

ივანე ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნიერებათა ფაკულტეტი

გამოყენებითი ეკოლოგიის სადოქტორო პროგრამა

თამარ ჯოლოხავა

“ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალურ-ნივალური
ნანოცენოზების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაცია
და სივრცითი ტრანსფორმაცია”

სადისერტაციო ნაშრომი შესრულებულია
ეკოლოგიის დოქტორის აკადემიური ხარისხის მოსაპოვებლად

სამეცნიერო ხელმძღვანელები:

ლია მაჭავარიანი, გეოგრაფიის მეცნიერებათა დოქტორი
ოთარ აბდალაძე, ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი
ზაალ კიკვიძე, ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი

თბილისი

2023

Ivane Javakhsishvili Tbilisi State University

Faculty of Exact and Natural Sciences

PhD Program “Applied Ecology”

Tamar Jolokhava

**Plant Community Structure and Spatial Transformation in the Subnival and
Nival Habitats of the Central Caucasus**

The thesis work is performed to obtain a PhD academic degree in Ecology

Scientific Supervisors:

Lia Matchavariani, Doctor of Geographical Sciences

Otar Abdaladze, Doctor of Biological Sciences

Zaal Kikvidze, Doctor of Biological Sciences

Tbilisi

2023

სარჩევი

აბრევიატურები, შემოკლებები, სიმბოლოები	5
აბსტრაქტი.....	6
შესავალი	13
თავი 1. ლიტერატურის მიმოხილვა	17
თავი 2. კვლევის რეგიონის მოკლე დახასიათება	26
2.1 კვლევის რეგიონების მდებარეობა და ფიზიკურ-გეოგრაფიული პირობები.....	26
2.2 კვლევის რეგიონების სუბნივალურ-ნივალური სარტყლების კლიმატი.....	29
2.3 კვლევის რეგიონების ფლორა და მცენარეულობა.....	31
თავი 3. მასალა და მეთოდები	35
3.1 კვლევის ობიექტები.....	35
3.2 სახეობათა იდენტიფიცირება	36
3.3 კვლევის დიზაინი და მაჩვენებლები.....	36
3.4 გამოყენებული ხელსაწყო-აპარატურა	42
3.5 ლაბორატორიული კვლევის მეთოდები	44
3.6 სტატისტიკური ანალიზი	44
თავი 4. შედეგები	48
4.1 სახეობების სივრცითი განაწილება და დამოკიდებულება გარემოს ცვლადებზე	48
4.2 მცენარეთა სიუხვის და სახეობათა სიმდიდრის ექსპონენციალური მოდელი, ფლორისტული მსგავსების სემი-ვარიოგრამა, მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტების (NPK) განაწილება.....	54
4.3 ტოპოგრაფიული და ნიადაგური მახასიათებლების დამოკიდებულების ანალიზი და როლი მცენარეთა სახეობების განაწილებაში	58

4.4 სუბნივალური და ნივალური სარტყლების სტრესული გარემოს ზოგიერთი ინდიკატორი	65
4.5 GDD-ს განაწილება ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე	68
4.6 სივრცული განაწილების კანონზომიერება მცენარისპირა ჰაბიტატებში	69
4.7 მცენარის ტემპერატურის რეჟიმი ნივალურ სარტყელში	73
4.8 კლდის ფრაგმენტაცია და მცენარეთა სივრცული განაწილების მოდელირება ..	74
თავი 5. დისკუსია	79
თავი 6. დასკვნები	92
ბიბლიოგრაფია	96
დანართი	115

აბრევიატურები, შემოკლებები, სიმბოლოები

> – მეტი	N – აზოტი
≥ – ტოლი ან მეტი	P – ფოსფორი
სმ – სანტიმეტრი	K – კალიუმი
მ – მეტრი	pH – ხსნარის რეაქციის საზომი
კმ ² – კვადრატული კილომეტრი	ერთეული
°C – ცელსიუს გრადუსი	SOM – ნიადაგის ორგანული
ტემპ. – ტემპერატურა	ნივთიერება
CO ₂ – ნახშირორჟანგი	GDD – ზრდისთვის ხელსაყრელი
O ₂ – ჟანგბადი	გრადუს-დღე (T°C ≥ 2°C)
ზღ. დ. – ზღვის დონიდან	AMMT – საშუალო მაქსიმალური
მდ. – მდინარე	ტემპერატურა
რ – რაიონი	სახ. – სახელმწიფო
ულ. – უღელტეხილი	
იხ. – იხილეთ	
მაგ. – მაგალითად	
ცხრ. – ცხრილი	
ნახ. – ნახაზი	
მიხ. – მიხედვით	
მინ./ Min. – მინიმუმი	
მაქს./ Max. – მაქსიმუმი	
საშ./ AVE – საშუალო არითმეტიკული	
ჩრდ./N – ჩრდილოეთი	
სამხ./S – სამხრეთი	
* – სარწმუნოების საშ. ხარისხი	
** – სარწმუნოების მაღ. ხარისხი	
r – კორელაციის კოეფიციენტი	
R ² – დეტერმინაციის კოეფიციენტი	

აბსტრაქტი

სუბნივალურ-ნივალური მცენარეულობის (მიკროდაჯგუფებები, სოლიტარული სახეობები) სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებებისა და სივრცული განაწილების კანონზომიერებების დადგენის მიზნით, 2014-2021 წლებში, ყაზბეგის მუნიციპალიტეტში (ცენტრალური კავკასიონი), გერგეტის მყინვარის მიდამოებში, ჰიფსომეტრულ (3000-3900 მ ზღ. დ.) და ექსპოზიციურ (N და S) გრადიენტებზე 100-მეტრიანი ინტერვალებით საყოველთაოდ მიღებული ფლორისტული, ფიტოეკოლოგიური, ედაფური მეთოდებით, შესაბამისი ხელსაწყო-აპარატურის გამოყენებით, სტანდარტიზირებულ და სტრატეგიზირებულ ნაკვეთებზე (1 მ²-იანი 20-20 ნაკვეთი თითოეულ სიმაღლესა და ექსპოზიციაზე) შესწავლილ იქნა: ნიადაგის pH, მცენარისთვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტების (N, P, K), ნიადაგის ორგანული ნივთიერების (SOM) შემცველობა; საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა (AMMT, °C); მცენარეულობის პროექციული დაფარულობა; სახეობათა სიმდიდრე (რიცხოვნობა), სიხშირე; ფლორისტული მსგავსება; გამოთვლილ იქნა მცენარეული მიკროდაჯგუფებების რიცხოვნობა და სოლიტარული სახეობების პროცენტული (%) წილი მცენარეულ მიკროდაჯგუფებებში; მყინვარისპირა სახეობების სივრცული განაწილების კანონზომიერებანი; რიზოსფეროს ტემპერატურა და მის საფუძველზე სავეგეტაციო პერიოდისთვის ხელსაყრელი დღეების რაოდენობა (აქტიურ ტემპერატურათა ჯამი); სუბსტრატის გაყინვა-გაღობის ვადები; სიცოცხლის ზედა ზღვართან ახლოს მზარდი *Cerasium kasbek*-ის ტემპერატურის რეჟიმი. კვლევა ასევე მოიცავდა ცენტრალური კავკასიონის დასავლეთ (სვანეთი – მთა თეთნულდის მიდამოები) და აღმოსავლეთ (ყაზბეგი – გერგეტის მყინვარის მიდამოები) სუბნივალურ ეკოტონში (3000 მ ზღ. დ.) ექსპოზიციურ გრადიენტზე (N და S) კლდის სხვადასხვა ზომის ფრაგმენტების შემცველი სუბსტრატის განსაზღვრას სახეობათა პრეფერენციასთან კავშირში.

კვლევის შედეგად გამოვლინდა: ჰიფსომეტრული სიმაღლის და ფერდობის ექსპოზიციის ეფექტები. ისინი ზემოქმედებენ როგორც სოლიტარულ სახეობათა, ისე სუბნივალურ მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა სივრცულ განაწილებაზე. ა) სიმაღლის ზრდასთან ერთად, სუბსტრატის pH-ი სუსტი მჟავიდან გამოხატულ ტუტე რეაქციაში

გადადის, მცირდება ძირითადი საკვები ელემენტების (N, P, K), ნიადაგის ორგანული ნივთიერების (SOM), საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურის (AMMT, C°) შემცველობა. აღსანიშნავია, რომ ნივალურ სარტყელში სიცოცხლის ზედა ზღვართან ახლოს (3900 მ ზღ. დ.) სუბსტრატში მინერალური ნივთიერებების კონცენტრაცია ისეთივე დაბალია, როგორც სუბნივალური და ნივალური სარტყლების საზღვარზე (3600 მ ზღ. დ.). ამიტომ ასეთ სიმაღლეზე ის არ უნდა განიხილებოდეს მთავარ მალიმიტირებელ ფაქტორად; ბ) ნიადაგის (სუბსტრატის) ფაქტორებიდან გამოიყო მცენარისათვის ხელმისაწვდომი კალიუმისა (K) და ნიადაგის pH-ის დიდი მნიშვნელობა; გ) ზაფხულში S ფერდობზე ნიადაგის უფრო მაღალი ტემპერატურა, ხოლო შემოდგომით და გაზაფხულზე ნიადაგის ადრეული და გვიანდელი გაყინვის შესაძლებლობა; დ) სუბნივალურ სარტყელში (3000-3300 მ ზღ. დ.) S ფერდობზე ბევრად უფრო მაღალი აქტიურ ტემპერატურათა ჯამი (GDD) და მისი ძალიან არასტაბილური ხასიათი ნივალურ ზონაში (3600-3900 მ ზღ. დ.).

ფერდობის ექსპოზიციის ეფექტი გამოხატულია მხოლოდ ტრანსექტის საწყის მონაკვეთში (3000 მ ზღ. დ.), სადაც ჯერ კიდევ შემორჩენილია პრიმიტიული ნიადაგის შედარებით სქელი ზედა (A) ჰორიზონდი. აქ სახეობათა სიმდიდრე და სიხშირე, მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა რიცხოვნობა და პროექციული დაფარულობა N ექსპოზიციაზე ბევრად მეტია. ყველა სხვა სიმაღლეზე ეს მაჩვენებლები ფაქტობრივად ერთნაირია, რაც მიანიშნებს იმაზე, რომ N ფერდობზე, თერმული თვალსაზრისით ზამთარში გამოხატულია მცენარეთაშორისი პოზიტიური ინტერაქცია (ღრმა და ხანგრძლივი თოვლის საფარის გამო), ხოლო S-ზე (სადაც ზაფხულში თერმული თვალსაზრისით უკეთესი პირობებია) უფრო აქტუალურია მცენარეთაშორისი ნეგატიური ინტერაქცია, ე.ი. მეტი სითბო ზამთარში ხელს უნდა უწყობდეს ფაცილიტაციას, ხოლო მეტი სითბო ზაფხულში – კონკურენციას.

სუბნივალური სარტყლის ქვედა სიმაღლეების (3000-3100 მ ზღ. დ.) ორივე ექსპოზიციაზე ფლორისტული მსგავსების დაბალი ხარისხი განპირობებულია შედარებით მაღალი სახეობრივი სიმდიდრით. სიმაღლის მატებასთან ერთად, სახეობათა სიმდიდრე იკლებს, რჩება მხოლოდ ექსტრემალურ გარემოსთან უკეთ შეგუებული სახეობები. ამიტომ ფლორისტული მსგავსება იზრდება და ნივალურ ზონაში ის მაქსიმალურია.

ჰიფსომეტრულ გრადიენტზე მცენარეთა მიერ ფერდობის ექსპოზიციის პრეფერენციის ცვლილების მიხედვით გამოიყო 4 ჯგუფი: A – სახეობები, რომლებიც N-დან გადადიან S-ზე (კავშირშია სუბსტრატის pH-ის ვიწრო დიაპაზონთან); B – სახეობები რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ S ექსპოზიციას; C – სახეობები, რომლებიც S-დან გადადიან N-ზე, ან ავლენენ იდიოსინკრაზულობას (არ ანიჭებენ უპირატესობას რომელიმე ექსპოზიციას); D – სახეობები, რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ N ექსპოზიციას.

მყინვარი მძლავრი აბიოტური ბარიერია, რომელიც სიცივის მძლავრი ირადიაციით, მათ შორის, მიმდებარე სუბსტრატის გაყინვით, ნაწილობრივ აფერხებს სოლიტარულ სახეობათა ვერტიკალურ გავრცელებას და აბსოლუტურად ზღუდავს ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე მცენარეული მიკროდაჯგუფებების შემდგომ განვითარებას.

აღმოჩნდა, რომ მყინვარის თერმული ეფექტის გამორიცხვის შემთხვევაში, კვლევით ტრანსექტზე, მსგავსად მსოფლიოს ბევრი სხვა მაღალმთიანი რეგიონისა, სოლიტარულ სახეობათა ჰიფსომეტრული ლიმიტი 400-450 მ-ით შეიძლება აღემატებოდეს მცენარეული მიკროდაჯგუფებების ჰიფსომეტრულ ლიმიტს.

გამოვლინდა, რომ სახეობათა 2/3 წარმოდგენილია ძალიან მცირე და აბსოლუტურად მინიმალური სიხშირით. სახეობის დაბალი სიხშირე, მის ფუნქციურ მახასიათებლებთან და სტენოტოპურ ხასიათთან ერთად, უნდა განიხილებოდეს მაღალი სენსიტიურობის კიდევ ერთ ინდიკატორად, რომელსაც მნიშვნელობა ექნება კლიმატის გლობალური ცვლილების ეკოლოგიური პერსპექტივების ანალიზისას.

დადასტურდა, რომ *Cerastium kasbek* საქართველოს ფლორის ის ტაქსონია, რომელიც ცენტრალური კავკასიონის აღმოსავლეთ ნაწილში უმაღლეს წერტილს აღწევს და, განსხვავებით სხვა სახეობებისგან, გვხვდება ორივე ექსპოზიციის ყველა სიმაღლეზე. ამასთან, ჭურჭლოვან მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვარზე – ყველაზე სტრეს-დომინანტურ ჰაბიტატშიც კი, სადაც ექსტრემალური ეკოლოგიური პირობების დიდი ვარიაციებია და თერმული სტრესის ალბათობა დიდია, მას CO₂-ის ასიმილაციისა და ზრდა-განვითარების პროცესებისთვის მოწმენდილ ამინდში დღე-ღამეში მინიმუმ 12-საათიანი პერიოდი მაინც აქვს.

ვინაიდან სახეობათა რიცხოვნობა მაღალი ხარისხით არ კორელირებს აქტიურ ტემპერატურათა ჯამთან (GDD), ამიტომ მხოლოდ სუბსტრატის ტემპერატურა (შესაბამისად, აქტიური ტემპერატურების ჯამი, თოვლის საფარის სიმძლავრე და

ხანგრძლივობა) არ უნდა იყოს გამოკვეთილი მალიმიტირებელი ეკოლოგიური ფაქტორი. ასეთ უკიდურეს სიმაღლეებზე მალიმიტირებელი ფაქტორთა მთელი კომპლექსია.

ნივალურ სარტყელში GDD-ს არასტაბილური ხასიათი მეტყველებს იმაზე, რომ ძალიან მაღალ სიმაღლეებზე მთელი ფერდობის საშუალო ექსპოზიციაზე ბევრად უფრო მნიშვნელოვანია ნანოჰაბიტატების (მიკრონიშების) ექსპოზიცია, რაც სახეობებს მეტი არჩევანის საშუალებას აძლევს და ამგვარად, ხელსაყრელი ეკოლოგიური მიკრონიშების დაკავების მეტ შესაძლებლობას ქმნის. ამას კი უაღრესად დიდი მნიშვნელობა ექნება კლიმატის გლობალური ცვლილების შედეგად მცენარეულობის მოსალოდნელი ტრანსფორმაციის ტენდენციების გამოსავლენად.

კლდის ფრაგმენტების ზომებს არსებითი გავლენა აქვთ მცენარეთა კოლონიზაციის უნარზე და შესაბამისად, სივრცულ განაწილებაზე. დიდი ზომის ფრაგმენტებიანი (6-20 სმ, 20-60 სმ) სუბსტრატის წილი ბევრად აღემატება კლდის მცირე ზომის ფრაგმენტების და ნიადაგურ ნაწილს, როგორც ქანების ფრაგმენტაციის ბუნებრივ პროდუქტს. გამოვლინდა სხვადასხვა ტიპის სუბსტრატთან ასოცირებული სახეობების სამი ჯგუფი: A – პრიმიტიული ნიადაგის მცირე ფრაგმენტებთან (მთლიანად „ათვისებულია“ ალპური სარტყლის გართხმული, შპალერული სასიცოცხლო ფორმის *Sibbaldia semiglabra*-თი და კრიპტოგამებით); B – წვრილი ნაშალი მასალით შემდგარ შედარებით მოძრავ სუბსტრატთან (აქაც მეტია ალპური სახეობები, მაგრამ მათი რიცხოვნობა ნაკლებია, ვიდრე A ჯგუფში) და C – კლდის დიდი ზომის ნაკლებადმოძრავ სუბსტრატთან (ყველაზე მცირერიცხოვანი, მაგრამ მკაცრ გარემოს შეგუებული ტიპიური სუბნივალურ-ნივალური სახეობები). სწორედ ეს უკანასკნელი ნანოჰაბიტატია ყველაზე მნიშვნელოვანი. სწორედ აქ რეალიზდება სიცოცხლის ზედა ზღვარზე მცხოვრებ მცენარეთა მთავარი სასიცოცხლო სტრატეგია – მიწისზედა მასის მკვეთრი შემცირების წყალობით თავისუფალ ატმოსფეროსთან კავშირის ეფექტური გაწყვეტა და არასასურველი ეკოლოგიური ფაქტორებისთვის (ქარი, დაბალი ტემპერატურა) თავის არიდება.

Abstract

The scant vegetation of the subnival and nival habitats in temperate high mountains are presented by patchy vegetation and solitary plants, which currently undergoes rapid changes owing to global warming; most notably, shrinking glaciers leave uncolonised bare areas where processes of primary succession can be observed and studied. In 2014-2021, we conducted a study on plant community structure and soil characteristics in Kazbegi and Mestia regions (the central Caucasus, hypsometric gradient of 3000-3900 m a.s.l., two — N and S aspects). We used a standardized stratified-random sampling design: the sampling sites were located at 100 m a.s.l. intervals, where randomly placed 20 plots (each of 1 m²) were sampled. We collected data on the following variables: plant species; foliage projective cover; soil pH; plant available N, P, K; organic matter (SOM) concentration; rock particle size; average maximum temperature (AMMT, C°). Then we analyzed floristic similarity among sites; number of vegetation patches and percent share of solitary plants *versus* multi-species patches; spatial distribution patterns that included elevation gradient, preference of slope aspect, dependence on soil pH and nutrients; rhizosphere temperature and number of days favorable for vegetation (total of active temperatures); period of substrate freezing and melting; temperature relations of *Cerastium kasbek* — the species that can grow nearest to the upper limit of life.

Our results demonstrate a strong dependence of plant species spatial distribution on elevation and slope aspect. We also found that the soil pH increased from weak acid to a pronounced alkaline reaction along the elevation gradient, while plant-available N, P, K, soil organic matter (SOM) and annual mean maximum temperature (AMMT, C°) decreased. Remarkably, in the nival belt, at the upper line of life (3900 m a. s. l.), the concentration of minerals in soil was similar to that at the border of subnival and nival belts (3600 m a.s.l.); consequently, nutrient concentrations at these elevations must not be the limiting factor of plant growth. Soil pH and potassium (K) availability explained best the distribution patterns of plant species and their abundances. The distribution of plants could also be affected by higher temperatures on the southern slopes over the summer but higher frequency of frost events in autumn and spring as compared to northern slopes. Nonetheless, within the lower part of the subnival zone (3000 m a. s. l.), where some primitive soil top layer could be found,

vegetation cover and species richness on S slope was higher as compared to N slope. At higher elevations these indicators were similar, indicating that on the N slope vegetation growth could be facilitated by deep and persistent snow cover over winter, while on the S slope the generally warmer temperatures might be stressful for cold-adapted species. Our analyses show that species composition was dissimilar between N and S slopes at lower elevations, yet the compositions converged at higher elevations. At the same time, species richness decreased with increasing elevation and only species best adapted to extremely cold environments remained, contributing to the increasing similarity of species composition along the elevation gradient.

We observed a previously undescribed shift in slope preference among a number of species, which occurred at a certain elevation. In this respect, four groups of species could be identified: A - the species that migrated from slope N at lower elevation to slope S at higher and this shift could be related to differences in soil pH; B - species that preferred S slope along the gradient; C - the species with an idiosyncratic change in slope preference or showed no preference; D - the species preferring N slope.

Glaciers can be strong abiotic barriers, which can reduce local temperatures and increase the frequency of soil freezing; these effects could prevent vertical ascend of some species. Our results show that multi-species patches could be found only at elevations below the glacier tongue, while the habitats above the tongue were colonized by exclusively solitary plant individuals. The elevation limit of multi-species patches, therefore, was 400-450 m lower than that of solitary species, a pattern observed also in other mountains.

Overall, we identified 67 species in our plots. However, 2/3 of the species were represented at low or very low frequency. Some of these infrequent species are stenotopic with known ecophysiological characteristics and thus have a potential to be used as highly sensitive indicators of climate warming.

Our results confirmed that *Cerastium kasbek* is the taxon from the flora of Georgia, which grows at the highest point of the eastern part of Central Caucasus, and, in difference with other species, can be observed on both slope aspects. Our results also show that the upper limit of distribution of vascular plants in this most stressful habitat with various extreme ecological conditions is determined by the duration of conditions allowing for CO₂

assimilation and growth — our data indicate that the minimum duration of such conditions must be over 12 hours per day.

We found that the vegetation abundance does not correlate with the value of growing degree days (GDD), probably because other factors, e.g., snow cover and duration can also play an important role in species spatial distributions. Our results show that these complex factors change with not only elevation, but also with slope aspect and we see that species adapted to specific conditions track these conditions and occupy the sites where they are best adapted. The knowledge of these processes seems to be extremely important in revealing the trends of vegetation response expected to global climate change.

We found that rock particles can have a great impact on colonization abilities, and accordingly, spatial distribution of plants. On our study sites, large-sized rock particles (6-20cm; 20-60cm) prevailed on the surface compared to small-size rock particles and soil patches (which we included in the analyses as a natural product of the rock fragmentation). Three groups associated with different rock size and soil patches have been identified: A - the plants associated mostly with small fragments of primitive soil (completely covered by sprawling, alpine living forms of *Sibbaldia semiglabra* and cryptogams); B – the plants most frequently found on moving substrate made of fine-grained material (here as well, alpine species, but less in number as compared to group A); and C – the plants characteristic of large-size rocky, less movable substrate (mostly typical subnival-nival species well-adapted to the extreme climate conditions). The latter is the most important microhabitat from the point of view of primary successions: colonizable spots where the life strategy of the plants living at the upper limit of life is realized — effective disconnection from the free atmosphere and avoidance of unfavorable environmental factors (wind, low temperature) owing to sharply decrease soil presence.

შესავალი

საკითხის აქტუალობა

მაღალმთაში სიმაღლის მატებასთან ერთად კლიმატურ-ედაფური ფაქტორები მძაფრდება და განსაკუთრებით სუბნივალურ/ნივალურ სარტყლებში რთულდება (Franz, 1979; Bell, Callaghan, 2012), რასაც მცენარეები მრავალფეროვანი სტრუქტურულ-ფუნქციური ადაპტაციური მექანიზმებით ეგუებიან (Larcher, 1980; Körner, Larcher, 1988; Körner, 2011, 2013). მაღალ სიმაღლეებზე – სიცოცხლის გავრცელების ზედა ზღვართან ახლოს, მცენარეულობა შეკრული თანასაზოგადოებების ნაცვლად ძალიან მცირე ფართობის მქონე და რამდენიმე სახეობისგან შექმნილი მცენარეული მიკროდაჯგუფებების (ნანოცენოზების) სახითაა წარმოდგენილი (Нахуцришვილი, Гамцемлидзе, 1984; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b). ასეთ მიკროდაჯგუფებებში, ისევე როგორც სხვა სტრეს-დომინანტურ გარემოში (Brooker *et al.*, 2008), კარგადაა გამოხატული მცენარეთაშორისი პოზიტიური ინტერაქცია – ფასილიტაცია (Holtmaier, Broll, 1992; Kikvidze, Callaway, 2009), რომელიც, სტრესული დატვირთვისასთან ერთად, იზრდება (Callaway *et al.*, 2002; Callaway, 2007). სიცოცხლის გავრცელების ზედა ზღვარზე, მცენარისა და მუდმივი თოვლისპირა ჰაბიტატებში კლიმატურ-ედაფური პირობები სწრაფად და რადიკალურად მძაფრდება. აქ შეიძლება რელიეფურად გამოიხატოს კლიმატის გლობალური დათბობის (IPCC, 2021) ნეგატიური ტენდენციები: შესაძლებელია შეიცვალოს მცენარეული სარტყლების საზღვრები და კონფიგურაცია; ზოგი სახეობის ჰაბიტატი რადიკალურად შეიზღუდოს, ზოგისა კი გაფართოვდეს; კონკურენციაში დამარცხდეს ვიწროსპეციალიზირებული (სტენოეკი) სენსიტიური სახეობები (მაგ., მცენარისპირა და მუდმივი თოვლისპირა მცენარეები, რომელთა დიდი წილი, ამავდროულად, იშვიათი, რეგიონული ენდემია); შეიცვალოს მცენარეული თანასაზოგადოებების კომპოზიცია და სხვ. (Grabherr *et al.*, 1995; Theurillat, Guisan, 2001; Spehn *et al.*, 2010; Pauli *et al.*, 2012; Körner, 2021; Steinbauer *et al.*, 2022). სტრეს-დომინანტურ სუბნივალურ გარემოში არა მხოლოდ სახეობების, არამედ მცენარეული მიკროდაჯგუფებების სივრცული განაწილების კვლევა განსაკუთრებით აქტუალურია ფუნქციური ადაპტაციური მექანიზმების შესწავლისთვისაც (Larcher, 2012; Körner, 2014; Bürli *et al.*, 2021), სახეობათა მიგრაციული პროცესების და პოტენციური ეკოლოგიური ნიშების

ათვისების მოდელირებისთვის (Scherrer et al., 2010; Spehn *et al.*, 2010; Scherrer, Körner, 2011), სენსიტიური სახეობებისა და მიკროთანასაზოგადოებების გამოვლენისთვის (Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Körner, 2009; Abdaladze *et al.*, 2015), მცენარეულობის ტრანსფორმაციის ზოგადი ტენდენციების დადგენისთვის და პროგნოზირებისთვის (Nagy, Grabherr, 2009; Gottfried *et al.*, 2012; Körner, 2013, 2014; Kazakis *et al.*, 2021) და სხვ.

მაღალმთის მცენარეთა კვლევას ხანგრძლივი ისტორია აქვს (ლარხერი, 2008; Körner, 2021), მათ შორის, დიდ და მცირე კავკასიონზე (Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 a, b; Nakhutsrishvili *et al.*, 2021). თუმცა, გარკვეული საკითხები ჯერ შეუსწავლელი რჩება, მაგალითად, მყინვარისპირა სახეობათა სივრცული განაწილება, აგრეთვე ჭურჭლოვან მცენარეთა და მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა ჰიფსომეტრული ლიმიტი და მათ შორის ურთიერთდამოკიდებულება და ურთიერთშეფარდება. არაფერია ცნობილი მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა სიმდიდრეზე, მრავალფეროვნებაზე და მათ ჰიფსომეტრულ, თუ ექსპოზიციურ განაწილებაზე.

მცენარეულობასა და ეკოლოგიურ პროცესებს შორის ნიადაგი განიხილება, როგორც ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი დამაკავშირებელი ფაქტორი (Chapin, Körner, 1996; Rezaei, Gilkes, 2005). რომელიც უკავშირდება ნიადაგის ფიზიკური და ქიმიური თვისებების როლს მცენარეთა ზრდა-განვითარებაში და მათ განაწილებაში (Körner, 2007; Tale, Ingole, 2015; Praeg *et al.*, 2019). სიცოცხლის ზედა ზღვარზე თითქმის შეუსწავლელია სუბსტრატის pH, ძირითადი ქიმიური ელემენტების და ორგანული ნივთიერებების კონცენტრაცია.

არ არის შესწავლილი ასეთ მაღალ სიმაღლეებზე სუბსტრატის ზედა ჰორიზონტის გაყინვა-გაღობის მეტ-ნაკლებად მიახლოებული ვადები, აქტიურ ტემპერატურათა ჯამი და მათი დამოკიდებულება ჰიფსომეტრულ და ექსპოზიციურ გრადიენტებზე.

კლდის ფრაგმენტაცია არის ნიადაგის ფორმირების საწყისი ეტაპი (Barber, 1995; Lavelle, Spain, 2001). კლდოვანი გარემო წარმოადგენს ექსტრემალურ ჰაბიტატებს ძალიან იშვიათი ნიადაგის საფართო და განიხილება როგორც ერთერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორი სახეობების განაწილების თვალსაზრისით, რომლის თვალსაჩინო მაგალითია სუბნივალური ზონა (ალპურ-ნივალური ეკოტონი) (Nagy, Grabherr, 2009; Egli, Poulenard, 2016; Kikvidze, 2020). გაურკვეველია კლდის სხვადასხვა ზომის ფრაგმენტების შემცველი სუბსტრატისადმი სახეობათა პრეფერენცია და აქედან

გამომდინარე, თერმოსტაბილური და თერმოლაბილური ეკოლოგიური მიკრო-ნიშების ათვისების უნარი და ტენდენციები.

წინამდებარე ნაშრომი ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის ეკოლოგიის ინსტიტუტის “მაღალმთის ეკოსისტემების კვლევის პროგრამის“ მრავალწლიანი (2014–2024 წწ) საგრანტო პროექტის ერთი ნაწილია, რომელიც ზოგიერთი ზემოჩამოთვლილი საკითხის გადაწყვეტას ემსახურება.

კვლევის კონცეფცია დაკავშირებულია ცენტრალური კავკასიონის უკიდურეს აღმოსავლეთ ნაწილში (ყაზბეგი) ჰიფსომეტრულ (3000-3900 მ) და ექსპოზიციურ (N და S) გრადიენტებზე მცენარეული მიკროდაჯგუფებების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციის შესწავლასთან, რაც განსაკუთრებით აქტუალურია კლიმატის გლობალური დათბობის ფონზე მაღალმთის მცენარეულობის ცვლილების მიმდინარე ტენდენციების დაფიქსირებისთვის (Pauli *et al.*, 2012; Gigauri *et al.*, 2013; Lembrechts *et al.*, 2021) და ეკოლოგიური პერსპექტივების გამოვლენისთვის (Hector *et al.*, 2010; Abdaladze *et al.*, 2015).

კონცეფციის ასევე მოიცავს ცენტრალური კავკასიონის დასავლეთ (სვანეთი – მთა თეთნულდის მიდამოები) და აღმოსავლეთ (ყაზბეგი – გერგეტის მყინვარის მიდამოები) რეგიონებში მცენარეთა სივრცული განაწილებასა და კლდის ფრაგმენტებს შორის კავშირს სუბნივალურ ჰაბიტატებში (ალპურ-ნივალურ ეკოტონი).

კვლევის მიზანია: ყაზბეგის რეგიონში (ცენტრალური კავკასიონი), როგორც ტრადიციულ და მრავალწლიან სამოდულო ობიექტზე, სუბნივალურ-ნივალურ სარტყლებში მცენარეული მიკროდაჯგუფებების და ცალკეული სახეობების სივრცული განაწილების კანონზომიერებათა დადგენა.

მყინვარწვერისა და თეთნულდის სუბნივალურ ჰაბიტატებში მცენარეთა დამოკიდებულების გამოვლენა კლდის ფრაგმენტების ზომებთან მიმართებაში.

კვლევის ამოცანებია: ჰიფსომეტრულ და ექსპოზიციურ გრადიენტებზე:

- ნიადაგის pH-ის, მცენარისთვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტების (N, P, K), ნიადაგში ორგანული ნივთიერების (SOM), საშუალო დღიური მაქსიმალური ტემპერატურის (AMMT, C°) განსაზღვრა;
- მცენარეთა პროექციული დაფარულობის შეფასება;
- სახეობათა სიმდიდრის (რიცხოვნობის) და სიხშირის დადგენა;

- მცენარეული მიკროდაჯგუფებების რიცხოვნობა;
- ფლორისტული მსგავსების გამოვლენა;
- მცენარეული მიკროდაჯგუფებების და სოლიტარული სახეობების შეფარდებითი ანალიზი;
- რელიეფის, ანუ ტოპოგრაფიული მახასიათებლების შეფასება მცენარეთა განაწილებისა და ნიადაგურ მახასიათებლებთან მიმართებაში;
- რიზოსფეროს მაქს., მინ. და საშ. ტემპერატურების დადგენა მის საფუძველზე შემოდგომის ნეგატიურ მაჩვენებელში და შემდეგ-გაზაფხულზე პოზიტიურ მაჩვენებელში გადასვლის პერიოდის დაანგარიშება, სავეგეტაციო პერიოდებისთვის ხელსაყრელი დღეების რაოდენობის გამოთვლა;
- ჰიფსომეტრულ და ექსპოზიციურ გრადიენტზე GDD-ს შეფასება და სახეობების რაოდენობრივი დამოკიდებულება;
- მცენარისპირა სახეობების სივრცული განაწილება და მცენარეთა ყველაზე ახლოს მოზარდი სახეობების იდენტიფიცირება;
- სიცოცხლის ზედა ზღვართან ახლოს *Cerasium kasbek*-ის ტემპერატურის რეჟიმის შესწავლა;
- კვლევის ორ ობიექტზე მცენარეულობისა და თეთნულდის კლიმატური მონაცემების შედარება და მის საფუძველზე: კლდის ფრაგმენტების (მათ შორის ნიადაგი) განაწილება, მცენარეთა სივრცული დამოკიდებულება და სიხშირის ანალიზი კლდის ფრაგმენტების ზომებთან მიმართებაში

კვლევის შესრულების ადგილი და ვადები: კვლევა ჩატარდა ყაზბეგის მუნიციპალიტეტში (ცენტრალური კავკასიონი) ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის „სტეფანწმინდის ალპური ეკოლოგიის ინსტიტუტის“ ბაზაზე 2014-2021 წლების სავეგეტაციო სეზონების განმავლობაში და ცენტრალური კავკასიონის დასავლეთით (სვანეთი - მთა თეთნულდის მიდამოები).

თავი 1. ლიტერატურის მიმოხილვა

მაღალმთა, ერთი მხრივ, სასიცოცხლო ზონის უკიდურესი შეკუმშვისა და ექსტრემალური ეკოლოგიური გარემოს და, მეორე მხრივ, უაღრესად დივერსიფიცირებული ეკოლოგიური ნიშების გამო, საუკეთესო შესაძლებლობებს ქმნის მცენარეთა ფიზიკური სტრესებისადმი ტოლერანტობის, ადაპტაციური მექანიზმებისა და გადარჩენის სტრატეგიების შესწავლისთვის (Larcher, 1980; Körner, Larcher, 1988; ლარხერი, 2006; Körner, 2021). მცენარეთა გავრცელება ფართო გეოგრაფიულ დიაპაზონში ძირითადად, განპირობებულია მათი პოპულაციების ადაპტაციით ადგილობრივ პირობებთან (Leimu, Fischer, 2008). სწორედ ადაპტაცია და კლიმატური შეზღუდვების ზრდა ის ორი ფაქტორია, რომლებიც მართავენ მცენარეთა სიცოცხლეს (კიორნერი, 2008; Körner, 2021) და საშუალებას აძლევენ მათ „დაიპყრონ“ ისეთი უკიდურესი სიმაღლეები, როგორცაა ევროპის ალპებში 4507 მ (Körner, 2011), აფრიკის მთებში 5800 მ, ეკვატორულ ანდებში 6000 მ და ჰიმალაებში 6420 მ (Halloy, 1989, 1991; Grabherr *et al.*, 1995). ცენტრალური კავკასიონის დასავლეთ ნაწილში (სვანეთი) ჭურჭლოვანი მცენარეები 4200 მ-ს აღწევენ, ხოლო მის აღმოსავლეთში (ყაზბეგის რეგიონი) – 4100 მ-ს (სადაც სამი სახეობაა დაფიქსირებული; ა. ბახია პირადი შეტყ.), თუმცა დიდ კავკასიონზე ეს არასდროს ყოფილა სპეციალური კვლევის საგანი და შესაძლებელია, მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვარი დაახლოებით იმ სიმაღლეზე გადიოდეს, როგორც ეს ევროპის ალპებშია (Nakhutsrishvili, 1999, 2013; Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b).

მაღალ აბსოლუტურ სიმაღლეზე მცენარეებზე მოქმედი ძირითადი ეკოლოგიური ფაქტორებია: დაბალი ტემპერატურა, ყინვა, თოვლი, ქარი, მოწმენდილ ამინდში მზის რადიაციის მაღალი ინტენსივობა, CO₂-ისა და O₂-ის დაბალი პარციალური წნევები, ნიადაგის ფაქტობრივად არარსებობა, მოძრავი ქვიანი სუბსტრატი (Larcher, 1980; Körner, Larcher, 1988; Larcher, Wagner, 2009; Nagy, Grabherr, 2009; Bell, Callaghan, 2012). ამავე დროს, მცირე ტერიტორიაზეც კი უაღრესად დიდი ტოპოგრაფიული მრავალფეროვნება ქმნის მიკრონიშებს ხელსაყრელი მიკროკლიმატებით, რაც ხელს უწყობს ასეთ ობიექტურად ექსტრემალურ გარემოში მცენარეთა დასახლებას და გადარჩენას (Halloy, 1991; Körner, 2011; Larcher, 2012).

სუბნივალურ სარტყელთან დაკავშირებით, მეცნიერთა აზრი არაერთგვაროვანი იყო: ზოგი მას ნივალურ სარტყელში აერთიანებდა და “ნივალურ ბალახოვან მდელოებს“ უწოდებდა (Ellenberg, 1973); ზოგიერთი მიიჩნევდა, რომ დაკორდებული ალპური მდელოების ზემოთ იწყება „ბალიშა მცენარეთა სარტყელი“ (Franz, 1979); სხვანი კი მას, სპეციფიკური ფლორისტული შემადგენლობის არარსებობის გამო, ალპური სარტყლის ზედა ზოლში აერთიანებდა (Гроссгейм, 1948 და სხვ.). ამ მოსაზრებათა საპირისპიროდ, სუბნივალურ ზონას დამოუკიდებელ მცენარეულ სარტყლად განიხილავდნენ ტატრებისთვის (Pawlowski, 1928), ტიროლის ალპებისთვის (Reisigl, Pitschmann, 1958; Larcher, 1980), დიდი კავკასიონისთვის (Долуханов и др., 1941; Харадзе, 1965; Нахуцришвили, Гамцемдидзе, 1984; Nakhutsrishvili, 2003, 2013 და სხვ.) და მის საზღვრებად მიიჩნევდნენ ალპური მდელოების ზედა ზოლსა და მუდმივი თოვლის (ფირნი) ხაზს. კავკასიის მცენარეულობის ცნობილი მკვლევარი ა. დოლუხანოვი (გამოუქვ. მონაც., ციტ. Нахуцришвили, Гамцемдидзе, 1984 მიხ.) სუბნივალური სარტყლის ჩამოყალიბებას უკავშირებდა იმ ფაქტს, რომ ზღვარი, საიდანაც ლანდშაფტში მუდმივი თოვლი ჭარბობს, უფრო ზემოთ გადის, ვიდრე ის ხაზი, სადამდეც კლიმატური პირობები შეკრული მცენარეულობის განვითარების შესაძლებლობას უშვებს. ეს უკანასკნელი განპირობებულია თერმული პირობებით, ხოლო ფირნისა და მყინვარების საზღვარი კი, თერმულთან ერთად, ასევე ატმოსფერული ნალექების რაოდენობით. თანამედროვე შეხედულებით, სუბნივალური სარტყელი ალპურთან და ნივალურთან ერთად განიხილება როგორც ე.წ. ალპური სასიცოცხლო ზონა, რომელიც ტყის ზედა საზღვრის ეკოტონიდან იწყება და მუდმივი თოვლის საზღვრამდე ვრცელდება (Körner, 2012, 2021).

სუბნივალური სარტყელი უკეთ გამოხატულია და მეტი ფართობი უკავია მთებში, სადაც გაბატონებულია შედარებით კონტინენტური კლიმატი. ისეთ მთებში კი, სადაც ატმოსფერული ნალექები განსაკუთრებით დიდია, იგი შეიძლება საერთოდ არც კი არსებობდეს. ამ შემთხვევაში სუბნივალური ეკოსისტემების მცირე ფრაგმენტები ჩართულია ნივალურ სარტყელში, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება ალპურს (Halloy, 1989, 1991; Woodward, 2003; Bell, Callaghan, 2012).

