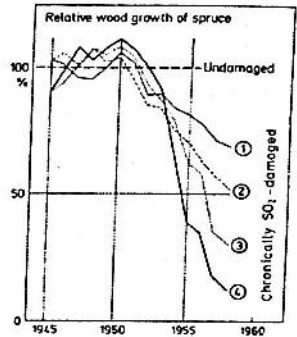


ლეტალიური დაზიანებებისთვის დამახასიათებელია ქლოროფილის დაშლა, ფოთლების ფეხის შეყვანა და ქსოვილების, ოხჩანობისა თუ მთელი მცენახის გახმობა. ასეთი დაზიანებები, ხოლოც წესი, წაშლილია იმ მცენახებში, რომლებიც განლაგებული ახიან მავნე ნაერთის გამოყვანის უშუალო სიახლოვეს. ქრონიკული დაზიანებები გამოიხატება მშაილი წონის ჰომოქსილის შემცირებასა და ფეხილეხობის დაქვეითებაში (მაგ., მტკიანების სტეკილეხობა). ხე მცენახებში განსაკუთრებით ითხოვება ჯამბილეხი ზღის ჰომოქსილი; მეჩქნის სტეკილეხის ცვლილებები (ცხ. 6.14) და წლეხი ჰომოქსილის ანალიზი საშუალებას გვძლეხს ზუსტად დავადგინოთ ჰომოქსილი იმსლეხი დაზიანებების მიმდინაჰეობა, დაწყების თაჰილები და ხანგეხლეხობა (ნახ. 6.85). ხეების შეფოთლეხა უეხი იმჰიათი,

ცხილი 6.14 ხის მეჩქანში აჰმსფეხის დაზიანეჰელებიტი გამოწვეული შესაძლო ცვლილებები (+ გაზეხა; - შეფოთლეხა; x ცვლეხა გამოხატული აჰ ახის) (Liese et al., 1975; Keller, 1980; Halbwachs & Wimmer, 1987; Wimmer & Halbwachs, 1992)

მახასიათებელი	მიმველეხ-ლეხანთა მეჩქანი	დაჰილეხ-ლეხანთა მეჩქანი
ჯამბილეხი ზღის	-	-
გვიანლეხი მეჩქნის ფეხილეხა	±	-
სეკილეხილეხი ქსოვილის ჰომოქსილეხა	+	-
უეხილის ევლეხის სიხე და სიმეჰეხეე	-	±
ბოქსის სეჰილეხი	-	-
ჰაჰეელები ან ჰაჰეალეხი ელემეელები (ზედაჰილის ფაჰოთობე)	+	+
ჰაჰეელების ან ჰაჰეალეხი ელემეელების სეჰილეხი	-	-
ჰაჰეელების ან ჰაჰეალეხი ელემეელების დაჰეეჰი	-	-
ჰაჰეელებში მოსახლეჰე ლეეების ჰილეხი	+	-
მოსახლეჰე ლეეების დაჰეეჰი	-	-
სეილეხის ჰილეხი (ეჰეის ფაჰოთობე)	+	+
ჰეხონის ახეების ჰილეხი	+	-
დაჰეეჰეელები სეხეაეეე	-	-
ცვლეხის ჰომოქსილეხა	x	x
ლეხონის ჰომოქსილეხა	x	x
უეხილის ევლეხის სხვა შეჰეეელები	+	x

ნახ. 6.85 SO₂-ის ძლიერი ზემოქმედება ნადვის მეჩქნის ჰომოქსიზაზე. დაზიანების ხარისხი: 1 ნიწვევის კახვის დაწყება; 2 ნიწვევის ძლიერი კახვა; 3 ხის კენჭიხოსა და კოტის ბოლოების ხმობის დაწყება; 4 ხის კენჭიხობის ხმობა, ხეების სიკვდილი (Vins, 1962). მონაცემები ჩიქ. ამერიკის ბოხალური ტყის მცენახუნისათვის იხ. Amundson et al. (1990)



კენჭიხობები წყლით ცუდად მსახადებიან, ცაღაველი კოტები ხმება და ბოლოს მცენახე იღუპება.

იბენდაე, ჩამენდაეც გოგოიხის მიყანგი და ფოტოქიმიკანტები ყველაზე გავიყვებელი მავნე გავზებია, მათ მადგალითუე ქვემოთ განხილელი იქნება მცენახეებში გამონვეული დაზიანებები და თავდაყვისა და ხეხისკენტულობის შექანისებები. ჰადოგენწყადებები ასევე დიდ დაზიანებებს იწვევენ მცენახეებში, მაგჩამ მათ ახასიათებს მცოიხე სიკვცილი გავიყვებება. ფოტოხწყადი განსაყუთხებოთ ძლიერი სანამღავია. მცენახეებში ბაგუების გზოთ შეღწევის შემდეგ ფღუმიიღები ნანოიღებოან აჰოჰლასტუი გზის მეშვეობოთ. თავდაჰიხვედაე იწყება ფოთიღების ქოიოზი, ხოლო შემდეგ - ფოთიღის წვეხეხისა და ყიღეების წვეხიოზი.

გოგოიხის მიყანგი

კოქსიკუი გავზებს მოიხის ყველაზე ხშირად მცენახეების დაზიანებას იწვევს SO₂ და ეს ჰიოცესი მიმიღნახეობს ახა ბოლო 4000 წლის განმავლობაში, იმღესაც დაიწყო გოგოიხმეყვეული მადნების დაყანგვა, ახამეღ ედამინაზე სიყოცხლის ჩასახვიდან, ვღღანუი აქიკოზობის ადგილებში. მცენახეებმა ევოღეციის ჰიოცესში შესღღეს გოგოიხის მიყანგის მოქმეღებისადმი გენოტიპუიად შეგუება.

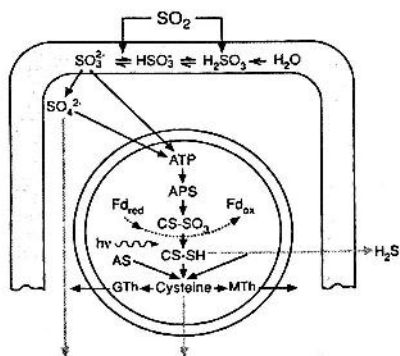
მავნე გავზის შეღწევა მცენახეში. თუ ბაგუები გავსნილია, SO₂ ისევე ადვილად აღწევს მცენახეში, იმგოიყ CO₂ ($r_s^{SO_2} = 0,84 r_s^{CO_2}$) [246]. დახუიელი ბაგუების შემოთხვევაში SO₂ (CO₂-დან განსხვავებით), ისევე იმგოიყ ვანგბადი, ადვილად ეახავს ვეტიკულიხეუ ნინაალმღეგობას. გავიმოში დაბალი ყონყენყიაციების (დაახლოებით 45 მუგი SO₂ · მ⁻³) გამო გვეიღოთი უხეღების ტუიგოიი მცოიღება, იაც იწვევს ბაგუების გავსნას. ჰუიში SO₂-ის მაღალი შემყველობა (1300 მუგი SO₂ · მ⁻³ მეტი) იწვევს ბაგუების დახუივას. ეს მოვღენა კახად ხსნის ნინაალმღეგობების შემყველი მონაცემების ახსებობას, იმღესაც ზოგვეი ადგილი აქვს ტიანსჰიაციის მომაგებას, ხოლო ზოგვეი ყი გავთა ცვლის ინტენსიკობის შემციხებას [173].

SO₂-ის მცენახეში შეღწევის შემგომი გვა ემთხვევა CO₂-ის გვას (იხ. ნახ. 2.14), ხოლო აგმოსფეროსა და ქოიოჰლასტუებს (საყიანსჰიაციო მანდილის საბოლოო წეიტილი) მოიხის ახსებელი ყონყენყიაციული გადიენტის სიღღე იგოვეა. უხეღის ყეღელში SO₂ თავდაჰიხვედაე წყაღში იხსნება, ხოლო ამ ჰეაქციის ჰიო-

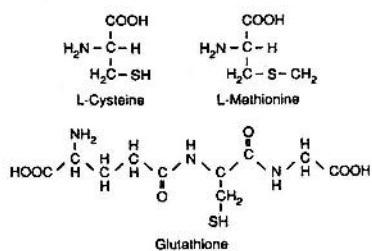
ექვები - HSO_2^- და SO_3^{2-} უჩივის მიგნით ნაწილებიან ქლოროპლასტებზე, ციკლოპლასტა და ვაკუოლებში შესაბამისად 96 : 3 : 1 % თანაფარდობით [179]. ქლოროპლასტები, ხმელთა pH სინათლეში 8 აღწევს, გვერდებთან იონების ხაფანგად.

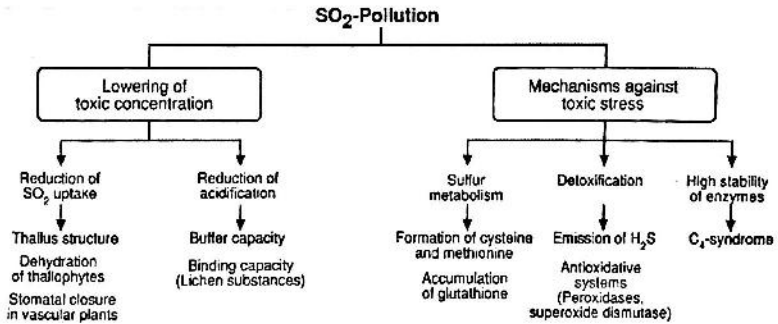
მოქმედების ადგილას ახსებული ჰიოციანები. გოგირდის ნაქითები (აქითვე SO_2 და H_2S) მყნაჩისთვის უცხო ახ აჩის. ფილოგენეზის აქივე სტაეებზე ჰიოაჩიოტები შეგუებული იყვნენ მყავე, გოგირდით მდიდაჩ გაჩემოს. ამიოტმ გოგირდი შესაძლებელია ჩაითილი იყო ნვითიებათა ცვლის აქივე ფიქმებში. ზიხვედ საფეხუის ნაჩიოადგენის სელფიტის დაყანგვა სელფაად, იმშილეც ჰიოქსიდუბების მიჩი უჩივის ედლებში თავსდება, ძიხითადაე ზი მონაწილეობს გოგირდის ფოტოსინთეზუჩი მეტაბოლიზმში, იმდის საბოლოო ჰიოექვებია გოგირდმეყველი ამინომყავები - ცისტეინი და მეთიონინი (ნახ. 6. 86). თუ გოგირდის ინტენსიუჩი შეყვისების გამო თოილის უონცენტაყია მატელობს, მამინ გოგირდი ფიქსირდება გლეკათიონის სახით. SH-გუფების და სელფიტის ქაჩიბი იოედნობის მემთხევაში იხინი გადგინან სელფიდში და H_2S -ის სახით გამიოყოფიან მყნაჩიდან, იაც იწვევს ნვითიებათა ცვლის ჰიოციანის განტეითვას.

გოგირდის იოყანგის ქაჩიბი იოედნობისგან განთავისუფლების მექანიზმის ეფექტუიობა შეზღუდელია. SO_2 -ის მეთვისების მომაცების ჰიოციანში მყავიანობა იხიდება და ჰიოტოპლასტის ბუფეჩილი უნაჩი ამოიწეება, სელფიტების იოედნობა ქლოროპლასტებში მატელობს და SO_2 ბლეკიებას ეყეთებს CO_2 -ის RuBP-გაჩიბოქსილასთან მეუჩიების ადგილებს. ამის გამო ფოტოსინთეზის მექიხეი ჰიო-



ნახ. 6.86 სქემატუი გამოსახულება იმ ჰიოციანის, იოცა SO_2 შეღის უჩივეში, აქითვე მინი დეოქსიოყია ქლოროპლასტებში გოგირდის მეტაბოლიზმის საშეალებით. APS, ანუ აქინონფოსფოსელფატი აჩის ATP-ისა და SO_3^{2-} იეაქციის შედეგად მიღებული ზიხველი ჰიოექტი. აქითიხეული სელფატი (ფოსფო-APS) ეყავიხდება გოგირდმეყველი ცილას (CS), შედეგად ცილოვან-გოგირდოვანი უომქლეტი (CS-SO₃) ფეჩიქსირების (Fd_{red} , Fd_{ox}) ზემოქმედებით გაჩიქმება სელფადე (CS-SH). ამ გაწანფიქციების ეიის შესაძლებელია O-აცეტილ სეჩინის (AS), ცისტეინის, მეთიონინის და გლეკათიონის ნაჩიქმება. საბოლოო, ნაჩი მოქმედა H_2S . ივ ფოტოინები (Rennenberg, 1984; Garsed, 1985; Wellburn, 1985; Lenzian, 1987)



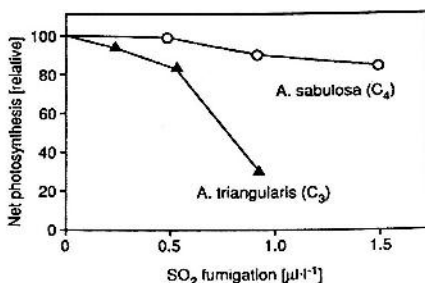


ნახ. 6.87 SO₂-ისადმი ხეხისტენელოზის მექანიზმი (Wirth & Turk, 1975; Tesche, 1989)

ცესები ითხოვნიან, ხაც ატყუთვ იწვევს ბაგეების დახუჯვას CO₂-ის სახეგელაცო მექანიზმების მეშვეობით, გახდა ამისა, იღლევა ენზიმების მეოთხეული სტრუქტურა. იმდესაც ხდება სელფიგის ფოტოქიმიკური სელფიგაცა, ნახიმოქმდება ზეფანგის ხაღიჯებები, ხომღებოც (თუ მათ ზეფანგ-დისმუჯაცა ეხოლეფ ახ გაანე-იტილებს) იწვევენ ქლიმფიგის დახიანებას.

SO₂-ით დატვირთვის გრის ახსებელი ხეხისტენელოზის მექანიზმები. სხვა-დასხვა ჰასიეი და აქტიეი ჰიოცესის მეშვეობით მცენახეს გახეველ ფახგლებში მეშვეობით მექანიზმის SO₂-ით ინტოქსიკაცია (ნახ. 6.87). მცენახის ზოგოეითი თავისებულება, ხომღეოც სელფი ახ ახის მიზეზომბიოც ეავშიში მავნე ნაეიოების მოქმედებასთან, ხელს ენეობს მას ებხძოლს იმისეობით გამომწველ დატვირთვას: ბაღახოვანი მცენახეები, ხომღებოც ჰეიოლეფ ივითახებენ ახაღ ფოთლებს, ახიან ეფიო ნაელებად სამიშ მდგომახეობაში, ვიეე ნინეოვებში, ხომღელთა ფოთლები მხაველიანია. ზამთახეფოთლმცენეი მცენახეები მეომღგომაზე ფოთლების ჩამოცვენის მეშვეობით ითავისუფლებენ თავს SO₂-ის ქახიბ ხამენმობს-გან. თაღფიგების ევეღ სტრუქტურეი, ქიმიეი თუ ეკოლოგიეი თავისებულება, ხომღებოც აძნელებენ SO₂-ის შეღწევას მცენახეში, ხელსახეი, მახამ მეშობევე-ვით ნიშანოვსებებია.

ეოქსიეი ეფექტების თავიდან ასაცილებლად ახსებელი სტრესოზის სპეცი-ფიკი ლონისიებებს აქვთ ქიმიეი და ბიოქიმიეი ხასიათი: მალეი ბეფეიელი ენახი კუბე იონების მომაკებელი შეოვსების მეშვეობით; SO₂-ის მიმაგება ნივთიეებათა ცვლის მეოხად ჰიოდექებზე (ლიქენების ნაეიოები); გოგიხის მექაბოლინაცია და ნინდანინ ჩაგახებელი ექსიდაციეი ევაქციები. ეეფე ეი, იმისეობზე დამოეიებელ, შეგეების მექანიზმს ნახიმადგენს - C₄-სინდრომი, ხომღე-ოც SO₂-ით საშუალო დატვირთვის პიხობებში საეამო ეფექტეია: REP-ეახიბ-ქიღაზა გოგიხისოეეანესადმი ეფიო ნაელებად მექმობიაეე, ვიეე RuBP-ეახ-ბოქსიღაზა და CO₂-ის დაგოვების მექანიზმის მეშვეობით თვით RuBP-ეახიბ-ქიღაზაე თავისუფლებდა CO₂-ის მისახეობად. ამიეე, C₄-მცენახეები ახიან SO₂-სადმი ეფიო ნაელებად მექმობიაეე, ვიეე C₃-მცენახეები (ნახ. 6.88), ხის გამოც გოგიხის გამომყდის ადგილებთან ახლოს SO₂-სადმი სპეციფიეი მდგახობის მეორე C₃-მცენახეებთან (მაგ., სხვადასხვა ეონციენეცის ეეღანებ-



ნახ. 6.88 ნეკო-ფოტოსინთეზის დაქვეითება (% სუფთა ჰაერზე ნაჩიობული ფოტოსინთეზიდან) C₃ და C₄ მცენარეებში SO₂-ის სხვადასხვა კონცენტრაციაზე მათი 8 სთ-იანი უსპობილის შემდეგ (Winner & Mooney, 1980)

თან მოზახგი *Poligonaceae*, *Mytracaeae*-ის ნაჩიობადგენელი *Metrosideros collina* ჰავანის უნძებზე) ერთად ხშირად ვხვდებით C₄-მცენარეებს (*Miscanthus sinensis*, *Andropogon virginicus*).

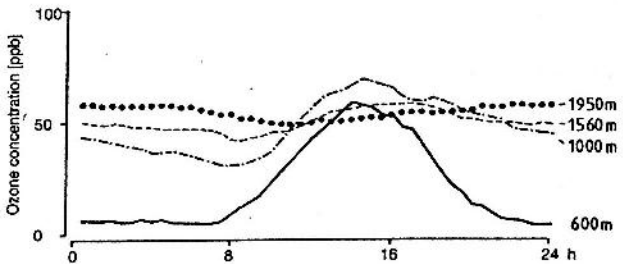
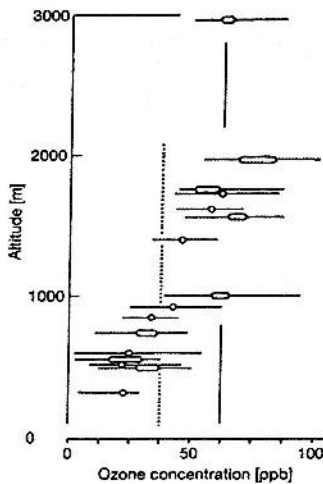
სპეციფიკური მგზინობისა და იმისიუნდადმი, მცენარეთა სხვადასხვა სახეობას, ზომსა თუ ეკოტონს გააჩნია მავნე ნაეიტებისადმი განსხვავებული მგზინობისა. იმისიუნდადმი სპეციფიკური მგზინობისა და ადაპტაციის უნახის ცოდნას დიდი ჰიაქტიული მნიშვნელობა აქვს დასახლებულ თუ ინდუსტრიულ ჰეგომენტში მცენარეების დაზიანების (ცხი. 6.15). ყოველ შემთხვევაში, დაზიანების შეზილება შესაძლებელია სახეობების ამოჩივის, სასუქების შუტანის და სხვა ლონისძიებების მეშვეობით. ამ გავლენის სხელი განეიტყალება შეიძლება ემისიების მნიშვნელოვანი შემციებით.

ცხილი 6.15 ხეებისა და ბუჩქების შგებადობა SO₂-ით ძლიერი დაზიანებული ჰაბიტატებისადმი (Krusmann, 1970; Dajpler, 1991)

ჯიტი შგებვა	საშუალო შგებვა
ფოტოლოვანი ხეები <i>Acer platanoides</i> <i>Buxus sempervirens</i> <i>Celtis australis</i> <i>Gleditsia triacanthos</i> <i>Platanus hybrida</i> <i>Quercus</i> -ის სახეობები <i>Sophora japonica</i>	<i>Castanea sativa</i> <i>Ginkgo biloba</i> <i>Magnolia hypoleuca</i> <i>Populus candicans</i> <i>Robinia pseudoacacia</i>
წიწვიანი ხეები <i>Juniperus</i> -ის სახეობები <i>Picea omorika</i> <i>Taxus baccata</i>	<i>Chamaecyparis</i> -ის სახეობები <i>Picea pungens</i> , <i>P. glauca</i> <i>Pinus mugo</i> , <i>P. nigra</i> , <i>Thuja</i> ს სახეობები
ბუჩქები <i>Calluna vulgaris</i> <i>Erica carnea</i> <i>Gaultheria shallon</i> <i>Ligustrum</i> -ის სახეობები <i>Sambucus nigra</i>	<i>Berberis</i> -ის სახეობები <i>Forsythia intermedia</i> <i>Prunus laurocerasus</i> <i>Rosa rugosa</i> <i>Weigelia florida</i>

უბნით 6.16 SO₂ და ოქტანის ზღვარებს და ქაბზე (Kershaw, 1985; Amdt et al., 1987 და სხვ. მრავალი ავტორი)

SO ₂ -ის საშუალო კონცენტრაცია (11 მთ შვ)	კონცენტრაციის ოქტანები	
	კონცენტრაციის ოქტანები	კონცენტრაციის ოქტანები
> 125	კონცენტრაციის ოქტანები	კონცენტრაციის ოქტანები
~ 70	<p><i>Lecanora conizaeoides</i> <i>Lecanora expallans</i></p>	<p><i>Lecanora conizaeoides</i> <i>Lecanora dispersae</i></p>
~ 60	<p><i>Buellia canescens</i> <i>Physcia adscendens</i></p>	<p><i>Hypogymnia physodes</i> <i>Lecidea scularis</i></p>
~ 50	<p><i>Buellia canescens</i> <i>Xanthoria parietina</i> <i>Physcia orbicularis</i></p>	<p><i>Hypogymnia physodes</i> <i>Evernia prunastri</i> <i>Acarospora fuscata</i></p>
~ 40	<p><i>Pertusaria albescens</i> <i>Physconia pulverulenta</i> <i>Xanthoria polycarpa</i> <i>Lecania cyrtella</i></p>	<p><i>Parmelia caperata</i> <i>Graphis elegans</i> <i>Pseudevernia furfuracea</i></p>
< 30	<p><i>Physcia alipolia</i> <i>Ramalina fastigiata</i> <i>Candelaria concolor</i></p>	<p><i>Xanthoria eborac</i> მრავალფეროვნება</p>
	<p><i>Ramalina calicaris</i> <i>Caloplaca aureantiaca</i></p>	<p><i>Xanthoria</i>-ს მრავალფეროვნება მრავალფეროვნება</p>
		<p><i>Conizaeoidion</i> <i>Ramalina farinacea</i></p>
		<p><i>Cladonia spp.</i></p>



ნახ. 6.89 აღვების თავზე აკომბდების ქვედა შივებში ოზონის კონცენტრაციის გზადიენტი. ზედა სუხათი: O_3 -ის წლიური (ჩგოლები, ოვადები) და თვიური საშუალოები (ხაზები) სხვადასხვა სიმაღლეზე; ნუტიკოვანი ხაზი: დინამიკა 9-16 საათების განმავლობაში სავეჯეკაციო უხიოდში. ქვედა სუხათი: 1987 წლის აგვისტოში საშუალო დღიური ცვლილებები (Smidt et al., 1990)

ნახმოვანება ზეხის შემზღვევედი ზიგიქსიმეთილოქსინდოლი.

სვეციფიკური მგხდნობიხობა იმისიებინადმი. ახსებობს სხვადასხვა მცენახის ფოკოქსიდანტებისადმი მგხდნობიხობის მონაცემები (ცხ. 6.17), ხომღებოც ეყიდნობა გაზით დაგვიოთვის მუშეობით ჩაკაიბულ ექსპეიომენტებს. ბენებაში ეს გაზები მოქმედებენ კომბინიხებულად, ამიკომ მოსალოდნელია, ხომ მათი მოქმედება სხვად ახ ემთხვევა ექსპეიომენტელ მონაცემებს. სნოხვე ამიკომ, ფოთლის ქიმიური ანალიზის ან დაზიანებების გაჩვეული სუხათის მუშეობით ხაიმე კონკრეტული ოქსიდანტის გავდენის იდენტიფიკაცია ძალიან ძნელია.

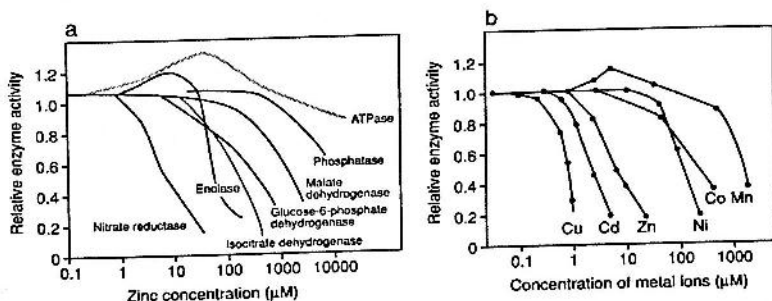
მცენარეები სტრუქტურულ მდგრადობაში

ცხილი 6.17 ქუჩილთან მცენარეთა ფაუნობიოტი სენსიტივობა აზოტის ოქსიდების, ოზონის და PAN-ის მიმართ (+ სენსიტივი; - ნაკლებად სენსიტივი; X საშუალოდ სენსიტივი) (Ormrod, 1978; Guderian et al., 1985; Daßler, 1991; Treshow & Anderson, 1991)

მცენარეთა ჯგუფი / ოჯახი / გვარები	NOx	O ₃	PAN
კლდეები ნათესები; ბოსტნეული			
მაიკროკანთა უმეტესობა	+	+	
ბიონჯი		-	
საფუძვე ბაღებში	+	+	
პაჩოსნები	+	+ / X+	
<i>Brassicaceae</i>	-	X	-
<i>Apiaceae</i>	+		-
<i>Beta</i>		- / X	+
<i>Spinati</i>		+	+
<i>Solanaceae</i>	X	+	+
<i>Asteraceae</i>		-	
<i>Cichoriaceae</i>		+ / X	+
დეკორატიული ბუჩქები			
<i>Cornus</i>		-	-
<i>Cotoneaster</i>		+	
<i>Gardenia</i>	X		
<i>Hibiscus</i>	+		
<i>Ilex</i>		-	
<i>Ligustrum</i>	X	+	
<i>Pyracantha</i>		-	
<i>Rhododendron</i>	+	+ / X	X / -
<i>Syringa</i>		+	X / -
<i>Viburnum</i>		-	
ფოთლოვანი ხეები			
<i>Acer</i>	X	-	-
<i>Betula</i>	+	-	-
<i>Carpinus</i>	-		
<i>Fagus</i>	-	-	
<i>Fraxinus</i>		+ / -	-
<i>Populus</i>		+ / -	
<i>Quercus</i>	-	+ / -	-
<i>Robinia</i>	-	-	
<i>Tilia</i>	X		
ნოვოვნი			
<i>Abies</i>	X	X / -	-
<i>Juniperus</i>	-	-	
<i>Larix</i>	+	+ / X	-
<i>Picea</i>		-	
<i>Pinus</i>	-	+ / -	-
<i>Pseudotsuga</i>		-	-
<i>Sequoia</i>		-	
<i>Taxus</i>	-	-	
<i>Thuja</i>	-	-	

6.3.2.2. მძიმე მეტალები - ნიკელისა და ნიკელის მანკი ნაქიტი

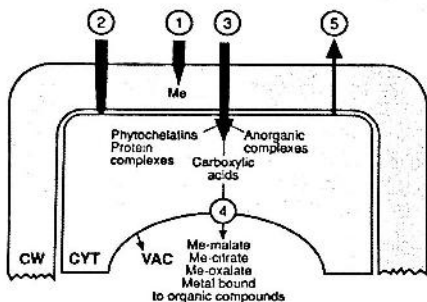
მახვიდ ნაქის შიხის, ხომლებიყ შემთხვევით თუ უყჩაღებობის გამი ხველებია ნიდაგმი, ნყლებსა და ზღვებში, მძიმე მეტალები ყველაზე საშიშია და ხანგხიღივ ჰომბლებს უქმნიან მყენახეებს, ხადგან ისინი მიგანინებებში გომვებიან, მონანიღებებნ ბიოლოგიური ნაქითების ნეებუნვაში და სელიმენტუბის სახითაც ყი დიებანს შეუძლიათ უყოსისტემაში დაჩენა საშიში ჟონყენყა-



ნახ. 6.90 მძიმე მეტალებით გამონჯულ სეხისზე *Silene cucubatus*-ის ფიოტების უნბიბების ხვაქცია. მახყენა სეხათი: ხვაქცია ცინკის ჟონყენყაყის მაგებაზე; მახყენა სეხათი: ნიკელ-ხეექცახას აქიკობის ცვილიება სხვადასხვა მძიმე მეტალებით ზემომეყების შემდებ (Ernst, 1967; Ernst & Joose-van Damme, 1983)

ციებით. მაგნის მომჰოვებელ მალახობთან და სხვა სამთომ-გეოლოგიური ნახიმოებთან ახლებელი ნიდაგმი მეიცავს მძიმე მეტალების (განსაყუთიგბით Zn, Pb, Ni, Ci, Cr, Cu) ისეთ ხაღვენობას, ხომბიღი მყენახეთა უმეტესობისთვის მომნმაღავია. მძიმე მეტალებით დაბინძურებას ადგილი აქვს განსაყუთიგბით იწვესიიღი ზონებში, იწვესიიღი საგზაო მოძიარობის და ნავის დაგომვების ადგილებში. მეტაღის დამამეშავებელი სანახიმოების გამონამოქვებში შეიძლება ყველა მძიმე მეტაღის ჰოვნა, სანახიმოთა ჩანახეცებში განსაყუთიგბით ბეჭიია Cd, Zn, Fe, Pb, Cu, Cr, Hg, გამმენდი მოწყობიღებების შღამში - Cd, Zn, Fe, Pb, Cu, Cr, Hg, გზების ჰიხას და აქომოღებში - Pb, ხოლო ნყლებში ყველაფიი ის, ხაყნაღეების თუ სხვა საშეაღებების მეშვეობით ჩაელინება ნიდაგმი ადმოსფერო-

ნახ. მძიმე მეტალების შღღევა მყენახეში და კოქსიიკი გავღენა. მეტალოღიი უღმენეების შეთვისებისათვის უჩიღებს (განსაყუთიგბით ფესვის უჩიღებს) გაჩენათ შესაბამისი საქიანსოხიკო და დამაგომვებელი მექანიზმები, ხადგან ბეჭი მძიმე მეტაღს, ისევე ხოგოხი მიქიოღემენეებს, მყენახისთვის აქვს სასიციციბლო მნიშენელობა. ამ გზებით მყენახეში აღწევენ აგეთვე მომნამღავი უღ-



ნახ. 6.91 მძიმე მეტალებისადმი ხეზის-ტანგელობის შესაძლო მექანიზმები. 1 უჯრედის უჯრედში მეტალის ორთხის იმბილიზაცია, პიჩვილ ყოვლისა პეკტინების მეშვეობით; 2 მეტალის გატახებისადმი უჯრედის მეშხანის ნინააღრვებობა; 3 ციტოპლაზმაში მეტალის დამქეიი ცილებისა და პოლიპეკტიდების (ფოკმბე-ლატინები) მიუხ ხედატების ნახმოქნა; 4 ვაეკოლებში მეტალის დამლა; 5 აქტიუი უქსაოტი. CW უჯრედის უჯრედი; CYT ციტოპლაზმა; VAC ვაეკოლი (Ernst, 1976; Tomsett & Thuman, 1988; Grill, 1989; Cumming & Taylor, 1990)

მეტელები. მომნამდავი მოქმედება ძიხითადად მდგომარეობს სასიცოცხლო მნიშვნელობის მქონე უნტიმების დათიგუნვაში (ნახ. 6.90) და სუნთქვისა და ფოტოსინთეზის პროცესში უჯრედის უჯრედის გრანდოქის ახლუვეებში, ხაც ირვევს უნეგე-ტიუედი სტატუსის შემცოხებას (იხ. ნახ. 6.5), საავვიბი ნივთიუიებების შეთვისებების შეზღუდვას და ზილის პროცესის ეუპისას.

მძიმე მეტალებისადმი ხეზისტანგელობა. მცენარეების უეეტესობა ხალაც მინდალუი უნცენგეატების ზეით მძიმე მეტალების მიმართ ძლიე მგხმონიახ ხება. მცენარეებს, ხმმლებიუ იხელებიუ დაბინძურებუ პაბიტატებში, შეუღლიათ მძიმე მეტალების ქახი უნცენგეატების განეიტალება სხვადასხვა ლონისძიების მეშვეობით (ნახ. 6.91): უჯრედის უჯრედში დაავება (უხ. 6.18), იის გამოც პროკოპლასტებთან უნგეაქი და მათი შემდგომი გრანდოქი პპოპლასტების გზის გავლით გამოიხილებება; პდაზმის სასაზღვიო უეენების შეღწევადობის შემცოხება; ციტოპლაზმაში გოგიხმეუეეუე პოლიპეკტიდებთან (პლკათიონი და გლკამინცი-სკინის ეეივკებუი) და SH-ის უეუეთი მდღახ ცილებთან ქედატის ნახითების შექმნა; მეტალების ცოქსიუეიომისგან დამევედი სეხესედი პროკოქინების სინთეზი; და ბოლოს გადანანლება ვაეკოლებში, ხაც მიოღწევა ახოიგანება და იხგანუდ მუავებთან, უენოლის ეეივკებთან და გლიკოზიდებთან უომპექსიუი ნახითების ნახმოქმნის მეშვეობით.

მცენარეებს მძიმე მეტალებთან უნგეაქი ადამიანის რახევის გახეშეუ პპონდათ, მაც., მადნების ნიდაგის ზედაპიხუე გამოსვლის ადგილებში, სეიპუნგინებუე და ძლიე მუავა ნიდაგზე, სადაც ალუმიონის უნცენგეატები ცოქსიუეიოა. ასეთ ადგილებში განეითახენენ ქემოუკოქიუები და სპეციფიუი სახეობები (მაგ., "მადნის მცენარეები" ან სხვადასხვა უნცინენციის სეიპუნგინედი ელიონის დამახასათებელი სახეობები; იხ. უხ. 6.22). მძიმე მეტალებისადმი ხეზისტანგელობის უნახი გენეტიუეიად დეაქსიუეიუედი და ადაპეციუეიად მოღეფიუიუეიადეა. მძიმე მეტალებით მდღახ ნიდაგზე მოხახი ქემოუკოქიუები გამომიშევავენ იზონეზიშების სპეციფიუი ნახეებს და ცვლიან პროკოპლასტის სპეციფიუი შეღწევადობას სხვადასხვა უეემენციასადმი; ხაც უეიოი ელია უნცეატედი უეემენციასადმი. ახეებობს სახეობები, ხმმლებმაც მათი მალაი გენეტიუიუი პდასეიუეიობის გამო, გამომიშევავენ ნახებად სპეციალიზიუეიუედი უეკოქიუების მთელი იგი - იონი ხეზისტანგელები ახიან მხავადი მძიმე მეტალისა და სხვა უეემენ-

ცხელი 6.18 ცნებით მდგარი ნიადაგებზე მოხაჩე მუკალფიკებში ცნების განაწილება მხარეობა და უჩივის კომპონენტებში

სახეობა, მხარეობა	ვაკუოლი, ციკლოპანობა (%)	უჩივის მხარეობები (%) (%)	უჩივის ვაქელი
<i>Cardaminopsis halleri</i>			
ფოთოლი	82	6	12
ფესვი	38	5	57
მოდრე ვრდგახის			
ფოთოლი	64	10	26
ფესვი	18	10	72
<i>Agrostis tenuis</i>			
ფოთოლი	48	11	41
ფესვი	38	10	52
<i>Minuartia verna</i>			
ფოთოლი	46	8	46
ფესვი	20	8	72

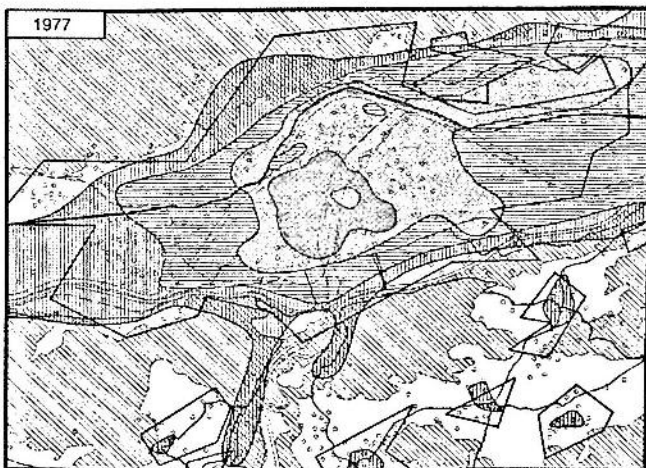
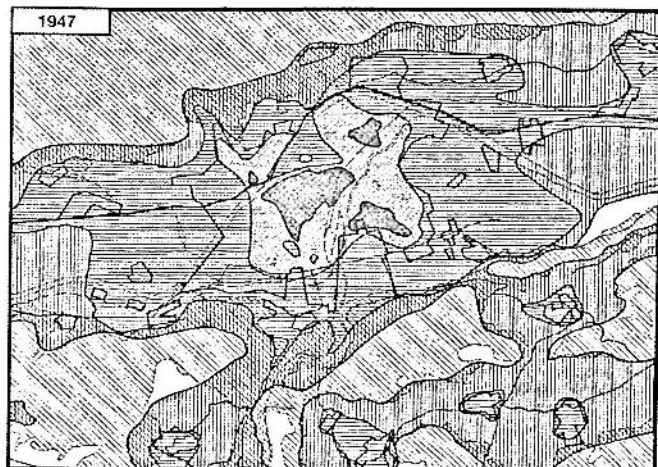
ცის მიმართ; ასე მაგ., *Agrostis tenuis*, *A. canina*, *Festuca ovina*, *Plantago lanceolata* და *Silene vulgaris* მდგადები ახიან Zn, Cu, Cd, Ni და ნაწილობრივ აგჩიოვ, As, Al, Fe და NaCl მიმართ. მცენახუთა მძიმე მუკალფობსადმი ხუზისუცნუცობის ცოდნას ენიჭება დიდი მნიშვნელობა დაბინძურებული ადგილების (მადნის დამუშავების ხეივანობები, ნაგვის დუპოზიციები) გამწვანებისა და ხეივანუცვაციის საქმეში და აგჩიოვ მესაბამისი მავნე ელემენტების ინდიკაციური მცენახუების მოძიებაში.

