نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی، سال یازدهم، شماره ۴۱، بهار ۱۳۹۵ / صفحات: ۱۲-۱

ارزیابی تحمل به شرایط غرقابی نهال‌های دوساله ون (*Fraxinus excelsior* L.)

قاسم‌علی پاراد[۱]، مسعود طبری کوچکسرایی*[۱]، علی خدادوست[۱]،
سیداحسان ساداتی[۲] و نبی عزیزی[۳]

[۱]گروه جنگلداری، دانشکده منابع‌طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
[۲]موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، مازندران، ایران
[۳]گروه جنگلداری، دانشکده منابع‌طبیعی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی، تهران، ایران

تاریخ دریافت: ۹٤/۱۲/۳ تاریخ پذیرش:۹۵/۳/۲۰

چکیده

هدف این تحقیق بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و موفولوژیکی نهال‌های دو ساله ون (*Fraxinus excelsior* L.) به شرایط غرقابی بود. بدین منظور نهال‌های ون در طرحی کاملا تصادفی به مدت ۱۰۲ روز تحت تاثیر تیمار غرقابی دائم، غرقاب موقت (غرقاب به‌مدت ٦۰ روز و به دنبال آن ٤۲ روز زهکشی) و شاهد قرار گرفتند. نتایج نشان داد در پایان دوره، اگرچه کلیه نهال‌ها در هر سه شرایط آزمایش زنده ماندند اما در محیط‌های غرقابی، کاهش تدریجی هدایت روزنه‌ای، تعرق و نرخ فتوسنتز در طول تنش مشاهده شد. این در حالی است که پس از حذف عامل تنش (شرایط غرقاب موقت)، نهال‌ها توانستند تا حد زیادی فعالیت‌های فیزیولوژیکی خود را احیا کنند. رویش قطری نهال‌ها در تیمار غرقابی موقت افزایش یافت اما مقادیر رویش ارتفاعی، طول ریشه، سطح برگ و وزن خشک اندام‌های مختلف نهال‌ها در هر دو محیط غرقابی روند نزولی را طی نمود. به‌طورکلی، می‌توان اظهار داشت که نهال‌های دوساله ون پاسخ مناسبی نسبت به تنش غرقابی تا روز ٦۰ام داده و بعد از ٤۲ روز زهکشی، مشخصه‌های فیزیولوژیکی آنها بازیابی شد. از این تحقیق می‌توان استنتاج کرد که در شمال کشور، در مناطقی که در معرض سیلاب‌های دوره‌ای قرار دارند بتوان از نهال ون با اهداف احیاء اراضی و تولید چوب استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: احیای اراضی، رویش قطری، صفات مورفولوژیکی، غرقابی موقت، نرخ فتوسنتز.

مقدمه

ون با نام علمی *Fraxinus excelsior* L. یکی از با ارزش‌ترین گونه‌های صنعتی جنگل‌های شمال به‌حساب می‌آید که تقریباً ۰/۳ درصد حجم سرپای این جنگل‌ها را تشکیل می‌دهد. این درخت از جلگه تا ارتفاعات فوقانی جنگل‌های کرانه دریای خزر و روی خاک‌های مرطوب سنگین تا نیمه سنگین انتشار دارد (Sagheb Talebi et al., 2014). در نقاط جلگه-ای، با توجه به شرایط آب و هوایی و برخورداری از بارندگی‌های بهاره و وجود سیلاب‌های دوره‌ای، معمولاً زادآوری طبیعی آن در شرایط غرقابی موقت قرار می‌گیرد (Parad et al., 2014a).

در خاک‌های با بافت سنگین و زهکشی ضعیف، بارندگی‌های شدید و طولانی مدت باعث ایجاد شرایط ماندابی یا غرقابی خاک می‌شود. در این شرایط، آب‌های مازاد باعث اشباع شدن فضاهای خالی خاک شده و میزان اکسیژن در دسترس ریشه گیاهان و میکروارگانیسم‌ها را کاهش می‌دهد. از آنجایی که آب اضافی مانع انتشار اکسیژن مولکولی

*نویسنده مسئول: mtabari@modares.ac.ir

جو (سرعت انتشار اکسیژن در این شرایط به ۱۰۰۰۰ برابر سرعت انتشار در هوا کاهش می‌یابد) می‌شود، سطح اکسیژن خاک به حدی کاهش می‌یابد که باعث محدود شدن تنفس هوازی ریشه و اختلال در عملکرد گیاهان می‌شود (Bailey-Serres and Voesenek, 2008). کاهش اکسیژن اطراف ریشه باعث تغییر در فرآیندهای مختلف از جمله، بیان ژن، مصرف انرژی، متابولیسم سلولی، رشد و توسعه (Ismond et al., 2003; Bailey-Serres and Chang, 2005; Licausi et al., 2010)، و القای تغییرات فیزیولوژیکی در برگ، نظیر بسته شدن روزنه‌ها و کاهش نرخ فتوسنتز و پتانسیل آبی می‌گردد (Kozlowski, 1984, 1997; Chen et al., 2005).

در شرایط غرقابی، زنجیره‌ای از سازگاری‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک در گیاه اتفاق می‌افتد که منجر به ادامه رشد و حیات گیاه می‌شود (Striker et al., 2005, 2008, 2012). در پاسخ به کاهش میزان اکسیژن خاک در اثر شرایط غرقابی، گیاهان مقاوم به غرقابی راهکارهای مختلفی به منظور تحمل این شرایط در پیش می‌گیرند. از جمله می‌توان به توسعه بافت‌ها، سازگاری‌هایی نظیر آئرانشیم‌ها (Kozlowski, 1997)، ایجاد منافذ هایپرتروفی (Colin-Belgrand et al., 1991) و تولید ریشه‌های نابجا (McDonald et al., 2002) اشاره کرد.

منافذ هایپرتروفی و آئرانشیم علاوه بر تامین اکسیژن مورد نیاز ریشه‌ها، ترکیبات سمی احتمالیِ ایجاد شده در اثر شرایط غرقابی اطراف ریشه، نظیر اتانول، استالدئید و دی‌اکسیدکربن را از محیط پیرامون ریشه به بیرون انتقال می‌دهند (Kozlowski, 1997; Calvo-Polanco et al., 2012). ریشه‌های نابجا نیز در قسمت‌های غرقاب شده ساقه و سیستم ریشه‌ای اصلی ایجاد شده و جایگزین ریشه اصلی گیاه می‌شود که نسبت به آن ضخیم‌تر بوده و از فضای بین سلولی بیشتری نسبت به ریشه‌ای که در شرایط زهکشی است برخوردار بوده که این امر باعث تبادلات گازی با محیط بیرون می‌گردد (Kozlowski, 1997).