დიდ კავკასიონზე სუბნივალური სარტყელი კარგადაა გამოხატული. მისი ქვედა საზღვრის სიმაღლე დასავლეთიდან აღმოსავლეთისკენ მატულობს. დასავლეთ კავკასიონზე (აფხაზეთი) და ცენტრალური კავკასიონის უკიდურეს დასავლეთ

ნაწილში (სვანეთი) იგი ზღ. დ-ან დაახლოებით 2900-2950 მ-დან იწყება და დაახლოებით 3700 მ-მდე ვრცელდება; ცენტრალური კავკასიონის უკიდურეს აღმოსავლეთ ნაწილში (ყაზბეგის რეგიონი) კი – ზღ. დ-დან 2950-3000 მ-დან და 3650-3700 მ-ს აღწევს (Zazanashvili, *et al.*, 2000; Nakhutsrishvili, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 a, b). სუბნივალურ სარტყელში მცენარეულობა წარმოდგენილია ცალკეული ინდივიდებით (სოლიტა-რული სახეობებით), ან მცირე ზომის, სულ რამდენიმე სახეობისგან შემდგარი დაჯგუფებებით (იგივე ნანოცენოზებით; იხ. Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984) მათი ფორმირება დამოკიდებულია როგორც ტოპოგრაფიაზე, ისე სუბსტრატის თავისებურებაზე (ქვა-ლორღიანობაზე, მისი მოძრაობის სისწრაფეზე, ფერდობის ინკლინაციაზე) და ედიფიკატორი სახეობის (faundfation species) მიკროკლიმატის მელიორაციაზე, რომელიც უწყობს ხელს ედიფიკატორის კორდში, როზეტში, ბალიშში, ან უშუალოდ მის სიახლოვეს სხვა ისეთი სახეობების ჩასახლებას, რომლებიც დამოუკიდებლად ასეთ პირობებში ვერ გადარჩებოდნენ (Нахуцришвили, 1971, 1988; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nakhutsrishvili, 1999, 2003, 2013; Gigauri *et al.*, 2013; Abdaladze *et al.*, 2015). მცენარეულ ლაქებში სახეობათა რიცხვი იშვიათად აღემატება 4-5-ს. ისინი ხშირად საკმაოდ დიდ სიმაღლეებსაც აღწევენ, მაგ: მამისონის უღელტეხილზე მცენარეთა მიკროდაჯგუფებების გაიშვიათება მხოლოდ 3600 მ-დან შეინიშნება (Kikvidze, 1993; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nakhutsrishvili, 2013) აქვე, კონკრეტულად კი სუბნივალური სარტყლის ქვედა ზოლში (ზღ. დ-დან 3000-3100 მ) ალპური მდელოს ფრაგმენტები და „ალპური ხალებია“ განვითარებული (Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili, 2013), რომლებიც ქარისგან იზოლირებულ უხვთოვლიან ადგილებშია განვითარებული და თოვლის ნადნობი წყლებით იკვებებიან (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Abdaladze, *et al.*, 2015; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b). ჭურჭლოვან მცენარეთა სიცოცხლისუნარიანობის შენარჩუნებისათვის მნიშვნელოვანია თოვლისა და მყინვარიდან ჩამონადენი წყლის შემადგენლობის კვლევა მათში მინერალურ ნივთიერებათა კონცენტრაციის განსაზღვრის მიზნით (Haselwandter *et al.*, 1983). ასეთი კვლევები მსოფლიო მასშტაბით მცირეა და ზოგიერთ მათათა სისტემაში, მაგალითად, დიდ და მცირე კავკასიონზე, საერთოდ არც კი ჩატარებულა.

მსგავსად ზომიერი სარტყლის სხვა მათა სისტემებისა, ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალურ-ნივალურ სარტყელში ედიფიკატორ სახეობათა დიდი უმრავლესობა პეტროფიტია: ისინი კლდეებზე, მორენებზე, ლოდებზე და ნიადაგის საფარს მოკლებულ ქვა-ღორღიან სუბსტრატზე იზრდებიან. სახეობათა ერთი ნაწილი გამონატული ხიონოფობია, რომელთაც მაღალი ყინვაგამძლეობა ახასიათებთ და უთოვლო ან მცირეთოვლიან ადგილებზეც კი ხარობენ, მეორე ნაწილს კი გადარჩენისთვის აუცილებლად საკმაოდ ღრმა და ხანგრძლივი თოვლის საფარი სჭირდებათ (ხიონოფილები). მცენარეთა დიდი ნაწილი გართხმული, როზეტული და ბალიშა სასიცოცხლო ფორმისაა გვხვდება კორდიანი და ნახევრადროზეტული სახეობებიც. სვანეთისა და ყაზბეგის რეგიონების სუბნივალური ფლორის ერთი ნაწილი (დაახლოებით 1/2-დან 2/3-მდე) ალპური სარტყლის ზედა ზოლშიც იზრდება ისინი ტიპური ალპური სახეობებია და სუბნივალური სარტყლის მხოლოდ ქვედა ზოლში (გარდამავალ ზონაში) ვრცელდება. ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალურ სარტყელში სულ 300-მდე ჭურჭლოვანი მცენარეთა სახეობაა მათგან 109 ტიპურ სუბნივალურია და არ გვხვდება ალპურ ზონაში (Долуханов и др., 1941; Харაძე, 1965; ზურებიანი, 1973; Нахуцришვილი, Гамцемлиძე, 1984; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nakhutsrishvili, 2003, 2013; Gagnidze *et al.*, 2006). ენდემურ სახეობათა შორის სისტემატიკურად მკვეთრად იზოლირებული ტიპური სუბნივალური ტაქსონების (მათ შორის, გვარების) არსებობა მიუთითებს ამ ფლორისტული კომპლექსის სიმკვლეზე (Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999).

მცენარეები, რომლებიც ცენტრალური კავკასიონის მაღალ სიმაღლეებზე იზრდებიან, ძირითადად კავკასიურ-მცირე აზიურ (ანატოლიურ) და კავკასიურ-შიდააზიურ გეოგრაფიულ ელემენტებს მიეკუთვნებიან. უფრო მაღალ სიმაღლეებზე (ნივალურ ზონა) – კავკასიის ენდემები დომინირებენ (Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999).

სუბნივალურ სარტყელში გამოიყოფა მცენარეთა მიკროდაჯგუფებების სამი ჯგუფი: (1) რამდენიმე სახეობისგან შემდგარი, რომელთა შორის არსებობს როგორც მიწისქვეშა, ისე მიწისზედა კონტაგიოზური ურთიერთობები; (2) ერთი, ან რამდენიმე სახეობის ინდივიდებისგან შექმნილი (შესაბამისად, აგრეგაციები და აგლომერაციები), რომელთა შორის კონტაგიოზური კავშირები არ ფიქსირდება; (3) „ალპური ხალები“, რომლებიც, განსხვავებით ალპური მდელოს ფრაგმენტებისგან, ასოცირე-

ბულია ქარისგან დაცულ, შედარებით თბილ და უხვთოვლიან ჰაბიტატებთან (Nakhutsrishvili, Gamtselidze, 1984; Nakhutsrishvili, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b).

ცნობილია მცენარეების გარემომცველი ბალახნარის შემარბილებელი და სტრესისგან დამცავი ზეგავლენა (Cernusca, 1976; Абдалაძე, Кикვიძე, 1991) სუბნივულ სარტყელში ამ როლს მიკროდაჯგუფების შემქმნელი ედიფიკატორი სახეობა ასრულებს, რომელიც ხელს უწყობს მრავალ ენდემურ და იშვიათი სახეობის განვითარებას ამიტომაც ფაცილიტაცია (ერთი სახეობის პოზიტიური გავლენა მეორეზე) უმნიშვნელოვანესი ფაქტორია მცენარეთა გადარჩენაში, განსაკუთრებით სტრესდომინანტურ გარემოში მცენარეთა ვეგეტატიური გზით გადანაცვლების შეზღუდულობის (0.4 მ/წელი) გათვალისწინებით (Lenoir *et al.*, 2008). სუბნივალურ ზონაში დადებითი ურთიერთქმედება უფრო შეინიშნება, ვიდრე უარყოფითი გამომდინარე იქიდან რომ იზრდება სტრესული პირობები (Callaway *et al.*, 2002) და კონკურენტულ (ნეგატიურ) ზემოქმედებასთან შედარებით, მეტ ეკოლოგიურ მნიშვნელობას იძენს (Kikvidze, 1993; Callaway *et al.*, 2002).

მიუხედავად რამდენიმე ცალკეული ცნობისა, დიდი კავკასიონისთვის ძალიან მწირია მონაცემები იმ სახეობებზე, რომლებიც ჭურჭლოვან მცენარეთა ზედა სასიცოცხლო ზღვარს აღწევენ (Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Nakhutsrishvili, 2013; Abdaladze *et al.*, 2015; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b; ა. ბახია 2020 პირადი შეტყ.). ამასთან, გამოუკვლეველია მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა გავრცელების ზედა ზღვარისა და უშუალოდ მცენარის სიახლოვეს მათი და ცალკეული სახეობების სივრცული განაწილების კანონზომიერებანი. ეს კონკრეტული ცოდნა კი მნიშვნელოვანი იქნება მცენარეთა ადაპტაციური მექანიზმებისა და კლიმატის მიმდინარე გლობალური ცვლილებით გამოწვეული მცენარეულობის მოსალოდნელი ტრანსფორმაციის ძირითადი ტენდენციების გამოვლენისთვის. კლიმატის მიმდინარე გლობალური დათბობის უმთავრესი ეფექტი გამოვლინდება მაღალმთის ტერიტორიების ფართობის შემცირებით, სადაც სპეციფიკური ცივი პირობებისადმი ვიწროდსპეციალიზირებულ სახეობებს შეუძლიათ ცხოვრება, ანუ შემცირდება მათი სასიცოცხლო არეალი (Spehn *et al.*, 2010; Abdaladze *et al.*, 2015). ამ პროცესის დროს მთელმა რიგმა სახეობებმა შესაძლებელია დაკარგონ ჰაბიტატები და მთლიანად გაქრნენ, ხოლო ზოგიერთი პოპულაციის რიცხოვნობა შესაძლებელია შემცირდეს. სხვები შეძლებენ ხელსაყრელი ნიშნების ათვისებას და, რიგ შემთხვევაში, სხვა ექსპოზიციის ფერდობზე გადანაც-

ვლებასაც კი. შედეგად, მცენარეული დაჯგუფებები შეიცვლება მათი კომპოზიციისა და ტერიტორიული გავრცელების მიხედვით (Spehn *et al.*, 2010; Scherrer, Körner, 2011). მცინვარისპირა ჰაბიტატებში გავრცელებული სახეობებისთვის, რომლებიც ძირითადად საზრდოობენ მხოლოდ მცინვარის ნაღობ წყლებში გახსნილი საკვები ნივთიერებებით, მცინვარების დნობით გამოწვეული მათი ვერტიკალური გადანაცვლების შედეგი შეიძლება დამლუპველი აღმოჩნდეს, ვინაიდან ისინი მხოლოდ გარკვეულ სიმაღლემდე შეძლებენ მცინვარის „მიდევნებას“ (Körner, 1999). ეს კიდევ უფრო პრობლემატური იქნება იმის გათვალისწინებით, რომ ძალიან მაღალ სიმაღლეებზე მოზარდ სახეობებს არ გააჩნიათ სწრაფი ვეგეტატიური გამრავლების უნარი სუბნივალურ-ნივალურ სარტყლებში მცენარეთა ვეგეტატიური გზით ვერტიკალური გადანაცვლება შეზღუდულია 25 წელიწადში მხოლოდ 10 მ-ით (Lenoir *et al.*, 2008).

მაღალმთაში მცენარეთა გავრცელებაზე ასევე დიდ გავლენას ახდენს სუბსტრატი ზოგადად ნიადაგი. მაღალმთის ნიადაგები ორიგინალურია როგორც გენეზისით, მორფოლოგიით, შემადგენლობით, განვითარების დინამიკით ისე მრავალფეროვნებით და განიხილება როგორც ტიპოლოგიურად რთული ბუნების (Troll, 1944; Franz, 1979). კავკასიონის მთებში გაბატონებულია მთა-მდელოს ნიადაგები. მათი გავრცელების საერთო ფართობია 1 758 200 ჰა და შეადგენს მთელი ტერიტორიის 25%-ს. მაღალ სიმაღლეებზე კი გავრცელებულია ნივალური სარტყლის პრიმიტიული ნიადაგები (ურუშაძე, 1997).

ნიადაგის: ფიზიკური, ქიმიური, ბიოლოგიური, მექანიკური თვისებები ის ძირითადი კომპონენტებია, რომლებიც მონაწილეობენ მცენარეთა ზრდასა და განვითარებაში (Friend, 1992; Tripathi *et al.*, 2013). მრავალი კვლევა ადასტურებს მაღალმთის ნიადაგებსა და მცენარეთა განაწილებას შორის კავშირს (Neuwinger, 1970; Ganssen, Gracanin, 1972; Retzer, 1974; Franz, 1979; Tanner *et al.*, 1998; Sundqvist *et al.*, 2013) მათ შორის სტოიქიომეტრული (ნივთიერების შემადგენლობის ცვლილება ქიმიური გარდაქმნების მსვლელობისას) კვლევები (Sundqvist *et al.*, 2011; 2013). უმნიშვნელოვანესი ფაქტორი, რომელიც სტრეს-დომინანტურ გარემოში (კონკრეტულად მაღალმთაში) მცენარეთა გადარჩენას და ამდენად, მცენარეული მრავალფეროვნების ხარისხს განაპირობებს, არის ზრდა-განვითარებისთვის ხელსაყრელი პირობები, რომელიც პირდაპირ კავშირშია ნიადაგის (სუბსტრატის) სტრუქტურასთან, ჰაბიტატის ტემპერატურასთან, წყლის რეჟიმთან, ძირითად მინერალურ

ნივთიერებათა შემცველობასთან (N, P, K), pH-თან, ქართან, თოვლის საფარის განაწილებასთან და ხანგრძლივობასთან (Kainmüller, 1975; Körner, Larcher, 1988; ლარხერი 2006). ნიადაგში მინერალური ნივთიერებების კონცენტრაციის შემცველობა განპირობებულია აგრეთვე სიმაღლით, ტოპოგრაფიით, ექსპოზიციით, თოვლის დაგროვებით და ნიადაგის ტენიანობით (Aiba, Kitayama, 1999). ნივალურ ზონაში ნიადაგი თითქმის არ არსებობს. აქ გვხვდება შიშველი მოძრავი ქვა-ღორღიანი სუბსტრატი, კლდეები, ქვყრილები, მორენები, ნაზვავები და გაშიშვლებები დედაქანის ზედაპირი (Körner, Larcher, 1988; აბდალაძე და სხვ., 1998). დამახასიათებელი დაბალი ტემპერატურული რეჟიმის გამო, იქ არსებულ ნიადაგში (სუბსტრატში) საკვები ნივთიერებების მინერალიზაცია შემცირებულია.

ქიმიური ფაქტორებიდან აღსანიშნავია ნიადაგის pH, რომელიც ზეგავლენას ახსენს მცენარეთა გავრცელებაზე და შესაბამისად, სახეობათა მრავალფეროვნებაზე. ის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ფაქტორთაგანი აღმოჩნდა ალპური მცენარეებისა და ნიადაგის მინერალური შემცველობის შორის კავშირის შესწავლისას ევროპასა და ჩრდილოეთ ამერიკაში, აგრეთვე არქტიკაში (Lunde, 1962; Knapik *et al.*, 1973; Jarvis, 1974; Gensac, 1990; Schmidtlein, Ewald, 2003; Darmody *et al.*, 2004).

ნიადაგის ფორმირება იწყება ქანიდან, რომელიც წარმოადგენს დედამიწის ზედაპირის გეოლოგიურ და კლიმატურ პროდუქტს. ატმოსფეროს, ჰიდროსფეროს და ბიოსფეროს ზემოქმედების შედეგად მიმდინარეობს ქანის ქიმიური და ფიზიკური დაშლის პროცესი რომელიც ნიადაგის ფორმირების მნიშვნელოვანი საწყისი ეტაპია (Barber 1995; Lavelle, Spain 2001). კლდოვანი გარემო, როგორც წესი, წარმოადგენს ექსტრემალურ ჰაბიტატებს ძალიან მწირი, ლაქებად წარმოდგენილი ნიადაგის საფარით, რომლის მაგალითია სუბნივალური ზონა (ალპურ-ნივალური ეკოტონი) (Nagy, Grabherr 2009; Egli, Poulénard 2016). მცენარეებს რომლებიც სახლდებიან კლდოვან გარემოში, წვლილი შეაქვთ ქანების ფრაგმენტაციასა და ნიადაგის წარმოქმნის პროცესში (Bashan *et al.*, 2002; 2006; Carrick *et al.*, 2013; Estrada-Medina *et al.*, 2013) ამგვარად ყალიბდება პირველადი მემკვიდრული მოდელები ქანებსა და მცენარეებს შორის (Lopez *et al.*, 2008). ხოლო სასიცოცხლო ფორმების მრავალფეროვნება, რომელიც მცინვარებს, მორენებსა და ნაშალებს შორისაა მიმოფანტული ხელს უწყობს მრავალფეროვანი ეკოლოგიური ნიშნების თითქმის სრულყოფილად ათვისებას უმკაცრეს ეკოლოგიურ პირობებში (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Nakhuts-

rishvili, Gagnidze, 1999) სადაც უმთავრეს ეკოლოგიურ პარამეტრად განიხილება ნალექებისა და ტემპერატურული ცვლილებების როლი (Zhou *et al.*, 2003; Zhu *et al.*, 2017).

როგორც ლიტერატურის მიმოხილვიდან ჩანს, სუბნივალური სარტყლის მცენარეულობა, სახეობრივი მრავალფეროვნება და სასიცოცხლო ფორმები საფუძვლიანადაა შესწავლილი. ასევე, დიდი ინფორმაციაა დაგროვილი მცენარეთაშორისი პოზიტიური (ფაცილიტაცია) და ნეგატიური (კონკურენცია) ურთიერთობების და მათი ეკოლოგიური ფუნქციის შესახებ. შესწავლილია სუბნივალური მიკროდაჯგუფებების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაცია და მრავალფეროვნება. ამავე დროს, ნაკლები ყურადღება ექცეოდა მცენარეულობის თანამედროვე განაწილების კანონზომიერებათა გამოვლენას, რომელიც მოიცავს მცენარეთა პროექციულ დაფარულობას, მცენარეთა სიუხვეს, სახეობრივ სიმდიდრეს, ფლორისტული მსგავსების დადგენას, მიკროდაჯგუფებების და სოლიტარული სახეობების რიცხოვნობის ანალიზს. კვლევაში მნიშვნელოვანია არა მხოლოდ ცალკეული ჭურჭლოვანი სახეობების გავრცელების ზედა ზღვრის დადგენა, არამედ სიცოცხლის ამ ზღვარზე მცენარეთა ფუნქციონირების თავისებურებათა შესწავლა. ასეთია, მაგალითად, ტემპერატურის რეჟიმი, რომელსაც ხანმოკლე და კლიმატურ-ედაფურად დამაბულ პირობებში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს მცენარეთა წარმატებული გადაზამთრებისა და გადარჩენისათვის (ლარხერი, 2006) და რომელიც დიდ კავკასიონზე ფაქტობრივად შეუსწავლელია (Нахуцришვილი, Гамцемდიძე, 1984, აბდალაძე 1994; Lembrechts *et al.*, 2021). ეს კვლევები არ არის სისტემური მსოფლიო მასშტაბით ევროპის ალპებში, სკანდინავიის მთებში, ანდებში და სხვ. (Moser, 1975; Cernusca, 1976; ლარხერი, 2006; Larcher, Wagner, 2009; Larchel *et al.*, 2010; Larcher, 2012; Bürli *et al.*, 2021; Körner, 2021). ასევე, გარდა ალპურ-სუბნივალური სარტყლების მიჯნისა (3000 მ ზღ. დ.), ფაქტობრივად შეუსწავლელია ისეთი უმნიშვნელოვანესი ინტეგრალური პარამეტრი, როგორცაა ზრდისთვის ხელსაყრელი გრადუს-დღე, ანუ GDD (წელიწადში დღეების რაოდენობა, როცა ნიადაგის ზედა ჰორიზონტის ტემპერატურა $\geq 2^{\circ}\text{C}$), რაც წარმოადგენს ქმნის მცენარეთა ზრდა-განვითარებაზე კონკრეტულ ჰაბიტატში (Gigauri *et al.*, 2013, 2014, 2016).

მსოფლიოს მაღალმთიანეთში შეუსწავლელია სიცოცხლის ზედა ზღვარზე ნიადაგის pH-ის, ძირითადი საკვები ელემენტების (NPK), ორგანული ნივთიერების (SOM) შემცველობა (Pohl *et al.*, 2009; Körner, 2014). მცენარის სიახლოვეზე მცენარეთა

განაწილების დამოკიდებულება, სიმაღლის, ექსპოზიციისა, ინკლინაციის და გარემოს სხვა ფიზიკური ცვლადების როლი (Thompson *et al.*, 2013; Körner, 2021).

დღეისათვის კვლევები კლდის ფრაგმენტების ზომებსა და მცენარის განაწილებას შორის ძალიან ცოტაა და ეს გასაკვირი ფაქტია, რადგან კლდის ნაწილაკების ზომები გავლენას ახდენენ მცენარეთა კოლონიზაციის უნარზე (Ceacero *et al.*, 2020). ზომიერი სარტყლის მთებში სუბნივალურ ჰაბიტატებს სწორედ კლდოვანი გარემო ახასიათებს (Kikvidze *et al.*, 2005; 2011). მცენარეული სახეობების ასოცირება მიკროდაჯგუფებებში, სოლიტარული მცენარეებისაგან განსხვავებით, შეიძლება ედიფიკატორი სახეობის მიერ არა მარტო ექსტრემალური მიკროკლიმატის შერბილებით, არამედ თუნდაც სუსტი, მაგრამ მაინც ნიადაგწარმომქმნელი პროცესებითაც იყოს განპირობებული (Butterfield *et al.*, 2013; Cavieres *et al.*, 2014; Kikvidze *et al.*, 2015). გარემო პირობებს, მათ შორის ტოპოგრაფიულ და ნიადაგურ მახასიათებლებს აქვს განმსაზღვრელი გავლენა მცენარის გავრცელებაზე (Davies *et al.*, 2007) სწორედ ამიტომ ჩვენი ინტერესი იყო მოგვეხდინა კლდის ფრაგმენტების კლასიფიცირება ზომების მიხედვით, გვეჩვენებინა მათი სიხშირის განაწილება, გამოგვეკვეთა იმ სახეობების ჯგუფები რომლებიც კლდის სხვადასხვა ზომის ფრაგმენტებთან ასოცირდებიან. ასეთ კვლევებს მნიშვნელობას მატებს მთის ნიადაგების დეგრადაციის პროცესები (Tsereteli *et al.*, 2011; Urushadze *et al.*, 2015).

თავი 2. კვლევის რეგიონების მოკლე დახასიათება

2.1 კვლევის რეგიონების მდებარეობა და ფიზიკურ-გეოგრაფიული პირობები

დიდი კავკასიონი შავ ზღვაში მდებარე ტამანის ნახევარკუნძულიდან კასპიის ზღვაში აფშერონის ნახევარკუნძულამდე (მთა ილჰიდაგი) დაახლოებით 1150 კმ-ზეა გადაჭიმული და 260,000 კმ²-მდე ტერიტორიას მოიცავს. ის 4 პარალელური ქედისგან (ყველაზე სამხრეთით მდებარე მთავარი წყალგამყოფი ქედი; წყვეტილი გვერდითი ქედი, სადაც ყველაზე მაღალი მწვერვალებია; შედარებით დაბალი კლდოვანი ქედი და კიდევ უფრო ჩრდილოეთით მდებარე და ყველაზე დაბალი ე.წ. სამოვარი ქედი) შედგება. დიდი კავკასიონი სამ ნაწილად იყოფა: დასავლეთ, ცენტრალურ და აღმოსავლეთ კავკასიონად (მარუაშვილი, 1969; მარუაშვილი, 1971; Bondyrev *et al.*, 2015).

კვლევები დიდი კავკასიონის ცენტრალური ნაწილის ორ უკიდურეს რეგიონში – სვანეთსა და ყაზბეგის რეგიონში ჩატარდა (ნახ. 1). ცენტრალური კავკასიონი სვანეთში მდ. ნენსკრას ხეობაში იწყება და ყაზბეგის რეგიონში მდ. თერგის ხეობაში მთავრდება.



ნახ. 1. ყაზბეგისა და სვანეთის საკვლევო რეგიონების გეოგრაფიული მდებარეობა

ყაზბეგის რეგიონი (N42°39'; E44°37') დიდი კავკასიონის ჩრდილოეთ მაკროფერდობზე, გეომორფოლოგიურად ყველაზე კომპლექსური ცენტრალური ნაწილის უკიდურეს აღმოსავლეთში მდებარეობს (ნახ. 1). მისი ფართობი 1081.7 კმ²-ია (საქართველოს მთელი ტერიტორიის დაახლოებით 1.57%).

რელიეფის საშუალო სიმაღლე 2850 მ-ია ზღ. დ. ყველაზე დაბალი წერტილი 1210 მ-ზე მდებარეობს დარიალის ხეობაში, ხოლო ყველაზე მაღალია მთა მყინვარწვერი – 5054 მ ზღ. დ. (აქ და სხვაგან მთა მყინვარწვერის სიმაღლე მოცემულია შემდეგი წყაროს მიხედვით: <https://wildguru.com/blog-kazbek-en/>; <https://on.ge/story/39181>; https://elevation.maplogs.com/poi/mount_kazbek.2720.htm; აღსანიშნავია, რომ ძველ ტოპოგრაფიულ რუკებზე მყინვარწვერის სიმაღლე მითითებულია, როგორც 5033 მ ზღ. დ.) ყაზბეგის რ-ის რელიეფის ძირითადი მორფომეტრიული და მორფოლოგიური ერთეულები ტექტონიკური და ეროზიულ-აკუმულაციური პროცესების ურთიერთქმედებითაა შექმნილი. რელიეფი მეტწილად რთული, კლდოვანი და ძნელად მისადგომია. განვითარებულია ეროზიული, ვულკანური და მყინვარული ფორმები. ძირითადი შემქმნელი ქანებია: თიხიანი ფიქლები, ქვიშაქვები, კირქვები და კარსტული ფორმები. ყველაზე ძველია პალეოზოური რუხი გრანიტოიდები. მეოთხეული პერიოდის ქანები კი წარმოდგენილია მყინვარული, ალუვიური, პროლუვიური, კოლუვიური ნაფენებითა და ვულკანური ლავებით (მარუაშვილი, 1969; მარუაშვილი, 1971; აბდალაძე და სხვ., 1998; Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Abdaladze *et al.*, 2015). რეგიონში სხვადასხვა მორფოლოგიისა და ფართობის 99 მყინვარია. ყველაზე ფართო გამყინვარებით (დაახლოებით 80 კმ²) ხასიათდება მყინვარწვერის მასივი (Гобеджишвили, 1989; ტიელიძე, 2016).

ყაზბეგის რეგიონის ნიადაგები მრავალფეროვანია, რაც აიხსნება დიდი კავკასიონის ჩრდილოეთ მაკროფერდობზე მდებარეობით, რთული რელიეფით, მცენარეული საფარითა და კლიმატით. სუბნივალურ სარტყელში ნიადაგის დომინანტური ტიპებია: (1) მთა-მდელოს პრიმიტიული – სუბნივალური მცენარეული დაჯგუფებების ქვეშ და (2) მთა-მდელოს – “ალპური ხალების” ქვეშ (ურუშაძე, 1997).

სვანეთის რეგიონი საქართველოს ჩრდილო-დასავლეთ ნაწილში, დიდი კავკასიონის სამხრეთ მაკროფერდობზე, ცენტრალური ნაწილის უკიდურეს დასავლეთში მდებარეობს (ნახ. 1). ეს კავკასიონის ყველაზე მაღალი ნაწილია.

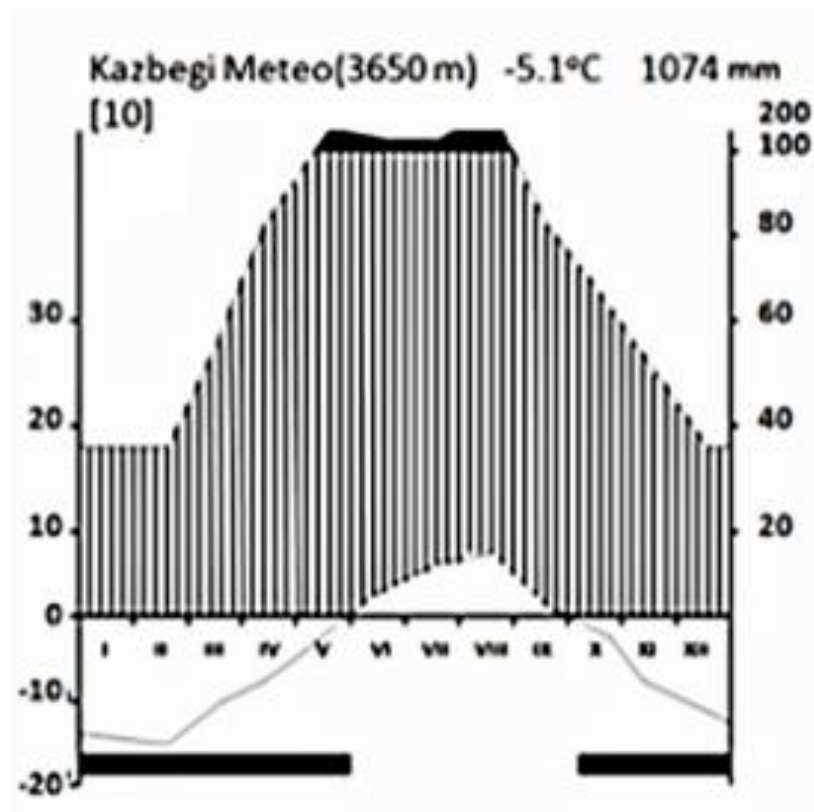
სვანეთის კავკასიონი აგებულია კემბრიულისწინა, პალეოზოური გრანიტოიდებით, კრისტალური ფიქლებით და მეზოზოური ნალექებით. გაბატონებულია ძლიერ დანაწევრებული საშუალო და მაღალმთის მთა-ხეობათა რელიეფი. აღსანიშნავია სვანეთის აბსოლუტური სიმაღლე. აქ მდებარეობს მთა შხარა (5201 მ ზღ. დ.) – საქართველოს უმაღლესი მწვერვალი და დიდი კავკასიონის რამდენიმე მაღალი მწვერვალი: თეთნულდი (4974 მ ზღ. დ.), შოთა რუსთაველი (4960 მ ზღ. დ.), უშბა (4710 მ ზღ. დ.), აილამა (4525 მ ზღ. დ.) და სხვ. (მარუაშვილი, 1969; Gagnidze *et al.*, 2006). რეგიონი გამოირჩევა გამყინვარების დიდი ფართობით: აქ 299 მყინვარია (Гобеджишвили, 1989; ტიელიძე, 2016).

სვანეთში ჭარბობენ მთა-ტყე-მდელოს და მთა-მდელოს ნიადაგები, სუბნივალურ სარტყელში კი მთა-მდელოს პრიმიტიული და მთა-მდელოს ნიადაგები (საბაშვილი, 1965; ურუშაძე, 1997).

ზოგადად, სუბნივალურ-ნივალური სარტყლისათვის დამახასიათებელი მთა-მდელოს ნიადაგები, როგორც წესი, დაბალი სიმძლავრით, ხირხატინობითა და გაკორდებით გამოირჩევიან. ჰიფსომეტრული მაჩვენებლებიდან და ფერდობის დახრილობიდან გამოდინარე, პრიმიტიული ნიადაგებისკენ გარმავალ ფრაგმენტებზე, ძლიერ ჩამორეცხილი და დეგრადირებული სახით გვხვდება (Matchavariani, 2019). ნიადაგური რესურსების მსოფლიო მონაცემთა ბაზაში – WRB (World Reference..., 2015) ასახულ ნიადაგურ ჯგუფებთან პირობითი კორელაციის შედეგად, მთა-მდელოს ნიადაგები უპირატესად Leptosols Umbric-ს ესადაგებიან.

2.2 კვლევის რეგიონების სუბნივალურ-ნივალური სარტყლების კლიმატი

კლიმატს ყაზბეგის რეგიონში განსაზღვრავს მაღალი აბსოლუტური სიმაღლე, რელიეფის რთული ფორმები და ტერიტორიის უდიდესი ნაწილის მდებარეობა დიდი კავკასიონის ჩრდილოეთ მაკროფერდობზე (ნახ. 2). ზოგადად, სუბნივალურ-ნივალური ზონების კლიმატი ზომიერად ტენიანია, ხასიათდება გრილი, მოკლე ზაფხულით და ხანგრძლივი სუსხიანი ზამთრით (კორძახია, 1961; Нахуцришვილი, Гамцелидзе, 1984; Nakhutsrishvili, 2003; Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Abdaladze *et al.*, 2015).



ნახ. 2. ყაზბეგის რეგიონის სუბნივალური სარტყლის კლიმადი აგარამა H. Walter, H. Lieth (1960) მიხედვით: ქვედა მრუდი – საშუალო თვიური ტემპერატურა (მარცხენა ღერძი); ზედა მრუდი – ატმოსფერული ნალექის საშუალო თვიური ჯამი (მარჯვენა ღერძი); ზედა შავი არე აჩვენებს ნესტიან პერიოდს (ნალექი >100 მმ), როცა ნალექი აჭარბებს ევაპორაციას.

სვანეთის კლიმატსაც ასევე მაღალი ჰიფსომეტრული სიმაღლე და რთული ტოპოგრაფია განსაზღვრავს. თუმცა, განსხვავებით ყაზბეგის რეგიონისაგან, ის

მთლიანად დიდი კავკასიონის სამხრეთ მაკროფერდობზე მდებარეობს და ამიტომ კლიმატი შედარებით რბილი და ჰუმიდურია (კორძაძია, 1961; Gagnidze *et al.*, 2006).

ყაზბეგის რეგიონის და სვანეთის სუბნივალურ-ნივალური სარტყლების კლიმატის ძირითადი მახასიათებლები მოცემულია ცხრ. 1-ში. ორივე რეგიონში მსგავსია ყველაზე თბილი და ცივი თვეების ჰაერის ტემპერატურა. სხვაობა თოვლის საფარის სისქესა და ხანგრძლივობაში შეინიშნება, რაც სვანეთში თითქმის 2-ჯერ მეტი ნალექითაა განპირობებული.

ცხრ. 1. ყაზბეგის რეგიონის და სვანეთის ალპურ-სუბნივალური და ნივალური სარტყლების კლიმატის ძირითადი მახასიათებელი (Nakhutsrishvili, 2003; Abdaladze *et al.*, 2015; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b მიხ.)

მცენარეული სარტყელი/სიმაღლე ზღ. დ. (მ)	ივლისი-აგვისტო ტემპერატურა (°C)		იანვარ-თებერვლის ტემპერატურა (°C)		თოვლის საფარის ხანგრძლ ივობა (თვე)	თოვლის საფარის მაქს. სისქე (სმ)	ნალექების საშუალო წლიური ჯამი (მმ)
	საშ.	მაქს.	საშ.	მინ			
ყაზბეგის რეგიონი							
ალპური-ქვედა სუბნივალური/ 2600-3400 მ	10	31	-12	-30	7-8	≤ 200	800-1000
სუბნივალურ- ნივალური/>3400 მ	2.2	15	-14	-33	12	>200	1000-1200
სვანეთი							
ალპური-ქვედა სუბნივალური/ 2400-3200 მ	<10	30	-10.5	-30	8-11	>200	>2000
სუბნივალურ- ნივალური/>3200 მ	3	16	-15	-35	12	>200	>2000

სუბნივალურ სარტყელში დილის ყინვები ზაფხულში ხშირია. აქ დღე-ღამის განმავლობაში ამინდი ხშირად და კარდინალურად იცვლება. უფრო რთული კლიმატური პირობებია ნივალურ ზონაში, სადაც ნამდვილი ზაფხული საერთოდ არ არსებობს, ხოლო დილის ყინვები ყოველდღე ფიქსირდება. ქარიშხლიანი დღეების რიცხვი, როდესაც გრიგალისებრი ქარის სიჩქარე >25 მ/წმ, ხშირია (ქარის საშუალო წლიური სიჩქარე 6.4 მ/წმ-ია). დამახასიათებელია ტემპერატურათა მკვეთრი ცვალებადობა (განსაკუთრებით ატმოსფეროს ნიადაგისპირა შრეში), მზის მაღალი რადიაცია (ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაციის მაღალი მაქსიმუმით – 2600 მკ მოლი ფოტონი მ²/წმ) ულტრაიისფერი სხივების ფართო სპექტრით, წყლის ორთქლისა და

CO₂-ის დაბალი პარციალური წნევა. ყაზბეგის რეგიონის სუბნივალურ სარტყელში თოვლიანი დღეების რიცხვი წელიწადში 170-ია. ნივალურ სარტყელში ნალექი მხოლოდ მყარი სახით მოდის. სვანეთის სუბნივალურ-ნივალურ ზონაში პრევალირებს დასავლეთის ქარები, ყაზბეგის რეგიონში კი აგვისტო-სექტემბერში აღინიშნება სამხრეთის თბილი ქარები – ფიონები. ორივე რეგიონის სუბნივალურ-ნივალურ სარტყელში ძალიან ხშირია ნისლი: წელიწადში 160-200 დღე ნისლიანია (კორძაბია, 1961; Nakhutsrishvili, 2003; Abdaladze *et al.*, 2015).

2.3 კვლევის რეგიონების ფლორა და მცენარეულობა

ყაზბეგის რეგიონის ფლორა ჭურჭლოვან მცენარეთა 1120 სახეობაზე მეტს ითვლის, რაც საქართველოში გავრცელებულ მცენარეთა თითქმის 26%-ია, რომლებიც 462 გვარსა და 89 ოჯახს განეკუთვნება. რეგიონის მრავალფეროვანი ფლორა მდიდარია კავკასიის ენდემური სახეობებითა და გვარებით, მათ შორის, მონოტიპური: აქ 11 კავკასიური ენდემური გვარიდან 6-ია წარმოდგენილი (Sakhokia, Khutsishvili, 1975; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b).

ყაზბეგის რეგიონში კარგად არის გამოხატული მაღალმთის მცენარეული სარტყლები: მთის ტყის საშუალო (1000-1500 მ), მთის ტყის ზედა (1500-1750 მ), სუბალპური (1750-2500), ალპური (2500-3000 მ), სუბნივალური (3000-3600 მ) და ნივალური (>3600 მ) (Nakhutsrishvili, 1998,1999, 2013). სუბნივალურ სარტყელში მცენარეები ფრაგმენტულადაა განაწილებული კლდისა და ნაშაღის მიკროდაჯგუფებების სახით. ყველაზე მაღალი ენდემიზმი სუბნივალურ და განსაკუთრებით ნივალურ სარტყელშია (Хараძე, 1965; Sakhokia, Khutsishvili; 1975; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Solomon *et al.*, 2014). სუბალპური სარტყლის ჩრდილოეთ ფერდობებზე წარმოდგენილია: არყნარები (*Betula litvinowii*-ის დომინირებით), *Rhododendron caucasicum*-ის მარადმწვანე გართხმული ბუჩქნარი (დეკიანი), მდელოები და სუბალპური მაღალბალახეულობის ელემენტები. ტყეები, ხანგრძლივი ანთროპოგენური ზემოქმედების შედეგად, ფრაგმენტულადაა შემორჩენილი. ტყის ზედა საზღვარის თანამედროვე სიმაღლე ზღ. დ-დან 2450-2500 მ-ზე გადის. სამხრეთ ფერდობებზე გვხვდება ღვიიანები (*Juniperus communis*); განსაკუთრებით მშრალ

პირობებში – ეკლიან-ტრაგაკანტული ეკოსისტემა (*Astragalus denudatus*-ის დომინირებით); ეროზირებულ ფერდობებზე – *Astragalus captiosus*-ის თანასაზოგადოებები. სამხრეთ ფერდობებზე და ნაწილობრივ ჩრდილოეთისაზე გაბატონებულია მკვრივკორდიანი ჭრელწივანიანი (*Festuca varia* subsp. *woronowii*) მდელოები. გამოტანის კონუსებზე წარმოდგენილია *Bromopsis variegata*-ს და *Hordeum violaceum*-ის მრავალფეროვანი მდელოები. ბევრია კლდისა და ნაშალის ჰაბიტატები სპეციფიკური მცენარეულობით. სუბალპური მდელოები, როგორც წესი, სათიბია. ალპურ ზონაში, რომელიც 2900-2950 მ-დე გრძელდება, მდელოებია (მკვრივკორდიანი მარცვლოვანი, ისლიანი და კობრეზიანი თანასაზოგადოებები) განვითარებული, რომლებიც უმთავრესად, სამოვრებად გამოიყენება. ალპური სარტყლის ზედა ზოლში იქ, სადაც ნიადაგი ფრაგმენტირებულია, წარმოდგენილია სახეობებით მდიდარი „ალპური ხალები“. სუბნივალურ სარტყელში, მიუხედავად მკაცრი ბუნებრივი პირობებისა, 300-ზე მეტი სახეობაა (ძირითადად ამ სარტყლის ქვედა ზღვართან – 3000-3200 მ ზღ. დ.). მათ შორის არის როგორც ალპური, ისე ტიპური სუბალპური სახეობები. 108 სახეობა კი საკუთრივ სუბნივალურია. სუბნივალურ სახეობათა 32% კავკასიის ენდემია. ჩამოყალიბებული ნიადაგის არარსებობის გამო, სუბნივალურ სარტყელში მცენარეთა უმეტესობა კლდისა და ნაშალის სახეობებია. სუბნივალური და ნივალური სარტყლების მიჯნაზე (3650 მ ზღ. დ.) ჭურჭლოვან მცენარეთა 12 სახეობაა გავრცელებული, რომელთაგან ამ რეგიონში სახეობათა გავრცელების ზედა ზღვარს (4100 მ ზღ. დ.) მხოლოდ სამი აღწევს – *Cerastium kasbek*, *Senecio karjaginii* და *Alopecurus laguroides* (Харадзе, 1965; Sakhokia, Khutsishvili, 1975; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Nakhutsrishvili, 1999, 2003, 2013; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili *et al.*, 2005, 2006; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b).

სუბნივალურ-ნივალურ სახეობათა საკმაოდ დიდი რაოდენობა (მყინვარის-პირა მცენარეები, თოვლისპირა სახეობები, ხიონოფიტები ანუ მცენარეები, რომელთა გადარჩენისთვის თოვლის ღრმა და ხანგრძლივი საფარია საჭირო) სენსიტურთა კატეგორიას განეკუთვნება (Abdaladze *et al.*, 2015).