6.3.2.3. იმისიუიი დაბვიიიიიი ბიოინფიხანი

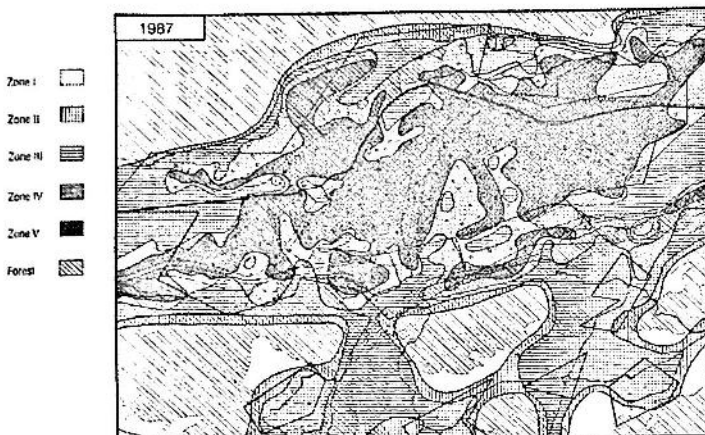
მცენახუბი უფი ძიიუხად და ხანგჩიიიუად ახიან უქსონიიუბელი ადგილობრივ დამაბინძურებული ნაუიიბისადმი, ვიეუ ცხოველები და ადამიანი. ამიკომ ისინი გამოდებნიან მხავადმხიი ბიოინფიკაციუბად. ასეთუბად შეიძლება მიუჩინოთ მიგანიზმი ან მიგანიზმების თანასაზოგადოება, იომელიც ქაბ იმისიუბზე ჰასუბობს სასიცოცხელი ფუნქციების შეციის (*ხუაქიის ინდიკაცი*) ან მავნე ნაუიის დაგომების (აქუმელაციუი ინდიკაცი) მეშვიობით.

სასიგნალი მიგანიზმები გაუიოს ცვადებადობაზე ხუაგიიუბენ სასიცოცხელი მოთხოვნილებების შესაბამისად - ისინი ქენბიან და ილუბიან ან ინციენსიუხად მხავლებიან. ფიიისიუელი შემადგენლობის ცვადებადობა და გაუიუელი საბურობის გაუიობა მიუთითებს ხანგჩიიუად ახსუბელ დაციიიიუბაზე. ამის ცნობილი მაგალითია იიქენების გაუიუებების დაუიება (ნახ. 6.92) - მათი ხეიის ინციენსიუობის და ფიიისიუელი შემადგენლობის მიხედავით შეიძლება დაციიიიუობის ხაიისისი ზონიიების დადგენა. ამ ეიოს, SO₂-სადმი სპეციიუი მგჩინობიასობასთან უითად გასათვარისინენებელია უონიუიუელი ადგილსამუფელები გაბაციონებული უიიმაქიიი ჰიომბები (განათუბელობა, ჰაუიის ცენიანობა) და სუბსიციის ჰაიამიუიები (pH და ქეფენილის ანუ საფენის უეუიიიიის ხაიისი).

საუესკომ მიგანიზმები გამომიიუიან უონიუიუელი მავნე ნაუიიბისადმი განსაუიიუბელი მგჩინობიასობით. ამიკომ ისინი შეიძლება გამივიენოთ ბიო-



ნახ. 6.92 ტიქნონიდაცია – ტიქნების გაფიქციების ზედა, ხომელიც ასახავს ინსტიტუცი და მის გაიშემი დაბინძურების ზღვის ცინამიკას. ასეთი ზედაბითი შესაძლებელია ხანგაძლივი მონიკოინგის ჩაყარება (1947-1977-1987 66). I ზონა: ხეზე ტიქნების ნოჩაღი დაფაქობა და სახეობივი მიაჯადუქოვნება; II ზონა: დაფაქობა ასევე ნოჩის ფაჩელებში. მაჭამ შემცოებელი სახეობივი მიაჯადუქოვნება, ჩაქ მოუთოებს მუიხე დაბინძურებაზე; III ზონა: დომინიხებნ წეეკოფელი, უპილიტეი ტიქნები და *Xantoria parietina*, ტიქნების დაფაქობა მუენაქებად ნოჩის ფაჩელებში; IV ზონა: ტიქნების ლაიბი სახეობივი მუეაგენლობა და მუიხე დაფაქობა; V ზონა: მუიინებნა ტიქნების მბოლე ძლიან მუიხე ხაქეონბა ("ტიქნების უდაბნო") (Beschel, 1958; Bortenschlager & Schwarzer, 1988)



ნახ. 6.92-ის გაგვირვება

ცხელი 6.19 წყალში ჩაძიული მავიძეები ხოგოყ ცუსკ-მიგანიზები ატმოსფეროს დამაბინძურებლებისთვის (Nobel et al., 1983)

დამაბინძურებელი	ცუსკ-მავიძე	კონცენტრაცია (ppm)	50% ტოქიკობა (ppm)
ფენოლი	<i>Potamogeton lucens</i>	0.2	0.6
	<i>Potamogeton coloratus</i>	0.6	
	<i>Potamogeton crispus</i>	0.6	
ო-ჰეხლონი	<i>Potamogeton lucens</i>	0.2	0.7
	<i>Potamogeton coloratus</i>	0.6	1.1
	<i>Potamogeton crispus</i>	1.1	
KH ₂ PO ₄	<i>Potamogeton alpinus</i>	0.2	2.0
	<i>Elodea canadensis</i>	0.5	> 5.0
NH ₄ Cl	<i>Potamogeton coloratus</i>	< 5	15
	<i>Potamogeton crispus</i>	< 5	15
	<i>Ranunculus fluitans</i>	25	
H ₃ BO ₃	<i>Elodea canadensis</i>	< 1.0	10
	<i>Myriophyllum alternifolium</i>	< 2.0	5.0
	<i>Ranunculus penicillatus</i>	< 1.0	10
ტყვი	<i>Potamogeton crispus</i>	2.1	
	<i>Elodea canadensis</i>	10.4	
	<i>Potamogeton lucens</i>	10.4	
კადმიუმი	<i>Elodea canadensis</i>	0.01	0.6
	<i>Potamogeton crispus</i>	0.01	0.6
	<i>Potamogeton lucens</i>	0.01	0.6
სპირენდი	<i>Potamogeton crispus</i>	< 0.03	0.06
	<i>Elodea canadensis</i>	0.006	0.3
	<i>Potamogeton lucens</i>	0.06	> 0.3
ცინკი	<i>Elodea canadensis</i>	< 0.7	3.3
	<i>Potamogeton lucens</i>	0.7	6.5
	<i>Potamogeton crispus</i>	4.9	6.5

ცხილი 6.20 ხმელეთის ქიმიკონი მცენახები ჰოგოყ აგმოსფერის დაბნძეების სენსიტივი ინდიკატორები (Steubing, 1976; Ernst & Joose-van Damme, 1983; Arndt et al., 1987; Rabe, 1990; Schulze & Stix, 1990; Schubert, 1991)

დამბინძეებელი	მცენახის სახეობა
SO ₂	<i>Pupulus tremula, Medicago sativa</i>
H ₂ S	<i>Pseudotsuga menziesii, Spinacia oleracea</i>
HF, F ₂	<i>Prunus armeniaca, Gladiolus communis</i>
HCl	<i>Syringa vulgaris, Fragaria vesca</i>
NH ₃	<i>Taxus baccata, Brassica oleracea</i>
NO _x	<i>Apium graveolens, Petunia x hybrida</i>
O ₃	<i>Nicotiana tabacum, Phaseolus vulgaris</i>
PAN	<i>Petunia x hybrida, Phaseolus vulgaris, Poa annua</i>
ეთილენი	<i>Phaseolus vulgaris</i>

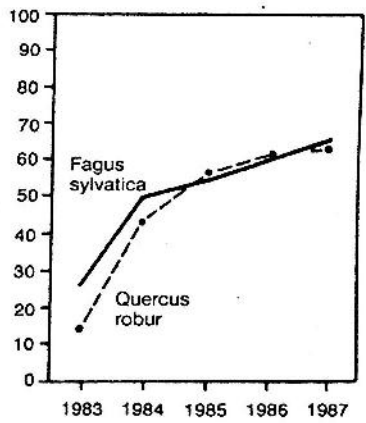
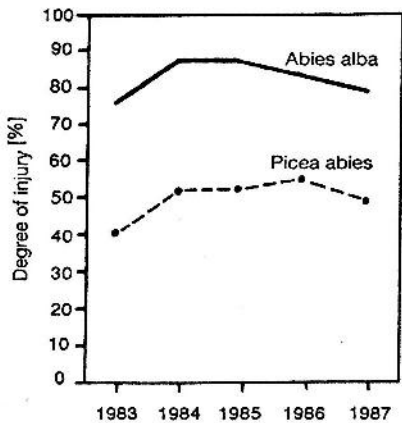
ცხილი 6.21 ხავსების კოლიჩანგობა მიძიე მუკადებისადმი, ჰოგოყ დამაგომვებელი ინდიკატორების მაგალითი (Arndt et al., 1987; Tyler, 1990)

ელემენტი	სახეობა
ყვიცა	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (აგეთვე Zn) <i>Dicronella varia</i> (აგეთვე Zn) <i>Philonotis fontana</i> <i>Fontinalis squamosum</i> <i>Scapania undulata</i>
სპილენძი	<i>Calyptogeia muelleriana</i> <i>Merceya ligulata</i> <i>Mielichhoferia elongata</i> (აგეთვე Fe, Cr) <i>Mielichhoferia nitida</i> (აგეთვე Fe, Pb, Zn) <i>Nardia scalaris</i> <i>Pleuroclada albescens</i>
ნოყელი	<i>Oligotrichum hercynicum</i> (აგეთვე Cu)
ცინკი	<i>Cephalozia bicuspidata</i> (აგეთვე Cu) <i>Pohlia nutans</i> (აგეთვე Cu)

ადვილი იყო შესაბამისი მიზეზების მოძიება: მცენახეების გადაბეჭვა, მავნებლები და ჰაზარტები, ელიმატური უქსეცეები, ცყის ახასნოხი გამოყენება, მინერალური ნივთიერებების ექოსისტემური ბუნების დახლევა ქვეფენილის მოცილების შემდეგ, ნიდაგის გამოფიტვა მოწოკეტეების შედეგად და იდენტიფიცირებადი ელემენტებით მოწამვლა. "ცყების ახალი ტიპის დაზიანებების" შემთხვევაში ხაიმე ჯონკიეტი მიზეზების დადგენა ვეი ხეხებდოდა, მაგამ ნათელი იყო, რომ ამ ჰომოცენში მონაწილეობენ ჰაიმე ახლებელი მავნე ნაქთები. მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ამ დაზიანებების განხილვა დაიწყო ექოსისტემური და სტრესის ენამიკის ასპექტში, ამ კომპლექსური დაავადების ზოგიერთი მიზეზი ნაწილობრივ გამოვიცნა.

ცყის დაზიანების სიმპტომები

ცყის დაავადების მავალი სხვადასხვა სიმპტომის ნაშრომნა დამოკიდებულია: ხე მცენახის სახეობაზე, ხეის ფოხმანზე (მაგ., ნაძვების ნაიგვახი დატოვა), ასაზე, გავიყლების ადგილზე (დაბლობი თუ ფეხობი, სიმაღლე ზღვის დონიდან, უქსოზიცია), ნიდაგის ტიპზე, ქანების გეოლოგიური სტრუქტურასა და სხვადასხვა სტრესორის უთიუთგადაფაზე (ინტოქსიკაცია და ამავე დროს, ჰაზარტების მომავლება ან ელიმატური ჰომობების მევეთი გაუახესება). გამოყვლი ცყის ჰათოლოგებსაც ეი ხშირად უქიხთ ახლებელი დაზიანებების ფონზე "ცყის დაღუპვის" ექცაიხება. ძიხთადად, დაზიანების ხაიმე ჯონკიეტი მიზეზისადმი მათვენების ჰომოცენში საქიხთა დიდი სიფიხილე, მაგ., ვიხსელი ინფექციის, სოკოებით დაავადების, ცხობველებით გამოწვეული დაზიანებების და მწვავე ინტოქსიკაციის (მაგ., მახილების დიდი ჯონცენციაცია გზის ჰიხას, დაბინძურების ახლოს მყოფი ნყაიხ) დროს გასათვალისწინებელია ახეთვე მიიხობალებიანი ვე-



ნახ. 6.93 გეხმანამი 1983-1987 66 ცყის ხე მცენახეთა დაზიანებებით გამოწვეული შეპტორება. ჰომოცენებით გამოხატულია ჯონკიეტი უთი ხით დაფაული ფაიხობი (Schmidt-Vogt, 1989). აღნიშნული საყიხის სხვადასხვა ასპექტები და შესაძლო ინფიხივაციები განხილულია შემდეგ შიომებში: Kandler (1992), Huettl & Mueller-Dombois (1993)

ლებს გავლენა. ხოლმეც შედეგადიანი ენაგნოზი მითითებს კონკრეტულ გამომწვევზე, ეტაბილი შესუსტება (პიენსპონიუსა) ძლიერება კომპლექსური დაავადების შემთხვევაში.

ეტაბილი ახლები გაუჩვევლობის მიხედვად, "ყუების ახალი ტიპის დაზიანებისათვის" დამახასიათებელია გაუჩვეული სიმპტომური სუბსტი და ცალკეული ნიშნები: ზღის ანომალიები (მაგ. მუხლმომხსუნების დამოკლება - "ყახყახის ბუდე"), ნიწვებისა და ფოთლების გაყვითლება (Mg-ის ნაკლებობისას ყვითლება უფრო ასაკოვანი ნიწვები, Fe-ისა და Mn-ის ნაკლებობისას - უფრო ახალგაზრდები), ნიწვების ფოთლებისა და ტოტების ცალკეული უბნების გახმობა, ნიწვების ჩამოყვანა (ვახვების გამეჩხეხება, ნაძვების ჩამოყრებული ტოტების გამოშვება - "ვერცხლის წვიმის სინდრომი"), კენწიხის და ტოტების წველების სიმძაღ და ფესვთა სისტემის გამეჩხეხება. ნიწვოვანი ყუების ვახვის დეგომარეობის საფეხებიდან დახასიათებისთვის გამოიყვანა კატეგორიები, რომლებიც დამახარებელია გაუჩვეულებას (0 - გაუჩვეულებას ადგილი ახა აქვს, 3 - ძლიერი გაუჩვეულება) და ნიწვების ჩამოყვანაზე (ნახ. 6.94). ყუების დაზიანების შეფასება ყვლა ქვეყანაში ახ ახის სტანდარტული. გეომარიაში ნიწვოვანი ყუები ითვლება ოქნა დაზიანებულად (დაზიანების I საფეხი), ხოლმეც ნიწვების ვახვა აღწევს 11-25%, საშუალო დაზიანებულად (II საფეხი) - 26-60% შემთხვევაში, ხოლო ძლიერ დაზიანებულად (III - საფეხი) - 61-99% გხმს; IV საფეხად ითვლება ყის დალუვა. ავსტრიაში იყენებენ 5-6 საფეხს. ჩანაყვითვლი ვიზუალური შეფასება დახლოებითა, განსაყვითებით, ჩამდენი დახლოებით შემწილ ყუებში. ყუების დაზიანების შეფასება შესაძლებელია ავიოტოლოგიათის შემწიბით - ინფინიტილი ფიციების გამოყენებისას დაზიანებული უბები ფიცილებიან სხვა ფიციში.

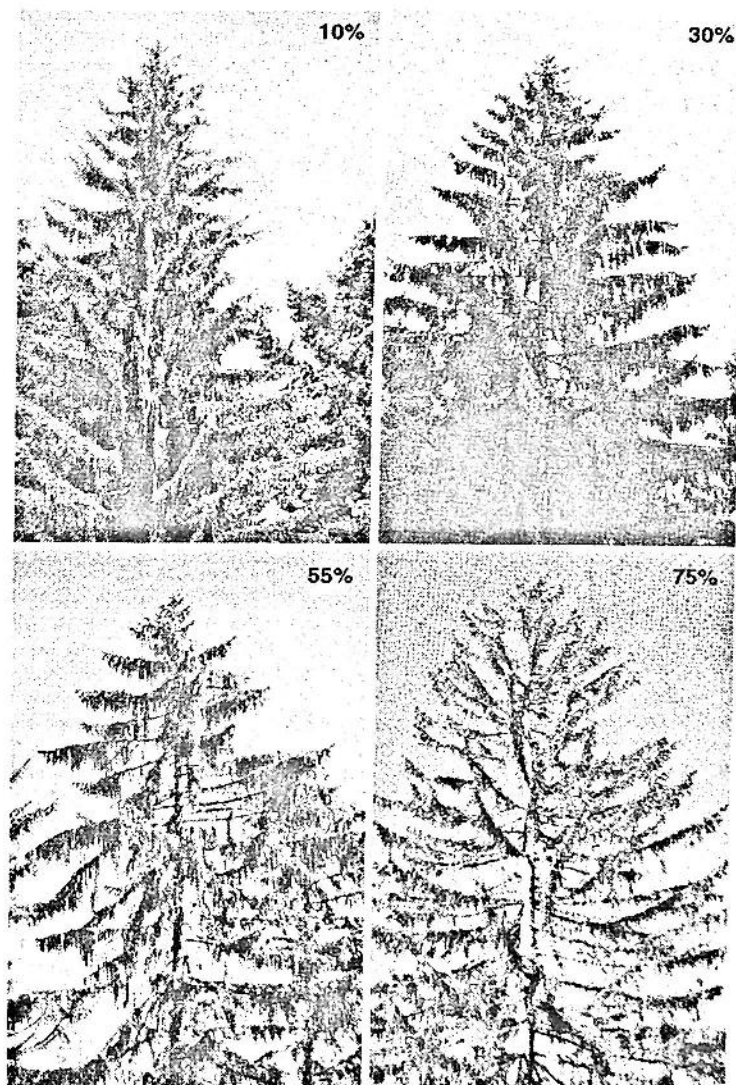
ყუების დაზიანებისთვის დამახასიათებელია ვიწმ სიცივი დაზიანების ხისხის დილი მხავაფიხივება. ასე მაგალითად, მნი, ქვან ნიდადაზე მოხახი ბე მყენაზე უფრო ძლიერ დაზიანებული ჩანს, ვიდე მოიხახი მინეხაღი ნივითიებების მდინა ლიყაფი განაგებული მუხბილი. ესთსა და იბავე ადგილზე დაზიანებები მდინა ნიამე შიძლება განიხილეს ან შემცილებს. ამიყმ, ყის დაზიანების შენავლისას გასათვალისწინებელია კონკრეტული ჰაბიტატის ყვლა ჰახამეყი.

ყის დაზიანების მიზეზები, ნახიომობა და მიმდინაეობა

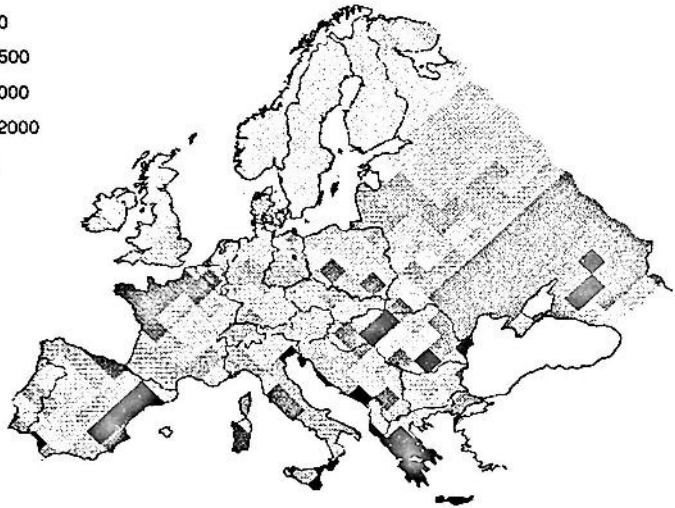
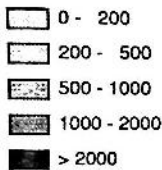
ყუების პიხვილი დაზიანებების ნახიომობის გიოს ცნობილი იყო, ხომ ელიმატი დატვიხითვბთან ეთად ამ პიოცესში მონაწილეობს ჰაიის იმისიები. ასეთი მოსახება ძიხითადე დამეხიებული იყო ნიწვების მთავე იუაქიყაზე. ატომსფეხიში მთავე იუაქიის მქმე კომპონენტები ახის მთავის ნახიომქმენილი გუბი (SO_2 , NO/NO_2), თავისუფალი მთავები (H_2SO_4 , NHO_3 , NCl , HF) და H^+ . მუ-20 საყენის შახნიდან ევიოპაში (ნახ. 6.95) და სხვა ინფისტივილი ივიომენი (KH_2PO_4 მეხიყა, იაპონია) განიხიდა მთავე წვიმები.

ნაწვების მთავანობა დამოყრებულია ადგილობრივი იმისიების სუხათზე და საყანასპიოკო მავისყილების ახლებობაზე. 1970 წლიდან ევიოპაში გაზომილი იქნა pH-ის მონაცემები, რომლებიც მეყემობდა 4-სა და 5-ს მისიის, ზოგ ადგილას 3 - 3 და 4. ისეთ ადგილებში, სადაც წილი და ფეხებების ნიწვანობა ხშირია, მთავანობა მაღალია. ძლიერი მთავე წვიმების გიოს ახლებილი ჩამოყვებვის პიომბიბი ხის ძიში pH-ის მონაცემები მიი ეთუელით უფრო დაბალია, ვიდე ვახვი.

მთავე ევიოციები, იმის მიხედვით, თე ხოგოხია მათი კომპონენტების



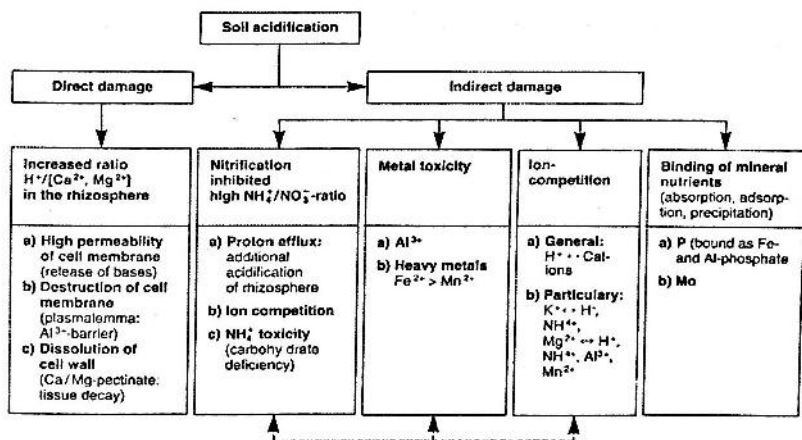
ნახ. 6.94 *Picea abies*-ის ვაჩვის შემოქიება. პიოცენები გამოსახავს ვაჩვუ ნიწვების კაჩვას (Muller & Stierlin, 1990)



ნახ. 6.95 ევროპის კლიმატზე მთავარწილას მითითებული დაჯგოფება. მთავარწილა განისაზღვრება 1 ჰაზე წელიწადში (Hettelingh et al., 1991), მონაცემები სხვა კონტინენტებისათვის იხ. Kuttler (1984), Koziol & Whatley (1984)

ტოქსიულობა, ინვევენ სასისმინდარიო მხგანობის უშუალო დაზიანებას, მაგ., ფოთლის ჯივების ნეკროზები და წინვის უტოკელების დაზიანება. აპოპლასტების დამთავრანებაში შეიძლება გამოიწვიოს ფიკოპროტონების განაწილების ცვლებადობა. ნეკრო ფესვებში უჯრედების დაყოფისას შეინიშნება ქრომოსომების ანომალიები და უჯრედები ზიანდება.

წიადგის დამთავრანებას ცყის დაზიანების ნაშომქმნაში ენიჭება დიდი მნიშვნელობა (ნახ. 6.96). თავდაპირველად, pH 7 ჰიხობებში, სხნადი $Ca(HCO_3)_2$ გამოიყვხვის შედეგად ხდება კუტანობის დაქვეითება. კუტე წიადგში ამის მიუხედავად pH საგაქმნობლად აი იცვლება, მაგამ ამან შეიძლება გამოიწვიოს კალიუმისა და ჰიონის ნაქლებობა. სილიკატუი წიადგში მიმოცვის ჰეაქციების შედეგად ხდება განსაქუთიებით Ca^{2+} და Mg^{2+} გამოიყვხვა და ისინი აწიონებთან ჰითად ჩადიხული წყლის მუშეუობით სცილებიან წიადგს. pH 4 და 6 ფაქტებში თიხა-ჰუმუსის კომპლექსები კათიონების მიმოცვის მუშეუობით ასიხელებენ ბუფერულ ფუნქციას. pH 4 ქვეით თიხა-მიწიხალები იშლება და მუყალების ჰიდროქსიდები გადდიან სხნაში, სადაც აღმინისა და მძიმე მუყალების თავისუფალი იონების ხაოტეწობა მატელობს. წიადგის მთავრანობის მომატება აგხეთვე ინვევს მხგანეი სუბსტაქციის დამლის ინტენსივობის დაცემას და ნიტიფიკაციის ჰიოცესის მუნელებას. წიადგის დამთავრანების მნიშვნელოვან მაჩვენებელს ნაშომადგენს ბაზალეიი კათიონებითა და ნიტირატებით სილახიბე.

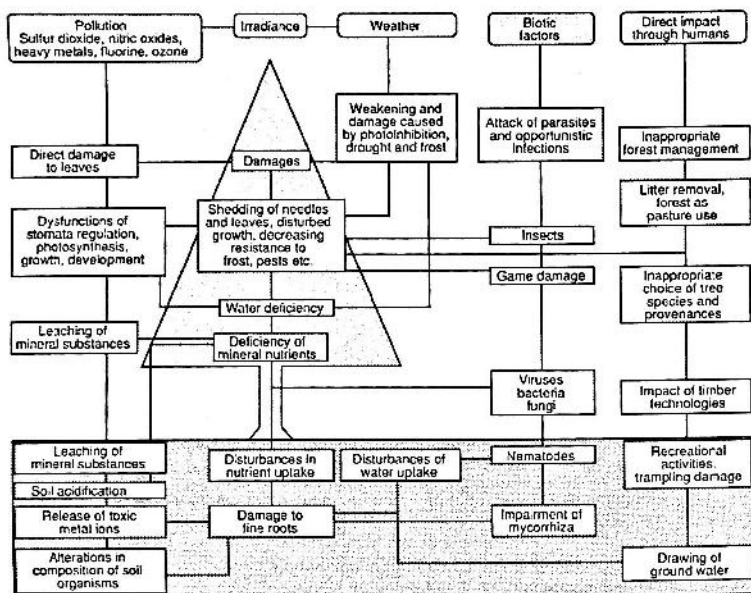


ნახ. 6.96 ნიადაგის მჟავიანობის გავლენა მის თესვებზე და მცენახეთა ფესვებზე (Isermann, 1983)

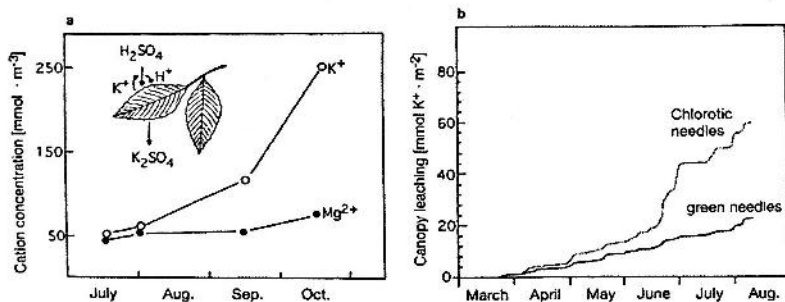
ტყეების ფაქტორმაგებობიანი დაზიანების ცვალებადი სიმკვრივების ერთობლიობა ნახშიროქსიდებზე მთავრად ნაღებების, კლიმატური, ედაფური და ბიოტური ფაქტორების ერთობლივი მოქმედების შედეგად (ნახ. 6.97).

დაზიანების გზის მიმდინარე ფიზიოლოგიური პროცესები უჩვეულობით შესწავლილია მხოლოდ ნაწილობრივ. ყველა შემთხვევაში ნიადაგის დამჟავიანება მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. სილიკატური სუბსტრატზე მოზახიდი ნაძვის წვილი ფესვები გავსელებულია ნიადაგის ზედა ფენებში, რომლებიც ქვეფენილის დაშლის სახესზე უფრო დაზარალებულია, ვიდრე უფრო ღრმა ჰომოზონტები. ამის გამო ხეებს ნიადაგის ზედაპირული გამოშრობის უფრო დიდი საფრთხე ეუქმებათ. ფესვების დაბალი სიხვედრი განვითარებისა და ფესვების სოკოვანთან სიმბიოზის შემცირების გამო, ხე მცენახეები თვისებებზე ნაღებ საყვებ ნივთიერებებს. ხოლო საყვ გაჩვეული საყვები იონების (განსაკუთრებით Mg^{2+} , K^+ და Ca^{2+} , ზოგჯერ Mn^{2+}) ნაღებობას ემატება მთავრად ნაღებები, რომლებიც ამ იონების ფორმებიდან გამოიყვანენ (ნახ. 6.98), ნახშიროქსიდებ ეფექტური და იონების წონასწორობის დაზარალებები.

თუ ადამიანური ნაღებები შეიცავენ ქაზიბი ხომდენობით აზოტოვან ნაღებებს (NO_3^- -ის კომბინაციას NH_3 -სა და NH_4^+ -თან), მცენახის ზედა თავდაპირველად ისე მატებობს, რომ საბოლოოდ მიიღწევა განზავების ეფექტი (იხ. თავი 3.3.2). ხადგან Mg^{2+} -სა და K^+ -ის შემთხვევაში საყვ გავსე ადვილად გადაადგილებად ელემენტებთან, ისინი გამოიტანებიან მცენახის დიფუზიონური ნაწილიდან. დრომიტის ტყის, კრუნიტის ($MgSO_4$) და კალიუმის მაგნიზიის გუდამბით შეჩვევის შემთხვევაში შეიძლება წინკვანი ხე მცენახეების ქლოზობის შეჩვევა. ტყეების სტანხება ახის მხოლოდ პირველი და სწრაფი დაზიანება, რომელიც პირველად მიზეზების (კუჩხოვანი კი ჰაზის დაზიანებების) გადაღაცვის



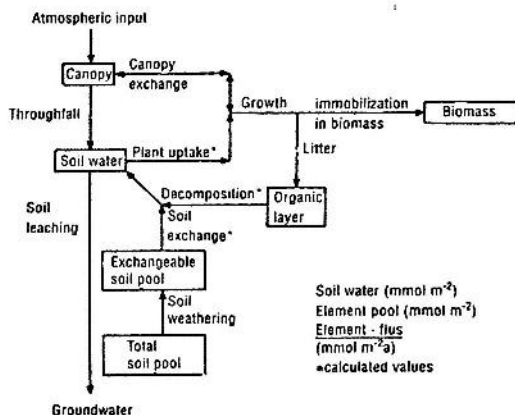
ნახ. 6.97 ცის შეუციხების შესაძლო მიზეზები (Elsner, cit. Hock & Elsner, 1988)



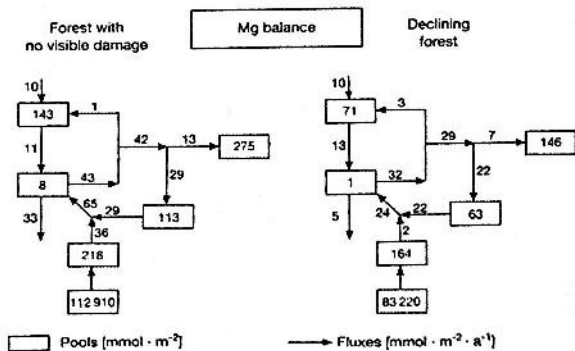
ნახ. 6.98a,b მთავე ნვიშების ზემოქმედება (Cronan & Reiners, 1983; Glatzel et al., 1987)

გაიხეხე ხანგაძლივ ეფექტს ვეი მოგვცემენ.

ტყეებში საყვები ნივთიერებების ბალანსი ფხიად ღაბილეჩია და დამოკიდებულია ბევრ სხვადასხვა ცვლაზე (ნახ. 6.99). აზოტისა და მინერალური ნივთიერებების წიადაგიდან შეთვისების უმნიშვნელო ცვლებდობამაც აი შეიძლება გამოიწვიოს დაზიანებების გაღიშავება, ან ჰიიიიით - მცენაჩეების დასვენება, სწოხედ ამიტომ ყოველ ახად წელიწადს შეუძლია მოელოწეი ცვლილებების თუ სიეხჰიიიების მოტანა.



ნახ. 6.99 ნადვნახის ცვლილება მანგანუმის ზემოქმედების შედეგად (Horn et al., 1989)

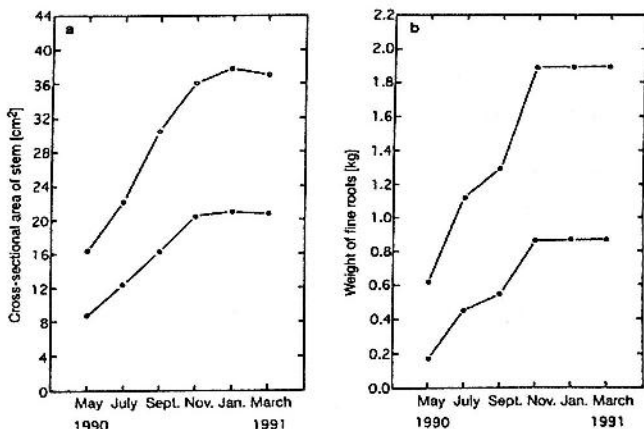


ხადგან ცემიჭეხილის მიმდინაეობა მედმოც ცვადებდობაშია (იხ. ნახ. 1.44). მთელი დედამინოსთვის ცემიჭეხილის სამუდოო გამოთვილი მომაცება სუდაც ახ ასახავს იმ ჰოცესებს, რომლებიც მიმდინაეობს სხვადასხვა ეეგომში. ეეგომ- ნელი თავისებულებები თუ გადასხები დამოკიდებულია ხადიაციის ბადანსზე და განსაკუთებით ჰავიის მასუბის დინამიკასა და ზღვის დინებებზე.