تولید ریشه‌های نابجا و منافذ هایپرتروفی در مطالعات متعددی از جمله Parad و همکاران (۲۰۱٤b) روی نهال‌های یک‌ساله بلندمازو، هچنین Xiaoling و همکاران (۲۰۱۱) و Parad و همکاران (۲۰۱۳a) به‌ترتیب روی نهال‌های یک‌ساله *Distylium chinense* و *Pyrus boisseriana* گزارش شده است.

همچنین شرایط غرقابی باعث کاهش رویش ارتفاعی و قطری، سطح برگ، طول ریشه و بیوماس اندام‌های مختلف گیاه می‌شود (Kozlowski, 1997; Imaz et al., 2015; Imaz et al., 2013; Parad et al., 2016). البته، در برخی از گیاهان مقاوم، غرقابی باعث افزایش رویش قطری نهال‌ها شده که در واقع مکانیسمی جهت افزایش تحمل گیاه به شرایط غرقابی محسوب می‌گردد. نتایج مطالعات Li و همکاران (۲۰۰۵) روی نهال‌های *Salix nigra*، Du و همکاران (۲۰۱۲) روی نهال‌های *Populus deltoides* و *P. simonii* و همچنین پژوهش Parad و همکاران (۲۰۱۳a) روی نهال‌های گلابی وحشی حاکی از کاهش رویش ارتفاعی و قطری، طول ریشه، سطح برگ و بیوماس قسمت‌های مختلف گیاه تحت تاثیر غرقابی است. در همین راستا نتایج مطالعات Iwanaga و Yamamoto (۲۰۰۷) روی نهال‌های *Alnus japonica* نشان داد که غرقابی پس از ٤۲ روز، منجر به افزایش رویش قطری و کاهش رویش ارتفاعی نهال‌ها شد.

بسته شدن روزنه‌ها و کاهش میزان تعرق و نرخ فتوسنتز یکی از معمول‌ترین پاسخ گیاهان به تنش غرقابی است که بسته به تحمل گیاهان بعد از چند ساعت و یا چند روز اتفاق می‌افتد (Ortuño et al.,

2007; Striker et al., 2005; Islam and MacDonald, 2004). البته، در گیاهان مقاوم به غرقابی بعد از حذف عامل تنش غرقابی به دنبال زهکشی خاک، فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه به‌تدریج احیا شده و ویژگی‌های رویشی گیاه بهبود می‌یابد (Striker, 2012; Parad et al., 2013a; Parad et al., 2016). نتایج مطالعات Parad و همکاران (۲۰۱۳a) روی نهال‌های گلابی وحشی نشان داد که زهکشی خاک پس از ۱۵ روز تحمل شرایط غرقابی باعث احیای فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه نظیر هدایت روزنه‌ای، تعرق و به دنبال آن نرخ فتوسنتز خالص شد. همچنین نتایج پژوهش Domingo و همکاران (۲۰۰۲) روی نهال‌های زردآلو (*Prunus armeniaca* L.) نشان داد که هدایت روزنه‌ای و نرخ فتوسنتز نهال‌های غرقاب شده پس از ٦ روز غرقاب و به دنبال آن زهکشی کامل تا روز ۳۳، تفاوت معنی‌داری با نهال‌های کنترل نداشته است در حالی که در روز ششم کاهش شدیدی در میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ فتوسنتزی مشاهده شد. در این راستا مطالعات Schaffer و Ploetz (۱۹۸۹) روی نهال‌های آوکادو (*Persea americana* Mill.) نشان داد که غرقابی پس از ۷ روز باعث کاهش میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ فتوسنتز گشت.

علاوه بر نوع گونه و مدت غرقابی، سن گیاه یکی دیگر از فاکتورهای موثر در بازیابی و احیا فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه محسوب می‌شود (Glenz et al., 2006). در بین مطالعات انجام شده در زمینه مقاومت به شرایط غرقابی گیاهان، تعداد بسیار کمی روی نهال‌های دوساله صورت گرفته است که از جمله آنها می‌توان به مطالعات Kai-yue و همکاران (۲۰۰۸) روی نهال‌های *Quercus nuttallii* و *Q. falcate* اشاره کرد. همچنین، پژوهشگران اندکی به ارزیابی مقاومت به غرقابی نهال‌ها بعد از حذف عامل تنش پرداخته‌اند (Parad et al., 2013a). در ارتباط با تحمل به غرقابی نهال‌های یکساله این گونه، پژوهش‌های Parad و همکاران (۲۰۱۳ b) روی نهال‌های یکساله ون نشان داد که شرایط غرقابی باعث کاهش زنده‌مانی نهال‌ها شد و همچنین شادابی نهال‌ها و بیوماس قسمت‌های مختلف نهال‌ها، به‌ویژه در شرایط غرقابی دائم به‌شدت کاهش یافت.

با توجه به اهمیت ون در جنگل‌کاری‌های کنار رودخانه‌ای و احیای عرصه های پست شمال کشور که در اکثر مواقع سال در معرض سیلاب‌های دوره‌ای قرار می‌گیرند، هدف از این پژوهش ارزیابی مقاومت به غرقابی نهال‌های دوساله ون تحت شرایط غرقابی دائم و غرقابی موقت (حذف عامل تنش به دنبال غرقابی) بر اساس ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی نهال بود.

مواد و روش‌ها

جهت انجام تحقیق، در اواخر زمستان سال ۱۳۸۹، ٤٨ اصله نهال ون (*F. excelsior*) از بهترین و همسان‌ترین نهال‌ها از نهالستان کلوده آمل تهیه گردید (بذر نهال‌های مذکور از ارتفاع ٧٦ متر از سطح دریا و طول و عرض جغرافیایی36°34'N, 52°17'E برداشت شد). سپس نهال‌ها در گلدان‌های پلاستیکی (استوانه-ای به قطر ۲۳ سانتی‌متر و ارتفاع ٢٤ سانتی‌متر) با خاک لومی-رسی-شنی (٦/٥ pH، نیتروژن کل ۰/۱۷ درصد، کربن آلی ۲/٤ درصد و پتاسیم قابل جذب ۳٤۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم) قرار داده و در فضایی باز در محوطه جنگل جلگه‌ای دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تربیت مدرس (واقع در نور) آبیاری و وجین شدند. بعد از بازکاشت و قبل از اعمال سطوح غرقابی، خاک گلدان‌ها در حد ظرفیت زراعی آبیاری - شدند. به‌دلیل سوراخ بودن گلدان‌ها، قبلا نایلون‌هایی

بدون منفذ داخل گلدان‌ها قرار داده شد. اما جهت زهکشی و خروج آب از گلدان‌ها در نمونه‌های شاهد و غرقاب دوره‌ای منافذی در ته نایلون‌ها ایجاد شد.

آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی در سه تیمار و چهار تکرار چهار تایی (نهال) انجام شد. تیمارهای غرقابی در سه سطح شامل: ۱) شاهد ۲) غرقابی دائم به مدت ۱۰۲ روز و ۳) غرقابی به مدت ٦۰ روز و به دنبال آن ٤۲ روز زهکشی (غرقابی موقت) اعمال شدند. برای اعمال سطوح غرقابی، حوضچه‌ای با سازه بتونی به ابعاد ۱۰ × ۱۰ متر برای هریک از گونه‌ها ایجاد و سطوح جانبی داخلی آن با پلاستیک پوشیده شد. سپس نهال‌های گلدانی تیمار غرقاب در داخل آن قرار داده شد. در هر دو رژیم غرقابی به اندازه ۵ سانتی متر بالای سطح خاک غرقاب شد. لازم به ذکر است که در هر دو سطح غرقابی، هر زمان که میزان آب حوضچه کاهش می‌یافت، آبدهی تا رسیدن به سطح مورد نظر صورت می‌گرفت. همچنین در طول دوره آزمایش در فواصل یک ماه وجین علف‌های هرز صورت گرفت.

اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژی: پارامترهای فیزیولوژی نهال‌ها از جمله کارایی فتوسنتز خالص[۱]، نرخ تعرق برگی[۲]، هدایت روزنه‌ای[۳] و پتانسیل آبی برگ[٤]، در روزهای ۲، ۷، ۱۵، ۳۰، ٦۰، ۸۰ و ۱۰۲، پس از اعمال تیمارها در هوای آزاد، تحت شرایط طبیعی دما، نور و رطوبت نسبی هوا (ساعت ۱۱-۹/۵) اندازه‌گیری شدند (Xiaoling et al., 2011; Parad et al., 2013a; Parad et al., 2016). برای اندازه‌گیری فتوسنتز، تعرق و هدایت‌روزنه‌ای از دستگاه اندازه گیری تبادلات گازی (Model LCpro+, ADC BioScientific Ltd., Hertfordshire, UK) قابل حمل، استفاده شد. برای این منظور از هر تکرار ٦-۳ برگ از بالغ‌ترین و توسعه یافته‌ترین برگ‌ها از قسمت‌های بالای نهال انتخاب شد (Xiaoling et al., 2011). همچنین، از هر تکرار ۵ برگ از توسعه یافته‌ترین و بالغ‌ترین برگ‌ها انتخاب و با دستگاه Pressure chamber, Skye, SKPM 1400, UK پتانسیل آبی اندازه گیری شد.

اندازه‌گیری پارامترهای مورفولوژی و رشد: در این تحقیق در ابتدای دوره، پارامترهای مورفولوژی از جمله قطر و ارتفاع نهال‌ها اندازه‌گیری شد که میانگین قطر نهال‌ها ۸/۸ میلی‌متر و میانگین ارتفاع نهال‌ها ۲۱ سانتی‌متر بود. قطر، با استفاده از کولیس دیجیتالی و با دقت یک صدم میلی متر و ارتفاع با استفاده از متر نواری تا دقت دسی متر اندازه‌گیری شد. از تفاضل قطر و ارتفاع در انتها و ابتدای دوره به‌ترتیب رویش قطری و رویش ارتفاعی به‌دست آمد. آنگاه سه برگ کاملا توسعه یافته از بالاترین قسمت هر نهال تهیه و با استفاده از دستگاه Leaf Area Meter سطح هر برگ مشخص شد (Yang et al., 2007).

در مرحله بعد، نهال‌ها از خاک خارج و پس از شستشوی خاک اطراف ریشه، ابتدا طول ریشه اندازه‌گیری شد. سپس هر یک از نهال‌ها به سه قسمت ریشه، ساقه و برگ جدا شدند و بعد از قرار گرفتن در آون (دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت سه روز) با ترازوی دیجیتالی (با دقت ۰/۰۰۱ گرم) توزین شدند. آنگاه زیست توده‌های ریشه، ساقه، برگ و زیست توده کل (مجموع زیست توده ساقه، ریشه و برگ) تعیین گردید.

۱. Net photosynthesis rate
۲. Leaf transpiration rate
۳. Stomatal conductance
۴. Leaf water potential

ظهور منافذ هایپرتروفی روی ساقه غرقاب شده از نخستین روز آزمایش به‌صورت روزانه کنترل شدند. در انتهای دوره، تعداد ریشه نابجا (تشکیل شده روی ریشه و ساقه واقع در آب) شمارش و در محاسبه زی‌توده ریشه دخالت داده شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌ها با مدل خطی چندگانه و با استفاده از نرم‌افزار SPSS.17 انجام شد و رسم نمودار با نرم‌افزار GraphPad Prism 5 انجام گرفت. پارامترهای فیزیولوژی فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق با استفاده از آزمون مکرر در زمان[1]، بین گروه‌ها و داخل گروه‌ها انجام شد. فرض کرویت ماتریس کوواریانس از طریق آزمون ماکی[2] و مقایسه بین تیمارها با استفاده از آزمون توکی مورد بررسی قرار گرفت. برای بررسی نرمال بودن داده‌ها از آزمون کولموگروف-اسمیرنوف و همگنی واریانس از آزمون لون استفاده شد.

نتایج

صفات فیزیولوژی: کاهش تبادلات گازی یکی از راهکارهای مقاومت به غرقابی در نهال‌های تحت تنش می‌باشد. نتایج آزمون تکرار در زمان حاکی از آن بود که تاثیر تیمارهای اعمال شده روی فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای و همچنین اثر زمان در طول آزمایش و اثر متقابل تیمار در زمان در همه پارامترها معنی‌دار گشت (جدول ۱).

