



دانشگاه گیلان  
1353\_1974

# اکوفیزیولوژی درختان جنگلی

تدوین (به شیوه گردآوری):

دکتر تیمور رستمی شاهرایی

اسناد دانشکده منابع طبیعی دانشگاه گیلان

دکتر محبوبه محبی بیجارپسی

چاپ اول

اکوفیزیولوژی درختان جنگلی

# Ecophysiology of Forest Trees

Compiled by:

Teymour Rostami Shahraji, Ph. D

Mahboobeh Mohebi Bijarpasi, Ph. D

مرکز نشر دانشگاه گیلان

University of Guilan Press

اکوفیزیولوژی درختان جنگلی یکی از شاخه‌های بنیادی دانش علوم جنگل است. این دانش ما را با عوامل تأثیرگذار بر روی رشد و چالش‌های مانع رشد درختان، به ویژه در بخش جنگل‌کاری مواجه می‌کند. دانش اکوفیزیولوژی می‌تواند ما را در شناخت میزان تأثیرات عوامل مختلف در جنگل‌های طبیعی، در صورت بروز تغییرات بنیادی در اقلیم و یا هرگونه تغییرات تأثیرگذار بر روند رویش گیاه (درخت)، یاری دهد و کمک کند تا در خصوص نقش انسان در بروز این عوامل و نحوه مدیریت آن‌ها تامل و چاره‌جویی کنیم. هرچند که این دانش در کشور ما نسبتاً جوان است و یکی از دلایل عمده آن عدم وجود جایگاه واقعی جنگل‌کاری با هدف تولید چوب در فعالیت‌های دانش جنگل‌داری است؛ امید است در آینده و با توجه به توسعه دانش جنگل‌داری، ارزش واقعی دانش اکوفیزیولوژی در بین محققین علوم جنگل روشن شود.



ISBN: 978-600-153-315-0



# اکوفیزیولوژی درختان جنگلی

تدوین (به شیوه گردآوری):

دکتر تیمور رستمی شاهراجی

استاد دانشکده منابع طبیعی دانشگاه گیلان

دکتر محبوبه محبی بیجارپسی

مرکز نشر دانشگاه گیلان

۱۴۰۳



دانشگاه گیلان  
۱۳۵۳-۱۹۷۴

شابک: ۰ - ۳۱۵ - ۱۵۳ - ۶۰۰ - ۹۷۸

|                     |                                                                                                                                                         |
|---------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| سرشناسه             | : ، گردآورنده رستمی شاهراجی، تیمور، ۱۳۳۲ -                                                                                                              |
| عنوان و نام پدیدآور | : اکوفیزیولوژی درختان جنگلی/تدوین( به شیوه گردآوری) تیمور رستمی شاهراجی، محبوبه محبی بیجارپسی ؛ ویراستار علمی حسن پوربابائی ؛ ویراستار ادبی سارا هاشمی. |
| مشخصات نشر          | : ۱۴۰۲، رشت: دانشگاه گیلان، انتشارات                                                                                                                    |
| مشخصات ظاهری        | : : جدول ۱۷۳ ص.                                                                                                                                         |
| شابک                | : 978-600-153-315-0                                                                                                                                     |
| وضعیت فهرست نویسی   | : فیپا                                                                                                                                                  |
| یادداشت             | : کتابنامه: ص. ۱۵۴ - ۱۶۳.                                                                                                                               |
| موضوع               | : فیزیولوژی بوم شناختی گیاهان<br>Plant ecophysiology                                                                                                    |
| شناسه افزوده        | : -، گردآورنده ۱۳۶۶ محبی بیجارپسی، محبوبه.                                                                                                              |
| شناسه افزوده        | : پوربابائی، حسن، ۱۳۴۷ -، ویراستار                                                                                                                      |
| شناسه افزوده        | : دانشگاه گیلان. انتشارات                                                                                                                               |
| رده بندی کنگره      | : QK۷۱۷                                                                                                                                                 |
| رده بندی دیویی      | : ۵۸۱/۷                                                                                                                                                 |
| شماره کتابشناسی ملی | : ۹۴۷۸۶۲۸                                                                                                                                               |

#### مرکز نشر دانشگاه گیلان

|               |                                                       |
|---------------|-------------------------------------------------------|
| عنوان کتاب    | : اکوفیزیولوژی درختان جنگلی                           |
| گردآورندگان   | : دکتر تیمور رستمی شاهراجی، دکتر محبوبه محبی بیجارپسی |
| ویراستار علمی | : دکتر حسن پوربابائی                                  |
| ویراستار ادبی | : سارا هاشمی                                          |
| نوبت چاپ      | : اول، ۱۴۰۳                                           |
| ناشر          | : مرکز نشر دانشگاه گیلان                              |
| شمارگان       | : ۱۰۰۰ جلد                                            |
| قیمت          | : ۱۰۸۰۰۰ ریال                                         |

\* هر گونه چاپ و تکثیر صرفاً در اختیار مرکز نشر دانشگاه گیلان است.

## فهرست مطالب

| عنوان                                                        | صفحه |
|--------------------------------------------------------------|------|
| پیشگفتار.....                                                | خ    |
| <b>فصل اول: رویکردها و اهداف اکوفیزیولوژی</b>                |      |
| ۱-۱- اکوفیزیولوژی چیست؟.....                                 | ۲    |
| ۱-۲- ریشه‌های اکوفیزیولوژی.....                              | ۲    |
| ۱-۳- اکولوژی فیزیولوژیکی و پراکنش موجودات زنده.....          | ۴    |
| ۱-۴- مقیاس زمانی از پاسخ گیاهان به محیط‌زیست.....            | ۷    |
| ۱-۵- رویکردهای مفهومی و تجربی.....                           | ۹    |
| ۱-۶- دستورالعمل‌های جدید در اکوفیزیولوژی.....                | ۱۰   |
| ۱-۷- هدف اکوفیزیولوژی.....                                   | ۱۱   |
| ۱-۸- تجزیه و تحلیل عوامل اکولوژیکی.....                      | ۱۱   |
| <b>فصل دوم: محیط و تنش‌های گیاهی</b>                         |      |
| ۲-۱- رویش گیاه.....                                          | ۱۴   |
| ۲-۲- تأثیر محیط.....                                         | ۱۵   |
| ۲-۳- آسیب و پاسخ.....                                        | ۱۶   |
| ۲-۴- گیاهان و تنش‌های محیطی.....                             | ۱۹   |
| ۲-۴-۱- تنش‌های محیطی.....                                    | ۱۹   |
| ۲-۴-۱-۱- تنش‌های حیاتی.....                                  | ۲۰   |
| ۲-۴-۱-۲- تنش‌های غیرحیاتی.....                               | ۲۰   |
| ۲-۵- مکانیسم‌های مقابله با تنش.....                          | ۲۱   |
| <b>فصل سوم: تنش دمایی</b>                                    |      |
| ۳-۱- اثر دما بر روی فعالیت گیاه.....                         | ۲۴   |
| ۳-۲- حد زنده‌مانی.....                                       | ۲۴   |
| ۳-۳- حدود دما و نیاز حرارتی برای فرایند تولید و زادآوری..... | ۲۵   |
| ۳-۴- دامنه حرارتی برای سبز شدن بذور در مناطق مختلف.....      | ۲۶   |

|                                                              |    |
|--------------------------------------------------------------|----|
| ۳-۵-دامنه درجه حرارت روی زمین.....                           | ۲۶ |
| ۳-۶-دسته‌بندی گیاهان مقاوم به سرما و گرما.....               | ۲۷ |
| ۳-۶-۱- گیاهان حساس به چائیدگی.....                           | ۲۷ |
| ۳-۶-۲- گیاهان حساس به یخبندان.....                           | ۲۷ |
| ۳-۶-۳- گیاهان بردبار به یخبندان.....                         | ۲۷ |
| ۳-۶-۴- گونه‌های حساس به گرما.....                            | ۲۸ |
| ۳-۶-۵- بردباری نسبی به گرما.....                             | ۲۸ |
| ۳-۷- اثر گرما بر روی عملکرد گیاه.....                        | ۲۸ |
| ۳-۸- اثر انرژی نوری بر ماده.....                             | ۲۸ |
| ۳-۹- توانایی بقا در شرایط تنش.....                           | ۲۹ |
| ۳-۱۰- تنش سرما.....                                          | ۳۰ |
| ۳-۱۰-۱- اثر سرما در ایجاد اختلال در فعالیت گیاه.....         | ۳۰ |
| ۳-۱۰-۲- چگونگی آسیب دیدن گیاهان در اثر سرما.....             | ۳۱ |
| ۳-۱۱- اثرات سرمازدگی و مقاومت گیاهان.....                    | ۳۱ |
| ۳-۱۱-۱- عوامل صدمات غیرمستقیم سلول گیاه در اثر سرمازدگی..... | ۳۳ |
| ۳-۱۱-۱-۱- گرسنگی گیاه.....                                   | ۳۳ |
| ۳-۱۱-۱-۲- تجزیه پروتئین در حرارت‌های پایین.....              | ۳۳ |
| ۳-۱۱-۱-۳- به‌هم‌خوردگی تعادل تنفسی.....                      | ۳۳ |
| ۳-۱۱-۱-۴- تولید مواد سمی.....                                | ۳۴ |
| ۳-۱۱-۱-۵- تغییرات بیوشیمیایی.....                            | ۳۴ |
| ۳-۱۱-۱-۶- آسیب ثانویه.....                                   | ۳۴ |
| ۳-۱۱-۲- مقاومت به سرمازدگی.....                              | ۳۵ |
| ۳-۱۱-۳- حداقل نقطه ذوب.....                                  | ۳۶ |
| ۳-۱۱-۴- مکانیسم مقاومت به سرمازدگی.....                      | ۳۷ |
| ۳-۱۱-۴-۱- گیاهان مقاوم به سرمازدگی.....                      | ۳۷ |
| ۳-۱۱-۴-۲- گیاهان حساس به سرمازدگی.....                       | ۳۸ |

|    |                                                                              |
|----|------------------------------------------------------------------------------|
| ۳۸ | ..... گیاهان حساس به سرمازدگی به طور غیرمستقیم                               |
| ۳۸ | ..... چگونگی آسیب یخزدگی                                                     |
| ۴۰ | ..... بقا در شرایط تنش یخبندان                                               |
| ۴۲ | ..... مقاومت اندام‌های مختلف گیاه به یخبندان                                 |
| ۴۲ | ..... تفکیک اکوتیپ گیاهان وابسته به خاستگاه در حساسیت به سرما و تحمل به سرما |
| ۴۳ | ..... روش‌های مختلف مقاومت گیاه به یخبندان                                   |
| ۴۶ | ..... استفاده از مواد حفاظتی                                                 |
| ۴۶ | ..... روش مقاوم‌سازی                                                         |
| ۴۷ | ..... روش ترکیبی                                                             |
| ۴۸ | ..... تنش‌های یخزدگی یا Freezing (فرایند یخزدگی)                             |
| ۵۰ | ..... آفتاب‌زدگی زمستانه                                                     |
| ۵۰ | ..... علت یخ زدن برون‌سلولی                                                  |
| ۵۱ | ..... صدمات ناشی از یخبندان                                                  |
| ۵۱ | ..... صدمات مستقیم                                                           |
| ۵۴ | ..... صدمات غیرمستقیم                                                        |

#### فصل چهارم: نقش آب در عملکرد گیاهان

|    |                                               |
|----|-----------------------------------------------|
| ۶۰ | ..... نیاز درختان جنگلی به آب                 |
| ۶۲ | ..... تنش خشکی                                |
| ۶۳ | ..... خشکی                                    |
| ۶۴ | ..... اثرات خشکی                              |
| ۶۴ | ..... بقا در شرایط خشکی                       |
| ۶۵ | ..... اجتناب از پس‌آیدگی                      |
| ۶۶ | ..... دسته‌بندی گیاهان از لحاظ مقابله با خشکی |
| ۶۷ | ..... نگهداری رطوبت                           |
| ۶۸ | ..... روش‌های اندازه‌گیری کمبود آب در گیاهان  |
| ۷۰ | ..... واکنش گیاه به تنش خشکی                  |

- ۷۰ ..... ۸-۳-۴- اثر تنش خشکی بر خصوصیات ریخت‌شناسی و پارامترهای رشدی
- ۷۰ ..... ۴-۳-۸-۱- تنش آب در سطح سلول
- ۷۱ ..... ۴-۳-۲-۸- تغییرات رشد و نمو
- ۷۱ ..... ۴-۳-۸-۳- برگ
- ۷۳ ..... ۴-۳-۸-۴- ارتفاع درخت
- ۷۳ ..... ۴-۳-۸-۵- رشد قطری تنه
- ۷۳ ..... ۴-۳-۸-۶- ریشه
- ۷۴ ..... ۴-۳-۸-۷- اثر تنش خشکی بر روی مساحت سطح برگ و تعداد برگ
- ۷۴ ..... ۹-۳-۴- کارکرد فیزیولوژیکی درختان در مقابل خشکی
- ۷۴ ..... ۴-۳-۹-۱- تأثیر خشکی بر روی فتوسنتز
- ۷۵ ..... ۴-۳-۹-۲- محتوای نسبی آب
- ۷۶ ..... ۴-۳-۹-۳- پتانسیل آب برگ
- ۷۷ ..... ۴-۳-۹-۴- تنظیم اسمزی
- ۷۷ ..... ۱۰-۳-۴- تأثیر تنش خشکی بر عملکرد بیوشیمیایی گیاه
- ۷۸ ..... ۴-۳-۱۰-۱- تأثیر خشکی بر روی رنگیزه‌های گیاهی
- ۸۱ ..... ۴-۳-۱۰-۲- پرولین و تغییرات آن تحت تنش خشکی
- ۸۲ ..... ۴-۳-۱۰-۳- اندازه‌گیری پرولین
- ۸۲ ..... ۴-۳-۱۰-۴- کربوهیدرات‌ها
- ۸۴ ..... ۱۱-۳-۴- عناصر غذایی
- ۸۴ ..... ۴-۳-۱۱-۱- ازت
- ۸۵ ..... ۴-۳-۱۱-۲- فسفر
- ۸۵ ..... ۴-۳-۱۱-۳- پتاسیم
- ۸۵ ..... ۱۲-۳-۴- اثر تنش خشکی بر جوانه‌زنی
- ۸۶ ..... ۱۲-۳-۴- تنش خشکی درختان جنگلی
- ۸۸ ..... ۴-۳-۱۳-۱- عوامل غیرزنده مؤثر بر تنش خشکی درختان
- ۹۰ ..... ۴-۳-۱۳-۲- عوامل زنده مؤثر بر خشکیدگی درختان جنگلی

۹۲ ..... ۴-۱۴- غرقابی بودن خاک

### فصل پنجم: تنش شوری

۹۸ ..... ۵-۱- اثرات غلظت نمک بر گیاهان

۹۹ ..... ۵-۲- تنش اسمزی و تنش یونی

۱۰۰ ..... ۵-۳- مقاومت در شرایط شوری

۱۰۰ ..... ۵-۴- تحمل شوری

### فصل ششم: اثر آلاینده‌های اتمسفری و فلزات سنگین

۱۰۴ ..... ۶-۱- افت جنگل‌ها

۱۰۵ ..... ۶-۲- دلایل، توسعه و الگوی افت جنگل

۱۰۶ ..... ۶-۳- آلودگی فلزات سنگین

۱۰۷ ..... ۶-۳-۱- واکنش فیزیولوژیک و ریخت‌شناسی درختان به آلودگی‌های شهری

۱۱۰ ..... ۶-۴- منابع آلاینده‌ها

۱۱۱ ..... ۶-۵- گونه‌بندی آلاینده‌ها

۱۱۲ ..... ۶-۶- کنش‌های متقابل آلاینده‌ها

۱۱۲ ..... ۶-۶-۱- کنش‌های متقابل عناصر با یکدیگر

۱۱۳ ..... ۶-۶-۲- کنش‌های متقابل آلاینده‌ها با خاک

۱۱۴ ..... ۶-۷- عوامل مؤثر بر زیست‌فراهمی عناصر در خاک

۱۱۴ ..... ۶-۷-۱- ظرفیت تبادل یونی خاک

۱۱۵ ..... ۶-۷-۲- مواد آلی خاک

۱۱۵ ..... ۶-۷-۳- اسیدیته خاک

۱۱۶ ..... ۶-۷-۴- نوع خاک

۱۱۶ ..... ۶-۷-۵- زمان

۱۱۷ ..... ۶-۸- گیاه‌پالایی

۱۱۸ ..... ۶-۸-۱- انواع گیاه‌پالایی

۱۱۸ ..... ۶-۸-۱-۱- گیاه‌ترسیمی

- ۱۱۸.....تخریب ریشه‌ای ۶-۸-۱-۲
- ۱۱۸.....هیدرولیک گیاهی ۶-۸-۱-۳
- ۱۱۹.....گیاه استخراجی ۶-۸-۱-۴
- ۱۱۹.....گیاه تبخیری ۶-۸-۱-۵
- ۱۲۰.....تخریب گیاهی ۶-۸-۱-۶
- ۱۲۱.....گیاهان پالاینده خاک‌های آلوده به فلزات سنگین ۶-۸-۲
- ۱۲۲.....برتری‌ها و کاستی‌های گیاه‌پالایی ۶-۸-۳
- ۱۲۳.....تکنیک‌های افزایش‌دهنده کارایی گیاه‌پالایی ۶-۸-۴

### فصل هفتم: گازها

- ۱۲۶.....اثرات کمبود اکسیژن در خاک ۷-۱
- ۱۲۶.....اختلال در فعالیت‌های گیاهی در نتیجه کمبود اکسیژن ۷-۲
- ۱۲۷.....مقاومت در شرایط کمبود اکسیژن ۷-۳
- ۱۲۷.....واکنش به افزایش  $CO_2$  ۷-۴
- ۱۲۸.....تبادلات گازی و تغییرات آن تحت تنش خشکی ۷-۵
- ۱۲۸.....تغرق ۷-۵-۱
- ۱۲۸.....هدایت روزنه‌ای ۷-۵-۲
- ۱۲۹.....غلظت  $CO_2$  داخل روزنه ۷-۵-۳

### فصل هشتم: تنش‌های اکسیداتیو

- ۱۳۲.....تنش‌های اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) ۸-۱
- ۱۳۳.....تأثیرات مخرب گونه‌های فعال اکسیژن ۸-۲
- ۱۳۳.....مکانیسم دفاعی گیاهان در برابر تنش‌های اکسیداتیو ۸-۳
- ۱۳۴.....مکان‌های تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن ۸-۴
- ۱۳۴.....حفاظت از سلول در برابر گونه‌های فعال اکسیژن ۸-۵
- ۱۳۴.....سیستم‌های دفاعی آن‌تی‌اکسیدانی در مقابله با ROS ها ۸-۶
- ۱۳۵.....آنزیم‌های دخیل در مقابله با تنش‌های محیطی ۸-۷

- ۱۳۵.....۱-۷-۸-پراکسیداز (POD).....
- ۱۳۷.....۲-۷-۸-کاتالاز (CAT).....
- ۱۳۷.....۳-۷-۸-سوپر اکسید دیسموتاز (SOD).....
- ۱۳۸.....۸-۸-اثر ارتفاع از سطح دریا بر فعالیت سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیداتیو آنزیمی.....

#### فصل نهم: تنش تشعشعات

- ۱۴۲.....۹-۱-تشعشع فرابنفش.....
- ۱۴۲.....۱-۱-۹-اثرات مخرب تنش اشعه ماوراء بنفش.....
- ۱۴۳.....۲-۱-۹-مقابله با تنش اشعه ماوراء بنفش.....
- ۱۴۴.....۹-۲-تابش نور.....
- ۱۴۴.....۱-۲-۹-آناتومی و زیرساختار برگ‌های سازش یافته به تابش نوری.....
- ۱۴۶.....۲-۲-۹-تفاوت‌های بیوشیمیایی بین برگ‌های سازش یافته به نور و سایه.....
- ۱۴۸.....۳-۲-۹-واکنش فتوسنتز به نور در داخل پوشش گیاهی.....
- ۱۵۱.....فهرست منابع.....