რეგიონის სუბნივალურ-ნივალური სარტყლისთვის დამახასიათებელია: (1) მცენარეულობის ფრაგმენტული განაწილება კლდისა და ნაშალის დაჯგუფებების სახით; (2) მცენარეული საფარის სტრუქტურის გამარტივება და ლიქენებისა და

ხავსების ფართო მონაწილეობა; (3) მომიჯნავე ალპური მდელოების (მათ შორის, „ალპური ხალების“) სახეობების ფართო მონაწილეობა. მიკროდაჯგუფებების (= ნანოცენოზები; Нахуцришვილი, Гамцемლიძე, 1984) ფორმირება დამოკიდებულია როგორც რელიეფის კონფიგურაციაზე, ან სუბსტრატის თავისებურებაზე (მისი მოძრაობა, ქვა-ღორღიანობა), ისე იმ პირობებზე, რომელსაც ქმნის ესა თუ ის დამკორდებელი მცენარე. ზოგი ნანოცენოზი ორი, ან რამდენიმე სახეობისგან შედგება. ზოგ ადგილას კი ერთი სახეობისგან შემდგარი აგრეგაციებია განვითარებული (Нахуцришვილი, Гамцемლიძე, 1984; Kikvidze, 1993; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili, 2013).

სვანეთის ფლორაც მდიდარი და მრავალფეროვანია (Хараძე, 1965; Gagnidze *et al.*, 2002, 2006; Nakhutsrishvili, 1999, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b). აქაც ჭურჭლოვან მცენარეთა 1100-ზე მეტი სახეობაა გავრცელებული, რომლებიც 441 გვარსა და 102 ოჯახს განეკუთვნება. სვანეთის ფლორის ენდემიზმი მაღალია: 264 სახეობა კავკასიის ენდემია (Gagnidze *et al.*, 2002; Gagnidze, 2005). სვანეთის მცენარეულობა კოლხური ტიპის კლიმატის დიდ ზემოქმედებას განიცდის. აქ მცენარეულობის ვერტიკალური სარტყლიანობა კარგადაა გამოხატული, ხოლო მცენარეულობის ვერტიკალური სარტყლების ქვედა და ზედა ზღვარი ვარირებს ფერდობის ექსპოზიციის მიხედვით. ასე, მაგალითად, აღმოსავლეთ ფერდობებზე საზღვრები 100-200 მეტრითაა აწეული, დასავლეთ ექსპოზიციებთან შედარებით (Zazanashvili, 1999).

ტყის ეკოსისტემები სვანეთში კარგადაა განვითარებული და ბევრ თანასაზოგადოებასა და ფორმაციას მოიცავს, მათ შორის, წიწვოვან და ფოთლოვან სახეობებს (Gagnidze, Kemularia-Natadze, 1985). უშუალოდ ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ გართხმული მარადმწვანე ბუჩქნარის თანასაზოგადოებები იწყება. ისინი ჩრდილოეთ და ჩრდილო-დასავლეთ ფერდობებზეა გავრცელებული (Хараძე, 1944, 1965). მთელ ცენტრალურ კავკასიონზე აქ ყველაზე უკეთაა გამოხატული სუბალპური მაღალბალახეულობის თანასაზოგადოებები (Gagnidze, Kemularia-Natadze, 1985; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Shetekauri *et al.*, 2012). აღსანიშნავია წყალჭარბი ტერიტორიების ფლორა და მცენარეულობა (Gagnidze *et al.*, 2002). დიდი მრავალფეროვნებით სუბალპური მეორადი მდელოები, ალპური მდელოები და „ალპური ხალები“ გამოირჩევა (Nakhutsrishvili, 1999, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b). ცალკე აღნიშვნის ღირსია პეტროფიტები – კლდისა და ნაშალის მცენარეულობა, რომელიც, გარდა დიდი

მრავალფეროვნებისა, ყველა სხვა ბიოტოპთან შედარებით, ენდემურობის ძალიან მაღალი ხარისხით გამოირჩევა. ფლორის 50-55% აქ ენდემურია. მცენარეულობის ეს ტიპი მთელ ვერტიკალურ ტრანსექტზე გვხვდება (Shetekauri *et al.*, 2012). დიდია ენდემურობა სუბნივალურ სარტყელშიც, სადაც მცენარეულობა შეკრული სახით აღარ გვხვდება და მორენებს შორის მიმოფანტული მიკროდაჯგუფებების სახითაა გავრცელებული. სვანეთის რეგიონში ზღ. დ–დან 4000 მ-ს მხოლოდ რამდენიმე სახეობა (*Saxifraga exarata*, *S. moschata*, *Veronica minuta*) აღწევს (ზურებიანი, 1973; Gagnidze, Kemularia-Natadze, 1985; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili, 2013). მათგან პირველი კი 4200 მ-ზეც გვხვდება (Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b).

თავი 3. მასალა და მეთოდები

3.1 კვლევის ობიექტები

კვლევის ობიექტებია სუბნივალურ-ნივალურ სარტყლებში გავრცელებული ჭურჭლოვან მცენარეთა სახეობები და მათგან შექმნილი მიკრო- ან ულტრამიკრო-დაჯგუფებები (2-დან 7-8 სახეობამდე) („Subnival vegetation patches“; Kikvidze, 1993; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998), რომლებიც დედამიწის ეკოლოგიურად ერთ-ერთ ყველაზე საინტერესო გარემოში – მცენარეთა სიცოცხლის ზედა ზღვართანაა გავრცელებული და შესაბამისად, ადაპტირებულია უაღრესად სპეციფიკურ, სტრეს-დომინანტურ და ობიექტურად ექსტრემალურ გარემოსთან (ნახ. 3). ასეთი მცენარეული მიკროდაჯგუფებები „ნანოცენოზებადაც“ იწოდება (Нахуцришვილი, Гамцемлидзе, 1984). მათში თითო სახეობა დომინირებს. როგორც წესი, ის კორდიანი, ბალიშა, ან სუბსტრატზე გართხმული (შპალერული) სასიცოცხლო ფორმის მცენარეა. დანარჩენები მასთან ასოცირებული სახეობებია (Nakhutsrishvili, Abdaladze 2017b).



ნახ.3. სუბნივალურ-ნივალური მიკროდაჯგუფებები: a – 1-კომპონენტური (3909 მ): *Cerastium kasbek*; b – 2-კომპონენტური (3200 მ): *Saxifraga exarata*, *Poa alpine*; c – 4-კომპონენტური (3200 მ): *Tripleurospermum subnivale*, *Saxifraga sibirica*, *Draba siliquosa*, *Alopecurus glacialis*; d – 1-კომპონენტური (3000 მ): *Tripleurospermum subnivale*; e – 1-კომპონენტური (3713 მ): *Saxifraga exarata*; f – 4-კომპონენტური (3100 მ): 4-კომპონენტური (3100 მ): *Scrophularia minima*, *Saxifraga exarata*, *Saxifraga sibirica*, *Poa alpina*.

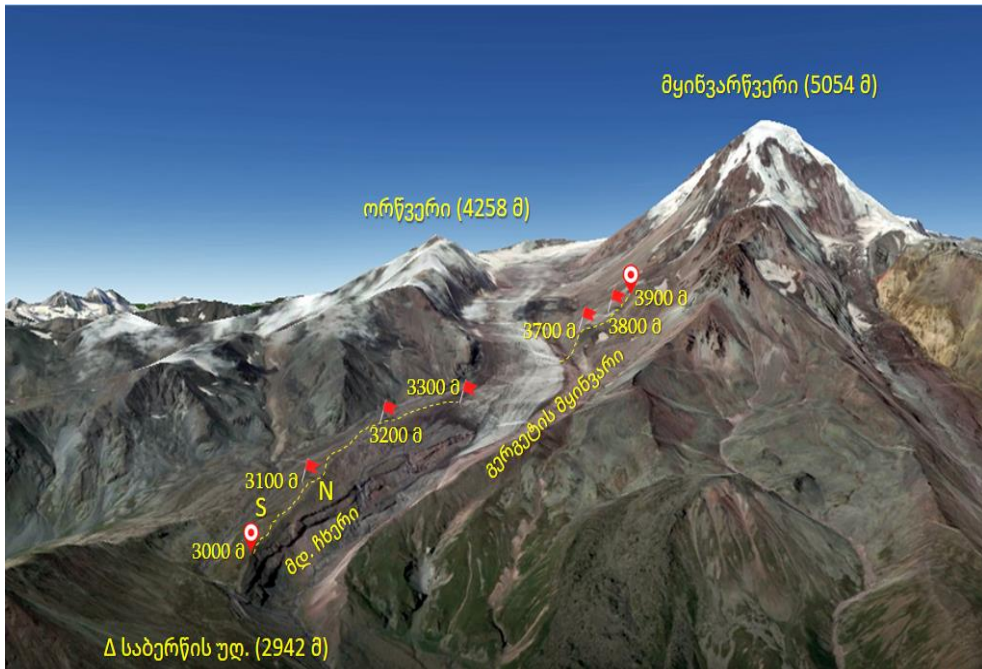
3.2 სახეობათა იდენტიფიცირება

მცენარეთა სახეობების იდენტიფიცირება მოხდა „საქართველოს უმაღლეს მცენარეთა სარკვევის“ (ტ. I, 1964 / ტ. II, 1969), გამოყენებით. კრიტიკული სახეობები შედარდა ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის სტეფანწმინდის ალპური ეკოლოგიის ინსტიტუტის ბაზაზე დაცულ საჰერბარიუმო ნიმუშებს და ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბოტანიკის ინსტიტუტის საჰერბარიუმო კოლექციის ნიმუშებს.

სახეობათა ლათინური დასახელებები მოცემულია ზემოაღნიშნული სარკვევის, „საქართველოს ფლორის“ (1971-2013), ყაზბეგის რეგიონის ფლორის კონსპექტის (Sakhokia, Khutsishvili, 1975) და „საქართველოს ფლორის ნომენკლატურული ნუსხის“, (2018) მიხედვით. მცენარეთა ლათინური სახელწოდების საერთაშორისო აღიარებულობა გადამოწმებულია მცენარეთა დასახელებების საერთაშორისო ბაზაში (International Plant Names Index – IPNI).

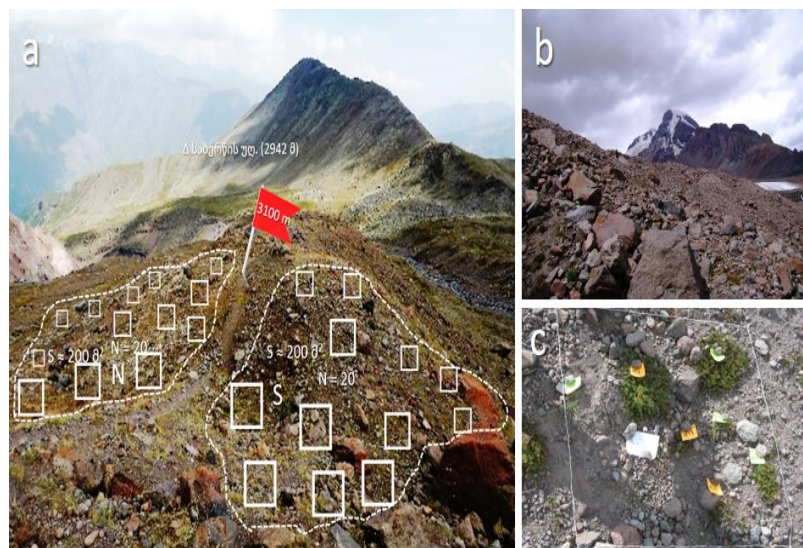
3.3 კვლევის დიზაინი და მაჩვენებლები

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, კვლევა განხორციელდა ცენტრალური კავკასიონის აღმოსავლეთ ნაწილში – ყაზბეგის რეგიონში, გერგეტის (ორწვერის) მყინვარის მიდამოებში სუბნივალურ-ნივალური ტრანსექტის (3000-3900 მ ზღ. დ.) ორ კარდინალურად განსხვავებულ ექსპოზიციაზე (N და S) 100 მ-იანი ინტერვალებით. ორივე ექსპოზიციაზე სულ განლაგდა 14 კვლევის უბანი (7-7 თითოეულ ექსპოზიციაზე). ზღ. დ-დან 3400 მ და 3500 მ მასალის აღება არ ხდებოდა, ვინაიდან ტრანსექტის ამ ნაწილზე მდებარეობს გერგეტის მყინვარი. კვლევა მოიცავს სუბნივალურ სარტყელს მთლიანად და ნივალური სარტყლის იმ ნაწილს, სადაც მცენარეები ჯერ კიდევ გვხვდება (ნახ. 4.).



ნახ. 4. კვლევითი ტრანსექტი გერგეტის მყინვარის მიდამოებში, ცენტრალური კავკასიონი, ყაზბეგის რეგიონი.

თითოეულ აბსოლუტურ სიმაღლეზე ქედის ორივე ექსპოზიციაზე (N, S) ცალ-ცალკე მოინიშნა 200 მ²-იანი ფართობი. თითოეულში რანდომულად, ერთმანეთისგან 3-5 მ-ის დისტანციით განლაგდა 20 სანიმუშო კვადრატი, თითოეული ფართობით 1მ² (1მ X 1მ). 200 მ²-იანი ფართობის ცენტრში განისაზღვრა: კოორდინატები, სიმაღლე ზღ. დ-დან, ექსპოზიცია, ინკლინაცია (ფერდობის დახრის საშუალო კუთხე) (ნახ. 5; ცხრ. 2).



ნახ. 5. a - სტანდარტული საკვლევი ნაკვეთი; b - ტიპური ნივალური ლანდშაფტი; c - 1 მ²-იანი სტანდარტული სანიმუშო კვადრატი.

კვლევის მეორე ნაწილი ჩატარდა ცენტრალური კავკასიონის დასავლეთ (სვანეთი – მთა თეთნულდის) და აღმოსავლეთ (ყაზბეგი-გერგეტის მყინვარის) რეგიონებში ზღ. დ-დან 3000-3100 მ-ის ორივე ექსპოზიციაზე (N და S), რომელიც ითვალისწინებდა სუბნივალურ ჰაბიტატებში (ალპურ-ნივალურ ეკოტონში) მცენარეთა სახეობების სივრცით განაწილების დამოკიდებულებას კლდის ფრაგმენტების ზომებზე.

ცხრ. 2. კვლევის ადგილების ეკოტოპოლოგიური დახასიათება

რეგიონი	სიმაღლე (მ ზღ. დ.)	ექსპოზიცია (o)	კოორდინატები	ინკლინაცია (o)	
ყაზბეგი	3000	N	N42°39'39.50" E44°33'32.14"	17	
		S	N42°39'38.42" E44°33'33.43"	23	
	3100	N	N42°39'46.06" E44°33'18,19"	19	
		S	N42°39'45,14" E44°33'17.69"	22	
	3200	N	N 42°39'53.98" E44°33'02.43"	22	
		S	N42°39'51.79" E44°33'02.26"	25	
	3300	N	N42°40'05.61" E44°32'49.21"	30	
		S	N42°40'05,00" E44°32'46.96"	33	
	3600	N	N 42°40'44.50" E 44°32'07.87"	35	
		S	N 42°40'44.12" E 44°32'05.93"	32	
	3700	N	N 42°40'57.74" E 44°32'05.50"	32	
		S	N42°40'53.86" E44°.32'03.52"	33	
	3900	N	N42°41'06.63" S44°31'51.83"	30	
		S	N42°41'.05.94" E44°31'50.36"	35	
	სვანეთი	3000	N	N43°38'49.06" E042°53'39.90"	33-35
			S	N43°38'49.00" E042°53'39.89"	28-30
3100		N	N43°38'50.00" E042°53'39.93"	30-32	
		S	N43°38'50.01" E42°53'39.90"	33-35	

თითოეულ 1 მ²-იან სანიმუშო კვადრატში მთელი ტრანსექტის გასწვრივ ორივე ექსპოზიციაზე აღიწერებოდა ჭურჭლოვან მცენარეთა ყოველი სახეობა, სახეობათა სიმდიდრე და სიუხვე, ფასდებოდა მცენარეულობის პროექციული დაფარულობა (%) ვიზუალური მეთოდით (Kent, 2011), ნანოცენოზების და მონოსპეციფიური ნანოცენოზების (სოლიტარული სახეობები) რაოდენობა შემდგომში მათი წილის განსასაზღვრავად. სტანდარტული 1 მ²-იანი სანიმუშო კვადრატის ფიქსირების და აღწერის შემდეგ ხდებოდა მისი ფოტოგრაფირება.

თითოეული პლოტის 5 წერტილიდან აღებულ იქნა ნიადაგის ნიმუშები სიღრმით -20 სმ. (განთავსდა ქალაღის ეტიკეტირებულ ყუთებში), საიდანაც მომზადდა 2 შერეული ტიპის ნიმუში – ჯამში 28. გამოყენებულ იქნა სპეციალური ბურღი: Gouge auger (Tan, 2005).

ტრანსექტის ორივე ექსპოზიციაზე, თითოეულ 200 მ²-იან საკვლევ ფართობზე 10 სმ სიღრმეზე განთავსდა 14 ლოგერი. ტემპერატურა იზომებოდა ავტომატურად ყოველ 2 წთ-ში და საშუალოდებოდა ყოველი საათისთვის (Scherrer, Körner, 2010). აღრიცხვა მოხდა სრული 1 წელის მანძილზე. საერთო ჯამში მიღებულ იქნა ტემპერატურის 42 000 მაჩვენებელი.

გარდა ამისა, ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე კვლევის თითოეული ადგილი-სათვის (7-7 თითოეული ექსპოზიციისთვის, ანუ სულ 14-სათვის) გამოანგარიშებულ იქნა ზრდისთვის ხელსაყრელი გრადუს-დღე, (GDD) რომელიც მოიცავს წელიწადის განმავლობაში დღეების იმ რაოდენობას, როდესაც სუბსტრატის საშუალო დღიური ტემპერატურა მინიმუმ 2°C-ია (Molau, Mølgaard, 1996).

კვლევის ერთ-ერთი ამოცანა იყო *Cerastium kasbek*-ის (მცენარის, რომელიც რეგიონში ყველაზე მაღალ აბსოლუტურ სიმაღლეს აღწევს; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b) ტემპერატურის რეჟიმის შესწავლა 3700 მ-ზე ბუნებრივ პირობებში. ამ შემთხვევაშიც ტემპერატურა იზომებოდა ტემპერატურის ავტომატური ლოგერით, რომელიც განთავსდა *Cerastium kasbek*-ის როზეტში (ნახ. 6), და ოთხი დღისა და სამი ღამის განმავლობაში ავტომატურ რეჟიმში 1 წთ-ში ერთხელ ზომავდა ჰაერის ტემპერატურას, ასაშუალოებდა ერთი საათის ტემპერატურას და ამ სახით იმახსოვრებდა. მცენარის ტემპერატურის რეჟიმის შესწავლის ზემოთ აღწერილი მეთოდიკა საყოველ-

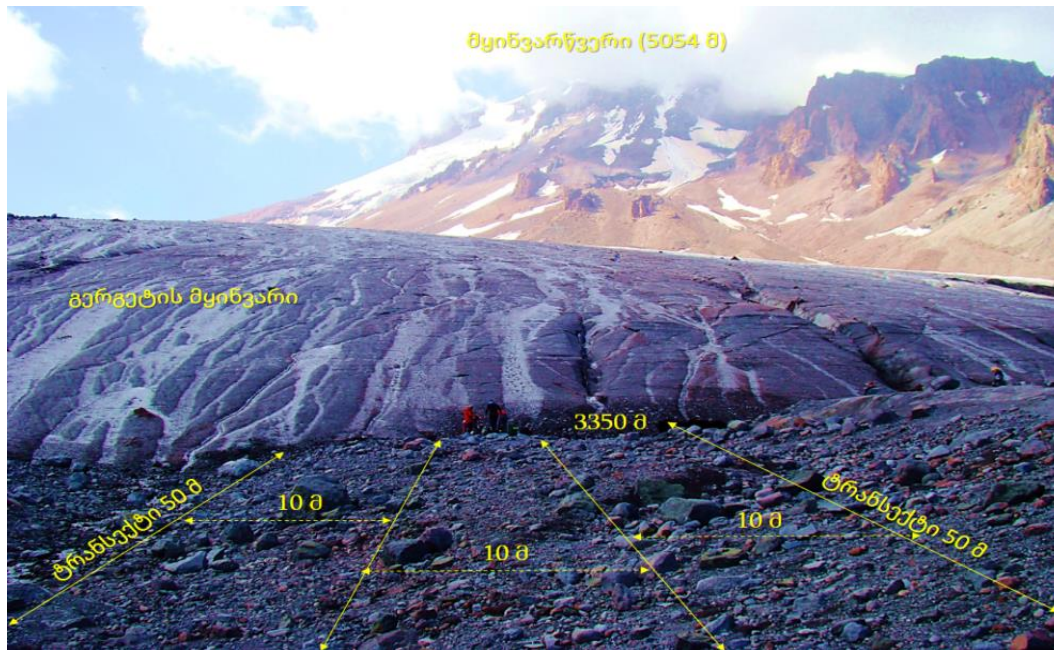
თაოდ მიღებულია და აღწერილია მრავალ მეთოდოლოგიურ სახელმძღვანელოში (Körner, 2021).



ნახ. 6. ნივალურ სარტყელში 3700 მ-ზე *Cerastium kasbek*-ში განთავსებული ტემპერატურის ავტომატური მინილოგერი.

ასევე შესწავლილ იქნა სუბნივალური სარტყლის ტოპოგრაფიულად კონტროლირებადი ეკოლოგიური მიკრონიშების (თერმული ჰაბიტატების) ზედაპირის ტემპერატურაც. ეს კვლევა განხორციელდა ფერდობების თერმული სკანირების მეშვეობით (Scherrer, Körner, 2011; Dietrich, Körner, 2014; Körner, 2021).

კვლევის ერთ-ერთი ამოცანა იყო მყინვარის გავლენის შესწავლა მცენარეთა სივრცული განაწილების კანონზომიერებებზე. ამ მიზნით გერგეტის მყინვარის ენის წინ მოეწყო 50-50 მ სიგრძის 5 ტრანსექტი, მათ შორის დისტანცია იყო 10 მ. თითოეული ტრანსექტის მარჯვენა და მარცხენა მხარეს აღირიცხებოდა სახეობები და განისაზღვრებოდა მყინვარიდან დისტანცია. ასე დადგინდა ის სახეობები, რომლებიც მყინვართან ყველაზე ახლოს იზრდებიან (ნახ. 7).



ნახ. 7. გერგეტის მყინვარის ენის წინ მდებარე სახეობათა სივრცული განაწილების ტრანსექტები: სიგრძე – 50 მ, ტრანსექტებს შორის დისტანცია 10 მ.

როგორც ავლნიშნეთ კვლევის მეორე ნაწილი ჩატარდა ცენტრალური კავკასიონის უკიდურეს დასავლეთ ნაწილში – სვანეთში, კონკრეტულად მთა თეთნულდის მიდამოებში (3000-3100 მ ზღ. დ.). აღნიშნული კვლევა არ მოიცავდა ნიადაგის ქიმიურ ანალიზებს და მის ტემპერატურულ მაჩვენებლებს აქცენტი გაკეთებული იყო კლდის ფრაგმენტების კლასიფიკაციაზე ამისათვის სტანდარტულ 1 მ²-იანი სანიმუშო კვადრატში სხვა მონაცემებთან ერთად (სახეობათა სიმდიდრე და სიუხვე, მცენარეულობის პროექციული დაფარულობა (%), ნანოცენოზების და სოლიტარული სახეობების განსაზღვრა) ფასდებოდა კლდის ფრაგმენტების ზომები ექვსი კატეგორიის მიხედვით: 0.2-0.6 სმ; 0.6-2 სმ; 2-6 სმ; 6-20სმ; 20-60 სმ (Jahn *et al.*, 2006) და მე-6 კომპონენტი – ნიადაგი რომელიც ჩვენი კვლევის ფარგლებში იქნა გამოყოფილი. ამასთანვე, ჩვენ შევაფასეთ თითოეული კლდის ფრაგმენტის პროცენტული წილი. აღსანიშნავია რომ დამატებით გამოყენებულ იქნა 300 ფოტო მასალა (ნახ. 8).



ნახ. 8. სუბნივალური ნანოცენოზების და კლდის ფრაგმენტების განლაგება (სვანეთი, მთა თეთნულდის მიდამოები, 3000 მ ზღ. დ.).

3.4 გამოყენებული ხელსაწყო-აპარატურა

ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე საკვლევი ფართობის კოორდინატები (დეციმალ-გრადუსის ფორმატში), სიმაღლე ზღ. დ-დან და ფერდობის ექსპოზიცია განისაზღვრებოდა გლობალური პოზიციური სისტემით – GPS-ით (Garmin, *Summit*TM, GPS MAP64s, Switzerland) (ნახ. 9a).

ფერდობის საშუალო ინკლინაცია (დახრის კუთხე) – კომპას-კლინომეტრით (Recta DP 6TM, Switzerland) (ნახ. 9b).

ნიადაგის ტემპერატურა – ავტომატური ლოგერით (DS1922L – F5 – Termochron iBotton, USA; ფუნქციონირების ინტერვალით -40°C-დან +85°C-მდე) (ნახ. 9c).

Cerastium kasbek-ის როზეტის ტემპერატურა – ავტომატური ლოგერით (HOBO StowAway TidbiT Temperature Data Logger, USA; ფუნქციონირების ინტერვალით – 20°C-დან +50°C-მდე) (ნახ. 9 d).

სუბსტრატის ზედაპირის (თერმული მიკრონიშების) ტემპერატურა – ინფრა-წითელი თერმოსკანერით (Fluke TiS, USA) (ნახ. 9e).

სუბსტრატის pH განისაზღვრებოდა pH-მეტრით (IQ 150, USA) (ნახ. 9f).

საანალიზოდ სუბსტრატის ნიმუშები აღებულ იქნა ნიადაგის დასანიმუშებელი ბურღით – Gouge auger (Tan, 2005) (ნახ. 9g).

სუბსტრატში მინერალური ელემენტების – აზოტის (N), ფოსფორის (P) და კალიუმის (K) კონცენტრაცია განისაზღვრა ლაბორატორიულ პირობებში და შესაბამისი მეთოდის მოცემულია 3.5 ქვეთავში.

წინამდებარე კვლევაში გამოყენებული ყველა მეთოდი გაანალიზებულია ჩვენს ადრე გამოქვეყნებულ ნაშრომებში: Jolokhava *et al.*, 2020a; 2020b; Kikvidze *et al.*, 2020; Jolokhava *et al.*, 2021.



ნახ. 9. კვლევაში გამოყენებული ხელსაწყო-აპარატურა: a – GPS, b – კომპას-კლინომეტრი, c და d – ტემპერატურის ავტომატური მინილიგერები, e – თერმოსკანერი, f – pH-მეტრი, g – ნიადაგის ნიმუშის ასაღები ბურღი

3.5 ლაბორატორიული კვლევის მეთოდები

ნიადაგის ნიმუშები დაყვანილ იქნა ჰაერმშრალ მდგომარეობამდე (35°C) და გაცრილ იქნა 2 მმ. იან საცერში. ქიმიური ანალიზისთვის ნიადაგი pH განზავდა 1:2.5 პროპორციით ნიადაგი/წყალი (WTW Benchtop pH Meter InoLab® Multi 9310 IDS, Xylem Analytics, Germany) მონაცემები დაფიქსირდა შუშის ელექტროდის გამოყენებით (Jackson, 2005), აზოტის მოძრავი ფორმა განისაზღვრა კოლორიმეტრული მეთოდით კალიუმის ქლორიდის ექსტრაქტის გამოყენებით (SSSA Book Series, Methods of Soil Analysis Part 3—Chemical METHODS. Thomas, 1996) მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ფოსფორის განსაზღვრისათვის გამოყენებულ იქნა ნატრიუმის ბიკარბონატის ხსნარი „ოლსენის მეთოდის“ შესაბამისად (Olsen, 1954) ნიმუშების გაზომვა მოხდა სპექტოფოტომეტრის გამოყენებით UV/VIS (Specord 210 Plus, Analytik Jena, Germany), მცენარისათვის ხელმისაწვდომი კალიუმი მომზადდა ამონიუმის ნიტრატის გამოყენებით (Potash Development Association, Soil analysis: Key to nutrient management planning, 2005) ექსტრაქტი განსაზღვრისთვის განთავსდა ატომურ აბსორბციულ სპექტომეტრზე (Zeenit 700p, Analytik Jena, Germany). ნიადაგის ორგანული შედგენილობის (SOM) შეფასება მოხდა 360°C-ზე ნიადაგის გამოწვით რომელსაც გამოაკლდა ჰაერმშრალი ნიადაგის წონა (Schulte, Hopkins, 1996; Gavlak, *et al.*, 2003).

3.6 სტატისტიკური ანალიზი

ზემოთ აღწერილი ბოტანიკური კვლევების, ტოპოგრაფიული აზომვების, ლაბორატორიული ანალიზების მონაცემებით შეიქმნა მატრიცა, რომელიც მოიცავდა: ჰიფსომეტრულ სიმაღლეს, ფერდობის ექსპოზიასა და დახრილობას, სუბსტრატის არის რეაქციას (pH), მცენარისთვის ხელმისაწვდომ ძირითად საკვებ ელემენტებს (N, P, K), ორგანული მასალის შემცველობას (SOM), მცენარეთა სახეობების განაწილებას, მცენარეთა სიუხვეს, მცენარეთა დაფარულობას (%) და მისივე გალოგარიტმებულ მაჩვენებელს, ნანოცენოზების რაოდენობას მონოსპეციფიური ნანოცენოზების (სოლიტარული სახეობები) ჩათვლით, ნიადაგის ტემპერატურის მაჩვენებლებს.

კვლევის პირველ ეტაპზე გავაანალიზეთ სახეობების დამოკიდებულება: სუბსტრატის pH-თან ჰიფსომეტრულ (3000-3900 მ. ზღ. დ.) და ექსპოზიციურ (N vs S) გრადიენტებზე, ხოლო სახეობების დამოკიდებულების განსასაზღვრავად გამოვიყენეთ არამეტრული მრავალგანზომილებიანი სკალის მეთოდი (NMDS; Legendre, Gallagher, 2001), სადაც ორდინაციის ანალიზისთვის გამოვიყენეთ 27 სახეობა (63-დან), რომელთა სიხშირე ≥ 10 (იხ. დანართი ცხრ. 1). თითოეული ამ სახეობისთვის გამოანგარიშებულ იქნა ზღ. დ-დან სიმაღლის საშუალო მაჩვენებელი, როგორც გარემოს ერთ-ერთი ცვლადი და ასპექტის უპირატესობა ორი კონტრასტული მდგომარეობის შესადარებლად (ფაქტორის არსებობა/არ არსებობა; Armas *et al.*, 2004), სადაც ფერდობის ექსპოზიცია = $(FN - FS) / (FN + FS)$. FN და FS გამოსახავს სახეობების სიხშირეს ექსპოზიციაზე, სადაც დადებითი და უარყოფითი მნიშვნელობები მიუთითებს უპირატესობას N და S ექსპოზიციებზე, მე-3 ცვლადად გამოყენებულ იქნა სუბსტრატის pH-ის საშუალო სიდიდე.

ნიადაგის pH-სა და სახეობების განაწილებას შორის კავშირის დასადგენად შეირჩა ის სახეობები, რომელთა სიხშირე თითოეულ სიმაღლესა და ექსპოზიციაზე >5 (სულ მცირე, სამ სიმაღლეზე მაინც). საერთო ჯამში ეს იყო 16 სახეობა. ვარაუდი, რომელიც ემყარებოდა ფართო სპექტრის სახეობების განაწილებას დაბალი pH-ის დიაპაზონის ნიადაგზე გავაანალიზეთ წრფივი რეგრესიით, სადაც სტანდარტული გადახრა (SD) სახეობებისთვის დამახასიათებელი ნიადაგის pH-ის დიაპაზონის საზომად იქნა გამოყენებული. რეგრესიები შედარებული იყო კოვარიანსას ანალიზით (ANCOVA).

წრფივი და არაწრფივი რეგრესიის მეთოდებით გავაანალიზეთ მცენარეთა სივრცითი განაწილებისა და სიუხვის დამოკიდებულება მცენარეთა ხელმისაწვდომ საკვებ ელემენტებსა (N, P, K) და სუბსტრატის pH-ზე.

ფლორისტული მსგავსების შესაფასებლად გამოვიყენეთ „ბრეი-კერტისის“ (Bray-Curtis) ინდექსი, რომლის საფუძველზე ავაგეთ სახეობების სიმაღლის გრადიენტზე განაწილების სემი-ვარიოგრამა. სოლიტარული სახეობების პროცენტული წილის დამოკიდებულება ზღ. დ-დან სიმაღლეზე გაანალიზდა სიგმოიდური განტოლებებით და მოდელების სიზუსტე შეფასდა დეტერმინაციის კოეფიციენტით (R^2).

ყველა ცვლადისთვის, რომელიც ნიადაგის შესაფასებლად იყო გამოყენებული (ნიადაგის pH, მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტები (N, P, K), სუბსტრატის ორგანული შემცველობა (SOM), ნიადაგის მაქსიმალური ტემპერატურების საშუალო მაჩვენებელი და მცენარეთა პროექციული დაფარულობა (გალოგარითმებული) აიგო წრფივი რეგრესიები ჰიფსომეტრულ გრადიენტზე ცალ-ცალკე ორი ექსპოზიციისთვის (N და S). გამოვიყენეთ კორელაციის ანალიზი, მრავალცვლადიანი ორდინაციის მეთოდები, როგორცაა არამეტრული მრავალგანზომილებიანი სკალირება (nMDS; Legendre, Gallagher, 2001), პრინციპული კომპონენტების ანალიზი (PCA; Mason, Gunst, 1985) და კანონიკური კორესპონდენციის ანალიზი (CCA; Palmer, 1993).

ტემპერატურული რეჟიმის გამოსაყოფად შეიქმნა Microsoft Excel-ის მონაცემთა ბაზა, რომელშიც განთავსდა ნიადაგის (სუბსტრატის) ტემპერატურის 42,000 მონაცემი. თითოეული სიმაღლისა და ექსპოზიციისთვის დაანგარიშდა: მაქსიმალური, მინიმალური და საშუალო ტემპერატურა; ზრდისთვის ხელსაყრელი გრადუს-დღეების (GDD) რაოდენობა თითოეული თვისთვის (როცა ნიადაგის საშუალო დღე-ღამური ტემპერატურა $\geq 2^{\circ}\text{C}$); შემოდგომაზე ნიადაგის ადრეული გაყინვის თარიღი (სავეგეტაციო პერიოდის შემდეგ პირველი უარყოფითი ტემპერატურის დაფიქსირება); გაზაფხულზე ნიადაგის გვიანდელი გაყინვის თარიღი (ზამთრის მოსვენების პერიოდის შემდეგ ბოლო უარყოფითი ტემპერატურის დაფიქსირება); ზამთარში ნიადაგის საშუალო დღე-ღამური უარყოფითი ტემპერატურის თარიღი (დადებითი საშუალო ტემპერატურების გადასვლის ჩვენება უარყოფით საშუალო ტემპერატურებში); გაზაფხულზე ნიადაგის საშუალო დღე-ღამური დადებითი ტემპერატურის თარიღი (უარყოფითი საშუალო ტემპერატურების გადასვლა დადებით საშუალო ტემპერატურებში).

ასევე მომზადდა მესამე ცენოზური მატრიცა, რომელიც დაეფუძნა მთა თეთნულლის და გერგეტის მყინვარის მიდამოებში ზღ. დ-დან 3000-3100 მ-ის სიმაღლის ორ ექსპოზიციაზე (N და S) შეკრებილ მონაცემებს და მოიცავდა ფერდობის დახრილობას, ყოველთვიური მოსული ნალექების და თვის საშუალო ტემპერატურის რაოდენობას ბოლო 30 წლის განმავლობაში, მცენარეთა სიუხვეს, მცენარეთა სიმდიდრეს, მცენარეთა დაფარულობას (%), კლდის ფრაგმენტების ზომებს (0.2-0.6 სმ; 0.6-2 სმ; 2-6 სმ; 6-20 სმ; 20-60 სმ (Jahn *et al.*, 2006) ნიადაგური ნაწილის ჩათვლით.

მცენარეთა სახეობების განაწილება კლდის ფრაგმენტების ზომებთან მიმართებაში განისაზღვრა მრავალცვლადიანი ორდინაციის (CCA) მეშვეობით მხოლოდ იმ სახეობებისთვის, რომელთა სიხშირე მაღალია >10 (იხ. დანართი ცხრ. 4).

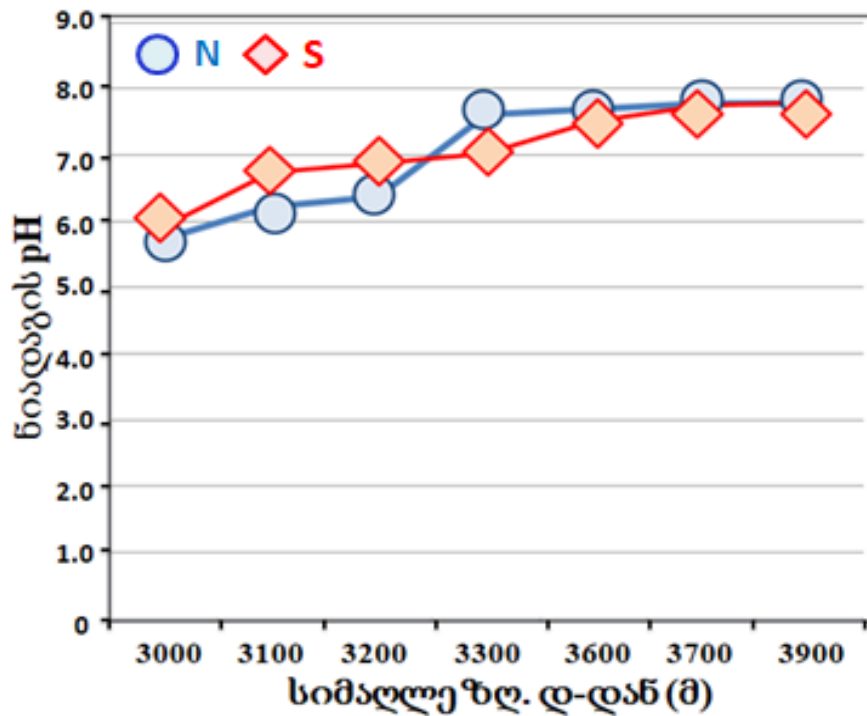
თავი 4. შედეგები

4.1 სახეობების სივრცითი განაწილება და დამოკიდებულება გარემოს ცვლადებზე

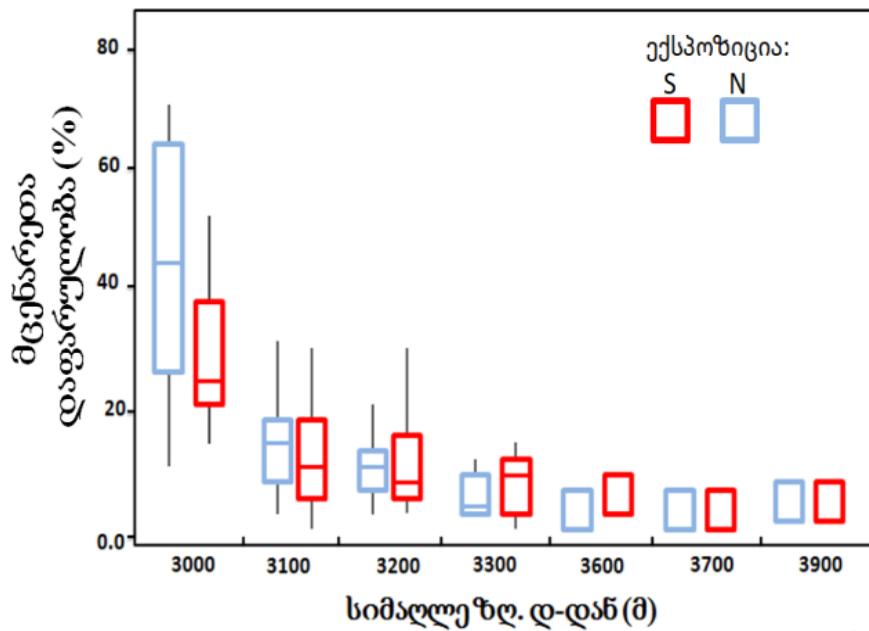
დანართში მოცემული ცხრ. 1, 2 და 3-დან ჩანს, რომ N ექსპოზიციაზე სულ 54 ჭურჭლოვანი მცენარეა. მათგან 9 კავკასიის ენდემია. S ექსპოზიციაზე სახეობები 17%-ით ნაკლებია (45 სახეობა), რომელთაგან 8 კავკასიის ენდემია. N ფერდობზე ორი ისეთი ენდემია (*Campanula biebersteiniana*, *Saxifraga scleropoda*), რომლებიც S ფერდობზე არ გვხვდება. თავის მხრივ, S ექსპოზიციაზეც ისეთი ორი ენდემია (*Arenaria lychnidea*, *Poa caucasica*), რომლებიც N-ზე არ არის. ორივე ექსპოზიციის ფერდობზე ყველაზე მეტი სახეობა 3000 მ და 3100 მ-ზე დაფიქსირდა. უფრო ზემოთ სახეობათა სიმდიდრე მკვეთრად იკლებს და ნივალურ სარტყელში (>3600 მ ზღ. დ.) მხოლოდ რამდენიმე სახეობას ვხვდებით. კერძოდ, N ექსპოზიციაზე ასეთი სამი მცენარეა (*Cerastium kasbek*, *Saxifraga sibirica*, *S. moschata*), ხოლო S-ზე – 4 (*C. kasbek*, *S. sibirica*, *S. moschata* და ასევე ერთწლიანი *Senecio sosnovskyi*). აქვე უნდა აღვნიშნოთ, რომ ტრანსექტის ნივალური ნაწილის ყველა სიმაღლის ორივე ექსპოზიციაზე მხოლოდ *Cerastium kasbek*-ია გავრცელებული. ამასთან, მისი სიხშირე S ექსპოზიციის ყველა ჰიფსომეტრულ სიმაღლეზე ბევრად მეტია, ვიდრე N-ზე. კერძოდ, 3600 მ-ზე 3-ჯერ, 3700 მ-ზე 2-ჯერ და 3900 მ-ზე 1.7-ჯერ. შესწავლილი ტრანსექტის ორივე ექსპოზიციაზე (იხ. დანართი ცხრ. 1) ყველაზე მაღალი სიხშირით გამოირჩევიან *Saxifraga sibirica* და *Tripleurospermum subnivale*, შესაბამისად: 397 და 319; კიდევ 6 სახეობას (*Alopecurus glacialis*, *Antennaria caucasica*, *Cerastium kasbek*, *Poa alpine*, *Saxifraga moschata*, *Veronica telephiifolia*) ახასიათებს შედარებით მაღალი სიხშირე (101-214); 11 სახეობას – საშუალო (31-91); 8 სახეობას – მცირე (12-30); 22 სახეობას – ძალიან მცირე (3-10), ხოლო 14 სახეობას – აბსოლუტურად მინიმალური (1). შესწავლილ სახეობათა 70%-ზე მეტი მცირე და უკიდურესად მცირე სიხშირით ხასიათდება.