بررسی روند تغییرات هدایت روزنه‌ای، تعرق و نرخ فتوسنتز نهال‌های ون نشان داد که با افزایش شدت تنش غرقابی، در طی آزمایش، شاخص‌های مذکور کاهش معنی‌دار یافتند. اما پس از حذف عامل تنش در روز ٦٠ام در تیمار غرقاب + زهکشی (غرقابی موقت) و قرار گرفتن نهال‌ها در شرایط زهکشی، به تدریج بر میزان تبادلات گازی گیاه تا پایان دوره آزمایش اضافه شد. با این وجود، در روز ۱۰۲ (پایان دوره) تفاوت معنی‌دای در تمام صفات فیزیولوژیک مورد مطالعه در این تحقیق مشاهده شد (شکل ۱).

صفات رویشی و مورفولوژی: غرقابی باعث سیاه شدن ریشه و تغییر رنگ برگ نهال‌های دو ساله ون شد در حالی که ۱۰۰ درصد نهال‌ها در تیمارهای غرقابی و شاهد زنده ماندند. ریشه‌های نابجا و منافذ هایپرتروفی تقریبا ۱۵ روز پس از شرایط غرقاب، در رژیم غرقابی تشکیل شد و در پایان دوره در تیمار غرقابی موقت که نهال‌ها در شرایط زهکشی کامل قرار گرفتند ناپدید شد (شکل ۲). نتایج تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان داد که غرقابی باعث تغییر معنی‌دار در همه پارامترهای مورد مطالعه شد (جدول ۲).

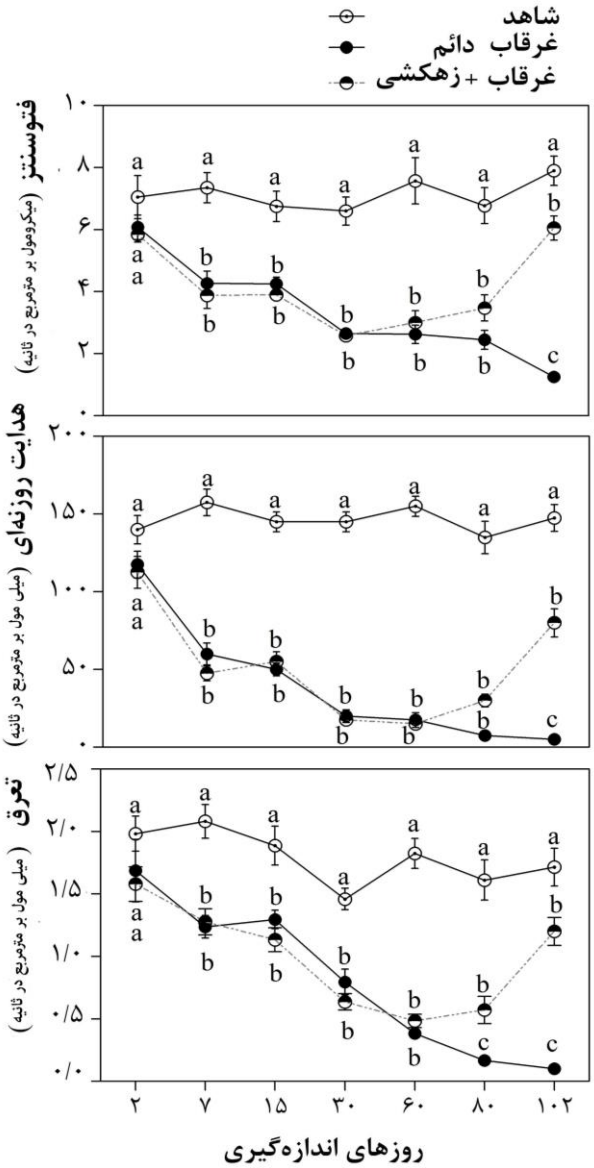
۱. Repeated measures ANOVA

۲. Mauchly's test

جدول ۱: تاثیر شرایط غرقابی بر صفات فیزیولوژی نهال‌های ون با استفاده از آزمون مکرر در زمان

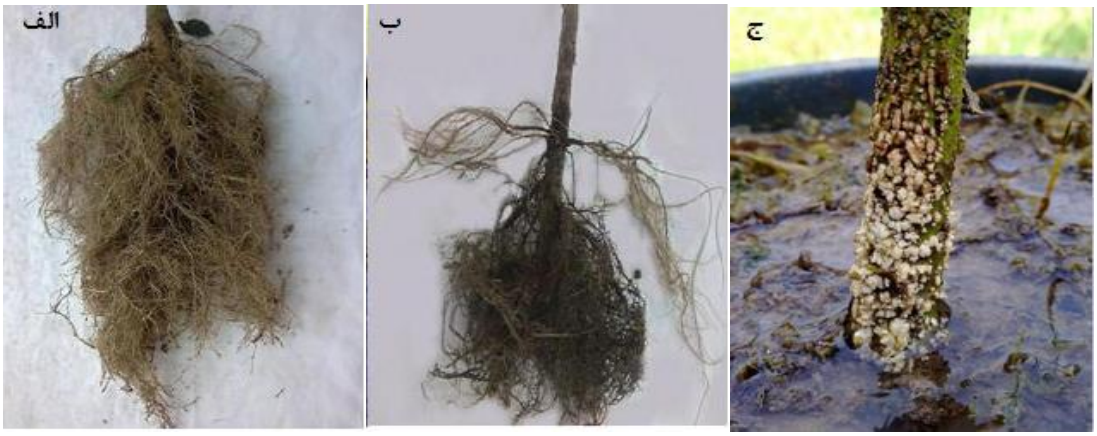
منابع تغییرات	فتوسنتز ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)			هدایت روزنه‌ای ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$)			تعرق ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	
	df	MS	F	df	MS	F	df	MS	F
بین گروه‌ها									
تیمار	۲	۱۹۹۳	۲۱۳۵*	۲	۹۶۲۵۸	۶۷۰/۰۹*	۲	۱۲۰/۲۲	۳۶۲٤/۵۱*
داخل گروه‌ها									
زمان	٦	۷/٤۸	۱۱/٤٦*	٦	٦۲۷٦	۳۳/۸۷*	۳/۳۱	۲/۹۹	۲۷/۷۱*
زمان×تیمار	۱۲	۵/٤٦	۸/۳٦*	۱۲	۲۷۲۱	۱٤/٦۸*	٦/٦۳	۰/٦۸	٦/۳۱*

ns و * به‌ترتیب نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطح ۵



شکل ۱: مقایسه میانگین فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق نهال‌های ون تحت شرایط غرقابی با استفاده از آزمون مکرر در زمان (⊙ تیمار شاهد، ● تیمار غرقابی دائم و ◓ تیمار غرقابی موقت می‌باشد .