## پیشگفتار

اکوفیزیولوژی درختان جنگلی یکی از شاخه‌های بنیادی دانش علوم جنگل است. این دانش ما را با عوامل تأثیرگذار بر روی رشد و چالش‌های مانع رشد درختان، به‌ویژه در بخش جنگل‌کاری مواجه می‌کند. دانش اکوفیزیولوژی می‌تواند ما را در شناخت میزان تأثیرات عوامل مختلف در جنگل‌های طبیعی، در صورت بروز تغییرات بنیادی در اقلیم و یا هرگونه تغییرات تأثیرگذار بر روند رویش گیاه (درخت)، یاری دهد و کمک کند تا در خصوص نقش انسان در بروز این عوامل و نحوه مدیریت آن‌ها تامل و چاره‌جویی کنیم. اهمیت دانش اکوفیزیولوژی بیش از همه در فعالیت‌های جنگل‌کاری برای تولید چوب نمایان می‌شود. به‌ویژه، با توجه به مباحثی چون تنوع پراکنش جغرافیایی درختان و انجام آزمایش‌های پراونس با هدف بررسی میزان تغییرپذیری گونه‌ها در شرایط مختلف محیطی قابل توجه خواهد بود. هرچند که این دانش در کشور ما نسبتاً جوان است و یکی از دلایل عمده آن عدم وجود جایگاه واقعی جنگل‌کاری با هدف تولید چوب در فعالیت‌های دانش جنگل‌داری است؛ امید است در آینده و با توجه به توسعه دانش جنگل‌داری، ارزش واقعی دانش اکوفیزیولوژی در بین محققین علوم جنگل روشن شود.

محبوبه محبی بیجارپسی

تیمور رستمی شاهراجی

تابستان ۱۴۰۱



## فصل اول

رویکردها و اهداف اکوفیزیولوژی

### ۱-۱- اکوفیزیولوژی چیست؟

اکوفیزیولوژی گیاهی، دانشی تجربی است که مکانیسم فیزیولوژیکی مطلوب را با تاکید بر مشاهدات اکولوژیکی جستجو می‌کند. به بیان دیگر، یک اکوفیزیولوژیست پاسخگوی سؤالات اکولوژیکی درباره کنترل‌کننده‌های دوران رشدی یک گیاه یا یک درخت جنگلی مانند تولید، زنده‌مانی، فراوانی و پراکنش جغرافیایی گیاهان است؛ همین‌طور گسترش آن‌ها را تحت اثرات متقابل بین گیاه و محیط فیزیکی، شیمیایی و حیاتی مطرح می‌کند. شکل‌های اکوفیزیولوژیکی و مکانیسم‌ها می‌توانند به درک ما نسبت به فعالیت‌های مهم و خاص گیاهان و وراثت تکاملی آن‌ها کمک کند. مسائل اکوفیزیولوژیکی اغلب مستلزم درک مکانیسم تلفیقی از فیزیولوژی، بیوشیمی، بیوفیزیک و بیولوژی مولکولی است. بنابراین، اکوفیزیولوژیست باید هم به مسائل اکولوژیکی توجه کرده و هم به مسائل بیوفیزیکی، بیوشیمیایی و روش‌ها و فرایندهای مولکولی آگاهی داشته باشد.

سؤالاتی که توسط اکوفیزیولوژیست‌ها مطرح می‌شوند از سطح بالایی از ادغام، از قبیل سؤالات کشاورزی، باغبانی، جنگل‌داری و علوم محیطی را شامل می‌شود. با این حال، توضیحات اکوفیزیولوژی اغلب نیازمند درک مکانیکی یک پارچه‌سازی در سطح پایین‌تر هستند (فیزیولوژی، بیوشیمی، بیوفیزیک، زیست‌شناسی مولکولی). بنابراین، برای یک اکوفیزیولوژیست ضروری است که از پرسش‌های هر دو حوزه یعنی زیست‌شناختی و روش‌ها، و فرایندهای بیوفیزیکی، بیوشیمیایی و مولکولی بهره بگیرد. علاوه بر این، بسیاری از مسائل اجتماعی که اغلب مرتبط با کشاورزی، تغییرات محیط‌زیستی یا حفاظت از طبیعت هستند، از یک دیدگاه اکوفیزیولوژیکی بهره‌مند می‌گردند. بنابراین اکوفیزیولوژیست مدرن، به درک صحیحی از جنبه‌های مولکولی فرایندهای گیاهی و عملکرد گیاه نابالغ در زمینه محیط‌زیست نیازمند است.

### ۱-۲- ریشه‌های اکوفیزیولوژی

هدف اکوفیزیولوژی گیاهی ارائه توضیحات سببی و مکانیکی برای پرسش‌های محیط‌زیستی مربوط به بقا، توزیع، فراوانی و تعامل گیاهان با سایر موجودات است: چرا یک گونه خاص در یک محیط زندگی می‌کند؟ آیا موفق می‌شود که در آنجا رشد کند و چرا در محیط‌های دیگر وجود ندارد؟ در ابتدا این پرسش‌ها توسط جغرافی‌دانانی مطرح شد که پراکنش جهانی گیاهان را شرح دادند. آن‌ها الگوهای سازگار ریخت‌شناسی مرتبط با محیط‌های مختلف را مشاهده کردند و نتیجه گرفتند که این تفاوت‌ها در ریخت‌شناسی باید در توضیح پراکنش گیاهی مهم باشد. بنابراین، جغرافی‌دانان که الگوهای آب و هوایی را می‌شناسند، می‌توانند شکل‌های حیاتی غالب گیاهان را پیش‌بینی کنند. به عنوان مثال، بسیاری از گیاهان بیابانی دارای برگ‌های کوچک و ضخیم هستند که این امر موجب کاهش گرما و خطر گرمای بیش از حد در محیط‌های گرم می‌شود؛ درحالی که گیاهان سایه‌پسند اغلب دارای

برگ‌های بزرگ و نازک هستند که باعث جذب نور می‌شوند. این مشاهدات مورفولوژی انگیزه را برای بررسی صفات فیزیولوژیکی گیاهان از محیط‌های فیزیکی متضاد فراهم می‌کند.

اگرچه اکوفیزیولوژیست‌ها در ابتدا بر پاسخ فیزیولوژیکی به محیط‌زیست، از جمله خشکسالی در مقابل آب‌گرفتگی تأکید داشتند، اما تعاملات فیزیولوژیکی با سایر گیاهان، جانوران و میکروارگانیسم‌ها نیز از شناخت فیزیولوژی بهره‌مند می‌شوند. لذا، اکوفیزیولوژی یک عنصر ضروری برای آموزش هر اکولوژیست است.

ایجاد انگیزه و نیروی مضاعف برای جنبش در راستای توسعه اکوفیزیولوژی، از کشاورزی و فیزیولوژی حادث شد. حتی امروزه، تولیدات کشاورزی در کشورهای صنعتی به دلایل خشکسالی، خاک‌های نابارور و سایر تنش‌های محیطی به ۲۵ درصد از پتانسیل خود محدود شده است. هدف اصلی تحقیق کشاورزی همیشه تهیه محصولات است که نسبت به تنش محیط‌زیستی حساسیت کمتری دارند تا بتوانند از شرایط نامساعد آب و هوایی بهره‌مند گردیده یا در زیستگاه‌های نامناسب رشد کنند. به همین علت متخصصان و فیزیولوژیست‌ها، مکانیسم‌هایی را مطالعه می‌کنند که منجر به مقاومت و سازگاری گیاهان در برابر تنش‌های محیطی می‌شوند. همچنین اکوفیزیولوژیست‌ها کنجکاو هستند تا از مکانیسم‌هایی آگاه شوند که منجر به مقاومت گیاهانی که به طور طبیعی در محیط‌های بسیار نابارور، خشک یا شور، رشد می‌کنند.

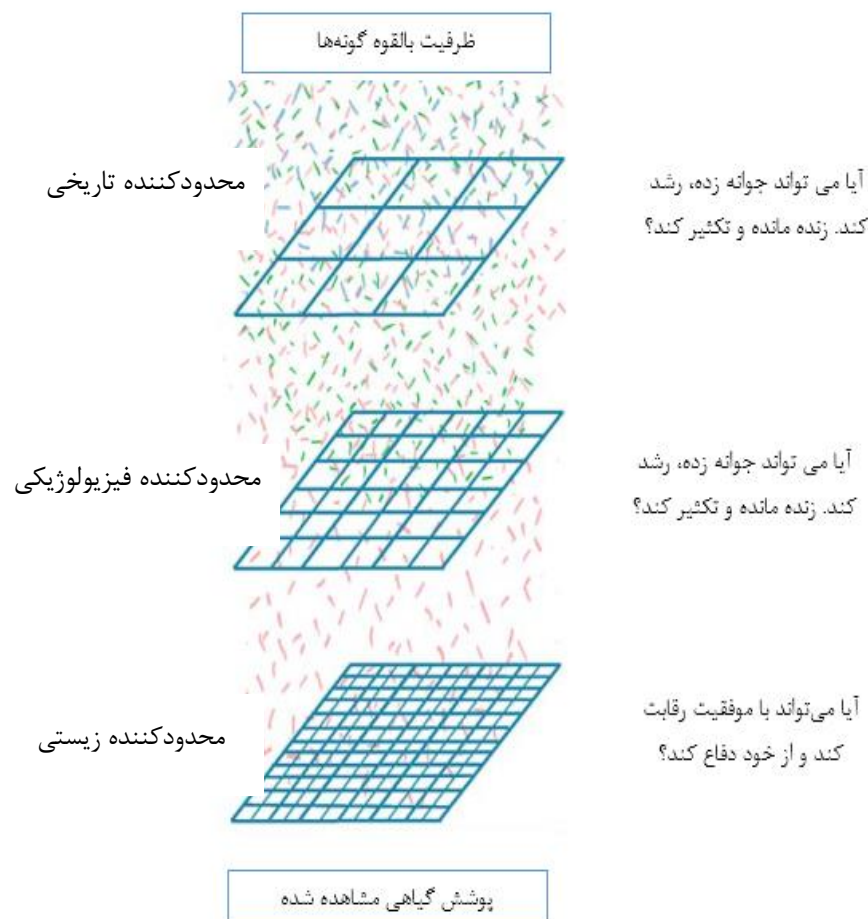
اکوفیزیولوژی گیاهی، مطالعه واکنش‌های فیزیولوژیکی به محیط‌زیست است. این زمینه مطالعاتی به سرعت به عنوان یک رابط کاربردی نسبتاً ناشناخته بین محیط‌زیست و فیزیولوژی توسعه یافت. اکولوژی پرسش‌ها را مطرح کرد و فیزیولوژی ابزارهایی برای تعیین مکانیسم ارائه داد. با گذشت زمان، این مطالعات مکانیسم‌های سازگاری فیزیولوژیکی را به سطوح جزئی‌تر، از سطح کل گیاه به پایگاه‌های بیوشیمیایی و مولکولی آن تغییر پایگاه داد. به عنوان مثال، در ابتدا مطالعات در زمینه رشد گیاهان در شرایط تغییرات رشد گیاه، در سطح توده گیاهی مورد بررسی قرار می‌گرفت؛ با توسعه تجهیزات قابل حمل برای اندازه‌گیری تبادل گاز، اکولوژیست‌ها را قادر ساخت تا میزان افزایش یا از دست دادن کربن توسط برگ‌های جداگانه را اندازه‌گیری کنند.

رشد، تجزیه و تحلیل کربن ترسیب‌شده و تخصیص مواد مغذی به ریشه و برگ و میزان تولید و مرگ بافت‌های فردی است. این فرایندها با هم، توضیح دقیق‌تری برای تفاوت‌های رشد گیاه در محیط‌های مختلف ارائه می‌دهند. مطالعات مربوط به روابط آب و گیاه و مواد معدنی، بینش بیشتری را درباره کنترل بر میزان تبادل کربن و گردش مواد غذایی فراهم می‌کند. اخیراً، ما جزئیات زیادی در مورد بیوشیمی فتوسنتز و تنفس در محیط‌های مختلف و در نهایت، در مورد مبانی مولکولی برای تفاوت‌های پروتئین‌های کلیدی فتوسنتز و تنفسی یاد گرفته‌ایم. این شاخه از جریان اصلی

اکوفیزیولوژی در راستای توضیح این که چرا گیاهان قادر به رشد در مکان‌های مختلف هستند، بسیار موفق بوده است.

### ۳-۱- اکولوژی فیزیولوژیکی و پراکنش موجودات زنده

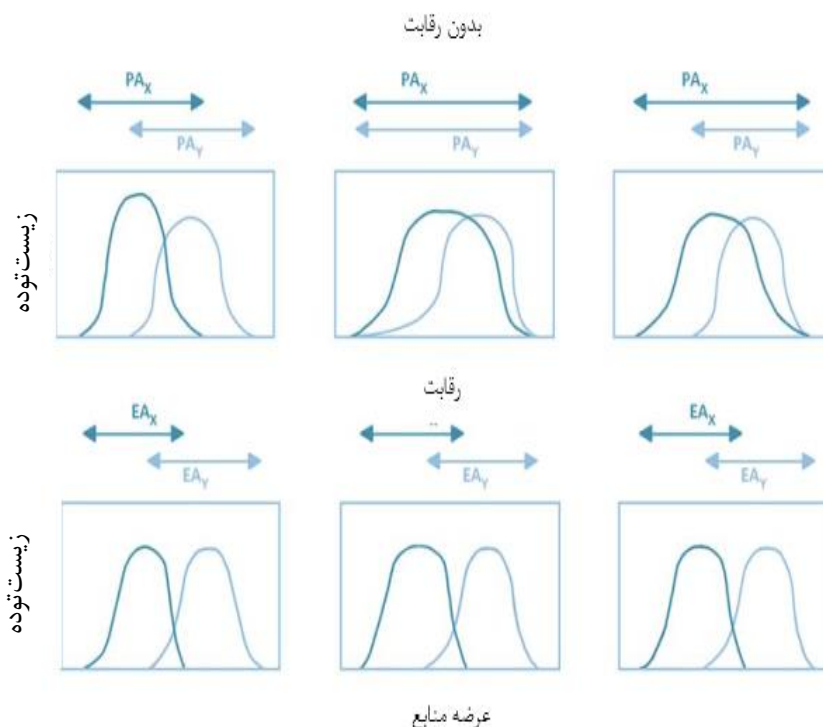
دسته‌ای از محدودکننده‌ها موجب حذف اکثر گونه‌های گیاهی از هر محل مشخص شده و پوشش گیاهی واقعی را به تعداد کمی از گونه‌ها محدود می‌کند. (شکل ۱-۱).



شکل ۱-۱- محدودکننده‌های تاریخی، فیزیولوژیکی و زیست‌شناختی که ترکیب گیاهی پوشش گیاهی را در یک زیستگاه خاص تعیین می‌کنند. (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

بسیاری از گونه‌های جوامع گیاهی ممکن است به دلیل محدودیت‌های تاریخی از بین بروند. آن‌ها ممکن است در یک منطقه دیگر تکامل یافته اما در زیستگاه موردنظر پراکنش نداشته باشند. آن دسته از گونه‌هایی که به یک زیستگاه مشخص می‌رسند، بسیاری از ویژگی‌های فیزیولوژیکی مناسب برای زنده ماندن در محیط فیزیکی جدید را ندارند. تعاملات محیط‌زیستی، محدودیت‌های زیادی ایجاد می‌کنند و ممکن است قابلیت زنده ماندن بسیاری از گونه‌ها را، به علت محیط فیزیکی، از بین ببرند. اکثر گونه‌های گیاهی که به طرق مختلف به عنوان محصولات زراعی و یا مواد غذایی به قاره‌های دیگر منتقل می‌شوند، نتوانستند فراتر از مناطقی که در آنجا کاشته شده‌اند، توسعه بیابند؛ زیرا قادر به رقابت با گونه‌های بومی نیستند (محدودیت زیستی).

گاهی اوقات، یک گونه گیاهی که به مکان جدید بدون بیماری وارد شود، به یک گیاه مهاجم تبدیل می‌شود. برای مثال *Opuntia ficus-indica* در استرالیا، *Solidago canadensis* در اروپا، *Cytisus scoparius* در شمال آمریکا و *Acacia cyclops* و *A. Saligna* در جنوب آفریقا. (شکل ۱-۲)



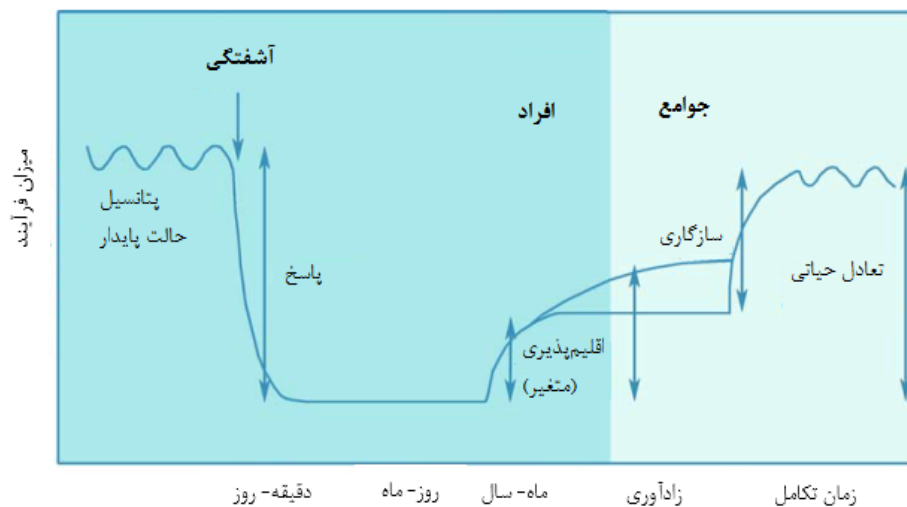
**شکل ۲-۱** - تولید زیست توده دو گونه فرعی (X و Y) به عنوان تابع عرضه منابع. در حوزه حضور بدون رقابت (بخش‌های فوقانی)، دامنه فیزیولوژیکی گونه X و Y ( $PA_x$  و  $PA_y$  به ترتیب) دامنه شرایطی را که هر گونه می‌تواند رشد کند، تعریف می‌کند. در حضور رقابت (بخش‌های پایینی)، گیاهان در محدوده کوچک‌تری از شرایط (دامنه اکولوژیکی،  $EA_x$  و  $EA_y$ ) رشد می‌کنند که رقابت سایر گونه‌ها باعث محدودیت رشد می‌شود. (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

محدودکننده‌های تاریخی، فیزیولوژیکی و زیست‌شناختی به طور مداوم در حال تغییر و تعامل هستند. فعالیت‌های انسانی و طبیعی و یا انقراض گونه‌ها، شانس پراکندگی حوادثی مانند فوران‌های آتشفشانی و یا سیل، منجر به تغییر در تعداد گونه‌ها در زیستگاه می‌شود. تغییرات آب و هوایی، آلودگی خاک، ورود و خروج گونه‌ها، محیط‌زیست فیزیکی را تغییر می‌دهد. به دلیل همین محدودکننده‌های تعاملی، گونه‌های موجود در زیستگاه به سادگی گونه‌هایی هستند که وارد شده و زنده می‌مانند. هیچ دلیلی وجود ندارد که گونه‌هایی که در زیستگاه حضور دارند، لزوماً حداکثر میزان رشد و تکثیر فیزیولوژیکی خود را به دست آورند. (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

#### ۴-۱- مقیاس زمانی از پاسخ گیاهان به محیط زیست

تنش به عاملی محیطی گفته می‌شود که بر روی برخی از فرایندهای فیزیولوژیکی (مانند رشد یا فتوسنتز) تأثیر می‌گذارد. تنش‌ها را می‌توان با فرایندهای زیستی و یا غیرزیستی تولید کرد. مواردی از تنش عبارت است از: دسترسی کم به نیتروژن، فلزات سنگین، شوری بالا و ایجاد سایه توسط گیاهان مجاور. پاسخ فوری گیاه به تنش، کاهش عملکرد است. (شکل ۱-۳)

گیاهان اثرات مضر تنش را از طریق مکانیسم‌های متعددی که بر اساس مقیاس زمانی مختلف عمل می‌کنند، و با عنایت به ماهیت تنش و فرایندهای فیزیولوژیکی که تحت تأثیر آن‌ها قرار دارند، جبران می‌کنند. این واکنش‌های جبران‌کننده، گیاه را قادر می‌سازد که با وجود وقوع تنش‌هایی که به طور دوره‌ای عملکرد را کاهش می‌دهند، نرخ نسبتاً ثابت فرایندهای فیزیولوژیکی را حفظ کند. برای اینکه رشد یک گیاه در محیط تنش‌زا موفقیت‌آمیز باشد، باید درجه‌ای از مقاومت به تنش داشته باشد.