მე-10 ნახ.-ზე ნაჩვენებია ზღ. დ-დან 3000-3900 მ გრადიენტზე N და S ექსპოზიციის ფერდობებზე ნიადაგის pH-ის ცვლილება. სიმაღლის ზრდასთან ერთად იგი ტუტე რეაქციას უახლოვდება და გამოიხატება შესაბამისი კორელაციის კოეფიციენტებით (Spearman correlation, $\rho = 0.97$; Pearson correlation, $r = 0.89$). ამასთან, გარკვეული სხვაობები შეინიშნება ჰიფსომეტრული გრადიენტის სხვადასხვა

სიმაღლესა და ექსპოზიციასზე. ასე, მაგალითად, ზღ. დ-დან 3000-3200 მ ზე N ფერდობზე ნიადაგის pH სუსტად მჟავაა, სხვაობა კი უფრო მეტად გამოხატული, ვიდრე S ფერდობზე. ამავე დროს, ზღ. დ-დან 3300 მ-ის S ფერდობზე ნიადაგის pH-ნეიტრალური ხდება, განსხვავებით N ექსპოზიციისგან, სადაც რეაქცია უკვე ტუტეა. ნივალურ ზონაში (>3600 მ ზღ. დ.) ყველგან ტუტე რეაქცია ფიქსირდება და ექსპოზიციებს შორის სხვაობა თითქმის არ გამოიხატება. ნიადაგის pH-ის ამ ცვლილებებთან ერთად ჰიფსომეტრულ და ექსპოზიციურ გრადიენტებზე მცირდება მცენარეულობის პროექციული დაფარულობა და ეს შემცირება სარწმუნო ნეგატიურ კორელაციაშია pH-ის ზრდასთან (Spearman correlation, $\rho = -0.714$; Pearson correlation, $r = -0.690$). ნივალურ ზონაში (>3600 მ ზღ. დ.) დაფარულობა მინიმუმამდე დადის და თითქმის თანაბრად ნაწილდება N და S ექსპოზიციებზე (ნახ. 11).



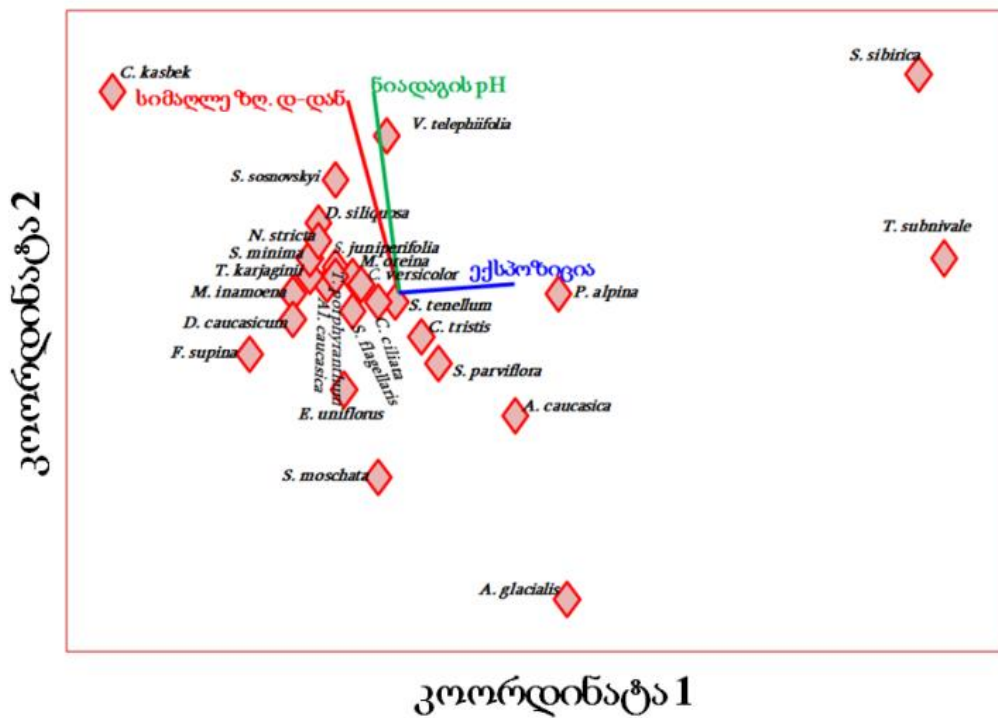
ნახ. 10. ნიადაგის pH ჰიფსომეტრული ტრანსექტის N და S ექსპოზიციებზე.



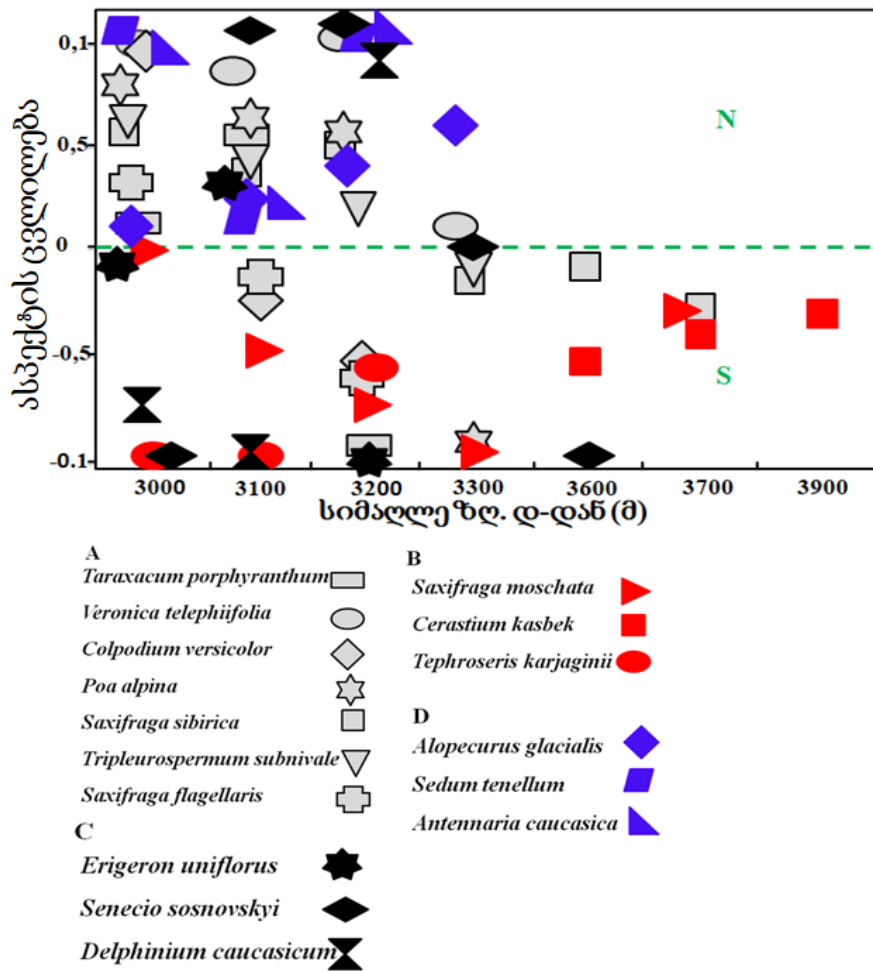
ნახ. 11. მცენარეულობის პროექციული დაფარულობა ჰიფსომეტრული ტრანსექტის N და S ექსპოზიციებზე

ვინაიდან სახეობების სივრცითი განაწილება დამოკიდებულია გარემოს ცვლადებზე (ნიადაგის pH; სიმაღლე ზღ. დ., N და S ექსპოზიციები), ანალიზი ჩატარდა არა-მეტრული განზომილებითი სკალირებით (non-Metric Dimensional Scaling, nMDS), სადაც კოორდინატა 1 ხსნის სახეობების განაწილებაში ვარიაციის დიდ წილს ($r^2 = 0.88$) და პარალელურია ექსპოზიციისა, ხოლო კოორდინატა 2 ნიადაგის pH-ის და ზღ. დ-დან სიმაღლეს ასახავს და ხსნის ვარიაციის 30%-ს ($r^2 = 0.30$). ეს გარემოება მიუთითებს ექსპოზიციის და ნიადაგის pH-ის დიდ მნიშვნელობაზე სახეობების სივრცითი განაწილების თვალსაზრისით (ნახ. 12). შესაბამისად, გავანალიზეთ მცენარეთა მიერ ფერდობის ექსპოზიციის პრეფერენციის ცვლილება (ნახ. 13), სადაც შემდეგი ჯგუფები გამოიკვეთა: **A**-სახეობები რომლებიც იცვლიან ექსპოზიციას N-დან S-ის მიმართულებით: *Colpodium versicolor*, *Poa alpina*, *Saxifraga sibirica*, *S. flagellaris*, *Tripleurospermum subnivale*, *Taraxacum porphyranthum*, *Veronica telephiifolia*; **B**-სახეობები რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ S ექპოზიციას: *Cerastium kasbek*, *Saxifraga moschata*, *Tephrosieris karjagini*; **C**-სახეობები რომლებიც S ექპოზიციიდან გადადიან N-ზე, ან

ავლენენ გარკვეულ იდიოსინკრატულობას: *Erigeron uniflorus*, *Senecio sosnovskyi* და გამონაკ-ლისი სახეობა – *Delphinium caucasicum*, რომელიც ნეიტრალურად არის წარმოდგენილი ორივე ექსპოზიციაზე და D-სახეობები რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ N ექსპოზიციას: *Alopecurus glacialis*, *Sedum tenellum*, *Antennaria caucasica*. ყველა დანარჩენი განთავსდა “დისპერსიულ” სახეობათა ჯგუფში, გამომდინარე იქიდან, რომ ისინი ერთსა და იმავე სიმაღლეზე იყვნენ წარმოდგენილნი და ამიტომ მათ ექსპოზიციის ცვლილება სიმაღლის გრადიენტზე ვერ გამოვლინდებოდა (*Alchemilla caucasica*, *Campanula ciliata*, *Carex tristis*, *Draba siliquosa*, *Festuca supina*, *Minuartia inamoena*, *Minuartia oreina*, *Nardus stricta*, *Saxifraga juniperifolia*, *Scrophularia minima*, *Sibbaldia parviflora*).



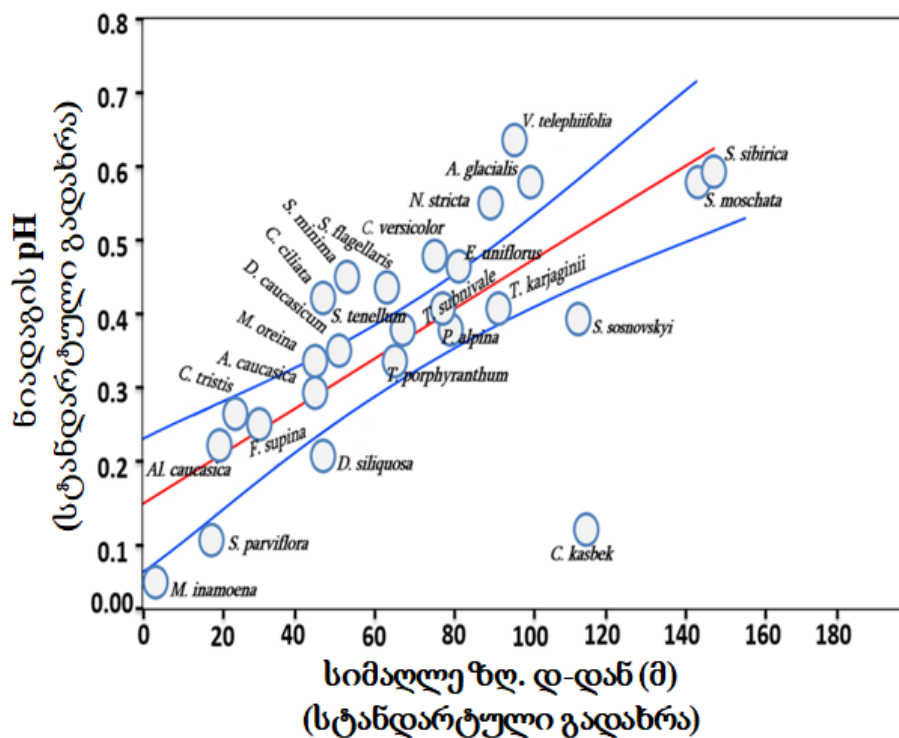
ნახ. 12. სახეობების განაწილების NMDS ორდინაცია. ჰიესომეტრული ტრანსექტის N და S ექსპოზიციაზე. გარემოს ცვლადებად გამოყენებულ იქნა: ზღ. დ-დან სიმაღლე (3000-3900 მ.), ნიადაგის pH და ფერდობის ექსპოზიცია. კოორდინატა 1 ხსნის ვარიაციის 88%-ს და მიმართულია ექსპოზიციის პარალელურად, კოორდინატა 2 ხსნის ვარიაციის 30 %-ს და მიმართულია სიმაღლისა და ნიადაგის pH პარალელურად. გაანალიზებული სახეობები ≤ 10 . სრული ნუსხა მოცემულია ცხრილ 1- ში (დანართი).



ნახ. 13. მცენარეთა სახეობების განაწილების ცვლილება სიმაღლის გრადიენტზე N და S ექსპოზიციების მიხედვით. A) სახეობები რომლებიც თავიანთ უპირატეს ექსპოზიციას იცვლიან N-დან S-მიმართულებით; B) სახეობები რომლებიც წარმოდგენილი არიან მხოლოდ S-ექსპოზიციაზე; C) სახეობები ფართო განაწილებით, რომლებიც ექსპოზიციას იცვლიან S-დან N-მიმართულებით სადაც გამონაკლისს წარმოადგენს *Delphinium caucasicum*, რომელიც ნეიტრალურად ნაწილდება ორივე ექსპოზიციაზე; D) სახეობები, რომლებიც მხოლოდ N-ექსპოზიციაზე გვხვდება.

მომდევნო ეტაპზე გავაანალიზეთ კავშირი ზღ. დ-დან სიმაღლესა ($SD_{\text{Elevation}}$) და ნიადაგის pH-შორის (SD_{pH}). პირსონის და სპირმენის კორელაციის კოეფიციენტებმა აჩვენეს ერთნაირად მაღალი კორელაცია ($r = \rho = 0.74$; $p < 0.0001$), რაც მიუთითებს წრფივ დამოკიდებულებას ორ მოცემულ ცვლადს შორის. შესაძლებელია, ეს შედეგი ასახავს მცენარეთა სხვადასხვა ჯგუფებში ნიადაგის pH-ისა და ზღ. დ-დან სიმაღლის

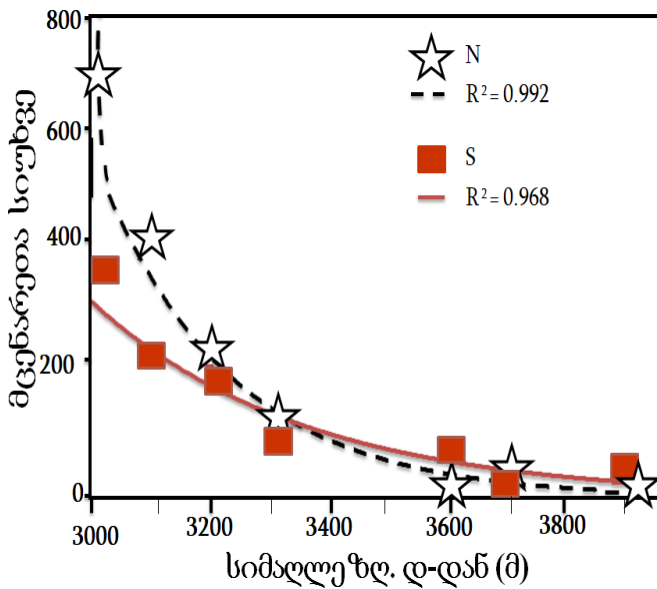
($SD_{pH}/SD_{Elevation}$) განსხვავებული გავლენის ზედდებას. ამის შესამოწმებლად, ავაგეთ წრფივი რეგრესია სახეობების 2 ჯგუფს შორის: (1) **A** – რომლებიც იცვლიან თავიანთ ექსპოზიციას N-დან S-ზე და (2) “დისპერსიული” სახეობების ჯგუფში. მცენარეთა დანარჩენი ჯგუფები ძალიან მცირე იყო სტატისტიკური ტესტის საიმედოობისათვის. კოვარიანსას ანალიზმა (ANCOVA) აჩვენა, რომ რეგრესიის დახრილობა ორ ჯგუფს შორის მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდა ($p = 0.014$) და ის იყო უფრო დაბალი **A**-ჯგუფში. ეს მიანიშნებს, რომ ამ ჯგუფში ნიადაგის pH-ის დიაპაზონი უფრო ვიწროა, ვიდრე მეორე ჯგუფში (ნახ. 14) და **A** ჯგუფის სახეობები ირჩევენ შედარებით დაბალი (ნეიტრალური) pH-ის ნიადაგს, რომელიც წარმოდგენილია ზღ. დ-დან 3300-3600 მ დიაპაზონში, S ექსპოზიციასზე.



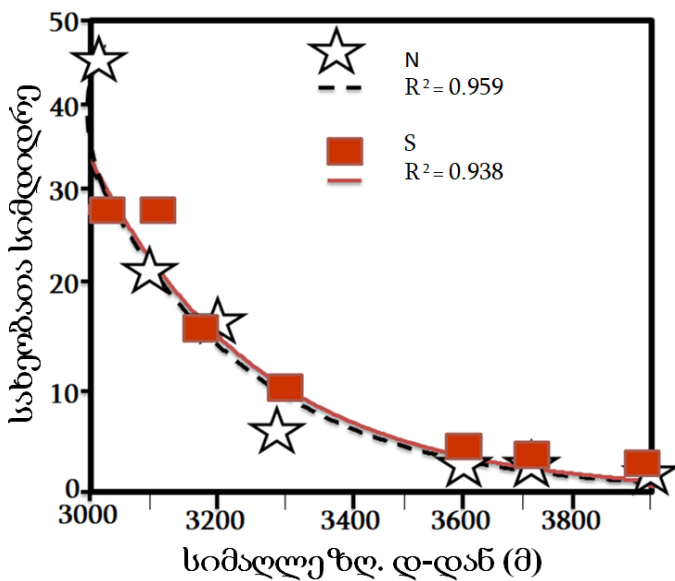
ნახ. 14. ნიადაგის pH-სა (SD) და ზღ. დ-დან სიმაღლეს (SD) შორის დამოკიდებულების განსაზღვრა. სტანდარტული გადახრა (SD) გამოყენებულია მოცემული სახეობის განაწილების ვარიაბელობის შესაფასებლად. ($Y = 0.0017 * \text{ზღ. დ-დან სიმაღლე} + 0.14$, $r^2 = 0.56$, $p < 0.0001$). სახეობები მოცემულია ცხრილ დ1-ში (დანართი)

4.2 მცენარეთა სიუხვისა და სახეობათა სიმდიდრის ექსპონენციალური მოდელი, ფლორისტული მსგავსების სემი-ვარიოგრამა, მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტის (NPK) განაწილება

ზღ. დ-დან 3000-3900 მ გრადიენტზე სიმაღლის მატებასთან ერთად, მცირდება მცენარეთა სიუხვე და სახეობრივი სიმდიდრე. ეს შემცირება ზუსტად აიწერება ექსპონენციალური განტოლებით ($r^2 > 0.96$; $r^2 > 0.93$) ორივე ექსპოზიციაზე (N და S) და მოცემულია ნახ. 15-16-ზე.

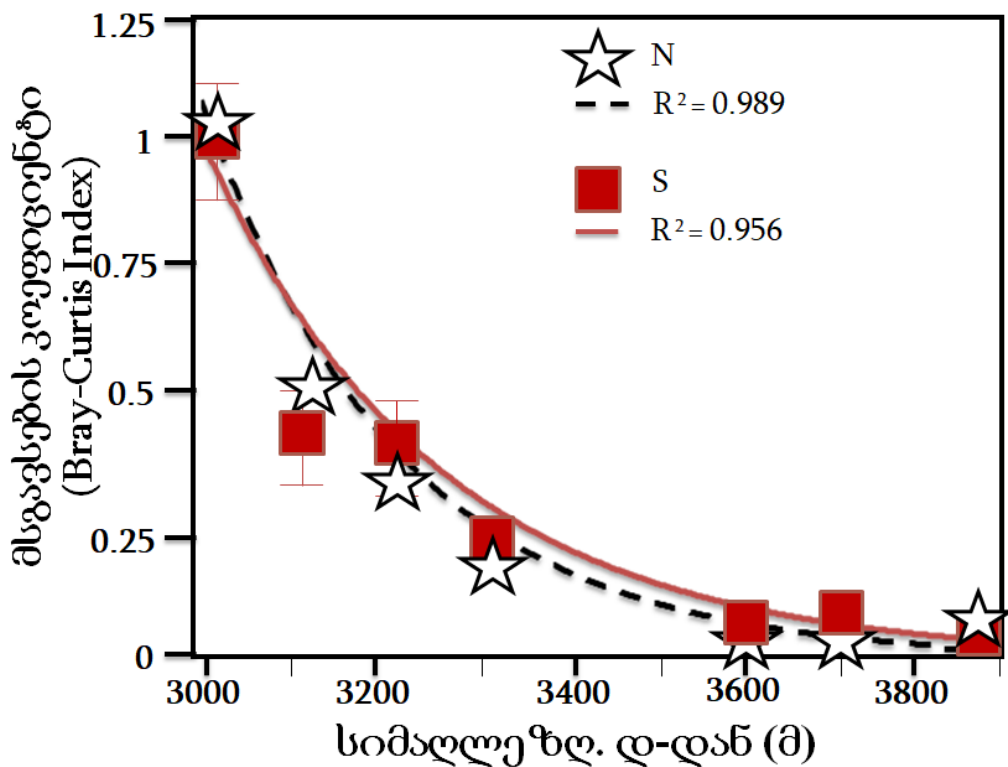


ნახ. 15. ექსპონენციალური მოდელი მცენარეთა სიუხვის შემცირება ჰიფსომეტრული გრადიენტის (3000-3900 მ ზღ. დ) ორივე ექსპოზიციაზე (N და S).



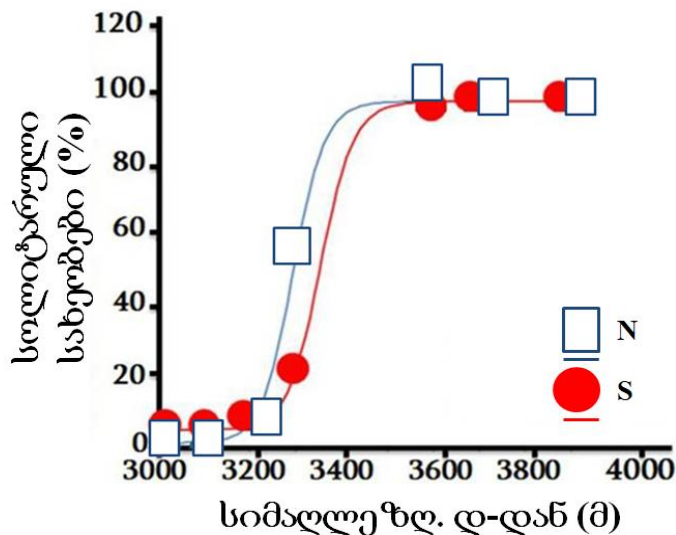
ნახ.16. ექსპონენციალური მოდელი - მცენარეთა სახეობათა სიმდიდრის შემცირება ჰიფსომეტრული გრადიენტის (3000-3900 მ ზღ. დ) ორივე ექსპოზიციაზე (N და S)

აღინიშნება ერთი-ორი ალპური სახეობების ჩანაცვლება სუბნივალური და ნივალური სარტყლის ტიპური სახეობებით. ამის ყველაზე გამოკვეთილი მაგალითია *Cerastium kasbek*, რომელიც გრადიენტის უკიდურესად მაღალ ნაწილში ვრცელდება, სადამდეც ჩვენს კვლევაში ვერცერთი სხვა სახეობა ვერ აღწევს. შედარებით მაღლა ადიან შემდეგი სახეობები: *Draba supranivalis*, *Alopecurus glacialis*, *Tripleurospermum subnivale*, *Veronica telephiifolia* და *Senecio sosnowskyi* (3300 მ ზღ. დ. ორივე ექსპოზიციაზე N და S), უფრო მაღალ სიმაღლეებს (3700 მ ზღ. დ.) ორივე ექსპოზიციაზე *C. Kasbek*-თან ერთად აღწევს *Saxifraga moschata* და *S. Sibirica*. უნდა აღინიშნოს რომ *S. sosnowskyi* ასევე გვხვდება ზღ. დ-დან 3600 მ-ის S ექსპოზიციაზე. აღნიშნული განაწილება მოცემულია ცხრ. 2, 3 (დანართი). ეს პროცესი კარგად ჩანს მსგავსების სემივარიოგრამაზე, რომელიც აჩვენებს, თუ როგორ იკლებს ფლორისტული შემადგენლობის მსგავსება გრადიენტის დასაწყისიდან მისი ბოლოსკენ, სადაც ექსპოზიციური სხვაობები არ დასტურდება (ნახ.17).



ნახ. 17 ფლორისტული მსგავსების სემივარიოგრამა ჰიფსომეტრული ტრანსექტის (3000-3900 მ ზღ. დ) ორ ექსპოზიციაზე (N და S). სემივარიოგრამა აიწერება ექსპონენციალური მოდელით

უნდა აღინიშნოს, რომ 3300 მ-ზე მაღლა (სწორედ აქ იწყება გერგეტის მყინვარი) სიმაღლის ზრდასთან ერთად ორი ან მეტი სახეობისგან შემდგარი მიკროდაჯგუფებების წილი მკვეთრად მცირდება, პარალელურად მატულობს ეულად მოზარდი (სოლიტარული) სახეობების რაოდენობა. მიკროდაჯგუფებების რიცხოვნობა N ექსპოზიციის ფერდობზე მეტია, ვიდრე S ფერდობზე (ცხრ. 3). სტატისტიკურმა ანალიზმა აჩვენა, რომ ეს კანონზომიერება რაოდენობრივად სიგმოიდური ხასიათის იყო და კარგად მოდელირდებოდა ჰილის ფუნქციით (Hill's sigmoidal function), რომელმაც მაღალი სიზუსტით აღწერა მცენარეულობის სტრუქტურის ამ მახასიათებლის ცვლილება ($R^2 > 0.95$) ორივე ექსპოზიციისთვის (N და S). როგორც ნახ. 18-დან ჩანს, სიგმოიდური ფორმა მიუთითებს, რომ დასაწყისში ცვლილებები უმნიშვნელოა, გარკვეული ზღურბლს შემდეგ კი ძალიან მკვეთრი. ამ მკვეთრ ცვლილებას მოსდევს “პლატოზე გასვლა”, რაც იმითაა გამოწვეული, რომ ცვლილების 100% უკვე მიღწეულია და ის ვეღარ შეიცვლება. მოდელირება აჩვენებს, რომ ეს ზღურბლოვანი გარდატეხა ჩვენს შემთხვევაში ხდებოდა ზღვის დონიდან დაახლოებით 3300 მ სიმაღლეზე.

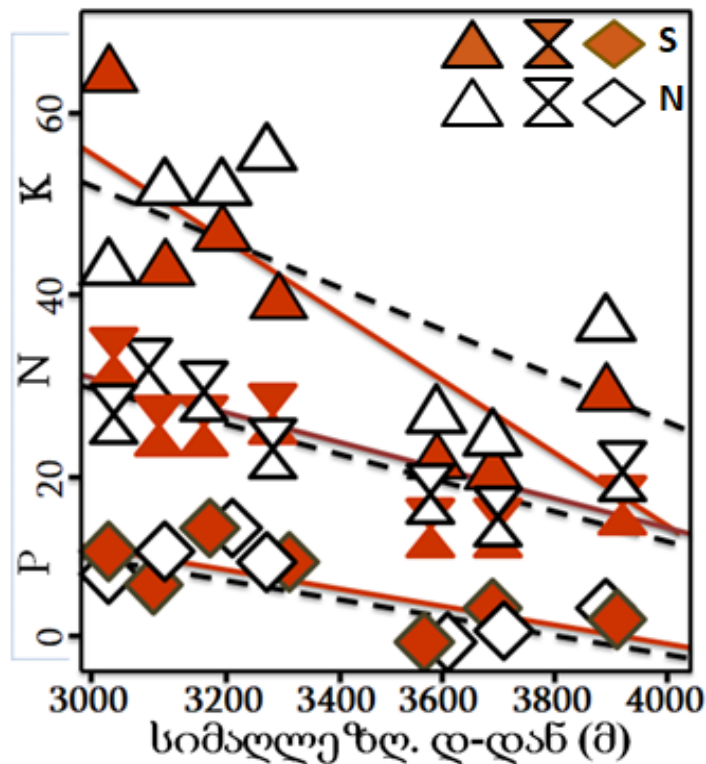


ნახ. 18. სოლიტარული სახეობების პროცენტული (%) წილი სუბნივალურ-ნივალურ მცენარეულ მიკროდაჯგუფებებში ჰიფსომეტრული ტრანსექტის (3000-3900 მ ზღ. დ) ორივე ექსპოზიციაზე (N და S). ტრანსექტუალური ცვლილება ნაჩვენებია ” ჰილის” სიგმოიდური მოდელით ($r^2 > 0.95$)

ცხრ. 3. სუბნივალური მცენარეუფერდობის ექსპოზიციული მიკროდაჯგუფებების სივრცული განაწილება კვლევითი ტრანსექტის სუბნივალურ მონაკვეთში

სიმაღლე (მ ზღ. დ.)	N	S
3000	7.45	4.75
3100	6.80	3.60
3200	4.35	3.25
3300	3.35	2.60
საშუალოდ ოთხივე სიმაღლეზე	5.5	3.5

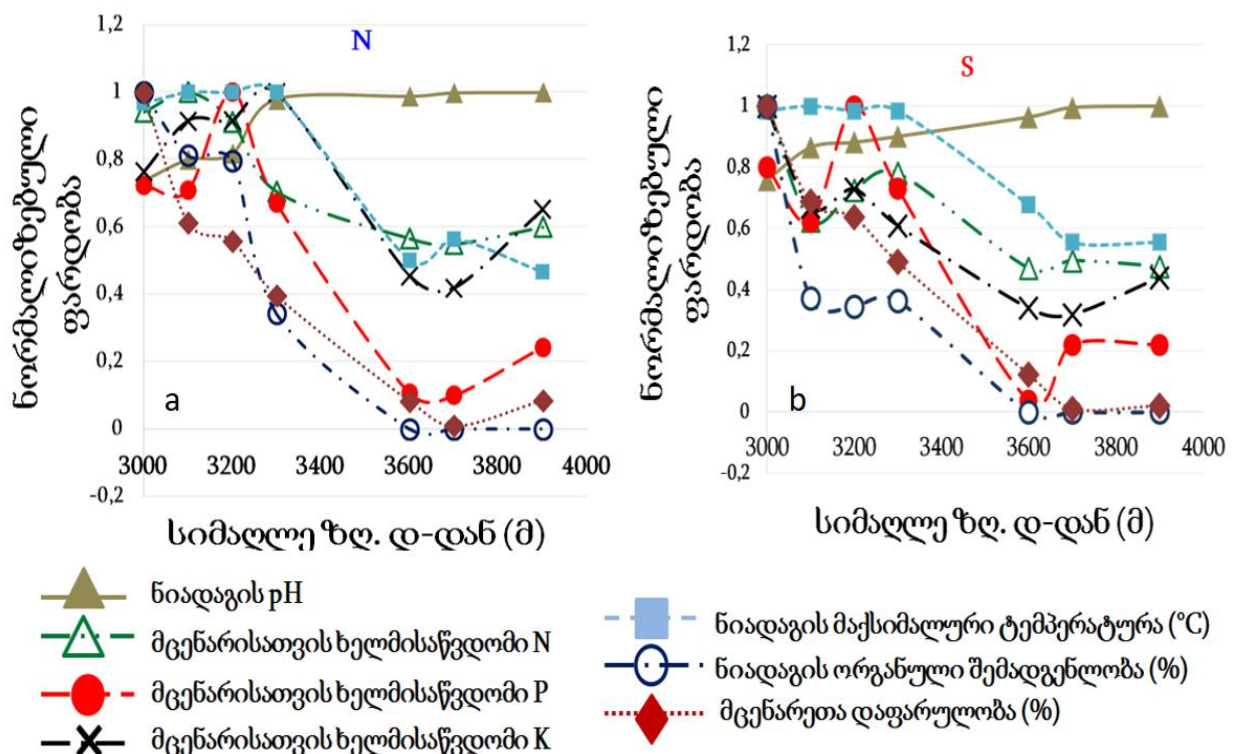
კვლევაში უკვე განვიხილეთ ნიადაგის pH-ის და მასთან ერთად მცენარეთა პროექციული დაფარულობის დამოკიდებულება ჰიფსომეტრულ და ექსპოზიციურ გრადიენტებზე. რაც შეეხება მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვებ ელემენტებს (NPK), მათი შემცველობაც სიმაღლის მატებასთან ერთად მცირდება და ეს ელემენტები წარმოდგენილია ერთგვარი ჯგუფების სახით ჰიფსომეტრული გრადიენტის დაბალ და მაღალ სიმაღლეებზე (ნახ. 19).



ნახ. 19. მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტის: აზოტის, ფოსფორისა და კალიუმის (NPK) შემცველობა ჰიფსომეტრული ტრანსექტის (3000-3900 მ ზღ. დ.) ორივე ექსპოზიციაზე (N და S)

4.3 ტოპოგრაფიული და ნიადაგური მახასიათებლების დამოკიდებულების ანალიზი და როლი მცენარეთა სახეობების განაწილებაში

როგორც ნახ. 20 a და b-დან ჩანს, ძირითად ცვლადებთან ერთად განხილულია ნიადაგის ორგანული ნივთიერების შემცველობა (SOM) და საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა, რომლებიც სიმაღლის მატებასთან ერთად მცირდება. განსაკუთრებით აღსანიშნავია დღის საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურის ცვლილება 60 %-ით.

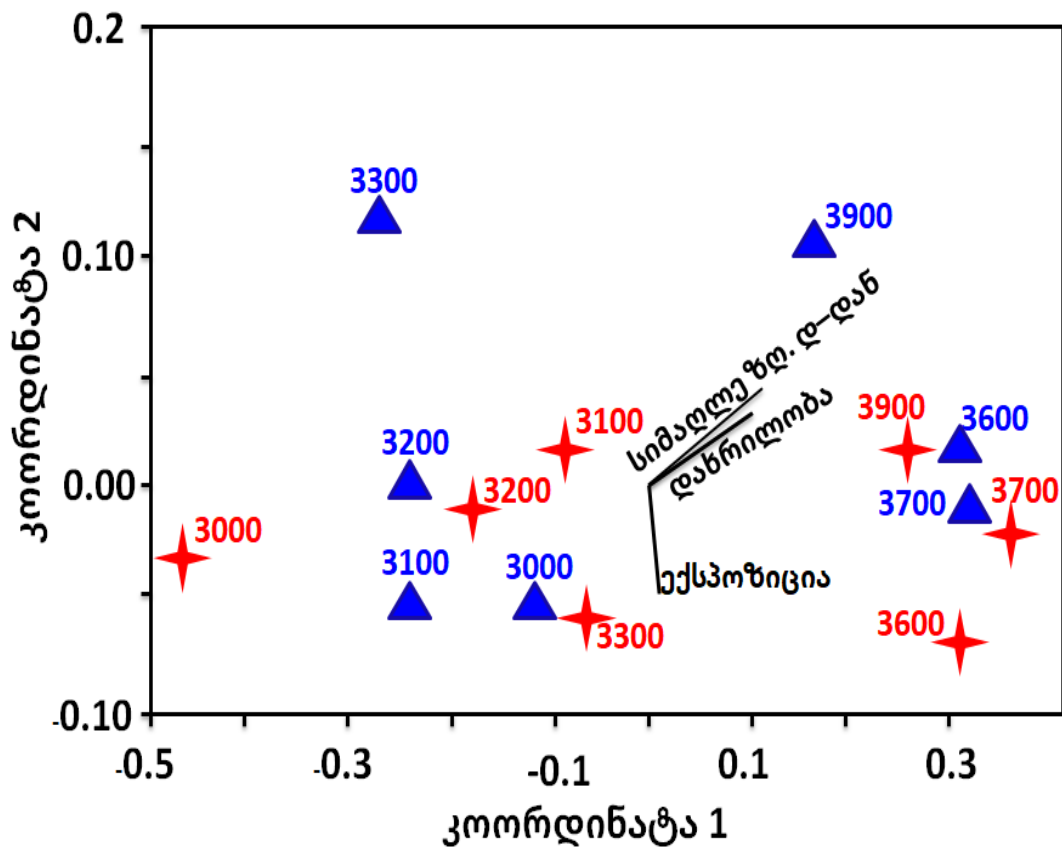


ნახ. 20 a, b. ნიადაგის ცვლადების, კონკრეტულად: ნიადაგის pH-ის, მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტების (NPK), საშუალო წლიური მაქსიმალური ტემპერატურის (C °), ნიადაგის ორგანული შემცველობის (%), მცენარეთა საფარის (%), გალოგარიტმებული) დამოკიდებულება ჰიფსომეტრული ტრანსექტის (3000-3900 მ ზღ. დ.) ორივე ექსპოზიციაზე (N და S). გერგეტის მთა (ცენტრალური კავკასიონი). მონაცემები

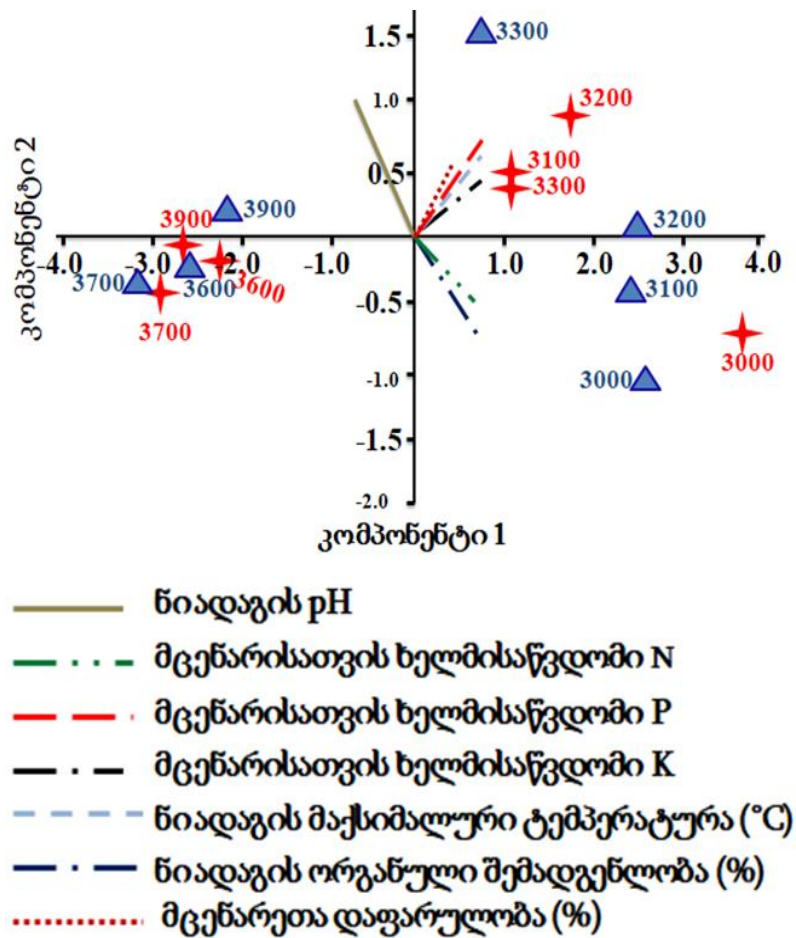
ნორმალიზდა მათი მნიშვნელობის გაყოფით გრადიენტზე მოცემული ცვლადის მაქსიმალურ მნიშვნელობაზე. ყველა ცვლადის მაქსიმალური მნიშვნელობა გაუტოლდა 1-ს.