აბმოსდეეომი CO₂-ის დახოვებას გააჩნია მავალი ასუეეი: (1) ნახშირბ- ფანი აის ფოტოავტოფოფური მოგანიზმების საეეები ნოთიეება და მცენ- ხეები ამ მუთხევეამი გეველინებია მის მხახველებად; (2) ნახშირბფანი, ინფხანითელი სუეეის მთანთქმის გამო, აის ამინდის ეეეადიის მნიშვნ- ეოვანი ეეემენტი, ხამაც მეიძება გამოონვიოს დედამინოს მცენახული საფაის მუცვა; თუ ადგილი ეენება მცენახელებოს მნიშვნელოვან ცვადებდობას, ეს თავისთავად გავლენას მოახდენს ნახშირბადის გლობალუი ბადანსზე.

ჰავიში CO₂-ის მუეველობის მომაცებასა და მცენახეების მიუი CO₂-ის მთანთქმას მოიის ასლებელი უთიეოთავეშიი

მცენახეებში ბომასის ჰომდეეია ძიხითადე მუზღუდეია CO₂-ის ბუნებოი მახაგებით. გამოევეებმა უეენეს, რომ ფოტოსინთეის ენახის გახედა მუი- ეებოდა აბმოსდეეომი CO₂-ის დღესდღობით გაბატონებული ეონეეეეეეების (დახბ. 350 μL^{-1} , ხაც მუენაბამება 35 Pa ჰავიეე დნეეას) სამუი მომაცების მუთხევეამიე ე. სათბუში CO₂-ის ეონეეეეეეეეის 100 Pa-დე გახედა ინეეეს მცენახეების ინეენსიუი ზედა CO₂-ის ეონეეეეეეეეის გაომაცების მუეეად მც- ნახეები იხედებანა ეეეი სნხაფად (და ეეეი "ნხაფად ცხოეომენ") და მათი ბომასის ჰომდეეია მალაია (ნახ. 6.101). CO₂-ის მალაი ეონეეეეეეეეების ჰ- იომებში ბაეეები ნაეებად აიონ გახსნილი და მუენაბამსად ნეის ამოეებდაც დაბაია, ამოკომ გვადვის ჰიომებში მოხაე მცენახეებს მუეეიათ მეეი



ნახ. 6.101a,b *Citrus aurantium*-ის ზედა CO₂-ის ბუნებოი (●) და მომაცებელი (○) ეონეეეეეეეეების (Idso & Kimball, 1992)

ჩაიწვინებით CO₂-ის შეთვისება (ცხ. 6.23). მაგამ, მცენახეთა სხვადასხვა სახეობაში გამოყველები უჩვენებენ განსხვავებულ და ზოგჯერ საპრობლემო მონაცემებს [161]. CO₂-ის ქაბი უწყვეტეხაციების ახახელსახელი გავლენა შეიძლება გამოიხახოს მაგ., ქოხოზდასტების გადავსებამი სახამებლის მახყვებით (გაქედა) ან ჰიპოტეხიოველი ფოთლების განვითახებამი (უფხი ფამახი

ცხილი 6.23 მცენახეთა და მცენახეთა თანასახოგაგოებების შესადოი ხეაქცია აგომსფეხომი CO₂-ის გაოხმაგებახე (Strain & Cure, 1983; Farrar & Williams, 1991; Hunt et al., 1991; Nobel, 1991c; Woodward et al., 1991; Korner & Amone, 1992; Weigel et al., 1992; Coleman et al., 1993; Overdieck, 1993; Thomas et al., 1993) (+ გახედა; - დაქვეითება; 0 უცვლილი; X გაუქვეუველი)

მიხლოგენები და განვითახება	
მეზოფილის სისქე	0 / +
ფოთლის ფახით / ფოთლის მშახლი ნონა	0 / -
ფოთლის ფახითის ინდექსი (LAI)	+ / X
ლოქოს ხედა	+
დაყოველის სიბშიე	+ / -
ფესვის ხედა	+
თანფახილობა: ფესვი / ლოქო	+ / -
ყვავილის ფოხშიეება	- / +
თესვის ზომა	+
ფოთლის ზომა და დაბეება	+ / X
მეკაბოლიზმი, მშახლი მახის ჰიოდექცია და მცენახეთა წყლის ხეიმი	
ნეო-ფოქოსონოთეხი	+ (C ₃ > C ₄)
RuBP-ახიოქოლიზა	0 / -
CAM ფექცია	+
მიოქონდეიოელი სუნთქვა	+ / -
მაქების ქანსაჰიოქი	+ / X
მშახლი მახის ჰიოდექცია	+
ქანსაჰიოქცია	- (C ₄ > C ₃)
წყლის გამოყენების უფექქეობა	+
ახოქის გამოყენების უფექქეობა	0
მშახლი მახამი მიწეახლების უწყვეტეხაცია	-
მშახლი მახის ჰიოდექცია სიციხეში, გვალვასა და დამღამების ჰიოხებებში	+
მცენახეთა თანასახოგაგოებები	
სინათლის შეთვისება	+ / -
წყლის შეთვისება	+ / 0
მიწეახლების შეთვისება	+ / 0
უწყვეტეხაცია	+ / 0 (C ₃ > C ₄)

ფოთლები, ხომღებდაც ფოთლის ფახითის თანაფახილობა მშახლი ნონასთან - ფოთლის სპეციფიკი ფახითი - დაბალი აქვთ). ნახმიოწყადებების ქაბი უწყვეტეხაციის შედეგად ასიმილაციების ქანსაჰიოქი ფესვებში შეიძლება საგაძნობად განიხილოს. ეს, თავისთავად, გამოიწვევს მიწისზედა/მიწისქვეშა ნახილების შეფახილების შეცვლას, ფესვების სუნთქვის ინტენსივობის მომატებას და ფოქოსონოთეხის ჰიოდექცების გამოყოფას ფესვებიდან. თუ CO₂-ის ქაბი უწყვეტეხაციებს ახი შევსაბამება და სხვა საყვები ნოთოიეებების მახაგი, მცენახეში ყვავილებისა და ნაყოფების განვითახების ინტენსივობა კლებულობს (ნახ. 6.102).

ბიოქიმიკების ანალიზირების თანდასხმობა გამოიწვევს ზღის ჰიქსის შიქლედას და ჰიქსისტრეკტობის დაქვითობას. ზოგადად მინც ისე ჩანს, რომ CO₂-ის კონცენტრაციების მომატება უქიო ხელსაყიელი იქნებოდა მცენაიქების-თვის. ყოველ შემთხვევაში, უნდა გავითვალისწინოთ, რომ ყველა ზემოთ მოყვანილი გამოყვნივა ჩატახებელია კრეტუილ მცენაიქებზე, დაბოხატოიქე ჰიქობებში და ელიოს მოყვლ ინტეივალში.

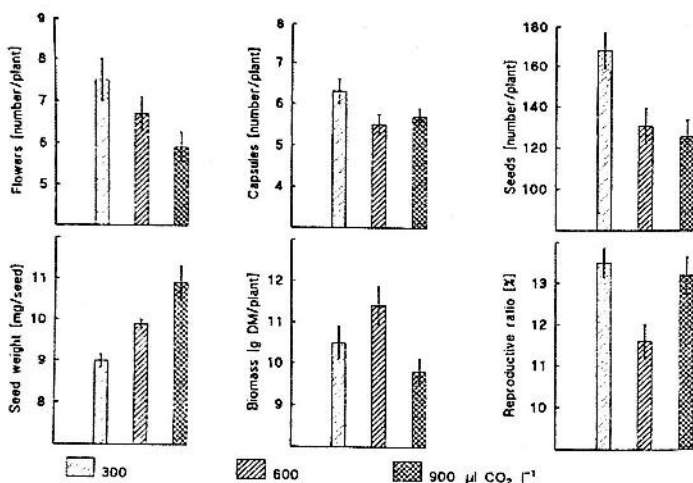
უახლოეს ნახსურში ახსებელი მცენაიქების ზღის ინტენსივობის შედახებამ დღვანელითან შიქობება გაიქვეული ნახიმდგენა შეგვიქმნას იმის შესახებ, თუ ჰოგოი შიქვლებოდნენ მცენაიქები CO₂-ის ქახიბი კონცენტრაციების ხანგძლივი გავლენის ჰიქობებში. ნამახიბი და ანწლელების წინათ დაკონსიქვებული ფოთლების ანალიზი მიოთოთებს CO₂-ის მაღალ კონცენტრაციასა და ბავების დაბად განსწილობას შიქის ახსებულ ქიოთიქთავშიქიზე. ამ მიმაქოთლებით წიქიქი ჰგოლების ანალიზის შედგად მიღებული მოწაცემები წინააღმდეგობიქვივა; CO₂-ის ქახიბი კონცენტრაციის გავლენა გადაიქახება მიავალი სხვადასხვა ფაქტოის მოქმედებით. CO₂-ის მაღალი კონცენტრაციებისადმი ფიზიოლოგიქი (RuBP-ქახიბოქსილაზის აქტივობის შემციქება) და მოიფოლოგიქი (მაგ., ფოთლის ფაქოის ინდუქსის მომატება) შეგება გამოიწვევდა თავდაპიქვივად მაღალი ჰიქოქტიკოლობის უნახის შემციქებას. ეს მოვლენა აქიოთუე გავლენას მოახდენდა მცენაიქთა სხვადასხვა უგუებებს შიქის ახსებულ კონტეიქვიქულ თანდასხმობაზე, მაგ., C₃-მცენაიქებსა და C₄-მცენაიქებს შიქის, სწიქფად მოზახე ნიქიბანებებსა და მიავანწილან ბალიებებს შიქის, აქიოთუე ხე მცენაიქებს შიქის. გაქდა ამისა, ზღვის ჰლანქტოის ჰიქოქტიკობა (თუ გავითვალისწინებთ CO₂-ის კონცენტრაციების შემწიწმს) საგძწობდად ვიქ მომატებად.

განათვალისწინებელია ის გაქიმოება, რომ ბუნებიქე უკოსისტემებში, მიავანწილი ქიოთიქთავშიქიების ახსებობის გამო, CO₂-ის კონცენტრაციის მომატებამ შიქობება სულც აქ გამოიწვიოს ბიომასის შესაბამისი მომატება, განსაქოთიქობით ხანგძლივი ჰიქიოქის განმავლობაში. უქიო შეტად მოსალოდწელია ყველა იოთელ სისტემაში ახსებელი ჰეგლაციის შემწიწმების გათანადიქება. ყოველ შემთხვევაში, ნახიქიბადის გლობალიქი ბიქენვა ბიოსფეროსა და აქმოსფეროს შიქის, ამ ელემწიქის რიოოსფეროსა და ჰიქოსფეროს ელი სიქიქებებში ახსებობის გამო, საქმაროდ ძლიქად აიქს განწიწწიქებელი (ნახ. 6.103).

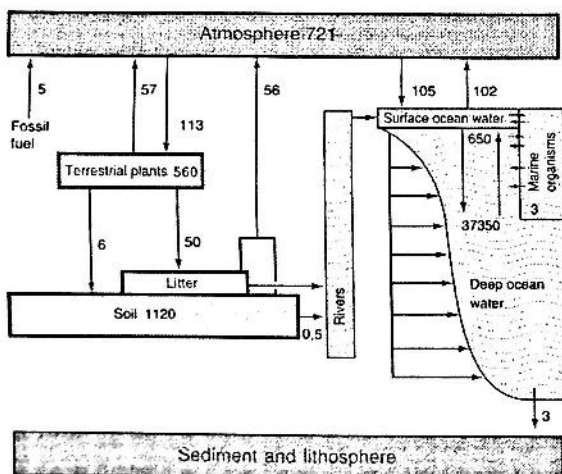
ქლიმატის ცვლილების შესაძლო ეფექტი

ქლიმატის ცვლილებებმა, "სათბუქის ეფექტი" მოწანილად გაზების დაქიქვბასთან ქიოთად, მცენაიქობაზე უნდა მოახწიწონ უქიო ელი გავლენა, ვიქი CO₂-ის უქიქლო ეფექტმა წიოთიქებათა ცვლასა და ზიქდაზე. ამ მიმაქოთობით, ქლიმატის ცვლენაბობის ხახისი ყველაზე ნაქლებად აიქს ცწობილი. დღესდღეობით დაქიქვილი ცწწის საფუძველზე დაყიწწობით, უქიო ადვილია ქლიმატის ცვლილებების (იქმლებიქც ნახსურში ახსებულ ცვლილებებზე უქიო სწიქფად ხდება) შედგების შეფასება.

მეტეოიქოლოგების, ოქანოლოგების და გაციოლოგების მიქი ქლიმატის ცვლილებების ედამიწის მასშტაბით ჩატახებელი გამოყვეუების საფუძველზე შიქმწა ქიომაწიოისგან ძლიქი განსხვაებული ჰიქგწოქული იმედლები. General Calculatuiion იმედლ (GCMS) სისტემაზე დამყახებელი გამოთვლების მიხედიოთ, 2050 წლისთვის ედამიწის საშუალო ტემპიქატუქა გაიზებება 2,5°C-ით და CO₂-ის კონცენტრაციოა აქმოსფეროში გაიქმაგდება [101]. იმედლების უქიქსობა გვიქვენებს უქიო მაღალი გეოგრაფიქი განედების (ციბიბიქი, იანდა) შეტად გაბობას, ნაქებ ცვლილებებს ქიქიქებში და სიქწიქილ ზონების მიქიღიწიწე



ნახ. 6.102 CO_2 -ის გაზივილი ყონეწეჩაყვივის ზეგავლენა *Abutilon theophrasti*-ის ყვავილობასა და ნაყოფობაზე. ყვავილების რიცხვი, ნაყოფის დასელები და თესლები, აჭეოთე საეოთო ბორომასა გადანაგაიომებელია მთელ მყენაეზე (Bazzaz et al., 1985). მონაყებები სხვა მყენაეეოთ მესახეიოთ ნბ. Garbutt & Bazzaz (1984)



ნახ. 6.103 ნახშირბადის გლობალური ციკლის მოდეელი (King, De Angelis & Post cit. Jarvis (1989) მიხედვით)

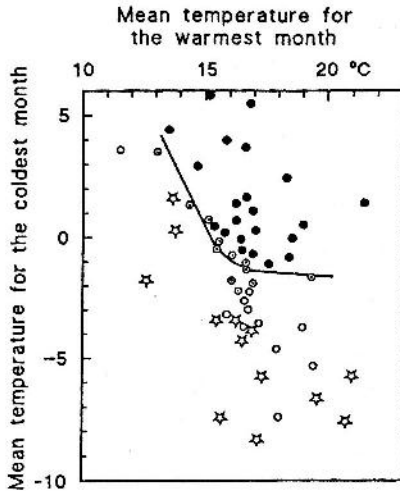
გავსელებას. ელიმაცუი მონაცემები უკავშირდება მხავად ერო-ფიზიოლოგიუ მი-
ედის, ხაც ნაჩიმომბის მოვლებინს განვითარების სხვადასხვა სტენახს. ნახ.
6.104 ასახავს ტემპერატურის 20°C-ით გაზიხის ჰიომბებში მცენახული საფახის
მიუი ნახმიბადის ფიქსაციის ხეგომნაღუ ცვლილებას. გამოთვლების საფუძვლად
აღბული მონაცემები აჩეთვე განაჰიომბებენ გავსელების ანალიზის ჰიომბებს:
გავსელების საზღუდების ჰოტენციუი ელიმაცუი (ახა ბოლოუი) ჰიომბებზე დამყა-
ბული კოხილაციუი დიგახამბი უახგ ნაჩიმოდგენას გვიქმინან მალიმიტიხებელ გლო-
ბაღუი ელიმაცუი ფაქტორებზე (ნახ. 6.105).

მცენახუების ხეაქია ტემპერატურის მომატებაზე, სიმშხალის ჰეიომბების
გახედასა და დებომივაზე (ყვედაფეიი ეს უნდა მოჰყვეს ელიმაცის ცვლილებებს)
ადგილი განსაჭეხეია: ზაფხულის უფიო მალაღი ტემპერატურები ტენებისა და ბო-
ხეაღუი ცყეების ზონებში, სადაც ამჟამად ოპტიმალუიხზე დაბალი ტემპერატურებია,
გამოიწვევს ნივთიუიხებთა ცვლისა და ზიხის ჰიოციხის გაძლიერებას. ასიმილაციის
გაზიხიღ უნახს, სუნთქვის ინტენსივობის მომატების გამო, დაუიიისიიიხება
CO₂-ის ქაიხი გამომყოფა. ამ ხეგომნებში დაბობბას მოჰყვედა ქვეფენილის
მიუიომბიღი დაშლის ინტენსივობის მომატება და ამის შედეგად CO₂-ის აცმოს-
ფეიომბი გამომყოფის გაზიხდა. საშეაღო გეოგრაფიულ განედებზე ვეგეტაციის ჰეიო-
მისს ნანგეძლივობა გაიზიხება; იმ შემთხვევაში, თუ ფოთოღმცვენი მცენახუ-
ბი შეინახეენებენ შეფოთღვის საღლეისოდ აიხუბული ჰეიომისს ნანგეძლივობას
(ხადგან მათი ფოთოღმცვენა უფიო ფოტოჰეიომღიზობთან აიის დაკავშირებული,
ვიღეუ ტემპერატურის მატებასთან), მახადმწვანე მცენახუები მოგბული აჩიზიბიან.
იბიღი ზამთარი გამოიწვევს ზამთარის მსლვეების ჰეიომისს გვიან დაგომბას,
ხაც ვეი დაკავშირებებს ცროიკების სიცივისადმი მოთბოვნილებას ხეგომნებში,
იომღებოც უფი მშხალი გახედბიან, ადგილი უქნება გვადვის, სიციხის და მახიღბით
დაკვიოთვის გაძლიერებას. ოყენებების დინებები შეიცივიან მიმართულებას და,
შესაბამისად, განსხვავებული ოქნება ფოტოპლანქტონის შემადგენლობა.

მცენახუები და მცენახუთა ჯგუფები, მათ მიუი ელიმაცუი ჰიომბებისადმი
სვეიფიუი მოთბოვნილებების გამო, უჩვეებენ ელიმაცის ბოლოგეიუად მნიშ-
ვნილოვან ცვლებადობას. მცენახული საფახის შემადგენლობის (მცენახულობის
გავსელების საზღუდის შეცვლა, ცაღეული სახეობების გამოჩენა ან დათიგენვა)
ვიზუალუად შესაძწევი ცვლილებები წინ უსწიებენ მეტაბოლიზმისა და განვი-
თარების ჰიოციხების ცვლილებებს ცაღეულ მცენახში. ელიმაცის ცვლებადობისად-
მი მცენახის სვეიფიუი ხეაქიის საყმახისი ცოღრის შემთხვევაში, შეიძლება
გამოყყოთ ინდიკატორი მცენახუები, იომღებოც გამოდგებოდენ ელიმაცის საიმონ-
იტიხინგეო.

აკლიმაციზაციის ინდიკატორები, იომღებდაც გააჩნიათ მოღეაციუიი ადაქაცი-
ის ფაიოთ ამპლიტუდა (ფიზიოლოგიუი ჰელსტიუიხობა), მოღეაციუიიი თავი-
სებუიებები და მალაღი გენეტიუიი ჰელსტიუიხობა (სიციხებისუნაჩინი ერო-
ტიზების განვითარების უნახი), დიღი ხნის განმავლობაში გამოდგებიან ჰაბიტაციის
საკესტო მცენახუებად. სტიუიი დაჩქარებებს ევოლუციუი განვითარებას, ხოლო მათი
შეგუების მდგომარეობა მიუთითებს გახეში ჰიომბების შესაბამის ცვლილებებზე.

მიგაციის ინდიკატორებს ნაჩიმადგენენ მცენახუთა ის სახეობები, იომღებ-
მაც თამბათა ცვლის ნანგეძლივ ჰიომბებში გამოიშევევს სტაბილუიი წიშან-თვი-
სებები, ხოლო მათი გავსელებებს ახეაღის შეცვლა მიუთითებს გახეში ჰიომბ-
ბის შესაბამის ცვლილებებზე. ხე მცენახუები (და, აჩეთვე, ბადახოვანი მცენ-
ხუები) გახეში ფაქტორების ცვლებადობაზე განსაკუთრებით ნაქნებად ჰასუბობენ
შეგუებით - იბიღი ძიოთადად იცივიან ახეაღს [101]. ამიკომ, ამ ჰიომბების შე-
ნავლისას მცენახულობის ისტიოხა და ჰაღეოეოლოგიუი მონაცემები გვადღენ
მნიშვნელოვან ცნობებს. იგომიუ ნესი, მცენახულობის მიგაციული მოძახობა



ნახ. 6.104 გლობალური ტემპერატურის 2K-ით მომაკვების მოდეტი. დადებითი მარვენებლები მოთითებს, რომ ტემპერატურის გაზიდა გამოიწვევს ნახშირბადის ასომილიების ზიდას. ჩიდილოთის განდების მცენაიედი საფაიი ტემპერატურის ასოთ გაზიდას უასუხებს ასომილიციის განსაყუთიბელი მყებოთ. ტენიანი ციპოიებისა და სუბციპოიების მცენაიეები, მზაიი ციპოიედი იეგიონების მცენაიეებთან შედაიებით. შუითვისებენ შუკ ნახშირბადს (Esser, 1987). მსგავსი მოდეტი კახტენიანი ციციციიებისათვის იხ. Masing et al. (1990), ხმციმ ატიოელებებისათვის იხ. Carter et al. (1992)

დციი ნელია. ამციმ ძნელი შევფასოთ მცენაიეების იეკიყია ციმატეიი ჰიხობების ასე სნაფი ცვილებებისადმი.

ციმატის სნაფი ცვადებდობა განსაყუთიბელი ამოცანებს უყენებს მცენაიეთა უკოფიზიოლოგას: მცენაიეთა გაზიყეებასა და გაიემო ფაქციოებს შიხის ასებული უთიეიყავშიი შესნაველი და კუზაღეად ახსნილი უნდა იყნეს შედაიებით მუთოდებზე დაყიენობით. ამ ჰიოცესში სასაიგებლო იქნებოდა ბიონციყატი მცენაიეთა უკაფების თუ ფუნციონალეიი ტიპების მოძიება სისტემაციის მიეი. უკოფიზიოლოგიი გამოყველები კონციენციიებული უნდა იყნენ ზიენსა და განვითაიების კანონზომიეიებების შესნაველაზე. მცენაიეთა ნივთიეებათა ცვიის შესნაველისას ყიადლება უნდა მიეყეს ნახშირბადისა და მინეაელეი ნივთიეებათა ცვიის ჰიოცესებს შიხის ასებული უთიეიყავშიის. ყველაზე უფიო მნიშველივანი იქნებოდა ცადეული მცენაიეზე ციმატეიი ფაქციიების გავდენის შესნაველისას ნიდაგის თავისებუიებების გათვალისწინება.

ბექსტში სინთეზური ლიბნარატორის ნუსხა

- [1] Ajtay GL, Ketner P, Duvigneaud P (1979) Terrestrial primary production and phytomass. In: Bolin B, Degens ET, Kempe S, Ketner P (eds) The global carbon cycle. Wiley, Chichester, pp 129-181
- [2] Alexeev VA (1975) Svetovoi rezhim lesa. Nauka, Leningrad
- [3] Altman PhL, Dittmer DS (1972) Biology data book, vol I; 2nd edn. Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda
- [4] Alvim PD (1960) Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. Science 132:354
- [5] André M, Massimino D, Dagueneat A (1978) Daily patterns under the life cycle of a maize crop. I. Photosynthesis, transpiration, respiration. Physiol Plant 43:397-403
- [6] Aono Y, Omoto Y (1993) Variation in the March mean temperature deduced from cherry blossom in Kyoto since the 14th century. J Agric Meteorol 48:635-638
- [7] Atkinson DE, Walton GM (1967) ATP conservation in metabolic regulation. J Biol Chem 242:3239-3241
- [8] Badger MR, Pfanz H, Büdel B, Heber U, Lange OL (1993) Evidence for the functioning of photosynthetic CO₂-concentrating mechanisms in lichens containing green algal and cyanobacterial photobionts. Planta 191:57-70
- [9] Ball MC (1988) Ecophysiology of mangroves. Trees 2:129-142
- [10] Bauer H, Martha P, Kirchner-Heiss B, Mairhofer I (1983) The CO₂ compensation point of C₃ plants - a re-examination. II. Intraspecific variability. Z Pflanzenphysiol 109:143-154
- [11] Bazzaz FA, Ackerly DD (1992) Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: Fenner M (ed) Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. CAB International, Wallingford, pp 1-26
- [12] Beadle CL, Long SP (1985) Photosynthesis - is it limiting to biomass production? Biomass 8:119-168
- [13] Beerling DJ, Chaloner WG (1993) Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. Ann Bot 71:431-435
- [14] Belaya GA (1978) Ekologiya dominantov kamchatskogo krypnotraviya. Izdat Nauka, Moskva
- [15] Bělehrádek J (1957) Physiological aspects of heat and cold. Annu Rev Physiol 19:59-82
- [16] Berendse F, Aerts R (1987) Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? Funct Ecol 1:293-296
- [17] Bierhuizen JF (1973) The effect of temperature on plant growth, development and yield. In: Slatyer RO (ed) Plant response to climatic factors. UNESCO, Paris, pp 89-98
- [18] Bierhuizen JF, Wagenvoort WA (1974) Some aspects of seed germination in vegetables. 1. The determination and application of heat sums and minimum temperature for germination. Sci Hortic 2:213-219
- [19] Björkman O, Demmig B (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. Planta 170:489-504
- [20] Blackman FF (1905) Optima and limiting factors. Ann Bot 19:281-295
- [21] Bothe H, Yates MG, Cannon FC (1983) Physiology, biochemistry and genetics of dinitrogen fixation. In: Lauchli A, Biesleski RL (eds) Inorganic plant nutrition. Ency-

- clopeidia of plant physiology, vol 15 A. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 241–285
- [22] Boysen-Jensen P (1932) Die Stoffproduktion der Pflanzen. Fischer, Jena
- [23] Briggs GE, Kidd R, West C (1920a) Quantitative analysis of plant growth. *Ann Appl Biol* 7:103–123
- [24] Briggs GE, Kidd R, West C (1920b) Quantitative analysis of plant growth. *Ann Appl Biol* 7:202–223
- [25] Brix H (1990) Uptake and photosynthetic utilization of sediment-derived carbon by *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquat Bot* 38:377–389
- [26] Brown RH, Hattersley PW (1989) Leaf anatomy of C_3 – C_4 species as related to evolution of C_4 photosynthesis. *Plant Physiol* 91:1543–1550
- [27] Bryant JP, Chapin-F III FS, Reichardt PB, Clausen TP (1987) Response of winter chemical defense in Alaska paper birch and green alder to manipulation of plant carbon/nutrient balance. *Oecologia* 72:510–514
- [28] Buesa RJ (1977) Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. *Aquat Bot* 3:203–216
- [29] von Caemmerer S, Evans JR (1991) Determination of the average partial pressure of CO_2 in chloroplasts from leaves of several C_3 plants. *Aust J Plant Physiol* 18:287–305
- [30] von Caemmerer S, Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376–387
- [31] Carpenter EJ (1992) Nitrogen fixation in the epiphyllae and root nodules of trees in the lowland tropical rainforest of Costa Rica. *Acta Oecol* 13:153–160
- [32] Čermák J (1989) Solar equivalent leaf area: an efficient biometrical parameter of individual leaves, trees and stands. *Tree Physiol* 5:269–289
- [33] Chapin DM, Bliss LC, Bledsoe LJ (1991) Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem. *Can J Bot* 69:2744–2755
- [34] Chapin FSt, Schulze ED, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 21:423–447
- [35] Chiu ST, Ewers FW (1992) Xylem structure and water transport in a twiner, a scrambler, and a shrub of *Lonicera* (Caprifoliaceae). *Trees* 6:216–224
- [36] Claes B, Dekeyser R, Villarroel R, Van den Bulcke M, Van Montagu M, Caplan A (1990) Characterization of a rice gene showing organ-specific expression in response to salt stress and drought. *Plant Cell* 2:19–27
- [37] Crawford RMM (1982) Physiological responses to flooding. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Encyclopedia of plant physiology*, vol 12 B. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 453–477
- [38] Crespo HM, Frean M, Cresswell CF, Tew J (1979) The occurrence of both C_3 and C_4 photosynthetic characteristics in a single *Zea mays* plant. *Planta* 147:257–263
- [39] Dacey JWH (1981) Pressurized ventilation in the yellow waterlily. *Ecology* 62:1137–1147
- [40] Dainty J (1976) Water relations of plant cells. In: Lüttge U, Pitman MG (eds) *Encyclopedia of plant physiology*, vol 2. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 12–35
- [41] Dawson TE, Ehleringer JR (1993) Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in box elder, *Acer negundo*. *Ecology* 74:798–815
- [42] Delf EM (1911) Transpiration and behaviour of stomata in halophytes. *Ann Bot* 25:485–505
- [43] Demmig-Adams B, Adams WW, Winter K, Meyer A, Schreiber U, Pereira JS, Krüger A, Czygan FC, Lange OL (1989) Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O_2 evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO_2 uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* 177:377–387
- [44] Dicke M, Dijkman H (1992) Induced defence in detached uninfested plant leaves: effects on behaviour of herbivores and their predators. *Oecologia* 91:554–560
- [45] Dicke M, Sabelis MW (1988) Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Funct Ecol* 2:131–139

- [46] Dickinson NM, Turner AP, Lepp NW (1991) How do trees and other long-lived plants survive in polluted environments? *Funct Ecol* 5:5-11
- [47] Dixon HH (1914) Transpiration and the ascent of sap in plants. Macmillan, London
- [48] Doley D (1981) Tropical and subtropical forests and woodlands. In: Kozlowski TT (ed) Water deficits and plant growth. Vol VI: Woody plant communities. Academic Press, New York, pp 209-323
- [49] Dormling I (1989) The role of photoperiod and temperature in the induction and the release of dormancy in *Pinus sylvestris* L. seedlings. *Ann Sci For* 46:228s-232s
- [50] Downs RJ, Hellmers H (1975) Environment and the experimental control of plant growth. Academic Press, London
- [51] Downton WJS (1975) The occurrence of C_3 photosynthesis among plants. *Photosynthetica* 9:96-105
- [52] Dufrêne E, Dubos B, Rey H, Quencez P, Saugier B (1992) Changes in evapotranspiration from an oil palm stand (*Elaeis guineensis* Jacq.) exposed to seasonal soil water deficits. *Acta Oecol* 13:299-314
- [53] Elakovich StD (1989) Allelopathic aquatic plants for aquatic weed management. *Biol Plant* 31:479-486
- [54] Elfving DC, Kaufmann MR, Hall AE (1972) Interpreting leaf water potential measurements with a model of a soil-plant-atmosphere continuum. *Physiol Plant* 27:161-168
- [55] Eliáš P (1983) Water relations pattern of understorey species influenced by sunflecks. *Biol Plant* 25:68-74
- [56] Elstner EF, Fink R, Höll W, Lengfelder E, Ziegler H (1987) Natural and Chernobyl-caused radioactivity in mushrooms; mosses and soil-samples of defined biotops in SW Bavaria. *Oecologia* 73:553-558
- [57] Epstein E (1983) Crops tolerant of salinity and other mineral stresses. In: Ciba Found Symp 97: better crops for food. Pitman, London, pp 61-76
- [58] Erickson RO, Michelini FJ (1957) The plastochron index. *Am J Bot* 44:297-305
- [59] Ernst WHO (1983) Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. *Ber Dtsch Bot Ges* 96:49-71
- [60] Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia* 78:9-19
- [61] Fenner M (1980) Some measurements on the water relations of baobab trees. *Biotropica* 12:205-209
- [62] Finke RL, Harper JE, Hageman RH (1982) Efficiency of nitrogen assimilation by N_2 -fixing and nitrate-grown soybean plants [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant Physiol* 70:1178-1184
- [63] Firbas F (1931) Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. *Jahrb Wiss Bot* 74:459-696
- [64] Fischer RA, Turner NC (1978) Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annu Rev Plant Physiol* 29:277-317
- [65] Flores HE (1990) Polyamines and plant stress. In: Alscher RG, Cumming JR (eds) Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms. Wiley-Liss, New York, pp 217-239
- [66] Flowers TJ (1985) Physiology of halophytes. *Plant Soil* 89:41-56
- [67] Francis D, Barlow PW (1988) Temperature and the cell cycle. In: Long SP, Woodward FI (eds) Plants and temperature. Company of Biologists, Cambridge, pp 181-202
- [68] Fromm J, Eschrich W (1993) Electric signals released from roots of willow (*Salix viminalis* L.) change transpiration and photosynthesis. *J Plant Physiol* 141:673-680
- [69] Frost-Christensen H, Sand-Jensen K (1992) The quantum efficiency of photosynthesis in macroalgae and submerged angiosperms. *Oecologia* 91:377-384
- [70] Gastra P (1959) Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded Landbouwhogesch Wageningen* 59:1-68
- [71] Gaff DF (1989) Responses of desiccation tolerant "resurrection" plants to water stress. In: Kreeb KH, Richter H, Hinckley TM (eds) Structural and functional responses to environmental stresses: Water shortage. SPB Acad Publ, The Hague

- [72] Gardner WR (1968) Availability and measurement of soil water. In: Kozlowski TT (ed) Water deficits and plant growth, vol I. Academic Press, New York, pp 107-135
- [73] Gates DM (1973) Plant temperatures and energy budget. In: Precht H, Christophersen J, Hensel H, Larcher W (eds) Temperature and life. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 87-101
- [74] Gausman HW (1985) Plant leaf optical properties in visible and near-infrared light. In: Grad Studies, Texas Tech Univ No 29. Texas Tech Press, Lubbock, pp 78
- [75] Gausson H (1954) Théories et classification des climats et microclimats. Rapp et Comm, Paris, Bot Cgr, Sect 7b, vol 8:125-130
- [76] Geiger R (1961) Das Klima der bodennahen Luftschicht, 4. Aufl. Vieweg, Braunschweig
- [77] Gibson AH, Jordan DC (1983) Ecophysiology of nitrogen-fixing systems. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) Encyclopedia of plant physiology, vol 12C. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 301-390
- [78] Gimmler H, Weis U, Weiss C (1989) pH-Regulation and membrane potential of extremely acid resistant green alga *Dunaliella acidiphila*. In: Dainty J, De Michelis M, Marré E, Rasi-Caldogno P (eds) Plant membrane transport. Elsevier, Amsterdam, pp 389-390
- [79] Golley FB, McGinnis JT, Clements RG, Child GI, Duever MJ (1975) Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. University of Georgia Press, Athens
- [80] Granhall U, Lid-Torsvik V (1975) Nitrogen fixation by bacteria and free-living blue-green algae in Tundra areas. In: Wiegolaski FE, Kallio P, Rosswall T (eds) Fennoscandian tundra ecosystems. 1. Plants and microorganisms. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 305-315
- [81] Gregory FG (1926) The effect of climatic conditions on the growth of barley. Ann Bot 40:1-26
- [82] Griffiths H (1989) Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. In: Lüttge U (ed) Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 42-86
- [83] Grime JP (1979) Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester
- [84] Haisch A, Capriel P, Forster S (1985) Cäsiumverfügbarkeit für Pflanzen auf drei verschiedenen Böden. Transferfaktoren Boden - Pflanze. Landwirtschaft Forsch 38:229-235
- [85] Halevy AH (1976) Treatments to improve water balance of cut flowers. Acta Hort 54:223-230
- [86] Halevy AH (1985) Handbook of flowering. CRC Press, Boca Raton
- [87] Hall DO, Coombs J (1979) The prospect of a biological-photochemical approach for the utilisation of solar energy. Watt Committee Energy Rep 6:2-15
- [88] Hanson AD (1980) Interpreting the metabolic responses of plants to water stress. Hortic Sci 15:623-629
- [89] Hayhoe HN (1975) Crop indices. In: Smith LP (ed) Progress in biometeorology, vol 1, Div C. Swets & Zeitlinger, Amsterdam, pp 268-276
- [90] Heinrich G, Müller HJ, Oswald K, Gries A (1989) Natural and artificial radionuclides in selected Styrian soils and plants before and after the reactor accident in Chernobyl. Biochem Physiol Pflanz 185:55-67
- [91] Hellriegel F (1883) Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaues. Vieweg, Braunschweig
- [92] Hendry GAF, Houghton JD, Brown SB (1987) The degradation of chlorophyll - a biological enigma. New Phytol 107:255-302
- [93] Hew CS, Lee GL, Wong SC (1980) Occurrence of non-functional stomata in the flowers of tropical orchids. Ann Bot 46:195-201
- [94] Hirose T, Werger MJA (1987) Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. Physiol Plant 70:215-222
- [95] Hoffmann G (1963) Die höchsten und tiefsten Temperaturen auf der Erde. Umschau 1963:16-18