**شکل ۱-۳- دوره زمانی معمول پاسخ گیاه به تنش محیطی.** پاسخ فوری به تنش محیطی، کاهش فعالیت فیزیولوژیکی است. گیاهان از طریق انعطاف‌پذیری، این تنش را جبران می‌کنند، به‌طوری‌که فعالیت به سطح کنترل می‌رسد. در طول زمان تکاملی، جمعیت‌ها با تنش محیطی سازگاری یافته و موجب افزایش بیشتر سطح فعالیت نسبت به تغییرات غیرقابل انطباق گیاه می‌شود. افزایش کل فعالیت ناشی از اقلیم‌پذیری و انطباق، در جمعیت‌های طبیعی مشاهده شده است و نشان‌دهنده مجموع تعادل حیاتی در پاسخ به تنش‌های محیطی است. (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, ) (F.S. 2008)

مکانیسم مقاومت تنش در بین گونه‌ها، به‌طور گسترده‌ای متفاوت است. فرایندهای فیزیولوژیکی در حساسیت به تنش تفاوت دارند. مهم‌ترین فرایندهای فیزیولوژیکی که در نظر گرفته می‌شوند، رشد و تکثیر هستند. با این حال، برای درک مکانیسم پاسخ گیاه، باید پاسخ فرایندهای انفرادی را در یک مقیاس دقیق (مثلاً پاسخ فتوسنتز به تغییر شدت نور یا جذب نور توسط رنگیزه‌ها) در نظر گرفته شود. حداقل سه مقیاس زمانی مشخص برای پاسخ گیاهان به تنش وجود دارد که عبارت‌اند از:

۱. پاسخ به تنش<sup>۱</sup>: یک اثر فوری مخرب تنش بر روی فرایند گیاهی است. این واکنش به طور کلی در طول مقیاس زمانی از ثانیه تا روز رخ می‌دهد و در نتیجه باعث کاهش عملکرد در فرایند گیاهی می‌شود.

۲. اقلیم‌پذیری<sup>۲</sup> (سازش): تنظیمات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی توسط گیاهان برای جبران کاهش عملکرد پس از پاسخ تنش اولیه است. خوگرفتن در پاسخ به تغییرات محیطی از طریق تغییر در فعالیت یا سنتز ترکیبات بیوشیمیایی جدید، مانند آنزیم‌ها که اغلب با تولید بافت جدید همراه است، رخ می‌دهد. سپس این تغییرات بیوشیمیایی یک چرخه از اثراتی را که در سطوح دیگر مشاهده می‌شود را آغاز می‌کند، از قبیل: تغییر در میزان و یا حساسیت‌های محیطی از یک فرایند خاص (به عنوان مثال فتوسنتز)، سرعت رشد کل گیاهان و مورفولوژی اندام‌ها یا کل گیاه. تشدید تنش همیشه در طول عمر گیاه معمولاً در عرض چند روز تا چند هفته رخ می‌دهد.

۳. سازگاری<sup>۳</sup>: پاسخ تکاملی ناشی از تغییرات ژنتیکی در جمعیت‌هایی است که کاهش عملکرد ناشی از تنش را جبران می‌کنند. مکانیسم‌های فیزیولوژیکی واکنش، اغلب شبیه به خوپذیری است. زیرا هر دو نیاز به تغییر در فعالیت یا سنتز اجزای بیوشیمیایی و ایجاد تغییرات در میزان فرایندهای فیزیولوژیکی فرد، سرعت رشد و مورفولوژی دارند. در حقیقت، سازگاری ممکن است پتانسیل گیاهان را برای تغییرات محیطی کوتاه‌مدت تغییر دهد. سازگاری، همان‌طور که ما آن را تعریف می‌کنیم، متفاوت از خوپذیری است؛ به این معنی که به تغییرات ژنتیکی در جمعیت و معمولاً در نسل‌های زیادی نیاز دارد. همه تفاوت‌های ژنتیکی میان جمعیت‌ها نشان‌دهنده سازگاری نیستند.

---

1. Stress response

2. Acclimation

3. Adaptation

حداقل دو فرایند فرعی وجود دارد که می‌تواند ویژگی‌های خاصی را با یک محیط مشخص مرتبط سازد:

الف) از طریق پیش‌فرض تاریخی، گونه‌های اجدادی یا جمعیتی که به این زیستگاه وارد شده‌اند، ممکن است از پیش سازگار شده باشند. به عنوان مثال، صفاتی را نمایش دهند که اجازه ادامه حفظ پایداری در آن شرایط را به آن‌ها بدهد. انتخاب طبیعی این صفات ممکن است در شرایط محیطی بسیار متفاوتی رخ داده باشد. به عنوان مثال، گونه‌های درختی که در حال حاضر جنگل‌های مخلوط لیتوانی اروپا و آمریکای شمالی را اشغال می‌کنند، در طی دوره پلیستوسن<sup>۱</sup>، ۱۰۰۰۰ سال پیش با گونه‌ها و محیط‌های بسیار متفاوتی همراه بود. آن‌ها هم‌اکنون نیز یافت می‌شوند زیرا برخی از گونه‌ها در زمان‌های گذشته (فیلتر تاریخی) به یک مکان مهاجرت می‌کنند، در شرایط فعلی محیطی رشد و تکثیر می‌کنند (فیلتر فیزیولوژیکی) و سایر گونه‌های بالقوه در این جوامع را از بین می‌برند و با موفقیت در مقابل علف‌های هرز و عوامل بیماری‌زا (محدودیت زیستی) زیست می‌کنند.

ب) هنگامی که گونه‌ها به یک منطقه جغرافیایی وارد می‌شوند، پراکنش آن‌ها با مرتب‌سازی بوم‌شناختی انجام می‌شود. به طوری که تمایل به اشغال هر گونه زیستگاه‌هایی را دارد که در آن بتواند به طور مؤثر با گیاهان دیگر رقابت کند و خود را در برابر دشمنان طبیعی محافظت کند.

## ۵-۱- رویکردهای مفهومی و تجربی

برقراری ارتباط بین صفات گیاهی و شرایط محیطی، ماده خام لازم برای بسیاری از سوالات اکوفیزیولوژی است. گیاهان ارتفاعات آفریقا، با اینکه از نظر تاریخ‌های فیلوژنتیکی از یکدیگر متفاوت هستند، از نظر مورفولوژی و فیزیولوژی بسیار مشابه صخره‌های استوایی آمریکای جنوبی و گینه نو هستند. شباهت فیزیولوژی و مورفولوژی بوته‌ها در مناطق مدیترانه‌ای قسمت‌های غربی اسپانیا، آفریقای جنوبی، شیلی، استرالیا و ایالات متحده نشان می‌دهد که فلورهای متمایز این مناطق در واکنش به رژیم‌های مشابه اقلیم، تکامل همگرایی داشته‌اند.

درختچه‌های همیشه سبزی که در این مناطق وجود دارند دارای برگ‌های کوچک و ضخیم هستند که در شرایط آب و هوای کم‌آب در تابستان‌های گرم و خشک آب و هوای مدیترانه، به فتوسنتز ادامه می‌دهند. بوته‌های همه مناطق مدیترانه هنگامی که برگ‌ها ریخته می‌شوند، به‌طور مؤثری مواد مغذی را حفظ می‌کنند؛ این ویژگی می‌تواند در خاک‌های نابارور مهم باشد، به خصوص پس از آتش‌سوزی‌ای که اغلب در این مناطق اتفاق می‌افتد.

1 . Pleistocene

علاوه بر این، صفاتی که تحت شرایط رویشگاه اصلی اندازه‌گیری می‌شوند، منعکس‌کننده اثرات ترکیب متفاوت در میزان و نوع تنش‌های محیطی، تفاوت‌های ژنتیکی جمعیت در پاسخ به تنش و سازگاری افراد با تنش است. بنابراین، مستندسازی ارتباطات بین فیزیولوژی و محیط در این زمینه، پایه‌ای برای فرضیه‌های جالب اکوفیزیولوژی است، اما این فرضیه‌ها به ندرت می‌توانند بدون رویکرد مکمل، مانند آزمایش‌های رشد یا تجزیه و تحلیل‌های فیلوژنتیک، مورد آزمایش قرار گیرند.

با انجام آزمایش‌های رشد می‌توانیم اثرات سازش‌پذیری را که افراد یا تفاوت‌های ژنتیکی در میان جمعیت‌ها ایجاد کرده‌اند، تشخیص دهیم. سازش‌پذیری می‌تواند با اندازه‌گیری فیزیولوژیکی گیاهان مشابه از نظر ژنتیکی که در شرایط مختلف محیطی رشد کرده‌اند، ثبت شود. به عنوان مثال، چنین بررسی‌هایی نشان می‌دهد که گیاهانی که در دمای پایین رشد می‌کنند، به طور کلی برای فتوسنتز دمای مطلوب‌تری نسبت به گیاهانی که در مناطق گرم رشد یافته‌اند، دارند.

با رشد گیاهان جمع‌آوری شده از زیستگاه‌های آلپ و کم‌ارتفاع در شرایط مشابه محیط‌زیست، می‌توان تفاوت‌های ژنتیکی را نشان داد: گیاهان آلپی به طور کلی دارای درجه حرارت پایین‌تری برای فتوسنتز نسبت به جمعیت‌های ارتفاعات پایین هستند. بنابراین، بسیاری از گیاهان آلپ به اندازه هم‌تایان کم‌ارتفاع خود، به علت انعطاف‌پذیری و سازگاری، فتوسنتز می‌کنند. آزمایش‌های محیطی کنترل‌شده، یک مکمل مهم برای مشاهدات میدانی است. مشاهدات و آزمایش‌های میدانی زمینه را برای تفسیر فرایندهای آزمایشگاهی فراهم می‌کند.

هر دو ویژگی سازش‌پذیری و سازگاری، تغییرات پیچیده‌ای را در بسیاری از صفات گیاهی نشان می‌دهند. مدل‌سازی اکولوژیکی و اصلاح مولکولی صفات خاص، دو روش برای بررسی اهمیت اکولوژیکی صفات خاص است. مدل‌های اکولوژیکی می‌توانند از روابط تجربی ساده (مانند پاسخ فتوسنتز به درجه حرارت) تا مدل‌های پیچیده ریاضی که شامل بسیاری از اثرات غیرمستقیم، مانند بازخورد منفی انباشتگی قند تا فتوسنتز باشد، متفاوت باشند.

رویکرد تجربی دوم، بیشتر به مسئله بهینه‌سازی، اصلاح مولکولی ژن صفات، از جمله تنظیم بیان آن، می‌پردازد. به این ترتیب، می‌توان عواقب تغییر در ظرفیت فتوسنتز، حساسیت به هورمون خاص یا واکنش به سایه را بررسی کرد. رویکرد مولکولی، موجب گسترش مطالعات اکوفیزیولوژی تطبیقی است. اصلاح مولکولی تک‌ژن‌ها قادر به ارزیابی پیامدهای فیزیولوژیکی و محیطی یک صفت است، در حالی که جنبه‌های دیگر زیست‌شناسی گیاهان را ثابت نگه می‌دارد.

## ۶-۱- دستورالعمل‌های جدید در اکوفیزیولوژی

مطالعات اکوفیزیولوژیکی پیشین، تفاوت‌های فیزیولوژیکی مهمی را میان گونه‌های گیاهی نشان داده است و مکانیسم‌های بسیاری را آشکار ساخته است که از مکانی ناشی می‌شوند که گیاهان در آنجا

دید شده‌اند. با این حال، فرایندهای فیزیولوژیکی مشابه، اثرات مهمی در محیط‌زیست، آلودگی خاک، از بین بردن مواد مغذی، انتقال آب از خاک به اتمسفر داشته و به این ترتیب، باعث خشک شدن خاک و افزایش رطوبت جو شده‌اند.

این اثرات گیاهی می‌تواند وسیع باشد و یا مبنای مکانیکی برای درک فرایندها در مقیاس‌های بزرگ‌تر مانند جامعه، اکوسیستم و فرایندهای اقلیمی فراهم کند. به عنوان مثال، جنگل‌هایی که تنها در ترکیب گونه‌ای متفاوت‌اند، می‌توانند به طور قابل ملاحظه‌ای در بهره‌وری و نرخ چرخه مواد غذایی متفاوت باشد.

مدل‌های شبیه‌سازی نشان می‌دهد که تفاوت‌های گونه‌ها در هدایت روزنه‌ای و عمق ریشه می‌تواند به طور قابل توجهی بر آب و هوا در مقیاس‌های منطقه‌ای و قاره‌ای تأثیر بگذارد. درک پایه اکوفیزیولوژیکی جامعه، اکوسیستم و فرایندهای جهانی بسیار مهم است. (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

### ۷-۱- هدف اکوفیزیولوژی

هدف اکوفیزیولوژی گیاهی عبارت است از فراهم کردن و تشریح راه کارهای فوری برای پاسخ به سؤالات اکولوژیکی که به زنده ماندن، پراکنش، فراوانی و اثرات متقابل گیاهان با سایر موجودات زنده مرتبط است. هدف اکوفیزیولوژی گیاهی مطالعه پاسخ‌های فیزیولوژی گیاه به محیط است. در واقع، اکولوژی سوال را طرح می‌کند و فیزیولوژی ابزار لازم برای تعیین مکانیسم فراهم می‌آورد. تکنیک‌هایی که با آن‌ها میکروکلیم گیاهان را اندازه‌گیری می‌کنند، مانند نسبت آب در گیاه و شکل تغییرات، در واقع ابزارهایی در خدمت اکوفیزیولوژی گیاه هستند.

### ۸-۱- تجزیه و تحلیل عوامل اکولوژیکی

در هر تجزیه و تحلیل اکولوژی گیاهی، لازم است تا تعدادی از نکات اساسی قابل توجه را به شرح زیر خلاصه کرد (Evans 1972):

الف) پاسخ یک گیاه به تغییر یک عامل محیطی، معمولاً خطی نیست؛ مثلاً به جایگزین (جابجا) کردن در منحنی وابسته به دمای مطلوب و سطح اشباع انواع فرایندهای فیزیولوژیکی. زمانی که دو عامل مستقل از هم محیطی، با هم تغییر کنند، ممکن است اثرات کلی متفاوتی ایجاد کنند؛ مثلاً در پاسخ‌های انفرادی اضافی (افزایشی)، اگر هر کدام از مواد  $\text{NaCl}$  و  $\text{SO}_2$  به تنهایی در یک غلظت پایین تحت شرایط معین حضور داشته باشند، تعرق را در بعضی از گیاهان افزایش می‌دهند؛ در حالی که حضور توأم هر دو با هم تعرق را کاهش می‌دهد.

ب) اندامهای گیاه ممکن است به یک محرک محیطی معین به طور متفاوتی پاسخ بدهند؛ به عنوان مثال، کمبود آب در خاک در ابتدا رویش ریشه را تحریک می‌کند. در حالی که در همان موقع مانع رویش جوانه‌های هوایی گیاه می‌شود.

ج) عمل یک عامل ویژه محیطی موجب شکل‌های متفاوت پاسخ در مراحل متفاوت چرخه زندگی گیاه می‌شود. به عنوان مثال، نیاز متفاوت به دما و حساسیت نهال و درختان جوان در مرحله رشد و توسعه و فرایندهای تولیدی.

د) گیاهانی که تحت شرایط محیطی معین رشد کرده‌اند، به یک روش اصلاح‌شده در عمل بعدی عوامل محیطی واکنش نشان می‌دهند؛ مانند تفاوت‌های متابولیسمی بین تشعشع بالا و گیاهان سایه‌پسند.

ه) در هر جمعیت گیاهی تفاوت‌های ژنتیکی فردی وجود دارد و اغلب به طور خاصی اکوتیپ‌های متفاوتی در شرایط آب و هوایی و خاکی مختلف ظهور پیدا می‌کنند.

## فصل دوم

### محیط و تنش‌های گیاهی

تنش در شرایط فیزیکی به معنای نیروی مکانیکی وارد شده در واحد سطح یک جسم تعریف می‌شود، که در پاسخ به این تنش‌ها جسم متحمل تغییراتی در ابعاد می‌شود. اما، در شرایط بیولوژیکی تعریف تنش متفاوت است. محیط‌های طبیعی در بردارنده‌ی تنش‌های زیستی و غیرزیستی برای گیاهان است. گیاهان دائم در برابر تغییرات محیطی قرار دارند و چنانچه این تغییرات سرعت و شدت زیادی داشته باشند، آن‌ها را به عنوان تنش تلقی می‌کنند.

چندین تنش غیرزیستی معمولاً به صورت هم‌زمان با یکدیگر رخ می‌دهد. به عنوان مثال، دمای زیاد یا تابش بیش از اندازه فوتون‌های نوری، اغلب همراه با کاهش میزان آب در دسترس رخ می‌دهد که می‌تواند با اثرگذاری مسمومیت مواد معدنی موجود در خاک و اطراف ریشه گیاه، تشدید شود. بنابراین، یک تنش غیرزیستی می‌تواند توانایی گیاه را برای مقابله با تنش ثانویه کاهش دهد. مکانیسم‌های مولکولی و فیزیولوژیکی زیاد در تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی نقش دارند و شناسایی آن‌ها می‌تواند گام مهمی برای مقابله با خسارات مخرب این تنش‌ها باشد.

### ۱-۲- رویش گیاه

وقتی که بذر در دل خاک قرار می‌گیرد تنها بر اساس وجود یک‌سری شرایط محیطی مناسب، مثل رطوبت، گرما و نور شروع به رشد می‌کند. یعنی وجود مواد غذایی لازم در درون دانه و شرایط محیطی مناسب برای زیست گیاه، سبب فعالیت رویشی می‌شود.

هم‌زمان با شروع رشد، سلول‌ها اندام‌های جدید را به وجود می‌آورند و در نتیجه گیاه رشد و نمو می‌کند. مسیر رشد طبیعی یک گیاه، مشخص است. بدین صورت که پس از کاشت بذر و شروع رشد آن، فعالیت روی تقسیم سلولی متمرکز می‌شود، یعنی بر انتهای ریشه‌چه و ساقه‌چه که محل استقرار مریستم است.

با توجه به اینکه در تمامی موجودات اعم از گیاه و جانور، رشد با تقسیم سلولی آغاز می‌شود، با این تفاوت که در جانوران پس از مدتی توده سلولی به وجود آمده و عملاً از حالت یکنواختی خارج شده و هر بخش برای تفکیک اعضاء مختلف هدایت می‌شوند. ولی در گیاه دقیقاً تمامی تولید سلول در مریستم انجام می‌گیرد. با مقایسه یک نهال کوچک و یک جنین دیده می‌شود که اعضاء جنین پس از چهار ماه، به تمامی مشخص است؛ ولی در یک گیاه علی‌رغم رشد ریشه‌چه و ساقه‌چه قسمت‌های مختلف آن متشکل نمی‌گردد و تنها فعالیت مریستمی است که سایر اندام‌های گیاه از قبیل ساقه، شاخه، برگ، گل و میوه را شکل می‌دهد. حتی در گیاهان یک‌ساله با دوره رویش کوتاه نیز چنین است.

مریستم جدید، روند رویش را شکل می‌دهد؛ به عنوان مثال، سیستم ریشه در ابتدا ممکن است شامل یک ریشه منفرد اصلی باشد که با گذشت زمان، ریشه‌های فرعی دیگر نیز شکل می‌گیرد و هر کدام، مریستم خاص خود را دارند که آن‌ها نیز برای خود ریشه‌های فرعی‌تری را ایجاد می‌کنند.

چنین ساختار ریشه‌دوانی در طبیعت معمول است؛ مثل شبکه مجاری ریوی، رگ‌های خونی، شبکه اعصاب و بسیاری از کلنی‌های بی‌مهره‌گان و یا حتی در دنیای غیرجاندار، مثل شبکه رودخانه‌ها نیز دیده می‌شود. چنین روش ساختاری را اصطلاحاً Modular می‌نامند. این حالت در گیاه، نتیجه ای مهم دارد که عبارت است از این که رویش، نامشخص است؛ یعنی تعداد اندام‌های فرعی ثابت نیستند و ضرورتی هم ندارد که نقطه پایانی برای مریستم شاخه‌دوانی قائل شویم.