მოყვანილია საერთო პარამეტრების კორელაციური შესაბამისობა გარემოს ცვლადებთან, სადაც გარემოს და ნიადაგის მახასიათებლები საკმაოდ კოლინეარულია. კორელაციის ყველაზე დაბალი კოეფიციენტი მიღებულია ფერდობის დახრილობასა და მცენარისათვის ხელმისაწვდომი კალიუმის (K) შემცველობას შორის: $r = -0.68$, ხოლო კორელაციის ყველაზე მაღალი მაჩვენებელით გამოირჩევა ნიადაგის pH და ორგანული ნივთიერების (SOM) შემცველობა $r = -0.97$ (ცხრ. 4). რა თქმა უნდა, რელიეფი ანუ ტოპოგრაფიული მახასიათებლები (ჰიფსომეტრული და ექსპოზიციური ცვლადები, ფერდობის დახრილობა) ზემოქმედებს ნიადაგის ცვლადებზე და მნიშვნელოვნად უწყობს ხელს მათ ცვლილებას. შესაბამისად, არამეტრული განზომილებითი სკალირებით (nMDS) ჩატარებული ანალიზისას ტოპოგრაფიული მახასიათებლები გამოყენებული იქნა, როგორც გარემოს დამოუკიდებელი ცვლადები, ხოლო დანარჩენი სიდიდეები – ნიადაგის pH, მცენარისთვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტები (NPK), საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა (AMMT, C°), ორგანული ნივთიერების შემცველობა (SOM, %) და მცენარის პროექციული დაფარულობა (%), როგორც დამოკიდებული ცვლადები (ცხრ. 21). ორდინაციის ამ მეთოდის წარმატება გაიზომა ე.წ. სტრესით, რომელიც ჩვენს შემთხვევაში დამაკმაყოფილებლად დაბალი აღმოჩნდა (0.0215). დეტერმინაციის კოეფიციენტი (R^2) საკმაოდ მაღალი აღმოჩნდა პირველი კოორდინატისთვის (nMDS 1; $R^2 = 0.98$), რომელიც წარმოადგენს ჰიფსომეტრულ სიმაღლეს, ხოლო მეორე კოორდინატისთვის (nMDS 2) R^2 -ის მნიშვნელობა პრაქტიკულად 0-ს ტოლი იყო. მიუხედავად ამისა, მეორე კოორდინატა ექსპოზიციის პარალელური გამოვიდა და მისი R^2 -ის უმნიშვნელობა ალბათ ასახავს სახეობრივი შემადგენლობის ურთიერთსაპირისპირო და იდიოსინკრატულ ცვალებადობას N და S ექსპოზიციის ფერდობებზე (Jolokhava *et al.*, 2020). ნიადაგის მახასიათებლების ერთმანეთზე დამოკიდებულების გასაანალიზებლად გამოვიყენეთ PCA ორდინაცია, როგორც დამოუკიდებელი ტესტი (ცხრ. 22).

შედეგები ძალიან ჰგავდა nMDS-ს შედეგებს. nMDS-ის მსგავსად, PCA ორდინაცია დამაკმაყოფილებელი გამოდგა: მასში პირველი ორი კომპონენტი ხსნიდა მონაცემების ცვალებადობის თითქმის 92%-ს. PCA ტესტი ხელს უწყობს ნიადაგის ცვლადების კოლინეარობის ვიზუალიზაციას და ადასტურებს კორელაციური ანალიზის შედეგებს. ასევე მჭიდროა კორელაცია nMDS 1-სა და PCA 1-ს შორის ($r = -0.96$, $p < 0.0001$) და nMDS 2-სა და PCA 2-ს შორის ($r = 0.61$, $p = 0.02$). ამ ორდინაციის ღერძებმა აჩვენეს რელიეფსა და ნიადაგის ცვლადებს შორის ზუსტი კორელაციური დამოკიდებულება (ცხრ. 5) საიდანაც გამოიყო შემდეგი მაჩვენებლები: nMDS 1 და PCA1 მჭიდროდ იყო დაკავშირებული მცენარისათვის ხელმისაწვდომ კალიუმსა (K) და აზოტთან (N), ხოლო nMDS 2 და PCA 2 კორელაციაში იყო ნიადაგის pH-თან.



ნახ. 21. არა-მეტრული მრავალგანზომილებიანი სკალირება (NMDS), სადაც ზღ. დ-დან სიმაღლე, დახრილობა და ფერდობის ასპექტი გამოყენებულია როგორც დამოუკიდებელი ცვლადი, ხოლო სხვა ცვლადები: ნიადაგის pH, მცენარისათვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტები (NPK), საშუალო წლიური მაქსიმალური ტემპერატურა (C°), ნიადაგის ორგანული შემცველობა (%), მცენარეთა საფარი (%), გალოგარიტიმებული) გაანალიზდა როგორც დამოკიდებული ცვლადები. გერგეტის მთა (ცენტრალური კავკასიონი).



ნახ. 22. PCA ბიპლოტი სადაც გარემოს ცვლადები განლაგებულია ჰიფსომეტრული ტრანსექტის (3000-3900 მ ზღ. დ.) გასწვრივ. ცვლადები მოიცავს: ნიადაგის pH, მცენარისათვის ხელმისაწვდომ ძირითად საკვებ ელემენტებს(NPK), საშუალო წლიურ მაქსიმალურ ტემპერატურას (C °), ნიადაგის ორგანული ნივთიერების შემცველობას (%), მცენარეთა საფარს (%), გალოგარიითმებული). PCA-ს პირველი ორი კომპონენტი ხსნის მონაცემების ვარიაციის 92% –ზე მეტს.

ცხრ. 4. ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე (3000-3900 მ ზღ. დ.) ძირითად ცვლადებს შორის ურთიერთდამოკიდებულების კორელაციის მატრიცა

	სიმაღლე ზღ. დ-დან	დახრილობა	ნიადაგის pH	მცენარისათვის ხელმისაწვდომი N	მცენარისათვის ხელმისაწვდომი P	მცენარისათვის ხელმისაწვდომი K	საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა	ორგანული ნივთიერების შემცველობა	მცენარეთა დაფარულობა (Log)
სიმაღლე ზღ. დ-დან	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
დახრილობა	0.82	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.01	<0.0001	<0.0001	<0.0001
ნიადაგის pH	0.89	0.9	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი N	-0.86	-0.75	-0.91	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი P	-0.83	-0.72	-0.76	0.84	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი K	-0.78	-0.68	-0.71	0.84	0.86	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001
საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა	-0.93	-0.72	-0.77	0.81	0.9	0.81	X	<0.0001	<0.0001
ორგანული ნივთიერების შემცველობა	-0.89	-0.87	-0.97	0.94	0.8	0.82	0.8	X	<0.0001
მცენარეთა დაფარულობა (Log)	-0.88	-0.76	-0.81	0.81	0.82	0.83	0.87	0.81	X

ცხრ. 5. ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე (3000-3900 მ) კომპოზიტურ და გარემოს ცვლადებს შორის ურთიერთდამოკიდებულების კორელაციის მატრიცა. მუქი შრიფტი – კომპოზიტური ცვლადის მაქსიმალური კორელაცია კონკრეტულ გარემოს ცვლადთან

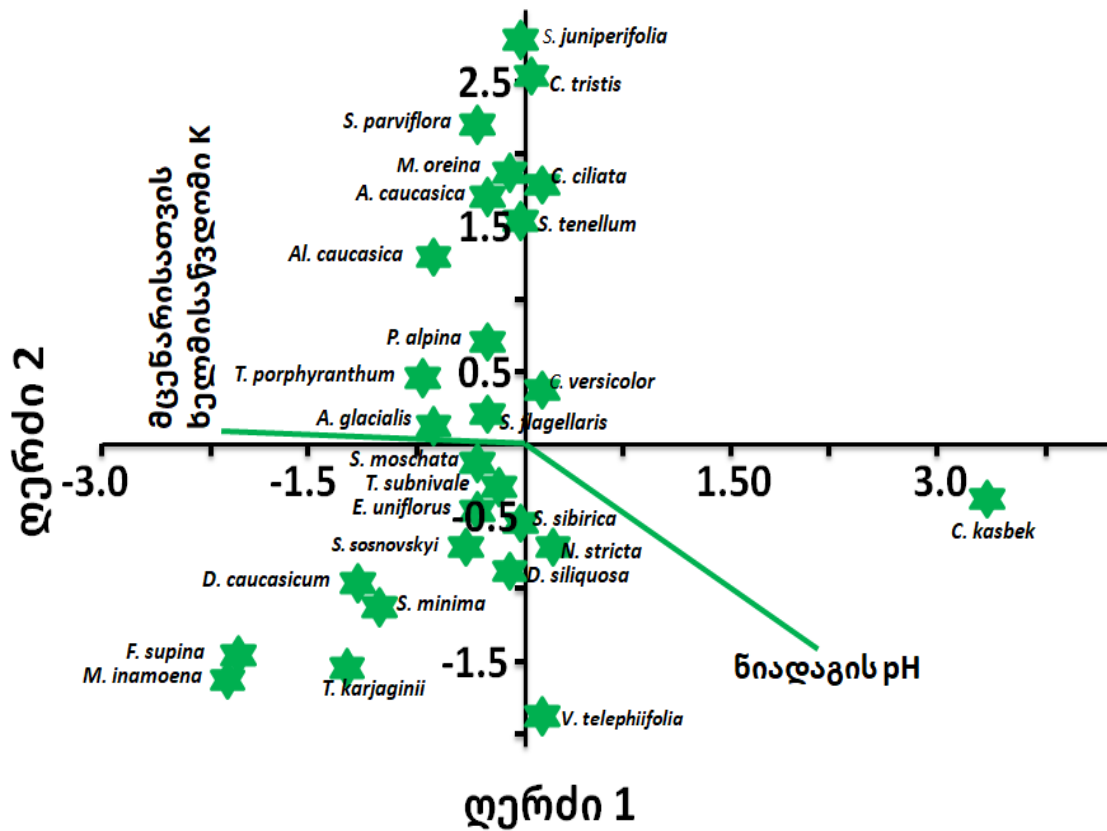
ცვლადები	საშუალო მაჩვენებელი				P-მაჩვენებელი			
	nMDS 1	nMDS 2	PCA1	PCA2	nMDS 1	nMDS 2	PCA1	PCA2
სიმაღლე ზღ. დ-დან	0.85	0.35	-0.94	0.03	0	0.22	0	0.92
დახრილობა	0.73	0.25	-0.83	0.24	0	0.39	0	0.41
ნიადაგის pH	0.78	0.48	-0.92	0.37	0	0.09	0	0.19
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი N	-0.89	-0.36	0.95	-0.19	0	0.2	0	0.52
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი P	-0.91	-0.09	0.92	0.25	0	0.75	0	0.4
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი K	-0.99	0.14	0.9	0.23	0	0.64	0	0.44
საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა	-0.89	-0.24	0.92	0.24	0	0.4	0	0.41
ორგანული ნივთი-	-0.87	-0.33	0.95	-0.28	0	0.25	0	0.32

ერების შემცველობა								
მცენარეთა დაფარულობა (Log)	-0.87	-0.13	0.92	0.15	0	0.67	0	0.61

PCA ორდინაციის ღერძი შესაძლებელია გამოყენებულ იქნეს როგორც კომპოზიტიური ცვლადი, რომელიც აერთიანებს გარემოს მჭიდროდ ურთიერთდაკავშირებულ კოლინეარულ ცვლადებს (Palmer, 1993). სახეობათა განაწილების ანალიზისთვის გამოვიყენეთ როგორც ორდინაციის ღერძები, ასევე ცვლადები, რომლებიც ამ ღერძებთან ყველაზე მჭიდროდ კორელირებდნენ. ანალიზი ჩავატარეთ CCA ორდინაციით, რომელშიც გარემოს ცვლადების 4 წყვილი შეირჩა: (1) nMDS 1 – nMDS 2, (2) PCA 1-PCA 2, (3) მცენარისათვის ხელმისაწვდომი აზოტი (N) – ნიადაგის pH, და (4) მცენარისათვის ხელმისაწვდომი კალიუმი (K) – ნიადაგის pH. ყველა ამ შემთხვევაში CCA-მ აჩვენა დამაკმაყოფილებელი ორდინაცია (ცხრ. 6), თუმცა ყველაზე მნიშვნელოვანი, აიგენის (Eigen) სიდიდის უმაღლესი და p-სიდიდის უმცირესი დამოკიდებულება აჩვენა მცენარისათვის ხელმისაწვდომმა კალიუმმა (K) და ნიადაგის pH-ზე მცენარეთა სახეობების განაწილებამ (ნახ. 23).

ცხრ. 6. CCA ორდინაციის შედეგები სხვადასხვა გარემოს ცვლადებთან გერგეტის მთის (ცენტრალური კავკასიონი) ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე (ზღ. დ-დან 3000-3900 მ.). მუქი შრიფტი მიუთითებს მაქსიმალურ მაჩვენებელს მოცემულ კომპოზიტიურ ცვლადებში მისივე p-მნიშვნელობებით.

მეთოდი	ღერძი	აიგენის სიდიდე	ახსნილი ვარიაბელობის %	P-ს სიდიდე
nMDS 1	CCA1	0.313	65.5	0.017
nMDS 2	CCA2	0.165	34.5	0.087
PCA1	CCA1	0.318	84.56	0.011
PCA2	CCA2	0.058	15.44	0.808
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი N	CCA1	0.427	99.99	0.002
ნიადაგის pH	CCA2	0	0	0.262
მცენარისათვის ხელმისაწვდომი K	CCA1	0.520	99.97	0.001
ნიადაგის pH	CCA2	0	0.0259	0.246



ნახ. 23. კანონიკური კორესპონდენციის ანალიზით (CCA) ნაჩვენებია მცენარეთა სახეობების განაწილება გარემოს ცვლადებთან, უფრო კონკრეტულად: მცენარისათვის ხელმისაწვდომ კალიუმთან (K) და ნიადაგის pH-თან. ზღ. დ-დან 3000-3900 მ-ზე. სახეობები მოცემულია ცხრილ 2-ში (დანართი)

4.4 სუბნივალური და ნივალური სარტყლების სტრესული გარემოს ზოგიერთი ინდიკატორი

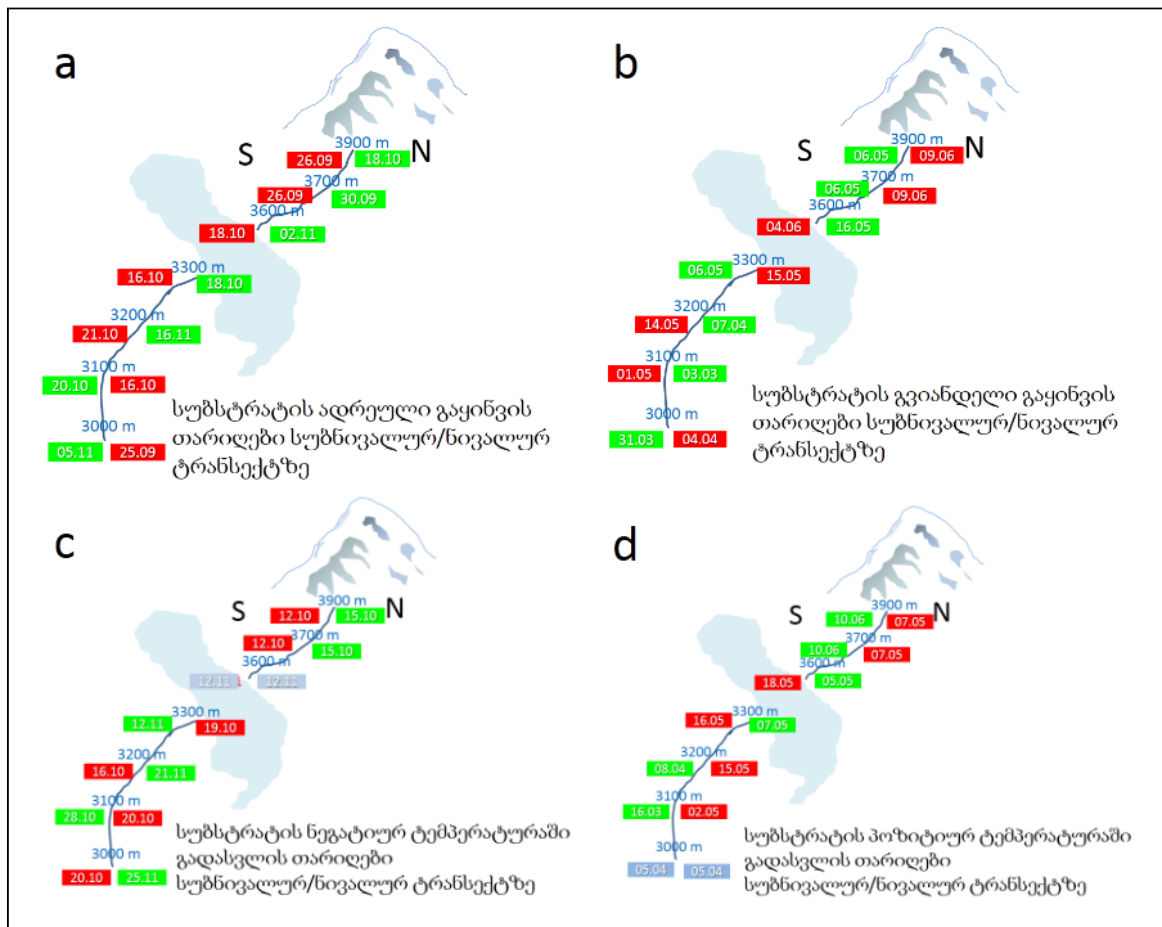
აღიარებულია, რომ სუბნივალური და ნივალური ჰაბიტატების სტრესული ბუნებისათვის ადრეული და გვიანდელი ყინვის თარიღები, სუბსტრატის დღე-ღამის საშუალო ტემპერატურებიდან შემოდგომის ნეგატიურ მაჩვენებელში და შემდეგ – გაზაფხულზე პოზიტიურ მაჩვენებელში გადასვლის პერიოდი მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური პარამეტრებია.

ცხრ. 7. ადრეული და გვიანდელი ყინვის, აგრეთვე სუბსტრატის ტემპერატურის პოზიტიურ და ნეგატიურ მაჩვენებლებში გადასვლის თარიღი კვლევის ტრანსექტის ორივე ექსპოზიციაზე (N და S).

მაჩვენებელი	3000		3100		3200		3300		3600		3700		3900	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
ადრეული ყინვა	25.09	05.11	16.10	20.10	16.11	21.10	18.10	16.10	02.11	18.10	30.09	26.09	30.09	26.09
გვიანი ყინვა	04.04	31.03	03.03	01.05	07.04	14.05	15.05	06.05	16.05	04.06	09.06	06.05	09.06	06.05
სუბსტრატის პოზიტიურ T°C-ში გადასვლა	05.04	05.04	02.05	16.03	15.05	08.04	07.05	16.05	05.06	18.05	07.05	10.06	07.05	10.06
სუბსტრატის ნეგატიურ T°C-ში გადასვლა	25.11	20.10	20.10	28.10	21.11	16.10	19.10	12.11	12.11	12.11	15.10	12.10	15.10	12.10

როგორც მე-7 ცხრ. და ნახ. 24-დან ჩანს, სუბსტრატის ადრეული (შემოდგომის) გაყინვა N ფერდობზე რიგ შემთხვევაში უფრო ადრე (25.09) კი აღინიშნება, ვიდრე იგივე ექსპოზიციის გაცილებით მაღალ სიმაღლეებზე, მათ შორის, ზღ. დ-დან 3900 მ-ზეც კი. S ექსპოზიციაზე, უმნიშვნელო გამონაკლისის გარდა, სუბსტრატის ადრეული გაყინვა უფრო მაღალი სიმაღლეებიდან იწყება. თუკი ამ მაჩვენებლით ფერდობის ექსპოზიციებს შევადარებთ, აღმოჩნდება, რომ ზღ. დ-დან 3200 მ-დან მოყოლებული დიდ სიმაღლეებზე, როგორც მოსალოდნელი იყო, ჯერ S ფერდობის ნიადაგი იყინება, ხოლო შემდეგ – N ექსპოზიციის. ორივე ექსპოზიციაზე სუბსტრატის გვიანდელი

გაყინვა (გაზაფხულის) დიდ სიმაღლეებზე (3600–3900 მ ზღ. დ.) უფრო გვიანაც კი (ივნისშიც) შეიძლება დაფიქსირდეს, ვიდრე შედარებით მცირე სიმაღლეებზე.

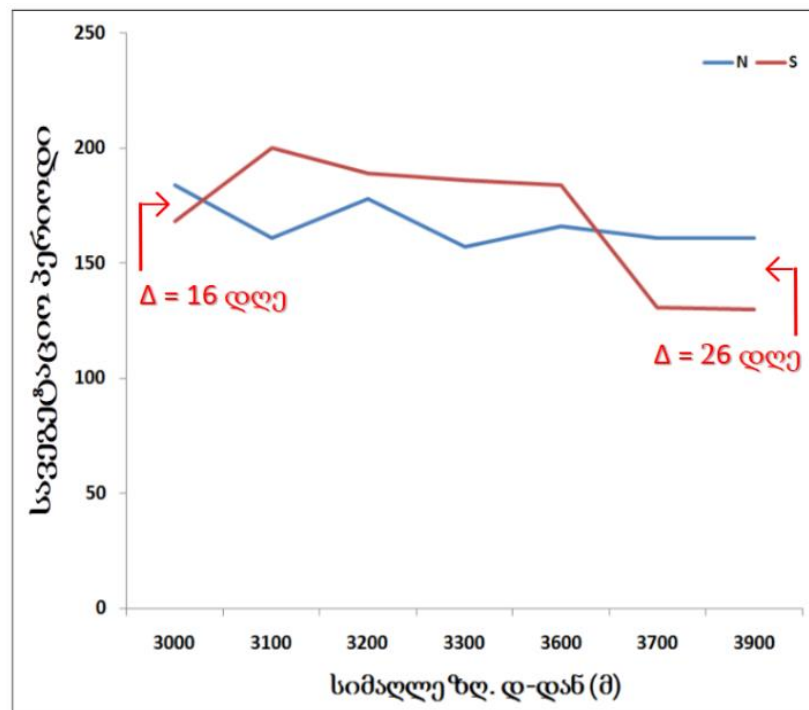


ნახ. 24. სუბსტრატის ზედა შრის ადრეული (შემოდგომის) და გვიანდელი (გაზაფხულის) გაყინვის (a, b) და მისი პოზიტიურ და ნეგატიურ ტემპერატურაში გადასვლის (c, d) თარიღები ჰივსომეტრული ტრანსექტის N და S ექსპოზიციებზე (წითლით a და c და ნახ. – უფრო ადრე მომხდარი სტრესული მოვლენები, ხოლო მწვანით – უფრო გვიან მომხდარი იგივე მოვლენები; წითლით b და d ნახ. – უფრო გვიან მომხდარი სტრესური მოვლენა, ხოლო მწვანით – უფრო ადრე მომხდარი იგივე მოვლენები; ცისფრით c და d ნახ. – ორივე ექსპოზიციაზე ერთდროულად მომხდარი მოვლენები).

ორივე ჰივსომეტრულ ტრანსექტზე ადრეული ყინვა სექტემბერ-ოქტომბრის თვეების შუალედში აღინიშნება, ხოლო გვიანი ყინვა – მარტი-ივნისის თვეების შუალედში. შედარებით მცირე სიმაღლეებზე (3000-3200 მ ზღ. დ.) სუბსტრატის პოზიტიურ ტემპერატურაში გადასვლა ორივე ექსპოზიციაზე ერთდროულად ხდება, ხოლო უფრო დიდ სიმაღლეებზე რაიმე გამოკვეთილი კანონზომიერება არ შეინიშნება

ისევე, როგორც სუბსტრატის ნეგატიურ ტემპერატურაში გადასვლის თარიღებს შორის.

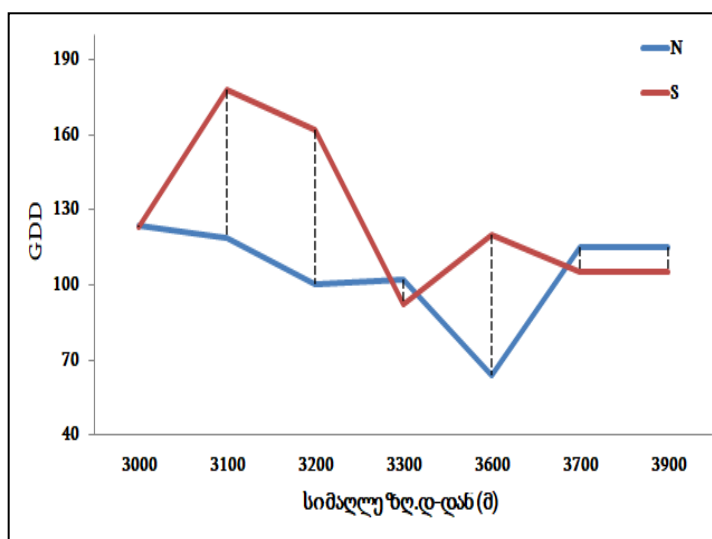
სუბსტრატის პოზიტიურ და ნეგატიურ საშუალო დღე-ღამურ ტემპერატურაში გადასვლის თარიღების მიხედვით გამოთვლილ იქნა სავეგეტაციო პერიოდებისთვის ხელსაყრელი დღეების რაოდენობა ჰიფსომეტრული ტრანსექტის ორივე ექსპოზიციისთვის (ნახ. 25) როგორც სურათიდან ჩანს, ვეგეტაციისთვის ხელსაყრელი პერიოდი S ფერდობზე უფრო ხანგრძლივია, თუმცა ტრანსექტის ყველაზე მცირე (3000 მ) და დიდ (3900 მ) სიმაღლეებზე N ექსპოზიციას იგი მეტია და შესაბამისად, 16 და 26 დღით აღემატება S ექსპოზიციისას.



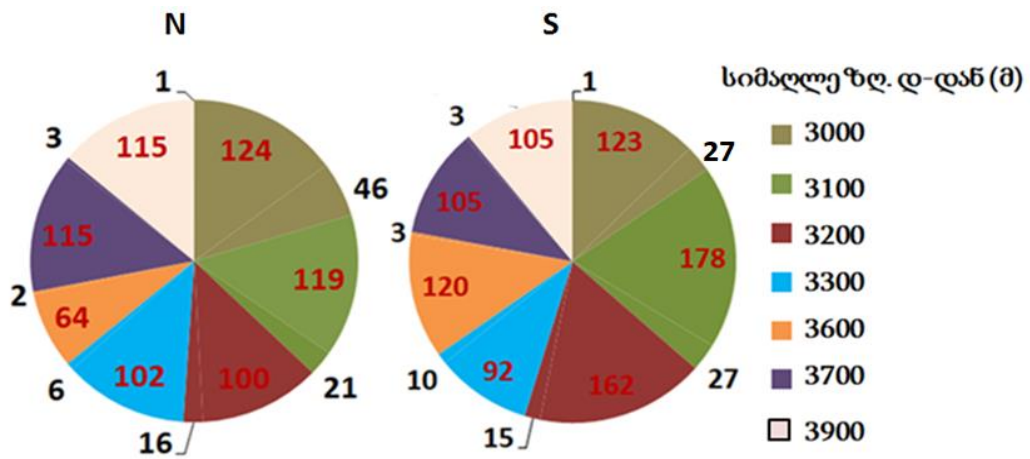
ნახ. 25. სავეგეტაციო პერიოდისთვის ხელსაყრელი დღეების რაოდენობა კვლევითი ტრანსექტის ორივე ექსპოზიციასზე (N და S).

4.5 GDD-ს განაწილება ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე

ნახ. 26-ზე ნაჩვენებია ჰიფსომეტრული ტრანსექტის N და S ექსპოზიციის ფერდობებზე აქტიურ ტემპერატურათა ჯამის (GDD = Growing Degree Days) ცვლილება სიმაღლის მიხედვით, სადაც ექსპოზიციური სხვაობა თვალსაჩინოა და ის ზღ. დ-დან 3300 მ-მდე S ფერდობზე ბევრად მეტია ვიდრე N ფერდობზე. ხოლო ნივალურ ზონაში ეს მაჩვენებლები არასტაბილურია. როგორც ჩანს, აქტიურ ტემპერატურათა ჯამის მატებასთან ერთად, სახეობების რაოდენობაც მატულობს. ზღ. დ-დან 3000 მ-ზე მისი მაჩვენებელი უმაღლეს ნიშნულს აღწევს (124 დღე, სახეობათა რაოდენობა – 46). თითქმის ანალოგიური ტენდენციაა სამხრეთ ექსპოზიციაზე: იქ, სადაც GDD-ს ყველაზე დიდი მნიშვნელობაა (ზღ. დ-დან: 3000 მ, 3100 მ, 3200 მ), სახეობებიც მეტი რაოდენობით არიან წარმოდგენილები განსხვავებით დიდი სიმაღლეებისგან (3600-3900 მ ზღ. დ.). სახეობათა რიცხოვნობა და GDD დადებით კორელაციაშია ერთმანეთთან (ნახ. 27).



ნახ. 26. GDD-ს დამოკიდებულება ჰიფსომეტრული გრადიენტის ორივე ექსპოზიციაზე (N და S).



ნახ. 27. სახეობების და GDD-ს რაოდენობრივი ანალიზი და მათი ურთიერთდამოკიდებულება ჰიფსომეტრული გრადიენტის N ($r = 0.494$, $p = 0.260$) და S ($r = 0.665$, $p = 0.103$) ექსპოზიციაზე (შავი ციფრი –სახეობათა რაოდენობა; წითელი ციფრი –GDD).

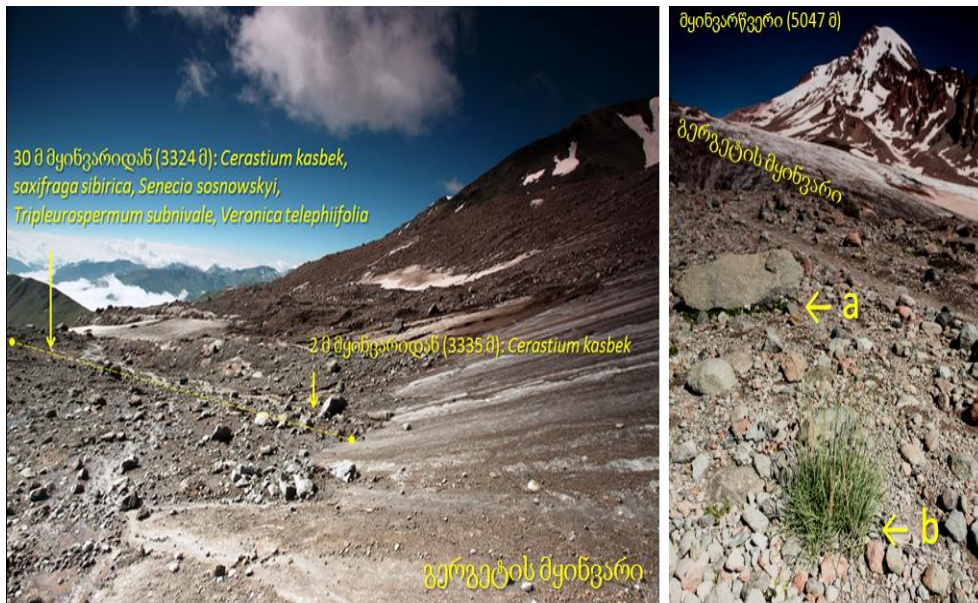
4.6 სივრცული განაწილების კანონზომიერება მყინვარისპირა ჰაბიტატებში

ჩვენი კვლევის ერთ–ერთი მთავარი ამოცანა იყო მყინვარის სიახლოვეს მოზარდ სახეობებზე დაკვირვება მათი მყინვართან სიახლოვის განსაზღვრის თვალსაზრისით. როგორც აღმოჩნდა ზღ. დ–დან 3909 მ–ზე მხოლოდ *Cerastium kasbek* აღწევს, რომელიც ქვა-ლორღზე იზერდებოდა. დიდი ლოდის ქვეშ, ტიპიური პეტროფიტი მცენარე *Saxifraga moschata* ზღ. დ–დან 3713 მ–ზე ასევე დიდ ლოდებზე იქნა ნანახი. ამავე სიმაღლეზე და ოდნავ უფრო მაღლაც შეგვხვდა იგივე გვარის კიდევ ერთი წარმომადგენელი ნახევრადროზეტული სასიცოცხლო ფორმის *Saxifraga sibirica*, აგრეთვე ფაშარკორდიანი მარცვლოვანი სახეობა *Alopecurus laguroides*. ზღ. დ–დან 3700 მ–მდე გვხვდება ნახევრადროზეტული გართხმული მცენარეები *Tripleurospermum subnivale*, *T. Caucasica* და *Veronica telephiifolia* (ნახ. 28).



ნახ. 28. a – ლოდებზე მოზარდი *Saxifraga moschata* (3713 მ ზღ. დ.); b-ქვევს შორის მოზარდი *Saxifraga sibirica* (3700 მ ზღ. დ.); c-ჰიფსომეტრული ტრანსექტის უმაღლეს წერტილში (3909 მ ზღ. დ.) ქვა-ლორდიან სუბსტრატზე მოზარდი კავკასიის ენდემი *Cerastium kasbek*

როგორც ნახ. 29 და 30-დან ჩანს, მყინვართან ყველაზე ახლოს, სულ რაღაც 2 მ-ის დისტანციაზე მხოლოდ *Cerastium kasbek*-ი იზრდება. მყინვარიდან დაახლოებით 25-30 მ-ის მანძილზე ისევ ეს ერთი სახეობა აღინიშნებოდა და მხოლოდ დაახლოებით 30 მ-ზე კიდევ ოთხი სახეობა (*Saxifraga sibirica*, *Tripleurospermum subnivale*, *Veronica telephiifolia* და *Senecio sosnowskyi*) ემატება. მყინვარიდან 50 მ-ზე ასევე 5-6 სახეობა აღირიცხება; 200 მ-ზე კი მრავალფეროვნება 8 სახეობამდე იზრდება.

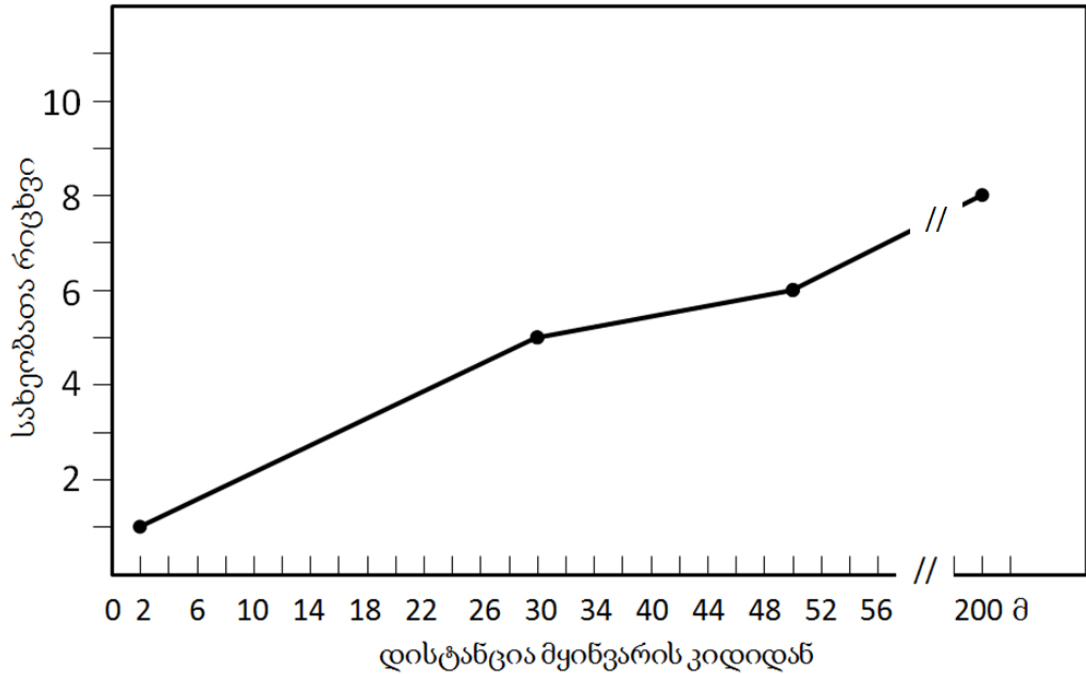


ნახ. 29. გერგეტის მყინვარის მიმდებარედ მოზარდი მცენარეები: 2 მ-ში დაფიქსირებული *Cerastium kasbek* (მარცხნივ); a – *Saxifraga sibirica*, b – *Alopecurus glacialis* (მარჯვნივ).



ნახ. 30. გერგეტის მყინვართან ახლოს მოზარდი სახეობები

პირველი მერქნიანი მცენარე მყინვარის კიდიდან დაახლოებით 400 მ-ზე გვხვდება (ნახ. 31). ეს გართხმული ბუჩქი ყაზბეგური ტირიფია (*Salix kasbekensis*). მყინვარის ზედა კიდესთან (დაახლოებით 3450 მ ზღ. დ.) ყველაზე ახლოს (დაახლოებით 20 მ-ის დაშორებით) ისევ და ისევ *Cerastium kasbek* გვხვდება.

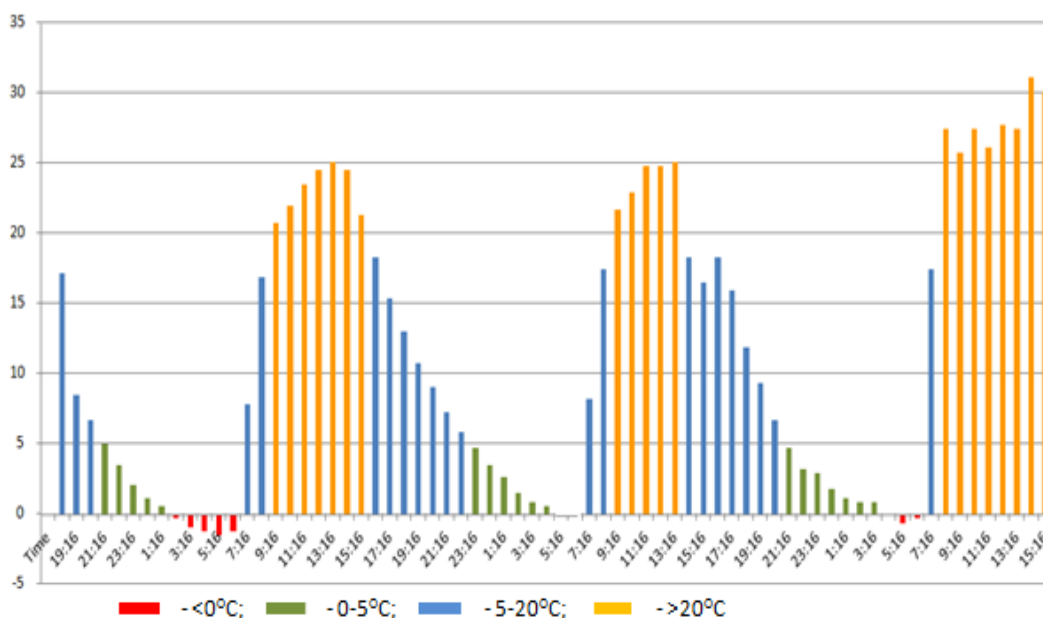


ნახ. 31. სუბნეკალურ სახეობათა რიცხვი გერგეტის მყინვარიდან დაშორების მიხედვით.

ამრიგად, კავკასიის ენდემი *Cerastium kasbek* ის სახეობაა, რომელიც ყველაზე ახლოს იზრდება მყინვარის როგორც ქვედა (2 მ), ისე ზედა (20 მ) კიდეებთან. ამ სახეობის გარდა, მყინვარის კიდეებთან ახლოს (<25-30 მ) არც ერთი სხვა მცენარე არ დაფიქსირებულა.

4.7 მცენარის ტემპერატურის რეჟიმი ნივალურ სარტყელში

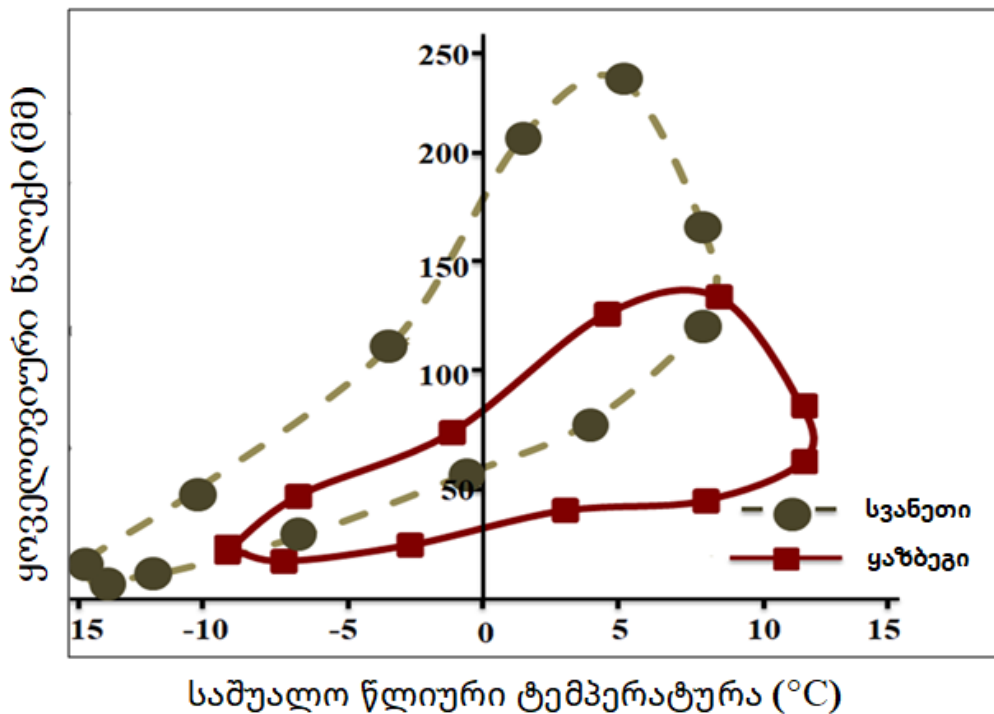
ნივალურ სარტყელში ჭურჭლოვან მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვართანახლოს (3700 მ ზღ. დ.) შესწავლილ იქნა *Cerastium kasbek*-ის ტემპერატურის რეჟიმი. დადგინდა, რომ *Cerastium kasbek*-ის ტემპერატურის რეჟიმი გრილი და ღრუბლიანი დღეებისა და შედარებით თბილი, უყინვო ღამეების პირობებში პასიურია (ფოთლის ტემპერატურა გარემომცველი ჰაერის ტემპერატურას მხოლოდ ოდნავ აღემატება), რაც ხელს არ უნდა უწყობდეს CO₂-ის აქტიურ ასიმილაციას. როგორც ნახ. 32-დან ჩანს, ამისგან განსხვავებით, მოწმენდილ ამინდში გამოვლინდა ტემპერატურის დღე-ღამური ფლუქტუაციის უზარმაზარი ამპლიტუდა – 32.7°C (მინ. -1.6°C-დან მაქს. 31.1°C-მდე). კვლევის პერიოდში სამივე ღამეს და გათენებისწინა საათებში დაფიქსირდა 0°C, ან უარყოფითი ტემპერატურები, ხოლო შუადღისწინა საათებში და შუადღისას 20°C-ზე მეტი სითბო. ერთ–ერთ დღეს კი ტემპერატურამ 14-15 საათებში 30°C კი გადააჭარბა. ამრიგად, მოწმენდილ ამინდში *Cerastium kasbek*-ს თავისი ჰიფსომეტრული გავრცელების ზღვარზე ექსტრემალურ ჰაბიტატშიც კი CO₂-ის აქტიური ფიქსაციისთვის მინიმუმ 12 საათიანი პერიოდი აქვს.