حروف غیر مشابه نشان دهنده وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد است)



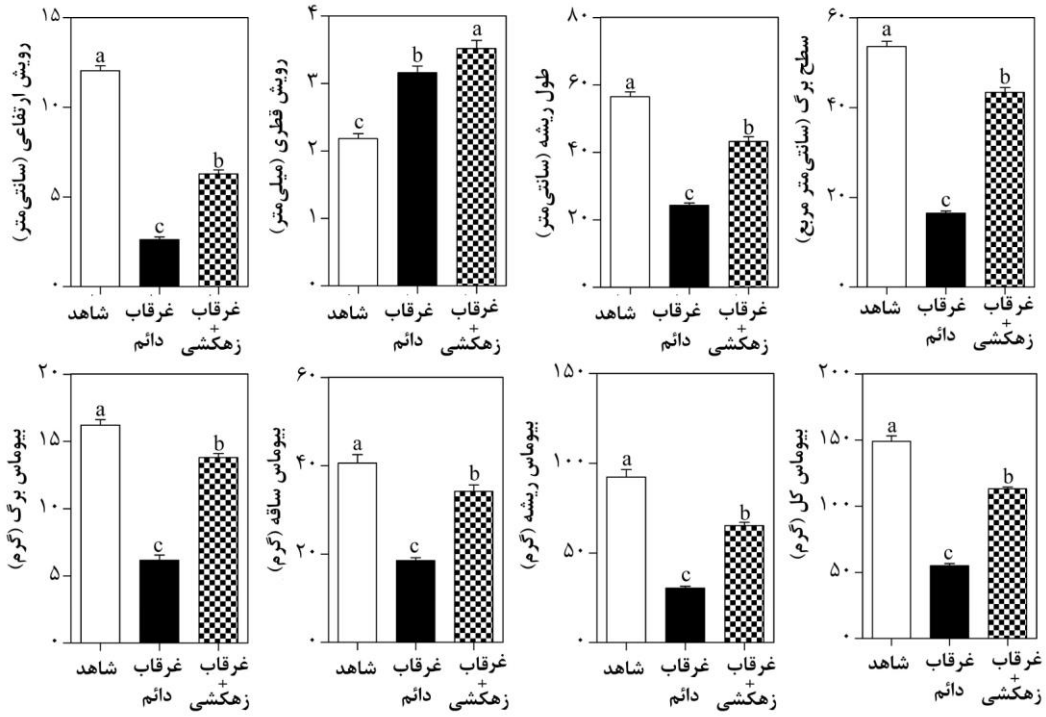
شکل ۲: تصویر (الف) ریشه نهال ون در شرایط کنترل، تصویر (ب) ریشه‌های نابجا و سیاه شدن ریشه در اثر شرایط غرقابی، و تصویر (ج) منافذ هایپرتروفی در ساقه و بالای یقه نهال غرقاب شده.

نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌ها نشان داد که غرقابی باعث کاهش میزان رویش ارتفاعی نهال‌ها شد، طوری که میزان این کاهش در تیمارهای غرقابی دائم و غرقابی موقت (٦٠ روز غرقاب و به دنبال آن ٤٢ روز زهکشی) نسبت به تیمار شاهد به‌ترتیب ۷۸ و ٤٨ درصد بود. غرقابی دائم باعث افزایش ٤٥ درصدی رویش قطری نهال‌ها شد در حالی که در تیمار غرقابی موقت، افزایش ٦١ درصدی در میزان رویش قطری مشاهده شد. از لحاظ طول ریشه اصلی، کمترین مقادیر ثبت شده مربوط به نهال های تیمار غرقابی دائم بوده که نسبت به تیمار شاهد کاهش ٥٧ درصدی را نشان داد در حالی که این کاهش در تیمار غرقابی موقت ۲۳ درصد بود. همچنین غرقابی باعث کاهش سطح برگ نهال‌ها شد. سطح برگ نهال‌های تیمار غرقابی دائم نسبت به شاهد کاهش ٦٨ درصدی را نشان داد، در حالی که این کاهش در تیمار غرقابی موقت ۱۹ درصد بود (شکل ۳).

بررسی تخصیص وزن خشک در اندام‌های مختلف گیاه نشان داد که وزن خشک قسمت‌های مختلف گیاه تحت تاثیر تیمارها دارای اختلاف معنی‌داری بود. وزن خشک ریشه تحت تیمارهای مختلف غرقابی بیشترین کاهش را نسبت به اندام‌های دیگر نشان داد. کمترین مقادیر ثبت شده در رابطه با وزن خشک اندام‌های مختلف گیاه متعلق به غرقابی دائم بود (شکل ۳).

جدول ۲: تجزیه واریانس صفات اندازه‌گیری شده نهال‌های ون در سطوح مختلف غرقابی

صفات	درجه آزادی	مجموع مربعات	میانگین مربعات	آماره F
رویش ارتفاعی	۲	۷۲۰/٤	۳٦۰/۲	٤۳۱/۲*
رویش قطری	۲	۱٥/۳	۷/٦	٤۸/٥*
طول‌ریشه	۲	۸٤۰۸/۷	٤۲۰٤/۳	۱٦٤/۱*
سطح برگ	۲	۱۱۷٦۷/۰	٥۸۸۳/٥	۳٦۸/۱*
وزن خشک برگ	۲	۸۷۹/۹	٤۳۹/۹	۲۰۸/۷*
وزن خشک ساقه	۲	٤۱۱۳/۰	۲۰٥٦/٥	٦۲/۰*
وزن خشک ریشه	۲	۳۰٦۷٥/٥	۱٥۳۳۷/۸	۱۲۹/۲*
وزن خشک کل	۲	۷۱۷٦۲/۸	۳٥۸۸۱/٤	۳۰۳/٤*



شکل ۳: میانگین صفات اندازه‌گیری شده نهال‌های ون تحت شرایط غرقاب

حروف غیرمشابه نشان‌دهنده وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد است