توجه داریم که یک گاو همیشه چهارپا (دو دست و دو پا) و دو گوش دارد. ولی یک درخت کاج تقریباً امکان دارد که تعداد زیادی نقطه رویش ریشه‌زایی یا شاخه‌زایی (جوانه) داشته باشد. این بدان معنی است که رویش گیاهان بسیار انعطاف‌پذیر است. از آنجا که برای رویش نمی‌توان نقطه پایانی ثابتی در نظر گرفت، این امر سبب می‌شود که تا حد زیادی، تحت تأثیر طبیعت باشد؛ تا بدان حد که قابل مشاهده برای ما است و این یکی از مبانی مهم در فیزیولوژی محیطی گیاه (اکوفیزیولوژی) است. علی‌رغم مطالبی که بیان شد باید توجه داشت که رویش گیاه از یک سری قوانین پیروی می‌کند که در نتیجه آن می‌توان به سادگی یک درخت بلوط را از یک درخت صنوبر تشخیص داد. ولی دامنه عملکرد گیاهان نسبت به شرایط محیطی یکسان نیست و نسبت به هم تفاوت فاحشی دارند.

در محیط‌های مناسب که میزان حاصل‌خیزی آن‌ها بالا و عاری از فشارهای محیطی است، گیاهان به خوبی رشد نموده و به کمک تاج پوشش و سیستم ریشه‌دوانی مناسب، مواد غذایی بیشتری از زمین به دست می‌آورند؛ در چنین مناطقی، درختان در شکل اصلی رویش خود قرار می‌گیرند و چرخه زندگی آن‌ها طولانی است. ولی در مناطقی که تحت فعالیت‌های شدید انسان است و یا در شرایط سخت دیگر، درختان تحت فشار قرار می‌گیرند و در معرض آسیب و خسارت‌دیدن خواهند بود و در نتیجه، عملکرد رویش آن‌ها شکل نامساعدی به خود خواهد گرفت.

## ۲-۲- تأثیر محیط

بیشترین فعالیت فیزیولوژیکی در شرایطی انجام می‌گیرد که گیاه کمتر دچار تنش و فشارهای محیطی باشد. در محیط‌های طبیعی معمولاً چنین شرایطی وجود ندارد و اگر هم ایجاد شود، ممکن است با سایر منابع هماهنگی نداشته باشد؛ به عنوان مثال، در بسیاری از محیط‌ها تشعشع انرژی به خوبی فراهم می‌شود. مثلاً برای برگ‌های درختانی با تاج متراکم، جریان تشعشع کامل نور خورشید برقرار است و حتی در مناطق معتدل برای فتوسنتز این تشعشع، بالای نقطه اشباع است. اما گیاه برای استفاده از این انرژی نیاز به  $\text{CO}_2$  دارد. غلظت  $\text{CO}_2$  معمولاً در اتمسفر ۳۰۰ میلی‌گرم در لیتر

بوده که بسیار کم است و اگر هم مقدار آن کافی باشد، ممکن است مقدار آب در خاک کافی نباشد و لذا موجب صدمه دیدن گیاه می‌شود.

بنابراین، در میان مجموعه‌ی عوامل مطلوب و مورد نیاز، ممکن است یک عامل ویژه محیطی وجود داشته باشد که رویش گیاه را محدود کند. شرایطی که در آن محدودکننده‌های چندجانبه وجود داشته باشند، باعث ناسازگاری گیاه شده و می‌تواند منجر به واکنش‌های زیان‌بار گیاه شود. مثلاً، در جایی که جذب کافی  $CO_2$  برای گیاه فراهم باشد، به دلیل بازماندن ممتد روزه‌ها، آب بیش از حد از دست می‌رود و این مسئله با عوامل متغیر محیطی در طی زمان پیچیده‌تر خواهد شد و گیاه ممکن است در طول یک شبانه‌روز اثرات مخرب محیطی را تحمل کند.

در جنگل‌های کوهستانی مناطق استوایی، درجه حرارت در شب به شدت پایین می‌آید؛ در این صورت توانایی گیاه در برابر مقاومت به سرما قابل تأمل است. بعد از طلوع آفتاب و همراه با تابش شدید خورشید، درجه حرارت به سرعت افزایش پیدا می‌کند و در نتیجه سرعت عمل فتوسنتز ممکن است با کمبود  $CO_2$  و یا سایر عناصر غذایی مواجه شود. در وسط روز تحت تابش بسیار شدید خورشید و انرژی بالای آن، گیاه برای تحمل کمبود آب، روزه‌های خود را می‌بندد. یا در ارتفاعات پایین‌تر در زیر ابرها ممکن است شرایطی فراهم شود که عمل فتوسنتز در نتیجه‌ی کاهش تابش خورشید، محدود شود.

چنین تغییراتی باعث انعطاف‌پذیری گیاه از لحاظ فیزیولوژیکی می‌شود. این وقایع در مقاطع زمانی مختلف در ارتفاعات، از سمت بالا به طرف پایین، پیوسته و مداوم اتفاق می‌افتد و این نوسانات محیطی بر طول دوران زندگی گیاه، تأثیر مهمی خواهند گذاشت. به ویژه، در نقاطی که این نوسانات به صورت ثابت و قابل پیش‌بینی تبدیل شده است. در نتیجه گیاه با انجام یک‌سری رفتارها و عملکردهای منظم، به این نوسانات محیطی پاسخ می‌دهد. این پاسخ‌گویی از قبل در ساختار ژنوتیپ آن مشخص شده است، مثل سرشت سایه‌پسند بودن بعضی از گونه‌ها که برگ‌های آن‌ها کاملاً سازگار با سایه درختان آشکوب بالا هستند. ممکن است بخش مهمی از سازگاری در نوسانات، موقتی باشند. مثلاً در این مورد می‌توان گفت که ریزش برگ‌های درختان خزان‌کننده در پاییز، تماماً تحت کنترل شرایط محیطی است.

### ۳-۲- آسیب و پاسخ

اثرات محیط بر روی رشد گیاه به دو صورت ظاهر می‌شود. در وجه نخست، این اثرات تخریبی است و زیان‌هایی بر گیاه تحمیل می‌کند؛ گاهی این اثرات تحمیلی ممکن است باعث مرگ گیاه شود و یا در نتیجه بد عمل کردن ساختار فیزیولوژیکی، سبب کاهش نرخ رویش گیاه شود. از طرف دیگر، گیاه با سازگاری نشان دادن به این اثرات محیطی، به آن‌ها پاسخ می‌دهد. اثرات محیطی از قبیل باد،

حرارت، میزان عناصر و یا چراکردن حیوانات، همگی می‌توانند باعث صدمه و خسارت بر گیاه شوند. بعضی از قسمت‌های گیاه در برابر آسیب، مقاومت کمتری دارند، به عبارت بهتر، مقاومت گیاه در برابر صدمات متفاوت است.

پاسخ‌های واکنشی گیاه در برابر فشارهای محیطی، به عنوان یک عامل کنترل‌کننده مثبت تلقی می‌شود و این پاسخ‌ها در ارتباط با دامنه متناوب تغییرات، فراتر از مقاومت متعارفی هستند که اتفاق می‌افتد. این پاسخ‌ها ممکن است برگشت‌پذیر باشند (معمولاً فیزیولوژیکی) و یا غیرقابل برگشت، مثل مقاومت مورفولوژیکی.

هر گیاه دارای دامنه‌ای از پاسخ‌ها به نوسانات محیطی است که همگی دارای یک مبنای مولکولی هستند. ولی برحسب اینکه آیا مولکول‌ها را به طور مستقیم فراهم می‌کنند و یا به وسیله ایجاد شکل‌های مختلف رفتاری که موجب سازگاری می‌شوند، متفاوت خواهند بود. به عنوان مثال، مقاومت یک گیاه در مقابل تنش به دو صورت قابل بررسی است:

الف) مولکول‌ها خودشان به تنش مقاوم هستند. ب) مولکول‌های مورد نظر به وسیله مولکول‌های

دیگر با شکل خاص رفتاری، نسبت به تنش مقاومت پیدا می‌کنند.

گیاه در برابر نوسانات به دو طریق از خود مقاومت نشان می‌دهد:

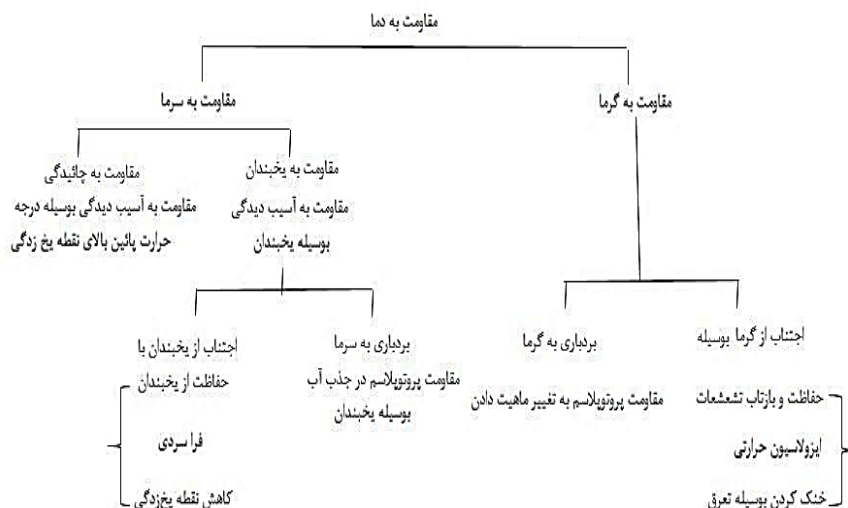
الف) بردباری<sup>۱</sup> و ب) اجتناب<sup>۲</sup>

این دو اصطلاح معمولاً در ارتباط با چگونگی عملکرد گیاه در ارتباط با بعضی از عوامل محیطی از قبیل سرما، خشکی، شوری و ... بیان می‌شود.

---

1 . Tolerance

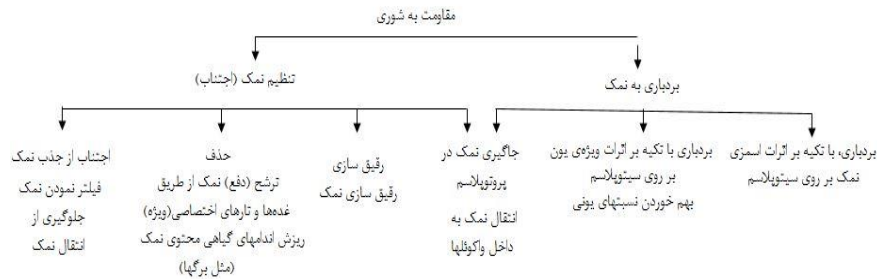
2. Avoidance



شکل ۲-۱- چگونگی مقاومت به دما در گیاهان (Larcher 1995)

همچنین در مثال دیگری در خصوص رابطه گیاه با شوری، گیاهان به دو گونه عمل می‌کنند: الف) گیاهانی که با جذب شوری، نسبت به آن شرایط بردباری نشان می‌دهند. مثلاً هالوفیت‌ها که شوری را جذب می‌نمایند، در این وضعیت هم میزان شوری و هم میزان مقاومت در برابر آن در حد بسیار بالایی قرار می‌گیرد که این حالت را می‌توان بردباری گیاه به شوری نامید.

ب) اجتناب از شوری، که در این حالت گیاه با ترشح نمک، شوری را دفع می‌کند. حالت خاص وقتی است که تجمع شوری در گیاه به حدی می‌رسد که گیاه، مکانیسم دفع آن را ندارد. ولی در عوض توان تحمل شوری را در یک دوره مشخص دارد؛ پس از آن با ریزش برگ‌های خود که حاوی مواد نمکی بسیار بالایی است و با رویش برگ‌های جوان به رشد خود ادامه می‌دهد. بعضی از گیاهان به ویژه سوزنی‌برگان وقتی که در آب‌های شور قرار می‌گیرند برگ‌های آن‌ها به تدریج می‌ریزد و درخت با رویش برگ‌های جوان و جدید که حاوی مقدار کمی از مواد شور (نمک) است نسبت به شوری، مقاومت نشان می‌دهد. (اجتناب) (شکل ۲-۲)



شکل ۲-۲- مقاومت به تنش نمک (Larcher 1995)

در نتیجه می‌توان گفت عملکرد گیاهان (بردباری- اجتناب) در مقابله با شرایط محیطی است که طبیعت دامنه گسترش آن‌ها را مشخص می‌کند.

#### ۲-۴- گیاهان و تنش‌های محیطی

گیاهان در طول زندگی خود با تنش‌های متعددی مواجه‌اند که این تنش‌ها شانس نمو و بقای آن‌ها را محدود می‌کند. در مناطق وسیعی از کره زمین مانند مناطق خشک، نواحی شور، مناطق قطبی و ارتفاعات بالا، شرایط مناسب برای رشد گیاه (در صورت وجود) کوتاه‌مدت است. حتی در نواحی‌ای که همواره شرایط برای رشد گیاه مطلوب است، کثرت گیاهانی که به طور متراکم رشد کرده‌اند، برای برخی از اعضای جامعه گیاهی زیان‌آور است.

بهترین نمونه از این وضعیت جنگل‌های متراکم است که در آن‌ها کمبود شدید نور، رشد گیاهان زیر آشکوب را محدود می‌کند. در پوشش‌های گیاهی متراکم، رشد گونه‌ها و گیاهان ضعیف‌تری که برای فضا رقابت می‌کنند، کاهش می‌یابد. علاوه بر این، پوشش‌های گیاهی متراکم، حشرات و بیماری‌های قارچی را نیز به طرف خود جذب می‌کنند. به چنین شرایطی، یعنی شرایط نامناسبی را که لزوماً مرگ آنی را در پی نداشته باشد و به طور دائم یا موقتی در یک محل حادث نشود، تنش نامیده می‌شود. تنش‌ها انواع مختلفی دارند که عبارتند از:

#### ۲-۴-۱- تنش‌های محیطی

تنش عبارت از شرایطی است که با شرایط مطلوب گیاه متفاوت و مغایر است و موجب تغییرات و واکنش‌هایی در تمام فعالیت‌های موجود زنده می‌شود. این تغییرات و واکنش‌ها در ابتدا برگشت‌پذیر بوده، ولی ممکن است غیرقابل برگشت شود. تنش‌های محیطی را به طور کلی به دو گروه می‌توان تقسیم کرد:

## ۱-۴-۲- تنش‌های حیاتی

تنش‌های حیاتی در نتیجه فعالیت و عملکرد موجودات زنده (اعم از گیاهی و جانوری) بر روی گیاهان به وجود می‌آید. تنش‌های حیاتی نیز می‌تواند به تنش‌های سودبخش یا تنش‌های زیان‌آور تقسیم شود:

۱- در تنش‌های حیاتی سودبخش می‌توان به قارچ‌هایی اشاره کرد که در اطراف یا روی ریشه برخی از درختان جنگلی می‌رویند و ظرفیت جذب رطوبت و مواد غذایی ریشه را افزایش می‌دهند؛ در مقابل قارچ قسمتی از مواد غذایی مورد احتیاج خود را از ریشه درخت میزبان به دست می‌آورد.

برای مثال دیگر از تنش‌های حیاتی سودبخش می‌توان به مورچه‌هایی اشاره کرد که در بن پوک تیغ‌های درختان آکاسیا (در آمریکای جنوبی) زندگی می‌کنند و از ترشحات شیرین شیرین درخت تغذیه می‌کنند و در عوض، مورچه‌ها زمانی که با مزاحمت حشرات مضر دیگر، به خصوص لارو مواجه می‌شوند، همگی از بن تیغ‌ها خارج شده و با نیش زدن آنان را از بین می‌برند و بدین طریق درخت را از وجود لارو و حشرات مضر حفظ می‌کنند.

۲- در تنش‌های حیاتی زیان‌آور می‌توان به ترشح مواد زیان‌آور که توسط اندام‌های هوایی یا ریشه برخی از گیاهان، اشاره کرد که مواد مترشحه برای بقای گیاهان دیگر زیان‌آور و مرگبار است. به عنوان مثال، در ناحیه‌ای از فرانسه *Allium* و *Bellis perennis* با هم و یک‌جا دیده نمی‌شوند؛ زیرا ترشحات ریشه *Allium* برای گونه *Bellis* زیان‌آور است. ولی *Bellis* با *Hyoseris* با هم به خوبی سازگاری دارند. تا جایی که ورود *Hyoseris* امکان رشد *Bellis* را در کنار *Allium* فراهم می‌کند و سه گونه‌ی *Allium*، *Bellis* و *Hyoseris* با هم دیده می‌شوند. بنابراین، تنش‌های حیاتی بین گیاهان و یا گیاهان و جانوران به صورت هم‌زیستی یا حفاظتی است و یا اینکه تنش‌های زیان‌آور و بازدارنده هستند.

## ۲-۴-۱-۲- تنش‌های غیرحیاتی

تنش‌های غیرحیاتی یا غیرزنده نیز به بخش‌های مختلفی قابل تقسیم است: تنش‌های ناشی از آب، مواد معدنی، دما و تشعشع و ... (جدول ۱-۲).

جدول ۲-۱- عوامل تنش‌زا در محیط

| عوامل تنش‌زا | زنده یا حیاتی                                                                                                                                                                                                                       | غیر زنده                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
|--------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|              | گیاهان (تراکم، آلودگی، گیاهان انگل)<br>میکروارگانیزم‌ها، مثل ویروس‌ها، باکتری‌ها، قارچ‌ها<br>جانوران (چریدن، لگدکوب کردن)<br>انسان (آلودگی، مواد شیمیایی زراعی، خاک متراکم، آتش، تشعشعات مخرب<br>حوزه‌های مغناطیسی و رادیواکتیویته) | دما (گرم، سرما، یخ‌زدگی)<br>آب (خشکی خاک، غرقابی بودن خاک، خشکی هوا)<br>مواد معدنی (کمبود، زیاد بودن، ناموزونی، عناصر سنگین، شوری، قلیائیت و اسیدیته)<br>گازها (کمبود اکسیژن، گازهای آتشفشانی)<br>تشعشع (کم، زیاد، ماورای بنفش، مادون قرمز، امواج بلند)<br>اثرات مکانیکی (باد، برخورد امواج، مدفون شدن، پوشش برف، قطعات یخ) |

همان‌طوری که در جدول ۲-۱ ملاحظه شد، تنش‌های محیطی به دو بخش زنده و غیرزنده تقسیم می‌شوند و درباره‌ی تنش‌های زنده به نمونه‌های مختصری اشاره شد، باید دانست که بسیاری از باکتری‌ها و قارچ‌ها موجب صدمات و خسارت به گیاهان و حتی باعث مرگ گیاهان می‌شوند. در این میان، تنش‌هایی نیز وجود دارد که انسان در سال‌های اخیر ایجاد کرده است و بعضی از آن‌ها بسیار خطرناک هستند و منجر به نابودی گیاهان می‌شوند. مانند آلودگی‌های محیطی (هوا، خاک و آب) که انسان‌ها ایجاد کرده‌اند و باران‌های اسیدی و تخریب جنگل‌ها یکی از اثرات مبرهن این‌گونه خسارات است.

همچنین، باید یادآوری کرد که علی‌رغم تفکیک عوامل تنش‌زا، باید توجه داشت وقوع آن‌ها در طبیعت به صورت انفرادی نبوده و در زیستگاه‌هایی که در معرض تنش هستند، وجود هم‌زمان چند عامل تنش‌زا، فعالیت یک گونه خاص را محدود می‌کند.

## ۵-۲- مکانیسم‌های مقابله با تنش

پاسخ فیزیولوژیکی گیاه نسبت به عوامل تنش‌زا به دو صورت است: الف) اجتناب از تنش ب) تحمل تنش اجتناب از تنش زمانی صورت می‌گیرد که گیاه از لحاظ ترمودینامیکی با تنش به حالت تعادل نمی‌رسد و به کمک موانع فیزیکی یا متابولیسمی از تنش دوری می‌کند. تحمل تنش هنگامی صورت می‌گیرد که گیاه از لحاظ ترمودینامیکی با تنش به حالت تعادل می‌رسد و آسیبی به آن نمی‌رسد و یا اگر آسیبی برسد، قابل ترمیم خواهد بود.