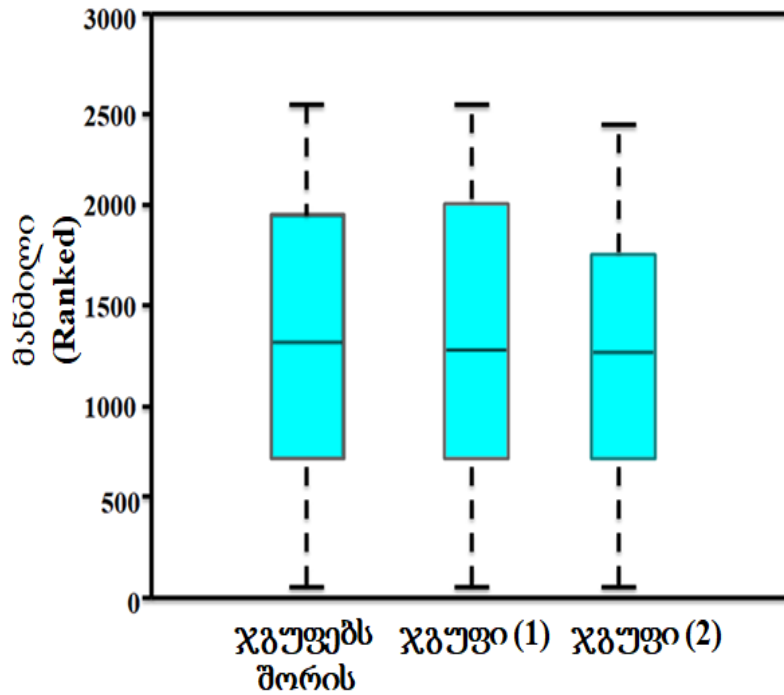
ნახ. 32. მოწმენდილ ამინდში ზღ. დ-დან 3700 მ-ზე *Cerastium kasbek*-ის ფოთლებთან-მიმდებარე ჰაერის შრის (1 სმ ფოთლის ზედაპირიდან) ტემპერატურის დღე-ღამური დინამიკა.

4.8 კლდის ფრაგმენტაცია და მცენარეთა სივრცული განაწილების მოდელირება

საწყის ეტაპზე აღებული იქნა მყინვარწვერისა და თეთნულდის კლიმატური მონაცემები (ჰაერის საშუალო ტემპერატურა და წლიური ნალექი), რომლებიც ხარისხობრივად ორივე რეგიონისთვის მსგავსი იყო. რაოდენობრივმა შედარებამ კი აჩვენა უმნიშვნელო განსხვავებები ($p = 0,71$ ANOSIM-ის მიხედვით), რომელიც გავლენას არ იქონიებდა შემდგომი ანალიზებისთვის (ნახ. 33, ნახ. 34).

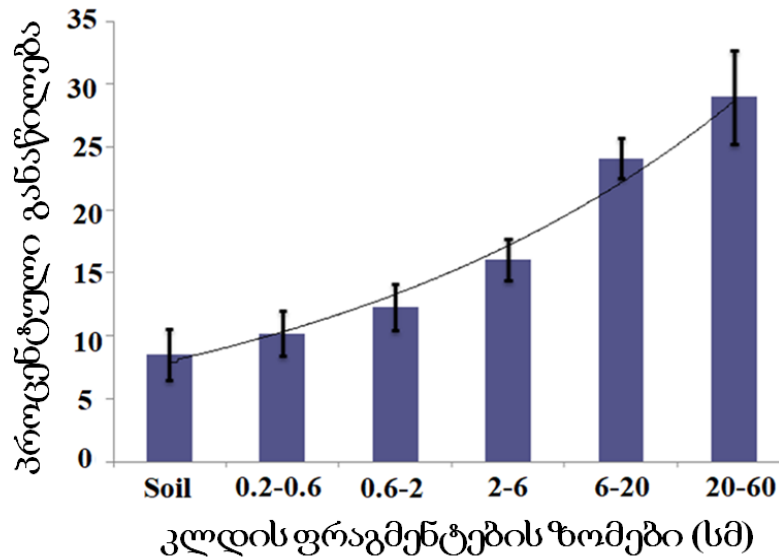


ნახ. 33. ყაზბეგისა და სვანეთის რეგიონების სუბნივალური სარტყლების კლიმატის ზოგადი შედარება ბოლო 30 წლის მონაცემების საფუძველზე (წყარო: <https://www.meteoblue.com>).



ნახ. 34. ყაზბეგის (გერგეტის მთა) და სვანეთის (თეთნულდის მთა) სუბნივალური სარტყლის კლიმატური მონაცემების შედარების ტესტი (ANOSIM). საშუალო მაჩვენებელი ჯგუფებში/ Mean rank within = 1284; საშუალო მაჩვენებელი ჯგუფებს შორის/ Mean rank between = 1273, $R = 0.009002$, $p = 0.71$.

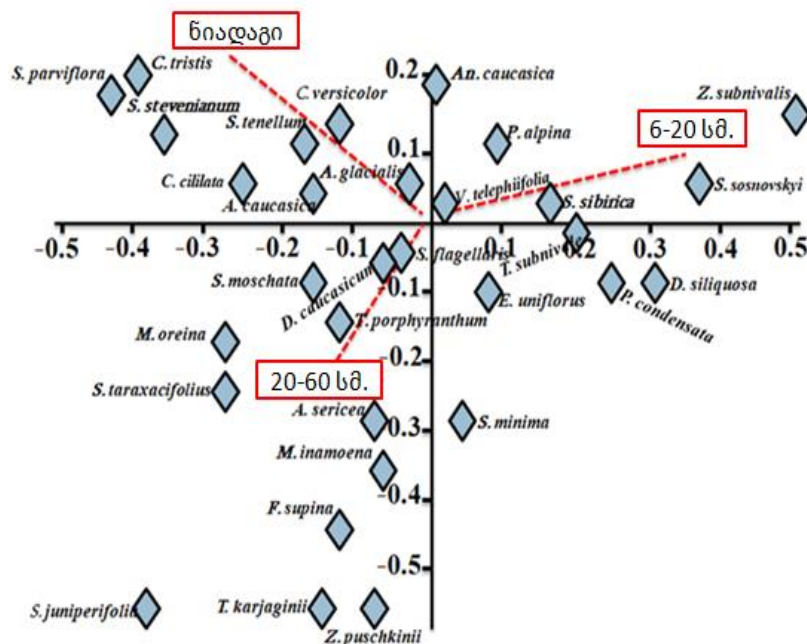
კლდის ფრაგმენტების განაწილების ანალიზმა აჩვენა რომ დიდი ზომის ფრაგმენტების წილი (6-20 სმ; 20-60 სმ.) ბევრად აღემატებოდა მცირე ზომის კლდის ფრაგმენტების წილს. ნიადაგი, როგორც ქანების ფრაგმენტაციის ბუნებრივი პროდუქტი კვლევაში შეტანილ იქნა მე-6 კომპონენტად (იხ. შესავალი). როგორც მოსალოდნელი იყო, ნიადაგი ფრაგმენტების ზომის სიხშირის მიხედვით განაწილებაში ყველაზე მცირედი წილით იყო წარმოდგენილი (ნახ. 35). ამრიგად, მკაფიოდ გამოჩნდა ნიადაგთან დაკავშირებული სასიცოცხლო პირობების კონტრასტული სხვაობა ალპურ-ნივალურ ეკოტონსა და მომიჯნავე ალპურ ჰაბიტატებს შორის.



ნახ. 35. კლდის ფრაგმენტების ზომების განაწილება ცენტრალური კავკასიონის ალპურ-ნივალურ ეკოტონში ზღ. დ-დან 3000-3100 მ.

კლდის ფრაგმენტის ზომები დაყოფილი იყო პროცენტულ წილებად. შესაბამისად, ერთი კლასის ზრდას უნდა გამოეწვია სხვა კლასების შემცირება, ანუ უარყოფითი კორელაცია სხვადასხვა ზომის ფრაგმენტებს შორის. აღმოჩნდა, რომ ყველაზე დიდი ზომის კლასი (20-60 სმ) იყო ძლიერ ნეგატიურ კორელაციაში მცირე კლასებთან (0.2-0.6 სმ, 0.6-2 სმ და 2-6 სმ), მაგრამ კორელაცია უმნიშვნელო იყო სიდიდით მეორე კლასის კლდის ფრაგმენტთან (6-20 სმ) და ნიადაგთან. სწორედ ამიტომ ჩვენ გამოვიყენეთ აღნიშნული სამი კლასი, როგორც გარემოს ცვლადი ორდინაციული ანალიზისათვის. აღწერილი იყო 58 სახეობა (ცხრ. 4-დანართი) აქედან 31 სახეობა იყო სიხშირით >10 და გამოიყენებოდა CCA – ანალიზისთვის. CCA ორდინაცია უკიდურესად მნიშვნელოვანი აღმოჩნდა ($p = 0,067$) პირველი ღერძისთვის. მიუხედავად ამისა, პირველი ორი ღერძი კუმულაციურად ხსნიდა სახეობების განაწილების თითქმის მთელ ვარიაციას (67.9% და 31.8% პირველი და მეორე ღერძებისთვის). ანალიზის საფუძველზე გამოიკვეთა მცენარეთა სახეობები, რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ სხვადასხვა სიდიდის კლდის ფრაგმენტებს ან ნიადაგს, მაგალითად: (1) *Tephroses karjaginii*, *Ziziphora puschkinii*, *Festuca supina*, *Minuartia inamoena* და *Saxifraga juniperifolia* კლდის ფრაგმენტებს ზომით 20-60 სმ; (2) *Senecio sosnowskyi*, *Ziziphora subnivale* კლდის ფრაგმენტებს ზომით 6-20 სმ; (3) *Carex tristis*, *Sibbaldia parviflora* კი უპირატესად, ნიადაგის ფრაგმენტებთანაა ასოცირებული.

აღსანიშნავია, რომ მცენარეთა უმეტესობა კონცენტრირებული იყო CCA ბიპლოტის ცენტრალურ უბანში, რაც მიუთითებს რომ ამ სახეობებისთვის გამოკვეთილი არ არის გარკვეული კლასის ფრაგმენტებთან კავშირი (ნახ. 36, ცხრ. 8).

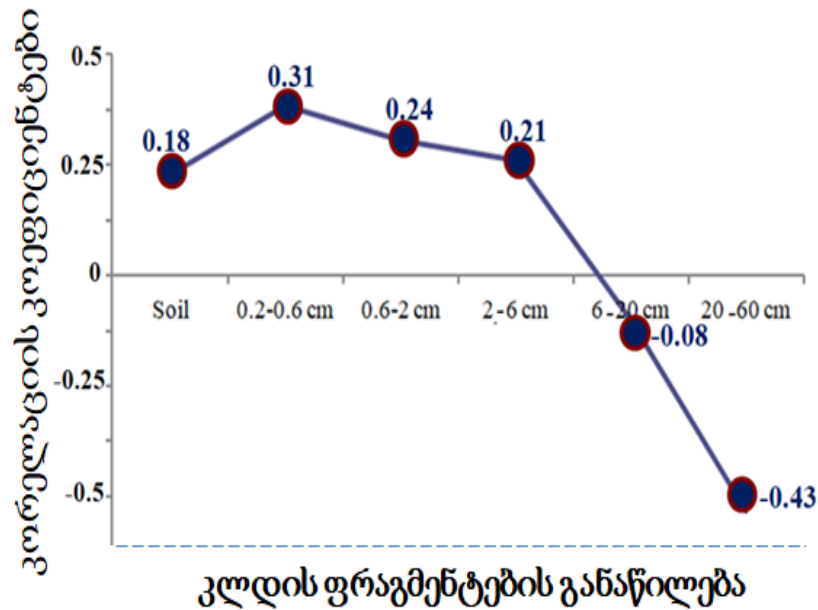


ნახ. 36. მცენარეთა სივრცული განაწილების დამოკიდებულება კლდის ფრაგმენტების ზომებზე (CCA) ცენტრალური კავკასიონის ალპურ-ნივალურ ეკოტონში ზღ. დ-დან 3000-3100 მ. სახეობების სრული დასახელება მოცემულია ცხრ. 4 (დანართი).

ცხრ. 8. ალპურ-ნივალური ეკოტონის კლდის ფრაგმენტების კორელაციის მატრიცა შესაბამისი p -მნიშვნელობებით გერგეტისა და თეთნულდის მთების მიდამოებში (ცენტრალური კავკასიონი).

	წიადაგი	0.2-0.6 სმ	0.6-2 სმ	2-6 სმ	6-20 სმ	20-60 სმ
წიადაგი		0.02	<0.0001	<0.0001	0.07	0.17
0.2-0.6 სმ	0.18		<0.0001	0.0013	0.003	<0.0001
0.6-2 სმ	-0.18	0.48		<0.0001	0.028	<0.0001
2-6 სმ	-0.31	0.25	0.4223		0.44	<0.0001
6-20 სმ	-0.31	-0.23	-0.17	-0.06183		0.11
20-60 სმ	0.14	-0.63	0.67	-0.58	-0.13	

კლდის ფრაგმენტების ზომებსა და მცენარეთა სიხშირეს შორის კავშირის ანალიზმა ალპურ ნივალურ ეკოტონში (ნახ. 37) აჩვენა, რომ მცენარეთა სიხშირე უარყოფით კორელაციაშია კლდის დიდ ფრაგმენტებთან (20-60 სმ., $r = -0.43$), სუსტად დადებითი კორელაცია გამოვლინდა კლდის მცირე ფრაგმენტებთან (0.2-0.6 სმ., $r = 0.31$), მაგრამ ნიადაგი კიდევ უფრო სუსტ კავშირში აღმოჩნდა მცენარეთა სიხშირესთან ($r = 0.18$).



ნახ. 37. კლდის ფრაგმენტების ზომებსა და მცენარეთა სიმჭიდროვეს შორის კორელაციების სემივარიოგრამა ცენტრალური კავკასიონის ალპურ-ნივალურ ეკოტონში ზღ. დ. 3000-3100 მ.

თავი 5. დისკუსია

როგორც მოსალოდნელი იყო და, რაც იმავე რეგიონის შესახებ სხვა შრომებშიცაა აღნიშნული (Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b) სუბნივალურ-ნივალურ სარტყელში სახეობათა ყველაზე მაღალი სიმდიდრე ალპურიდან სუბნივალურში გარდამავალ ეკოტონში (3000-3100 მ ზღ. დ.) აღინიშნება. ალპური მდელოს ტიპიური სახეობები შეადგენენ ალპურ-ნივალური ეკოტონის მნიშვნელოვან ნაწილს, მაგრამ ვერ აღწევენ მაღალ სიმადლეებამდე: ალპური ელემენტები („ალპური ხალიჩის“ მცენარეები; sensu Nakhutsrishvili, 2013) ზღ. დ-დან 3000-3300 მ ფარგლებში გვხვდება, განსაკუთრებით 3000 მ-ზე. უფრო მაღალ აბსოლუტურ სიმადლეებზე (>3300-3600 მ) „ალპური უდაბნოსთვის“ დამახასიათებელი მცენარეები იზრდება, ხოლო კიდევ უფრო ზემოთ (>3600 მ ზღ. დ.) – მხოლოდ „ტიპიური ნივალური“ სახეობები. მათი ასეთი განაწილება ეთანხმება ლიტერატურაში არსებულ ცნობებს (Sakhokia, Khutsishvili, 1975; Нахуцришвили, Гамцемдидзе, 1984; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999).

სახეობრივი სიმდიდრის მხრივ ფერდობის ექსპოზიციებს შორის მნიშვნელოვანი სხვაობა (N-ზე 62%-ით მეტი სახეობებია, ვიდრე S-ზე), რომელიც გამოხატულია მხოლოდ ზღ. დ-დან 3000 მ-ზე, ჩვენი აზრით, განპირობებული უნდა იყოს N ფერდობზე უფრო ღრმა და ხანგრძლივი თოვლის საფარით, რომელიც ეფექტურად იცავს მცენარეებს ჰაერისა და ნიადაგის დაბალი ტემპერატურების ნეგატიური ზემოქმედებისგან. სწორედ ეს არის მაღალმთაში N ექსპოზიციის ფერდობის უმთავრესი ეკოლოგიური ფუნქცია (Körner, 2011, 2021; Larcher, 2012; Bürli *et al.*, 2021; Lembrechts *et al.*, 2021), რომელსაც შესაძლოა, საფრთხე დაემუქროს კლიმატის გლობალური ცვლილების შედეგად (IPCC, 2021; Steinbauer *et al.*, 2022). მეორე უმნიშვნელოვანესი ფაქტორი, რომელიც უნდა განაპირობებდეს სახეობათა სიმდიდრის მკვეთრ შემცირებას ალპურ-სუბნივალური ეკოტონის ზემოთ, ჩვენი აზრით, უნდა იყოს ნიადაგის იმ მწირი საფარის გაქრობა, რომელიც ზღ. დ-დან 3000 მ-ზე ჯერ კიდევ არსებობს იშვიათი ლაქების სახით (Nakhutsrishvili, Abdaladze 2017b).

ალპური მცენარეები ქმნიან მკვეთრ ნიადაგურ საფარს, სადაც ძირითადად, წარმოდგენილია მჟავე არის (pH) რეაქცია (Pohl *et al.*, 2009; Körner, 2021). სუბნივალურ-ნივალურ სარტყელზე, სადაც ნიადაგი (სუბსტრატი) ემბრიონალურ ხასიათს

ატარებს, წარმოდგენილია დედაქანის თვისებებით (ტალახაძე, 1962; Egli *et al.*, 2006). აქ ქანის ნიადაგად გარდაქმნის პროცესი ძალიან ნელა მიმდინარეობს რთული გეოქიმიური და გეო-ფიზიკური პროცესებიდან გამომდინარე (Stevens, Walker, 1970; Jenny, 1994; Bedeleian, 2003). არაერთმა კვლევამ დაადასტურა კავშირი ნიადაგის თვისებებსა და მცენარეთა გავრცელებას შორის ალპურ რეგიონებში (Bashan *et al.*, 2002; 2006; Pärtel, 2002; Carrick *et al.*, 2013). თუმცა, როგორც ლიტერატურის მიმოხილვისას აღვნიშნეთ, მსოფლიოს მასშტაბითაც კი მწირია ინფორმაცია სუბნივალურ-ნივალურ სარტყლებში სუბსტრატის pH-ისა და განსაკუთრებით, ძირითადი მინერალური ელემენტების კონცენტრაციის შესახებ (Körner, 2021).

როგორც ჩვენი კვლევა აჩვენებს, ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალურ-ნივალურ სარტყელში, ზღვის დონიდან სიმაღლის ზრდასთან ერთად ნიადაგის pH სუსტად მყავე მდგომარეობიდან გადადის ტუტე რეაქციაში. თუმცა ეს გადასვლა ჩრდილოეთისა და სამხრეთის ფერდობებზე რამდენადმე განსხვავებულად ხდება (ნახ. 10). ჩვენს მიერ მიღებული კანონზომიერება, რომლის მიხედვითაც ნივალურ სარტყელი ტუტე რეაქციით არის წარმოდგენილი, როგორც ჩანს, გამოწვეული უნდა იყოს ამ სპეციფიკური ჰაბიტატისთვის დამახასიათებელი ძლიერ დამრეცი ფერდობების წყლის რეჟიმით: ხანგრძლივი თოვლის საფარით და მუდმივი ეროზიული პროცესებით (Arthur, Fahey, 1993).

ვინაიდან მაღალმთაში სიმაღლის მატებასთან ერთად, მცენარეზე მოქმედი ეკოლოგიური ფაქტორების სტრესული ზემოქმედება იზრდება (Caldwell, 1968; ლარხერი, 2006; კიორნერი, 2008), მოსალოდნელი იყო რომ ნანოცენოზების პროექციული დაფარულობაც სიმაღლის მატებასთან ერთად დაიკლებდა, რასაც ჩვენს კვლევაში ადგილი ჰქონდა (ნახ. 11) და შესაბამისად, გამოვლინდა სარწმუნო ნეგატიურ კორელაციაში. ნივალური სარტყელი (>3600 მ ზღ. დ.), სადაც მცენარეულობის დაფარულობა მინიმუმამდე დაეცა, ამ მაჩვენებლით მკვეთრად გაიმიჯნა სუბნივალურისგან (3000–3600 მ ზღ. დ.).

ცენტრალური კავკასიონის მთებში ნიადაგები ისეთივე მრავალფეროვანია, როგორც მისი მცენარეულობა (Box *et al.*, 2000; Nakhutsrishvi, 2013; Nakhutsrshvili, Abdaladze, 2017 b). მაღალმთიან რეგიონებში კვლევების საწყისი ეტაპიდანვე ნიადაგის გენეზისმა და ევოლუციამ დიდი ინტერესი გამოიწვია (მაგ., Troll, 1944; Franz, 1979), ხოლო ნიადაგის pH განიხილება როგორც ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორი,

რომელიც არეგულირებს პრიმიტიული ეკოსისტემების სტრუქტურულ-ფუნქციურ ორგანიზაციას (Braun-Blanquet, 1926; Chytry *et al.*, 2007; Jenny, 2012). როგორც აღნიშნეთ, სუბსტრატის pH დაბალ აბსოლუტურ სიმაღლეებზე (3000-3200 ზღ. დ.) მჟავე რეაქციის მატარებელია ეს კანონზომიერება უფრო თვალსაჩინოა N ექსპოზიციაზე. აქ სუბსტრატის pH ზღ. დ-დან 3300 მ-ზე შედარებით ნეიტრალურ რეაქციაში გადადის, განსხვავებით S ექსპოზიციისგან, ამ ფაქტმა შესაძლოა, ახსნას აღნიშნულ სიმაღლეზე სახეობების ცვლილება. სახეობების გავრცელების და ასპექტის ეკოლოგიურ თავისებურებებზე დამოკიდებულების კვლევას საკმარისი ყურადღება მიექცა კვლევაში (მაგ., Hill, 1991; Guisan *et al.*, 1998; Xue *et al.*, 2016; Jolokhava *et al.*, 2020 a) სადაც დადასტურდა, რომ არსებობენ მცენარეები, რომლებიც მისადაგებული არიან ფერდობის ერთი ექსპოზიციისადმი. ჩვენს კვლევაში ნაჩვენები იქნა ექსპოზიციის და ნიადაგის pH-ის დიდი მნიშვნელობა სახეობების სივრცით განაწილებაში (ნახ.12). მაგალითად, ცნობილია რომ *Nardus stricta*, ჩვეულებრივ, გვხვდება ცენტრალური დიდი კავკასიონის ალპური მდელოების N ფერდობებზე, აქვე გავრცელებული დეკა ასევე N ფერდობებზეა, ისევე როგორც *Dryas caucasica* და სხვ. (Nakhutsrishvili *et al.*, 2021). ჩვენი კვლევა აჩვენებს, რომ მაღალმთის უდაბნოში სახეობათა განაწილების დამოკიდებულება ფერდობის ექსპოზიციაზე საგრძნობლად ნაკლებია და მისი ცვლილება შეიძლება გამოწვეული იყოს სუბსტრატის განსხვავებული pH-ით. ექსპოზიციური ცვლილების მიხედვით გამოიყო 4 ჯგუფი: A-სახეობები, რომლებიც იცვლიან ექსპოზიციას N-დან S-ზე; B-სახეობები რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ S ექსპოზიციას; C-სახეობები რომლებიც S ექსპოზიციიდან გადმოდიან N ექსპოზიციაზე, როგორცაა *Delphinium caasicum* ამასთანავე სახეობები, რომლებიც ავლენენ გარკვეულ იდიოსინკრატიულობას: *Erigeron uniflorus*, *Senecio sosnovskyi*; D-სახეობები, რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ N ექსპოზიციას: *Alopecurus glacialis*, *Sedum tenellum*, *Antennaria caucasica* (ნახ. 13). დამატებითა კვლევამ აჩვენა, რომ A-ჯგუფში შემავალი სახეობები ხასიათდებოდნენ pH-ის ვიწრო დიაპაზონით, რასაც შეუძლია ახსნას, თუ რატომ იცვლიდნენ ეს სახეობები ასპექტის პრეფერენციას. (ნახ. 14). აღსანიშნავია, რომ მაღალმთის უდაბნოში სუბსტრატის pH სახეობათა გავრცელების კონტექსტში არასოდეს ყოფილა შესწავლილი. ამიტომ ჩვენი კვლევა ერთგვარად პიონერული ხასიათისაა.

ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე და ექსპოზიციურ გრადიენტზე სახეობების სივრცითი განაწილების ანალიზის სხვა შედეგებმა (სიმაღლის ზრდასთან ერთად მცენარეთა სიუხვის და სახეობრივი სიმდიდრის მკვეთრი შემცირება; სახეობათა სიმდიდრის მხრივ, ექსპოზიციებს შორის რადიკალური განსხვავების არარსებობა) (ნახ. 15, 16) დაადასტურა საყოველთაოდ ცნობილი ფაქტები როგორც ევროპის ალპებისთვის (Odland, 2010; Nakhutsrishvili, 2013; Randin *et al.*, 2017), ისე ირანის ალბორზის მთებისთვის (Noroozi *et al.*, 2011), ხმელთაშუაზღვეთის მთებისთვის (Kazakis *et al.*, 2021) და მსოფლიოს მრავალი მაღალმთიანეთისთვის (Körner, 2021).

ჰიფსომეტრული სიმაღლის მატებასთან ერთად, მცენარეული მიკროდაჯგუფებების შემადგენელი სახეობების რაოდენობა (მრავალკომპონენტურობა) თანდათან იკლებს და ორივე ექსპოზიციის (N და S) ფერდობი ფლორისტული შემადგენლობით სულ უფრო ემსგავსება ერთმანეთს. ნივალურ სარტყელის ზედა ზოლში ფლორისტული მსგავსება 100 %-ია და გამოხატულია მსგავსების სემივარიოგრამაზე პირსონის დადებითი კორელაციური კავშირის მაღალი მაჩვენებლით (ნახ. 17). ყოველივე ეს გამოწვეული უნდა იყოს ეკოლოგიური ფაქტორების მთელი კომპლექსით: მზარდი მზის რადიაცია, გვიანი და ადრეული ყინვები, ნიადაგის პრიმიტიული სახით არარსებობა და სხვ. ამგვარ პირობებთან სახეობათა მხოლოდ მცირე რაოდენობას შეუძლია შეგუება (Larcher, 1987; Körner, Larcher, 1988; Michalet *et al.* 2006; Körner, 2011, 2021). აღსანიშნავია, რომ ნივალური სარტყლის ზედა ზოლში (>3800 მ ზღ. დ.) მხოლოდ ორი სახეობაა (*Alopecurus laguroides*, *Cerastium kasbek*) გავრცელებული, რომელთაგან მეორე ცენტრალური კავკასიონის აღმოსავლეთ ნაწილში ყველაზე მაღალ სიმაღლეებსაც (4100 მ ზღ. დ.) აღწევს (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Nakhutsrishvili, 2003, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b). ჩვენს მიერ შესწავლილი ტრანსექტის უმაღლეს დონეს (3900 მ ზღ. დ.) სწორედ ეს სახეობები აღწევენ (იხ. ცხრ. 2, 3 – დანართი).

მთელი ტრანსექტის გასწვრივ ჩვენმა კვლევამ გამოკვეთა საინტერესო კანონზომიერება: სიმაღლის ზრდასთან ერთად, ცალკე (სოლიტარულად) მზარდი სახეობების წილის იმატებს, რაც ორივე ექსპოზიციაზე (N და S) სიგმოიდური ხასიათის იყო და კარგად მოდელირდებოდა ჰილის ფუნქციით. მცენარეულობის სტრუქტურის მახასიათებლის სიგმოიდური ფორმა მიუთითებს, რომ დასაწყისში ცვლილებები უმნიშვნელოა (განპირობებული უნდა იყოს N ფერდობზე თოვლის ხანგრძლივი

საფარის დამცველი ეფექტი) გარკვეული ზღვრულს შემდეგ კი ძალიან მკვეთრია (ცხრ. 3). მას მოსდევს “პლატოზე გასვლა” და ეს „ზღვრულოვანი გარდატეხა“ ჩვენს შემთხვევაში შემოიფარგლება ზღ. დ-დან სიმაღლის გრადიენტის ვიწრო მონაკვეთით, დაახლოებით 3300-34000 მ-ის ფარგლებში (ნახ.18). ანუ იმ სიმაღლიდან, რომელზეც შესწავლილი ტრანსექტის გადამკვეთი გერგეტის (ორწვერის) მყინვარი გადის. მყინვარიდან უფრო ზემოთ (>3450–3500 მ ზღ. დ.) მცენარეები გვხვდება მხოლოდ ცალკეული სახეობებით შექმნილი აგრეგაციების (Нахуцришვილი, Гамцем-лидзе, 1984) და არა მიკროდაჯგუფებების სახით. იმავე ცენტრალურ კავკასიონზე, ყაზბეგის რეგიონიდან დასავლეთით მამისონის უღ.-ის მიდამოებში, სადაც ჭანჭახის მყინვარი არ ეღობება შესწავლილ ჰიფსომეტრულ ტრანსექტს, მრავალფეროვანი სტრუქტურის მცენარეული მიკროდაჯგუფებები (Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998) ვრცელდება ზღ. დ-დან გაცილებით უფრო მაღალ სიმაღლემდე – დაახლოებით 3600 მ-მდე და მხოლოდ ამის შემდეგ მცენარეულობა წარმოგვიდგება ცალკეული ინდივიდების სახით (Nakhutsrishvili, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b).

მიკროდაჯგუფებების გავრცელების ზედა ზღვარი, მსგავსად ზოგადად, მცენარეულობის გავრცელებისა, დამოკიდებულია განედზე, თვით კონკრეტული მთის სისტემის სიმაღლეზე და მის კონტინენტალობის ხარისხზე. ასე, მაგალითად, აფრიკაში მთა კილიმანჯაროს მიდამოებში ეს ზღვარი 5700 მ-ია; ჰიმალაებში – 5960 მ; ხოლო ევროპის ალპებში – 3970 მ. მთის ყველა სისტემაში მცენარეული მიკროდაჯგუფებების ზედა ზღვარი ყოველთვის ნაკლებია სოლიტარული სახეობების გავრცელების ზედა ზღვარზე (Halloy, 1991; Grabherr *et al.*, 1995; Körner, 2011). ამავე დროს, ჩვენმა კვლევამ აჩვენა, რომ დიდ მყინვარს ძალიან მნიშვნელოვანი გავლენის მოხდენა (ალბათ, სიცივის მძლავრი ირადიაციის მეშვეობით, მათ შორის, სუბსტრატის გაყინვით) შეუძლია ლოკალური მეზორელიეფის სახეობათა მრავალფეროვნებაზე.

ცნობილია, რომ ნიადაგებზე, რომლებიც მინერალური ნივთიერებების რაოდენობისა და შემცველობის მიხედვით კარგად გამოხატული თავისებურებებით გამოირჩევა, გვხვდება მცენარეთა სახეობების დამახასიათებელი სპეცტრი (ლარხერი, 2006; Kikvidze *et al.*, 2020). როგორც ავლნიშნეთ, სუბსტრატის pH გამოხატული ტუტე რეაქციას აღწევს მაღალ სიმაღლეებზე (>3600 მ ზღ. დ.). ამასთან ერთად, მცენარისთვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტების (NPK)

კონცენტრაცია მცირდება ჰიფსომეტრული სიმაღლის მატებასთან ერთად (ნახ. 19). მასთან ერთად მცირდება ნიადაგის ორგანული ნივთიერების შემცველობაც (SOM) და ზედა ჰორიზონტის დღის საშუალო მაქსიმალური ტემპერატურა (60%-ით) (ნახ. 20a, 20b). აბიოტური ფაქტორები როგორცაა: ტემპერატურა, მცენარისთვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტები, ორგანული ნივთიერების შემცველობა (SOM), ნიადაგის გრანულომეტრია, მზის რადიაცია, ქარი, თოვლის საფარი, სუბსტრატის სტაბილურობა და სხვ. განიხილება როგორც მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური პარამეტრები, რომლებიც განაპირობებენ მცენარეთა სივრცითი განაწილების კანონზომიერებებს (Billings, Mooney 1968; Peterson, Billings, 1982; Sakai, Larcher, 1987; Squeo *et al.*, 1993, 1996, 2006; Körner, 2011). ტოპოგრაფიული მახასიათებლები (ჰიფსომეტრული და ექსპოზიციური დამოკიდებულება, ფერდობის დახრილობა) ზემოქმედებს ნიადაგის ცვლადებზე და მნიშვნელოვნად ცვლის მათ (Kitayama, 1992; Aiba, Kitayama, 1999). ჩვენს კვლევაშიც ვლინდება ანალოგიური ტენდენცია, სადაც კორელაციის ანალიზი ადასტურებს ტოპოგრაფიის და ნიადაგის მახასიათებლებს შორის კოლინეარულ დამოკიდებულებას (ცხრ. 4). რელიეფსა და ნიადაგის ცვლადებს შორის კორელაციური კავშირი დასტურდება ორდინაციის ღერძით (ნახ. 21). ანალოგიური დამოკიდებულება გამოვლინდა კვლევის მონაცემებზე აგებული PCA ტესტითაც, სადაც რელიეფსა და ნიადაგიურ ცვლადებს შორის კორელაციის კოეფიციენტი საკმაოდ მაღალია (ნახ. 22), განსაკუთრებით ორ ჯგუფში (nMDS 1 და PCA1), რომლებიც მჭიდროდაა დაკავშირებული მცენარისათვის ხელმისაწვდომ K და N. ამავე დროს, nMDS 2 და PCA 2 კორელაციაშია ნიადაგის pH-თან (ცხრ. 5). სახეობათა განაწილების ანალიზისას გამოიყო ყველაზე მნიშვნელოვანი 2 პარამეტრი: მცენარისათვის ხელმისაწვდომი K და ნიადაგის pH (ცხრ. 6). მიღებული შედეგები (ნახ. 23) ეთანხმება მოსაზრებას, რომ მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვარზე განსაკუთრებით მცირეა სუბსტრატში N და P-ს შემცველობა, რაც დიდი რაოდენობით თოვლის ნადნობი წყლით მათ გამორეცხვას უნდა უკავშირდებოდეს (Haselwandter *et al.*, 1983). ნიშანდობლივია ის ფაქტიც, რომ მცენარეთა სახეობებს აქვთ განსხვავებული მოთხოვნები საკვები ნივთიერებებისადმი, რაც მნიშვნელოვანწილად განსაზღვრავს მათ სივრცით განაწილებას (Tilman, 1982, 1984; Wenk, Dawson, 2007; Jolokhava *et al.*, 2021).

არაერთ ბიოგეოგრაფიულ კვლევაში ხაზი გაესვა კლიმატური მაჩვენებლების როლს ნიადაგის მახასიათებლებსა და მცენარეთა გავრცელების მოდელებში. კლიმატი ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია ჰიფსომეტრულ გრადიენტზე სახეობების გავრცელების კანონზომიერებათა გამოვლენის თვალსაზრისით და მისი მოსალოდ-ნელი ტრანსფორმაციის პროგნოზირებისთვის (Manley, 1961; Motzkin *et al.*, 1999; Jolokhava *et al.*, 2020). მიუხედავად იმისა, რომ დიდ კავკასიონზე მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვარზე კლიმატურ-ედაფური პირობების უაღრესად დაძაბული ხასიათი მრავალ შრომაშია ხაზგასმული (Нахуцришვილი, Гамцемლიძე, 1984; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Nakhutsrishvili, 2013; Abdaladze, *et al.*, 2015; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b), დღემდე არ ყოფილა აღნიშნული მაღალ სიმაღლეებზე შემოდგომაზე სუბსტრატის ნეგატიურ და გაზაფხულზე პოზიტიურ ტემპერატურებში გადასვლის, აგრეთვე სუბსტრატის ადრეული და გვიანდელი გაყინვის კონკრეტული თარიღები. მასზე მხოლოდ ზოგადი საუბარი იყო. თუმცა, სწორედ ეს არის ის კონკრეტული დროითი ჩარჩოები, რომელსაც მცენარე ეგუება სხვადასხვა მორფოლოგიური, ანატომიური, ფენოლოგიური, ტროფიკული, ფიზიოლოგიური, თუ სხვა ფუნქციური ადაპტაციებით და, რაც საფუძვლად უდევს ფუნქციურ, და აქედან გამომდინარე, სახეობრივ მრავალფეროვნებას (აბდალაძე, 2011). ეს ის „კლიმატური ფილტრია“, რომელიც უნდა „გაიაროს“ მცენარემ, რათა გადარჩეს და დამკვიდრდეს ისეთ გარემოში, სადაც ყველა მთავარი ეკოლოგიური ფაქტორი პესიმალურია (Larcher, 1980; Körner, Lärcher, 1988), მათ შორის, ისეთი მნიშვნელოვანი მაჩვენებელი, როგორცაა ნიადაგის ტემპერატურა (Bürli *et al.*, 2021). ამ კონტექსტში, ჩვენმა კვლევამ ტემპერატურის ავტომატური ლოგერების გამოყენებით ეს თარიღები საკმაო სიზუსტით დაადგინა (ცხრ. 7; ნახ. 24), როგორც, მაგალითად, ეს არის ტიროლის ალპებისთვის (ავსტრია) (Larcher, Wagner, 2009, 2010; Larcher, 2012) და ზოგიერთი სხვა მაღალმთიანეთისთვის (Nagy, Grabherr, 2009; Körner, 2021; Lembrechts *et al.*, 2021) და ამასთან, აჩვენა, რომ ზომიერი სარტყლის სუბნივალურ-ნივალური ზონა ეს ისეთი გარემოა, სადაც სუბსტრატის გაყინვა-გაღებების თვალსაზრისით (ტემპერატურის პოზიტიურიდან ნეგატიურში გადასვლა და პირიქით) რაიმე გამოკვეთილი დროითი კანონზომიერების დადგენა ურთულესია. ასეთ გარემოში ყველაფერი დამოკიდებულია ძალიან კონკრეტულ ნაწარმ-ლიეფზე, მის კონფიგურაციაზე, სუბსტრატის ტიპზე, თოვლის საფარზე და მასზე

ქარისა და მზის რადიაციის გავლენაზე. ამავე დროს, ცნობილია რომ თოვლის საფარი, თავის მხრივ, გავლენას ახდენს სუბსტრატის, კონკრეტულად კი რიზოსფეროს ტემპერატურაზე და დიდწილად განსაზღვრავს მცენარეთა სივრცული განაწილების თავისებურებებს, რადგან არსებობს თითქმის წრფივი უარყოფითი კორელაცია თოვლის საფრის სისქესა და სუბსტრატის გაყინვის სიღრმეს შორის (Sakai, Larcher, 1987; Alvarez-Uria, Körner, 2007).

სწორედ ნანოტოპოგრაფიის როგორც უშუალო, ისე არაპირდაპირი გავლენით უნდა იყოს გამოწვეული ის ფლუქტუაციები სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობაში, რომელიც გამოთვლილ იქნა როგორც სუბსტრატის პოზიტიურ და ნეგატიურ საშუალო დღე-ღამურ ტემპერატურაში გადასვლის თარიღების მიხედვით (ნახ.25), ისე GDD-ს საშუალებით (ნახ. 26). ამ მონაცემებიდან ჩანს, რომ ფლუქტუაციები ნაკლებად ეხება N ფერდობს, ალბათ იმიტომ, რომ თოვლის საფარი აქ უფრო სტაბილური და ხანგრძლივია (კიორნერი, 2008).

როგორც ჩვენმა კვლევამ აჩვენა, სიმაღლის ზრდასთან ერთად სახეობების სიუხვე და სახეობრივი სიმდიდრე მცირდება ორივე ექსპოზიციაზე (N, S) (ნახ. 15, 16). სახეობათა სიმდიდრე კი GDD-სთან დადებით კორელაციაშია რაც იმას ნიშნავს, რომ სახეობათა მაქსიმალური რიცხოვნობა ემთხვევა GDD-ს მაქსიმალურ მაჩვენებელს (ნახ. 27). ეს არ არის გასაკვირი, ვინაიდან ცნობილია: თუკი სიმაღლის მატებასთან ერთად მცენარეთა გავრცელებას არ ზღუდავს რაიმე ტოპოგრაფიული მიზეზი, მაშინ მთავარი მალიმიტირებელი ფაქტორი ზაფხულის დაბალი ტემპერატურაა (Odland, 2010). მსგავსი ტენდენცია ვლინდება GLORIA-ს საერთაშორისო სამონიტორინგო ქსელის ფარგლებში ცენტრალურ კავკასიონზე ჩატარებულ კვლევებში (Gigauri *et al.*, 2013, 2016).

ჩვენმა კვლევამ დაადასტურა აქამდე რამდენჯერმე დაფიქსირებული ფაქტი, რომ ცენტრალური კავკასიონის ამ ნაწილში ყველაზე მაღალ აბსოლუტურ სიმაღლეზე (4000 ზღ. დ.) მოზარდი სახეობა არის *Cerastium kasbek* (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili *et al.*, 2005; Nakhutsrishvili, 2013; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b). ჩვენს კვლევაში მაქსიმალური სიმაღლე 3909 მ-ით შემოიფარგლა (ნახ. 28) და ამ სახეობასთან ერთად სხვა არც ერთი არ დაფიქსირებულა. ამასთან, უახლესი მონაცემების თანახმად (ა. ბახია, პირადი შეტყ.), ჩვენს მიერ შესწავლილ ტრანსექტზე 200 მ-ით ზემოთ (4100 მ ზღ. დ.)