بحث

طبق نتایج بدست آمده، یک هفته بعد از شروع تیمار غرقابی، روزنه‌های نهال‌های تحت تنش به‌منظور حفظ تعادل آبی گیاه بسته شدند که این امر ارتباط مستقیم با کاهش میزان تعرق برگ داشت (شکل ۱) طوری‌که به‌دنبال آن نرخ فتوسنتز گیاه کاهش یافت. نتایج مشابه در مطالعات Larson و همکاران (۱۹۹۱) روی نهال *Magnifera indica*، Anderson و Pezeshki (۱۹۹۹) روی نهال *Quercus nuttallii* و *Q. michauxii* و Parad و همکاران (۲۰۱۳a) روی نهال *Pyrus boissieriana* مشاهده شد. البته، روزنه‌ها هرگز به‌طور کامل بسته نمی‌شوند و به گیاه اجازه تثبیت کربن حتی به مقدار کم داده می‌شود تا از این طریق باعث کم شدن شدت کاهش تجمع وزن خشک اندام‌های گیاه شود (Kozlowski, 1997).

پایش پاسخ فیزیولوژیک گیاهان بعد از حذف شرایط غرقابی و در دوره زهکشی در ارزیابی تحمل به غرقابی گیاهان بسیار مهم می‌باشد (Ortuño et al., 2007; Striker 2008, 2012). در واقع، این امر نشان دهنده این مهم است که در گیاهان مقاوم به غرقاب، زمانی که شرایط تنش‌زای محیطی حذف شد، روزنه گیاهان دوباره باز شده و میزان تبادلات گازی گیاه با محیط اطراف افزایش می‌یابد (Davies and Flore 1986; Larson et al., 1991; Kozlowski 1997; Schaffer et al., 2006; Xiaoling et al., 2011; Parad et al., 2013a) اما ظرفیت باز شدن روزنه‌ها بسته به نوع گونه‌ها و مدت زمان غرقابی متفاوت است. به‌عنوان مثال، در مطالعات Davies و Flore (۱۹۸۶) گونه *Vaccinium corymbosum* ۱۸ روز و گونه *V. ashei* بیش از ۱۸ روز نیاز دارد تا تبادلات گازی خود را پس از شرایط غرقاب به مقدار ثبت شده برای تیمار کنترل نزدیک کند. در مطالعات Parad و همکاران (۲۰۱۳a) روی نهال‌های یک‌ساله گلابی وحشی پس از ۱۵ روز غرقابی، این میزان بیش از ۱۵ روز گزارش شده است. یافته‌های حاصل از این

تحقیق نیز نشان از بازیابی مناسب تبادلات گازی نهال‌های دو ساله ون بعد ٤٢ روز زهکشی می‌باشد. نتایج حاصل از این تحقیق، گواهِ توانایی این گونه به تحمل شرایط ماندابی تا دو ماه می‌باشد که برای اولین بار در این گزارش به آن اشاره شده است.

با توجه به نتایج ذکر شده در بالا، این انتظار متصور است که برای احیا و جنگل‌کاری مناطق پست و ماندابی شمال کشور که حداقل به‌مدت دو ماه از سال در معرض شرایط غرقابی قرار می‌گیرند می‌توان از نهال‌های دو ساله ون استفاده نمود. در واقع، توانایی این گونه در بهبود تبادلات گازی، پس از حذف شرایط غرقابی و قرارگیری بستر در حالت زهکشی، نشان دهنده مقاومت خوب این گونه به غرقابی موقت می‌باشد (Striker et al., 2005; Parad et al., 2013a). هنگامی که نهال‌ها مدت بیشتری در شرایط غرقابی قرار می‌گیرند، فعالیت‌های فیزیولوژیکی کاهش بیشتری پیدا کرده و روزنه‌ها به‌طور کامل بسته شده که این امر مانع تبادلات گازی بین اتمسفر و برگ‌ها می‌شود؛ در نتیجه، تا حد زیادی از میزان فتوسنتز کاسته شده و به دنبال آن برگ‌ها پژمرده می‌شوند. در این شرایط، توانایی نهال‌ها در احیای فرآیندها به شدت کاهش می‌یابد و اگر به‌مدت طولانی‌تری در این شرایط باقی بمانند از بین می‌روند (Kai-yue et al., 2008; Farmer and Pezeshki, 2004).

طبق نتایج بدست آمده تنش غرقابی باعث تغییر ویژگی‌های ریختی نهال‌های دو ساله ون شد، به‌طوری که نهال‌ها در هر دو تیمار غرقابی، کوچک‌تر و دارای سطح برگ کمتر اما اندازه رویش قطری بزرگتر نسبت به نهال‌های شاهد بودند. در تیمار غرقاب موقت (غرقاب+زهکشی)، نهال‌ها پس از ٤٢ روز زهکشی دارای رویش ارتفاعی بیشتر و سطح برگ بزرگتر نسبت به تیمار غرقابی دائم بود که این امر می‌تواند به دلیل آسیب کمتر نهال‌ها پس از ٦٠ روز غرقابی نسبت به ۱۰۲ روز غرقابی و احیای پارامترهای فیزیولوژیک پس از زهکشی نهال‌ها باشد (Parad et al., 2013a).

Iwanaga و Yamamoto (۲۰۰۷) با بررسی نهال‌های *Alnus japonica* دریافتند که رویش قطری تا نقطه‌ای از ساقه که در آب قرار داشت پس از ٤٢ روز افزایش اما رویش ارتفاعی کاهش یافت. آنها دلیل افزایش رویش قطری نهال‌ها را افزایش در تعداد و اندازه سلول‌های آوندهای چوبی دانسته و بیان داشتند که تعداد الیاف چوبی در نهال‌های غرقابی بیش از دو برابر نهال‌های شاهد بوده است. همچنین، الیاف چوبی هم در جهت شعاعی و هم در جهت تانژانتی بزرگتر از نهال‌های شاهد بود. البته، برخی محققان علت این افزایش را در افزایش منافذ پوست در محدوده یقه و قسمتی از ساقه که در آب قرار دارد می‌دانند که از این طریق تبادلات گازی، به‌ویژه انتشار اکسیژن به‌راحتی صورت می‌گیرد (Kozlowski, 1997).