## فصل سوم

### تنش دمایی

### ۱-۳- اثر دما بر روی فعالیت گیاه

دما یا حرارت یکی از نیازهای اولیه و اساسی برای زندگی گیاهان و جانوران است. هر فعالیت ضروری در یک دامنه حرارتی مشخص انجام می‌شود که فراتر از آن حد (کمبود یا افزایش) موجب کاهش فعالیت گیاه می‌شود. بنابراین، برای هرگونه گیاهی و برای هر یک از مراحل رشد و نمو آن درجه حرارت مشخصی وجود دارد که به آن دما، درجه حرارت اصلی یا کاردینال<sup>۱</sup> گفته می‌شود. دامنه حرارتی در سطوح حداقل، مطلوب و حداکثر برای یک گیاه بر اساس سازگاری آن به شرایط محیط، می‌تواند متغیر باشد. گیاهان آوندی به عنوان یک مورد مشخص می‌توانند در داخل یک دامنه حرارتی رشد کنند که به آن پهن‌گرمازی (Eurytherm) گفته می‌شود. برای چنین گیاهانی در یک وضعیت فعال، دامنه پذیرش درجه حرارت برای زندگی معمولاً از ۵ درجه سانتی‌گراد تا ۵۵ یا ۶۰ درجه سانتی‌گراد است؛ ولی این گیاهان در تولید ماده خشک و رویش، تنها بین درجه حرارت ۵ تا ۴۰ درجه سانتی‌گراد فعال هستند. در بین گیاهان آبی<sup>۲</sup>، به‌ویژه متالوفیت‌ها، گونه‌هایی با دامنه بردباری کم به درجه حرارت وجود دارند که مخصوص درجه حرارت‌های بسیار محدود هستند، ولی بعضی گونه‌ها دارای دامنه حرارتی وسیع‌تر هستند. برای مثال جلبک‌های برف و یخ (مثل *Chlamydomonas Nivalis* بر روی زمین‌های پوشیده از برف در ارتفاعات کوهستانی و یا انواع جلبک‌های سبز و دیاتومه‌ها در یخ قطبی) می‌توانند تنها در نقطه یخبندان رشد کنند. بنابراین، در مطالعات اکولوژیکی لازم است که نیازهای حرارتی و دامنه آن برای گیاهان مختلف، شناسایی گردد.

### ۲-۳- حد زنده‌مانی

حد زنده‌مانی عبارت از حداقل و حداکثر درجه حرارتی است که گیاه در آن زنده می‌ماند و یک مرز بین حد فعالیت و حد مرگ ایجاد می‌کند. زمانی که حد فعالیت از فرایند فعالیت‌های لازم فراتر رود به طور برگشت‌پذیری حداقل سرعت را نشان می‌دهد و پروتوپلاسم وارد یک حالت زنده‌سازی می‌شود (تحت حرارت یا سرمای زیاد). در حد مرگ صدمات قابل جبران نبوده و زندگی گیاه پایان می‌پذیرد (جدول ۱-۲).

مقاومت به سرما و گرمای زیاد یک امتیاز و برتری برای گیاه محسوب می‌شود، به ویژه برای گیاهانی که باید از رقابت اجتناب کنند. متابولیسم مناسب و سنتز بافت‌های جدید از نیازهای اولیه برای رشد و نمو است و حد بحرانی توان رقابتی یک گونه را مشخص می‌کند. دامنه حرارتی برای کربن‌گیری فتوسنتز در بیشتر گیاهان در حالت فعال تنها حدود ۵ درجه سانتی‌گراد است. دامنه

---

1. Cardinal temperature  
2. Aquatic

حرارتی مطلوب برای فتوسنتز و تولید ماده خشک، بیشتر از ۱۰ تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد نیست. درجه حرارت مطلوب دقیقاً به حرارت آب و هوای منطقه‌ای که گیاه در آن می‌روید، بستگی دارد.

### ۳-۳- حدود دما و نیاز حرارتی برای فرایند تولید و زادآوری

فعالیت گل‌دهی درون یک آستانه حرارتی معین صورت می‌گیرد که با درجه حرارت لازم برای رشد گل و باز شدن آن نیز متفاوت است. سالیانه در هر زمستان و یا هر دو سال یک‌بار، همچنین جوانه‌های بعضی از درختان مثل هلو برای گل‌دهی به طور عادی و طبیعی در بهار، نیازمند یک دوره سرمای زمستانه هستند.

**جدول ۳-۱-** مقاومت به دما در برگ‌های گیاهان آونددار از مناطق اقلیم‌های متفاوت. حدود دما برای رساندن ۵۰ درصد آسیب به گیاه (TL/50) (تنش- دمای مرگ‌آور (درجه حرارتی که در آن ۵۰ درصد گیاه در اثر سرما یا گرما می‌میرد)) بعد از قرار گرفتن ۲ ساعت در معرض سرما و یا ۳ دقیقه در معرض گرما.

| گیاه                                               | درجه سانتی‌گراد برای آسیب<br>سرما در حالت مقاوم شده | درجه سانتی‌گراد برای آسیب<br>گرما در فصل رویش |
|----------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| <b>مناطق استوایی</b>                               |                                                     |                                               |
| درختان                                             | +۵ تا -۲                                            | ۴۵ تا ۵۵                                      |
| زیر اشکوب جنگل                                     | +۵ تا -۲                                            | ۴۵ تا ۴۸                                      |
| گیاهان کوهستانی                                    | -۵ تا -۱۰                                           | ۴۵                                            |
| <b>مناطق نیمه استوایی</b>                          |                                                     |                                               |
| گیاهان چوبی- اسکروفیلی                             | -۸ تا -۱۲                                           | ۵۰ تا ۶۰                                      |
| نخل‌های نیمه استوایی                               | -۵ تا -۱۴                                           | ۵۵ تا ۶۰                                      |
| گیاهان گوشتی                                       | -۵ تا -۱۰                                           | ۵۸ تا ۶۵                                      |
| علف‌های چمنی C <sub>4</sub>                        | -۱ تا -۳ (-۸)                                       | ۶۰ تا ۶۴                                      |
| <b>مناطق معتدله</b>                                |                                                     |                                               |
| درختان و درختچه‌های سبز نواحی                      | -۶ تا -۱۵ (-۲۵)                                     | ۵۰ تا ۵۵                                      |
| ساحلی با زمستان‌های معتدل                          | -۱۰ تا -۲۵                                          | ۴۵ تا ۵۰                                      |
| درختان مناطق قطبی                                  | -۲۰ تا -۲۵                                          | ۴۵ تا ۵۰                                      |
| درختچه‌های پاکوتاه،<br>درختان خزان کننده و بوته‌ها | <sup>a</sup> (-۲۵ تا -۴۰)                           | ۵۰                                            |
| <b>علف‌ها</b>                                      |                                                     |                                               |
| زیستگاه‌های آفتابی                                 | -۱۰ تا -۴۰ (-۳۰)                                    | ۴۸ تا ۵۲                                      |
| زیستگاه‌های سایه                                   | -۱۰ تا -۴۰ (-۳۰)                                    | ۴۰ تا ۴۵                                      |
| گیاهان آبی                                         | -۱۰                                                 | ۳۸ تا ۴۲                                      |
| <b>مناطق با زمستانه‌ای سرد</b>                     |                                                     |                                               |
| سوزنی‌برگان همیشه‌سبز                              | -۴۰ تا -۹۰                                          | ۴۳ تا ۵۰                                      |
| درختان پهن‌برگ شمالی                               | -۱۹۶                                                | ۴۲ تا ۴۵                                      |
| درختچه‌های کوتاه قد آلی و قطبی                     | -۳۰ تا -۷۰                                          | ۴۸ تا ۵۴                                      |
| علف‌های کوهستان‌های مرتفع و قطبی                   | <sup>a</sup> (-۳۰ تا -۱۹۶)                          | ۴۸ تا ۵۴                                      |
| <b>a جوانه‌های رویشی</b>                           |                                                     |                                               |

#### ۴-۳- دامنه حرارتی برای سبز شدن بذور در مناطق مختلف

بذر گیاهان استوایی در دمای ۱۵ - ۳۰ درجه بیشترین فعالیت جوانه زدن را از خود نشان می‌دهند. این دامنه حرارتی برای بذور گیاهان مناطق معتدله بین ۸-۲۵ درجه و برای گیاهان منطقه آلپ بین ۳۰-۵ درجه است.

در بعضی از گیاهان مکانیسم‌های پیچیده‌ای برای جلوگیری از سبز شدن در شرایط نامساعد وجود دارد. بذر تعدادی از گیاهان چوبی در مناطق سرد زمستانی (بعضی از درختان خانواده Rosaceae) و یا بذر گیاهان کوهستانی (مثل *Silene acaullis*) و بسیاری از گیاهان خانواده پریمولاها<sup>۱</sup> پس از آنکه با جذب آب متورم شدند و برای مدت معینی در درجه حرارت پایین یا نزدیک یخبندان (۵ درجه سانتی گراد) تیمار شدند، به سرعت جوانه خواهند زد.

#### ۵-۳- دامنه درجه حرارت روی زمین

دامنه درجه حرارت در زیر آب و عمق خاک تغییرات زیادی ندارد و معمولاً بین صفر تا ۲۰ الی ۲۵ درجه متغیر است. درجه حرارت در سطح خاک و همچنین در مناطق دارای جذر و مد آب‌های کم‌عمق در مناطق استوایی در طول روز و خارج از محدوده استوایی با فصل سرد بین محدوده‌هایی که به‌طور بالقوه می‌توانند برای گیاه مرگ‌آفرین باشند، نوسان دارد. به ویژه درجه حرارت بالا در عرض‌های جغرافیایی نزدیک به بخش‌های شمالی و جنوبی مناطق استوایی قابل توجه است. بالاترین درجه حرارت اندازه‌گیری شده، ۵۷ تا ۵۸ درجه در لیبی، مکزیکو و کالیفرنیا بوده است و این نوع مناطق حدود ۲۳ درصد خشکی‌ها را تشکیل می‌دهند. متوسط حداکثر درجه حرارت سالیانه بالای ۴۰ درجه قابل انتظار و پیش‌بینی است. لذا در چنین مناطقی درجه حرارت در نتیجه تابش خورشید به بیش از ۵۰ درجه نیز ممکن است برسد.

در مناطق خیلی گرم، به ویژه بر روی صخره‌ها و در مناطق شیب‌دار مقابل تابش خورشید، افزایش درجه حرارت به ۶۰ الی ۷۹ درجه نیز امکان‌پذیر است. گرم‌ترین نقاط در روی کره زمین نقاطی است که در آن آب‌فشان وجود دارد و زمانی که آب به سطح زمین می‌رسد بین ۹۲ تا ۹۵ درجه حرارت دارد. در این مناطق باکتری‌هایی وجود دارند که نسبت به دمای ۹۰ درجه به خوبی بردبار هستند. سردترین درجه حرارت زمین در منطقه آنتراکتیکا<sup>۲</sup> (۹۰- درجه) اندازه‌گیری شده است. در گرینلند<sup>۳</sup> و شرق سیبری حداقل درجه حرارت هوا بین ۶۶- تا ۶۸- درجه اندازه‌گیری شده است.

- 
1. Primulaceae
  2. Antarctica
  3. Greenland

معمولاً یخبندان شدید (متوسط حداقل درجه حرارت سالیانه زیر ۲۰- درجه) است که در بیش از ۴۲ درصد سطح زمین قابل انتظار است و تنها یک سوم مناطق زمین هستند که هرگز یخبندان ندارند. یخبندان‌های نامنظم حتی در مواقعی که درجه حرارت به ندرت پایین می‌رود، بسیار خطرناک هستند زیرا ممکن است این یخبندان‌ها در مواقعی که گیاه حساس به سرما است، اتفاق بیفتد.

### ۳-۶-۳- دسته‌بندی گیاهان مقاوم به سرما و گرما

#### ۳-۶-۳-۱- گیاهان حساس به چائیدگی

این گروه شامل تمام گیاهانی است که حتی در سرمای بالای یخبندان نیز شدیداً صدمه می‌بینند. جلبک‌های آب‌های اقیانوس گرم، قارچ‌ها، گیاهان کاملاً علفی و گیاهان آوندی در مناطق استوایی.

#### ۳-۶-۳-۲- گیاهان حساس به یخبندان

این گروه به دمای پایین بردبار هستند، ولی به محض اینکه داخل سلول شروع به یخ زدن می‌کند، آسیب می‌بینند. گیاهان حساس به یخبندان تنها با مکانیسم به تأخیر انداختن یخبندان می‌توانند محافظت شوند. در فصل‌های سردتر غلظت (تغلیظ) ماده موثر اسمزی در مایع سلول و در پروتوپلاسم افزایش می‌یابد و در درجه حرارت‌های سردتر، میزان ماده موثر کاهش می‌یابد که سبب می‌شود نقطه یخبندان بافت تا چند درجه سانتی‌گراد کم شود. گیاهان حساس در طول سال شامل Benthic Algae جلبک‌های آب‌های سرد اقیانوس و بعضی از جلبک‌های آب‌های زلال و گیاهان چوبی مناطق استوایی و نیمه‌استوایی و انواع مختلف گونه‌ها از مناطق گرم است.

#### ۳-۶-۳-۳- گیاهان بردبار به یخبندان

این گیاهان در فصل‌های سرد با تولید سلول‌های اضافی در پس‌گیری آب از سلول، در یخبندان زنده می‌مانند. این گروه، شامل جلبک‌های آب‌های تازه، جلبک‌های مناطق جزر و مدی، خزهای تمام آبری و خشکزی (حتی استوایی) است. گیاهان مناطق سرزمین‌های با زمستان‌های سرد، بعضی از جلبک‌ها، گل‌سنگ‌ها و تعدادی از گیاهان چوبی که به سرمای شدید مقاوم شده‌اند، می‌توانند بدون اینکه صدمه‌ای ببینند در معرض سرمای طولانی‌مدت قرار گیرند و یا حتی می‌توانند در سرمای نیتروژن مایع قرار گیرند.

### ۳-۶-۴- گونه‌های حساس به گرما

این گروه، شامل تمام گونه‌هایی است که حتی در دمای ۳۰ تا ۴۰ درجه و یا در دمای بیشتر از ۴۵ درجه سانتی‌گراد آسیب می‌بینند که عبارتند از: جلبک‌های هسته‌دار<sup>۱</sup> و گیاهان آوندی زیرآب (گل سنگ‌ها) در شرایط آبی (اگرچه این گونه‌ها تحت تابش خورشید سریع خشک می‌شوند و سپس کاملاً در برابر حرارت مقاوم‌اند)، انواع بسیاری از باکتری‌ها که برای گیاهان بیماری‌زا هستند و همچنین ویروس‌ها که حتی در درجه حرارت پایین نسبتاً تخریب می‌شوند.

### ۳-۶-۵- بردباری نسبی به گرما

گیاهان مقاوم به زیستگاه‌های آفتابی و خشک، گیاهانی هستند که می‌توانند به مدت نیم ساعت در ۵۰ تا ۶۰ درجه حرارت زنده بمانند. بین ۶۰ و ۷۰ درجه، حد نهایی برای زنده‌مانی سلول‌های گیاهی در سطح بالا تفکیک یافته‌اند. بعضی از شبه‌هسته‌داران<sup>۲</sup> سرد در مواقعی که درجه حرارت خیلی زیاد شود می‌توانند آسیب ببینند. باکتری‌ها بیشتر از ۹۰ درجه، جلبک‌های آبی و سبز بیشتر از ۷۵ درجه را می‌توانند تحمل کنند.

### ۳-۷- اثر گرما بر روی عملکرد گیاه

دمای بالا تغییرات برگشت‌پذیری در وضعیت فیزیولوژیکی غشاها و شکل‌گیری مولکول‌های پروتئینی ایجاد می‌کند. اختلال در فتوسنتز از اولین نشانه‌های تنش گرما است. در ابتدا فتوسیستم II بازدارنده می‌شود و پس از آن متابولیسم کربن به تدریج از موازنه خارج می‌شود؛ در نتیجه وارد شدن آسیب به کلروپلاست‌ها، فتوسنتز کاهش می‌یابد و سرانجام سلول از بین می‌رود. چون فتوسیستم II در اثر نور زیاد بازداشته می‌شود، ترکیب گرما و تشعشع اثر افزایشی دارند. در برگ‌های گیاهان علفی از خانواده بقولات بر اثر گرما اثر بازداری نور در دمای ۴۲ درجه سانتی‌گراد مشاهده می‌شود. در حالی که در تاریکی فقط در دمای ۴۸ درجه سانتی‌گراد به بالا آسیب می‌بیند. در شرایط وجود یک عامل تنش زای دیگر، مثل خشکی، بازدارندگی فتوسنتز در دمای ۳۰ درجه به بالا ملاحظه می‌شود.

### ۳-۸- اثر انرژی نوری بر ماده

برخورد فوتون با ماده بر حسب انرژی فوتون و نوع ماده اثرات گوناگونی به بار می‌آورد. اگر فوتون از امواج کیهانی (گاما یا ایکس) باشد به علت دارا بودن انرژی زیاد می‌تواند یکی از الکترون‌های آن را

---

1. Eukaryotic  
2. Prokaryotes

به بیرون پرتاب کند که در چنین حالت اغلب پیوندهای شیمیایی گسسته می‌شوند و مولکول چند قسمت می‌شود و هر یک از این قسمت‌ها را یک رادیکال آزاد<sup>۱</sup> می‌نامند. رادیکال‌های آزاد فعال بوده و طول عمرشان کوتاه است و اثر جهش‌زایی در جانداران و حتی اثر مرگ دارند.

فوتون‌های ناشی از امواج با طول موج کوتاه که انرژی فوتون‌های آن‌ها کم است ( $35/6$  کیلوکالری/انیشیتین) در برخورد با ماده، آرایش چرخشی یا لرزشی مولکول‌ها را تغییر می‌دهند و گرما تولید می‌نمایند؛ اما امواج با نور مرئی که انرژی فوتون‌های این ناحیه از طیف، فقط می‌تواند الکترون‌های پیوسته ظرفیتی مولکول را جا به جا و تحریک کند و مولکول‌های انگیخته‌شده به نوبه خود در مولکول‌های دیگر تغییر ایجاد می‌کنند. بیشتر طول موج‌هایی که از خورشید به سطح زمین می‌رسد از همین طیف مرئی است.

### ۹-۳- توانایی بقا در شرایط تنش

برخی گیاهان با گریز از نور شدید خورشید از گرم شدن بیش از حد برگ‌های خود پیشگیری می‌کنند. وجود پوست عایق نسبت به گرما، غلاف برگ‌های متراکم که جوانه‌های قاعده‌ای را در گرامینه‌ها پوشانده‌اند و اندام‌های زیرزمینی مثل پیاز و غده به گیاه کمک می‌کنند تا در برابر آتش محافظت شود. مادامی که آب کافی در دسترس گیاه باشد، سرد شدن تدریجی<sup>۲</sup> یک مکانیسم موثر در پیشگیری از گرم شدن بیش از حد برگ‌ها به شمار می‌آید. با این مکانیسم برگ‌های گیاهان بیابانی و استپی می‌تواند ۲-۶ درجه و در مواردی حتی ۱۰-۱۵ درجه سردتر از هوا باقی بمانند.

تحمل گرما توسط پروتوپلاسم یک خصوصیت بسیار خاص بوده و ممکن است گونه‌های بسیار نزدیک به هم در یک جنس، و حتی اندام‌های مختلف یک گیاه از این نظر کاملاً متفاوت باشند. گیاهان مناطق سرد (توندرا، ارتفاعات بلند) از نظر فعالیت به گرما حساس هستند. گیاهان مناطق معتدله از این نظر حد واسط هستند و گیاهان مناطق بیابانی و استوایی مقاوم‌تر می‌باشند. بعضی از جنگل‌ها و علف‌های چمنی تحمل زیادی نسبت به گرما دارند.

اثر گرما به طول مدت وقوع آن بستگی دارد. به عبارت دیگر وقوع گرمای کمتر به مدت طولانی‌تر صدمه بیشتری از وقوع گرمای زیاد در مدت زمان کوتاه‌تر ایجاد می‌کند. بنابراین آمار مربوط به مقاومت به گرما، به گرمایی با طول مدت نیم ساعت اختصاص دارد. خو گرفتن به گرما در واکنش به گرما به سرعت اتفاق می‌افتد. در یک روز گرم مقاومت به گرما در غروب بیشتر از صبح است اما فرایند غیرمقاوم شدن (غیرسخت شدن) نسبت به گرما یا کاهش مقاومت به گرما در هوای خنک‌تر با سرعت کمتری رخ می‌دهد. اگرچه این فرایند نیز ظرف چند روز کامل می‌شود.

1. Free radical

2. Transpirational cooling

برای اینکه عمل سخت شدن اتفاق بیفتد باید دما به قدر کافی بالا باشد تا پروتوپلاسم واکنش نشان بدهد. این امر معمولاً در دماهای بیش از ۳۵ درجه سانتی گراد رخ می‌دهد، اما علف‌های چمنی به دماهای بیش از ۳۰ تا ۴۰ درجه سانتی گراد نیاز دارند و یا گیاهان گوشتی وقتی دمای شب بالا باشد، بهتر مقاوم می‌شوند.