როზეტულ *Cerastium kasbek*-თან ერთად მრავალწლოვანი ფაშარკორდიანი მარცვლოვანი *Alopecurus laguroides* და ერთწლოვანი *Senecio sosnowskyi*-იც იქნა დაფიქსირებული. ცნობილია, რომ ჭურჭლოვან მცენარეთა გავრცელების ჰიფსომეტრული ლიმიტი დიდწილადაა დამოკიდებული კონტინენტურობის ხარისხზე (Grabherr *et al.*, 1995). განსხვავებით ყაზბეგის რეგიონისაგან, ცენტრალური კავკასიონის დასავლეთ – ნაკლებკონტინენტალურ ნაწილში (იალბუზისა და შხარას მასივები) *Saxifraga scleropoda* 4200 მ-ს აღწევს (Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b), ხოლო კონტინენტური კლიმატით გამორჩეულ აღმოსავლეთ კავკასიონზე (დაღესტანი) *Cerastium kasbek* უფრო დაბალ სიმაღლეზე გვხვდება (Prima, 1974; Муртазалиев, 2009), ვიდრე ყაზბეგში (ცენტრალური კავკასიონის უკიდურესი აღმოსავლეთი ნაწილი). ჭურჭლოვან მცენარეთა ჰიფსომეტრული ლიმიტი ასევე დამოკიდებულია განედზე (კიორნერი, 2008). ასე, მაგალითად, ეკვატორული აფრიკის ტროპიკულ მთებში მცენარეთა ცალკეული ინდივიდები შემდეგ სიმაღლეებს აღწევენ: 5119 მ (მთა რუვენ-ზორი), 5190 მ (მთა კენია), 5760 მ (მთა კილიმანჯარო); ასევე ეკვატორულ ანდეზში: 5100 მ (ვულკანი ჩიმბორაზო). კიდევ უფრო მაღალ სიმაღლეებზე გვხვდება მცენარეები სუბტროპიკულ ჰიმალაებში (6420 მ) და ანდეზში (5800 მ) (Halloy, 1989, 1991; Grabherr *et al.*, 1995). ზომიერი სარტყლის მთებში მცენარეთა ჰიფსომეტრული ლიმიტი უფრო ნაკლებია: 4450 მ (*Saxifraga biflora*) – ცენტრალურ ალპებში, მთა მატერნჰორნის მიდამოებში (Webb, Gornall, 1989); 4270 მ (*Ranunculus glacialis*) – ცენტრალურ ალპებში მთა ფინსტერაჰორნის მიდამოებში (Körner, 2011); 4200 მ (*Draba araratica*) – მცირე კავკასიონზე მთა არაგაცის მიდამოებში (Восканян, 1976). კიდევ უფრო დაბალი სიმაღლეები ფიქსირდება არქტიკულ მთებში, მაგალითად, სკანდინავიაში. აქ ნორვეგიისა და ზოგადად, ჩრდილოეთ ევროპის უმაღლესი მწვერვალის გალდოპიგენის (2469 მ ზღ. დ.) მიდამოებში *Ranunculus glacialis* გვხვდება 2370 მ-ზე, ხოლო *Saxifraga oppositifolia* – 2350 მეტრზე (Odland, 2010).

ჩვენს კვლევაში, როგორც ეს აღწერილი იყო სხვა შემთხვევებშიც (Halloy, 1989, 1991; Grabherr *et al.*, 1995; კიორნერი, 2008; Odland, 2010; Körner, 2011), დაფიქსირდა ჭურჭლოვან მცენარეთა ცალკეული ინდივიდების უფრო მაღალ აბსოლუტურ სიმაღლეებზე გავრცელება, ვიდრე მიკროდაჯგუფებებისა. აქ საინტერესო ის გარემოებაა, რომ ცენტრალური კავკასიონის ამ რეგიონში ინდივიდუალურ სახეობათა ჰიფსომეტრული ლიმიტი ნანოცენოზების ჰიფსომეტრულ ლიმიტს დაახლოებით 600 მ-ით

აჭარბებს. მათა სხვა სისტემებში ეს სხვაობა ნაკლებია, მაგალითად, სუბტროპიკულ ჰიმალაებში 460 მეტრია (Halloy, 1991; Grabherr *et al.*, 1995), ხოლო ზომიერი სარტყლის ალპებში – 480 მ (Grabherr *et al.*, 1995; Körner, 2011). ვფიქრობთ, რომ ამგვარი განსხვავება გამოწვეული უნდა იყოს გერგეტის მყინვარის მიერ ჩვენი კვლევის ტრანსექტის კვეთით დაახლოებით 3300-3350 მ-ის სიმაღლეზე. თუკი დავუშვებთ, რომ მყინვარის არარსებობის შემთხვევაში აქაც, ისევე როგორც იმავე ცენტრალურ კავკასიონზე, ოღონდ უფრო დასავლეთით – რაჭაში მამისონის უღ. მიდამოებში, ნანოცენოზები 3600 მ-მდე იქნებოდა გავრცელებული (Kikvidze, 1993; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b), მაშინ იმავე რიგის ციფრს – 400 მ-ს მივიღებთ.

ზოგადად, მყინვარის გავლენა მცენარეულობაზე დიდია და მხოლოდ ზემოთ განხილული მაგალითით არ ამოიწურება. მყინვარი მის გასწვრივ სპეციფიკური ცივი მიკროკლიმატის რეჟიმს ამყარებს, რის გამოც გარკვეულ დისტანციაზე ახლოს მას მცენარეები ვერ უახლოვდებიან. ჩვენს კვლევაში აღმოჩნდა, რომ მყინვართან უშუალო სიახლოვეს 2 მეტრიან დისტანციაზე მხოლოდ ის სახეობა (*Cerastium kasbek*) იზრდება, რომელიც რეგიონში ყველაზე მაღალ ჰიფსომეტრულ ლიმიტსაც (Нахуц-რიшვილი, Гамцемлидзе, 1984) აღწევს და შესაბამისად, ადაპტირებულია ყველაზე ცივ პირობებთან (ნახ. 29). მყინვარის თერმული გავლენა იმდენად დიდია, რომ მისი კიდიდან დაახლოებით 30 მ-ზე ახლოს არც ერთი სხვა მცენარე, გარდა *Cerastium kasbek*-ისა არ გვხვდება და მხოლოდ შემდეგ ფიქსირდება სხვა 4 სახეობა, მყინვარიდან 50 მ-ზე ასევე 5-6 სახეობა აღირიცხება; 200 მ-ზე კი მრავალფეროვნება 8 სახეობამდე იზრდება (ნახ. 30, 31). ამრიგად, შეგვიძლია ვთქვათ, რომ მყინვარი მნიშვნელოვან ზეგავლენას ახდენს სახეობათა განსახლების თავისებურებაზე, მათ მრავალფეროვნებაზე, სიმდიდრეზე და შესაბამისად, ნანოცენოზების არათუ რიცხოვნობაზე, არამედ მათ არსებობა-არარსებობაზეც კი.

ცნობილია, რომ სიცოცხლის ზედა ზღვარზე – სუბნივალურ-ნივალურ სარტყლებში მცენარეთა ტემპერატურის რეჟიმს ფლუქტუაციის ძალიან ფართო დიაპაზონი ახასიათებს (Körner, Larcher, 1988; Körner, 2011, 2021). დიდ სიმაღლეებზე თერმული, თუ სხვა ხასიათის სტრესულ პირობებშიც კი (Larcher, 1980; ლარხერი, 2006) მცენარეები ინარჩუნებენ აქტიური ცხოველმოქმედების უნარს (კიორნერი, 2008), განსაკუთრებით მოწმენდილ ამინდში მაღალი ინსოლაციის პირობებში (ნახ. 32.) ეს

ყოველივე ხელს უწყობს სუბნივალურ-ნივალურ ჰაბიტატებში ჭურჭლოვან მცენარეთა მთავარი სტრატეგიის განხორციელებას: ძალიან მოკლე და სტრესული მოვლენებით აღსავსე სავეგეტაციო პერიოდში დააგროვონ საკმარისი ბიომასა და წარმატებით განვლონ განვითარების ყველა ფაზა (აბდალაძე, 2011).

კლდოვანი გარემო, წარმოადგენს ექსტრემალურ ჰაბიტატებს ძალიან მწირი ნიადაგური საფარით. კლდის ნაწილაკების ზომებს შეუძლიათ არსებითი გავლენა იქონიონ მცენარეების კოლონიზაციის უნარზე, არეგულირებენ მცენარის ფესვთა სისტემას და გავლენას ახდენენ მცენარის ზრდაზე (Nagy, Grabherr 2009; Estrada-Medina et al., 2013; Egli, Poulenard 2016). მრავალ კვლევაში დადასტურებულ იქნა მაღალმთაში ნიადაგსა და მცენარეთა განაწილებას შორის მჭიდრო კავშირი (Hutchinson, 1957; Neuwinger, 1970, 1980). ნიადაგწარმომქმნელი ხუთი ძირითადი ფაქტორიდან (ქანი, კლიმატი, რელიეფი, ბიოლოგიური ფაქტორები, დრო/ხნოვანება) კლიმატი ყველაზე მთავარი ეკოლოგიური მაჩვენებელია, რომელიც ლითოსფეროსა და ბიოლოგიურ ფაქტორებზე ზემოქმედებს (Aartsma, 2016). სწორედ კლიმატური მონაცემების შეფასებით მოხდა ჩვენი მონაცემების გაერთიანება ორი კვლევითი რეგიონისთვის – ყაზბეგი და სვანეთი (ნახ. 33, 34), სადაც ხარისხობრივი მაჩვენებლები ორივე რეგიონისთვის მსგავსი იყო. რაოდენობრივმა შედარებამ კი აჩვენა უმნიშვნელო განსხვავებები, რომელიც გავლენას არ იქონიებდა შემდგომი ანალიზისთვის.

ქანების ფრაგმენტაცია (დაშლა) ნიადაგის წარმოქმნის მნიშვნელოვანი საწყისი ეტაპია (Barber, 1995; Lavelle, Spain, 2001), რომელსაც აღწერს კლდის ფრაგმენტების ზომებისა და რაოდენობრივი შეფასების მეთოდი (Jahn et al., 2006). მთებში ჩატარებული არაერთი კვლევა მიუთითებს ნიადაგის ფიზიკური და ქიმიური პროცესების მნიშვნელობაზე (Heimsath et al., 1997; Körner, 2011; Baruck et al., 2016; Zhang et al., 2016). პედოლოგებისა და ეკოლოგების ყურადღება ხშირად მიპყრობილია ნიადაგის გრანულომეტრულ თვისებებზე და ხშირად უგულვებელყოფილია კლდის ფრაგმენტების გავლენა ნიადაგის ფიზიკურ-ქიმიურ თვისებებზე და მცენარის ზრდაზე (Zheng et al., 2021). ამან შეიძლება გამოიწვიოს მცენარეებსა და ნიადაგს შორის ურთიერთქმედების არაადეკვატური გაგება (Hlaváčiková et al., 2015; Ilek et al., 2019). როგორც ჩვენი კვლევიდან გამოვლინდა, დიდი ზომის კლდის ფრაგმენტების (6-20 სმ; 20-60 სმ) მქონე სუბსტრატი რაოდენობრივად ბევრად აღემატება მცირე ზომის

კლდის ფრაგმენტებს, ხოლო ნიადაგი, რომელიც წარმოადგენს ქანის ფრაგმენტაციის პროდუქტს, ყველაზე ნაკლები რაოდენობითაა (ნახ. 35). კორელაციურმა ანალიზმა აჩვენა რომ დიდი ზომის (20-60 სმ) კლდის ფრაგმენტები ძლიერ ნეგატიურ კორელაციაშია მცირე ზომის კლასებთან (0.2-0.6 სმ, 0.6-2 სმ და 2-6 სმ). ამავე დროს, კორელაცია უმნიშვნელოა სიდიდით მეორე კლასის კლდის ფრაგმენტთან (6-20 სმ) და ნიადაგთან (ცხრ. 8). ცნობილია, რომ მაღალმთის ვრცელი რეგიონები დაფარულია განუვითარებელი და არასტრუქტურირებული „ნიადაგებით“, რომლებიც რეგულარულად ირღვევა პერიოდული გაყინვით, ეროზიით, ზვავით, ჩამორეცხვით, გრავიტაციის ძალით განპირობებული გადაადგილებით და ქარით. ამ პრიმიტიულ ნიადაგებზე სახლობენ პიონერი მცენარეები (Poulenard, Podwojewski, 2004). მათში ჭარბობენ ზრდის კომპაქტური და სპეციალიზირებული ფორმები – ბალიშა, შპალერული და როზეტული სახეობები, კრიპტოგრამები (Bertness, Callaway, 1994; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999; Nakhutsrishvili, 1999, 2013). ალპურ-ნივალურ ეკოტონში საკმარისი რაოდენობით მცენარეთა არსებობას გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს ნიადაგწარმომქმნელი პროცესებისთვის. მასში მკვდარ მცენარეულ მასასთან ერთად მონაწილეობენ ბაქტერიები, სოკოები და ნიადაგის უხერხემლოები. ასე, რომ მცენარეებს, რომლებიც კოლონიზირდებიან კლდოვან სუბსტრატზე, წვლილი შეაქვთ ქანების ფრაგმენტაციასა და შემდგომში ნიადაგის წარმოქმნაში (Bashan *et al.*, 2002; 2006; Carrick *et al.*, 2013; Estrada-Medina *et al.*, 2013). ჩვენმა კვლევამ გამოავლინა ასეთ პირობებში მოზარდ სახეობათა სამი ჯგუფი (ნახ. 36, 37). მოლოდინის საპირისპიროდ, მცენარეთა უმრავლესობა არ არის წარმოდგენილი ნიადაგის ფრაგმენტებზე, თუმცა ის სრულად „ათვისებულია“ უმთავრესად ისეთი შპალერული სახეობით, როგორც არის, მაგ., *Sibbaldia parviflora*. აღმოჩნდა, რომ სახეობათა უმრავლესობა უპირატესობას ანიჭებს კლდის დიდი ფრაგმენტებისგან (20-60 სმ, 6-20სმ) შემდგარ სუბსტრატს ასეთია *S. Juniperifolia*, რომელიც არის პეტროფიტი მცენარე და ავლენს ფოტოსინთეზის ძალიან დაბალ, მაგრამ სტაბილურ უნარს იშვიათი დეპრესიებით (აბდალაძე, 1998).

აღსანიშნავია, რომ დიდი ზომის კლდის ფრაგმენტების შემცველი სუბსტრატის პრევალირება უმნიშვნელოვანესი ეკოლოგიური ფუნქციის მატარებელია: ისინი უფრო ეფექტურად ქმნიან მცენარეებისთვის ხელსაყრელ ნანოკლიმატს და, წვრილ ფრაქციებთან შედარებით, ციცაბო ფერდობებზე ნაკლებად მოძრავნი არიან, რითიც

მცენარეები შედარებით დაცული არიან აბიოტური ფაქტორების ნეგატიური ზემოქმედებისგან (Larcher, 1980; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Körner, 2014; Abdaladze *et al.*, 2015; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017 b). კლიმატის გლობალური ცვლილების შედეგად მაღალმთის მცენარეულობის მოსალოდნელი ტრანსფორმაცია (სახეობათა გადანაცვლება ჰიფსომეტრულ გრადიენტზე, ან/და ერთი ექსპოზიციიდან მეორეზე, ზოგიერთი სახეობის ელიმინაცია და ზოგიერთის მიერ ახალი ტერიტორიების ათვისება) სწორედ ასეთ სუბნივალურ-ნივალურ მიკრონიშებზეა დამოკიდებული (Scherrer *et al.*, 2010; Spehn *et al.*, 2012; Scherrer, Körner, 2011; Bürli *et al.*, 2021; Lembrechts *et al.*, 2021). სწორედ ეს არის ის უმნიშვნელოვანესი მექანიზმი, რისი საშუალებითაც მაღალმთა მცენარეთათვის ერთგვარ რეფუგიუმად განიხილება, რომელიც ხელს უწყობს სახეობრივი მრავალფეროვნების შენარჩუნებას (Körner, 2021).

თავი 6. დასკვნები

ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალურ-ნივალურ სარტყლებში ჩატარებული კვლევამ შემდეგი დასკვნების გამოტანის საშუალება მოგვცა:

1. გამოვლინდა ჰიფსომეტრული სიმაღლის და ფერდობის ექსპოზიციის ეფექტები, რომლებიც ზემოქმედებს როგორც სოლიტარულ სახეობათა, ისე სუბნივალურ მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა სივრცულ განაწილებაზე: ა) პრიმიტიული ნიადაგის მცირე ფრაგმენტების არსებობა მხოლოდ დაბალ აბსოლუტურ სიმაღლეზე; ბ) სიმაღლის ზრდასთან ერთად, სუბსტრატის pH-ის სუსტი მჟავიდან გამოხატულ ტუტე რეაქციაში გადასვლა; გ) სიმაღლის ზრდასთან ერთად, მცენარისთვის ხელმისაწვდომი ძირითადი საკვები ელემენტების (N, P, K) და ნიადაგში ორგანული ნივთიერების (SOM) კონცენტრაციის შემცირება; დ) ზაფხულში S ფერდობზე სუბსტრატის უფრო მაღალი ტემპერატურა, ე) S ფერდობზე შემოდგომით და გაზაფხულზე სუბსტრატის ზედა ჰორიზონტის ადრეული (შემოდგომით) და გვიანდელი (გაზაფხულზე) გაყინვის შესაძლებლობა; ვ) სუბნივალურ სარტყელში S ფერდობზე ბევრად უფრო მაღალი აქტიურ ტემპერატურათა ჯამი (GDD) და მისი ძალიან არასტაბილური ხასიათი ნივალურ ზონაში;

2. ფერდობის ექსპოზიციის ეფექტი გამოხატულია მხოლოდ ტრანსექტის საწყის მონაკვეთში (3000 მ ზღ. დ.), სადაც ჯერ კიდევ შემორჩენილია პრიმიტიული ნიადაგის მცირე ფრაგმენტები, რომელიც მთლიანადაა „ათვისებული“ ჭურჭლოვანი მცენარეებითა და კრიპტოგამებით. აქ სახეობათა სიმდიდრე და სიხშირე N ექსპოზიციაზე ბევრად მეტია ისევე, როგორც მცენარეულ მიკროდაჯგუფებათა რიცხოვნობა და პროექციული დაფარულობა. ყველა სხვა სიმაღლეზე ეს მაჩვენებლები ფაქტობრივად ერთნაირია. ეს მიანიშნებს იმაზე, რომ N ფერდობზე, თერმული თვალსაზრისით ზამთარში უკეთეს პირობებში (ღრმა და ხანგრძლივი თოვლის საფარის გამო) გამოხატულია მცენარეთაშორის პოზიტიური ინტერაქცია, ხოლო S-ზე (სადაც თერმული თვალსაზრისით უკეთესი პირობები ზაფხულშია) უფრო აქტუალურია მცენარეთაშორისი ნეგატიური ინტერაქცია, ე.ი. მეტი სითბო

ზამთარში ხელს უნდა უწყობდეს ფაცილიტაციას, ხოლო მეტი სითბო ზაფხულში – კონკურენციას;

3. ნივალურ სარტყელში სიცოცხლის ზედა ზღვართან ახლოს (3900 მ) სუბსტრატში მინერალური ნივთიერებების კონცენტრაცია ისეთივე დაბალია, როგორც სუბნივალური და ნივალური სარტყლების საზღვარზე (3600 მ). ამიტომ ასეთ სიმაღლეზე ეს აბიოტური ფაქტორი არ უნდა იქნეს მიჩნეული მთავარ მალიმიტირებლად. სუბსტრატის ფაქტორებიდან გამოიყო 2 ყველაზე მნიშვნელოვანი – მცენარისთვის ხელმისაწვდომი K და სუბსტრატის pH;

4. გამოვლინდა სახეობათა მიერ ფერდობის ექსპოზიციის პრეფერენცია და ჰიფსომეტრულ გრადიენტზე მისი ცვლილების ფენომენი. დადგინდა 4 ჯგუფი: A – სახეობები, რომლებიც N-დან გადადიან S-ზე (კავშირშია სუბსტრატის pH-ის ვიწრო დიაპაზონთან); B – სახეობები რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ S ექსპოზიციას; C – სახეობები, რომლებიც S-დან გადადიან N-ზე, ან ავლენენ იდიოსინკრაზულობას (არ ანიჭებენ უპირატესობას რომელიმე ექსპოზიციას); D – სახეობები, რომლებიც უპირატესობას ანიჭებენ N ექსპოზიციას;

5. სუბნივალურ-ნივალური სუბსტრატის შემადგენელ კლდის ფრაგმენტების ზომებს შეუძლიათ არსებითი გავლენა იქონიონ მცენარეთა კოლონიზაციის უნარზე და შესაბამისად, სივრცულ განაწილებაზე. აღმოჩნდა, რომ დიდი ზომის ფრაგმენტებიანი (6-20 სმ, 20-60 სმ) სუბსტრატის წილი ბევრად აღემატება კლდის მცირე ზომის ფრაგმენტებიანს, რომელიც ასევე მოიცავს ნიადაგურ ნაწილს, როგორც ქანების ფრაგმენტაციის ბუნებრივ პროდუქტს. გამოვლინდა სხვადასხვა ტიპის სუბსტრატთან ასოცირებული სახეობების სამი ჯგუფი: A – პრიმიტიული ნიადაგის მცირე ფრაგმენტებთან (მთლიანად „ათვისებულია“ უპირატესად ალპური სარტყლის გართხმული, შპალერული სასიცოცხლო ფორმის მცირე რაოდენობის სახეობებით და კრიპტოგამებით); B – წვრილი ნაშალი მასალით შემდგარ შედარებით მოძრავ სუბსტრატთან (აქაც მეტია ალპური სახეობები, მაგრამ მათი რიცხოვნობა ნაკლებია, ვიდრე A ჯგუფში) და C – კლდის დიდი ზომის ნაკლებადმოძრავ სუბსტრატთან (ყველაზე მცირერიცხოვანი, მაგრამ მკაცრ გარემოს შეგუებული ტიპური სუბნივალურ-ნივალური სახეობები). სწორედ ეს უკანასკნელი ნანოჰაბიტატია ყველაზე მნიშვნელოვანი. სწორედ აქ რეალიზდება სიცოცხლის ზედა ზღვარზე მცხოვრებ მცენარეთა

მთავარი სასიცოცხლო სტრატეგია – მიწისზედა მასის მკვეთრი შემცირების წყალობით თავისუფალ ატმოსფეროსთან კავშირის ეფექტური გაწყვეტა და არასასურველი ეკოლოგიური ფაქტორებისთვის (ქარი, დაბალი ტემპერატურა) თავის არიდება;

6. მყინვარის თერმული ეფექტის (სიცივის ირადიაცია) გამორიცხვის შემთხვევაში, კვლევით ტრანსექტზე, მსგავსად მსოფლიოს ბევრი სხვა მაღალმთიანი რეგიონისა, სოლიტარულ სახეობათა ჰიფსომეტრული ლიმიტი 400-450 მ-ით აღემატება მცენარეული მიკროდაჯგუფებების ჰიფსომეტრულ ლიმიტს;

7. ზომიერი სარტყლის სუბნივალურ-ნივალური ზონა ისეთი გარემოა, სადაც სუბსტრატის გაყინვა-გაღვლის თვალსაზრისით (ტემპერატურის პოზიტიურიდან ნეგატიურში გადასვლა და პირიქით) რაიმე გამოკვეთილი დროითი კანონზომიერების დადგენა ურთულესია. აქ ყველაფერი დამოკიდებულია ძალიან კონკრეტულ ნანორელიეფზე და შესაბამის ნანოკლიმატზე;

8. სუბნივალური სარტყლის ქვედა სიმაღლეების (3000-3100 მ ზღ. დ.) ორივე ექსპოზიციაზე მცენარეული მიკროდაჯგუფებების ფლორისტული მსგავსების დაბალი ხარისხი განპირობებულია შედარებით მაღალი სახეობრივი სიმდიდრით, რასაც განაპირობებს ზედა ალპური სახეობების სიჭარბე. სიმაღლის მატებასთან ერთად, სახეობათა სიმდიდრე იკლებს, რჩება მხოლოდ ექსტრემალურ გარემოსთან უკეთ შეგუებული სახეობები. ამიტომ ფლორისტული მსგავსება იზრდება და ნივალურ ზონაში ის მაქსიმალურია;

9. მყინვარი მძლავრი აბიოტური ბარიერია, რომელიც ნაწილობრივ აფერხებს სოლიტარულ სახეობათა ვერტიკალურ გავრცელებას და აბსოლუტურად ზღუდავს ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე მცენარეული მიკროდაჯგუფებების შემდგომ განვითარებას. მყინვარიდან ზემოთ მცენარეულობა მხოლოდ და მხოლოდ ცალკეული ინდივიდების სახითაა წარმოდგენილი და ისინიც მკვეთრად შემცირებულია როგორც სიმდიდრის, ისე სიხშირის თვალსაზრისით. აქედან გამომდინარე, მყინვარს (სიცივის მძლავრი ირადიაციის მეშვეობით, მათ შორის, მიმდებარე სუბსტრატის გაყინვით) ძალიან მნიშვნელოვანი გავლენის მოხდენა შეუძლია ლოკალური მეზორელიეფის სახეობათა მრავალფეროვნებაზე;

10. როგორც ცნობილია, მაღალმთის მცენარეთა სენსიტიურობის მაღალ დონეს განაპირობებს მათი სტენოტოპური ხასიათი. ჩვენს კვლევაში გამოვლინდა, რომ სახეობათა 2/3 წარმოდგენილია მცირე, რიგ შემთხვევაში, მინიმალური სიხშირით. სახეობის დაბალი სიხშირე, მის ფუნქციურ მახასიათებლებთან ერთად, უნდა განიხილებოდეს მაღალი სენსიტიურობის კიდევ ერთი ინდიკატორად. მას მნიშვნელობა ექნება კლიმატის გლობალური ცვლილების ეკოლოგიური პერსპექტივების ანალიზისას;

11. დადასტურდა, რომ *Cerastium kasbek* საქართველოს ფლორის ის ტაქსონია, რომელიც ცენტრალური კავკასიონის აღმოსავლეთ ნაწილში უმაღლეს წერტილს აღწევს და, განსხვავებით სხვა სახეობებისგან, გვხვდება ორივე ექსპოზიციის ყველა სიმაღლეზე. ამასთან, ჭურჭლოვან მცენარეთა გავრცელების ზედა ზღვარზე - ყველაზე სტრეს-დომინანტურ ჰაბიტატშიც კი, სადაც ექსტრემალური ეკოლოგიური პირობების დიდი ვარიაციებია და თერმული სტრესის ალბათობა დიდია, მას CO₂-ის ასიმილაციისა და ზრდა-განვითარების პროცესებისთვის მოწმენდილ ამინდში დღე-ღამეში მინიმუმ 12-საათიანი პერიოდი მაინც აქვს;

12. ვინაიდან სახეობათა რიცხოვნობა მაღალი ხარისხით არ კორელირებს აქტიურ ტემპერატურათა ჯამთან (GDD), ამიტომ მხოლოდ სუბსტრატის ტემპერატურა (შესაბამისად, აქტიური ტემპერატურების ჯამი, თოვლის საფარის სიმძლავრე და ხანგრძლივობა) არ უნდა იყოს გამოკვეთილი მალიმიტირებელი ეკოლოგიური ფაქტორი. ასეთ უკიდურეს სიმაღლეებზე მალიმიტირებელი ფაქტორთა მთელი კომპლექსი უნდა იყოს;

13. ნივალურ სარტყელში GDD-ს არასტაბილური ხასიათი მეტყველებს იმაზე, რომ ძალიან მაღალ სიმაღლეებზე მთელი ფერდობის საშუალო ექსპოზიციაზე ბევრად უფრო მნიშვნელოვანია ნანოჰაბიტატების (მიკრონიშების) ექსპოზიცია, რაც სახეობებს მეტი არჩევანის საშუალებას აძლევს და ამგვარად, ხელსაყრელი ეკოლოგიური მიკრონიშების დაკავების მეტ შესაძლებლობას ქმნის. ამას კი უაღრესად დიდი მნიშვნელობა ექნება კლიმატის გლობალური ცვლილების შედეგად მცენარეულობის მოსალოდნელი ტრანსფორმაციის ტენდენციების გამოსავლენად.

გამოყენებული ლიტერატურა

1. აბდალაძე ო. (2011). საქართველოს ალპურ მცენარეთა ფუნქციური მრავალფეროვნება და კლიმატის გლობალური ცვლილება. გ. ნახუცრიშვილი (რედ) საქართველოს ბიომრავალფეროვნება. საქ. მეცნ. ეროვნ. აკად, თბილისი, 15-18.
2. აბდალაძე ო., გობეჯიშვილი რ., ნახუცრიშვილი გ., & ნეიძე ვ. (1998): ხევი. თბილისი, ბუნებ. დაცვ. მსოფლ. ფონდის (WWF) გამომც., 48 გვ.
3. ზურებიანი ა. (1973). ზემო სვანეთის სუბნივალური და ნივალური სარტყლის ფლორა. საქართველოს სსრ მეცნ. აკადემიის მცენარეთა სისტემატიკისა და გეოგრაფიის ნარკვევები, 30, გვ. 55-61.
4. კეცხოველი ნ., ხარაძე ა., & გაგნიძე რ. (1971-2013). საქართველოს ფლორა, ტ. I-XIII. მეცნიერება, თბილისი.
5. კიორნერი ქ. (2008). ალპურ მცენარეთა ეკოლოგია. ილიას. სახ. უნივერ. გამომცემლობა (357 გვ.). საქართველო, თბილისი.
6. კორძაძია მ. (1961). საქართველოს კლიმატი. საქართველოს სსრ მეცნ. აკად. გამომც., თბილისი.
7. ლარხერი, ვ. (2006). მცენარეთა ეკოლოგია. უნივერსალი, თბილისი (485 გვ).
8. მარუაშვილი ლ (1969). საქართველოს ფიზიკური გეოგრაფია. თბილისი.
9. საბაშვილი მ. (1965): საქართველოს სსრ ნიადაგები. გამომც. „მეცნიერება“, თბ.
10. საქართველოს მცენარეების სარკვევი. (1964). მეცნიერება, თბილისი, ტ. I, 458 გვ.
11. საქართველოს მცენარეების სარკვევი. (1969). მეცნიერება, თბილისი, ტ. II, 508 გვ.
12. ტალახაძე, გ.რ. (1962). ნიადაგმცოდნეობის პრაქტიკუმი. საქართველოს სასოფლო-სამეურნეო ინსტიტუტი, თბილისი.
13. ტიელიძე ლ. (2016). საქართველოს მცენარეების კატალოგი. თბილისი, 116 გვ.
14. ურუშაძე თ. (1997). საქართველოს ძირითადი ნიადაგები. გამომც. „მეცნიერება“ (267 გვ.). საქართველო, თბილისი.

15. „საქართველოს ფლორის ნომენკლატურული ნუსხის“, 2018
16. Aartsma, P. (2016). Climate, A Driving Factor Behind Soil Formation In Proglacial Areas In The European Alps (Doctoral dissertation, Master thesis. Master Earth and Environment Soil Geography and Landscape Group, Wageningen University).
17. Abdaladze, O., Nakhutsrishvili, G., Batsatsashvili, K., Gigauri, K., Jolokhava, T., & Mikeladze, G. (2015). Sensitive alpine plant communities to the global environmental changes (Kazbegi region, the Central Great Caucasus). *Am J Environ Prot*, 4(3-1), 93-100.
18. Aiba, S.I., & Kitayama, K. (1999). Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 140(2), 139-157.
19. Alvarez-Uria, P., & Körner, C. (2007). Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional ecology*, 21(2), 211-218.
20. Anic, V., Hinojosa, L.F., Díaz-Forester, J., Bustamante, E., de la Fuente, L.M., Casale, J.F., ... & Ginocchio, R. (2010). Influence of soil chemical variables and altitude on the distribution of high-alpine plants: the case of the Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(2), 152-163.
21. Armas, C., Ordiales, R., & Pugnaire, F. I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682-2686.
22. Arthur, M.A., & Fahey, T.J. (1993). Controls on soil solution chemistry in a subalpine forest in north-central Colorado. *Soil Science Society of America Journal*, 57(4), 1122-1130.
23. Barber, S.A. (1995). *Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach*. John Wiley & Sons
24. Baruck, J., Nestroy, O., Sartori, G., Baize, D., Traidl, R., Vrščaj, B., ... & Geitner, C. (2016). Soil classification and mapping in the Alps: The current state and future challenges. *Geoderma*, 264, 312-331.
25. Bashan, Y., Li, C.Y., Lebsky, V.K., Moreno, M., & De-Bashan, L.E. (2002). Primary colonization of volcanic rocks by plants in arid Baja California, Mexico. *Plant Biology*, 4(03), 392-402.

26. Bashan, Y., Vierheilig, H., Salazar, B.G., & de-Bashan, L.E. (2006). Primary colonization and breakdown of igneous rocks by endemic, succulent elephant trees (*Pachycormus discolor*) of the deserts in Baja California, Mexico. *Naturwissenschaften*, 93(7), 344-347.
27. Bedeleian, H. (2003). Considerations on the parent material in the soil developed on the evaporite deposits from Stana (Cluj District). *Studia UBB Geologia*, 48(2), 59-66.
28. Bell, E.M., & Callaghan, T.V. (2012). What are extreme environments and what lives in them?. *Life at extremes: environments, organisms and strategies for survival*, 1-12.
29. Bertness, M.D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9(5), 191-193.
30. Billings, W.D. (1974). Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and alpine research*, 6(2), 129-142.
31. Billings, W.D., & Mooney, H.A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological reviews*, 43(4), 481-529.
32. Bondyrev, I.V., Davitashvili, Z.V., & Singh, V.P. (2015). *The geography of Georgia: problems and perspectives*. Springer International Publishing.
33. Box, D., Ehnebuske, D., Kakivaya, G., Layman, A., Mendelsohn, N., Nielsen, H. F., ... & Winer, D. (2000). Simple object access protocol (SOAP) 1.1.
34. Braun-Blanquet, J. (1926). *Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae): mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse im schweizerischen Nationalparkgebiet; mit 36 Tabellen*. Fretz.
35. Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., ... & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of ecology*, 18-34.
36. Bürli, S., Theurillat, J.P., Winkler, M., Lamprecht, A., Pauli, H., Rixen, C., ... & Vittoz, P. (2021). A common soil temperature threshold for the upper limit of alpine grasslands in European mountains. *Alpine Botany*, 131(1), 41-52.
37. Butterfield, B.J., Cavieres, L.A., Callaway, R.M., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., ... & Brooker, R.W. (2013). Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity

in severe environments. *Ecology Letters*, 16(4), 478-486.

38. Caldwell, M.M. (1968). Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecological Monographs*, 38(3), 243-268.

39. Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., ... & Cook, B.J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844-848.

40. Carrick, S., Palmer, D., Webb, T., Scott, J. & Lilburne, L. 2013. Stony soils are a major challenge for nutrient management under irrigation development. Accurate and efficient use of nutrients on farms. *Accurate and efficient use of nutrients on farms 2013*: 1-8.

41. Cavieres, L.A., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., ... & Callaway, R. M. (2014). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology letters*, 17(2), 193-202.

42. Ceacero, C.J., Díaz-Hernández, J.L., del Campo, A.D., & Navarro-Cerrillo, R.M. (2020). Soil rock fragment is stronger driver of spatio-temporal soil water dynamics and efficiency of water use than cultural management in holm oak plantations. *Soil and Tillage Research*, 197, 104495.

43. Cernusca, A. (1976). Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. *Oecol Plant*.

44. Chapin III, F.S., & Korner, C. (1996). Arctic and alpine biodiversity: its patterns, causes and ecosystem consequences. *Trends Ecol Evol* 9: 45-47.

45. Chapin III, F.S., Shaver, G.R., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J., & Laundre, J.A. (1995). Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 76(3), 694-711.

46. Darmody, R.G., Thorn, C.E., Schlyter, P., & Dixon, J.C. (2004). Relationship of vegetation distribution to soil properties in Kärkevagge, Swedish Lapland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36(1), 21-32.

47. Davies, K.W., Bates, J.D., & Miller, R.F. (2007). Environmental and vegetation relationships of the *Artemisia tridentata* spp. *wyomingensis* alliance. *Journal of Arid Environ-*

ments, 70(3), 478-494.

48. Dietrich, L., & Körner, C. (2014). Thermal imaging reveals massive heat accumulation in flowers across a broad spectrum of alpine taxa. *Alpine Botany*, 124(1), 27-35.
49. Egli, M. & Poulenard, J. 2016. Soils of mountainous landscapes. *International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment and Technology: People, the Earth, Environment and Technology 2016*: 1-10.
50. Egli, M., Mirabella, A., Sartori, G., Zanelli, R., & Bischof, S. (2006). Effect of north and south exposure on weathering rates and clay mineral formation in Alpine soils. *Catena*, 67(3), 155-17.
51. Eisenhauer, N., Dobies, T., Cesarz, S., Hobbie, S. E., Meyer, R.J., Worm, K., & Reich, P. B. (2013). Plant diversity effects on soil food webs are stronger than those of elevated CO₂ and N deposition in a long-term grassland experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(17), 6889-6894.
52. Ellenberg, H. (1973). Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme nach funktionalen Gesichtspunkten. In *Ökosystemforschung* (pp. 235-265). Springer, Berlin, Heidelberg.
53. Estrada-Medina, H., Graham, R.C., Allen, M.F., Jiménez-Osornio, J.J., & Robles-Casolco, S. (2013). The importance of limestone bedrock and dissolution karst features on tree root distribution in northern Yucatán, México. *Plant and soil*, 362(1), 37-50.
54. Franz, H. (1979). *Ökologie der Hochgebirge*, Stuttgart. Eugen Ulmer.
55. Friend, J.A. (1992). Achieving soil sustainability. *Journal of Soil and Water Conservation*, 47(2), 156-157.
56. Gagnidze R. (2005): *Nomenclature of vascular plants of Georgia*. – Universali, Tbilisi, 248 pp.
57. Gagnidze R., Shetekauri Sh., Margalitadze N., Kikodze A. (2006): *Svaneti*. Tbilisi, Institute of Botany, 60 p.
58. Gagnidze, R.I., & Kemularia-Natadze, L.M. (1985). *Botanicheskaia`geografiia`i flora Racha-Lechkhumi (Zapadnaia`Gruziiã)/RI Gagnidze, LM Kemularia-Natadze*.
59. Gagnidze, R., Gviniashvili, T.S., Shetekauri, S.H., & Margalitadze, N. (2002). Endemic

genera of the Caucasian flora. Feddes Repertorium: Zeitschrift für Botanische Taxonomie und Geobotanik, 113(7-8), 616-63.

60. Ganssen, R., & Gracanic, Z. (1972). Soil geography with special reference to the soils of Central Europe. Soil geography with special reference to the soils of Central Europe., (2nd edition).

61. Gavlak, R., Horneck, D., Miller, R.O., & Kotuby-Amacher, J. (2003). Soil, plant and water reference methods for the western region. WCC-103 Publication, Fort Collins, CO.

62. Gensac P. (1990). Plant and soil groups in the alpine grasslands of the Vanoise Massif, French Alps. Arctic and Alpine Research, 22: 195–201.

63. Gigauri, K., Abdaladze, O., Nakhutsrishvili, G., & Akhalkatsi, M. (2014). Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of the Central Greater Caucasus. Int. J. Ecosys. & Ecol. Sci, 4(4), 573-578.

64. Gigauri, K., Akhalkatsi, M., Abdaladze, O., & Nakhutsrishvili, G. (2016). Alpine plant distribution and thermic vegetation indicator on GLORIA summits in the Central Greater Caucasus. Pakistan Journal of Botany, 48(5), 1893-1902.

65. Gigauri, K., Akhalkatsi, M., Nakhutsrishvili, G., & Abdaladze, O. (2013). Monitoring of vascular plant diversity in a changing climate in the alpine zone of the Central Greater Caucasus. Turkish Journal of Botany, 37(6), 1104-1114.

66. Gleason H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 53(1): 7–26.

67. Grabherr, G., Gottfried, M., Gruber, A., & Pauli, H. (1995). Patterns and current changes in alpine plant diversity. In Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences (pp. 167-181). Springer, Berlin, Heidelberg.

68. Greenwood Press, Westport, Connecticut, USA, 456 p.

69. Guisan, A., Theurillat, J.P., & Kienast, F. (1998). Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. Journal of Vegetation Science, 9(1), 65-74.

70. Halloy, S. (1991). Islands of life at 6000 m altitude: the environment of the highest autotrophic communities on Earth (Socompa Volcano, Andes). Arctic and Alpine Research,

23(3), 247-262.

71. Halloy, S. (1989). Altitudinal limits of life in subtropical mountains: what do we know?
72. Haselwandter, K., Hofmann, A., Holzmann, H.P., & Read, D.J. (1983). Availability of nitrogen and phosphorus in the nival zone of the Alps. *Oecologia*, 57(1), 266-269.
73. Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., ... & Loreau, M. (2010). General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, 91(8), 2213-2220.
74. Heimsath, A.M., Dietrich, W.E., Nishiizumi, K., & Finkel, R.C. (1997). The soil production function and landscape equilibrium. *Nature*, 388(6640), 358-361.
75. Hill, M.O. (1991). Patterns of species distribution in Britain elucidated by canonical correspondence analysis. *Journal of biogeography*, 247-255.
76. Hlaváčiková, H., Novák, V., & Holko, L. (2015). On the role of rock fragments and initial soil water content in the potential subsurface runoff formation. *J. Hydrol. Hydro-mech*, 63(1), 71-81.
77. Holtmeier, F.K., & Broll, G. (1992). The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, USA. *Arctic and Alpine Research*, 24(3), 216-228.
78. Hutchinson, G.E. (1957). *A treatise on limnology. Vol 1: Georgraphy, physics and chemistry.* John Wiley & Sons.
79. Ilek, A., Kucza, J., & Witek, W. (2019). Using undisturbed soil samples to study how rock fragments and soil macropores affect the hydraulic conductivity of forest stony soils: Some methodological aspects. *Journal of hydrology*, 570, 132-140.
80. IPCC, 2021. *Climate Change (2021). The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press.
81. Jackson, M. L. (2005). *Soil chemical analysis: Advanced course.* UW-Madison Libraries parallel press.