- [96] Höfler K, Migsch H, Rottenburg W (1941) Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Forschungsdienst* 12:50–61
- [97] Holmgren P, Jarvis PG, Jarvis MS (1965) Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. *Physiol Plant* 18:557–573
- [98] Hsiao THC (1973) Plant responses to water stress. *Annu Rev Plant Physiol* 24:519–570
- [99] Huber B (1928) Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jahrb Wiss Bot* 67:877–959
- [100] Humphreys MO (1991) Genetic control of physiological response – a necessary relationship. *Funct Ecol* 5:213–221
- [101] Huntley B (1991) How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Ann Bot* 67, Suppl 1:15–22
- [102] Ingestadt T, Ågren GI (1988) Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiol Plant* 72:450–459
- [103] Inoue E, Uchijima Z, Udagawa T, Horie T, Kobayashi K (1968) CO₂-Environment and CO₂-exchange within a corn canopy. In: Monsi M (ed) *Photosynthesis and utilization of solar energy. Level III Experiments*. Jpn Natl Subcommittee PP, Tokyo, pp 1–8
- [104] Ivanov LA (1953) O sosushchem apparate kornya drevesnykh porod sovetkovo soyuz. *Dokl Akad Nauk SSSR* 93:713–716
- [105] Jefferies RL, Davy AJ (eds) (1979) *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell, Oxford
- [106] Jenny H, Gessel SP, Bingham FT (1949) Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci* 68:419–432
- [107] Jeschke WD, Wolf O, Hartung W (1992) Effect of NaCl salinity on flows and partitioning of C, N, and mineral ions in whole plants of white lupin, *Lupinus albus* L. *J Exp Bot* 43:777–788
- [108] Jurik ThW, Chabot BF (1986) Leaf dynamics and profitability in wild strawberries. *Oecologia* 69:296–304
- [109] Kacperska A (1985) Biochemical and physiological aspects of frost hardening in herbaceous plants. In: Kaurin A, Junttila O, Nilsen J (eds) *Plant production in the North*. Norwegian University Press, Tromsø, pp 99–115
- [110] Karabourniotis G, Papadopoulos K, Papamarkou M, Manetas Y (1992) Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiol Plant* 86:414–418
- [111] Karlsson PS, Nordell KO, Eirefelt S, Svensson A (1987) Trapping efficiency of three carnivorous *Pinguicula* species. *Oecologia* 73:518–521
- [112] Kasanaga H, Monsi M (1954) On the light transmission of leaves and its meaning for the production of matter in plant communities. *Jpn J Bot* 14:304–324
- [113] Kauffman JB (1991) Survival by sprouting following fire in tropical forests of the Eastern Amazon. *Biotropica* 23:219–224
- [114] Keeley JE, Sandquist DR (1992) Carbon: freshwater plants. *Plant Cell Environ* 15:1021–1035
- [115] Kelly GJ, Latzko E (1984) Photosynthesis. Carbon metabolism: on land and at sea. *Prog Bot* 46:68–93
- [116] Kimball StL, Bennett BD, Salisbury FB (1973) The growth and development of montane species at near-freezing temperatures. *Ecology* 54:168–173
- [117] Kinzel H (1983) Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Encyclopedia of plant physiology*, vol 12 C. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 201–244
- [118] Kira T (1991) Forest ecosystems of East and Southeast Asia in a global perspective. *Ecol Res* 6:185–200
- [119] Konakahara M (1975) Experimental studies on the mechanisms of cold damage and its production methods in *Citrus* trees. *Shizuoka Pref Citrus Exp Sta Spec Bull* 3:1–164
- [120] Köppen W (1931) *Grundriß der Klimakunde*. de Gruyter, Berlin

- [121] Körner Ch (1993) Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: Schulze ED, Mooney HA (eds) Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 117–140
- [122] Körner Ch (1994) Leaf diffuse conductance in the major vegetation types of the globe. In: Schulze ED, Caldwell MM (eds) Ecophysiology of photosynthesis. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 463–490
- [123] Kramer PJ (1983) Water relations of plants. Academic Press, New York
- [124] Kullenberg B, Bergström G (1975) Kommunikation zwischen Lebewesen auf chemischer Basis. *Endeavour* 34:59–66
- [125] Kummerow J, Krause D, Jow W (1978) Seasonal changes of fine root density in the southern Californian chaparral. *Oecologia* 37:201–212
- [126] Küppers M (1987) Hecken. Ein Modellfall für die Partnerschaft von Physiologie und Morphologie bei der pflanzlichen Produktion in Konkurrenzsituationen. *Naturwissenschaften* 74:536–547
- [127] Lambers H (1982) Cyanide-resistant respiration: a non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow. *Physiol Plant* 55:478–485
- [128] Lambers H (1985) Respiration in intact plants and tissues: its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. In: Douce R, Day AD (eds) Encyclopedia of plant physiology, vol 18. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 418–473
- [129] Lange OL, Matthes U (1981) Moisture-dependent CO₂ exchange of lichens. *Photosynthetica* 15:555–574
- [130] Lange OL, Zuber M (1977) *Frerea indica*, a stem succulent CAM plant with deciduous C₃ leaves. *Oecologia* 31:67–72
- [131] Lange OL, Green TGA, Ziegler H (1988) Water status related photosynthesis and carbon isotope discrimination in species of the lichen genus *Pseudocyphellaria* with green or blue-green photobionts and in photosymbiodemes. *Oecologia* 75:494–501
- [132] Larcher W (1961) Jahressgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. ssp. *sativa* Hoff. et Link., *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. *Planta* 56:575–606
- [133] Larcher W (1969) Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. *Photosynthetica* 3:150–166
- [134] Larcher W (1981) Resistenzphysiologische Grundlagen der evolutionen Kälteakklimatation von Sproßpflanzen. *Plant Syst Evol* 137:145–180
- [135] Larcher W (1987) Strefi bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74:158–167
- [136] Lauscher F (1978) Neue Analyse ältester und neuerer phänologischer Reihen. *Arch Meteorol Geophys Bioklimatol Ser B* 26:373–385
- [137] Lavrenko EM, Borisova IV, Popova TA (eds) (1981) Pushytnyye stepi i severnyye pushytni mongolskoi narodnoi respublik. Nauka, Leningrad
- [138] Lenz F (1978) Sink-source relationships in fruit trees. In: Scott TK (ed) Plant regulation and world agriculture. Plenum Press, New York, pp 141–153
- [139] Leonardi S, Rapp M, Denes A (1992) Organic matter distribution and fluxes within a holm oak (*Quercus ilex* L.) stand in the Etna volcano. A synthesis. *Vegetatio* 99–100:219–224
- [140] Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. I. Chilling, freezing and high temperature stresses, 2nd edn. Academic Press, New York
- [141] von Liebig J (1862) Die Naturgesetze des Feldbaues. Vieweg, Braunschweig
- [142] Likens GE (1975) Primary productivity of inland aquatic ecosystems. In: Lieth H, Whittaker RH (eds) Primary productivity of the biosphere. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 185–202
- [143] Lindow SE (1983) The role of bacterial ice nucleation in frost injury to plants. *Annu Rev Phytopathol* 21:363–384
- [144] Lockhart JA (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation. *J Theor Biol* 8:264–275
- [145] Loik ME, Nobel PS (1991) Water relations and mucopolysaccharide increases for a winter-hardy cactus during acclimation to subzero temperatures. *Oecologia* 88:340–346

- [146] Long SP, Postl WF, Bolhár-Nordenkampf HR (1993) Quantum yields for uptake of carbon dioxide in C_3 vascular plants of contrasting habitats. *Planta* 189:226–234
- [147] Loveless AR (1961) A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann Bot* 25:168–184
- [148] Ludlow MM (1985) Photosynthesis and dry matter production in C_3 and C_4 pasture plants, with special emphasis on tropical C_3 legumes and C_4 grasses. *Aust J Plant Physiol* 12:557–572
- [149] Ludlow MM (1987) Light stress at high temperature. In: Kyle DJ, Osmond CB, Arnzen CJ (eds) *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam, pp 89–108
- [150] Matyssek R, Günthardt-Goerg MS, Saurer M, Keller Th (1992) Seasonal growth, $\delta^{13}C$ in leaves and stem, and phloem structure of birch (*Betula pendula*) under low ozone concentrations. *Trees* 6:69–76
- [151] Maximov NA (1923) Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürre-resistenz der Xerophyten. *Jahrb Wiss Bot* 62:128–144
- [152] Milburn JA (1966) The conduction of sap. I. Water conduction and cavitation in water stressed leaves. *Planta* 69:34–42
- [153] Mitscherlich G (1971) *Wald, Wachstum und Umwelt. Eine Einführung in die ökologischen Grundlagen des Waldwachstums. Bd II: Waldklima und Wasserhaushalt*. Sauerländer, Frankfurt
- [154] Molišch H (1937) *Der Einfluß einer Pflanze auf die andere – Allelopathie*. Fischer, Jena
- [155] Monsi M, Saeki T (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften, seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jpn J Bot* 14:22–52
- [156] Monteith JL (1973) *Principles of environmental physics*. Arnold, London
- [157] Monteith JL (1978) Reassessment of maximum growth rates for C_3 and C_4 crops. *Exp Agric* 14:1–5
- [158] Montfort C (1953) Hochsommerliche Veränderungen des Chlorophyll-Spiegels bei Laubbäumen von gegensätzlichem photochemischem Reaktionstypus. *Planta* 42:461–464
- [159] Moreno JM, Oechel WC (1991) Fire intensity and herbivory effects on postfire re-sprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. *Oecologia* 85:429–433
- [160] Morimoto R (1993) Cells in stress: transcriptional activation of heat shock genes. *Science* 259:1409–1410
- [161] Mousseau M, Enoch HZ (1989) Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant Cell Environ* 12:927–934
- [162] Müller D (1928) Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. *Planta* 6:22–39
- [163] Münch E (1930) *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Fischer, Jena
- [164] Namuco OS, O'Toole JC (1986) Reproductive stage, water stress and sterility. I. Effect of stress during meiosis. *Crop Sci* 26:317–321
- [165] Napp-Zinn K (1973) Low temperature effect on flower formation: vernalization. In: Precht H, Christophersen J, Hensel H, Larcler W (eds) *Temperature and life*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 171–194
- [166] Nelson T, Langdale JA (1992) Developmental genetics of C_4 photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43:25–47
- [167] Nilsen ET, Sharifi MR, Rundel PW, Virginia RA (1986) Influences of microclimatic conditions and water relations on seasonal leaf dimorphism of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* in the Sonoran Desert, California. *Oecologia* 69:95–100
- [168] Nilsen ET, Sharifi MR, Rundel PW, Forseth IN, Ehleringer JR (1990) Water relations of stem succulent trees in northcentral Baja California. *Oecologia* 82:299–303
- [169] Ochi H (1962) Autecological study of mosses in respect to water economy. I. On the minimum hydrability within which mosses are able to survive. *Bot Mag* 65:112
- [170] Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262–270

- [171] Odum HT, Pigeon RF (1970) A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde/Puerto Rico. Office Inf Serv, US Atomic Energy Comm, Oak Ridge, Tennessee
- [172] Oertli JJ, Lips SH, Agami M (1990) The strength of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. *Acta Oecol* 11:281–289
- [173] Omasa K, Hashimoto Y, Kramer PJ, Strain BR, Aiga I, Kondo J (1985) Direct observation of reversible and irreversible stomatal responses of attached sunflower leaves to SO_2 . *Plant Physiol* 79:153–158
- [174] Ovington JD (1954) A comparison of rainfall in different woodlands. *Forestry* 27:41–53
- [175] Pandey U, Singh JS (1981) A quantitative study of the forest floor, litterfall and nutrient return in an oak-conifer forest in Himalaya. II. Pattern of litter fall and nutrient return. *Acta Oecol Oecol Gen* 2:83–99
- [176] Pate JS (1983) Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological significance. In: Lee JA, McNeill S, Rorison IH (eds) Nitrogen as an ecological factor. Blackwell, Oxford, pp 225–255
- [177] Peña JI, Sánchez-Díaz M, Aguirreola J, Becana M (1988) Increased stress tolerance of nodule activity in the *Medicago-Rhizobium-Glomus* symbiosis under drought. *J Plant Physiol* 133:79–83
- [178] Penning de Vries FWT (1983) Modeling of growth and production. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) Encyclopedia of plant physiology, vol 12 D. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 117–150
- [179] Pfan H, Martinoia E, Lange OL, Heber U (1987) Flux of SO_2 into leaf cells and cellular acidification by SO_2 . *Plant Physiol* 85:928–933
- [180] Pigott CD, Huntley JP (1981) Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. III. Nature and causes of seed sterility. *New Phytol* 87:817–839
- [181] Pisek A, Winkler E (1953) Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. *Planta* 42:253–278
- [182] Pisek A, Larcher W, Unterholzner R (1967) Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Netto-Assimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. *Flora Abt B* 157:239–264
- [183] Pitt JI, Christian JHB (1968) Water relations of xerophilic fungi isolated from prunes. *Appl Microbiol* 16:1853–1858
- [184] Pócs T (1980) The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru mountains (Tanzania, East Africa). *Bot Acad Sci Hung* 26:143–167
- [185] Pons TL, Pearcy RW (1992) Photosynthesis in flashing light in soybean leaves grown in different conditions. II. Lightfleck utilization efficiency. *Plant Cell Environ* 15:577–584
- [186] Potvin C, Strain BR, Goeschl JD (1985) Low night temperature effect on photosynthate translocation of two C_4 grasses. *Oecologia* 67:305–309
- [187] Proctor MCF (1982) Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: Smith AJE (ed) Bryophyte ecology. Chapman & Hall, London, pp 333–381
- [188] Pukacki PM, Giertych M (1982) Seasonal changes in light transmission by bud scales of spruce and pine. *Planta* 154:381–383
- [189] Rabotnov TA (1992) *Fitotsenologiya*, 3rd edn. Izd Moskva Univ, Moskva
- [190] Raghavendra AS, Das VSR (1978) The occurrence of C_4 photosynthesis: a supplementary list of C_4 -plants reported during late 1974–mid 1977. *Photosynthetica* 12:200–208
- [191] Rascio N, Mariani P, Tommasini E, Bodner M, Larcher W (1991) Photosynthetic strategies in leaves and stems of *Egeria densa*. *Planta* 185:297–303
- [192] Raskin I (1992) Role of salicylic acid in plants. *Annu Rev Plant Physiol* 43:439–463

- [193] Raven JA (1990) Sensing pH? *Plant Cell Environ* 13:721-729
- [194] Raven JA, Smith FA, Glidewell SM (1979) Photosynthetic capacities and biological strategies of giant-celled and small-celled macroalgae. *New Phytol* 83:299-309
- [195] Reiling K, Davison AW (1992) The response of native, herbaceous species to ozone: growth and fluorescence screening. *New Phytol* 120:29-37
- [196] Remmert H (1991) *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- [197] Richter H (1972) Wie entstehen Saugspannungsgradienten in Bäumen? *Ber Dtsch Bot Ges* 85:341-351
- [198] Roberts DM, Harmon AC (1992) Calcium-modulated proteins: targets of intracellular calcium in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol* 43:375-414
- [199] Roberts StW, Strain BR, Knoerr KR (1981) Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiol Plant* 52:245-250
- [200] Rosnitschek-Schimmel I (1983) Biomass and nitrogen partitioning in a perennial and an annual nitrophilic species of *Urtica*. *Z Pflanzenphysiol* 109:215-225
- [201] Roth LE, Jeon K, Stacey G (1988) Homology in endosymbiotic systems: the term "symbiosome". In: Palacios R, Verma DPS (eds) *Molecular genetics of plant-microbe interactions*. American Phytopathological Society Press, St Paul, pp 220-225
- [202] Rozema J, Bijwaard P, Prast G, Brockman R (1985) Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio* 62:499-521
- [203] Rundel PW (1988) Water relations. In: Galun M (ed) *Handbook of lichenology*, vol II. CRC Press, Boca Raton, pp 17-36
- [204] Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (1988) *Stable isotopes in ecological research*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- [205] Rychnovská-Soudková M (1966) Wasserhaushalt einiger *Stipa*-Arten am natürlichen Standort. *Rozpr Česk Akad Ved Řada Math Přír Věd* 76:1-32
- [206] Salisbury FB (1963) *The flowering process*. Pergamon Press, Oxford
- [207] Sánchez F, Padilla JE, Pérez H, Lara M (1991) Control of nodulin genes in root-nodule development and metabolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 42:507-528
- [208] Sánchez-Díaz M, Pardo M, Antolín M, Peña J, Aguirreola J (1990) Effect of water stress on photosynthetic activity in the *Medicago-Rhizobium-Glomus* symbiosis. *Plant Sci* 71:215-221
- [209] Sassa T, Oohata S, Wakabayasi Y, Negisi K (1984) Bark respiration rates of deciduous broad leaved trees in the Tokyo University Forest at Chichibu. *Misc Inf Tokyo Univ For* 23:117-129
- [210] Saure MC (1985) Dormancy release in deciduous fruit trees. *Hortic Rev* 7:239-300
- [211] Sauter JJ, Kloth S (1986) Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus x canadensis* Moench *robusta*). *Planta* 168:377-380
- [212] Schmidt-Vogt H (1989) *Die Fichte*. Bd II/2: Krankheiten, Schäden, Fichtensterben. Parey, Hamburg
- [213] Schnelle F (1955) *Pflanzenphänologie*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig
- [214] Schröder P (1989) Characterization of a thermo-osmotic gas transport mechanism in *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Trees* 3:38-44
- [215] Schulze ED, Fuchs MI, Fuchs M (1977) Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. *Oecologia* 29:43-61
- [216] Schulze ED, Gebauer G, Schulze W, Pate JS (1991 a) The utilization of nitrogen from insect capture by different growth forms of *Drosera* from Southwest Australia. *Oecologia* 87:240-246
- [217] Schulze ED, Gebauer G, Ziegler H, Lange OL (1991 b) Estimates of nitrogen fixation by trees on an aridity gradient in Namibia. *Oecologia* 88:451-455
- [218] Schuster WS, Monson RK (1990) An examination of the advantages of C₃-C₄ intermediate photosynthesis in warm environments. *Plant Cell Environ* 13:903-912
- [219] Selye H (1973) The evolution of the stress concept. *Am Sci* 61:693-699

- [220] Semikhatova OA, Gorbacheva (1962) O dykhanii vysokogornykh rastenii zapadnogo Kavkaza. Trudy Teberdinsk gosydarstv zapovednika III:155-171
- [221] Seybold A (1933) Zur Klärung des Begriffes Transpirationswiderstand. *Planta* 21: 353-367
- [222] Shah N, Smirnoff N, Stewart GR (1987) Photosynthesis and stomatal characteristics of *Striga hermonithica* in relation to its parasitic habit. *Physiol Plant* 69:699-703
- [223] Sharkey TD (1988) Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol Plant* 73:147-152
- [224] Shearer G, Kohl DH, Virginia RA, Bryan BA, Skeeters JL, Nilsen ET, Sharifi MR, Rundel PW (1983) Estimates of N₂-fixation from the natural abundance of ¹⁵N in Sonoran desert ecosystems. *Oecologia* 56:365-373
- [225] Singh JS, Gupta SR (1977) Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot Rev* 43:449-528
- [226] Skre O, Oechel WC (1981) Moss functioning in different Taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic and drought effects on photosynthesis and response patterns. *Oecologia* 48:50-59
- [227] Slatyer RO, Taylor SA (1960) Terminology in plant and soil water relations. *Nature* 187:922-924
- [228] Slaviková J (1965) Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. *Preslia (Praha)* 37:419-428
- [229] Smeets L (1980) Effect of temperature and daylength on flower initiation and runner formation in two everbearing strawberry cultivars. *Sci Hortic* 12:19-26
- [230] Smirnova ES (1965) Die Samenstruktur der Blütenpflanzen. *Biol Zentralbl* 84:299-307
- [231] Smith H (1982) Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annu Rev Plant Physiol* 33:481-518
- [232] Smith H, Casal JJ, Jackson GM (1990) Reflection signals and the perception by phytochrome of the proximity of neighbouring vegetation. *Plant Cell Environ* 13:73-78
- [233] Smith RAH, Bradshaw AD (1979) The use of metal tolerant plant populations for the reclamation of metalliferous wastes. *J Appl Ecol* 16:595-612
- [234] Stålfelt MG (1939) Vom System der Wasserversorgung abhängige Stoffwechselcharaktere. *Bot Not (Lund)* 1939:176-192
- [235] Stetter KO, Fiala G, Huber G, Huber R, Segerer A (1990) Hyperthermophilic microorganisms. *FEMS Microbiol Rev* 75:117-124
- [236] Stewart WDP (1982) Nitrogen fixation - its current relevance and future potential. *Isr J Bot* 31:5-44
- [237] Stocker O (1929) Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. *Planta* 7:382-387
- [238] Stocker O (1931) Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. I. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch-Lapland. *Jahrb Wiss Bot* 75:494-549
- [239] Stocker O (1935) Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbäume. *Planta* 24:402-445
- [240] Stocker O (1956) Wasseraufnahme und Wasserspeicherung bei Thalloyphyten. In: Ruhland W (ed) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd 3. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 160-172
- [241] Sveshnikova VM (1979) Dominantny kasakhstanskikh stepi. *Nauka, Leningrad*
- [242] Sweeney FC, Hopkinson JM (1975) Vegetative growth of nineteen tropical and subtropical pasture grasses and legumes in relation to temperature. *Trop Grassl* 9:209-217
- [243] Szarek SR, Ting IP (1977) The occurrence of Crassulacean acid metabolism among plants. *Photosynthetica* 11:330-342
- [244] Tagawa H (1965) A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, southwest Japan. II. Distributional pattern and succession. *Jpn J Bot* 19:127-148

- [245] Tani N (1978) Agricultural crop damage by weather hazards and the countermeasures in Japan. In: Takahashi K, Yoshino MM (eds) Climatic change and food production, Tokyo University Press, Tokyo, pp 197-215
- [246] Taylor GE, Tingey DT (1983) Sulfur dioxide flux into leaves of *Geranium carolinianum* L. Plant Physiol 72:237-244
- [247] Taylor HM, Terrell EE (1982) Rooting pattern and plant productivity. In: Rechcigl M (ed) CRC Handbook of agricultural productivity, vol.1. CRC Press, Boca Raton, pp 185-200
- [248] Terry N, Waldron LJ, Taylor SE (1983) Environmental influences on leaf expansion. In: Dale JE, Milthorpe FL (eds) The growth and functioning of leaves. Cambridge University Press, Cambridge, pp 179-205
- [249] Thornthwaite CW (1948) An approach towards a rational classification of climate. Geogr Rev 38:55-94
- [250] Tomlinson PB, Soderholm PK (1975) The flowering and fruiting of *Corypha elata* in South Florida. Principes 19:83-99
- [251] Trabaud L (1979) Etude du comportement du feu dans la garrigue de chêne kermes à partir des températures et vitesses de propagation. Ann Sci For 36:13-38
- [252] Trabaud L (ed) (1987) The role of fire in ecological systems. SPB Acad Publ, The Hague
- [253] Trabaud L, Méthy M (1988) Modifications dans le système photosynthétique de repousses apparaissant après feu de deux espèces ligneuses dominantes des garrigues méditerranéennes. Acta Oecol 9:229-243
- [254] Tumanov II (1979) Fiziologiya zakalivaniya i morozostoikosti rastenii. Izdat Nauka, Moskva
- [255] Turesson G (1925) The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of geneecological units. Hereditas 4:147-236
- [256] Tyree MT, Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and water relations of plants by the pressure-bomb technique. J Exp Bot 23:267-282
- [257] Ulrich B (1968) Ausmaß und Selektivität der Nährelementaufnahme in Fichten- und Buchenbeständen. Allg Forstztg 47 (Sonderdruck)
- [258] Ulrich B (1987) Stability, elasticity and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. In: Schulze ED, Zwölfer H (eds) Potentials and limitations of ecosystem analysis. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 11-49
- [259] Vieira da Silva J (1976) Water stress, ultrastructure and enzymatic activity. In: Lange OL, Kappen L, Schulze ED (eds) Water and plant life. Problems and modern approaches. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 207-224
- [260] Vierling E (1991) The roles of heat shock proteins in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 42:579-620
- [261] Vogelmann TC, Björn LO (1986) Plants as light traps. Physiol Plant 68:704-708
- [262] Walker RB (1954) The ecology of serpentine soils; factors affecting plant growth on serpentine soils. Ecology 35:259-266
- [263] Wallace CS, Rundel PhW (1979) Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. Oecologia 44:34-39
- [264] Walter H (1931) Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Fischer, Jena
- [265] Walter H (1955) Die Klimadiagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke. Ber Dtsch Bot Ges 69:331-344
- [266] Walter H, Walter E (1953) Das Gesetz der relativen Standortskontanz: Das Wesen der Pflanzengesellschaften. Ber Dtsch Bot Ges 66:228-236
- [267] Wang J, Ives NE, Lechowicz MJ (1992) The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. Funct Ecol 6:469-475
- [268] Warembourg FR, Montange D, Bardin R (1982) The simultaneous use of $^{14}\text{CO}_2$ and $^{15}\text{N}_2$ labelling techniques to study the carbon and nitrogen economy of legumes grown under natural conditions. Physiol Plant 56:46-55

- [269] Waring RH, Cleary BD (1967) Plant moisture stress: evaluation by pressure bomb. *Science* 155:1248-1254
- [270] Waring RH, Whitehead D, Jarvis PG (1979) The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant Cell Environ* 2:309-317
- [271] Watson DJ (1947) Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Ann Bot* 11:41-76
- [272] Weatherley PE (1965) Some investigations on water deficit and transpiration under controlled conditions. In: Slavik B (ed) *Water stress in plants*. Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, pp 63-71
- [273] Webb T, Bartlein PJ (1992) Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annu Rev Ecol Syst* 23:141-173
- [274] Went FW (1957) *The experimental control of plant growth*. Waltham, Mass
- [275] Williams GJ, McMillan C (1971) Frost tolerance of *Liquidambar styraciflua* native to the United States, Mexico, and Central America. *Can J Bot* 49:1551-1558
- [276] Winner WE, Mooney HA (1985) Ecology of SO₂ resistance. V. Effects of volcanic SO₂ on native Hawaiian plants. *Oecologia* 66:387-393
- [277] Woolhouse HW (1983) The effects of stress on photosynthesis. In: Marcelle R, Clijsters H, van-Poucke M (eds) *Effects of stress on photosynthesis*. Nijhoff-Junk, The Hague, pp 1-28
- [278] Wuosmaa AM, Hager LP (1990) Methyl chloride transferase: a carbocation route for biosynthesis of halometabolites. *Science* 249:160-162
- [279] Yoda K (1978) Light climate within the forest. In: Kira T, Ono Y, Hosokawa T (eds) *Biological production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan*. JIBP Synthesis 18, Jpn Committee for the Int Biol Program, Science Council of Japan, Univ Press, Tokyo, pp 46-54
- [280] Zelitch I (1975) Improving the efficiency of photosynthesis. *Science* 188:626-633
- [281] Zimmermann MH, Brown CL (1974) *Trees, structure and function*, 2nd edn. Springer, Berlin Heidelberg New York

სუხილეზან და ნახაზებში სიბიჩიბედი ციტეხიბეხის ნუსხა

- Addicott, F. T.: Environmental factors in the physiology of abscission. *Plant Physiol.* 43, 1471-1479, 1968
- Aho, N., Daudet, F. A., Vartanian, N.: Evolution de la photosynthese nette et de l'efficience de la transpiration au cours d'un cycle de dessechement du sol. *C.R.Acad.Sc. Paris, Ser. D* 288, 501-504, 1979
- Ajay, G. L., Keiner, P., duvigneaud, P.: Terrestrial primary production and phytomass. In: boum, B., Degens, E.T., Kempe, S., Ketner, P. (eds.), *The global carbon cycle*, pp. 129-181. Wiley, Chichester, 1979
- Albert, R.: Halophyten. In: Kinzel, H. (ed.), *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*, pp. 33-215. Ulmer, Stuttgart, 1982
- Albert, R., Pfundner, G., Hertenberger, G., Kastenbauer, T., Watzka, M.: The physiotype approach to understanding halophytes and xerophytes. In: Breckle, S.-W., Schweizer, B., Arndt, U. (Hrsg.), *Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung*, pp. 69-87. Vlg. Heimbach, Stuttgart, 2000
- Allen, L. H., Yocum, C. S., Lemon, E. R.: Photosynthesis under field conditions. VI. Radiant energy exchanges within a corn crop canopy and implications in water use efficiency. *Agronomy Journal* 56, 253-259, 1964
- Altman, P. L., Dittmer, D. S.: *Biology data book, Vol. I.* Fed. Amer. Soc. Exp. Biol., Bethesda, 1972
- Altman, P. L., Dittmer, D. S.: *Biology data book. Vol. II.* Fed. Amer. Soc. Exp. Biol., Bethesda, 1973
- Alvim, P. de T.: Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science* 132, 1960
- Alvim, P. de T.: Tree growth periodicity in tropical climates. In: Zimmermann, M.H. (ed.), *The formation of wood in forest trees*, pp. 479-495. Academic Press, London, 1964
- Anderson, J. M., Osmond, C. B.: Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: Kyle, D. J., Osmond, C. B., Arntzen, C. J. (eds.), *Photoinhibition*, pp. 2-38. Elsevier, Amsterdam, 1987
- Anderson, M. C.: Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. *Biological Reviews* 39, 425-486, 1964
- Anfodillo, T., Sigalotti, G. B., Tomasi, M., Semenzato, P., Valentini, R.: Applications of a thermal imaging technique in the study of the ascent of sap in woody species. *Plant, Cell, Environment* 16, 997-1001, 1993
- Antonova GF, Stasova VV (1997) Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica*) stems. *Trees* 11:462-468
- Aoki M, Yabuki K, Koyama H (1997) Micrometeorology and assessment of primary production of the tropical rain forest in west Malaysia. *J Agr Met (Tokyo)* 31:115-124
- Aono, Y., Omoto, Y.: Variation in the March mean temperature deduced from cherry blossom in Kyoto since the 14th century. *J. Agr. Met.* 48, 635-638, 1993
- Aphalo, P. J., Ballare, C. L., Scopel, A. L.: Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *J. Exp. Bot.* 50, 1629-1634, 1999
- Aphalo, P. J., Jarvis, P. G.: Do stomata respond to relative humidity. *Plant, Cell and Environm.* 14, 127-132, 1991
- Arianoutsou, M., Mardiris, T. A.: Observations on the phenology of two dominant plants of the Greek maquis. In: Tenhunen, J. D., Catarino, F. M., Lange, O. L., Oechel, W. C. (eds), *Plant response to stress*, pp. 515-519. Springer, Berlin, 1987
- Arndt, U., Nobel, W., Schweizer, B.: Bioindikatoren. Möglichkeiten, Grenzen und neue Erkenntnisse.