یکی از موثرترین مکانیسم‌های محافظت در برابر گرما توسط پروتئین‌های شوک حرارتی پروتئین‌هایی با وزن مولکولی زیاد انجام می‌شود. این پروتئین‌ها به سرعت نسخه‌برداری شده و در سیتوپلاسم سنتز می‌شوند و به کلروپلاست و میتوکندری‌ها انتقال می‌یابند. نقش HSPs در تحمل به گرما ظاهراً پایدار کردن ساختارهای کروماتین و غشاهای و تحریک مکانیسم‌های بهبودی است. پس از رفع شدن تنش گرما، این پروتئین‌ها ظرف چند ساعت از بین می‌روند.

### ۱۰-۳- تنش سرما

گیاهان دارای مجموعه‌های منحصر به فردی از نیازهای دمایی هستند که حالت مطلوب را برای رشد و توسعه آن‌ها فراهم می‌کند. مجموعه‌ای از شرایط دمایی که برای یک گیاه مطلوب است، ممکن است برای گیاه دیگر تنش‌زا باشد. بسیاری از گیاهان به ویژه آن‌هایی که بومی زیستگاه‌های گرم هستند، در معرض دمای پایین علائم آسیب را نشان می‌دهند. علائم آسیب ناشی از تنش در این گیاهان پس از ۹۸ تا ۷۲ ساعت ظاهر می‌شود. با این حال، این مدت‌زمان از گیاهی به گیاه دیگر متفاوت است و همچنین به حساسیت یک گیاه به تنش سرمایی هم وابسته است. نشانه‌های مختلف فتوتیپی در پاسخ به تنش سرمایی عبارتند از: کاهش سطح برگ، پژمردگی، کلروزه شدن (زردی برگ) و ممکن است به نکروزه شدن هم منجر شود.

#### ۱-۱۰-۳- اثر سرما در ایجاد اختلال در فعالیت گیاه

با کاهش دما سرعت واکنش‌های شیمیایی کاهش می‌یابد و در نتیجه واکنش‌های تعادلی در جهت آزاد شدن انرژی پیش می‌روند. بنابراین چون در سرما انرژی متابولیکی در دسترس است، جذب آب و عناصر غذایی محدود می‌شوند و بیوسنتز کمتری به وجود می‌آید، آسیمیلاسیون کاهش می‌یابد و در نتیجه رشد متوقف می‌شود. زیاده‌تر شدن، طولانی‌تر شدن و سردتر شدن دوره‌های دمای کم، سبب می‌شود نتایج زیان‌بار برای گیاه افزایش یابد. اولین نتیجه قابل تشخیص ناشی از دمای پایین توقف جریان سیتوپلاسمی است که مستقیماً به انرژی حاصل از تنفس و فراهم نمودن فسفات‌های غنی از انرژی بستگی دارد. اختلال در فتوسنتز رخ می‌دهد. در گیاهان حساس به سرما خطر تخریب کلروفیل در اکسیداسیون نوری وجود دارد.

### ۲-۱۰-۳- چگونگی آسیب دیدن گیاهان در اثر سرما

گیاهان مناطق استوایی در دمای بین ۱۰- تا ۰ دچار آسیب می‌شوند. پیشرفت و مقدار صدمات ناشی از سرمازدگی در داخل گیاه به درجه سرمازدگی، دوام آن و سرعت افت دما در زمان سرد شدن و سرعت افزایش دما در زمان گرم شدن مجدد بستگی دارد. تغییر ناگهانی دما (شوک دمایی) زیان‌بار است. هر چه دما کمتر و طول مدت آن بیشتر باشد آسیب وارده نیز بیشتر خواهد بود.

اثر اولیه سرما، تبدیل فاز لپید غشاها از حالت سیال- کریستاله به حالت ژل‌مانند است و جدا شدن جانبی آن‌ها از پروتئین‌های غشاست که حالت نفوذپذیری انتخابی غشا کاهش پیدا می‌کند؛ یعنی محتویات درون سلولی به بیرون نشت پیدا می‌کند. در اثر عدم هماهنگی فرایندهای متابولیکی و کاهش انرژی به علت تنفس هوازی به غیرهوازی، مواد سمی تجمع پیدا می‌کنند. در نتیجه این به هم‌ریختگی، ساختارهای درون سلولی از بین می‌رود. گیاهان حساس به سرما به دو گروه قابل تقسیم‌اند:

- گونه‌هایی که به طور کامل حساس هستند. (همه بخش‌های گیاه حساس به سرماست)

- گونه‌هایی که در اثر سرما فقط به طور جزئی آسیب می‌بینند. (گل- میوه)

اندام‌ها و بافت‌های یک گیاه نیز از نظر حساسیت به سرما تفاوت‌های زیادی دارند. همچنین گیاه در مراحل خاصی از نمو خود، به سرما حساس‌تر است.

### ۱۱-۳- اثرات سرمازدگی<sup>۱</sup> و مقاومت گیاهان

اگرچه اثر سرمازدگی در مورد گیاهان از مدت‌ها قبل شناخته شده بود ولی مشخص نمودن آن به صورت کلی کاری مشکل است. مطالعات مختلف از گذشته نشان می‌دهد که بسیاری از گونه‌های مناطق استوایی وقتی که در معرض حرارت‌های پایین قرار می‌گیرند، (حرارت‌های بالای صفر) از بین می‌روند. این‌چنین صدمات را اصطلاحاً خسارت یخ زدن<sup>۲</sup> می‌نامند. بنابراین می‌توان گفت که هرگونه حرارتی که بدون ایجاد یخ‌زدگی در گیاه سبب خسارت یا لطمه به آن شود آن را حرارت سرمازدگی می‌گویند. با پذیرش این مطلب درمی‌یابیم که درجه حرارت زیر حرارت ایتیمم گیاه را می‌توانیم حرارت سرمازدگی در نظر بگیریم.

از آنجا که حرارت ایتیمم برای گیاهان مختلف متفاوت است نمی‌توان حد مشخصی برای آن معین کرد. تعدادی از گیاهان وجود دارند که در حرارت‌های زیر ۱۰ درجه سانتی‌گراد آسیب می‌بینند، مثل برنج و نیشکر و یا اگر در موقع گل دادن، حرارت ۱۵ درجه یا زیر آن باشد آسیب می‌بینند.

1. Chillins

2. Freezing injury

اگرچه بیشتر گیاهان منطق استوایی و نیمه‌استوایی در درجه حرارت کم آسیب می‌بینند، ولی سلول‌های گیاهان مناطق معتدله نیز ممکن است در اثر سرمازدگی آسیب ببینند؛ مثلاً دمای ایجاد شده در سطح برگ گندم بین ۳ تا ۰ باعث نازایی آن در هنگام گرده‌افشانی می‌شود. صدمات ناشی از سرمازدگی در گیاهان نژاد الاستیک معمولاً قابل جبران است؛ ولی گیاهانی هستند که در نتیجه سرمازدگی صدمات جبران‌ناپذیری متحمل می‌شوند که به آن‌ها نژاد پلاستیک گفته می‌شود. بنابراین صدمات ناشی از سرمازدگی را می‌توان به دو بخش اساسی تقسیم نمود: (شکل ۳-۱)



شکل ۳-۱- صدمات ناشی از سرمازدگی

در صدمات نخستین، پروتوپلاسم گیاه به علت اینکه آسیب‌دیده است پس از مدتی به‌طور کلی از بین می‌رود؛ در رابطه با از بین رفتن پروتوپلاسم، گیاهان را می‌توان به دو دسته تقسیم نمود:

۱. دسته اول آن‌هایی که تا چند ساعت و یا حداکثر تا یک روز از بین می‌روند.
۲. دسته دوم آن‌هایی که تمام روز را کاملاً عادی و شاداب باقی مانده ولی حدوداً پس از ۶ یا ۸ روز پژمرده می‌شوند.

برای دسته اول اصطلاح صدمه مستقیم را به کار برده و برای دسته دوم، آسیب غیرمستقیم استفاده می‌شود. به طور مثال، میوه موز جزء دسته اول قرار می‌گیرد زیرا که در زیر حرارت ۱۲ تا ۱۳ درجه سانتی‌گراد آسیب مستقیم می‌بیند؛ سیب جزء دسته دوم و آسیب دیدن آن غیرمستقیم است، وقتی که زیر درجه حرارت ۱۴ تا ۱۲ درجه سانتی‌گراد قرار می‌گیرد.

معمولاً آسیب مستقیم ناشی از یک شوک سرما است (سرما ناگهانی) که خیلی سریع اتفاق می‌افتد. ولی آسیب غیرمستقیم بسیار متداول‌تر است؛ زیرا اغلب گیاهان وقتی که در معرض سرمازدگی قرار بگیرند، مدتی طول می‌کشد تا آثار سرما و سرمازدگی در آن‌ها ظاهر شود.

مطالعات انجام‌شده در مورد صدمات مستقیم نشان می‌دهد که صدمه مستقیم سبب سخت‌شدگی یا انجماد لیپیدهای دیواره سلولی می‌شود و شکاف‌هایی در آن بروز می‌کند که باعث می‌شود قابلیت نفوذ در آن‌ها زیاد شود؛ از طرف دیگر، حرارت سرمازدگی مثلاً در زیر ۴ درجه

سانتی گراد سبب افزایش حجم آب و در نتیجه تشدید شکاف‌های دیواره سلولی می‌شود. (در درجه حرارت ۴ درجه سانتی گراد حجم آب زیاد و سنگین است).

### ۳-۱۱-۱- عوامل صدمات غیرمستقیم سلول گیاه در اثر سرمازدگی

#### ۳-۱۱-۱-۱- گرسنگی گیاه

در حرارت سرمازدگی میزان نسبی تنفس به فتوسنتز غلبه پیدا می‌کند که این امر منجر به بی‌غذایی (گرسنگی گیاهان) می‌شود. این مسئله روشن است که وقتی گیاه در دمای خیلی پایین قرار بگیرد، به دلیل این‌که فتوسنتز دارای انرژی فعالیتی بسیار زیادی است، لذا این فعالیت سریع‌تر از تنفس کاهش پیدا می‌کند؛ بنابراین گیاهان حساس به سرمازدگی در دماهای پایین از نقطه جبران (با نقطه تعادل انرژی جذب‌شده و ازدست‌رفته) قرار می‌گیرند که در این حالت کربوهیدرات‌ها بیش از آنکه ترکیب شوند، تجزیه می‌گردند و در نتیجه‌ی تداوم این شرایط، به بی‌غذایی گیاه منجر می‌شود. این بی‌غذایی اگر برای تمام گیاه صادق نباشد، برای بخش‌هایی از گیاه صادق خواهد بود. (بی‌غذایی برای بخش‌هایی از گیاه که نقش فتوسنتزی ندارند به علت کندی انتقال انرژی و مواد که در حرارت‌های پایین صورت می‌گیرند، خواهد بود) برای مثال در گیاه *Digitaria decumbend* از خانواده گرامینه از مناطق استوایی، در طول روز نشاسته زیادی در برگ‌های آن جمع می‌شود و در طی شب در حرارت‌های معمول و متداول محیط، این نشاسته به سایر قسمت‌ها منتقل می‌شود و تقریباً در برگ‌ها از بین می‌رود؛ اما هنگامی که گیاه در معرض دمای ۱۰ درجه سانتی گراد قرار می‌گیرد، این نشاسته جمع‌شده در برگ‌ها باقی مانده و در روز به علت اشباع‌شدگی مواد غذایی، عمل فتوسنتز به خوبی صورت نمی‌گیرد؛ حتی اگر درجه حرارت به ۳۰ درجه سانتی گراد برسد. بنابراین مواد غذایی تولیدشده به ریشه‌ها نمی‌رسد.

#### ۳-۱۱-۱-۲- تجزیه پروتئین در حرارت‌های پایین

یکی دیگر از صدماتی که گیاه در حرارت پایین دچار آن می‌شود تجزیه پروتئین است که در نتیجه آن، گیاه با کمبود پروتئین مواجه و در نتیجه تجزیه می‌گردد و مواد سمی از قبیل اسیدآمینه یا آمونیاک ایجاد می‌شود. این مورد می‌تواند درباره همه گیاهان صادق باشد.

#### ۳-۱۱-۱-۳- به هم خوردگی تعادل تنفسی

در بعضی از گیاهان در حرارت سرمازدگی تنفس افزایش پیدا می‌کند؛ به عنوان مثال در خیار، در حرارت‌های پایین تنفس افزایش پیدا می‌کند و سپس در مرحله آسیدب‌رسانی، تنفس کاهش

پیدا می‌کند. به عبارتی عملاً وقتی که آسیب وارد شد، تنفس کاهش پیدا می‌کند. یکی از علل افزایش تنفس میوه در حرارت سرمازدگی، به علت تولید اتیلن است (عامل محرک شدید تنفس). بررسی‌های انجام شده نشان می‌دهد که در میوه مرکبات در شرایط حرارتی ۲۰ درجه در روز و ۵ درجه در شب، به دلیل افزایش اتیلن، به مقدار ۲۰ تا ۲۵ مرتبه بیشتر از حالت معمولی در معرض سرمازدگی قرار می‌گیرد. اتیلن تنفس غیرهوازی را در گیاه تشدید می‌کند. در بررسی‌های انجام شده در دو واریته میوه Avocado نشان داده شده که در میوه‌ای که اتیلن افزایش یافته، میوه از بین رفته و در میوه دیگری که اتیلن افزایش نیافته، میوه سالم مانده است.

#### ۴-۱۱-۳- تولید مواد سمی

در بعضی از مطالعات انجام شده نشان داده می‌شود که آسیب‌های غیرمستقیم ناشی از سرمازدگی به خاطر تجمع ماده‌ای سمی در سلول و در نتیجه آن به هم خوردن تعادل فرایند بیوشیمیایی است. این صدمه به میزان تجمع سم و پخش آن در داخل سلول بستگی دارد و این مورد درباره انواع گونه‌های Prunus ثابت شده است.

#### ۵-۱۱-۳- تغییرات بیوشیمیایی

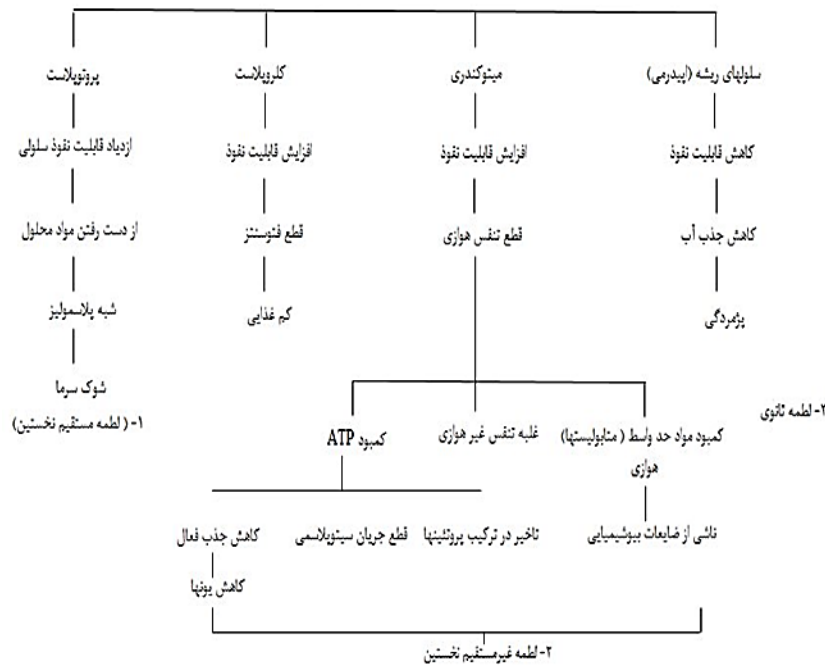
در بعضی از گیاهان حرارت سرمازدگی ممکن است نحوه یا فرم متابولیک گیاهی را تغییر داده و به یک مسیر غیرعادی هدایت کند که در نتیجه منجر به کمبود بعضی از مواد حد واسط متابولیسم ازتی می‌شود.

یکی از موتانت‌های ذرت دارای نقطه حرارت سرمازدگی بسیار بالایی است؛ این ذرت قادر به تولید کلروفیل در حرارت‌های بالاتر از ۱۷ درجه سانتی‌گراد است. هنگامی که فتواکسیداسیون کاهش می‌یابد، کلروفیل‌های تجمع‌یافته در گیاهان جوان قادرند در حرارت‌های پایین نیز عمل فتوسنتز را انجام دهند. معمولاً فتواکسیداسیون تولیدکننده یک محلول سمی است که مانع ترکیب و تشکیل مواد اصلی کلروفیل می‌گردد و این غیرعادی شدن اعمال بیوشیمیایی ممکن است حتی به غشاء سلول لطمه وارد کند.

#### ۶-۱۱-۳- آسیب ثانویه

مطالعات انجام شده بر روی تنباکو و خیار نشان می‌دهد که وقتی ریشه آن‌ها را کمی بالاتر از صفر درجه قرار دهیم، گیاه پژمرده می‌شود و ادامه این حالت منجر به مرگ آن می‌شود؛ و یا مشاهده شده که ریشه نیشکر وقتی در حرارت پایین تر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد قرار گیرد موجب پژمردگی نیشکر می‌شود. این پژمردگی ناشی از تغییراتی چون کاهش جذب آب یا افزایش آب ازدست‌رفته است.

از نتایج آزمایش‌ها چنین استنباط می‌شود که وقتی ریشه گیاه در معرض حرارت سرمازدگی قرار می‌گیرد قدرت جذب آب آن کاهش می‌یابد بدون آنکه در از دست دادن آب تغییری ایجاد شود و ادامه این حالت منجر به آب‌کشیدگی گیاه می‌شود. از مجموع بررسی‌ها و مطالعات انجام شده نتیجه گرفته می‌شود که در هر سه نوع سرمازدگی، یک علت اصلی وجود دارد و آن قابلیت نفوذپذیری دیواره سلولی است و این تغییر ناشی از تغییر حالت چربی‌های موجود در دیواره سلول از حالت مایع به جامد است. علت این تغییرات به طور ساده ممکن است ناشی از یک عامل فیزیکی یعنی بالا بودن نقطه ذوب چربی‌ها و یا مواد شیمیایی ناشی از پراکسیداسیون آن‌ها باشد.



شکل ۳-۲- ارتباط صدمات ناشی از سرمازدگی

ارتباط تمامی انواع لطمه‌های سرمازدگی بر مبنای تغییرات نخستین در چربی‌های غشائی است.

### ۳-۱۱-۲- مقاومت به سرمازدگی

به طور کلی گیاهان مناطق سردسیر و معتدله نسبت به حرارت سرمازدگی مقاوم هستند. در حالی که گیاهان مناطق استوایی و نیمه‌استوایی نسبت به حرارت سرمازدگی حساس و آسیب‌پذیرند.

تلاش‌های زیادی در ارتباط با ایجاد مقاومت به سرمازدگی در گیاهانی که نسبت به آن حساس هستند، صورت گرفته است ولی هیچ‌گاه امکان مشخص کردن یک درجه حرارت مشخص فراهم نشد و در بهترین حالت، می‌توان یک دامنه حرارتی برای آن در نظر گرفت.

تاکنون آزمایش‌های زیادی برای بررسی ایجاد مقاومت به سرما انجام شده است. برای مثال گیاهی که در گل‌خانه در حرارت ۲۵ درجه سانتی‌گراد پرورش یافته را اگر یکباره وارد شرایطی با حرارت ۴ درجه سانتی‌گراد نماییم، احتمال اینکه در اثر سرمازدگی از بین برود، زیاد است. ولی اگر ابتدا آن را به مدت دو روز وارد حرارت ۱۲ درجه سانتی‌گراد و سپس در حرارت ۸ درجه سانتی‌گراد و در نهایت در شرایط ۴ درجه سانتی‌گراد قرار دهیم، در اثر سرمازدگی صدمه کمتری خواهد دید.

با قرار دادن نشاء گوجه‌فرنگی در حرارت ۱۲/۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت می‌توان آن را به حرارت سرمازدگی مقاوم نمود. یا بعضی از رقم‌های خیار را از ۲۰ درجه حرارت مطلوب آن‌ها، در صورتی که ابتدا آن‌ها را در ۱۲ درجه قرار دهیم، می‌توانیم آن‌ها را حتی به دمای ۳ درجه نیز مقاوم کنیم. (معمولاً زمان قرار گرفتن در شرایط زیر دمای مطلوب بین یک تا سه روز است).