82. Jahn, R., Blume, H.P., Asio, V.B., Spaargaren, O., & Schad, P. (2006). Guidelines for soil description: Rome. Italy, FAO (Food and Agriculture Organization), 97, 9251055211-97.
83. Jarvis S.C. (1974). Soil factors affecting the distribution of plant communities on the cliffs of Craig Breidden, Montgomeryshire. *The Journal of Ecology*, 62: 721–733.
84. Jenny, H. (1994). *Factors of soil formation: a system of quantitative pedology*. Courier Corporation.
85. Jenny, H. (2012). *The soil resource: origin and behavior (Vol. 37)*. Springer Science & Business Media.
86. Jolokhava, T., Abdaladze, O., Asanidze, Z., & Kikvidze, Z. (2020b, April). The importance of rock particle size to localized plant species distribution in subnival habitats of the Central Great Caucasus Mountains. *Soil Science Society of Pakistan*, 39(2): 194-203.
87. Jolokhava, T., Abdaladze, O., Gadilia, S., & Kikvidze, Z. (2020a). Variable soil pH can drive changes in slope aspect preference of plants in alpine desert of the Central Great Caucasus (Kazbegi district, Georgia). *Acta Oecologica* 105, 103582.
88. Jolokhava, T., Abdaladze, O., Gigauri K., & Kikvidze Z. (2021). Gradient analysis of soil-plant interactions from the alpine-nival ecotone to the snowline on slopes of the Central Great Caucasus (Kazbegi Region, Georgia). *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 163-175.
89. Kainmüller, C. (1975). Temperaturresistenz von Hochgebirgspflanzen. *Anz. Math.-Naturwiss. Kl. Osterr. Akad. Wiss.* (1975): 67-75.
90. Kardol, P., Martijn Bezemer, T., & Van Der Putten, W. H. (2006). Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecology letters*, 9(9), 1080-1088.
91. Kazakis, G., Ghosn, D., Remoundou, I., Nyktas, P., Talias, M.A., & Vogiatzakis, I.N. (2021). Altitudinal vascular plant richness and climate change in the alpine zone of the Lefka oriCrete, *Diversity* ,13 (1), 22.
92. Kent, M. (2011). *Vegetation description and data analysis: a practical approach*. John Wiley & Sons.
93. Kikvidze, Z. (1993). Plant species associations in alpine-subnival vegetation patches in the Central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, 4(3), 297-302.

94. Kikvidze, Z., & Callaway, R. M. (2009). Ecological facilitation may drive major evolutionary transitions. *BioScience*, 59(5), 399-404.
95. Kikvidze, Z., & Nakhutsrishvili, G. (1998). Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science*, 9(2), 261-264.
96. Kikvidze, Z., & Nakhutsrishvili, G. (1998). Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science*, 9(2), 261-264.
97. Kikvidze, Z., Brooker, R. W., Butterfield, B.J., Callaway, R.M., Cavieres, L.A., Cook, B.J., ... & Schöb, C. (2015). The effects of foundation species on community assembly: a global study on alpine cushion plant communities. *Ecology*, 96(8), 2064-2069.
98. Kikvidze, Z., Jolokhava, T., Bakhia, A., & Abdaladze, O. (2020). Jumping the barrier: does a glacier tongue affect species distribution along the elevation gradient in the subnival and nival belts? A case study on Mt. Kazbegi, Georgia, central Great caucasus Mountains. *Botanica Serbica*, 44(2), 219-229.
99. Kikvidze, Z., Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., & Callaway, R.M. (2011). Climatic drivers of plant-plant interactions and diversity in alpine communities. *Alpine Botany*, 121(1), 63-70.
100. Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Brooker, R.W., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., & Callaway, R.M. (2005). Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology*, 86(6), 1395-1400.
101. Kikvidze, Z., Suzuki, M., & Brooker, R. (2011). Importance versus intensity of ecological effects: why context matters. *Trends in ecology & evolution*, 26(8), 383-388.
102. Kitayama, K. (1992). An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, 102(2), 149-171.
103. Knapik, L.J., Scotter, G.W., & Pettapiece, W.W. (1973). Alpine soil and plant community relationships of the Sunshine area, Banff National Park. *Arctic and Alpine Research*, 5(sup3), A161-A170.
104. Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574.

105. Körner, C. (2011). The grand challenges in functional plant ecology. *Frontiers in plant science*, 2, 1.
106. Körner, C. (2012). High elevation treelines. In *Alpine Treelines* (pp. 1-10). Springer, Basel.
107. Körner, C. (2014). Mountain ecosystems in a changing environment. *Journal on Protected Mountain Areas Research and Management*, 6, 71-77.
108. Körner, C. (2021). Alpine treelines. In *Alpine plant life* (pp. 141-173). Springer, Cham.
109. Körner, C., & Körner, C. (1999). Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems.
110. Körner, C., & Larcher, W. (1988, January). Plant life in cold climates. In *Symposia of the Society for Experimental Biology* (Vol. 42, pp. 25-57).
111. Larcher W. (1987). Stress bei Pflanzen. *Naturwiss* 74: 157-167.
112. Larcher, W. (1980). Klimastress im Gebirge — adaptationstraining und selektionsfilter für pflanzen. In *Florenzeschichte im Spiegel blütenökologischer Erkenntnisse* (pp. 49-80). VS Verlag für Sozialwissenschaften.
113. Larcher, W. (2012). Bioclimatic temperatures in the high Alps. In *Plants in Alpine regions* (pp. 21-27). Springer, Vienna.
114. Larcher, W., & Wagner, J. (2009). High mountain bioclimate: temperatures near the ground recorded from the timberline to the nival zone in the Central Alps. *Contrib Nat Hist Berne*, 12, 857-874.
115. Larcher, W., Kainmüller, C., & Wagner, J. (2010). Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(1), 3-18
116. Lavelle, P., & Spain, A. V. (2001). Soil organisms. *Soil Ecology*, 201-356.
117. Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280.

118. Leimu, R., & Fischer, M. (2008). A meta-analysis of local adaptation in plants. *PLoS one*, 3(12), e4010.
119. Lembrechts, J.J., van den Hoogen, J., Aalto, J., Ashcroft, M. B., De Frenne, P., Kemppinen, J., Kopecký, M., Luoto, M., Maclean, I.M.D., Crowther, T.W., Bailey, J. J., Haesen, S., Klinges, D. H., Niittynen, P., Scheffers, B. R., Van Meerbeek, K., Aartsma, P., Abdalaze, O., Abedi, M., ... Lenoir, J. (2021). Global maps of soil temperature. *Global Change Biology*, 00, 1-35.
120. Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *science*, 320(5884), 1768-1771.
121. Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *science*, 320(5884), 1768-1771.
122. Lopez, B.R., Bashan, Y., Bacilio, M., & Cruz-Agüero, G.D.L. (2008). Rock-colonizing plants: abundance of the endemic cactus *Mammillaria fraileana* related to rock type in the southern Sonoran Desert. In *Herbaceous Plant Ecology* (pp. 211-224). Springer, Dordrecht.
123. Lunde, T. (1962). An investigation into the pH-amplitude of some mountain plants in the county of Troms (No. 20). Tromsø Museum.
124. Manley, G. (1961). The late-glacial climate of north-west England. *Geological Journal*, 2(2), 188-215.
125. Mason, R.L., & Gunst, R. F. (1985). Selecting principal components in regression. *Statistics & probability letters*, 3(6), 299-301
126. Matchavariani, L. (*Ed*). *The Soils of Georgia*. World Soils Book Series, ISBN 978-3-030-18508-4, Switzerland, Springer, 2019, 179 p.
127. Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F.I., ... & Callaway, R. M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities?. *Ecology letters*, 9(7), 767-773.
128. Molau, U., & Molgaard, P. (1996). *ITEX Manual second edition*. Denmark: Danish

Polar Center.

129. Moser, W. (1975). Limits of growth in a micro- cosm. *Austria Today*, 3: 39-40.
130. Motzkin, G., Wilson, P., Foster, D. R., & Allen, A. (1999). Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: the importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science*, 10(6), 903-920.
131. Mountain Biodiversity and Global Change. *GMBA – DIVERSITAS*. Basel 59.
132. Nagy, L., & Grabherr, G. (2009). *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press on Demand.
133. Nakhutsrishvili G. (2003). High mountain vegetation of the Caucasus region. – In: Nagy L., Grabherr G., Körner Ch. & Thompson D.B.A (Edit): *Alpine biodiversity in Europe*. *Ecol. Stud.* pp. 167.
134. Nakhutsrishvili G., & Gagnidze, R. (1999). Die subnivale und nivale hochgebirgsvegetation des kaukasus. *Phytocoenosis* 11. 173-182.
135. Nakhutsrishvili G., Abdaladze O. & Kikodze A. (2005). *Khevi, kazbegi region*. Tb., 54 p.
136. Nakhutsrishvili G., Abdaladze O. (2017a): *Vegetation of the Central Great Caucasus along W-E and N-S transects*. In: Nakhutsrishvili G., Abdaladze O., Batsatsashvili K. Spehn E., Körner Ch. (eds) *Plant Diversity in the Central Great Caucasus: A Quantitative Assessment*. Springer International Publishing AG, Switzerland Basel, pp. 11-16.
137. Nakhutsrishvili G., Abdaladze O. (2017b): *Plant diversity of the Central Great Caucasus*. In: Nakhutsrishvili G., Abdaladze O., Batsatsashvili K. Spehn E., Körner Ch. (eds) *Plant Diversity in the Central Great Caucasus: A Quantitative Assessment*. Springer International Publishing AG, Switzerland Basel), pp. 17-111.
138. Nakhutsrishvili G., Abdaladze O., & Kikodze A. (2005). *Khevi, kazbegi region (54 p.)*. Georgia, Tbilisi.
139. Nakhutsrishvili G., Abdaladze O., Akhalkatsi M. (2006): *Biotope Types of the Treeline of the Central Greater Caucasus*. – In: D. Gafta, J. Akeroyd (eds.): *Nature Conservation: Concepts and Practice*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 211-225.
140. Nakhutsrishvili, G. (1999). Evergreen broad-leaved vegetation in the Colchis. In

Conference on Recent Shifts in Vegetation Boundaries of Deciduous Forests, Especially Due to General Global Warming (pp. 167-179). Birkhäuser, Basel.

141. Nakhutsrishvili, G. (2013). On the Altitudinal Differentiation of the Vegetation of Georgia. In *The Vegetation of Georgia (South Caucasus)* (pp. 13-16). Springer, Berlin, Heidelberg.

142. Nakhutsrishvili, G.S. (1998). The vegetation of the subnival belt of the Caucasus Mountains. *Arctic and alpine research*, 30(3), 222-226.

143. Nakhutsrishvili, G., & Abdaladze, O. (2017). Vegetation of the Central Great Caucasus along WE and NS transects. In *Plant diversity in the Central Great Caucasus: a quantitative assessment* (pp. 11-16). Springer, Cham.

144. Nakhutsrishvili, G., & Abdaladze, O. (2017). Vegetation of the Central Great Caucasus along WE and NS transects. In *Plant diversity in the Central Great Caucasus: a quantitative assessment* (pp. 11-16). Springer, Cham.

145. Nakhutsrishvili, G., & Abdaladze, O. (2017b). Plant diversity of the central great Caucasus. p. 17-132. In: *Plant Diversity in the Central Great Caucasus: A Quantitative Assessment*. G. Nakhutsrishvili, G. O. Abdaladze, K. Batsatsashvili, C. Körner and E. Spehn (eds.). Springer, Cham, Berlin, Heidelberg.

146. Nakhutsrishvili, G., & Gagnidze, R. (1999). Die subnivale und nivale Hochgebirgsvegetation des Kaukasus. *Phytocoenosis*, 11, 173-183.

147. Nakhutsrishvili, G., Abdaladze, O., & Batsatsashvili, K. (2021). Ecological Gradients (West-East) and Vegetation of the Central Great Caucasus. *Bocconea*, 29: 157-168.

148. Nakhutsrishvili, G., Abdaladze, O., & Batsatsashvili, K. Ecological Gradients (West-East) and Vegetation of the Central Great Caucasus.

149. Nakhutsrishvili, G., Abdaladze, O., & Kikodze, A. (2005). *Khevi: Kazbegi region*. Institute of Botany.

150. Neuwinger, I. (1970). Böden der subalpinen und alpinen Stufe in den Tiroler Alpen. *Mitteilungen der Ostalpin-Dinarischen Gesellschaft für Vegetationskunde*, 11, 135-150.

151. Neuwinger, I. (1980). Erwärmung, Wasserrückhalt und Erosionsbereitschaft subal-

piner Boden. Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt.

152. Noroozi, J., Pauli, H., Grabherr, G., & Breckle, S. W. (2011). The subnival–nival vascular plant species of Iran: a unique high-mountain flora and its threat from climate warming. *Biodiversity and Conservation*, 20(6), 1319–1338.
153. Odland A. (2010): Importance of mountain height and latitude for the altitudinal distribution limits of vascular plants in Scandinavia: are the mountains high enough? – *FENNIA*, 188, 2: 149-162.
154. Olsen, S.R. (1954). Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate (No. 939). US Department of Agriculture.
155. Palmer, M.W. (1993). Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74(8), 2215–2230.
156. Pärtel, M. (2002). Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83(9), 2361–2366.
157. Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J. L.B., & Grabherr, G. (2012). Recent plant diversity changes on Europe’s mountain summits. *Science*, 336(6079), 353–355.
158. Pawlowski B. (1928). Guide de l’excursion botanique dans les Monts Tatras (environs du lac “Morskie Oko” et du massif des Cerwone Wierchy) Accompagne de le caractéristique geobotanique generale des Tatras. Krakow, 61 S.
159. Peterson, K.M., & Billings, W.D. (1982). Growth of alpine plants under controlled drought. *Arctic and Alpine Research*, 14(3), 189–194.
160. Pohl, M., Alig, D., Körner, C., & Rixen, C. (2009). Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. *Plant and Soil*, 324(1), 91–102.
161. Potash Development Association. (2005). Soil analysis: Key to nutrient management planning. Potash Development Association.
162. Poulénard, J., & Podwojewski, P. (2004). Alpine soils.
163. Praeg, N., Pauli, H., & Illmer, P. (2019). Microbial diversity in bulk and rhizosphere soil of *Ranunculus glacialis* along a high-alpine altitudinal gradient. *Frontiers in microbiology*.

logy, 1429.

164. Prima, V.M. (1974). Subnival flora of the Eastern Caucasus: its composition, ecological, biological and geographical analysis. Flora and vegetation of the Northern Caucasus. Ordzhonikidze, 46-69.

165. Randin, C.F., Pellissier, L., Guisan, A., & Nakhutsrishvili, G. (2017). A Comparison of Climatic Niches of the Same Alpine Plant Species in the Central Caucasus and the Alps. In Plant Diversity in the Central Great Caucasus: A Quantitative Assessment (pp. 133-144). Springer, Cham.

166. Reisigl, H., & Pitschmann, H. (1958). Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol). *Vegetatio*, 8(2), 93-129.

167. Retzer, J.L. (1974). Alpine soils. Arctic and alpine environments, 771-802

168. Rezaei, S.A., & Gilkes, R.J. (2005). The effects of landscape attributes and plant community on soil chemical properties in rangelands. *Geoderma*, 125(1-2), 167-176.

169. Sakai, A., & Larcher, W. (1987). Cold acclimation in plants. In Frost Survival of Plants (pp. 97-137). Springer, Berlin, Heidelberg.

170. Sakhokia, M., & Khutsishvili, E. (1975). *Conspectus Florae Plantarum Vascularium. Chewii*. Tbilisi: Metsniereba (in Russian with an abstract in English).

171. Scherrer, D., & Körner, C. (2010). Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 16(9), 2602-2613.

172. Scherrer, D., & Körner, C. (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of biogeography*, 38(2), 406-416.

173. Schmidlein, S., & Ewald, J. (2003). Landscape patterns of indicator plants for soil acidity in the Bavarian Alps. *Journal of Biogeography*, 30(10), 1493-1503.

174. Schulte, E.E., & Hopkins, B.G. (1996). Estimation of soil organic matter by weight loss-on-ignition. *Soil organic matter: Analysis and interpretation*, 46, 21-31.

175. Shetekauri, S., Chelidze, D., & Barnaveli, N. (2012). Diversity and florogenesis of subnival flora of the Caucasus. *Journal of Life Sciences*, 6(8), 917.

176. Solomon, J., Shulkina, T., & Schatz, G.E. (2014). Red list of endemic plants of the Caucasus: Armenia, Azerbaidjan, Georgia, Iran, Russia, and Turkey. St. Louis, MO: Missouri Botanical Garden Press.
177. Spehn, E.M., Rudmann-Maurer, K., Korner, C. & Maselli, D. (2012). Mountain biodiversity and global change.
178. Squeo, F.A., Rada, F., García, C., Ponce, M., Rojas, A. & Azócar, A. (1996). Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia*, 105(4), 552-555.
179. Squeo, F.A., Veit, H., Arancio, G., Gutierrez, J.R., Arroyo, M.T., & Olivares, N. (1993). Spatial heterogeneity of high mountain vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mountain Research and Development*, 203-209.
180. Squeo, F., Warner, B., Aravena, R., & Espinoza, D. (2006). Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 245–255.
181. Steinbauer, K., Lamprecht, A., Winkler, M., Di Cecco, V., Fasching, V., Ghosn, D., ... & Pauli, H. (2022). Recent changes in high-mountain plant community functional composition in contrasting climate regimes. *Science of the Total Environment*, 829, 154541.
182. Stevens, P.R., & Walker, T.W. (1970). The chronosequence concept and soil formation. *The quarterly review of biology*, 45(4), 333-350.
183. Sundqvist, M.K., Giesler, R., & Wardle, D.A. (2011). Within-and across-species responses of plant traits and litter decomposition to elevation across contrasting vegetation types in subarctic tundra. *PloS one*, 6(10), e27056.
184. Sundqvist, M.K., Sanders, N.J., & Wardle, D.A. (2013). Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 261-280
185. Tale, K.S., & Ingole, S. (2015). A review on role of physico-chemical properties in soil quality. *Chemical Science Review and Letters*, 4(13), 57-66.
186. Tan, K. H. (2005). Soil sampling, preparation, and analysis: CRC press.
187. Tanner, E.V.J., Vitousek, P.A., & Cuevas, E. (1998). Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79(1), 10-22.

188. The International Plant Names Index. 2012. Published on the Internet
<http://www.ipni.org> [accessed 20 December 2017].
189. Theurillat, J.P., & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic change*, 50(1), 77-109.
190. Thomas, G.W. (1996). Soil pH and soil acidity. *Methods of soil analysis. Part, 3*(875), 475-490.
191. Thompson, S., Levin, S., & Rodriguez-Iturbe, I. (2013). Linking plant disease risk and precipitation drivers: a dynamical systems framework. *The American Naturalist*, 181(1), E1-E16.
192. Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 296 pp.
193. Tilman, G.D. (1984). Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology*, 65(5), 1445-1453
194. Tripathi, N., Lepcha, S.T.S., & Singh, C.J. (2013). Characterization of industrial Hempand Girardinia heterophylla and factor affecting fiber properties. *Int J Fiber Text Res*, 3, 49-51.
195. Troll, C. (1944). Strukturböden, solifluktion und frostklimate der Erde. *Geologische Rundschau*, 34(7), 545-694.
196. Tsereteli, E., Gobejishvili, R., Bolashvili, N., Geladze, V., & Gaprindashvili, G. (2011). Crisis intensification of geocological situation of the Caucasus Black Sea coast and the strategy of risk reduction. *Procedia-Social and Behavioral Sciences*, 19, 709-715.
197. Urushadze, T.F., Blum, W.E., Machavariani, J.S., Kvrivishvili, T.O., & Pirtskhalava, R. D. (2015). Soils of Georgia and problems of their use. *Annals of Agrarian Science*.
198. Walter, H. & Lieth, H. (1960): *Klimadiagramm Weltatlas 1. Lieferung mit 12 Karten*. Fischer Verlag, Jena.
199. Webb, D.A., & Gornall, R. J. (1989). Saxifrages of Europe (pp. 307-307). London: Christopher Helm.
200. Wenk, E.H., & Dawson, T.E. (2007). Interspecific differences in seed germination,

- establishment, and early growth in relation to preferred soil type in an alpine community. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(1), 165-176.
201. Woodward S.L. (2003). *Biomes of Earth: terrestrial, aquatic, and human-dominated*.
202. World Reference Base for Soil Resources 2014 (2015). *International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soils Maps. Update 2015*. World Soil Resources Report, 106, FAO UN, Rome, 192 p.
203. Xue, R., Shen, Y., & Marschner, P. (2016). Low soil water content during plant growth influences soil respiration and microbial biomass after plant removal and rewetting. *Journal of soil science and plant nutrition*, 16(4), 955-966.
204. Zazanashvili, N. (1999). On the Colchic vegetation. In *Conference on recent shifts in vegetation boundaries of deciduous forests, especially due to general global warming* (pp. 181-197). Birkhäuser, Basel.
205. Zazanashvili, N., Gagnidze, R., & Nakhutsrishvili, G. (2000). Main types of vegetation zonation on the mountains of the Caucasus. *Acta Phytogeographica Suecica*, 85, 7-16.
206. Zhang, Z., Lin, L., Wang, Y., & Peng, X. (2016). Temporal Change in Soil Macropores Measured Using Tension Infiltrometer under Different Land Uses and Slope Positions in Subtropical China. *J. Soils Sediments* 16 (3), 854–863.
207. Zheng, Y., Chen, N., Zhang, C., Dong, X., & Zhao, C. (2021). Effects of Rock Fragments on the Soil Physicochemical Properties and Vegetation on the Northeastern Tibetan Plateau.
208. Zhou, T., Shi, P.J., & Wang, S.Q. (2003). Impacts of climate change and human activities on soil carbon storage in China. *Acta Geographica Sinica*, 58(5), 727-734.
209. Zhu, Z., Huang, Y., Xu, F., Xing, W., Zheng, S., & Bai, Y. (2017). Effects of precipitation intensity and temporal pattern on soil nitrogen mineralization in a typical steppe of Nei Mongol grassland. *Chin. J. Plant Ecol*, 41, 938-952.
210. Абдаладзе, О.Г., Киквидзе, З.Я. (1991). Влияние травостоя на интенсивность поглощения CO₂ клевером сходным (*Trifolium ambiguum* M.B.) в субальпийском поясе Центрального Кавказа. *Экология*, №1, с.33-37.
211. Буджак В.В., Дідух Я.П. (2020). Синфітоіндикаційна оцінка оселищ рослин

Червоної книги України та ризиків їхніх втрат під впливом кліматогенних змін. Український ботанічний журнал, 77(6): 434–453].

212. Восканян, В.Е. (1976). Флора и растительность верхней части альпийского и субнивального поясов горы Арагац. II. Биологический журнал Армении 29(8), 19-26.

213. Гобеджишвили Р. (1989): Ледники Грузии. «Мецниереба», Тбилиси

214. Гроссгейм, А.А. (1948). Растительный покров Кавказа. Izd. Moskovskogo Obščestva Ispytatelej Prirody.

215. Долуханов, А.Г., Сахокия, М.Ф., & Харадзе, А.Л. (1941). К вопросу о высокогорных растительных поясах Кавказа. Тр. Тбилис. ботан. ин.-та, т. 8.

216. Маруашвили Л. (1971): Геоморфология Грузии. «Мецниереба», Тбилиси

217. Муртазалиев Р.А. (2009). Конспект флоры Дагестана (320 с). Т. 4. Махачкала.

218. Нахуцришвили Г.Ш., & Гамцемлидзе З.Г. (1984). Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. (на примере Центрального Кавказа). Л. «Наука», 184 с.

219. Нахуцришвили Г.Ш. (1988): Экологическая характеристика луговой растительности высокогорий (на примере Казбеги, Центральный Кавказ) – в кн: Г.Ш. Нахуцришвили (ред.). Экология высокогорий, 175-200 с.

220. Нахуцришвили, Г.Ш. (1971). Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа: Водный режим. Мецниереба.

221. Урушадзе, Т.Ф. (1989). Горные почвы СССР. Москва. Агропромиздат.

222. Харадзе А.Л. (1944): Очерки флоры субнивального пояса верхней Сванетии. Заметки систематики и географии растений, Тбилиси, Инст. Бот. АН ГССР, 12, с. 1-11.

223. Харадзе, А.Л. (1965). О субнивальном поясе Большого Кавказа. Заметки по систематике и географии растений, (25), 103-114.

დანართი

ცხრ. 1. შესწავლილი სახეობები, სასიცოცხლო ფორმები, სიხშირე (N და S ექსპოზიციებზე ჯამურად) და ტიპური განაწილება გერგეტის მთის (ცენტრალური კავკასიონი) ჰიფსომეტრულ ტრანსექტზე (ზღ. დ-დან 3000-3900 მ) (ვარსკვლავით აღნიშნულია კავკასიის ენდემური სახეობები) (სასიცოცხლო ფორმები მოცემულია Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984 მიხ., ხოლო სახეობათა გავრცელება - Sakhokia, Khutsishvili, 1975 მიხ.)

სახეობები	სასიცოცხლო ფორმა ღეროზე ფოთლების განლაგების მიხედვით	სასიცოცხლო ფორმა რაუნკიერის მიხედვით	მცენარეთა გავრცელება	სიხშირე
<i>Alchemilla caucasica</i> *	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	19
<i>Alchemilla chlorosericea</i> *	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	5
<i>Alchemilla sericea</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	8
<i>Alopecurus glacialis</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბნივალური	214
<i>Alopecurus laguroides</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-ნივალური	2
<i>Anthemis iberica</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	7
<i>Anthemis rudolfiana</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ-სუბნივალური	2
<i>Antennaria caucasica</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ-სუბნივალური	117
<i>Arenaria lychnidea</i> *	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	1
<i>Botrychium lunaria</i>	უროზეტო	თეროფიტი	სუბალპური-ალპური	1
<i>Campanula biebersteiniana</i> *	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	4
<i>Campanula ciliate</i> *	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	41
<i>Carex dacica</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	4
<i>Carex tristis</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	53
<i>Cerastium kasbek</i> *	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბნივალურ-ნივალური	164
<i>Cerastium undulatifolium</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	2
<i>Cirsium obvallatum</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	1
<i>Colpodium versicolor</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	51
<i>Daphne glomerata</i>	უროზეტო	ხამეფიტი	სუბალპური-ალპური	1
<i>Delphinium caucasicum</i> *	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბნივალური	39
<i>Draba siliquosa</i> *	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ-სუბნივალური	38

სახეობები	სასიცოცხლო ფორმა ღეროზე ფოთლების განლაგების მიხედვით	სასიცოცხლო ფორმა რაუნკიერის მიხედვით	მცენარეთა გავრცელება	სიხშირე
<i>Draba supranivalis*</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-ნივალური	9
<i>Dryopteris oreades</i>	უროზეტო	თეროფიტი	სუბალპურ-ალპური	1
<i>Erigeron uniflorus</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	91
<i>Festuca supina</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	45
<i>Hieracium sp.</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	3
<i>Jurinea filicifolia*</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	4
<i>Luzula spicata</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	1
<i>Minuartia circassica*</i>	ფაშარკორდიანი მდელო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ-სუბნივალური	3
<i>Minuartia inamoena*</i>	ფაშარკორდიანი	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	18
<i>Minuartia oreina</i>	ფაშარკორდიანი	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	19
<i>Myosotis alpestris</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	4
<i>Nardus stricta</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	12
<i>Pedicularis condensata</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	9
<i>Poa alpina</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ-სუბნივალური	160
<i>Poa caucasica*</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	8
<i>Potentilla gelida</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-ნივალური	5
<i>Saxifraga flagellaris</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	62
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	მკვრივკორდიანი	ჰამეფიტი	ალპურ-სუბნივალური	12
<i>Saxifraga kartilaginea</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	1
<i>Saxifraga moschata</i>	მკვრივკორდიანი	ჰამეფიტი	სუბნივალურ-ნივალური	145
<i>Saxifraga scleropoda*</i>	მკვრივკორდიანი	ჰამეფიტი	ალპური	1
<i>Saxifraga sibirica</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	397
<i>Scrophularia minima*</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ-სუბნივალური	15
<i>Sedum stevenianum</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	6
<i>Sedum tenellum</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური-ალპური	51
<i>Senecio sosnovskyi*</i>	ნახევრადროზეტული	თეროფიტი	სუბალპურ-სუბნივალური	58

სახეობები	სასიცოცხლო ფორმა ღეროზე ფოთლების განლაგების მიხედვით	სასიცოცხლო ფორმა რაუნკიერის მიხედვით	მცენარეთა გავრცელება	სიხშირე
<i>Senecio taraxacifolius</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ- სუბნივალური	6
<i>Sibbaldia parviflora</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ- ალპური	63
<i>Silene pygmaea</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	4
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	22
<i>Taraxacum stevenii</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური- ალპური	2
<i>Tephrosia karjaginii*</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპურ- სუბნივალური	17
<i>Trifolium polyphyllum</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური- ალპური	4
<i>Tripleurospermum caucasicum</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ- ნივალური	3
<i>Tripleurospermum subnivale</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ- ნივალური	319
<i>Trisetum spicatum</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური- ალპური	3
<i>Veronica schistose</i>	ნახევრადროზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	4
<i>Veronica gentianoides</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური- ალპური	1
<i>Veronica telephiifolia*</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპური	101
<i>Viola minuta*</i>	როზეტული	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ- სუბნივალური	2
<i>Ziziphora pushkinii*</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	სუბალპური- ალპური	10
<i>Ziziphora subnivalis</i>	უროზეტო	ჰემიკრიპტოფიტი	ალპურ სუბნივალური	7

ცხრ. 2. მცენარეთა სიხშირის განაწილება გერგეტის მთის (ცენტრალური კავკასიონი) ჰიფსომეტრული ტრანსექტის N ექსპოზიციაზე

სახეობა	ჰიფსომეტრული სიმაღლე (მ ზღ. დ.)						
	3000	3100	3200	3300	3600	3700	3900
<i>Alchemilla caucasica</i>	12						
<i>Alchemilla chlorosericea</i> *	1						
<i>Alchemilla sericea</i>	6						
<i>Alopecurus glacialis</i>	84	21	8	18			
<i>Antennaria caucasica</i>	81	15	1				
<i>Anthemis iberica</i>		4	2				
<i>Campanula biebersteiniana</i> *	4						
<i>Campanula ciliata</i>	28	4					
<i>Carex tristis</i>	48						
<i>Carex dacica</i>	4						
<i>Cerastium kasbek</i>					20	16	13
<i>Cirsium obvallatum</i>	1						
<i>Colpodium versicolor</i>	17	8	3				
<i>Daphne glomerata</i>	1						
<i>Delphinium caucasicum</i>	3		1				
<i>Draba siliquosa</i>		9	14				
<i>Draba supranivalis</i> *				2			
<i>Dryopteris oreades</i>	1						
<i>Erigeron uniflorus</i>	15	21					
<i>Festuca supina</i>	1						
<i>Hieracium sp.</i>	3						
<i>Jurinea filicifolia</i> *	1						
<i>Luzula spicata</i>	1						
<i>Minuartia circassica</i> *	1		1				
<i>Minuartia oreina</i>	13	3					
<i>Myosotis alpestris</i>	1						
<i>Nardus stricta</i>	3						
<i>Pedicularis condensata</i>	9						
<i>Poa alpina</i>	62	44	24				
<i>Saxifraga flagellaris</i>	19	11	1				
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	12						
<i>Saxifraga moschata</i>	41	5	3			2	
<i>Saxifraga scleropoda</i> *	1						
<i>Saxifraga sibirica</i>	67	80	72	31	5	3	

<i>Scrophularia minima</i>		3					
<i>Sedum stevenianum</i>	6						
<i>Sedum tenellum</i>	31	9	5				
<i>Senecio sosnovskiyi</i>		30	17	2			
<i>Senecio taraxacifolius</i>	1	1					
<i>Sibbaldia parviflora</i>	53	1					
<i>Silene pygmaea</i>	4						
<i>Taraxacum porphiranthum</i>	9	3					
<i>Taraxacum stevenii</i>	2						
<i>Tephrosieris karjaginii</i>			1				
<i>Trifolium polyphyllum</i>	4						
<i>Tripleurospermum caucasicum</i>		3					
<i>Tripleurospermum subnivale</i>	45	110	55	7			
<i>Trisetum spicatum</i>	1						
<i>Veronica gentianoides</i>	1						
<i>Veronica schistose</i>	4						
<i>Veronica telephiifolia*</i>	6	20	21	28			
<i>Viola minuta*</i>	2						
<i>Ziziphora pushkinii*</i>	1						
<i>Ziziphora subnivalis</i>	6						

ცხრ. 3. მცენარეთა სიხშირის განაწილება გერგეტის მთის (ცენტრალური კავკასიონი) ჰიფსომეტრული ტრანსექტის S ექსპოზიციაზე.

სახეობა	ჰიფსომეტრული სიმაღლე (მ ზღ. დ.)						
	3000	3100	3200	3300	3600	3700	3900
<i>Alchemilla caucasica</i>	6	1					
<i>Alchemilla chlorosericea*</i>	4						
<i>Alchemilla sericea</i>	2						
<i>Alopecurus glacialis</i>	62	12	4	5			
<i>Alopecurus laguroides</i>				2			
<i>Antennaria caucasica</i>	9	11					
<i>Anthemis iberica</i>	1						
<i>Anthemis rudolfiana</i>			2				
<i>Arenaria lychnidea*</i>		1					
<i>Botrychium lunaria</i>	1						
<i>Campanula ciliate</i>		9					
<i>Carex tristis</i>	1	4					
<i>Cerastium kasbek</i>					60	33	22
<i>Cerastium undulatifolium</i>		2					

<i>Colpodium versicolor</i>		13	10				
<i>Delphinium caucasicum</i>	25	10					
<i>Draba siliquosa</i>		4	11				
<i>Draba supranivalis*</i>				7			
<i>Erigeron uniflorus</i>	16	10	29				
<i>Festuca supine</i>	43		1				
<i>Jurinea filicifolia*</i>		3					
<i>Minuartia circassica*</i>		1					
<i>Minuartia inamoena</i>	18						
<i>Minuartia oreina</i>	1	2					
<i>Myosotis alpestris</i>	3						
<i>Nardus stricta</i>			9				
<i>Poa alpine</i>	7	12	10	1			
<i>Poa caucasica*</i>			7	1			
<i>Potentilla gelida</i>	5						
<i>Saxifraga flagellaris</i>	11	16	4				
<i>Saxifraga kartilaginea</i>	1						
<i>Saxifraga moschata</i>	40	15	34	2		3	
<i>Saxifraga sibirica</i>	19	38	32	39	6	5	
<i>Scrophularia minima</i>	8	4					
<i>Sedum tenellum</i>		6					
<i>Senecio sosnovskyi</i>	5			2	2		
<i>Senecio taraxacifolius</i>		4					
<i>Sibbaldia parviflora</i>	9						
<i>Taraxacum porphiranthum</i>	7	1	2				
<i>Tephroses karjaginii</i>	11	1	4				
<i>Tripleurospermum subnivale</i>	11	44	39	8			
<i>Trisetum spicatum</i>		2					
<i>Veronica telephiifolia*</i>		1		25			
<i>Ziziphora pushkinii*</i>	9						
<i>Ziziphora subnivalis</i>		1					

ცხრ. 4. სახეობების სიხშირე და ტიპური ჰაბიტატები ცენტრალური კავკასიონის უკიდურეს დასავლეთ (სვანეთი: მთა თეთნულდის მიდამოები) და აღმოსავლეთ (ყაზბეგი: გერგეტის მყინვარის მიდამოები) რეგიონებში ზღ. დ-დან 3000-3100 მ-ის N და S ექსპოზიციებზე (სახეობათა ნომენკლატურა მოცემულია Sakhokia, Khutsishvili 1975 და International Plant Names Index - IPNI მიხ.)

სახეობა	სიხ-შირე	ჰაბიტატის ტიპი
<i>Tripleurospermum subnivale</i>	420	ალპურ-ნივალური ნაშალები, მდელო, მორენები
<i>Saxifraga sibirica</i>	408	სუბალპურ-სუბნივალური კლდე, მორენები, ნაშალები
<i>Alopecurus glacialis</i>	360	ზედა ალპური მდელოები-სუბნივალური
<i>Poa alpina</i>	252	სუბალპურ-ალპური მდელოები
<i>Antennaria caucasica</i>	232	სუბალპურ-ალპური მდელოები
<i>Saxifraga moschata</i>	202	სუბალპურ-ნივალური კლდეები, ქვები
<i>Sibbaldia parviflora</i>	126	სუბალპური-ზედა ალპური მდელოები
<i>Erigeron uniflorus</i>	124	ალპურ-სუბნივალური კლდეები, მორენები, ნაშალები
<i>Saxifraga flagellaris</i>	114	ალპურ-სუბნივალური მორენები, ქვიანი ტერიტორიები
<i>Carex tristis</i>	106	სუბალპურ-ალპური მდელოები
<i>Sedum tenellum</i>	92	ალპური ქვიანი ტერიტორიები
<i>Festuca supina</i>	88	ალპური მდელოები, ნაშალები
<i>Campanula ciliata</i>	82	ზედა ალპური მდელოები
<i>Colpodium versicolor</i>	76	ზედა ალპური მორენები
<i>Delphinium caucasicum</i>	76	სუბნივალური ქვიანი ტერიტორიები, მორენები
<i>Senecio sosnovskiyi</i>	70	სუბალპურ-სუბნივალური ნაშალები, მორენები, მდელოები
<i>Veronica telephiiifolia</i>	54	ალპური ნაშალები
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	40	ტყის ზედა სარტყელი-ალპური მდელოები
<i>Alchemilla caucasica</i>	38	ალპური მდელოები
<i>Minuartia oreina</i>	38	ტყის ზედა სატყელი, ალპური ნაშალები, მორენები
<i>Minuartia inamoena</i>	36	ალპური ნაშალები, მორენები
<i>Scrophularia minima</i>	30	ალპურ-სუბნივალური თოვლგროვები, ნაშალები, მორენები
<i>Draba siliquosa</i>	26	სუბალპურ-სუბნივალური კლდეები, ნაშალები, დარიბი ნიადაგი* (ზედაპირისუსტი დაფარვა)
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	24	სუბალპური-ნივალური კლდეები
<i>Tephroses karjaginii</i>	24	სუბალპური-ნივალური მდელოები, ნაშალები, მორენები
<i>Ziziphora pushkinii</i>	20	სუბალპური-ალპური ნაშალები, ქვიანი ტერიტორიები
<i>Pedicularis condensata</i>	18	ტყის ზედა სარტყელი-ალპური მდელოები
<i>Alchemilla sericea</i>	16	ზედა ალპური მდელოები-სუბნივალური
<i>Ziziphora subnivalis</i>	14	ალპურ-სუბნივალური ნაშალები, ქვიანი ადგილები
<i>Sedum stevenianum</i>	12	ალპური კლდეები და ქვიანი ადგილები
<i>Senecio taraxacifolius</i>	12	სუბალპური-სუბნივალური კლდეები, მორენები, თოვლგროვა
<i>Alchemilla chlorosericea</i>	10	ზედა ალპური მდელოები
<i>Anthemis iberica</i>	10	ალპური მდელოები
<i>Potentilla gelida</i>	10	ალპურ-სუბნივალური მდელოები, ნაშალები, მორენები
<i>Campanula biebersteiniana</i>	8	ზედა ალპური მდელოები
<i>Carex dacica</i>	8	ალპური მდელოები
<i>Jurinea filicifolia</i>	8	ზედა ალპური ქვიანი მდელოები
<i>Myosotis alpestris</i>	8	სუბალპური-ალპური მდელოები
<i>Silene pygmaea</i>	8	ტყის ზედა სარტყელი-ალპური კლდეები
<i>Trifolium polyphyllum</i>	8	ალპური მდელოები
<i>Veronica schistosa</i>	8	ზედა ალპური ნაშალები
<i>Hieracium sp.</i>	6	ტყის ზედა სარტყელი-სუბალპური მდელოები

<i>Nardus stricta</i>	6	სუბალპურ-ალპური მდელოები
<i>Tripleurospermum caucasicum</i>	6	სუბალპურ-ნივალური თოვლოვანი, ნაშალები, მორენები
<i>Trisetum spicatum</i>	4	ალპურ-სუბნივალური ნაშალები, მშრალი მდელოები, მორენები
<i>Cerastium undulatifolium</i>	4	სუბალპური-ალპური მდელოები
<i>Taraxacum stevenii</i>	4	სუბალპური-ალპური მდელოები
<i>Viola minuta</i>	4	ალპურ-სუბნივალური ნაშალები, ქვიანი ადგილები
<i>Arenaria lychnidea</i>	2	ალპური მდელოები
<i>Botrychium lunaria</i>	2	ტყის ზედა საზღვარი-ზედა ალპური მდელოები
<i>Cirsium obvallatum</i>	2	სუბალპური-ალპური მდელოები
<i>Daphne glomerata</i>	2	სუბალპური-ალპური მდელოები, ქვიანი ადგილები
<i>Dryopteris oreades</i>	2	ტყის ზედა სარტყელი-ალპური ბუჩქები, ნაშალები
<i>Luzula spicata</i>	2	სუბალპურ-ალპური მდელოები
<i>Minuartia circassica</i>	2	სუბალპურ-ალპური მდელოები, კლდეები, ნაშალები
<i>Saxifraga cartilaginea</i>	2	ტყის ზედა სარტყელი-ზედა ალპური კლდეები, ქვიანი ადგილები
<i>Saxifraga scleropoda</i>	2	ალპური კლდეები, ქვიანი ადგილები
<i>Veronica gentianoides</i>	2	ტყის ზედა სარტყელი-ალპური მდელოები