- Ulmer, Stuttgart, 1987
- Aschan, G.: Mikroklima, Energiebilanz und Wasserumsatz von tropischen und extratropischen Waldern. Edition Wissenschaft, Reihe Biologie. Tectum Verlag, Marburg, 1998
- Aspinall, D., Paleg, L. G.: Proline accumulation: physiological aspects. In: Aspinall, D., Paleg, L. G. (eds.), Physiology and biochemistry of drought resistance in plants, pp. 205-241. Academic Press, Sydney, 1981
- Atkin, O.K., Holly, C., Ball, M.C.: Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant, Cell and Environment* 23, 15-26 (2000)
- Atkinson, D. E., Walton, G. M.: ATP-conservation in metabolic regulation. *J. Biol. Chem.* 242, 3239-3241, 1967
- Auer, I.: Auswirkung der urbanen Wärmeinsel auf ausgewählte bioklimatische Größen. *Wetter und Leben* 41, 249-258, 1989
- Aulitzky, H.: Grundlagen und Anwendung des vorläufigen Wind-Schnee-Okogrammes. *Mitt. Forstl. Bds. Vers. Anst., Mariabrunn* 60, 765-834, 1963
- Aulitzky, H., Turner, H., Mayer, H.: Bioklimatische Grundlagen einer standortgemäßen Bewirtschaftung des subalpinen Larchen-Arvenwaldes. *Mitt. Eidg. Forstl. Versuchswesen* 58, 327-580, 1982
- Aussenac G (1973) Effets de conditions microclimatiques différentes sur la morphologie et la structure anatomique des aiguilles de quelques résineux. *Ann Sci For* 30:375-392
- Baumer, K.: Allgemeiner Pflanzenbau. 3.Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1992
- Bahn, M., Wohlfahrt, G., Haubner, E., Horak, I., Michaeler, W., Rottmar, K., Tappeiner, U., Cernusca, A.: Leaf photosynthesis, nitrogen contents and specific leaf area of grassland species in mountain ecosystems under different land use. In: Cernusca, A., Tappeiner, U., Bayfield, N. (eds), Land-use changes in European Mountain Ecosystems. ECOMONT - Concepts and Results. pp. 247-255. Blackwell, Berlin-Wien, 1999
- Baker, N. R., Hardwick, K.: Development of the photosynthetic apparatus in cocoa leaves. *Photosynthetica* 10,361-366, 1976
- Baldocchi DD, Hutchison BA, Matt DR, McMillen, RT: Seasonal variation in the statistics of photosynthetically active radiation penetration in an oak-hickory forest. *Agr.Forest Meteorology* 36, 343-361, 1986
- Baldwin, I.T., Preston, C.A.: The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta* 208, 137-145, 1999
- Ballare, C. L.: Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in plant science* 4, 97-102, 1999
- Bannister, P.: Introduction to physiological plant ecology. Blackwell, Oxford, 1976
- Bannister, P. Smith, P. J. M.: The heat resistance of some New Zealand plants. *Flora* 173, 399-414, 1983
- Barrick WE (1978) Salt-tolerant plants for Florida landscapes. *Proc Fla State Hort Soc* 91:82-84
- Barrs, H. D.: Determination of water deficits in plant tissues. In: Kozlowski, T. (ed.), Water deficits and plant growth. Vol.1, pp. 235-368. Academic Press, New York, 1968
- Bartkov, B. I., Zvereva, G.: Raspredelenie assimilatov v period plodonošenija bobovych rastenii. O principe dubirovanija v fitosistemach. *Fiziol. i Biochimija Kult. Rast.* 6, 502-505, 1974
- Baskin, C. C., Baskin, J. M.: Seeds. ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego, 1999
- Bates, T.E.: Factors affecting critical nutrient concentrations in plants and their evaluation: a review. *Soil Science* 112, 116-130, 1971
- Baumeister, W., Ernst, W.: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. 3.Aufl. Fischer, Stuttgart, 1978
- Baumgartner, A., Liebscher, H. J.: Lehrbuch der Hydrologie. I. Allgemeine Hydrologie. Borntraeger, Berlin, 1990
- Bazilevich, N. I., Rodin, L. Y.: Geographical regularities in productivity and the circulation of chemical elements in the earth's main vegetation types. *Soviet Geography (Rev. & Translation)*. American Geogr.Soc., New York, 1971
- Beadle, C. L., Long, S. P.: Photosynthesis - is it limiting to biomass production? *Biomass* 8, 119-168, 1985
- Beck, E., Lutge, U.: Streu bei Pflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 20, 237-244, 1990
- Begg, J. E., Turner, N. C.: Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiol.* 46, 343-346, 1970
- Beideman, I. N.: Metodika izuchenija fenologii rastenii i rastiteinykh soobshchestv. Nauka, Novosibirsk, 1974
- Bell, K. L., Bliss, L. C.: Autecology of *Kobresia bellardii*: why winter snow accumulation limits local distribution. *Ecol. Monogr.* 49, 377-402, 1980
- Berendse, F., Aerts, R.: Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Funct.Ecol.* 1, 293-

296, 1987

- Berger, W.: Das Wasserleitungssystem von krautigen Pflanzen, Zwergsträuchern und Lianen in quantitativer Betrachtung. Beihefte Bot. Cbl. 48, 364-391, 1931
- Berger-Landefeldt, U.: Beiträge zur Ökologie der Pflanzen nordafrikanischer Salzpflanzen. Vegetatio 9, 1-47, 1959
- Bernhofer, C.: Stadtphanologie am Beispiel der Forsythia. Wetter und Leben 43, 213-218, 1991
- Berry, J. A., Raison, J. K.: Responses of macrophytes to temperature. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds.), Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 12A, pp. 277-338. Springer, Berlin, 1981
- Bertrand, A., Robitaille, G., Castonguay, Y., Nadeau, P., Boutin, R.: Changes in ABA and gene expression in cold-acclimated sugar maple. Tree Physiology 17, 31-37, 1997
- Bewley, J. D.: Protein synthesis. In: Paleg, L.G., Aspinall, D. (eds.), Physiology and biochemistry of drought resistance in plants, pp.261-282. Acad. Press, Sydney, 1981
- Beyschlag, W., Lange, O. L., Tenhunen, J. D.: Photosynthese und Wasserhaushalt der immergrünen mediterranen Hartlaubpflanze *Arbutus unedo* L. im Jahresverlauf am Freilandstandort in Portugal. III. Einzelfaktorenanalyse zur Licht-, Temperatur und CO₂-Abhängigkeit der Nettphotosynthese. Flora 184, 271-289, 1990
- Beyschlag W, Pfanz H, Ryel RJ (1992) Stomatal patchiness in Mediterranean evergreen sclerophylls. Phenomenology and consequences for the interpretation of the midday depression in photosynthesis and transpiration. Planta 187:546-553
- Billings, W. D., Godfrey, P. J., Chabot, B. F., Bourque, D. P: Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. Arctic and Alpine Res. 3, 277-290, 1971
- Bjorkman, O., Pearcy, R. W., Harrison, A. T., Mooney, H. A.: Photosynthetic adaptation to high temperatures: a field study in Death Valley, California. Science 175, 786-789, 1972
- Black, C. C.: Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. Ann.Rev.Plant Physiol. 24, 253-286, 1973
- Bliss, L. C.: Devon Island, Canada. In: Rosswall, T., Heal, O.W. (eds.), Structure and function of tundra ecosystems. Ecol.Bull.20, pp. 17-60. NFR, Stockholm, 1975
- Bliss, L. C., Heal, O. W., Moore, J. J.: Tundra Ecosystems: a comparative analysis. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, 1981
- Blumthaler, M.: Solar UV-measurements. In: Tevini, M. (ed.) UV-B Radiation and ozone depletion, pp. 71-94. Lewis, Boca Raton, 1993
- Bobrovskaja, N. I.: Wasserhaushalt der Wusten- und Wustensteppenpflanzen in der Nord- und der Trans-Altai-Gobi. Feddes Repertorium 96, 425-432, 1985
- Bolhar-Nordenkamp, H. R., Draxler, G: Functional leaf anatomy. In: Hall, D. O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H. R., Leegood, R. C., Long, S. P. (eds.), Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual, pp. 91-112. Chapman & Hall, London, 1993
- Borchart R (1994) Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology 75:1437-1449
- Borisjuk, L., Weber, H., Panitz, R., Manteuffel, R., Wobus, U.: Embryogenesis of *Vicia faba* L.: Histodifferentiation in relation to starch and storage protein synthesis. J. Plant Physiol. 147, 203-218, 1995
- Bortenschlager, S.: Die Waldgrenze im Postglazial. In: Kovar-Eder, J. (Hrsg.), Palaeovegetational development in Europa, pp. 9-13. Naturhist. Museum Wien, 1992
- Boukhris, M., Lossaint, P.: Aspects ecologiques de la nutrition minerale des plantes gypsicoles de Tunisie. Rev. Ecol. Biol. Sol. 12, 329-348, 1975
- Bowen, H. J. M.: Environmental chemistry of the elements. Academic Press, London, 1979
- Box, E. O., Meentemeyer, V: Geographie modeling and modern ecology. In: Esser, G., Overdieck, D. (eds.), Modern ecology: basic and applied aspects, pp. 773-804. Elsevier, Amsterdam, 1991
- Boyer, J. S.: Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol. 46, 233-235, 1970
- Boyer, J. S.: Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. Plant Physiol. 48, 532-536, 1971
- Boyer, J. S., Bowen, B. L.: Inhibition of oxygen evolution in chloroplasts isolated from leaves with low water potentials. Plant Physiol. 45, 612-615, 1970
- Boysen-Jensen, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. Fischer, Jena, 1932
- Bradford, K. J., Hsiao, T. C.: Physiological responses to moderate water stress: In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds.), Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 12B, pp. 263-324. Springer,

Berlin, 1982

- Bradford, K. J., Yang, S. F.: Physiological responses of plants to waterlogging. *HortSci.* 16, 25-30, 1981
- Bradford, K.J., Trewavas, A.J.: Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action. *Plant Physiol.* 105, 1029-1036, 1994
- Brandle, R.: Überflutung und Sauerstoffmangel. In: Brunold, Ch., Rucgsegger, A., Brandle, R. (eds), *Stress bei Pflanzen*, pp. 133-148. Haupt, Bern, 1996
- Braun, H. J.: Funktionelle Histologie der sekundären Sproßachse. Das Holz. In: *Handbuch der Pflanzenanatomie. Spezieller Teil, Band IX, Teil I. Bornträger*, Berlin, Stuttgart, 1970
- Braun, H., Scheumann, W.: Erste Prüfungsergebnisse von Douglasienbestandes- Nachkommenschaften unter besonderer Berücksichtigung der Frostresistenz. *Beitr. Forstwirtschaft* 23, 4-11, 1989
- Braune, W., Leman, A., Taubert, H.: *Pflanzenanatomisches Praktikum I. 8.Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg*, 1999
- Bray EA (1993) Molecular responses to water deficit. *Plant Physiology* 103:1035-1040
- Breckle, S. W: Zur Ökologie und zu den Mineralstoffverhältnissen absalzender und nichtabsalzender Xerohalophyten. *Dissertationes Bot.*, Bd. 35. Cramer, Vaduz, 1976
- Breckle, S. W: The significance of salinity. In: Spooner, B., Mann, H.S. (eds.), *Desertification and development: dryland ecology in social perspective*, pp. 277-292. Academic Press, London, 1982
- Breitsprecher, A., Bethel, J.S.: Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71, 1156-1164, 1990
- Briggs, G. E., Kidd, R., West, C.: Quantitative analysis of plant growth. *Ann.appl.Biol.* 7, 103-123, 1920a
- Briggs, G. E., Kidd, R., West, C.: Quantitative analysis of plant growth. *Ann.appl.Biol.* 7, 202-223, 1920b
- Brock, T. D.: Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. Springer, New York, 1978
- Brooks A, Farquhar GD (1985) Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* 165, 397-406.
- Brooks, R. R., Chambers, M. F., Nicks, L. J., Robinson, B. H.: *Phytomiting*. *Trends in plant science* 3, 359-362, 1998
- Brown, H. T., Escombe, F.: Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. *Phil.Trans.Royal Soc. London Ser.B, Biol.Sci.* 193, 223-291, 1900
- Brunig, E. F.: The forest ecosystem: tropical and boreal. *Ambio* 16, 67-79, 1987
- Brunstein, F. C., Yamaguchi, D. K.: The oldest known Rocky Mountain bristlecone pines (*Pinus aristata* Engelm.). *Arctic and Alpine Res* 24, 253-256, 1992
- Buchner, O., Neuner, G.: Determination of foliar heat tolerance: a new equipment for field measurements. *J.Appl. Botany* 75, 130-137, 2001
- Burckhardt, H.: Meteorologische Voraussetzungen der Nachtfrostes. In: Schnelle, F. (ed.), *Frostschutz im Pflanzenbau*, Bd. 1, pp. 13-81. Bayerischer Landwirtschafts-Verlag, München, 1963
- Burian, K.: *Phragmites communis* Trin. im Rohricht des Neusiedler Sees. Wachstum, Produktion und Wasserverbrauch. In: Ellenberg, H. (ed.), *Ökosystemforschung*, pp. 61-78. Springer, Berlin, 1973
- Burke, M. J., Gusta, L. V., Quamme, H. A., Weiser, C. J., Li, P. H.: Freezing and injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 507-528, 1976
- Busch J (2001) Characteristic values of key ecophysiological parameters in the genus *Carex*. *Flora* 196:405-430
- Byrd, G.T., Sage, R.F., Brown, R.H.: A comparison of dark respiration between C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology* 100, 191-198, 1992
- Caemmerer von S, Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376 387
- Caemmerer von S., Evans, J. R.: Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C₃ plants. *Aust. J.Plant Physiol.* 18, 287-305, 1991
- Caldwell, M. M.: The effects of solar UV-B radiation (280-315 nm) on higher plants: implications of stratospheric ozone reduction. In: Castellani, A. (ed.), *Research in Photobiology*, pp. 597-607. Plenum Publ.Corp., 1977
- Caldwell, M. M., Robberecht, R., Flint, S. D.: Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. *Physiol. Plant* 58, 445-450, 1983
- Caldwell, M. M., White, R. S., Moore, R. T., Camp, L. B.: Carbon balance, productivity and water use of cold-winter desert shrub communities dominated by C₃ and C₄ species. *Oecologia* 29, 275-300, 1977
- Cape, J.N., Vogt, T.C.: Application of Hartel's turbidity test across Europe. *Can. J. For. Res.* 21, 1423-1429, 1991
- Cappelletti, C.: Ricerche sulla permeabilità delle cuticole alle radiazioni ultraviolette, I. Piante di duna. *Acc. Naz. Lincei Cl. fis. mat. nat.* 30, 331-342, 1961

- Carpenter, S., Smith, N.D.: A comparative study of leaf thickness among southern Appalachian hardwoods. *Canadian Journal of Botany* 59, 1393-1396, 1981
- Carter, D. L.: Salinity and plant productivity. In: Rechcigl, M. (ed.), *Handbook of agricultural productivity*, Vol.1: Plant productivity, pp. 117-133. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1982
- Carvajal M, Cooke DT, Clarkson DT (1996). Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function. *Planta*, 199: 474-483.
- Catsky, J., Ticha, I.: Ontogenetic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis. 5. Photosynthetic and photorespiration rates and conductances for CO₂ transfer as affected by irradiance. *Photosynthetica* 14, 392-400, 1980
- Cermak J (1989) Solar equivalent leaf area: an efficient biometrical parameter of individual leaves, trees and stands. *Tree Physiol* 5:269 289
- "ermak, J., Cienciala, E., Ku"era, J., Hallgren, J. E.: Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiology* 10, 367-380, 1992
- "ermak, J., Nadezhdina, N.: Sapwood as the scaling parameter - defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Ann.Sci.For.* 55, 509-521, 1998
- Cernusca, A.: Alpine Umweltprobleme. Ergebnisse des Forschungsprojekts Achenkirch. In: *Beitrage zur Umweltgestaltung*, A 62. Schmidt, Berlin, 1977
- Ceulemans, R., Saugier, B.: Photosynthesis. In: Raghavendra, A. S. (ed), *Physiology of trees*, pp. 21-50. Wiley, London, 1991
- Ceulemans, R., Impens, L., Hebrant, F., Moer-mans, R.: Evaluation of field productivity for several poplar clones based on their gas exchange variables determined under laboratory conditions. *Photosynthetica* 14, 355-362, 1980
- Chapin, F., Shaver, G R.: Arctic. In: Chabot, B. F., Mooney, H. A. (ed), *Physiological ecology of North American plant communities*, pp. 16-40. Chapman & Hall, New York, 1985
- Chapin, I.F.S.: The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. *Am.Naturalist* 133,1-19,1989
- Chapman, S. B.: *Methods in plant ecology*. Blackwell Sci.Publ., Oxford, 1976
- Chartier, P., Bethenod, O.: La productivite primaire a l'echelle de la feuille. In: Moyse, A. (ed.), *Les processus de la production vegetale primaire*, pp. 77-112. Gauthier-Villars, Paris, 1977
- Chazdon RL, Pearcy RW (1986a) Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* 69, 517-523
- Chazdon RL, Pearcy RW (1986b) Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. *Oecologia* 69, 524-531
- Chmora, S.N.: Dykhaniye listov na svetu. In: Tselniker, Ju. L (ed), *Rost i gazoobmen CO₂ u lesnykh derev*, pp. 105-129. Nauka, Moskva, 1993
- Chrispeels, M.J., Maurel, C.: Aquaporins: the molecular basis of facilitated water movement through living plant cells. *Plant Physiol.* 105, 9-13, 1994
- Cichan, M.A.: Conductance in the wood of selected carboniferous plants. *Paleobiology* 12, 302-310, (1986)
- Cleland, R. E.: The role of hormones in wall loosening and plant growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 93-103, 1986
- Coley, P. D.: Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70, 238-241, 1986
- Cooper, J. P.: Photosynthetic efficiency of maize compared with other field crops. *Ann.Appl.Biol.* 87, 237-242, 1977
- Correia, O. A., Martins, A. C., Catarino, F. M.: Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in mediterranean species in Portugal. *Ecol. Medit.* 18, 7-18, 1992
- Cowan, I. R.: Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *J.Appl.Ecol.* 2, 221-239, 1965
- Cowan IR, Lange OL, Green TGA (1992) Carbon-dioxide exchange in lichens: determination of transport and carboxylation characteristics. *Planta* 187:282-294
- Cox, G. W., Atkins, M. D.: *Agricultural ecology - an analysis of world food production systems*. W.H.Freeman & Co., San Francisco, 1979
- Crawford, R. M. M.: Tolerance of anoxie and ethanol metabolism in germinating seeds. *New Phytol.* 79, 511-517, 1977
- Crawford, R. M. M.: Studies in plant survival. Ecological case histories of plant adaptation to adversity. Blackwell Sci.Publ., Oxford, 1989
- Crawford, R.M.M., Braendle, R.: Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Exp. Bot.* 47, 145-159, 1996
- Csintalan, Z., Proctor, M.C.F., Tuba, Z.: Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the

- mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Annals of Botany* 84, 235-244, 1999
- Cumming, J. R., Taylor, G. J.: Mechanisms of metal tolerance in plants: physiological adaptations for exclusion of metal ions from the cytoplasm. In: Alscher, R. G., Cumming, J. R. (eds.), *Stress responses in plants: Adaptation*, pp. 329-356. Wiley-Liss, New York, 1990
- Cunningham, S. D., Ow, D. W.: Promises and prospects of phytoremediation. *Plant Physiol.* 110, 715-719, 1996
- Cushman, J. C., Bohnert, H. J.: Crassulacean acid metabolism: molecular genetics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 305-332, 1999
- Dainty, J.: Water relations of plant cells. In: Lutge, U., Pitman, M. G. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 2A, pp. 12-35. Springer, Berlin 1976.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R.: Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecol.* 19, 195-204, 1998
- Darvall, N. M., Jager, H. J.: Biochemical diagnostic tests for the effect of air pollution on plants. In: Koziol, M.J., Whatley, E.R. (eds.), *Gaseous air pollutants and plant metabolism*, pp. 333-349. Butterworths, London, 1984
- Dassler, H. G.: Einfluß von Luftverunreinigungen auf die Vegetation. Ursachen-Wirkungen-Gegenmaßnahmen. 4.Aufl. Fischer, Jena, 1991
- Davies, P. J.: Plant hormones and ecology of conifers. In: Smith, W. K., Hinckley, T. M. (eds.), *Ecophysiology of coniferous forests*, pp. 63-78. Academic Press, New York, 1995a
- Davies, P. J. (ed): *Plant hormones. Physiology, biochemistry and molecular biology*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1995b
- Dawson, T.E.: Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95, 565-574, 1993
- Day, T. A.: Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing-compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants. *Oecologia* 95, 542-550, 1993
- Day, T. A., Vogelmann, T. C., DeLucia, E. H.: Are some plant life forms more effective than others in screening out ultraviolet-B radiation? *Oecologia* 92, 513-519, 1992
- De Filippis, L. F., Hampp, R., Ziegler, H.: The effect of sublethal concentration of zinc, cadmium and mercury on *Euglena. Adenylates and energy charge*. *Z. Pflanzenphysiol.* 103, 1-7, 1981
- Defila, C.: 45 Years phytophenological observations in Switzerland, 1951-1995. *Proc. 14th Int. Congress of Biometeorology*, 175-183. Ljubljana, 1996
- Delf. E. M.: Transpiration and behaviour of stomata in halophytes. *Ann. Bot.* 25, 485-505, 1911
- Delhaize, E., Ryan, P. R.: Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology* 107, 315-321, 1995
- Diamantoglou, S. Kull, U.: Die Jahresperiodik der Fettspeicherung und ihre Beziehungen zum Kohlenhydrathaushalt bei immergrünen mediterranen Holzpflanzen. *Acta Oecol. Oecol. Plantarum* 3, 231-248 (1982)
- Diamantoglou, S., Rhizopoulou, S., Kull, U.: Energy content, storage substances, and construction and maintenance costs of Mediterranean deciduous leaves. *Oecologia* 81, 528-533, 1989
- Dickson, R.E.: Assimilate distribution and storage. In: Raghavendra, A. S. (ed), *Physiology of trees*, 51-85. Wiley, New York, 1991
- Diemer, M.: Leaf lifespans of high-elevation, aseasonal Andean shrub species in relation to leaf traits and leaf habits. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7, 457-465, 1998
- Diemer, M.: Population stasis in a high-elevation herbaceous plant under moderate climate warming. *Basic Appl. Ecology* 3, 77-83 (2002)
- Dietz, S., Budel, B., Lange O.L., Bilger W.: Transmittance of light through the cortex of lichens from contrasting habitats. *Bibl. Lichenol.* 75, 171-182 (2000)
- Dixon, K.: Seeder/clonal concepts in Western Australian orchids. In: Wells, T.C.E, Willems, J. H. (eds), *Population ecology of terrestrial orchids*, pp. 111-123. SPB Academic Publ., The Hague, 1991
- Doley, D.: Tropical and subtropical forests and woodlands. In: Kozlowski, T.T. (ed.), *Water deficits and plant growth*. Vol. VI: *Woody plant communities*, pp. 209-323. Academic Press, New York, 1981
- Downs, M.R., Nadelhoffer, K.J., Melillo, J.M., Aber, J.D.: Foliar and fine root nitrate reductase activity in seedlings of four forest tree species in relation to nitrogen availability. *Trees* 7, 233-236, 1993
- Downs, R. J., Hellmers, H.: *Environment and the experimental control of plant growth*. Academic Press, London, 1975
- Downum, K.R.: Light-activated plant defence. *New Phytologist* 122, 401-420, 1992
- Drazic, G., Mihailovic, N., Stevanovic, B.: Chlorophyll metabolism in leaves of higher poikilohydric plants *Ramonda serbica* Panc. and *Ramonda nathaliae* Panc et Petrov. during dehydration and rehydration.

- J. Plant Physiol. 154, 379-384, 1999
- Dudareva, N., Pichersky, E.: Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiol.* 122, 627-633, 2000
- Dufrene, E., Saugier, B.: Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecology* 7, 97-104, 1993
- Dunn, G. M., Neales, T. F.: Are the effects of salinity on growth and leaf gas exchange related? *Photosynthetica* 29, 33-42, 1993
- Duvigneaud, P.: *Ecosystemes et Biosphere*. Min. Educ. Nat. Cult., Bruxelles, 1967
- Duvigneaud, P., Denaeyer-de Smet, S.: Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: Reichle, D. E. (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Ecol. Studies 1, pp. 199-225. Springer, Berlin, 1970
- Duvigneaud, P., Denaeyer-de Smet, S.: Considerations sur l'ecologie de la nutrition minerale des tapis vegetaux naturels. *Oecol. Plant.* 8, 219-246, 1973
- Duvigneaud, P., Denaeyer-de Smet, S., Ambroes, P., timperman, J., Marbaise, J. L.: Recherche sur l'ecosysteme forest. B. La chenaie melange calcicole de Virelles-Blaimont. *Bull. Soc. R. Bot. Belge* 102, 317-327, 1969
- Dye PJ, Olbrich BW (1993) Estimating transpiration from 6-year-old Eucalyptus grandis trees: development of a canopy conductance model comparison with independent sap flux measurements. *Plant Cell Environ* 16:45-53
- Dykyjova, D., KvHbt, J.: *Pond littoral ecosystems. Structure and functioning*. Springer, Berlin, 1978
- Eagles, C. E., Wilson, D.: Photosynthetic efficiency and plant productivity. In: Rechcigl, M. (ed.), *Handbook of agricultural productivity*. Vol.1, pp. 213-247. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, 1982
- Eamus, D., Prichard, H.: A cost-benefit analysis of leaves of Australian savanna species. *Tree Physiology* 18, 537-545, 1998
- Eber, W.: Morphology in modern ecological research. In: Esser, G., Overdieck, D. (eds.), *Modern ecology: basic and applied aspects*, pp. 3-20. Elsevier, Amsterdam, 1991
- Eberhardt, E.: Der Atmungsverlauf alternder Blätter und reifender Früchte. *Planta* 45, 57-68, 1955
- Edwards, P.J.: Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. *J.Ecol.* 70, 807-827, 1982
- Egunjobi, J.K.: Dry matter, nitrogen and mineral element distribution in an unburnt savanna during the year. *Oecol Plant.* 9, 1-10, 1974
- Ehleringer, J. R., Cerling, T. E., Helliker, B. R.: C4 photosynthesis, atmospheric CO2, and climate. *Oecologia* 112, 285-299, 1997
- Ehleringer, J. R., Sage, R. F., Flanagan, L. B., Pearcy, R. W.: Climate change and the evolution of C4 photosynthesis. *Trends Ecol. Evol.* 6, 95-99, 1991
- Elias, P., Kratochvilova, I., JanouT, D., Marek, M., Masarovi"ova, E.: Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. I. Stand microclimate. *Trees* 4, 227-233, 1989
- Ellenberg, H.: *Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwest-Deutschlands*. Mitt. floristisch-soz. Arbeitsgem. Niedersachsens 5, 3-135, 1939
- Ellenberg, H.: Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzen-gesellschaften. *Oecol.Plant* 12, 1-22, 1977
- Ellenberg, H.: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5.Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1996
- Emmingham, W. H., Waring, R. H.: An index of photosynthesis for comparing forest sites in western Oregon. *Can. J. For. Res.* 7, 165-174, 1977
- Enriquez, S., Duarte, C.M., Sand-Jensen, K.: Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus CN:P content. *Oecologia* 94, 457-471, 1993
- Epstein, E.: *Mineral nutrition of plants*. Wiley, New York, 1972
- Epstein, E.: The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, 11-17, 1994
- Erickson RO, Michelini FJ (1957) The plastochron index. *Am J Bot* 44:297 305
- Ernst, W.H.O.: Physiological and biochemical aspects of metal tolerance. In: Mansfield, I. A. (ed.), *Effects of air pollutants on plants*, pp. 115-133. Cambridge Univ.Press, Cambridge, 1976
- Ernst, W.H.O.: Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 96, 49-71, 1983
- Ernst, W.H.O. Mine vegetation in Europe. In: Shaw, A. J. (ed.), *Heavy metal tolerance in plants: evolutionary aspects*, pp. 21-37. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1990
- Ernst, W.H.O.: Schwermetalle. In: Brunold, C., Rueggsegger, A., Brandle, R. (eds), *Stress bei Pflanzen*, pp. 191-219. Haupt, Bern, 1996

- Ernst, W.H.O., Joose, van Damme, E.N.G.: Umweltbelastung durch Mineralstoffe - Biologische Effekte. Fischer, Stuttgart, 1983
- Esau, K.: Plant anatomy. Wiley, New York, 1953
- Evans, G. C., Hughes, A. P.: Plant growth and the aerial environment. I. Effect of artificial shading on *Impatiens parviflora*. New Phytologist 60, 150-180, 1961
- Evans, J. R.: Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiol. 72, 297-302, 1983
- Evans, J. R.: Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3-plants. Oecologia 78, 9-19, 1989
- Evans, L. T.: The effect of light on plant growth, development and yield. In: Slatyer, R. O. (ed.), Plant response to climatic factors, pp. 21-35. UNESCO, Paris, 1973
- Evenari, M.: Seed physiology: from ovule to maturing seed. Bot. Review 50, 143-170, 1984
- Evenari, M., Schulze, E. D., Kappen, L., Buschbom, U., Lange, O. L.: Adaptive mechanisms in desert plants. In: Vernberg, E.J. (ed.), Physiological adaptation to the environment, pp. 111-130. Intext Educ. Publ., New York, 1975
- Ewers, F.W., Zimmermann, M.H.: The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). Can. J. Bot. 62, 940-946, 1984
- Fall, R., Benson, A. A.: Leaf methanol - the simplest natural product from plants. Trends in plant science 1, 296-301, 1996
- Feild, T. S., Zweiniecki, M. A., Brodribb, T., Jaffre, T., Donoghue, M. J., Holbrook, N. M.: Structure and function of tracheary elements in *Amborella trichopoda*. Int. J. Plant Sci. 161, 705-712, 2000
- Field, C. B.: Ecological scaling of carbon gain to stress and resource availability. In: Mooney, H. A., Winner, W. E., Pell, E. J. (eds.), Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, 1991
- Finck, A.: Pflanzenernahrung in Stichworten. Hirt, Kiel, 1969
- Fischer, H., Kuhn, H. W.: Diurnal courses of temperatures in cushion plants. Flora 175, 117-134, 1984
- Fitler, A.H.: An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. New Phytol. 106 (Suppl.), 61-77 (1987)
- Flowers, T. J., Troke, P. F., Yeo, A. R.: The mechanism of salt tolerance in halophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 28, 89-121, 1977
- Flowers, T. J.: Physiology of halophytes. Plant and Soil 89, 41-56, 1985
- Francois LE, Clark RA (1978) Salt tolerance of ornamental shrubs, trees, and iceplants. J Am Soc Hortic Sci 103:280-283
- Franks, P. J., Farquhar, G. D.: A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C3 plants. Plant, Cell and Environment 22, 1337-1349, 1999
- Franz, H.: Ökologie der Hochgebirge. Ulmer, Stuttgart, 1979
- Freedman, B.: Environmental ecology. The impacts of pollution and other stresses on eco system structure and function. Academic Press, San Diego, 1989
- Frey-Wyssling, A.: Stoffwechsel der Pflanzen. 2.Aufl. Buchergilde Gutenberg, Zurich, 1949
- Fritts, H. C.: Tree rings and climate. Academic Press, New York, 1976
- Frohne, D., Jensen, U.: Systematik des Pflanzenreichs. 5.Aufl. Wiss.Verlagsges., Stuttgart, 1998
- Fuhrer, E., Nopp, U. (Hrsg.): Ursachen, Vorbeugung und Sanierung von Waldschaden. Facultas Universitätsverlag, Wien, 2001
- Fuhrer, J.: Gasförmige Luftschadstoffe. Brunold, Ch., Rueggsegger, A., Brandle, R. (eds), Stress bei Pflanzen, pp. 221-246. Haupt, Bern, 1996
- Fujikawa, S., Miura, K.: Freezing tolerance in edible mushrooms. Jap. J. Freezing and Drying 32, 14-17, 1986
- Gaastera, P.: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Med. Landbouwhogeschool Wageningen 59, 1-68, 1959
- Gaff, D. F.: Protoplasmic tolerance of extreme water stress. In: Turner, N. C., Kramer, P. J. (eds.), Adaptation of plants to water and high temperature stress, pp. 207-230. Wiley, New York, 1980
- Garsed, S. G.: SO2 uptake and transport. In: Winner, W. E., Mooney, H. A., Goldstein, R. A. (eds.), Sulfur dioxide and vegetation. Physiology, ecology and policy issues, pp. 75-95. Stanford Univ. Press, Stanford CA, 1985
- Gartner, B. L.: Stem hydraulic properties of vines vs. shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversilobum*. Oecologia 87, 180-189, 1991
- Gates, D. M.: Energy, plants and ecology. Ecology 46,1-14, 1965
- Gaumann, E.: Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus sylvatica*) im Laufe eines Jahres. Ber. schweiz. bot. Ges. 44, 157-334, 1935
- Gausman, H. W., Allen, W. A.: Optical parameters of leaves of 30 plant species. Plant Physiology 52, 57-

62, 1973

- Gausson, H.: Theories et classification des climats et microclimats. Rapp. et Comm., Paris, Bot.Cgr., Sect.7b Vol.8, 125-130, 1954
- Gebauer, G., Rehder, H., Wollenweber, B.: Nitrate, nitrate reduction and organic nitrogen in plants from different ecological and taxonomic groups of Central Europe. *Oecologia* 75, 371-385, 1988
- Gebauer, G., Schulze, E.-D.: Nitrate nutrition of Central European forest trees. *Renneberg, H., Eschrich, W., Ziegler, H. (eds), Contribution in modern tree physiology*, pp. 273-291. Backhuys, Leiden, 1997
- Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4.Aufl. Vieweg, Braunschweig, 1961
- Gerbeau P., Amodeo G., Henzler T., Santoni V., Ripoche P., Maurel C The water permeability of Arabidopsis plasma membrane is regulated by divalent cations and pH. *The Plant Journal* 30, 71-81, 2002
- Gershenson, J.: Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In: Timmermann, B. N., Steelink, C., Loewus, F. A. (eds.), *Phytochemical adaptations to stress*, pp. 273-320. Plenum Press, New York, 1984
- Gerwick, B. C., Williams, I.G.J., Uribe, E. G.: Effects of temperature on the Hill reaction and photophosphorylation in isolated cactus chloroplasts. *Plant Physiol.* 60, 430-432, 1977
- Gervick C.: Response of terrestrial plants to mineral nutrients. In: Mitsui A., Black C.C.(eds): *CRC Handbook of Biosolar Resources*, Vol.1., pp.213-222, CRC-Press, Boca Raton (1982).
- Geurten, I.: Untersuchungen über den Gaswechsel von Baumrinden. *Forstwiss. Cbl.* 69, 704-743, 1950
- Gianinazzi, s., Gianinazzi-Pearson, V.: Mycorrhizae: a plant's health insurance. *Chimica oggi* 10, 56-58, 1988
- Giaquinta, R. T., Geiger, D. R.: Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. *Plant Physiol.* 51, 372-377, 1973
- Gimingham, C.H.: *Ecology of heathlands*. Chapman & Hall, London, 1972
- Glatzel, G.: Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning. Experiments with *Loranthus europaeus* on *Quercus petraea* and *Quercus robur*. *Oecologia* 56, 193-201, 1983
- Gleadow, R. M., Woodrow, I. E.: Temporal and spatial variation in cyanogenic glycosides in *Eucalyptus cladocalyx*. *Tree Physiology* 20, 591-598, 2000
- Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavellier, J., Jackson, P., Celis, A.: Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21, 397-406, 1998
- Golley, F. B., McGinnis, J. T., Clements, R.G., Child, G. I., Duever, M. J.: *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem*. Univ.Georgia Press, Athens, 1975
- Goryshina, T. K.: *Rannevennie efemeroidy lesostepnykh dubrav*. Izd. Leningr. Univ., Leningrad, 1969
- Goryshina, T. K.: Structural and functional features of the leaf assimilatory apparatus in plants of a forest-steppe oakwood. 1. Leaf plastid apparatus in plants of various forest strata. *Acta Oecol.* 1, 47-54, 1980
- Goryshina, T. K.: *Fotosinteticheskiy apparat rastenii i usloviya sredy*. Izd. Leningr. Univ., Leningrad, 1989
- Gotfried, M., Pauli, H., Grabherr, G.: Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: a new view of the alpine-nival ecotone. *Arctic and Alpine Res.* 30, 207-221, 1998
- Gottstein, D., Gross, D.: *Phytoalexins of woody plants*. *Trees* 6, 55-68, 1992
- Goudriaan, J., Van-Laar, H.H.: *Modelling potential crop growth processes*. Kluwer, Dordrecht 1994
- Grabherr, G., Cemusca, A.: Influence of radiation, wind, and temperature on the CO₂ gas exchange of the alpine dwarf shrub community *Loiseleurietum cetrariosum*. *Photosynthetica* 11, 22-28, 1977
- Grace, J.: *Plant response to wind*. Acad. Press, London 1977
- Grace, J., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A., Meir, P., Miranda, H., Moncrieff, J., Massheder, J., Wright, I., Gash, I.: Fluxes of carbon dioxide and water vapour over an undisturbed tropical forest in south-west Amazonia. *Global Change Biol.* 1, 1-12, 1995
- Granhall, U., Lid-Torsvik, V.: Nitrogen fixation by bacteria and free-living blue-green algae in Tundra areas. In: Wiegolaski, F. E., Kallio, P., Rosswall, T. (eds.), *Fennoscandian tundra ecosystems*. I. Plants and microorganisms, pp. 305-315. Springer, Berlin, 1975
- Gratani L (1993) Response to microclimate of morphological leaf attributes, photosynthetic and water relations of evergreen sclerophyllous shrub species. *Photosynthetica* 29:573-582
- Gratani, L., Bonelli, A.: Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany* 43, 141-153, 2000
- Gratani, L., Pesoli, P., Crescente, M.F., Aichner, K., Larcher, W.: Photosynthesis as a temperature indicator in *Quercus ilex* L. *Global and Planetary Change* 24, 153-163, 2000
- Graumlich, L. J., Brubaker, L. B.: Reconstruction of annual temperature (1590-1979) for Longmire,

- Washington, derived from tree rings. *Quaternary Res.* 25, 223-234, 1986
- Green, T.G.A., Lange, O. L.: Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes. In: Schulze, E.-D., Caldwell, M. M. (eds), *Ecophysiology of Photosynthesis*, pp. 319-341. Springer, Berlin, 1994
- Greger, H., Zechner, G., Hofer, O., Vajrodaya, S.: Bioactive amides from *Glycosmis* species. *J. Nat. Prod.* 59, 1163-1168, 1996
- Gregory FG (1926) The effect of climatic conditions on the growth of barley. *Ann Bot* 40:1-26
- Griffiths, H.: Applications of stable isotope technology in physiological ecology. *Funct.Ecol.* 5, 254-269, 1991
- Griffiths, H., Smith, J.A.C., Luttge, U., Popp, M., Cram, W. J., Diaz, M., Lee, H.S.J., Medina, E., Schafer, C., Stimmel, K. H.: Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. IV. *Tillandsia flexuosa* Sw. and *Schomburgkia humboldtiana* Reichb., epiphytic CAM plants. *New Phytol.* 111, 273-282, 1989
- Grigorjev. A. A., Budyko, M. I.: O periodicheskom zakone geografitcheskoi zonalnosti. *Doklady Akad. Nauk SSSR* 110, 129-132, 1956
- Grill, D., Guttenberger, H., Zellnig, G., Bermadinger, E.: Reactions of plant cells on air pollution. *Phyton* 29, 277-290, 1989
- Grill, E.: Phytochelatin in plants. In: Hamer, D. H., Winge, D. R. (eds.), *Metal ion homeostasis. Molecular biology and chemistry*, pp. 283-300. Liss, New York, 1989
- Grime, J. P.: *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, 1979
- Grime, J. P., Hodgson, J. G.: Ecological aspects of the mineral nutrition of plants. In: Rorison, I. H. (ed.), *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*, pp. 67-99. Blackwell, Oxford, 1969
- Grin, A. M.: Wasserhaushalt der russischen Ebene. *Umschau* 72, 551-554, 1972
- Grubb, P. J., Kollmann, J., Lee, W. G.: A garden experiment on susceptibility to rabbit-grazing, sapling growth rates, and age at first reproduction for eleven European woody species. *Plant Biology* 1, 226-234, 1999
- Guisan, A., Theurillat, J.-P.: Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia* 30, 353-384
- Gulmon, S. L., Mooney, H. A.: Costs of defense on plant productivity. In: Givnish, T. J. (ed.), *On the economy of plant form and function*, pp. 681-698. Cambridge Univ.Press, Cambridge, 1986
- Haberlandt, G.: *Physiologische Pflanzenanatomie*. 6.Aufl. Engelmann, Leipzig, 1924
- Hager, A.: Untersuchungen über die lichtinduzierten reversiblen Xanthophyll-umwandlungen an *Chlorella* und *Spinacia*. *Planta* 74, 148-172, 1967
- Hager, A.: Die reversiblen, lichtabhängigen Xanthophyllumwandlungen im Chloroplasten. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 88, 27-44, 1975
- Hager, A.: The reversible, light-induced conversions of xanthophylls in the chloroplast. In: Czygan, F. C. (ed.), *Pigments in plants*. 2.Aufl., pp. 57-79. Fischer, Stuttgart, 1980
- Hagihara, A., Hozumi, K.: Respiration. In: Raghavendra, A. S. (ed.), *Physiology of trees*, pp. 87-110. Wiley, New York, 1991
- Hall, A. E.: A model of leaf photosynthesis and respiration for predicting carbon dioxide assimilation in different environments. *Oecologia* 43, 299-316, 1979
- Hall, D., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H. R., Leegood, R. C., Long, S. P. (eds), *Photosynthesis and productivity in a changing environment. A field and laboratory manual*. Chapman & Hall, London, 1993
- Hanninen, H.: Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forest Fennica* 213, 1-47, 1990
- Harborne, J. B.: *Introduction to ecological biochemistry*. 4.Aufl. Academic Press, London, 1994
- Harper, J. L.: *Population biology of plants*. Academic Press, London, 1981
- Harper, J. L.: The value of a leaf. *Oecologia* 80, 53-58, 1989
- Harper, J. L., Ogden, J.: The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58, 681-698, 1970
- Hartel, O.: Langjährige Meßreihen mit dem Trübungstest Ergebnisse und Folgerungen. *Oecologia* 9, 103-111, 1972
- Hartel, O.: Wie lassen sich Pflanzenschäden definieren? *Umschau* 76, 347-350, 1976
- Hartmann, G., Nienhaus, F., Butin H.: *Farbatlas der Waldschaden. Diagnose von Baumkrankheiten*. 2.Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1996
- Hartsema, A. M., Luyten, I., Blaauw, A. H.: The optimal temperatures from flower formation to flowering (Rapid flowering of Darwin tulips IF). *Verb. K.Akad. Wet. Amsterdam*, 2.Sect.,XXVII, 1. Med. 30, 37-

45, 1930

Haselwandter, K.: Soil micro-organisms, mycorrhiza, and restoration ecology. In: Urbanska, K.M., Webb, N.R., Edwards, P.J.: Restoration ecology and sustainable development, pp. 65-80. Cambridge Univ. Press, Cambridge 1997

Havaux, M.: Stress tolerance of photosystem II in vivo. Antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. Plant Physiol. 100, 424-432, 1992

He, C.-J., Morgan, P. W., Drew, M. C.: Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. Plant Physiol. 112, 463-472, 1996

Heide, O. M.: Control of flowering and reproduction in temperate grasses. New Phytologist 128, 347-362, 1994

Hellriegel, H.: Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaues. Vieweg, Braunschweig, 1883

Henssen, A., Jahns, H. M.: Lichenes, 3.Aufl. Thieme, Stuttgart, 1991

Henzler T (2001). Die Funktion von Wasserkanälen in der pflanzlichen Zellmembran und ihre Bedeutung für den Wassertransport in Wurzeln. Dissertation. Bayreuther Forum Ökologie, Bayreuth, Germany.