به دلیل این که غلظت شیره نباتی (سلول) پایین‌تر است، نقطه یخ‌زدگی در این ناحیه بیشتر از یخ‌زدگی آب در سایر نقاط است؛ وقتی که هسته‌های یخ در آوندها تشکیل شود از آوندها به داخل بافت‌ها و به فضای دیواره بین‌سلولی می‌رود. غشاء سلول به علت ساختمان خاصی که دارد، مانع از وارد شدن یخ به داخل سلول می‌شود ولی اگر سرعت یخ‌زدگی زیاد باشد، کریستال‌های بسیار ریزی تشکیل می‌شود که می‌توانند از دیواره سلولی عبور نموده و وارد سلول شوند و در آنجا کریستال‌های بزرگ‌تری را به وجود آورند. این حالت در طبیعت فقط در آفتاب‌زدگی زمستانه دیده شده است که یخ‌زدگی در درون سلول ایجاد می‌شود و در سایر موارد، یخ‌زدگی در بیرون سلول است.

سرعت پیش‌روی یخ ۳۴ سانتی‌متر در دقیقه مشخص شده است. در تمام حالاتی که یخ در فضای بین‌سلولی ایجاد می‌شود، هوای آن خارج می‌گردد؛ مگر در ذوب‌شدگی مجدد که هم هوا و هم آب بین سلول ترمیم می‌شود.

### ۳-۱۱-۳- حداقل نقطه ذوب

در بسیاری از گیاهان نقطه اتکتیک وجود دارد؛ منظور از نقطه اتکتیک عبارت از نقطه معینی است که مقدار آب سلول در آن نقطه کاملاً یخ می‌زند؛ البته در بعضی از محلول‌ها که مخلوطی از گلیسرین و گلوکز باشند، با وجود اینکه نقطه ذوب‌شدگی مشخصی دارند، نمی‌توان نقطه اتکتیک مشخصی را تعیین کرد.

مسئله‌ای که در مورد بسیاری از گیاهان وجود دارد این است که بیشتر گیاهان قبل از رسیدن به نقطه یخ‌زدگی، حرارت‌های پایین‌تر از آن را تحمل می‌کنند تا به نقطه یخ‌زدگی برسند؛ بنابراین با مقاوم نمودن گیاه به حرارت سرمازدگی، می‌توان فصل کاشت را زودتر انجام داد.

اگر بذر ذرت و پنبه را قبل از کاشت با ماده تترامتیل تیورام دی سولفید<sup>۱</sup> تیمار کنیم، مقاومت بذر به سرما به مقدار قابل‌توجهی افزایش خواهد یافت و احتمال بقای نونهال‌ها در هوای سرد و مرطوب افزایش پیدا می‌کند. (در ۷ تا ۱۰ درجه سانتی‌گراد) مواد دیگری که به حالت اسپری مورد استفاده قرار گرفته، کلروپتاسیم، نیترات آمونیوم است که نتایج مثبتی داشته است؛ به‌خصوص باعث مقاوم شدن گیاه خصوصاً برگ‌های خیار در مقابل سرمازدگی است.

کاهش یا افزایش بعضی از ریزمغذی‌ها، در مقاومت به سرمازدگی موثر است. مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که افزایش ذخایر پتاسیم موجب افزایش مقاومت گیاه به سرمازدگی می‌شود ولی در عوض وقتی که کلسیم زیاد شود، گیاه نسبت به شوک سرما بسیار حساس می‌شود.

### ۳-۱۱-۴- مکانیسم مقاومت به سرمازدگی

مطالعات انجام‌شده نشان می‌دهد که در میتوکندری گیاهان مقاوم به سرمازدگی، مقدار زیادتری از اسیدهای چرب غیراشباع نسبت به گیاهان حساس به سرمازدگی وجود دارد. یکی از عوامل عمده در اینجا افزایش مقدار اکسیژن موجود در سلول است که در میزان اشباع‌شدگی چربی‌ها در حرارت سرمازدگی موجب افزایش اکسیداسیون چربی‌های غیراشباع می‌شود.

تحقیقات نشان داده است که تشکیل پراکسید به چربی‌های غشاء سلول آسیب شدید وارد می‌کند. این چربی‌های غشائی در سلول به طور معمول به علت فعالیت متابولیکی شدید و قدرت احیاکنندگی شدیدی که دارند، مانع از تشکیل پراکسید و مانع از اکسیداسیون چربی‌ها می‌شوند. حرارت سرمازدگی فعالیت متابولیکی را کاهش می‌دهد که در نتیجه آن فعالیت احیاکنندگی سلول کاهش پیدا می‌کند.

گیاهان از نظر میزان آسیب‌دیدگی به حرارت سرمازدگی به سه گروه تقسیم می‌شوند.

#### ۱-۴-۱۱-۳- گیاهان مقاوم به سرمازدگی

این گروه از گیاهان همیشه دارای چربی‌های (لیپیدهای) غشائی با نقطه ذوب حرارتی پایین هستند؛ بنابراین دارای میزان غیراشباع‌شدگی خیلی بالا هستند. چنین گیاهانی در برابر سرمازدگی بدون هیچ‌گونه مقاوم‌شدگی، حرارت سرمازدگی را تحمل می‌کنند. (حرارت سرمازدگی: حرارت بالای یخ‌زدگی سلول است. حرارت سرمازدگی ممکن است زیر صفر درجه باشد. مثلاً ۶- درجه سانتی‌گراد. زیرا بستگی به یخ زدن سلول دارد که آن هم بستگی به غلظت شیر سلولی و دیگر مواد شیمیایی

داخل سلول‌ها دارد). وجود گوگرد در بعضی از گیاهان مثل سیر و خردل باعث مقاومت زیاد گیاهان در برابر سرمازدگی می‌شود و این گروه گیاهان بیشتر متعلق به مناطق معتدله و سردسیر هستند.

#### ۲-۴-۱۱-۳- گیاهان حساس به سرمازدگی

این گروه از گیاهان از سرمازدگی سریع یا مستقیم صدمه می‌بینند. این گیاهان دارای چربی‌های غشائی با نقطه ذوب حرارتی بالایی هستند که ناشی از میزان اشباع‌شدگی خیلی بالای آن‌هاست. حرارت سرمازدگی در این گیاهان به سرعت چربی‌های غشائی را سخت یا منجمد کرده و به لطمه مستقیم آن‌ها منجر می‌شود. تیمار مقاوم کردن به شرط آنکه سبب افزایش میزان غیراشباع‌شدگی چربی‌های غشائی بشود مقاومت آن‌ها را به سرمازدگی زیاد خواهد کرد.

#### ۳-۴-۱۱-۳- گیاهان حساس به سرمازدگی به طور غیرمستقیم

این دسته از گیاهان دارای چربی‌های غشائی با نقطه ذوب حرارتی پایین هستند و بنابراین میزان غیراشباع‌شدگی آن‌ها بالاست. لذا در برابر سرمازدگی کم بدون آسیب دیدن زنده می‌مانند ولی در طی سرمازدگی پراکسیداسیون چربی‌های غشائی رخ داده و منجر به سخت شدن غشاء سلول و در نتیجه آسیب‌دیدگی خواهد شد. با تیمار مقاوم کردن، میزان تحمل آن‌ها افزایش خواهد یافت به شرط آنکه عمل تیمار دادن باعث جلوگیری از پراکسیداسیون چربی‌های غشائی گردد.

#### ۳-۱۱-۵- چگونگی آسیب یخ‌زدگی

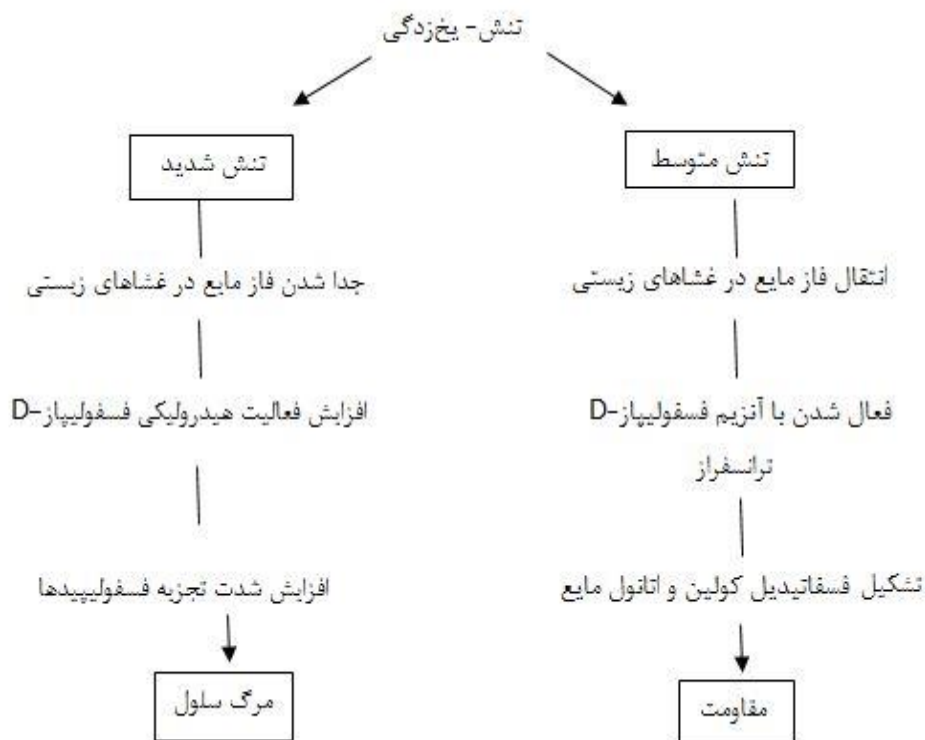
در گیاهان، یخ ابتدا در بخش‌هایی که سریع‌تر و راحت‌تر سرد می‌شود، از قبیل دسته‌های آوندی و فضای بین‌سلولی تشکیل می‌شود. تشکیل یخ از طریق دسته‌های آوندی و بافت‌های همگن به سرعت انتشار می‌یابد. اما وجود ناپیوستگی مثل فضاهای پر از هوا و بافت‌هایی که به شدت چوبی شده‌اند یا دیواره‌های سلول که کوتین‌دار هستند، جلوی انتشار یخ را می‌گیرند.

اگر پروتوپلاست دارای مقدار زیادی آب باشد و سخت نشده باشد یا قبلاً به شدت سرد شده باشد، یخ درون سلول تشکیل می‌شود. کریستال‌های یخ به طور ناگهانی در داخل سلول تشکیل شده و سیتوپلاسم تخریب می‌شود. تشکیل یخ ابتدا در فضای بین‌سلولی انجام می‌شود و سپس بین دیوار سلولی و پروتوپلاست شکل می‌گیرد که به آن تشکیل یخ خارج سلول می‌گویند.

در حالی که در خارج از سلول یخ در حال کریستاله شدن است، به دلیل کمتر بودن فشار بخار بر یخ در مقایسه با محلول فرا سرد شده، نوعی اثر خشکی ظاهر می‌شود. در نتیجه آن آب از پروتوپلاسم خارج می‌شود و ممکن است حجم آب آن به دو سوم مقدار اولیه کاهش می‌یابد و غلظت مواد محلول در آن هم‌زمان افزایش پیدا کند.

حرکت آب به بیرون و فرایند یخ زدگی تا زمانی که بین لایه یخ و شیره سلولی تعادل ترمودینامیک برقرار شود ادامه می یابد. وضعیت تعادل به دما بستگی دارد. در دمای ۵- درجه سانتی گراد تقریباً مگاپارسال ۶- و در دمای ۱۰- درجه سانتی گراد تقریباً ۱۲Mpa- است؛ بنابراین دماهای زیر صفر یک اثر خشک کنندگی بر پروتوپلاسم دارد.

در طی تنش سرما و آب کشیدگی پروتوپلاسم غلظت یون ها در نمک ها و اسیدهای آلی در بقیه پروتوپلاسم که یخ نزده است به طور غیرطبیعی بالا می رود که این افزایش غلظت سمی است و آنزیم ها را غیرفعال می سازد. تحت این شرایط غشاهای به علت اثر اسمزی و کاهش حجم تحت فشار زیادی قرار می گیرند. لیپیدهای غشاهای تجزیه می شوند، پروتئین ها از هم می پاشند و فعالیت ATP کاهش می یابد. (شکل ۳-۳)



شکل ۳-۳- فرایندهای جاری در برگ های کلزا که دچار تنش یخ زدگی شده اند (Larcher 1995)

### ۱۲-۳- بقا در شرایط تنش یخبندان

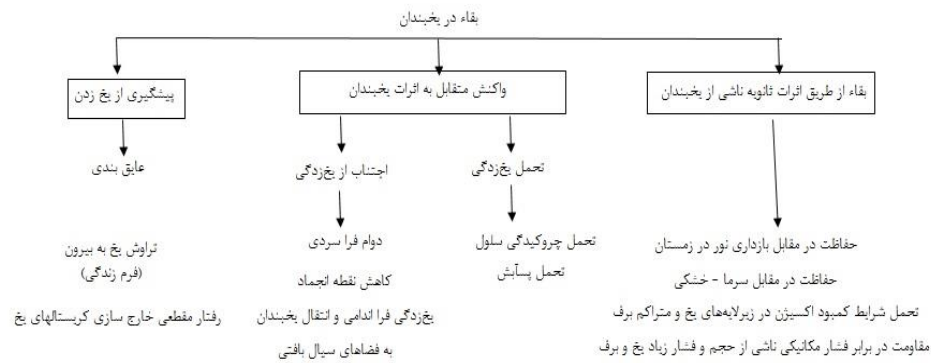
در اقلیم‌های سرد بقای گیاه به درجه تحمل آن در برابر یخ‌زدگی بستگی دارد. پیشگیری از یخ‌زدگی مخصوصاً بر مبنای عایق‌بودن نسبت به گرما است تا از این طریق تلفات گرما کاهش یابد. این امر از طریق وجود رشد متراکم در اطراف جوانه‌های زایشی، قرار گرفتن اندام‌های حساس در زیر پوشش برگ‌های ریخته‌شده بر روی زمین یا در زیر زمین و از طریق ریزش اندام‌های حساس قبل از وقوع یخبندان شدید (ریزش به موقع برگ‌ها در درختان خزان‌کننده) حاصل می‌شود.

کاهش نقطه انجماد و فراسرما<sup>۱</sup> می‌تواند یخ زدن آب در بافت‌های گیاه را به تأخیر بیندازد. چون نقطه یخ‌زدگی در اثر وجود مواد محلول کاهش می‌یابد. دمایی که در آن شیره سلولی یخ می‌زند، (بین ۱- تا ۵- درجه سانتی‌گراد) به غلظت یخ‌زدگی محلول در سلول بستگی دارد. علاوه بر این مایع سلولی ممکن است فراسرما شود. بدین معنا که می‌تواند تا دمایی کمتر از نقطه انجماد سرد شود بدون آنکه بلافاصله یخ بزند.

در پارانشیم که سلول‌ها بزرگ و آبدار هستند و در آوند چوب، وضعیت فراسردی فوق‌العاده کوتاه است و به ندرت بیش از چند ساعت دوام می‌آورد.

در بافت‌هایی که دارای دیواره‌های سلولی متراکم و ضخیم هستند، یک مانع در برابر هسته‌زایی یخ ایجاد می‌شود و یک فراسردی پایدارتر به وجود می‌آید. این فراسردی تا کاهش دما تا مقدار آستانه (حد) مخصوص هر بافت و گیاه دوام می‌آورد. وقوع فراسردی پایدار تا دمایی برابر ۱۰- تا ۱۲- درجه سانتی‌گراد در برخی برگ‌ها و تا دمای ۳۰ تا ۵۰ درجه سانتی‌گراد در جوانه‌ها و تنه درختان و گیاهان بوته‌ای مناطق معتدل امکان‌پذیر است.

وقتی دما به حد آستانه فراسردی برسد، ناگهان وضعیت متابولیکی سلول در هم می‌ریزد و کریستال‌های یخ در داخل سلول تشکیل می‌شود. برخی از بذرها، جوانه‌ها و بافت پوست دارای مکانیسمی هستند که باعث می‌شود آب از بافت به فضای بین‌سلولی حرکت کند و در آنجا یخ بزند. در نتیجه شیره سلولی غلیظ شده و یخ‌زدگی درون‌سلولی به تأخیر می‌افتد.



شکل ۳-۴- چگونگی بقا در شرایط یخبندان (Larcher 1995)

در گیاهانی که در برابر یخبندان شدید پایداری می کنند، لازم است پروتوپلاسم به یخ زدگی بردبار باشد. این عمل به وسیله افزایش مقدار فسفولیپیدهای مقاوم به سرما در غشاها و همچنین به وسیله تجمع کربوهیدرات های محلول قند، الیگوساکاریدها، پلی اول<sup>۱</sup>، ترکیبات حاوی ازت که دارای مولکول های کوچک هستند (اسیدهای آمینه، پلی آمین ها) و پروتئین های محلول در آب حاصل می شود.

مکانیسم محافظتی تجمع این مواد محلول تا حدودی به این علت است که در نتیجه افزایش غلظت مواد محلول در پروتوپلاسم، تعادل ترمودینامیک بیشتری بین یخ خارج از سلول و محتوی آب درون سلولی برقرار می شود و بدین ترتیب خطر تنش آب کشیدگی کاهش می یابد. به علاوه تجمع این مواد باعث کاهش غلظت یون های سمی می شود.

یک گیاه قادر نیست در تمام مراحل نمو خود، تحمل نسبت به یخ زدگی را کسب کند. در خلال رشد ناشی از طویل شدن سلول ها، اکثر گیاهان نمی توانند سخت شوند و بنابراین فوق العاده به سرما حساس هستند. در مناطقی که دارای اقلیم فصلی هستند، گیاهان توانایی بقا در شرایط تشکیل یخ خارج از سلول را به دست می آورند و نخستین پیش شرط برای وارد شدن به مرحله سخت شدن را آغاز می کنند. این فرایند مرحله ای است و هر مرحله گیاه را برای عبور به مرحله دیگر آماده می کند. درخت ها وقتی که به مدت چند روز تا چند هفته در معرض دماهای کمی بالاتر از صفر قرار گیرند، شروع به مقاوم شدن به سرما می کنند؛ در این مرحله پیش از سخت شدن، (مقاوم) قندها و سایر مواد محافظتی دیگر تجمع پیدا می کنند. آماس سلول ها کاش می یابد و واکوئل بزرگ به تعداد زیادی واکوئل کوچک تبدیل می شود. در این مرحله پروتوپلاسم برای مرحله بعدی آماده می شود. در این

1. Polyols

گیاهان این مرحله تحت تأثیر یخبندان‌های متوسط ۳- تا ۵- درجه سانتی‌گراد صورت می‌گیرد. در این مرحله غشاهای و آنزیم‌ها طوری تغییر پیدا می‌کنند که سلول‌ها می‌توانند اتلاف آب در اثر تشکیل یخ بین‌سلولی را تحمل کنند.

یخبندان‌ها در تحریک سخت (مقاوم) شدن گیاهان قبل از زمستان بسیار تأثیرگذارند. در این زمان مقاومت فقط طی چند روز به حداکثر میزان خود می‌رسد. بالعکس دماهای بالاتر از صفر، به ویژه در اواخر زمستان، باعث افت سریع مقاومت می‌شوند. حتی قرار گرفتن گیاه در وسط زمستان بین ۱۰ تا ۲۰ درجه سانتی‌گراد می‌تواند موجب از دست رفتن بخش اعظم مقاومت گیاه شود، البته در صورتی که طی چند روز به طور پیوسته اتفاق بیفتد.

### ۳-۱۲-۱- مقاومت اندام‌های مختلف گیاه به یخبندان

اندام‌ها و بافت‌های مختلف گیاه ممکن است از نظر مقاومت به دما، تفاوت‌های قابل‌ملاحظه‌ای با یکدیگر داشته باشد. اندام‌های زایشی غالباً حساسیت زیادی به سرما دارند. اندام‌های زیرزمینی نیز بسیار حساس هستند؛ بنابراین سازش به سرما توسط پیازها، غده‌ها و ریزوم‌ها در بقای گیاهانی که دارای این اندام‌ها هستند، اهمیت حیاتی دارد.

در درختان توانایی کل گیاه از نظر بقا در زمستان‌های شدید، به مقاومت سیستم ریشه بستگی دارد. اگر این بخش‌ها در اثر عدم مقاومت مناسب به سرما از بین بروند، گیاه از بین خواهد رفت. مقاومت جوانه‌های زایشی متناسب با قرار گرفتن آن‌ها در معرض یخبندان افزایش می‌یابد. جوانه‌ها در کلیه موارد از برگ‌ها مقاوم‌تر هستند. برای بقای زمستانه مقاومت جوانه‌ها دارای اهمیت فراوانی است.