شرایط غرقابی با محدود کردن جذب عناصر غذایی و اکسیژن و تجمع عناصر سمی خاک مانع از رشد ریشه گیاه می‌شود (Parad et al., 2014a) و با طولانی شدن شرایط بی‌هوازی موجب افزایش شدت پوسیدگی و از بین رفتن کامل ریشه می‌گردد. در واقع، به‌دنبال پوسیدگی و از بین رفتن سیستم ریشه‌ای گیاه و کاهش طول ریشه، وزن خشک ریشه کاهش پیدا می‌کند حتی اگر ریشه‌های نابجا تشکیل شوند (Glenz et al., 2006).

همچنین نتایج این تحقیق نشان داد تنش غرقابی منجر به کاهش وزن خشک برگ، ساقه و وزن خشک کل نهال‌های دوساله ون شد که این کاهش در واقع در اثر بسته شدن روزنه‌ها و کاهش میزان تثبیت کربن در اندام‌های هوایی گیاه رخ می‌دهد. در اثر بسته شدن روزنه‌ها و کمبود میزان اکسیژن و آب مورد نیاز گیاه، سوخت و ساز گیاه از حالت تنفس هوازی به تنفس بی‌هوازی تغییر کرده و انرژی کمتری تولید می‌شود؛

در نتیجه، گیاه با کمبود انرژی روبرو گشته که برای جبران آن از کربوهیدرات ذخیره‌ای خود استفاده می‌کند که در نهایت منجر به کاهش وزن خشک اندام هوایی گیاه می‌شود (Striker et al., 2012). یافته‌های سایر پژوهشگران نظیر Megonigal و Day (۱۹۹۲) روی نهال‌های دارتالاب، Iwanaga و Yamamoto (۲۰۰۷) روی نهال‌های *Alnus japonica*، Parad و همکاران (۲۰۱۳a) روی نهال‌های گلابی وحشی، Kissmann و همکاران (۲۰۱٤) روی نهال‌های *Styrax pohlii*، و Parad و همکاران (۲۰۱٤b) روی نهال‌های بلندمازو نیز حاکی از کاهش وزن خشک اندام‌های مختلف گیاه و طول ریشه‌دوانی تحت تاثیر شرایط غرقابی است.

در گیاهان مقاوم به غرقابی، به منظور کاهش اثرات مخرب تنش، ریشه‌های نابجا روی سیستم ریشه‌ای و ساقه گیاه ایجاد می‌شود که به همراه منافذ هایپرتروفی ایجاد شده روی ساقه قسمت‌های غوطه‌ور گیاه، باعث کاهش اثرات شرایط بی‌هوازی محیط می‌شود. همچنین ریشه‌های نابجا نسبت به ریشه‌های موجود در شرایط محیطی فاقدِ تنش، معمولا ضخیم‌تر و دارای فضای بین سلولی بزرگتری بوده و سازگاری بهتری با شرایط ماندابی دارند. این امر سبب جذب آب، اکسیژن و مواد غذایی و شتاب در تخمیر الکلی و مهیا کردن انرژی جبرانی در طول شرایط بی‌هوازی و همچنین آزادسازی ترکیبات سمی نظیر دی‌اکسیدکربن، اتانول و اتیلن شده (Glenz et al., 2006; Kozlowski, 1997) تا از این طریق موجب حفظ زنده‌مانی نهال‌ها شوند. ظهور این پدیده و کاهش طول ریشه در شرایط غرقابی در نهال‌های یک‌ساله بلندمازو (Parad et al. 2014b)، *Salix nigra* (Pezeshki et al., 1998)، *Fraxinus mandshurica*، *Distylium chinensis* (Xiaoling et al., 2011)، *Pyrus boissieriana* (Parad et al., 2013a) و Pimentel و همکاران (۲۰۱٤) روی نهال‌های *Prunus cerasifera* و *Prunus munsoniana* نیز گزارش شده است.

نتیجه‌گیری نهایی

در مجموع، با توجه به نتایج به‌دست آمده و مشاهدات بصری در پایان آزمایش می‌توان اظهار داشت که نهال‌های دوساله ون، واکنش مطلوبی از لحاظ صفات فیزیولوژیکی و ریختی مورد بررسی نسبت به شرایط غرقابی موقت نشان دادند، طوری‌که قرارگیری نهال‌ها در شرایط زهکشی طولانی‌تر امکان بازیابی کامل ویژگی‌های رویشی از جمله رویش ارتفاعی و قطری و همچنین زی‌توده قسمت‌های مختلف گیاه را ممکن ساخت. از این رو، انتظار می‌رود که در شمال کشور، در کرانه رودخانه‌ها و عرصه‌های در معرض سیلاب‌های دوره‌ای بتوان از نهال ون با اهداف چندمنظوره از قبیل احیاء اراضی و تولید چوب استفاده کرد.

References

Anderson, P.H. and Pezeshki, S.R. (1999). The effect of intermittent flooding on seedling of three forest species. Photosynthetica. 37(4): 543-552.

Bailey-Serres, J. and Chang, R. (2005). Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms. Annals of Botany. 96(4):507-518.

Bailey-Serres, J. and Voesenek, L.A.C.J. (2008). Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. Annual Reviews Plant Biology. 59: 313-339.

Calvo-Polanco, M., Senorans, J. and Zwiazek, J.J. (2012). Role of adventitious roots in water relations of tamarack (*Larix laricina*) seedlings exposed to flooding. BMC Plant Biology. 12: 99-107

Chen, H., Qualls, R.G. and Blank, R.R. (2005). Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. Aquatic Botany. 82(4): 250-268.

Colin-Belgrand, M., Dreyer, E. and Biron, P. (1991). Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition.

Mayra, T. and Gustavo, H. (2014). Morphological effects of flooding on *Styrax pohlii* and the dynamics of physiological responses during flooding and post-flooding conditions. Aquatic Botany. 119: 7-14.

Kozlowski, T.T. (1984). Plant responses to flooding of soil. Bioscience. 34(3): 162-167.

Kozlowski, T.T. (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph. 1: 1-29.

Larson, K.D., Schaffer, B. and Davies, F.S. (1991). Flooding, leaf gas exchange and growth of mango in containers. Journal of the American Society for Horticultural Science. 116(1): 156-160.

Li, S., Martin, L.T., Pezeshki, S.R. and Shields, J.R.F.D. (2005). Responses of black willow (*Salix nigra*) cuttings to simulated herbivory and flooding. Acta Oecologica. 28(2): 173-180.

Licausi, F., Van Dongen, J.T., Giuntoli, B., Novi, G., Santaniello, A., Geigenberger, P. and Perata, P. (2010). HRE1 and HRE2, two hypoxia-inducible ethylene response factors, affect anaerobic responses in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal. 62(2): 302-315.