Henzler T, Waterhouse RN, Smyth AJ, Carvajal C, Cooke DT, Schafner AR, Steudle E, Clarkson DT (1999). Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus*. Planta, 210: 50-60.

Herzog, K.M., Hasler, R., Thum, R.: Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. Trees 10, 94-101, 1995

Hesketh, J., Baker, D.: Light and carbon assimilation by plant communities. Crop.Sci. 7, 285-293, 1967

Hess, D.: Pflanzenphysiologie. 10.Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1999

Heun A. M., Gorham, J., Lutge, U., Wyn-Jones, G.: Changes of water-relation characteristics and levels of organic cytoplasmic solutes during salinity induced transition of *Mesembryanthemum crystallinum* from C3-photosynthesis to Crassulacean acid metabolism. Oecologia 50, 66-72, 1981

Hinckley, T. M., Lassoie, J. P., Running, S. W.: Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. Forest Sci. Monogr. 20, 1-72, 1978

Hintermaier-Erhard, G., Zech, W.: Wörterbuch der Bodenkunde. Enke, Stuttgart, 1997

Hintikka, V.: Über das Groöklima einiger Pflanzenareale in zwei Klimakordinatensystemen dargestellt. Ann. Bot.Soc. Vanamo 35, 1-64, 1963

Hiroi, T., Monsi, M.: Dry matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities on light intensities. J.Fac.Sci., Tokyo 9, 241-285, 1966

Hirose, T., Werger, M. J. A.: Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. Physiol.Plant, 70, 215-222, 1987

Hock, B., Elstner, E.: Pflanzentoxikologie. Der Einfluß von Schadstoffen und Schädwirkungen auf Pflanzen. 2.Aufl. Bibliographisches Institut, Mannheim, 1988

Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J: Mechanisms of plant desiccation tolerance. Trends in Plant Sci. 6, 431-438 (2001)

Hoffmann, G.: Wachstumsrhythmus der Wurzeln und Sproßachsen von Forstgehölzen. Flora 161, 303-319, 1972

Hoffmann, M. H.: The distribution of *Senecio vulgaris*: capacity of climate range models for predicting adventitious ranges. Flora 196, 395-403, 2001

Hoflacher, H., Bauer, H.: Light acclimation in leaves of the juvenile and adult life phases of ivy (*Hedera helix*). Physiol. Plant 56, 177-182, 1982

Hofler, K.: Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. dtsh. bot. Ges. 38, 288-298, 1920

Hofler K., Migsch, H., Rottenburg, W.: Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst 12, 50-61, 1941

Holmes, M.G., Keiller, D.R.: Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. Plant, Cell and Environment 25, 85-93 (2002)

Hook, D. D., Scholtens, J. R.: Adaptations and flood tolerance of tree species. In: Hook, D.D., Crawford, R.M.M. (eds.), Plant life in anaerobic environments, pp. 299-331. Ann Arbor Sci. Publ., Ann Arbor, 1978

Horak, O., Kinzel, H.: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. Osterr. Bot. Ztg. 119, 475-495, 1971

Horsman, D. C., Wellburn, A. R.: Guide to the metabolic and biochemical effects of air pollutants on higher plants. In: Mansfield, T. A. (ed.), Effects of air pollutants on plants, pp. 185-199. Cambridge

- Univ.Press, Cambridge, 1976
- Hose E, Steudle E, Hartung W (2000) Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell- and root-pressure probes. *Planta*, 211:874-882.
- Hruska J, "ermak J, Sustek S.: Mapping tree root systems with ground-penetrating radar. *Tree Physiology* 19, 125-130, 1999
- Hsiao, T. C.: Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570, 1973
- Hsiao, T. C., O'Toole, J. C., Yambao, E. B., Turner, N. C.: Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.* 75, 338-341, 1984
- Huber, B.: Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jb. wiss. Bot.* 67, 877-959, 1928
- Huber B.: Allgemeine Grundlagen der Wasserleitung. In: Ruhland, W. (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 3, pp. 509-513. Springer, Berlin, 1956
- Hunt, L. A., Cooper, J. P.: Productivity and canopy structure in seven temperate forage grasses. *Journal of Applied Ecology* 4, 437-458, 1967
- Ijijn, W. S.: Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation der Pflanzen. *Flora* 116, 360-378, 1923
- Ijijn, W. S.: Boden und Pflanze. II. Physiologie und Biochemie der Kalk- und Kieselpflanzen. *Rozprawy Ruske v d spol badat v Praze* 10, 75-115, 1940
- Incoll, L. D., Long, S. P, Ashmore, M. R.: SI units in publications in plant science. *Current Adv. Plant Sci.* 28, 331-343, 1977
- Ingestad, T.: Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, K, P, Ca and Mg nutrition. *Physiol Plant* 45, 149-157, 1979
- Isermann, K.: Recent findings in plant nutrition and new developments in fertilizer research. *Plant Res. Developm.* 12, 1-48, 1980
- Ishikawa, M., Price, W.S., Ide, H., Arata, Y.: Visualization of freezing behaviors in leaf and flower buds of full-moon maple by nuclear magnetic resonance microscopy. *Plant Physiol.* 115, 1515-1524, 1997
- Ivanov LA (1953) O sosushchem apparate kornya drevesnykh porod sovetiskovo soyuza. *Dokl Akad Nauk SSSR* 93:713 716
- Iversen, J.: *Viscum, Hedera and Ilex* as climate indicators. *Geol. Foren. Forhandl.* 66, 463-483, 1944
- Iwaki, H., Midorikawa, B.: Principles for estimating root production in herbaceous perennials. In: Ghilarov, M.S. (ed), *Methods of productivity studies in root system and rhizosphere organisms*, pp. 72-78. Nauka, Leningrad, 1968
- Jackson, M. B., Armstrong, W.: Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biol.* 1, 274-287, 1999
- Jackson, M.: Hormones from roots as signals for the shoots of stressed plants. *Trend in plant science* 2, 22-28, 1997
- Jager, H. J.: Biochemical indication of an effect of air pollution on plants. In: Steubing, L., Jager, H. J. (eds.), *Monitoring of air pollutants by plants*, pp. 99-107. Junk, The Hague, 1982
- Jager, H. J., Bender, J., Weigel, H. J.: Stand der Diskussion über Richtwerte für Schadstoffkonzentrationen in der Luft. *Angew. Bot.* 63, 559-575, 1989
- Jakobsen, H. B., Olsen, C. E.: Influence of climatic factors on emission of flower volatiles in situ. *Planta* 192, 365-371, 1994
- Janiesch, P.: Okophysiologische Untersuchungen von Erlenbuchenwäldern, I. Die edaphischen Faktoren. *Oecol.Plant* 13, 43-57, 1978
- Jarvis, P. G.: Stomatal conductance, gaseous exchange and transpiration. In: Grace, J., Ford, E. D., Jarvis, P. G. (eds.), *Plants in their atmospheric environment*, pp. 175-204. Blackwell, Oxford, 1981
- Jarvis, P. G., Leverenz, J. W.: Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology* Vol.12D, pp. 233-280. Springer, Berlin, 1983
- Jefferies, R. L. Willis, A.J.: Studies on the calcicole-calcifuge habit. II. The influence of calcium on the growth and establishment of four species in soil and sand cultures. *J. Ecology* 52, 691-707, 1964
- Jeffrey, D. W.: Soil-plant relationships. An ecological approach. Croom Helm, London, 1987
- Jerlov, N. G.: *Marine optics*. Elsevier, Amsterdam, 1976
- Jeschke, W. D., Atkins, C. A., Pate, J. S.: Ion circulation via phloem and xylem between root and shoot of nodulated white lupin. *J.Plant Physiol.* 117, 319-330, 1985
- Jiang, G, Tang, H., Yu, M., Dong, M., Zhang, X.: Response of photosynthesis of different plant functional types to environmental changes along Northeast China Transect. *Trees* 14, 72-82, 1999
- Jimenez, M.S., "ermak, J., Ku"era, J., Morales, D.: Laurel forests in Tenerife, Canary Islands: the annual

- course of sap flow in Laurus trees and stand. *J. Hydrology* 183, 307-321, 1996
- Johnson, D. W., Cole, D. W.: Nutrient cycling in forests of the Pacific Northwest. Edmonds, R.L. (ed), Analysis of coniferous forest ecosystems in the western United States. US/IBP Synthesis Series 44, pp. 186-232. Hutchinson Ross Publ. Comp., Stroudsburg Pennsylvania, 1982
- Jordano, P.: Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. pp. 105-156. CAB International, Wallingford, 1992
- Kacperska, A.: Plant responses to low temperature: signaling pathways involved in plant acclimation. In: Margesin, R., Schinner, F.: Cold-adapted organisms, pp. 79-103. Springer, Berlin 1999.
- Kai, K., Kainuma, M., Murakoshi, N.: Effects of global warming on the phenological observation in Japan. In: Omasa, K., Kai, K., Taoda, H., Uchijima, Z., Yoshino, M. (eds.): Climate change and plants in East Asia, pp. 85-92. Springer Tokyo 1996
- Kairiukstis, L.A.: Racionalnoe ispolzovanie solnechnoi energii kak faktor povysheniya produktivnosti listvenno-elovykh nasazhenij. In: Tselniker, J.L. (ed.), Svetovoi rezhim fotosintez i produktivnost lesa, pp. 151-166. Nauka, Moskva, 1967
- Kaiser, W. M.: Correlation between changes in photosynthetic activity and changes in total protoplast volume in leaf tissue from hygro-, meso- and xerophytes under osmotic stress. *Planta* 154, 538-545, 1982
- Kaiser, W. M., Kaiser, G., Martinoia, E., Fieber, U.: Salt toxicity and mineral deficiency in plants: cytoplasmic ion homeostasis, a necessity for growth and survival under stress. In: Kleinkauf, H., Dohren, R., Jaenicke, L. (eds.), The roots of modern biochemistry, pp. 722-733. De Gruyter, Berlin, 1988
- Kallio, P., Veum, A. K.: Analysis of precipitation at Fennoscandian tundra sites. In: Wielgolaski, F.E., Kallio, P., Rosswall, T. (eds.), Fennoscandian Tundra Ecosystems. I. Plants and microorganisms, pp. 333-338. Springer, Berlin, 1975
- Kappen, L.: Untersuchungen uber die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. *Flora* 156, 101-116, 1965
- Kappen, L.: Ecological significance of resistance to high temperature. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), Encyclopedia of Plant Physiology 12A, pp. 439-474. Springer, Berlin, 1981
- Kappen, L., Valladares, F.: Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs. In: Pugnaire, F.I., Valladares, F. (eds): Handbook of functional plant ecology, pp. 9-80. Marcel Dekker, New York, Basel, 1999
- Kappen, L., Lange, O. L., Schultze, E.-D., Eppenari, M., Buschbom, U.: Ecophysiological investigations on lichens of the Negev desert. VI. Annual course of the photosynthetic production of *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY. *Flora* 168, 85-108. 1979
- Karaboumiosis, G., Borman, J.F.: Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiol. Plant.* 105, 655-661, 1999
- Karenlampi L., Tammisola J, Hurme H (1975) Weight increase of some lichens as related to carbon dioxide exchange and thallus moisture. In: Wielgolaski FE, Kallio P, Rosswall T (eds) Fennoscandian Tundra Ecosystems. I. Plants and microorganisms. Springer, Berlin pp 135-137
- Karow, A. M., Webb, W. R.: Tissue freezing. - A theory for injury and survival. *Cryobiology* 2, 99-108, 1965
- Kaufmann, M. R.: Soil temperature and drying cycle effects on water relations of *Pinus radiata*. *Can. J. Bot.* 55, 2413-2418, 1977
- Kausch, W.: Saugkraft und Wassermachleitung im Boden als physiologische Faktoren, unter besonderer Berücksichtigung des Tensiometers. *Planta* 45, 217-265, 1955
- Kausch W.: Der Einfluß von edaphischen und klimatischen Faktoren auf die Ausbildung des Wurzelwerkes der Pflanzen, unter besonderer Berücksichtigung einiger algerischer Wustpflanzen. Habilitationsschrift, Darmstadt, 1959
- Kausch, W.: Das Wurzelwerk der Pflanzen als Organ für die Wasseraufnahme. *Umschau* H.2, 38-44, 1968
- Keck, R. W, Boyer, J. S.: Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. *Plant Physiol.* 53, 474-479, 1974
- Keeley, J. E.: CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. *Botanical Review* 64, 121-175, 1998
- Keller, T.: The effect of a continuous spring-time fumigation with SO₂ on CO₂ uptake and structure of the annual ring in spruce. *Can. J. For. Res.* 10, 1-6, 1980
- Keller, T.: Wirkung von Luftschadstoffen. In: Schmidt-Vogt, H. (ed.), Die Fichte, Bd.II (2), pp. 280-314. Parey, Hamburg, 1989
- Kelliher, F. M., Leuning, R., Schulze, E.-D.: Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands. *Oecologia* 95, 153-163, 1993

- Kerner von, F.: Untersuchungen über die Schneegrenze im mittleren Inntal. Denkschr. Osterr. Akad. Wiss., math.-naturw. Cl 54 II, 1-62, 1888
- Kerstiens, G.: Cuticular water permeability and its physiological significance. *J.Exp.Bot.* 47, 1813-1832, 1996
- Kikuta, S. B., LoGullo, M. A., Nardini, A., Richter, H., Salleo, S.: Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves of deciduous and evergreen trees. *Plant, Cell and Environment* 20, 1381-1390, 1997
- Kimball, J.S., Keyser, A.R., Running, S.W., Saatchi, S.S.: Regional assessment of boreal forest productivity using an ecological process model and remote sensing parameter maps. *Tree Physiology* 20, 761-775, 2000
- Kimura, M.: Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt.Shimagare. VII. Analysis of production processes of a young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. Tokyo* 82, 6-19, 1969
- Kinzel, H.: Ansätze zu einer vergleichenden Physiologie des Mineralstoffwechsels und ihre ökologischen Konsequenzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 82, 143-158, 1969
- Kinzel, H.: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart, 1982
- Kira, T., Owaga, H., Yoda, K., Ogino, K.: Primary production by a tropical rain forest of southern Thailand. *Bot.Magazine Tokyo* 77, 428-429, 1964
- Kira, T., Shidei, T.: Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap.J.Ecology* 17, 70-87, 1967
- Kira, T., Shinozaki, K., Hozumi, K.: Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant Cell Physiol.* 10, 129-142, 1969
- Kira, T., Yoda, K.: Vertical stratification in microclimate. In: Lieth, H. Werger, M.J.A. (eds.): *Tropical rain forest ecosystems. Ecosystems of the World* 14 B, pp. 55-71. Elsevier, Amsterdam 1989
- Kisliuk, I. M., Alexandrov, V. Ya., Denko, E. I., Feldman, N. L., Kamenseva, I. E., Lutova M. I., Shukhtina, H. G., Vaskovsky, M.D.: Thermostability of cells and temperature conditions of species life. *Phytotronic Newsletter* 15, 59-64, 1977
- Kisliuk, I. M.: Issledovanie povrezhdajushchego leistviya ochlazhdeniya na kletki listev rastenii, chuvstviteinykh k kholodu. Nauka, Moskva, 1964
- Klinge, H.: Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus). *Biogeographica* 7, 59-77, 1976
- Kluge, M., Ting, I. P.: Crassulacean Acid Metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Springer, Berlin, 1978
- Kluge, M., Razanoelisoa, B., Brulfert, J.: Implication of genotypic diversity and phenotypic plasticity in the ecophysiological success of CAM plants, examined by studies on the vegetation of Madagascar. *Plant biology*, 3, 214-222 (2001)
- Knudsen, J. T., Tollsten, L., Bergstrom, G.: Floral scents - a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry* 33, 253-280, 1993
- Koch, E.: Phanologische Jahresübersicht für Österreich im Jahr 1994. *Wetter und Leben* 46, 237-240, 1994
- Kochian, L.V.: Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 46, 237-260, 1995
- Koike, T.: Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biol* 3, 77-87, 1988
- Koike, T.: Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* 7, 21-32, 1990
- Korner, C.: CO₂ exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. *Oecologia* 53, 98-104, 1982
- Korner, C.: The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison. *Oecologia* 81, 379-391, 1989
- Korner, C.: Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. In: Schulze, E.-D., Caldwell, M. M. (eds), *Ecophysiology of photosynthesis*, pp. 463-490. Springer, Berlin, 1994
- Korner, C.: Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, Berlin, 1999
- Korner, C.: Alpine ecosystems. In: Levin, S.A. (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol.1, 133-144. Academic Press, San Diego, 2001
- Korner, C., Renhardt, U.: Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia* 74, 411-418, 1987
- Korner, C., Neumayer, M., Pelaez Menendez-Riedl, S., Smeets-Scheel, A.: Functional morphology of

- mountain plants. *Flora* 182, 353-383, 1989
- Korner, C., Pelaez Menendez-Riedl, S., John, P.C.L.: Why are bonsai plants small? A consideration of cell size. *Aust. J. Plant Physiol.* 16, 443-448, 1989
- Kostler, J. N., Bruckner, E., Bibelriether, H.: Die Wurzeln der Waldbaume. Parey, Hamburg, 1968
- Kotlyakov, V. M., Liouty, A. A., Finko, E. A., Krenke, A. N., Leonov, Y. G., Velichko, A. A. (eds.): Resources and environment world atlas. Russ. Akad. Wiss. Inst. Geographie und Holzel, Wien
- Kowalski, S.: Mycotrophy of trees in converted stands remaining under strong pressure of industrial pollution. *Angew. Bot.* 61, 65-83, 1987
- Kozlowski, T. T.: Growth and development of trees. I: Seed germination, ontogeny, and shoot growth. Academic Press, New York. London, 1971
- Kozlowski, T. T.: Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Bot. Review* 58, 107-222, 1992
- Kozlowski, T. T., Kramer, P. J., Pallardy, S. G.: The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, 1991
- Kramer, D., Romheld, V., Landsberg, E., Marschner, H.: Induction of transfer cell formation by iron deficiency in the root epidermis of *Helianthus annuus* L. *Planta* 147, 325-339, 1980
- Kramer, P. J.: Plant and soil water relationship McGraw-Hill, New York, 1949
- Kramer, P. J., Kozlowski, T. T.: Physiology of trees. 2.Ed., McGraw-Hill, New York, 1979
- Krautler, B., Matile, Ph.: Solving the riddle of chlorophyll breakdown. *Accounts Chemical Res.* 32, 35-43 (1999)
- Kreeb, K. H.: Ökologie und menschliche Umwelt. Fischer, Stuttgart, 1979
- Kreeb, K.: Die ökologische Bedeutung der Bodenversalzung. *Angew. Bot.* 39, 1-15, 1965
- Kreeb, K.: Ökophysiologie der Pflanzen. Fischer, Jena, 1974a
- Kreeb, K.: Pflanzen an Salzstandorten. *Naturwissenschaften* 61, 337-343, 1974b
- Kreeb, K.H.: Salzstress. Brunold, Ch., Rueggsegger, A., Brandt, R. (eds), *Stress bei Pflanzen*, pp. 149-172. Haupt, Bern, 1996
- Kronenberg, G.H.M., Kendrick, R. E.: The physiology of action. In: Kendrick, R.E., Kronenberg, G.H.M. (eds.), *Photomorphogenesis in plants*, pp. 99-114. Nijhoff Publ., Dordrecht, 1986
- Krusmann, G.: Taschenbuch der Geholzverwendung. 2.Aufl. Parey, Berlin, 1970
- Kubin, S.: Definition, Bewertung und Messung der photosynthetisch aktiven Strahlung. *Gartenbauwissenschaft* 50, 120-128, 1985
- Kubo, A.: Effects of air pollutants on gene expression in plants. In: Omasa, K., Saji, H., Youssefian, S., Kondo, N. (eds): *Air pollution and plant biotechnology - Prospects for phytomonitoring and phytoremediation*, pp. 121-139. Springer, Tokyo 2002
- Kull, U., Herbig, A., Frei, O.: Construction and economy of plant stems as revealed by use of the Bic-method. *Annals of Botany* 69, 327-334, 1992
- Kummerow, J., Krause, D., Jow, W.: Seasonal changes of fine root density in the southern Californian chaparral. *Oecologia* 37, 201-212, 1978
- Kuntze, H., Niemann, J., Roeschmann, G., Schwerdtfeger, G.: *Bodenkunde*. 5.Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1994
- Kuppers M., Hader D-P (1999) Methodik der Photosyntheseforschung - Messung und Interpretation des CO₂-Gasaustausches von intakten Blättern. In: Hader D-P (ed.) *Photosynthese*, pp. 21-47. Thieme, Stuttgart
- Kuroiwa, S.: Radiation environment and photosynthesis in plants stand with different foliage angles. In: Monsi, M., Saeki, T. (eds): *Ecophysiology of photosynthetic productivity.. JIBP Synthesis*, Vol. 19, pp. 111-123. Univ. Tokyo Press, Tokyo 1978
- Kursar TA, Coley PD (1992) Delayed development of the photosynthetic apparatus in tropical rain forest species. *Funct Ecol* 6:411-422
- Kutschera, L.: *Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkrauter und Kulturpflanzen*. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Frankfurt, 1960
- Kutschera, L., Lichtenegger, E.: *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen*. Bd. 2: Pteridophyta und Dicotyledonae (Magnoliopsida): Teil I: Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft. Fischer, Stuttgart, 1992
- Kuttler, W.: Transfer mechanisms and deposition rates of atmospheric pollutants. In: Esser, G., Overdieck, D. (eds.), *Modern ecology: basic and applied aspects*, pp. 509-538. Elsevier, Amsterdam, 1991
- Kuttler, W.: Veränderungen des Stadtklimas. In: Lozan, J. L., Grassl, H., Hupfer, P. (eds.): *Warnsignal Klima*, pp. 348-353. Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 1998
- Kuttler, W., Zmarsly, E.: Bodennahes Ozon - Entstehung, standortabhängige Tagesgänge und Minderungsmaßnahmen. *Entsorgungspraxis* 14, 84-93, 1996
- Kyparissis, A., Manetas, Y.: Seasonal leaf dimorphism in a semi-deciduous Mediterranean shrub: eco-

- physiological comparisons between winter and summer leaves. *Acta Oecol.* 14, 23-32, 1993
- Kyriakopoulos, E., Larcher, W.: Saugspannungsdiagramme für austrocknende Blätter von *Quercus ilex* L. *Z. Pflanzenphysiol.* 77, 268-271, 1976
- Laatsch, W.: Dynamik der mitteleuropäischen Mineralboden. Steinkopf, Dresden, 1954
- Lachaud, S.: Participation of auxin and abscisic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis. *Trees* 3, 125-137, 1989
- Lahmann, E.: Luftverunreinigung - Luftreinhaltung. Parey, Berlin, 1990
- Landolt, E.: Ökologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizerflora. *Boissiera* 19, 129-148, 1971
- Lang, A. R. G., Klepper, B., Cumming, M. J.: Leaf water balance during oscillation of stomatal aperture. *Plant Physiol.* 44, 826-830, 1969
- Lang, G.: Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer, Jena, 1994
- Lang, G. A. (ed.): Plant Dormancy. CAB International, Wallingford, 1996
- Lang, G. A., Early, J. D., Martin, G. C., Darnell, R. L.: Endo-, para, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortSci.* 22, 371-377, 1987
- Lange, O. L.: Untersuchungen über den Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannepflanzen. *Flora* 147, 595-651, 1959
- Lange, O. L.: Investigations on the variability of heat-resistance in plants. In: Troshin, A. S. (ed.), *The cell and environmental temperature*, pp. 131-141. Pergamon Press, London, 1967
- Lange, O. L., Beyschlag, W., Tenhunen, J. D.: Control of leaf carbon assimilation - input of chemical energy into ecosystems. In: Schulze, E. D., Zwölfer, H. (eds.), *Potentials and limitations of ecosystem analysis*, pp. 149-163. Springer, Berlin, 1987
- Lange, O. L., Schulze, E.-D., Koch, W.: Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora* 159, 38-62, 1970
- Lange, O. L., Tenhunen, J. D., Braun, M.: Midday stomatal closure in mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an environmental chamber. I. Comparison of the behaviour of various european mediterranean species. *Flora* 172, 563-579, 1982
- Larcher, W.: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. *Veroff. Ferdinandeum Innsbruck* 37, 49-81, 1957
- Larcher, W.: Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. ssp. *sativa* Hoff. et Link., *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardasseegebiet. *Planta* 56, 575-606, 1961
- Larcher, W.: Zur Frage des Zusammenhanges zwischen Austrocknungsresistenz und Frostharte bei Immergrünen. *Protoplasma* 57, 569-587, 1963
- Larcher, W.: Kalterresistenz und Überwinterungsvermögen mediterraner Holzpflanzen. *Oecol. Plant.* 5, 267-286, 1970
- Larcher, W.: Limiting temperatures for life functions in plants. In: Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H., Larcher, W. (eds.), *Temperature and life*, 2. Aufl. Springer, Berlin, 1973a
- Larcher, W.: Ökologie der Pflanzen, 1. Aufl., Ulmer, Stuttgart, 1973b
- Larcher, W.: Ergebnisse des IBP-Projektes "Zwergstrauchheide Patscherkofel". *Sitzungsber. Osterr. Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl. I*, 186, 301-371, 1977
- Larcher, W.: Effects of low temperature stress and frost injury on plant productivity. In: Johnson, C. B. (ed.), *Physiological processes limiting plant productivity*, pp. 253-269. Butterworth, London, 1981
- Larcher, W.: Kalte und Frost. In: Sorauer, P. (Begr.), *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 7. Aufl., Bd. 1, Teil 5, pp. 107-326. Parey, Berlin, 1985
- Larcher, W.: Stree? bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74, 158-167, 1987
- Larcher, W.: Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* 134, 279-295, 2000
- Larcher, W., Bauer, H.: Ecological significance of resistance to low temperatures. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology* 12A, pp. 403-437. Springer, Berlin, 1981
- Larcher, W., Bodner, M.: Dosisletalitat-Nomogramm zur Charakterisierung der Erkaltungsempfindlichkeit tropischer Pflanzen. *Angew. Botanik* 54, 273-278, 1980
- Larcher, W., Mair, B.: Die Temperaturresistenz als ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal. I. *Quercus ilex* und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes. *Oecol. Plant.* 4, 347-376, 1969
- Larcher, W., Thomaser-Thin, W.: Seasonal changes in energy content and storage patterns of mediterranean sclerophylls in a northernmost habitat. *Acta Oecol.* 9, 271-283, 1988

- Larcher, W., Wagner, J., Thammathaworn, A.: Effects of superimposed temperature stress on in vivo Chlorophyll fluorescence of *Vigna unguiculata* under saline stress. *J. Plant Physiol.* 136, 92-102, 1990
- Larcher, W., Wagner, J.: Ökologischer Zeigerwert und physiologische Konstitution von *Sempervivum montanum*. *Verh. Ges. Ökol.* 11, 253-264, 1983
- Larcher, W., Holzner, M., Pichler, J.: Temperaturresistenz inneralpiner Steppengraser. *Flora* 183, 115-131, 1989
- Lardon, A., Tribou-Blondel, A. M.: Freezing injury to ovules, pollen and seeds in winter rape. *J. Exp. Bot.* 45, 1177-1181, 1994
- Lassoie, J. P., Hinckley, T. M., Grier, C. C.: Coniferous forests of the Pacific Northwest. In: Chabot, B. F., Mooney, H. A. (eds.), *Physiological ecology of North American plant communities*, pp. 126-161. Chapman & Hall, New York, 1985
- Lauchli, A.: Symplasmic transport and ion release to the xylem. In: Wardlaw, I. F., Passioura, J. B. (eds.), *Transport and Transfer Processes in Plants*, pp. 101-112. Academic Press, New York, 1976
- Lauer, M. J., Pallardy, S. G., Blevins, D. G., Randall, D. D.: Whole leaf carbon exchange characteristics of phosphate deficient soybeans (*Glycine max* L.). *Plant Physiol.* 91, 848-854, 1989
- Lauer, W.: Zum Wandel der Vegetationszonierung in den Lateinamerikanischen Tropen seit dem Höhepunkt der letzten Eiszeit. In: Buchholz, H.J., Gerold, G. (Hrsg.): *Jb. Geogr. Ges. Hannover, Lateinamerikaforschung. Geogr. Gesellschaft, Hannover*, 1-45, 1988
- Lauer, W., Rafiqpoor, M. D., Frankenberg, P.: Die Klimate der Erde. *Erdkunde* 50, 275-300, 1996
- Lauscher, F.: Sakulare Schwankungen der Dezennienmittel und extreme Jahreswerte der Temperatur in allen Erdteilen. Analysen mit Hilfe der World Weather Records. *Arb. Zentralanstalt Met. Geodyn. Wien, Publ.* 252, 1-42, 1981
- Lawlor, D.W.: *Photosynthesis: molecular, physiological and environmental processes*. 2nd ed. Longman Harlow, 1993
- Lee, D. W.: Unusual strategies of light absorption in rain-forest herbs. In: Givnish, T. J. (ed.), *On the economy of plant form and function*, pp. 105-131. Cambridge University Press, Cambridge, 1986
- Legge, A. H., Krupa, S. V. (eds.): *Acidic deposition: sulphur and nitrogen oxides*. Lewis, New York, 1990
- Lendzian, K. J.: Aufnahme und zellphysiologische Wirkungen von Luftschadstoffen. *Naturwissenschaften* 74, 282-288, 1987
- Lendzian, K. J., Unsworth, M. H.: Ecophysiological effects of atmospheric pollutants. In: Lange, O., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12D, pp. 465-502. Springer, Berlin, 1983
- Leonardi, S., Rapp, M., Failla, M., Komaromy, E.: Biomasse, mineralomasse, productivite et gestion de certains elements biogenes dans une foret de *Quercus suber* L. en Sicile (Italie). *Ecologia Mediterranea* 18, 89-98, 1992
- Leonardi, S., Regina, I.S., Rapp, M., Gallego, H. A., Rico, M.: Biomass, litterfall and nutrient in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe. *Ann. Sci. For.* 53, 1071-1081, 1996
- Levitt, J.: Responses of plants to environmental stresses, I. Chilling, freezing and high temperature stresses, 2.Aufl. Academic Press, New York, 1980a
- Levitt, J.: Responses of plants to environmental stresses. II. Water, radiation, salt, and other stresses, 2.Aufl. Academic Press, New York, 1980b
- Leyval C., Turnau K., Haselwandter K (1997) Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza* 7:139-153
- Lichtenthaler, H. K.: Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol.* 148, 4-14, 1996
- Lichtenthaler, H. K., Buschmann, C., Doll, M., Fietz, H. J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D., Rahmsdorf, U.: Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynth. Res.* 2, 115-141, 1981
- Liebig, v. J.: *Die Naturgesetze des Feldbaues*. Vieweg, Braunschweig 1862
- Liese, W., Schneider, M., Eckstein, D.: Histometrische Untersuchungen am Holz einer rauchgeschädigten Fichte. *Eur. J. Forest Path.* 5, 152-161, 1975
- Lieth, H. (ed.): *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. Fischer, Stuttgart, 1962
- Lieth, H.: Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch* pp.72-80. Wiesbaden, 1964
- Lieth, H. (ed): *Phenology and seasonality modeling*. Springer, Berlin, 1974
- Lieth, H.: Modeling the primary productivity of the world. In: Lieth, H., Whitaker, R. (eds.), *Primary productivity of the biosphere*, pp. 237-283. Springer, Berlin, 1975a
- Lieth, H.: Measurement of caloric values. In: Lieth, H., Whitaker, R. (eds.), *Primary production of the*

- biosphere, pp. 119-129. Springer, Berlin, 1975b
- Lieth, H., Markert, B. A.: Aufstellung und Auswertung okosystemarer Element-Konzentrations-Kataster. Springer, Berlin, 1988
- Likens, G. E., Bormann, F. H., Pierce, R. S., Eaton, J. S., Johnson, N. M.: Biogeochemistry of a forested ecosystem. Springer, Berlin, 1977
- Lin SY, Dence CW (1992) Methods in lignin chemistry. Springer, Berlin
- Lipp, C. C., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Niemczura, W.: Freezing tolerance and avoidance in high-elevation Hawaiian plants. *Plant, Cell and Environment* 17, 1035-1044, 1994
- Lloyd, J., Farquhar, G. D.: ^{13}C discrimination during CO_2 assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* 99, 201-215, 1994
- Lo Gullo, M. A., Salleo, S.: Different strategies of drought resistance in three mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol.* 108, 267-276, 1988
- Lockhart, J.A.: An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theor. Biol.* 8, 264-275, 1965
- Longman, K. A., Jenik, J.: Tropical forest and its environment. Longman, London, 1987
- Loomis, R. S., Gerakis, P. A.: Productivity of agricultural ecosystems. In: Cooper, J. P., (ed.), *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge Univ.Press, Cambridge, 1975
- Losch, R.: Species-specific responses to temperature in acid metabolism and gas exchange performance of Macaronesian Sempervivoideae. In: Margaris, N. S., Arianoustou-Farragitaki, M., Oechel, W. C. (eds.), *Being alive on land*, pp. 117-126. Junk, The Hague, 1984
- Losch, R.: Die Produktionsphysiologie von *Aeonium gorgoneum* und anderer nicht-kanarischer Aeonien (Phanerogamae: Crassulaceae). *Cour. Forsch. Inst., Senckenberg* 95, 201-209, 1987
- Losch, R.: Water relations of Canarian laurel forest trees. In: *Analysis of water transport in plants and cavitation of xylem conduits*. Int. Workshop, 29. bis 31.5. 1990 Vallombrosa, Firenze, 1990
- Losch, R.: Okophysiologie, Ökologie und Chorologie der makaronesischen Sempervivoideae und Evolution des Verwandtschaftskreises. In: Breckle, S.-W., Schweizer, B., Arndt, U.: *Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung*, pp. 37-52. Heimbach, Stuttgart 2000
- Losch, R.: *Wasserhaushalt der Pflanzen*. Quelle & Meyer, Wiebelsheim, 2001
- Losch, R., Kappen, L.: Die Temperaturresistenz makaronesischer Sempervivoideae. *Verh.Ges.Ökol.* 10, 521-528, 1983
- Losch, R., Mulders, P.: Heat and cold resistance of central African bryophytes. In: Schroeter, B., Schlenog, M. Green, T.G.A.: *New aspects in cryptogamic research*, pp. 253-263. Cramer & Borntraeger Berlin 2000.
- Lossaint, P, Rapp, M.: Repartition de la matiere organique, productivite et cycles des elements mineraux dans des ecosystemes de climat mediterraneen. In: Duvigneaud, P. (ed.), *Productivity of forest ecosystems*, pp. 597-617. UNESCO, Paris, 1971
- Loveless, A. R.: A nutritional interpretation of sclerophyllly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann. Bot.* 25, 168-184, 1961
- Lucas, W. J.: Functional aspects of cells in root apices. In: Gregory, P. J., Lake, J. V., Rose, D. A. (eds.), *Root development and function*, pp. 27-52. Cambridge University Press, Cambridge, 1987
- Ludlow, M. M.: Strategies of response to water stress. In: Kreeb, K. H., Richter, H., Hinckley, T. M. (eds.), *Structural and functional responses to environmental stresses*, pp. 269-281. SPB Acad.Publ., The Hague, 1989
- Ludlow, M. M., Wilson, G. L.: Photosynthesis of tropical pasture plants. II. Temperature and illuminance. *Austr. J. Biol. Sci.* 24, 1065-1075, 1971
- Luning, K.: Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: the marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgolander Meeresunters.* 38, 305-317, 1984
- Luning K (1990) *Seaweeds. Their environment, biography, and ecophysiology*. Wiley, New York
- Lutge, U.: *Stofftransport der Pflanzen*. Springer, Berlin, 1973
- Lutge, U.: *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, Berlin, 1997
- Luyten, I., Versluys, M. C., Blaauw, A. H.: The optimal temperatures from flower formation to flowering for *Hyacinthus orientalis*. *Verb. K.Akad. Wet. Amsterdam*, 2. Sect.XXIX, 5. Med.36, 57-64, 1932
- Lyons, J. M.: Chilling injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 445-466, 1973
- Lyons, J. M., Raison, J. K.: Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. *Plant Physiol.* 45, 386-389, 1970
- Lyr, H., Fiedler, H. J., Tranquillini, W. (eds.): *Physiologie und Ökologie der Gehölze*. Fischer, Jena, 1992
- Mackie-Dawson, L.A., Atkinson, D.: Methodology for the study of roots in field experiments and the interpretation of results. In: Atkinson, D. (ed.): *Plant root growth, an ecological perspective*, pp. 25-47. Blackwell, London 1991.