McDonald, M.P., Galwey, N.W. and Colmer, T.D. (2002). Similarity and diversity in adventitious root anatomy as related to root aeration among a range of wetland and dryland grass species. Plant, Cell and Environment. 25(3): 441-451.

Megonigal, J.P. and Day, F.P. (1992). Effects of flooding on root and shoot production of bald cypress in large experimental enclosures. Ecology. 73(4): 1182-1193.

Ortuño, M., Alarcón, J., Nicolás, E. and Torrecillas, A. (2007). Water status indicators of lemon trees in response to flooding and recovery. Biologia Plantarum. 51(2): 292-296.

Parad, G.A., Tabari Kouchaksaraei, M., Striker, G.G., Sadati, S.E. and Nourmohammadi, K. (2016). Growth, morphology and gas exchange responses of two-year-old *Quercus Castaneifolia* seedlings to flooding stress. Scandinavian Journal of Forest Research. 31(5): 458-466.

Parad, G.A., Zarafshar, M., Striker, G.G. and Sattarian, A. (2013a). Some physiological and morphological responses of *Pyrus boissieriana* to flooding. Trees, Structure and Function. 27(5): 1387-1393.

Parad,G.A., Tabari, M. and Sadati, E. (2014a). Changes of macro and micro elements concentration in shoots and soil of *Quercus castaneifolia* seedling grown in Annales for Sciences. 48: 193-204.

Davies, F.S. and Flore, J.A. (1986). Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. Physiologia Plantarum. 67(4): 545-551.

Domingo, R., Pe´rez–Pastor, A. and Ruiz–Sa´nchez, M.C. (2002). Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. Journal of Plant Physiology. 159(7): 725-732.

Du, K., Xu, L., Wu, H., Tu, B. and Zheng, B. (2012). Ecophysiological and morphological adaption to soil flooding of two poplar clones differing in flood-tolerance. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 207(2):96-106.

Farmer, J. and Pezeshki, S. (2004). Effects of periodic flooding and root pruning on *Quercus nuttallii* seedlings. Wetlands Ecology and Management. 12(3): 205-214.

Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I. and Kienast, F. (2006). Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. Forest Ecology and Management. 235(1-3): 1-13.

Kai-yue, H., Jing, Y. and Li-bin, H. (2008). Physiological responses of seedlings of two oak species to flooding stress. Forestry Studies in China. 10(4): 259-264.

Imaz J.A., Giménez D.O., Grimoldi A.A. and Striker G.G. (2013). The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage. Crop and Pasture Science. 63(12): 1145-1155.

Imaz J.A., Giménez D.O., Grimoldi A.A. and Striker G.G. (2015). Ability to recover overrides the negative effects of flooding on growth of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum*. Crop and Pasture Science. 66(1): 100-106.

Islam, M.A. and Macdonald, S.E. (2004). Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. Trees, Structure and Function. 18(1): 35-42.

Ismond, K.P., Dolferus, R., De Pauw, M., Dennis, E.S. and Good, A.G. (2003). Enhanced low oxygen survival in Arabidopsis through increased metabolic flux in the fermentative pathway. Plant Physiology. 132(3): 1292- 302.

Iwanaga, F. and Yamamoto, F. (2007). Growth, morphology and photosynthetic activity in flooded *Alnus japonica* seedlings. Journal of Forest Research. 12(3): 243-246.

Kissmann, C., Borges D.V., Eduardo, E.,

Schaffer, B. and Ploetz, R.C. (1989). Gas exchange characteristics as indicators of damage thresholds for phytophthora root rot in flooded and nonflooded avocado trees. Horticulture Science. 14(4): 653-655.

Schaffer, B., Davies, F.S. and Crane, J.H. (2006). Responses of subtropical and tropical fruit trees to flooding in calcareous soil. Horticulture Science. 41(3): 549-555.

Striker, G.G. (2008). Visiting the methodological aspects of flooding experiments: quantitative evidence from agricultural and ecophysiological studies. Journal of Agronomy and Crop Science. 194(4): 249-255.

Striker, G.G. (2012). Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. Ecological Research. 27(5): 983-987.

Striker, G.G., Insausti, P. and Grimoldi, A.A. (2008). Flooding effects on plants recovering from defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. Annals of Botany. 102(2): 247-254.

Striker, G.G., Insausti, P., Grimoldi, A.A., Ploschuk, E.L. and Vasellati, V. (2005). Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. Plant and Soil. 276(1): 301-311.

Striker, G.G., Izaguirre, R., Manzur, M. and Grimoldi, A.A. (2012). Different strategies of *Lotus japonicus* L. and *corniculatus tenuis* L. to deal with complete submergence at seedling stage. Plant Biology. 14(1):50-55.

Xiaoling, L., Ning, L., Jin, Y., Fuzhou, Y., Faju, C., and Fangqing, C., (2011). Morphological and photosynthetic responses of riparian plant "*Distylium chinense*" seedlings to simulated autumn and winter flooding in three gorges reservoir region of the Yangtze River, China. Acta Ecologica Sinica, 31: 31-39.

flooding conditions. Iranian Journal of Forest. 6(1): 23-34.

Parad, G.A., Tabari, M., and Sadati, E. (2013b). Survival, growth and biomass allocation in seedlings of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) as affected by flooding stress. Journal of Applied Biology. 26(1): 9-20.

Parad, G.A., Tabari, M., and Sadati, E. (2014b). Effect of permanent and periodic flooding treatments on growth, morphological and physiological characteristics of one-year old potted seedlings of *Quercus castaneifolia* in Noor lowland. Journal of Wood and Forest Science and Technology. 20(4): 167-181.

Pezeshki, S.R., Anderson, P.H. and Shields, J.R.F.D. (1998). Effects of soil moisture regimes on growth and survival of black willow (*Salix nigra*) posts (cuttings). Wetlands. 18(3): 460-470.

Pimentel, P., Almada, D.R., Salvatierra, A., Toro, G., Arismendi, M., Pino, M., Sagredo, B. and Pinto, M. (2014). Physiological and morphological responses of *Prunus* species with different degree of tolerance to long-term root hypoxia. Scientia Horticulturae. 180(1): 14-23.

Sagheb Talebi, K., Sajedi, T. and Pourhashemi, M. (2014). Forests of Iran. Springer Netherlands, Dordrecht: Netherlands, 152 P.