- Maier, R.: Zur Bioindikation von Bleiwirkungen in Pflanzen über Enzyme. *Verh. Ges. Ökol.* 7, 315-322, 1979
- Malkina, I. S., Tselniker, J. L.: Sezonnaya dinamika summamogo dykhanika i dykhaniyu podderzhanija u stvolov lesnykh derevev. *Bot.Zhurnal.* 75, 1138-1144, 1990
- Marcello, A.: Il tempo e la stagione in fenologia. *Nuovo Giornale Bot. Ital.* 66, 929-1034, 1959
- Marek, M.: Photosynthetic characteristics of *Allanthus* leaves. *Photosynthetica* 22, 179-183, 1988
- Markovska, Y.K., Tsonev, T.D., Kimenov, G.P., Tutekova, A.: Physiological changes in higher poikilohydric plants - *Haberlea rhodopensis* Friv. and *Ramonda serbica* Panc. during drought and rewatering at different light regimes. *J. Plant Physiol.* 144, 100-108, 1994
- Mar-Moller, C., Muller, D., Nielsen, J.: Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Forstl. Forsogsv. i. Danmark* 21, 327-335, 1954
- Marschner, H.: Nährstoffdynamik in der Rhizosphäre. *Ber. dtusch. bot. Ges.* 98, 291-309, 1985
- Marschner, H.: Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed., Academic Press, London, 1995
- Martin, C.E., Wallace, R.S.: Photosynthetic pathway variation in leafy members of two subfamilies of the Cactaceae. *Int. J. Plant Science* 161, 639-650, 2000
- Martinez-Ballesta MC, Martinez V, Carvajal C (2000). Regulation of water channel activity in whole roots and protoplasts from roots of melon plants grown under saline conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 685-691.
- Martinez-Ramos, M., Alavarez-Buylla, E. R.: How old are tropical rain forest trees. *Trends in plant science* 3, 400-405, 1998
- Martinola, E.: Transport processes in vacuoles of higher plants. *Botanica Acta* 105, 232-234, 1992
- Matre, P., Cochar, H. Durand, J.-L.: Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Plant, Cell and Environment* 24, 65-76 (2001)
- Matile, P., Altenburger, R.: Rhythms of fragrance emission in flowers. *Planta* 174, 242-247, 1988
- Matile, P., Hortensteiner, S., Thomas, H.: Chlorophyll degradation. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 67-95, 1999
- Mathysse, A. G., Scott, T. K.: Functions of hormones at the whole plant level of organization. In: Scott, T. K. (ed.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol.10, pp. 219-243. Springer, Berlin, 1984
- Matyssek, R., Havranek, W.M., Wieser, G., Innes, J. L.: Ozone and the forests in Austria and Switzerland. Sandermann, H., Wellburn, A. R., Heath, R.L. (eds), *Forest decline and ozone*, pp. 95-134. Springer, Berlin, 1997
- Maurel C, Kado RT, Guern J, Chrispeels MJ (1995). Phosphorylation regulates the water channels activity of the seed-specific aquaporin a-TIP. *EMBO Journal*, 14: 3028-3035.
- Mauseth, J. D.: *Plant anatomy*. Cummings Publ. Comp., Menlo Park, Calif., 1988
- Maximov, N. A.: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürre-resistenz der Xerophyten. *Jb.wiss.Bot.* 62, 128-144, 1923
- McCree, K. J.: Photosynthetically active radiation. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol.12 A, pp. 41-55. Springer, Berlin, 1981
- McMannon, M., Crawford, R.M.M.: A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behaviour. *New Phytol.* 70, 299-306, 1971
- McWilliam, J. R., Ferrar, P. J.: Photosynthetic adaptation of higher plants to thermal stress. In: Bialeski, R. L., Ferguson, A. R., Cresswell, M. M. (eds.), *Mechanisms of regulation of plant growth*. Bull.12, pp. 467-476. Royal Soc. N.Zealand, Wellington, 1974
- Medina, E. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. In: Medina, E., Mooney, H.A., Vazquez-Yanez, C. (eds.): *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, pp. 139-154. Junk Publ., The Hague (1984)
- Mengel, K.: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. 7.Aufl. Fischer, Jena, 1991
- Mengel, K., Kirkby, E. A.: Principles of plant nutrition. 3.Aufl. Intern.Potash Inst., Bern, 1982
- Menzel, A.: Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *Int. J. Biometeorology* 44, 76-81, 2000
- Merino, J., Field, C., Mooney, H. A.: Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. *Acta Oecol.* 5, 211-229, 1984
- Meyer, E M.: Baume in der Stadt. Ulmer, Stuttgart, 1978
- Michael, G.: Über die Beanspruchung des Wasserhaushaltes einiger immergrüner Gehölze im Mittelgebirge im Zusammenhang mit dem Frosttrocknisproblem. *Arch. Forstwesen* 16, 1015-1032, 1967
- Michalowski, C. B., Olsen, S. W., Piepenbrock, M., Schmitt, J. M., Bohnert, H. J.: Time course of mRNA induction elicited by salt stress in the common ice plant (*Mesembryanthemum crystallinum*). *Plant Physiology* 89, 811-816, 1989

- Milburn, J. A.: Water flow in plants. Longman, London, 1979
- Millard, M. M., Veisz, O. B., Krizek, D. T., Line, M. Magnetic resonance imaging (MRI) of water during cold acclimation and freezing in winter wheat. *Plant, Cell and Environment* 18, 535-544, 1995
- Milthorpe, F. L., Moorby, J.: An introduction to crop physiology, 2.Ed. Cambridge Univ.Press, Cambridge, 1979
- Mitchell, K. A., Bolstad, P. V., Vose, J. M.: Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. *Tree Physiology* 19, 861-870, 1999
- Mitrakos, K.: Temperature germination responses in three mediterranean evergreen sclerophylls. In: Margaris, N. S., Mooney, H. A. (eds.), Components of productivity of Mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects, pp. 277-279. Junk, Den Haag, 1981
- Mitscherlich, G.: Wald, Wachstum und Umwelt. Eine Einführung in die ökologischen Grundlagen des Waldwachstums. Bd.II: Waldklima und Wasserhaushalt, Sauerlander, Frankfurt a. M., 1971
- Mizutani, J.: Plant allelochemicals and their roles. In: Chou, C. H., Waller, G. R. (eds.), Phytochemical ecology - allelochemicals, mycotoxins and insect pheromones and allomonas, pp. 155-165. Academia Sinica Monograph, Inst. Bot. Ser. Taipei, 1989
- Molau, U.: Phenology and reproductive ecology in six subalpine species of Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). *Opera Botanica* 121, 7-17, 1993
- Molchanov, A. A.: Cycles of atmospheric precipitation in different types of forests of natural zones of the USSR. In: Duvigneaud, P. (ed.), Productivity of forest ecosystems, pp. 49-68. UNESCO, Paris, 1971
- Monsi, M., Saeki, T.: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften, seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap.J.Bot.* 14, 22-52, 1953
- Monson, R. K., Harley, P. C., Litvak, M. E., Wildermuth, M., Guenther, A. B., Zimmerman, P. R., Fall, R.: Environmental and developmental controls over the seasonal pattern of isoprene emission from aspen leaves. *Oecologia* 99, 260-270, 1994
- Monteith, J. L.: Principles of environmental physics. Edward Arnolds, London 1973
- Monteith, J. L.: A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment* 18, 357-364, 1995
- Mooney, H. A.: The carbon balance of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3, 315-346, 1972
- Moor, H.: Die Gefrier-Fixation lebender Zellen und ihre Anwendung in der Elektronenmikroskopie. *Z. Zellforschung* 62, 546-580, 1964
- Mori, S., Hagihara, A.: Root respiration in *Chamaecyparis obtusa* trees. *Tree Physiol* 8, 217-225, 1991
- Mori, S., Prokushkin, P., Oksana, M., Kajimoto, T., Zyryanova, O., Avaimov, A. P., Koike, T., Matsuura, Y., Ueda, R.: Daytime whole-tree respiration under controlled air temperature utilizing heat of permafrost and wood fire in a Siberian larch forest. In: Mori, S. Kanazawa, Y., Matsuura, Y. Inoue, G. (eds), Proceedings of sixth symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1997, pp. 11-17. Hokkaido Res. Center Forestry and Forest Products, Sapporo, 1998
- Morozov, G. F.: Uchenie o lese. Nauka, Leningrad, 1925
- Morozov, V. L., Belaja, G. A.: Ekologiya dalnevostochnogo krupnotravya. Nauka, Moskva, 1988
- Morse, S. R.: Water balance in *Hemizonia luzulifolia*: the role of extracellular polysaccharides. *Plant, Cell and Environment* 13, 39-48, 1990
- Moser, W., Brzoska, W., Zachhuber, K., Larcher, W.: Ergebnisse des IBP-Projekts Hoher Nebelkogel 3184 m. Sitzungsber. Osterr. Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl. I, 186, 386-419, 1977
- Muller, D.: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. *Planta* 6, 22-39, 1928
- Mullet, J. E., Whisitt, M. S.: Plant cellular responses to water deficit. *Plant Growth Regulation* 20, 119-124, 1996
- Munch, E.: Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Fischer, Jena, 1930
- Murata K., Mitsuoka K., Hirai T, Walz T, Agre P, Heymann JB, Engel A, Fujiyoshi Y (2000). Structural determinants of water permeation through aquaporin-1. *Nature*, 407: 599-605.
- Nadelhoffer, K. J., Giblin, A. E., Shaver, G. R., Linkins, A. E.: Microbial processes and plant nutrient availability in arctic soils. Chapin, F. S. (ed), Arctic ecosystems in a changing climate. An ecophysiological perspective, pp. 281-300. Academic Press, San Diego, 1992
- Nakanishi TM, Matsubayashi (1997) Nondestructive water imaging by neutron beam analysis in living plants. *J Plant Physiol* 151:442-445
- Nakhutsrishvili, G.S., Gantsemidze, Z.G.: Zhizne rastenii v ekstremalnykh usloviyakh vysokogornii. Nauka, Leningrad, 1984
- Napp-Zinn, K.: Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes. *Handbuch der*

- Pflanzenanatomie. Borntraeger, Berlin, 1973
- Napp-Zinn, K.: Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. 2.Lieferung. Handbuch der Pflanzenanatomie. Borntraeger, Berlin, 1988
- Nardini, A., Salleo, S.: Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation. *Trees* 15, 14-24, 2000
- Natr, L.: Influence of mineral nutrition on photosynthesis and the use of assimilates. In: Cooper, J.P. (ed), *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*, pp. 537-555. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1975
- Neale, P. J.: Algal photoinhibition and photosynthesis in the aquatic environment. In: Kyle, D. J., Osmond, C. B., Arntzen, C. J. (eds.). *Photoinhibition*, pp. 36-64. Elsevier, Amsterdam, 1987
- Negisi, K.: Photosynthesis, respiration and growth in 1-year old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. *Bull. Tokyo Univ. For.* 62, 1-115, 1966
- Negisi, K.: Respiration rates in relation to diameter and age in stem of branch sections of young *Pinus densiflora* trees. *Bull. Tokyo Univ. Forests* No.66, 1974
- Nelson, N. D.: Woody plants are not inherently low in photosynthetic capacity. *Photosynthetica* 18, 600-605, 1984
- Neuner, G., Braun, V., Buchner, O., Taschler, D.: Leaf rosette closure in the alpine rosette plant *Saxifraga paniculata* Mill.: significance for survival of drought and heat under high irradiation. *Plant, Cell and Environment* 22, 1539-1548, 1999
- Ni, B. R., Pallardy, S. G.: Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree Physiology* 8, 1-9, 1991
- Nicolas, M. E., Simpson, R. J., Lambers, H., Dalling, M. J.: Effects of drought on partitioning of nitrogen in two wheat varieties differing in drought-tolerance. *Ann.Bot.* 55, 743-754, 1985
- Nienhaus, F., Butin, H., Bohmer, B.: *Farbatlas Geholzkrankheiten. Zierstraucher und Parkbaume*. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart 1996
- Nimz, H.: Das Lignin der Buche - Entwurf eines Konstitutionsschemas. *Angew.Chemie* 86, 336-344, 1974
- Nobel, P. S.: Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert. *Oecologia* 27, 117-133, 1977
- Nobel, P. S.: *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, 1988
- Nobel, P. S.: Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. *New Phytol.* 119, 183-205, 1991
- Nobel, P. S.: High productivity of certain agronomic CAM species. Winter, K. Smith, J.A.C. (eds), *Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*, pp. 255-265. Springer, Berlin, 1996
- Nobel, P. S.: *Physicochemical and environmental plant physiology*. 2.Ed., Academic Press, San Diego - New York, 1999
- Nobel, P. S., Jordan, P. W.: Transpiration stream of desert species: resistances and capacitances for a C3, a C4 and a CAM plant. *J.Exp. Bot.* 34, 1379-1391, 1983
- Nobel, P.S., Cavelier, J., Andrade, J. L.: Mucilage in cacti: Its apoplastic capacitance, associated solutes, and influence on tissue water relations. *J. Exp. Bot.* 43, 641-648, 1992
- Nobel, P. S., Garcia-Moya, E., Quero, E.: High annual productivity of certain agaves and cacti under cultivation. *Plant, Cell and Environment* 15, 329-335, 1992
- Nultsch, W.: *Allgemeine Botanik*. 11.Aufl. Thieme, Stuttgart, 2001
- Obeso, J. R.: Selective fruit and seed maturation in *Asphodelus albus* Miller (Liliaceae). *Oecologia* 93, 564-570, 1993
- Ochi, H.: Autecological study of mosses in respect to water economy. I. On the minimum hydrability with in which mosses are able to survive. *Bot. Mag.* 65, 112, 1962
- Odum, E.P.: The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270, 1969
- Odum, E.P.: *Fundamentals of ecology*, 3rd edn. Saunders, Philadelphia 1971
- Ogino, K., Ninomiya, L., Yoshikawa, K.: Sap flow rate of several tree species in a tropical rain forest in West Sumatra. In: Hotta, M. (ed.), *Diversity and dynamics of plant life in Sumatra*. Report and Coll.Papers, Part I, pp. 1-9. Kyoto University, Sumatra Nature Study, 1986
- Ogren, E.: Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. *Physiologia Plantarum* 108, 295-299, 2000
- Ohga, N., Ikushima, I.: Measurement of CO₂- and O₂ contents in a soil. JIBP, Level III, Report for 1969,

Tokyo, 1970

- Oleksyn, J., Modrzynski, J., Tjoelker, M. G., Zytowski, R., Reich, P. B., Karolewski, P.: Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Funct.Ecology* 12, 573-590, 1998
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E.: Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora*, 195, 311-329 (2000).
- Olsen, R. A., Bennett, J. H., Blume, D., Brown, J. C.: Chemical aspects of the Fe stress response mechanism in tomatoes. *J. Plant Nutrition* 3, 905-921, 1981
- Omasa, K., Hashimoto, Y., Kramer, P. J., Strain, B. R., Aiga, I., Kondo, J.: Direct observation of reversible and irreversible stomatal responses of attached sunflower leaves to SO₂. *Plant Physiol.*, 79, 153-158, 1985
- Ondok, J. P., Pokorny, J., KvHt, J.: Model of diurnal changes in oxygen, carbon dioxide and bicarbonate concentrations in a stand *Elodea canadensis* Michx. *Aquatic Bot.* 19, 293-305, 1984
- Ortiz-Lopez, A., Ort, D. R., Boyer, J. S.: Photophosphorylation in attached leaves of *Helianthus annuus* at low water potentials. *Plant Physiol.* 96, 1018-1025, 1991
- Osmond, C. B.: Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 379-414, 1978
- Osmond, C. B., Bjorkman, O., Anderson, D. J.: Physiological processes in plant ecology. Toward a synthesis with Atriplex. Springer, Berlin, 1980
- Osmond, C. B., Winter, K., Ziegler, H.: Functional significance of different pathways of CO₂ fixation in photosynthesis. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology* 12B, pp. 479-547. Springer, Berlin, 1982
- O'Toole, J. C., Cruz, R. T., Singh, T. N.: Leaf rolling and transpiration. *Plant Sci. Letters* 16, 111-114, 1979
- Owens, J. N.: Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree Physiology* 15, 477-484, 1995
- Paembonan, S. A., Hagihara, A., Hozumi, K.: Long-term respiration in relation to growth and maintenance processes of the aboveground parts of a hinoki forest tree. *Tree Physiology* 10, 101-110, 1992
- Pages, L., Asseng, S., Pellerin, S., Diggle, A.: Modelling root system growth and architecture. In: Smit, A.L., Bengough, A.G., Engels, C., van Noordwijk, M., Pellerin, S., Van De Geijn, S.C.: *Root methods*, pp. 113-146. Springer, Berlin, 2000
- Paine, R. T.: The measurement and application of the calorimeter to ecological problems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2, 145-164, 1971
- Parlange, J.-Y., Waggoner, P. E.: Stomatal dimensions and resistance to diffusion. *Plant Physiol.* 46, 337-342, 1970
- Parthier, B.: Jasmonates, new regulators of plant growth and development: many facts and few hypotheses on their actions. *Botanica Acta* 104, 446-454, 1991
- Patterson, D. T., Duke, S. O.: Effect of growth irradiance on the maximum photosynthetic capacity of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). *Plant, Cell Physiol.* 20, 177-184, 1979
- Pavlis J, Jenik J (2000) Root of pioneer trees in the Amazonian rain forest, *Trees* 14:442-455
- Pearce, R.S., Fuller, M.P.: Freezing of barley studied by infrared video thermography. *Plant Physiology* 125, 227-240, 2001
- Penning de Vries, F.W.T., Brunsting, A.H.M., Van Laar, H. H.: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. Theor. Biology* 45, 339-377, 1974
- Pereira, J. S.: Gas exchange and growth. In: Schulze, E.-D. Caldwell, M. M. (eds), *Ecophysiology of photosynthesis*, pp. 147-181. Springer, Berlin, 1994
- Pilon-Smits, E.A.H., Thart, H., Maas, J.W., Meesterburrie, J.A.N., Kreuler, R., Van Brederode, J.: The evolution of crassulacean acid metabolism in *Aeonium* inferred from carbon isotope composition and enzyme activities. *Oecologia* 91, 548-553, 1991
- Pipp, E., Larcher, W.: Energiegehalte pflanzlicher Substanz: II. Ergebnisse der Datenverarbeitung. *Sitzungsber. Osterr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. I*, 196, 249-310, 1987
- Pisek, A.: Versuche zur Frostresistenzprüfung von Rinde, Winterknospen und Blüten einiger Arten von Obstgehölzen. *Gartenbauwiss.* 23, 54-74, 1958
- Pisek, A., Carnellieri, E.: Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. *Jb. wiss. Bot.* 90, 256-291, 1941
- Pisek, A., Schiessl, R.: Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frostharte von Nadelholzern und Zwergstrauchern an der alpinen Waldgrenze. *Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck* 47, 33-52, 1947
- Pisek, A., Tranquillini, W.: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. *Physiol. Plant.* 4, 1-27, 1951
- Pisek, A., Winkler, E.: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 51, 518-543,

1958

- Pisek, A., Knapp, H., Ditterstorfer, J.: Maximale Öffnungsweite und Bau der Stomata mit Angaben über ihre Größe und Zahl. *Flora* 159, 459-479, 1970
- Pitman, M.G., Lüttge, U.: The ionic environment and plant ionic relations. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol.12 C, pp. 5-34. Springer, Berlin, 1983
- Pokorny, J., Ondok, J.P.: *Macrophyte photosynthesis and aquatic environment*. Academie, Praha 1991
- Polle, A., Wieser, G., Havranek, W.M.: Quantification of ozon influx and apoplastic ascorbate content in needles of Norway spruce trees (*Picea abies* L., Karst) at high altitude. *Plant, Cell and Environment* 18, 681-688, 1995
- Polle, A., Chakrabarti, K., Schurmann, W., Rennenberg, H.: Composition and properties of hydrogen peroxide decomposing systems in extracellular and total extracts from needles of Norway spruce (*Picea abies* L., Karst). *Plant Physiol.* 94, 312-319, 1990
- Polster, H.: Wasserhaushalt. In: Lyr, H., Polster, H., Fiedler, H. J. (eds.). *Geholzfysiologie*, 1.Aufl. Fischer, Jena, 1967
- Polster, H., Fuchs, S.: Winterassimilation und -atmung der Kiefer (*Pinus silvestris* L.) im mitteleuropäischen Binnenlandklima. *Arch. Forstwesen* 12, 1011-1024, 1963
- Polster, H., Neuwirth, G.: Assimilationsökologische Studien an einem fünfjährigen Pappelbestand. *Arch. Forstwesen* 7, 749-875, 1958
- Polte-Rudolf, C.: Frühlingseinzug in Europa. *Arborea Phaeologica* 40, 52-57, 1995
- Pons, T. L., van der Werf, A., Lambers, H.: Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow- and fast-growing species: possible explanations for observed differences. In: Roy, J., Garnier, E. (eds), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, pp. 61-77. SPB Academic Publ., The Hague, 1994
- Poorter, H.: Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: Roy, J., Garnier, E. (eds), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, pp. 111-127. SPB Academic Publishing, The Hague, 1994
- Popp, M.: Chemical composition of Australian mangroves. II. Low molecular weight carbohydrates. *Z. Pflanzenphysiol.* 113, 411-421, 1984
- Popp, M., Larher, F., Weigel, P.: Chemical composition of Australian mangroves. III. Free amino acids, total methylated onium compounds and total nitrogen. *Z. Pflanzenphysiol.* 114, 15-25, 1984
- Pospisilova, J.: Development of water stress in kale leaves of different insertion levels. *Biol. Plant.* 17, 392-399, 1975
- Pospisilova, J.: Participation of phytohormones in stomatal regulation of gas exchange during water stress. *Biologia plantarum* 45, in press 2002
- Pospisilova, J., Santrucek, J.: Stomatal patchiness. *Biologia Plantarum* 36, 481-519, 1994
- Prado, C.H.B.A., De-Moraes, J.A.P.V.: Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty wood species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33, 103-112, 1997
- Prado, C.H.B.A., Passos, E.E.M., de Moraes, J.A.P.V.: Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. *S.Afr. Journal of Botany* 66, 1-7 (2000)
- Proctor, M.C.F.: Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: Smith, A.J.E. (ed), *Bryophyte ecology*, pp. 333-381. Chapman & Hall, London, 1982
- Proctor, M.C.F.: The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151, 41-49, 2000
- Proctor, M.C.F., Nagy, Z., Csintalan, Z., Takaes, Z.: Water-content components in bryophytes: analysis of pressure-volume relationships. *J. Exp. Bot* 49, 1845-1854, 1998
- Punz, W.: Metallophytes in the Eastern Alps with special emphasis on higher plants growing on calamine and copper localities. *Phyton* 35, 295-309, 1995
- Pyke, D. A.: Limited resources and reproductive constraints in annuals. *Funct. Ecol.* 3, 221-228, 1989
- Rabotnov, T.A.: *Phytozoologie, Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme*. Ulmer, Stuttgart, 1995
- Rambal, S., Debussche, G.: Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. In: Moreno, J. M., Oechel, W. C. (eds), *Global change and Mediterranean-type ecosystem*, pp. 386-407. Springer, Berlin, 1995
- Ramus, J., Rosenberg, G.: Diurnal photosynthetic performance of seaweeds measured under natural conditions. *Marine Biology* 56, 21-28, 1980
- Rapp, M.: Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: La forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol.Plant.* 4, 377-410, 1969
- Rapp, M.: Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens.

- neens. IBP: *Ecologie du Sol*, pp. 19-184. C. N. R. S., Paris, 1971
- Rapp, M., Leonardi, S.: Evolution de la litiere au sol au cours d'une annee dans un taillis de chene vert (*Quercus ilex*). *Pedobiologia* 32, 177-185, 1988
- Raschi, A., Tognetti, R., Ridder, H.W., Beres, C.: Water in the stems of sessile oak (*Quercus petraea*) assessed by computer tomography with concurrent measurements of sap velocity and ultrasound emission. *Plant, Cell and Environment* 18, 545-554, 1995
- Raunkiaer, C.: *Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie*. Beih. *Biol. Cbl.* 27(11), 171-206d, 1910
- Raven, J. A.: The evolution of vascular land plants in relation to supracellular transport processes. *Advances Bot. Res.* 5, 154-240, 1977
- Rawson, H.M., Begg, J.E., Woodward, R.G.: The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta* 134, 5-10, 1977
- Rawson, H.M., Turner, N. C., Begg, J. E.: Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. IV. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 195-209, 1978
- Rehder, H., Schafer, A.: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. IV. Communities of the Central Alps and comparative survey. *Oecologia* 34, 309-327, 1978
- Reich, P.B.: Phenology of tropical forests - patterns, causes and consequences. *Can. J. Botany* 73, 164-174 (1995)
- Reich, P. B., Uhl, C., Walters, M. B., Ellsworth, D. S.: Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86, 16-24, 1991
- Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S.: Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monographs* 62, 365-392, 1992
- Reich, P.B., Kloeppel, B.D., Ellsworth, D.S., Walters, M.B.: Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104, 24-30, 1995
- Remmert, H.: *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. Springer, Berlin, 1991.
- Rennenberg, H.: The fate of excess sulfur in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 121-153, 1984
- Retter, W.: *Untersuchungen zur Assimilationsökologie und Temperaturresistenz des Buchenlaubes*. PhD Thesis, Innsbruck, 1965
- Richards, J. H., Caldwell, M. M.: Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73, 486-489, 1987
- Richards, P.W.: *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Richter, H.: The water status in the plant - experimental evidence. In: Lange, O. L., Kappen, L., Schulze, E.-D. (eds.), *Water and plant life*, pp. 42-58. Springer, Berlin, 1976
- Richter, H.: A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. *J.Exp.Bot.* 29, 1197-1203, 1978
- Richter, H., Kikuta, S. B.: Osmotic and elastic components of turgor adjustment in leaves under stress. In: Kreeb, K. H., Richter, H., Hinckley, T. M. (eds.), *Structural and functional responses to environmental stresses*, pp. 129-137. Academic Publishing, The Hague, 1989
- Ried, A.: Photosynthese und Atmung bei xerostabilen und xerolabilen Krustenflechten in der Nachwirkung vorausgegangener Entquellungen. *Planta* 41, 436-438, 1953
- Riederer, M., Schreiber, L.: Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *J. Exp. Botany* 52, 2023-2032 (2001)
- Ristic Z, Cass AA (1991) Morphological characteristics of leaf epidermal cells in lines of maize that differ in endogenous levels of abscisic acid and drought resistance. *Bot. Gazette* 152:439-445
- Rivera, G., Borchert, R.: Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology* 21, 201-212 (2001)
- Robberecht, R., Caldwell, M. M.: Leaf epidermal transmittance of ultraviolet radiation and its implications for plant sensitivity to ultraviolet radiation induced injury. *Oecologia* 32, 277-287, 1978
- Roden JS, Percy RW (1993) The effect of flutter on the temperature of poplar leaves and its implications for carbon gain. *Plant Cell Environm* 16:571-577
- Rodin, L., Bazilevich, N. I.: *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 1967
- Roeckner, E.: Past, present and future levels of greenhouse gases in the atmosphere and model projections of related climatic changes. *J. Exp. Bot.*, 43, 1097-1109, 1992
- Roig, F.A.: Comparative wood anatomy of southern South American Cupressaceae. *IAWA Bull.* 13, 151-162, 1992
- Roller, M.: Neue Normalwerte der Höhenabhängigkeit phanologischer Phasen in den Ostalpen. *Jb.*

- Zentralanst. Met. Geodyn. Wien Anh. 6, 57-69, 1978
- Romheld, V., Kramer, D.: Relationship between proton efflux and rhizodermal transfer cells induced by iron deficiency. *Z.Pflanzenphysiol.* 113, 73-83, 1983
- Rook, D. A.: The influence of growing temperature on photosynthesis and respiration of *Pinus radiata* seedlings. *New Zealand J.Bot.* 7, 43-55, 1969
- Rorison, I. H.: Ecological interferences from laboratory experiments on mineral nutrition. In: Rorison, I. H. (ed.), *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*, pp. 155-175. Blackwell, Oxford, 1969
- Rorison, I. H., Sutton, F.: Climate, topography and germination. In: Evans, G. C., Bainbridge, R., Rackham, O. (eds.), *Light as an ecological factor: II*, pp. 361-383. Blackwell Sci., Oxford, 1976
- Rosenberg, N. J.: *Microclimate: the biological environment*. Wiley, New York, 1974
- Ross, J.: *The radiation regime and architecture of plant stands*. Junk, The Hague, 1981
- Rossa, B., Tuffers, A.V., Naidoo, G., von Willert, D.J.: *Arundo donax* L. (Poaceae) - a C3 species with unusually high photosynthetic capacity. *Bot.Acia* 111, 216-221, 1998
- Rosswall, T., Flower-Ellis, J.G.K., Johansson, L. G., Jonsson, S., Ryden, B. E., Sonesson, M.: Stordalen (Abisko), Sweden. In: Rosswall, T., Heal, O. W. (eds.), *Structure and function of tundra ecosystems*, Vol.20, pp. 265-294. *Ecol. Bull.*, Stockholm, 1975
- Rouschal, E.: *Zur Ökologie der Macchien*. *Jb. wiss. Bot.* 87, 436-523, 1938
- Rowell, D.L.: *Bodenkunde. Untersuchungsmethoden und ihre Anwendungen*. Springer, Berlin, 1997
- Rozema, J., Van Diggelen, J.: A comparative study of growth and photosynthesis of four halophytes in response to salinity. *Acta Oecol.* 12, 673-681, 1991
- Rozema, J., Bijwaard, P., Prast, G., Broekman, R.: Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio* 62, 499-521, 1985
- Ruhland, W.: *Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten*. *Jb. wiss. Bot.* 55, 409-498, 1915
- Rundel, P. W.: Water relations. In: Galun, M. (ed.), *Handbook of Lichenology*, Vol.11, pp.17-36. CRC Press, Boca Raton, 1988
- Rundel, P. W., Lange, O. L.: Water relations and photosynthetic response of a desert moss. *Flora* 169, 329-335, 1980
- Rundel, P. W., Ehleringer, J. R., Nagy, K. A.: *Stable isotopes in ecological research*. Springer, Berlin, 1988
- Ruhlsatz, B., Hofmann, U.: Die Verbreitung von C4-Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blattanatomie ausgewählter Beispiele. *Phytocoenologia* 12, 219-249, 1984
- Rychnovska, M.: A contribution to the ecology of the genus *Stipa*. II. Water relations of plants and habitat on the hill of Křhčová hora near the town of Moravský Krumlov. *Preslia* 37, 42-52, 1965
- Rychnovska, M.: *Bandania ekosystemow lakowych w Czechoslowacji*. *Wiad.Ekol.* 25, 29-39, 1979
- Rychnovska, M.: Structure and functioning of seminatural meadows. *Structure and functioning of seminatural meadows*. Elsevier, Amsterdam, 1993
- Rychnovska, M., "ermak, J., Tmid, P.: Water output in a stand of *Phragmites communis* Trin. *Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohem. Brno* 14, 3-30, 1980
- Sage, R. F.: Environmental and evolutionary precondition for the origin and diversification of the C4 photosynthetic syndrome. *Plant biology*, 3, 202-213 (2001)
- Sage, R. F., Pearcy, R. W.: The nitrogen use efficiency of C3 and C4 plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiol* 84, 959-963, 1987
- Saglio, P. H., Rancillac, M., Bruzan, F., Pradet, A.: Critical oxygen pressure for growth and respiration of excised and intact roots. *Plant Physiol* 76, 151-154, 1984
- Sakai, A., Larcher, W.: *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress*. Springer, Berlin, 1987
- Sale, P.J.M.: Productivity of vegetable crops in a region of high solar input. - III. Carbon balance of potato crops. *Aust. J. Plant Physiol.* 1, 283-296, 1974
- Salisbury, E. I.: The oak-hornbeam woods of Hertfordshire. *J. Ecol.* 4, 83-117, 1916
- Salisbury, F. B.: Photoperiodism. *Hort. Rev.* 4, 66-105, 1982
- Salisbury, F. B.: Plant adaptations to the light environment. In: Kaurin, A., Junttila, O., Nilsen, J. (eds.), *Plant production in the North*, pp. 43-61. Norwegian Univ. Press, Tromsø, 1985
- Salisbury, F. B.: *Système internationale: the use of SI units in plant physiology*. *J. Plant Physiol.* 139, 1-7, 1991
- Salisbury, F. B.: *Units, symbols, and terminology for plant physiology*. Oxford Univ. Press, New York, 1996
- Salisbury, F. B., Ross, C. W.: *Plant Physiology*. 4.Aufl. Wadsworth, Belmont, 1992

- Salisbury, F. B., Spomer, G. G.: Leaf temperatures of alpine plants in the field. *Planta* 60, 497-505, 1964
- Sauberer, F., Hartel, O.: Pflanze und Strahlung. Akad. Verlagsges., Leipzig, 1959
- Saugier, B., Granier, A., Pontailler, J. Y., Dufrene, E., Baldocchi, D. D.: Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods. *Tree Physiology* 17, 511-519, 1997
- Saure, M. C.: Dormancy release in deciduous fruit trees. *Hort. Rev.* 7, 239-300, 1985
- Savage, M. J.: Use of the international system of units in the plant sciences. *HortSci.* 14, 492-495, 1979
- Sayed, O.H.: Crassulacean acid metabolism 1975-2000, a check list. *Photosynthetica* 39, 339-352 (2001)
- Schennikow, A. P.: Phanologische Spektra von Pflanzengesellschaften. In: Abderhalden, E. (ed.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Bd.II(6), pp. 251-266. Springer, Berlin, 1932
- Schlee, D.: *Ökologische Biochemie*. 2.Aufl. Spektrum Akad.Vlg. Heidelberg, 1992
- Schmidt, J. E., Kaiser, W. M.: Response of the succulent leaves of *Peperomia magnoliaefolia* to dehydration. *Plant Physiol.* 83, 190-194, 1987
- Schmidt, L.: Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. *Oecol. Plant.* 12, 195-213, 1977
- Schnelle, F.: Ergebnisse aus den Internationalen Phanologischen Garten in Europa - Mittel 1973-1982. *Wetter und Leben* 38, 5-17, 1986
- Schnock, G.: Le bilan de l'eau dans l'écosystème forêt. Application à une chLnaie melangée de haute Belgique. In: Duvigneaud, P. (ed.), *Productivity of forest ecosystems*, pp. 41-42. UNESCO, Paris, 1971
- Schopfer, P., Brennicke, A.: *Pflanzenphysiologie*, 5. Aufl. Springer, Berlin, 1999
- Schreiber, U., Berry, J. A.: Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* 136, 233-238, 1977
- Schroeder, D.: *Bodenkunde in Stichworten*. Hirt, Kiel, 1969
- Schulte, P. J., Hinckley, T. M.: A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *J. Exp. Bot.* 36, 1590-1602, 1985
- Schulz JP (1960) Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. N.Holland Uitg. Maatsch., Amsterdam
- Schulze, E.-D.: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora* 159, 177-232, 1970
- Schulze, E.-D.: Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. In: Lange, O.L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology* 12B, pp. 615-676. Springer, Berlin, 1982
- Schulze, E.-D., Hall, A. E.: Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology* 12B, pp. 181-230. Springer, Berlin, 1982
- Schulze, E.-D., Lange, O. L., Koch, W.: *Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen der Negev-Wüste*. III. Tagesverläufe der Nettophotosynthese und Transpiration am Ende der Trockenzeit. *Oecologia* 9, 317-340, 1972
- Schulze, E.-D., "ermak, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasi"ek, F., Gries, W, Ku"era, J.: Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow porometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66, 475-483, 1985
- Schweingruber, F. H.: *Der Jahrring. Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie*. Haupt, Bern, 1983
- Schweingruber, F. H.: *Tree rings and environment dendroecology*. Haupt, Bern, 1996
- Seeley, E. J., Kammereck, R.: Carbon flux in apple trees: The effects of temperature and light intensity on photosynthetic rates. *J.Am.Soc.Hort.Sci.* 102, 731-733, 1977
- Selye, H.: A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature* 138, 32, 1936
- Selye, H.: The evolution of the stress concept. *Am. Sci.* 61, 693-699, 1973
- Semikhatova OA, Gerasimenko TV, Ivanova TI (1992) Photosynthesis, respiration, and growth of plants in the Soviet Arctic. In: Chapin FS, Jefferies RL, Reynolds JF, Shaver GR, Svoboda J (eds) Arctic ecosystems in a changing climate. An ecophysiological perspective. Academic Press, San Diego, pp 169-192
- Sen, D. N.: Environment and plant life in Indian desert. *Geobios, Jodhpur*, 1982
- Senft, W. H.: Dependence of light-saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* 23, 709-718, 1978
- Serre, F.: Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). I. Methodes utilisees. L'activite cambiale et le climat. *Oecol. Plant.* 11, 143-171, 1976a
- Serre, F.: Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). II. L'allongement des pousses et des aiguilles, et le climat. *Discussion generale. Oecol. Plant.* 11, 201-224,

1976b

- Sestak, Z.: Photosynthesis during leaf development. Junk, Dordrecht, 1985
- Sestak, Z., Catsky, J., Jarvis, P. G.: Plant photosynthetic production. Manual of methods. Junk, Den Haag, 1971
- Seybold, A.: Zur Klärung des Begriffes Transpirationswiderstand. *Planta* 21, 353-367, 1933
- Shantz, H. L.: Drought resistance and soil moisture. *Ecology* 8, 145-157, 1927
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (1997) Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiology* 115:327-334
- Sikorska, E., Kacperska, A.: Freezing-induced membrane alterations: injury or adaptation? In: Li, P., Sakai, A. (eds.). Plant cold hardiness and freezing stress, pp. 261-272. Academic Press, New York, 1982
- Silva, O.A., Moraes, J.A.P.V.: Composicao mineral e perda de nutrientes atraves da lavagem foliar em algumas especies do cerrado. *Acta Limn. Brasil* 1, 451-478, 1986
- Siminovich, D.: Common and disparate elements in the processes of adaptation of herbaceous and woody plants to freezing - a perspective. *Cryobiology* 18, 166-185, 1981
- Sinclair, R.: Water relations of tropical epiphytes. II. Performance during droughting. *J.Exp.Bot.* 34, 1664-1675, 1983
- Siren, G., Sivertsson, E.: Overlevelse och produktion hos snabbväxande Salix- och Populuskloner for skogsindustri och energiproduktion. Dept. Reforest. Stockholm Res., Note No. 83, Stockholm, 1976
- Slatyer, R. O.: Plant-water relationships. Academic Press, London, New York, 1967
- Slatyer, R. O., Barrs, H. D.: Modifications to the relative turgidity technique with notes on its significance as an index of the internal water status of leaves. In: Eckardt, F. (ed), Methodology of Plant Ecophysiology (Arid Zone Res. 25), pp. 331-342. UNESCO, Paris, 1965
- Slatyer, R. O., Taylor, S. A.: Terminology in plant and soil water relations. *Nature* 187, 922-924, 1960
- Slavik, B.: Methods in studying plant water relations. Springer, Berlin, 1974
- Slavikova, J.: Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. *Preslia* 37, 419-428, 1965
- Smidt, S.: Lexikon für waldschädigende Luftverunreinigungen. Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien., Berichte 99, 1-209, 1997
- Smidt, S., Gabler, K., Puxbaum, H.: Die zeitliche und vertikale Zunahme der Ozonkonzentrationen. *Osterr. Forstzeitung*, 247, Folge 7, 58-60, 1990
- Smidt, S., Knoflacher, M. H., Mutsch, F., Stefan, K., Herman, F.: Belastung der Nordtiroler Kalkalpen durch Schadstoffdepositionen. In: Herman, F., Smidt, S. (eds), Ökosystemare Studien im Kalkalpin, pp. 245-262. Forstl. Bundesversuchsanstalt, Wien, 1995
- Smillie RM, Nott R (1979) Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Aust J Plant Physiol* 6:135-141
- Smirnov, N.: Antioxidant systems and plant response to the environment. In: Smirnov, N. (ed), Environment and plant metabolism. Flexibility and acclimation, pp. 217-243. Bios Sci. Publ., Oxford, 1995
- Smit, A.L., Bengough, A.G., Engels, C., van Noordwijk, M., Pellerin, S., Van De Geijn, S.C.: Root methods. Springer, Berlin, 2000
- Smith, H.: Light quality as an ecological factor. In: Grace, J., Ford, E. D., Jarvis, P. G. (eds.), Plants and their atmospheric environment, pp. 93-110. Blackwell, Oxford, 1981
- Smith, H., Whitelam, G. C.: The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment* 20, 840-844, 1997
- Smith, P. F.: Mineral analysis of plant tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol* 13, 81-108, 1962
- Smith, S., Weyers, J.D.B., Berry, W. G.: Variation in stomatal characteristics over the lower surface of *Commelina communis* leaves. *Plant, Cell and Environment* 12, 653-659, 1989
- Smith, S.E., Read, D.J.: Mycorrhizal symbiosis, 2nd. Ed. Academic Press, San Diego 1997
- Sobrado, M. A.: Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68, 413-416, 1986
- Sobrado, M. A.: Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Funct. Ecol.* 5, 608-616, 1991
- Sobrado, M. A.: Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96, 19-23, 1993
- Sonesson M (1980) Ecology of a subarctic mire. In: Ecological Bulletins 30. NFR Edit. Serv., Stockholm
- Sperry, J. S., Ikeda, T.: Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiology* 17, 275-280, 1997
- StClifelt, M. G.: Der Gasaustausch der Moose. *Planta* 27, 30-60, 1937
- StClifelt, M. G.: Vom System der Wasserversorgung abhängige Stoffwechselcharaktere. *Bot. Not. (Lund)*

1939, 176-192, 1939

- Stanhill, G.: The water flux in temperate forests: precipitation and evapotranspiration. In: Reichle, D. E. (ed.), Analysis of temperate forest ecosystems, pp. 247-256. Springer, Berlin, 1970
- Steenbjerg, F.: Yield curves and chemical plant analyses. Plant and Soil 3, 97-109, 1951
- Steiner, M.: Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika. Jb. wiss. Bot. 81, 94-202, 1934
- Steinhauser, F., Eckel, O., Lauscher, F.: Klimatographie von Österreich. Springer, Wien, 1960
- Shtstenko, A. P.: Osobenosti stroeniya podzemnykh organov rastenii predelnykh vyсот proizrastaniya na Pamire. Problemy botaniki XI, p. 284. Nauka, Leningrad, 1969
- Stetter, K. O., Fiala, G., Huber, G., Huber, R., Seeger, A.: Hyperthermophilic microorganisms. FEMS Microbiol. Rev. 75, 117-124, 1990
- Steubing, L., Dapper, H.: Der Kreislauf des Chlorids im Meso-Ökosystem einer binnenländischen Salzwiese. Ber. dtsh. bot. Ges. 8, 97-144, 1964
- Steuale E., Tyerman SD (1983). Determination of permeability coefficients, reflection coefficients and hydraulic conductivity of Chara corallina using the pressure probe: effects of solute concentration. Journal of Membrane Biology, 75:85-96.
- Steuale, E., Frensch, J.: Water transport in plants: role of apoplast. Plant and Soil 187, 67-79, 1996
- Stewart, G.R., Joly, C.A., Smirnov, N.: Partitioning of inorganic nitrogen assimilation between the roots and shoots of cerrado and forest trees of contrasting plant communities of South East Brasil. Oecol. 91, 511-517 (1992)
- Stocker, O.: Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen (vom Standpunkt einer experimentelle und vergleichenden Pflanzengeographie aus). Fischer, Jena, 1928
- Stocker, O.: Das Wasserdéficit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta 7, 382-387, 1929
- Stocker, O.: Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. I. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch-Lappland. Jb. wiss. Bot. 75, 494-549, 1931
- Stocker, O.: Probleme der pflanzlichen Dürresistenz. Naturwissenschaften 34, 362-371, 1947
- Stocker, O.: Grundriß der Botanik. Springer, Berlin, 1952
- Stocker, O.: Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. In: Ruhland, W. (ed.), Handbuch der Pflanzenphysiologie, Vol.3, pp. 436-488. Springer, Berlin, 1956
- Stocker, O.: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretischen Sahara. I. Regenrüne und immergrüne Bäume. Flora 159, 539-572, 1970
- Stocker, O.: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretischen Sahara. II. Wechselrüne, Rutenzweig- und stammsukkulente Bäume. Flora 160, 445-494, 1971
- Stocker, O.: Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wüstenpflanzen der mauretischen Sahara. III. Kleinstraucher, Stauden und Gräser. Flora 161, 46-110, 1972
- Stocker, O.: Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wüstenpflanzen der sudalgerischen Sahara. I. Standorte und Versuchspflanzen. Flora 163, 46-88, 1974 a
- Stocker, O.: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der sudalgerischen Sahara. III. Jahresgang und Konstitutionstypen. Flora 163, 480-529, 1974b
- Stocker, O.: Ökologie als existenziales Problem im Viererschema der biologischen Wissenschaften. Flora 168, 13-52, 1979
- Stoy, V.: Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield. Physiol. Plant. 4, 1-125, 1965
- Strib, P., Feierabend, J., Bligny, R.: Resistance to photoinhibition of photosystem II and catalase and antioxidative protection in high mountain plants. Plant, Cell and Environment 20, 1030-1040, 1997
- Street-Perrott FA (1994) Palaeo-perspectives: changes in terrestrial ecosystems. Ambio 23:37-43
- Streit, L., Feller, U.: Changing activities of nitrogen-assimilating enzymes during growth and senescence of dwarf beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Z. Pflanzenphysiol. 108, 273-281, 1982
- Stulen, I.: Interactions between nitrogen and carbon metabolism in a whole plant context. In: Lambers, H., Neeteson, J. J., Stulen, I. (eds.), Fundamental, ecological and agricultural aspects of nitrogen metabolism in higher plants, pp. 261-278. Nijhoff, Dordrecht, 1986
- Stuntz, S., Zotz, G.: Photosynthesis in vascular epiphytes. A survey of 27 species of diverse taxonomic origin. Flora 196, 132-141 (2001)
- Sucofi, E.: Effect of deicing salts on woody vegetation along Minnesota roads. Techn. Bull. 303, Forestry Ser. 20, pp. 3-49. Agricul. Exp. Station, Minnesota, 1975
- Sugimoto, K.: Studies on transpiration and water requirement of indica and japonica rice plants. Jap. J. Trop. Agricult. 16, 260-264, 1973
- Sullivan, N. H., Bolstad, P. V., Vose, J. M.: Estimates of net photosynthetic parameters for twelve tree

- species in mature forests of the southern Appalachians. *Tree Physiology* 16, 397-406, 1996
- Sveshnikova, V. M.: Dominant kasachstanskikh stepi. Nauka, Leningrad, 1979
- Svoboda, J.: Ecology and primary production of raised beach communities, Truelove Lowland. In: Bliss, L. C. (ed.), Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem, pp. 185-216. Univ. Alberta Press, Edmonton, 1977
- Tagawa, H.: An investigation of initial regeneration in an evergreen broadleaved forest. II. Seedfall, seedling production, survival and age distribution of seedlings. *Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Japan* 16, 379-391, 1979
- Tappeiner, U., Cernusca, A.: Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus. *Ecol. Modelling*, 113, 201-223, 1998
- Tardieu, F., Simonneau, T.: Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 49, 419-432, 1998
- Tausz, M., Zellnig, G., Bermadinger-Stabentheiner, E., Grill, D., Katzensteiner, K., Glatzel, G.: Physiological, structural, and nutritional parameters of Norway spruce needles from declining forest stands in Austria. *Can. J. For. Res.* 26, 1769-1780, 1996
- Taylor, H.M., Upchurch, D.R., McMichael, B.L.: Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons for root studies. *Plant & Soil* 129, 29-35, 1990.
- Teeri, J. A., Stowe, L. G.: Climatic patterns and the distribution of C4-grasses in North America. *Oecologia* 23, 1-12, 1976
- Tenhunen, J. D., Reynolds, J. F., Lange, O. L., Dougherty, R. L., Harley, P. C., Kummerow, J., Rambal, S.: Quinta: A physiologically-based growth simulator for drought adapted woody plant species. In: Pereira, J.S., Landsberg, J.J. (eds.), Biomass production by fast growing trees, pp. 135-168. Kluwer, Dordrecht, 1989
- Terashima, I.: Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research* 31, 195-212, 1992
- Terashima, I., Saeki, T.: A new model for leaf photosynthesis incorporating the gradients of light environment and of photosynthetic properties of chloroplasts within a leaf. *Ann. Bot.* 56, 489-499, 1985
- Terjung, W. H., Louie, S.S.F., O'Rourke, P. A.: Toward an energy budget model of photosynthesis predicting world productivity. *Vegetatio* 32, 31-53, 1976
- Terry, N., Waldron, L. J., Taylor, S. E.: Environmental influences on leaf expansion. In: Dale, A., Milthorpe, F. L. (eds): The growth and functioning of leaves, pp. 179-205. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1983
- Tesche, M.: Umweltstre? In: Schmidt-Vogt, H. (ed.), Die Fichte, Bd.II/2, pp. 346-384. Parey, Berlin, 1989
- Theurillat J-P., Guisan A.: Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climate Change* 50, 77-109, 2001
- Thomashow, M F.: Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance. *Plant Physiology* 118, 1-7, 1998
- Thornthwaite, C. W.: An approach towards a rational classification of climate. *Geogr. Review* 38, 55-94, 1948
- Tieszen, L. L., Senyimba, M. M., Imbamba, S. K., Troughton, J. H.: The distribution of C3 and C4 grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia* 37, 337-350, 1979
- Tietz, D., Tietz, A.: Stre? im Pflanzenreich. *Biologie in unserer Zeit* 12, 113-119, 1982
- Tikhomirov, B. A.: Ocherki po biologii rastenii Arktiki. Izd. Akad. Nauk, Moskva, 1963
- Tinum HC, Stegemann J, Koppers M (2002) Photosynthetic induction strongly affects the light compensation point of net photosynthesis and coincidentally the apparent quantum yield. *Trees* 16, 47-26
- Tjoelker, M. G., Oleksyn, J., Reich, P. B.: Seedlings of five tree species differ in acclimation of net photosynthesis to elevated CO2 and temperature. *Tree Physiology* 18, 715-726, 1998
- Tjurina, M. M., Gogoleva, G. A.: Rol pokoja i temperatury v morozostoikosti jabloni. 12. *Int. Bot. Cgr., Abstr.* II, Leningrad, 1975
- Tomlinson, P. B.: The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford, 1990
- Tomsett, A. B., Thurman, D. A.: Molecular biology of metal tolerances of plants. *Plant, Cell and Environment* 11, 383-394, 1988
- Tranquillini, W.: Die Stoffproduktion der Zirbe an der Waldgrenze w?ahrend eines Jahres. 2. Zuwachs und CO2-Bilanz. *Planta* 54, 130-151, 1959
- Tranquillini, W.: Frost-drought and its ecological significance. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol.12B, pp. 379-400. Springer, Berlin, 1982
- Tranquillini, W.: Physiological ecology of the alpine timberline. Springer, Berlin, 1979

- Troll, C.: Der jahreszeitliche Ablauf des Naturgeschehens in den verschiedenen Klimaturteilen der Erde. *Studium Generale* 8, 713-733, 1955
- Troll, C.: Die Physiognomik der Gewächse als Ausdruck der ökologischen Lebensbedingungen. *Wiss. Abh. Dtsch. Geographentag 1959*, Wiesbaden, 1960
- Troll, C.: Karte der Jahreszeitklimate der Erde. *Erdkunde* 18, 5-28, 1964
- Tselniker J. L.: Die Lichtdurchlässigkeit der Baumkronen und der Zustand des Jungholzes unter dem Bestandesschirm. *Tagungsbericht 100*, pp. 189-198. *Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss.*, Berlin, 1968
- Tselniker, J. L.: Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rastenii. *Nauka*, Moskva, 1978
- Tselniker, J. L.: Rost i gazoobmen CO₂ u lesnykh derevev. *Nauka*, Moskva, 1993
- Tsutsumi, T.: The nitrogen cycle in a forest. *Mem. Coll. Agric.*, Kyoto Univ 130, 1-16, 1987
- Tuba, Z., Proctor, M.C.F., Csintalan, Z.: Ecophysiological responses of homoiochlorophyllous and poikilo-chlorophyllous desiccation tolerant plants: a comparison and an ecological perspective. *Plant Growth Regulation* 24, 211-217, 1998
- Tuba, Z., Lichtenthaler, H. K., Maroti, I., Csintalan, Z.: Resynthesis of thylakoids and functional chloroplasts in the desiccated leaves of the poikilo-chlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* upon rehydration. *J. Plant Physiol.* 142, 742-748, 1993
- Tuba, Z., Lichtenthaler, H. K., Csintalan, Z., Nagy, Z., Szente, K.: Reconstitution of chlorophylls and photosynthetic CO₂ assimilation upon rehydration of the desiccated poikilo-chlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* (Pax) Th. Dur. et Schinz. *Planta* 192, 414-420, 1994
- Tuhkanen, S.: Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeographica Suecica* 67, 1-105, 1980
- Tumanov, I. I.: Ugenugende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Durreresistenz. *Planta* 3, 391-480, 1927
- Tumanov, I. I.: Fiziologiya zakalivaniya i morozostoikosti rastenii. *Izdat. Nauka*, Moskva, 1979
- Turesson, G.: The plants species in relation to habitat and climate. *Contributions to the knowledge of gene-ecological units. Hereditas* 4, 147-236, 1925
- Turner, H.: Grundzüge der Hochgebirgsklimatologie. *Die Welt der Alpen*. Pinguin-Verlag, Innsbruck, 1970
- Turner, N. C.: Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In: *Mussell, H., Staples, R. C. (eds.), Stress physiology in crop plants*, pp. 343-372. *Wiley*, New York, 1979
- Turner, N. C.: Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 175-190, 1986
- Tyler, G.: Bryophytes and heavy metals: a literature review. *Bot. J. Linn. Soc.* 104, 231-253, 1990
- Tyree, M. T., Ewers, F. W.: The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119, 345-360, 1991
- Tyree MT, Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and water relations of plants by the pressure bomb technique. *J Exp Bot* 23:267-282
- Tyree, M. T., Sperry, J. S.: Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Biol.* 40, 19-38, 1989
- Uchijima, Z., Seino, H.: Distribution maps of net primary productivity of natural vegetation and related climatic elements on continents. *Natl. Inst. Agro-Environm. Sci.*, Yatabe, 1987
- Ulehlova, B.: The nitrogen cycle. In: *Rychnovska, M. (ed), Structure and functioning of seminatural meadows*, pp. 277-300. Elsevier, Amsterdam, 1993
- Ulrich, B.: Ausma? und Selektivität der Nahrtelemtaufnahme in Fichten- und Buchenbeständen. *Allg. Forst Ztg.* Jg. 1968, 47, 1968
- Ulrich, B.: Stability, elasticity and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. In: *Schulze, E.-D., Zwolfer, H. (eds.), Potentials and limitations of ecosystem analysis*, pp. 11-49. *Springer*, Berlin, 1987
- UNESCO: Carte de la repartition mondiale des regions arides. *Notes techniques MAB 7*, UNESCO, Paris, 1979
- Van den Honert, T.H.: Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society* 3, 146-153, 1948
- Van der Werf, A., Geerts, R.H.E.M., Jacobs, F.H.H., Korevaar, H., Oomes, M.J.M., De Visser, W.: The importance of relative growth rate and associated traits for competition between species during vegetation succession. In: *Lambers, H., Poorter, H., Van Vuren, M.M.I. (eds.), Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*, pp. 489-502. *Backhuys*, Leiden, 1998
- Van Valen, L.: Life, death, and energy of a tree. *Biotropica* 7, 260-269 (1975)
- Vareschi, V.: Efectos del viento en los Llanos, durante la epoca de sequia. *Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat.*

96, 118-127, 1960

- Vareschi, V.: La quema como factor ecologico en los Llanos. Bol. Soc. Venezol. Cienc. Nat. 23, 9-31, 1962
- Vareschi V, Huber O (1971) La radiacion solar y las estaciones anuales de los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 29:50-135
- Voesenek, L.A.C.J., Blom, C.W.P.M.: Plants and hormones: an ecophysiological view on timing and plasticity. *J. Ecology* 84, 111-119, 1996
- Vogelmann TC, Borman JF, Yates DJ: Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum* 98, 43-56 (1996)
- Vogt, K.: Carbon budgets of temperate forest ecosystems. *Tree Physiology* 9, 69-86, 1991
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Palmiotto, P. A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H.: Review of root dynamic in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187, 159-219, 1996
- Vogt U.K.: Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. *J. Experimental Botany* 52, 1527-1536, (2001)
- Voznesenskii, V. L.: Fotosintez pushytnnykh rastenii. Nauka, Leningrad, 1977
- Wagner, J., Mitterhofer, E.: Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentiana germanica* in climatically varying years. *Botanica Acta* 111, 159-166, 1998
- Wagner, J., Reichegger, B.: Phenology and seed development of the alpine sedges *Carex curvula* and *Carex firma* in response to contrasting topoclimates. *Alpine and Arctic Res.* 29, 291-299, 1997
- Wagner, J., Luscher, A., Hillebrand C., Kobald B., Spitaler N., Larcher W.: Sexual reproduction of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. under free air CO₂ enrichment (FACE) at two levels of nitrogen application. *Plant, Cell and Environment*, 24, 957-965, 2001.
- Waisel, Y.: Biology of halophytes. Academic Press, New York, 1972
- Walker, R. B.: Measuring mineral nutrient utilization. In: Lassoie, J. P., Hinckley, T. M. (eds.), *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*, pp. 183-206. CRC Press, Boca Raton, 1991
- Walker, R. B., Gessel, S.: Mineral deficiency symptoms in Pacific Northwest conifers. *Western J. Appl. Forestry* 5, 96-98, 1990
- Walter, H.: Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-okologische Bedeutung. Fischer, Jena, 1931
- Walter, H.: Die Klimadiagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke. *Ber.dtsch.bot.Ges.* 69, 331-344, 1955
- Walter, H.: Einführung in die Phytologie, III/1. Standortlehre. 2.Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1960
- Walter, H.: Die physiologischen Voraussetzungen für den Übergang der autotrophen Pflanzen vom Leben im Wasser zum Landleben. *Z.Pflanzenphysiol.* 56, 170-185, 1967
- Walter, H., Breckle, S.-W.: *Ökologie der Erde, Band 1. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. 2.Aufl.* Fischer, Stuttgart, 1991
- Walter, H., Breckle, S.-W.: *Ökologie der Erde, Band 2. Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. 2.Auflage.* Fischer, Stuttgart, 1997
- Walter, H., Breckle, S.-W.: *Ökologie der Erde, Band 3. Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. 2.Auflage.* Fischer, Stuttgart, 1994
- Walter, H., Breckle, S.-W.: *Ökologie der Erde, Band 4. Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen außerhalb Euro-Nordasiens.* Fischer, Stuttgart, 1991
- Walter, H., Breckle, S.-W.: *Vegetation und Klimazonen, 7.Auflage.* Ulmer, Stuttgart, 1999
- Walter, H., Lieth, H.: *Klimadiagramm-Weltatlas.* Fischer, Jena, 1967
- Walter, H., Steiner, M.: Die Ökologie der Ostafrikanischen Mangroven. *Z. Botanik* 30, 65-193, 1936
- Walter, H., Walter, E.: Das Gesetz der relativen Standortkonstanz: Das Wesen der Pflanzengesellschaften. *Ber. dtsch. bot. Ges.* 66, 228-236, 1953
- Wardlaw, I. F.: The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116, 341-381, 1990
- Wardlaw, I. F., Passioura, J. B.: *Transport and transfer processes in plants.* Academic Press, New York, 1976
- Warcing, P. F., Phillips, I.D.J.: *The control of growth and differentiation in plants. 3.Ed.* Pergamon Press, Oxford, 1981
- Watson, D. J.: Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Ann. Bot.* 11, 41-76, 1947
- Waughman, G. J.: The effect of temperature on nitrogenase activity. *J. Exp. Bot.* 28, 949-960, 1977
- Weatherley, P. E.: Studies in the water relations of the cotton plant. I. The field measurement of water deficits in leaves. *New Phytologist* 49, 81-97, 1950
- Webb, T.: Is vegetation in equilibrium with climate? How to interpret late-Quaternary pollen data. *Vegetatio* 67, 75-91, 1986

- Webb, T., Bartlein, P.J.: Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Ann. Rev. Ecol. System.* 23, 141-173, 1992
- Weidner, M., Ziemens, C.: Preadaptation of protein synthesis in wheat seedlings to high temperature. *Plant Physiol.* 56, 590-594, 1975
- Weigel, H. J., Halbwachs, G., Jager, H. J.: The effects of air pollutants on forest trees from a plant physiological view. *Z. Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz* 96, 203-217, 1989
- Weigl, C., Winter, E.: Leaf structures of xerohalophytes from an East Jordanian salt pan. *Flora* 185, 405-424, 1991
- Wellburn, A. R.: SO₂ effects on stromal and thylakoid function. In: Winner, W. E., Mooney, H. A., Goldstein, R. A. (eds.), Sulfur dioxide and vegetation. Physiology, ecology and policy issues, pp. 133-147. Stanford Univ. Press, Stanford, 1985
- Welling, A., Kaikuranta, P., Rinne, P.: Photoperiodic induction of dormancy and freezing tolerance in *Betula pubescens*. Involvement of ABA and dehydrins. *Physiol. Plantarum* 100, 119-125, 1997
- Wellmann, E.: UV-radiation in photomorphogenesis. In: Shropshire, W., Mohr, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 16B, pp. 745-756. Springer, Berlin, 1983
- Werner, C., Ryel, R.J., Correia, O., Beyschlag, W.: Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment* 24, 27-40, 2001.
- Werner, D.: Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. Thieme, Stuttgart, 1987
- Werner, D.: Physiology of nitrogen-fixing legume nodules: Compartments and functions. In: Stacey, G., Burris, R. H., Evans, H. J. (eds.), *Biological nitrogen fixation*, pp. 399-431. Chapman & Hall, New York, 1992a
- Werner D.: Symbiosis of plants and microbes. Chapman & Hall, London, 1992b
- Whitmore, T. C. An introduction to tropical rain forests. An introduction to tropical rain forests. Oxford Univ. Press, Oxford, 1990
- Whittaker, R., Likens, G. E.: The biosphere and man. In: Lieth, H., Whittaker, R. (eds.), *Primary productivity of the Biosphere*, pp. 305-328. Springer, Berlin, 1975
- Wiebe, H. H., Brown, R. W., Daniel, T. W., Campbell, E.: Water potential measurements in trees. *BioScience* 1970, 225-226, 1970
- Wiens, D.: Ovale survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64, 47-53, 1984
- Wieser, G., Hasler, R., Gotz, B., Koch, W., Havranek, W. M.: Role of climate, crown position, tree age and altitude in calculated ozone flux into needles of *Picea abies* and *Pinus cembra*: a synthesis. *Environment Pollution* 109, 415-422, 2000
- Wieser, G., Havranek, W. M., Loidolt-Nagele, M., Kronfuss, G., Polle, A.: Responses to photosynthesis, carbohydrates and antioxidants in needles of Norway spruce to slow and rapid changes in ozone. *Botanica Acta* 111, 35-41, 1998
- Wikstrom, F.: A theoretical explanation of the Piper-Steenbjerg effect. *Plant, Cell and Environment* 17, 1053-1060, 1994
- Wildi, B., Lutz, C.: Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes. *Plant, Cell and Environment* 19, 138-146, 1996
- Williams, K., Percival, F., Merino, J., Mooney, H. A.: Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant, Cell and Environment* 10, 725-734, 1987
- Williamson, P., Platt, T.: Ocean biogeochemistry and air-sea CO₂ exchange. *IGBP Newsletter* No.6, 1991
- Wilson, C. C.: The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. *Plant Physiol.* 23, 5-35, 1948
- Wimmer, R., Halbwachs, G.: Holzbiologische Untersuchungen an fluorgeschiedigten Kiefern. *Holz, Roh- u. Werkstoff* 50, 261-267, 1992
- Winner, W. E., Mooney, H. A.: Ecology of SO₂ resistance: III. Metabolic changes of C3 and C4 Atriplex species due to SO₂ fumigations. *Oecologia* 46, 49-54, 1980
- Winner, W. E., Mooney, H. A.: Ecology of SO₂ resistance. V. Effects of volcanic SO₂ on native Hawaiian plants. *Oecologia* 66, 387-393, 1985
- Winter, K.: Crassulacean acid metabolism. In: Barber, J., Baker, N.R. (eds.), *Photosynthetic mechanisms and the environment*, pp. 329-387. Elsevier, Dordrecht, 1985
- Winter, K., Lutge, U.: Balance between C3 and CAM pathway of photosynthesis. In: Lange, O. L., Kappen, L., Schulze, E.-D. (eds.), *Water and plant life*, pp. 323-334. Springer, Berlin, 1976
- Wirth, V., Turk, R.: Über die SO₂-Resistenz von Flechten und die mit ihr interferierenden Faktoren. *Verh. Ges. Okol.* 74, 173-179, 1975
- Wisniewski, M., Lindow, S.E., Ashworth, E.N.: Observations of ice nucleation and propagation in plants

- using infrared video thermography. *Plant Physiol.* 113, 327-334, 1997
- Witkowski, E.T.F., Lamont, B. B.: Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88, 486-493, 1991
- Wohlfahrt, G., Bahn, M., Haubner, E., Horak, I., Michaeler, W., Rottmar, K., Tappeiner, U., Cernusca, A.: Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant, Cell and Environment* 22, 1281-1296, 1999
- Wolverton, B. C., McDonald, R. C.: Upgrading facultative wastewater lagoons with vascular aquatic plants. *J. Water Pollution Control Fed.* 51, 305-313, 1979
- Woodward, F. I., Smith, T. M.: Predictions and measurements of the maximum photosynthetic rate, Amax, at the global scale. Schulze, E.-D., Caldwell, M. M. (eds.): *Ecophysiology of photosynthesis*, pp. 491-509. Springer, Berlin, 1994
- Woodward, R. G.: Photosynthesis and expansion of leaves of soybean grown in two environments. *Photosynthetica* 10, 274-279, 1976
- Wullschlegel, S. D., Meinzer, F. C., Vertessy, R. A.: A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology* 18, 499-512, 1998
- Wyn-Jones, R. G., Storey, R.: Betaines. In: Paleg, L.G., Aspinall, D. (eds.), *Physiology and biochemistry of drought resistance in plants*, pp. 171-204. Academic Press, Sydney, 1981
- Yoda, K.: Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. III. Community respiration. *Nature and Life in Southeast Asia* 5, 83-148, 1967
- Yoda, K., Sato, H.: Daily fluctuation of trunk diameter in tropical rain forest trees. *Jap. J. Ecol.* 25, 47-48, 1975
- Yoshie, F.: Heat resistance of the temperate plants with different life-forms and from different microhabitats. *Bull. Assoc. Nat. Sci., Senshu Univ.* 20, 75-87, 1989
- Yoshikawa, K., Ogino, K., Maiyus, M.: Some aspects of sap flow rate of tree species in a tropical rain forest in West Sumatra. In: Hotta, M. (ed), *Diversity and dynamics of plant life in Sumatra. Report and Coll.Papers, Part 1*, pp. 45-59. Kyoto University, Sumatra Nature Study, 1986
- Zeller, O.: Über die Jahresrhythmik in der Entwicklung der Blütenknospen einiger Obstsorten. *Gartenbauwiss.* 23, 167-181, 1958
- Zeller, O.: Entwicklungsgeschichte der Blütenknospen und Fruchtanlagen an einjährigen Langtrieben von Apfelbüschen. I. Entwicklungsverlauf und Entwicklungsmorphologie der Blüten am einjährigen Langtrieb. *Z.Pflanzenzüchtung* 44, 175-214, 1960
- Zhang, F., Jiang, A. L.: A review of studies on the phenology in China. *Phenology & Seasonality* 1, 71-78, 1996
- Zhang WH, Tyerman SD (1991). Effect of lox O₂ and azide on hydraulic conductivity and osmotic volume of the cortical cells of wheat roots. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18: 603-613.
- Zimmermann MH (1983) Xylem structure and the ascent of sap. Springer Berlin
- Zimmermann, M. H., Brown, C. L.: *Trees, structure and function*. 2.Aufl. Springer, Berlin, 1974
- Zinselmeier, C., Jeong, B. R., Boyer, J. S.: Starch and the control of kernel number in maize at low water potential. *Plant Physiol.* 121, 25-35, 1999
- Zotz, G., Harris, G., Koniger, M., Winter, K.: High rates of photosynthesis in the tropical pioneer tree, *Ficus insipida* Willd. *Flora* 190, 265-272, 1995
- Zweifel, R., Item, H., Hasler, R.: Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* 15, 50-57, 2000
- Zweifel, R., Item, H., Hasler, R.: Link between stem radius changes and tree water relation. *Tree Physiology*, 21, 869-877, 2001.



გამომცემლობა „უნივერსალი“

თბილისი, 0128, 0. შავსაწყისი გზა. 1, ☎: 29 09 60, 8(99) 17 22 30

E-mail: universal@internet.ge



ვალტერ ლახვიჩი დაიბადა 1929 წ
ქ. კიტცბუჯში (ავსტრია).
ქ. ინსბრუკის უნივერსიტეტში
სწავლობდა ბიოლოგიას, ედემონის
შესახებ მეცნიერებებსა და
ფიზიკას. 1962 წ მიიღო დოქტორის
სახისხი ზოგად ბოტანიკაში, 1965
წ-დან ინსბრუკის უნივერსიტეტის
პროფესორია. 1971 წ იჩრვენ
ავსტრიის აკადემიის ნამდვილ
წევრად. მისი სამეცნიერო მუშაობის
პროფიტები: მცენახეთა
 CO_2 -გაზთა ცვლის ეკოლოგია, წყლის
ხეობი, ყვავილოვან მცენახეთა
ეტიმოლოგიური კლასიფიკაცია და
სტრუქტურული ეკოლოგია. ვ. ლახვიჩის
მონაწილეობა ცნობილი მეცნიერები:
არქანანდო ჩეჩინი, ქოსტიან
კოლინეტი, გეორგ გინტერტი და სხვ.
ვ. ლახვიჩს მიუძღვის დიდი წვლილი
ინსბრუკის უნივერსიტეტის
ბოტანიკის ინსტიტუტსა და
თბილისის ბოტანიკის ინსტიტუტს
შორის მჭიდრო სამეცნიერო
თანამშრომლობის ჩამოყალიბების
საქმეში.