### ۳-۱۲-۲- تفکیک اکوتیپ گیاهان وابسته به خاستگاه در حساسیت به سرما و تحمل به سرما

الف) نهال‌های اکالیپتوس ریگنان *Eucalyptus regnans* در شرایط زمستانی از ارتفاع‌های مختلف جمع‌آوری شده در جنوب استرالیا و کوه‌های تاسمانی. در آزمایش تماماً تحت دمای ۵/۵- درجه سانتی‌گراد (جدول ۳-۲).

جدول ۳-۲- میزان آسیب *Eucalyptus regnans* در ارتفاعات مختلف

| میزان آسیب (% سطح برگ مرده) | مبدأ خاستگاه ارتفاع از سطح دریا (متر) |
|-----------------------------|---------------------------------------|
| ۶۰                          | ۲۴۰                                   |
| ۵۰                          | ۳۰۰-۵۰۰                               |
| ۳۵                          | ۶۰۰-۸۰۰                               |
| ۳۰                          | ۱۱۰۰                                  |

ب) حداکثر مقاومت جوانه به یخبندان برای سوزنی‌برگان که در زمستان‌های معتدل اورگون و مناطق سرد آمریکای شمالی می‌رویند. (جدول ۳-۳).

| جدول ۳-۳- حداکثر مقاومت جوانه به یخبندان برای سوزنی برگ آنکه در زمستان‌های معتدل Oregon |          |        |                       |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|----------|--------|-----------------------|
| شاخه‌های جوان                                                                           | جوانه‌ها | سوزنها | گیاه و میدا           |
| <i>Tsuga heterophylla</i>                                                               |          |        |                       |
| -۲۰                                                                                     | -۲۰      | -۲۰    | Oregon                |
| -۳۵                                                                                     | -۳۵      | -۴۰    | Alaska                |
| -۳۵                                                                                     | -۴۰      | -۴۰    | Rocky Mts. (Idaho)    |
| <i>Douglas fir (Pseudotsuga Menziesii)</i>                                              |          |        |                       |
| -۲۰                                                                                     | -۲۰      | -۲۰    | Oregon                |
| -۴۰                                                                                     | -۳۰      | -۴۰    | Rocky Mts. (Idaho)    |
| -۸۰                                                                                     | -۵۰      | -۷۰    | Rocky Mts. (Colorado) |

### ۳-۱۲-۳- روش‌های مختلف مقاومت گیاه به یخبندان

یک سلول تا زمانی که کاملاً آبدار است بیشتر به سرما حساس است تا وقتی که آب خود را از دست داده باشد. معمولاً مقاومت به سرما و درجه حرارت پایین در همه حالات، به شکل تحمل وجود دارد و به ندرت حالت اجتناب دیده می‌شود. لذا مقاومت گیاهان به سرما و حد و حدود آن، قابل ملاحظه است. بررسی‌های انجام شده بر روی مقاومت به سرما برای بعضی از بذور گیاهان در جدول زیر آورده شده است. (جدول ۴-۳)

| جدول ۴-۳- مقاومت به سرما بذور بعضی از گیاهان |                         |          |
|----------------------------------------------|-------------------------|----------|
| بذر گیاه یا قسمتی از گیاه                    | حرارت بر حسب سانتی‌گراد | زمان     |
| بذور بعضی از گیاهان                          | -۱۰۰°C                  | ۴ روز    |
|                                              | -۱۹۰°C                  | ۱۱۰ ساعت |
|                                              | -۲۵۰°C                  | ۶ ساعت   |
| باکتری مخمر                                  | -۱۹۰°C                  | ۶ روز    |
| بذور باکتری                                  | -۲۶۹ تا -۲۷۲            | ۴۴ ساعت  |
| اسپور و دانه گرده                            | -۲۷۳°C                  | ۲ ساعت   |
| قارچ و جلبک                                  | -۱۹۰°C                  | ۱۳ روز   |

اگر بافت گیاهان عالی خشک بوده و یا مقدار جزئی آب داشته باشد (آب سلولی یا آب حیاتی)، در برابر یخبندان مقاومت نشان می‌دهد. در این گونه سلول‌ها معمولاً کریستال‌های یخ تشکیل

نمی‌شود و با اینکه کریستال‌ها خیلی ریز بوده به نحوی که قادر به صدمه زدن به گیاه نیستند. پایین ترین نقطه، سرمای مطلق است و بعضی از اندام‌های گیاهی حتی سرمای مطلق را نیز تحمل می‌کنند که در این حالت باید آب خود را کاملاً از دست داده باشند؛ زیرا به همان اندازه که گیاه آب خود را از دست می‌دهد، نسبت به سرما مقاوم‌تر خواهد شد.

بعضی از سلول‌های گیاهی و جانوری در شرایط معمولی رطوبت، قادر به تحمل سرمای شدید نیستند. ولی برعکس بذور خشک‌شده که در جدول قبل مشاهده شد، سرمای خیلی شدید را تحمل نموده و مقاومت می‌نمایند. ولی به محض اینکه میزان رطوبتشان بالا رفت خیلی سریع در مقابل یخبندان‌های جزئی صدمه می‌بینند. مثلاً وقتی که میزان آب دانه گرده به حد کافی بالا باشد، حدوداً ۳۶٪، اگر قبلاً می‌توانست دمای ۲۳ درجه سانتی‌گراد را تحمل کند، با افزایش آب تا حدود ۳۶٪ در دمای ۲۵- درجه سانتی‌گراد صدمه می‌بیند؛ یعنی در داخل آن کریستال‌های یخ تشکیل می‌شود که در نتیجه حالت یخ‌زدگی قادر به ادامه حیات نخواهد بود.

کریستال‌های یخ توسط اشعه X به خوبی قابل رویت خواهد بود. روشن است که پروتوپلاسم آبدار در بسیاری از گیاهان به جز آن‌هایی که در فصل سرد زمستان فعال هستند، معمولاً در سرمای زمستان آسیب دیده و از بین می‌روند؛ بنابراین در چنین شرایط سوال این است که حد و مرز پروتوپلاسم آبدار در رابطه با مقاومت به سرما کجاست؟

آزمایشات انجام شده نشان می‌دهد که سلول‌های گیاهانی که در حرارت معمولی در اثر یخبندان از بین می‌روند، می‌توانند سرمای ازت مایع را تحمل کرده و زنده بمانند. (حرارت ازت مایع ۲۲۰- درجه سانتی‌گراد) این در حالتی است که شدت یا میزان سرد و گرم شدن سلول یا بافت گیاهی، مافوق سرعت معمولی باشد. بنابراین، سرعت سرد شدن یا زمان سردشدگی نقش بسیار مهمی را ایفا می‌کند.

اگر سرعت سرد شدن یا گرم شدن چیزی در حدود ۱۰۰۰۰۰ یا ۱۰۰۰۰ درجه در ثانیه باشد، می‌توان سلول‌ها را زنده نگاه داشت. آزمایش‌های مربوط در این زمینه بدین صورت انجام شد که یک لایه نازک بافت (به ضخامت یک سلول) به طور مستقیم در درجه حرارت آمایشگاه ۲۵ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد به داخل ازت مایع (حرارت ۲۲۰- درجه سانتی‌گراد) منتقل و سپس انتقال مستقیم آن دوباره به همان محلول ۲۵ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد انجام گرفت. زمان انتقال  $\frac{1}{60}$  ثانیه بوده و با این سرعت میزان سرد شدگی برابر ۱۵۰۰۰۰ درجه سانتی‌گراد درجه در ثانیه است:

$$\text{حرارت آمایشگاه } = ۳۰ + ۲۲۰\text{C} - \text{ازت مایع}$$

$$\text{اختلاف درجه حرارت } = ۲۵۰ = (-۲۲۰) - ۳۰$$

$$۲۵۰ / (1/60) = ۲۵۰ \times ۶۰ = ۱۵۰۰۰۰ \text{ C/Sec}$$

همان‌طور که ملاحظه شد، برای این فرایند سرعت زیادی لازم است و چون ضخامت بافت نازک است، این سرعت به شدت تأثیرگذار است. این بافت علیرغم اینکه در سرمای شدید قرار می‌گیرد، از بین نمی‌رود. این پدیده را شیشه‌ای شدن<sup>۱</sup> می‌نامند که در آن سرعت سردشدگی آب در حالت مافوق سردشدگی است و آب به صورت غیر کریستال و در حالت شیشه‌ای نگه داشته می‌شود.

آب گاهی در درجه حرارت‌های خیلی پایین شیشه‌ای می‌شود که چنین نتیجه‌ای را در انکسار مضاعف کریستال‌ها در سلول می‌توان دید. نقطه شیشه‌ای شدن برای آب در درجه حرارت ۱۱۱- درجه سانتی‌گراد ثابت شده است. با توجه به این نکته در آزمایش Luyet عملاً پدیده شیشه‌ای شدن ایجاد نشده است؛ زیرا آزمایش در حرارت ۲۲۰- درجه سانتی‌گراد انجام شده و با میکروسکوپ معمولی قابل رویت نیست.

با چنین روشی بافت‌ها را حتی در ضخامت یک سلول می‌توانیم زنده نگه داریم. مثل لایه اپیدرم پیاز که اگر در ازت مایع وارد کنیم و سپس به یک محلول ۲۰ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد وارد نماییم، این لایه اپیدرم زنده خواهد ماند. حال آنکه این سلول‌ها در حرارت خیلی کم حدود ۵- درجه سانتی‌گراد، اگر سرعت سردشدگی خیلی کم باشد، از بین خواهند رفت.

ضخامت بافت‌ها وقتی که رطوبت نسبی آن‌ها حدود ۷۰ تا ۸۰٪ باشد نباید از ۰/۱ میلی‌متر تجاوز نماید تا این روش بتواند عمل کند. طبیعی است وقتی که ضخامت بافت‌ها بیشتر باشد، سرعت گرم و سردشدگی کمتر است و حالت شیشه‌ای شدن ایجاد نمی‌شود، مگر اینکه آب سلول‌ها کمتر باشد.

زمان یک عامل مهم است، به طوری که در دمای ۱۸۰- درجه سانتی‌گراد به مدت ۸ دقیقه کریستال‌های یخ از ۲۰۰ به ۱۰۰۰۰ آنگستروم می‌رسند که این حالت به وسیله میکروسکوپ معمولی قابل مشاهده است. دانه‌های گندم با مقدار رطوبت ۳۳٪ وقتی که در ازت مایع قرار داده می‌شوند، در طول چند ثانیه تا یک دقیقه یخ می‌زنند و سپس در ۱۲۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری می‌شوند. وجود کریستال‌های یخ در آن‌ها به کمک اشعه X قابل رویت خواهد بود.

در مورد سلول‌های جانوری مشاهده شده است که سرد و گرم شدن خیلی سریع، تأثیر منفی دارد. در عوض سرد کردن آرام‌تر آن‌ها در ۵ دقیقه نتیجه مثبت و بهتری داشته است. این سرد و گرم شدن در یک دامنه معین که می‌توان آن را منطقه خطر نامید، خیلی مهم است. این دامنه حرارت در مورد موجودات مختلف، متفاوت است ولی محدوده‌ی ۳۰- تا ۴۰- معمولاً برای گیاهان، دامنه خطر است. در این محدوده معمولاً کریستال‌های یخ در داخل سلول‌ها تشکیل شده و به گیاهان آسیب می‌رساند.

---

1. Vitrification

البته در تمامی حالات هم این موضوع صدق نمی‌کند؛ به طوری که بعضی از قارچ‌ها (کپک‌ها) که به مدت ۵ سال به صورت یخ‌زده در حرارت ۲۱- تا ۱۷- قرار گرفته بودند، اغلب زنده ماندند. از طرف دیگر خشک کردن در حالت یخ‌زدگی<sup>۱</sup> که معمولاً در خلاء یخ‌زدگی به آهستگی صورت می‌گیرد تا روش‌های دیگر، موجب بقای گرده به خصوص در دمای ۲۵- درجه سانتی‌گراد می‌شود.

### ۱-۳-۱۲- استفاده از مواد حفاظتی

روش دیگر این است که سلول‌ها را ابتدا به وسیله مواد حفاظتی مانند گلیسرول (Glycerol  $C_3H_8O_5$ ) یا دی‌متیل‌سولفواکسید (DMSO) تیمار و سپس آن‌ها را به آهستگی سرد کرد. مثلاً ۱/۴ تا ۱ درجه سانتی‌گراد در ثانیه که در این حالت در مایع ازت زنده خواهند ماند. مواد حفاظتی یا شیمیایی را که به عنوان تیمار استفاده می‌شود، اصطلاحاً کرایوپروتکتنت<sup>۲</sup> می‌نامند. این روش برای اغلب سلول‌های جانوری و همچنین کشت بافت به کار می‌رود، ولی در مورد گیاهان معمولی نتایج مثبتی ندارد.

به طور کلی وقتی که رطوبت گیاهان را به ۴۰ تا ۵۰ درصد برسانیم مقاومتشان در برابر سرما افزایش خواهند یافت. در استفاده از حفاظت‌کننده برای بررسی مقاومت به سرمای گیاهان، آزمایشی در مورد کتان انجام شد که نتایج آن مثبت بود. در این آزمایش درجه حرارت تا ۵۰- درجه سانتی‌گراد کاهش داده شد؛ سلول به مدت یک ماه در این شرایط زنده ماند. غلظت دی‌متیل‌سولفواکسید مورد استفاده ۱۰ درصد بود.

در مورد استفاده از گلیسرول و دی‌متیل‌سولفواکسید (DMSO) برای تعدادی از قارچ‌ها، نتایج مثبتی ثبت نشده است. گلیسرول یک ماده ضدیخ است. گلیسرول برای بذر گندم نتیجه کمی داده است.

### ۳-۱۲-۳- روش مقاوم سازی<sup>۳</sup>

این روش در مورد بسیاری از گیاهان، به خصوص درختان، موفقیت‌آمیز بوده است. در این روش اگر شاخه‌های درختان را به تدریج سرد نماییم و سرما را تدریجاً به ۱۵- تا ۳۰- برسانیم، و اجازه دهیم تا بدون اینکه به سلول‌ها آسیب رسانده شود مدتی به حالت تعادل با محیط باقی بمانند، آن‌ها قادر به تحمل هر دمایی خواهند شد؛ به حدی که پس از آن می‌توان یکباره آن‌ها را وارد ازت مایع کرد بدون آنکه به آن‌ها لطمه‌ای وارد شود. حتی در هیدروژن مایع ۲۵۰- درجه سانتی‌گراد هم سلول‌ها

- 
1. Freez drying
  2. Cryoprotectant
  3. Hardening

و شاخه مقاومت زیادی از خود نشان داده است. این مقاوم شدن را اصطلاحاً مقاومسازی می‌گویند؛ یعنی کم کردن تدریجی حرارت که اگر تا ۳۰ - درجه سانتی‌گراد برسد، بعداً درجات کمتر را به خوبی تحمل خواهد کرد.

بعضی گیاهان نسبت به سرما بسیار مقاوم هستند، مثل برگ‌های *Pinus strobus* که اگر وسط زمستان برگ‌های آن را یک‌مرتبه داخل ازت مایع قرار دهیم، این برگ‌ها می‌توانند سرما را تحمل کنند. عمل مقاومسازی که در این مورد انجام می‌گیرد، قبل از ازت مایع عمل سردشدگی تا ۳۰- درجه سانتی‌گراد در ساعت باید انجام شود.

همچنین آزمایش‌های انجام شده بر روی توت نشان داده است که اگر شاخه‌های زمستانه را در حرارت آزمایشگاه در داخل ازت مایع قرار دهیم، سپس در آزمایشگاه بررسی کنیم، خواهیم دید که سلول‌های شاخه درخت توت می‌توانند این حالت را به خوبی تحمل کنند. (حرارت آزمایشگاه ۳۵ درجه سانتی‌گراد)

### ۳-۱۲-۳-۳- روش ترکیبی

در این روش با استفاده از مواد حفاظتی، روش مقاومسازی به صورت توأمان انجام می‌شود که نتایج خوبی، حتی در مورد سلول‌هایی که در ۱۰- درجه سانتی‌گراد آسیب‌پذیر بوده‌اند، به دست آمده است. این گونه گیاهان حتی در سرمای ۱۹۰- درجه سانتی‌گراد نیز مقاوم شده‌اند.

حساسیت گیاهان به سرما متفاوت است. ولی نکته مهم این است که گیاهانی که می‌توانند دمای فراتر از دامنه خطر (۰ تا ۴۰- درجه سانتی‌گراد) را تحمل نمایند، این گیاهان هم از طریق سردشدگی و هم از طریق سرد شدن بطئی با استفاده از مواد حفاظتی و حتی سرد شدن بطئی بدون حضور مواد حفاظتی، نسبت به سرما مقاومت نشان خواهند داد و پروتوپلاسم آن‌ها بدون آسیب‌دیدگی می‌تواند سرمای خیلی شدیدی را تحمل کند.

در شرایط طبیعی بردباری درختان به یخبندان در مناطقی که دارای آب و هوای فصلی هستند، با توجه به شکل یخ‌زدگی که گیاهان فوق در بافت خودشان اکتساب می‌کنند، نسبت به سرما مقاوم می‌شوند؛ این قابلیت زنده‌مانی و مقاومت به سرما به دنبال یک چرخه سالیانه در گیاهان دائمی که در خارج از منطقه تروپیک می‌رویند، ایجاد می‌شود.

این دوره حداقل در یک فصل رویشی است که پس از پایان فصل رویش به تدریج به سرما مقاوم می‌شوند و تا حادثه‌ترین نقطه زمستانی، این مقاومت زیادتر می‌شود و پس از دوره رویش به ویژه در تابستان این مقاومت را از دست می‌دهند. گیاه پس از آنکه از خواب زمستانی خارج می‌شود مقاومت به سرما و توانایی آن در تداوم این مقاومت را سریعاً از دست می‌دهد. در بهار بین فعالیت گیاه برای

رویش جدید و حداقل مقاومت به سرما با هم رابطه‌ای معکوس دارند؛ یعنی به میزان سرعت افزایش رویش، مقاومت در برابر سرما کاهش پیدا می‌کند.

تغییرات مقاومت به سرما در جوانه‌های گونه *Fraxinus ornus* با تکیه بر خواب زمستانی و فعالیت فنولوژیکی آن در بهار با مرحله a: آمادگی به مقاوم شدن در پاییز، مرحله b: زمستان کاملاً بردبار، مرحله c: آغاز بهار و شروع فعالیت برآمدگی جوانه‌ها، مرحله d: بهار جوانه‌ها در حال بازشدن.

### ۳-۱۲-۴- تنش‌های یخ‌زدگی یا Freezing (فرایند یخ‌زدگی)

در حرارت سرمازدگی بدون آنکه تغییر شکلی در آب سلول ایجاد شود، باعث لطمه دیدن آن می‌شود. ولی در تنش یخ‌زدگی تغییر شکل در آب سلول به خاطر یخ بستن به وجود می‌آید و باعث آسیب دیدن گیاه می‌شود؛ بنابراین تنش یخ‌زدگی در حرارت‌های پایین‌تر از نقطه یخ زدن آب است و باید انتظار داشته باشیم که در هر نقطه حرارتی، پتانسیل یخ‌زدگی مشخص باشد. از آنجا که شیره سلولی گیاهان مختلف با هم متفاوت است، لذا پتانسیل یخ‌زدگی شیره سلول در گیاهان مختلف با هم فرق می‌کند.

ولی آنچه مسلم است این است که برای هر گیاه به همان اندازه که میزان حرارت یخ‌زدگی پایین تر برود، مقدار تبدیل آب سلولی به یخ در آن گیاه در طول زمان، به همان نسبتی که در حال تعادل با درجه محیطی آن است، افزایش پیدا می‌کند.

نقطه یخ‌زدگی را در عمل با قرار دادن گیاه در فشار معمولی اتمسفر و درجه حرارت‌های مختلف می‌توانیم اندازه‌گیری کنیم. برای بررسی نقطه یخ‌زدگی تیمارهای مختلف ۲-، ۵-، ۷- و ۹- درجه سانتی‌گراد را بر روی گونه‌ها بررسی و لطمه‌های تیمار را مشاهده می‌نمایند. با مطالعه بافت‌های گیاهی را که در حرارت ۹ درجه سانتی‌گراد از بین می‌رود و گیاهی که دمای ۳۰- درجه سانتی‌گراد را تحمل می‌کند، می‌توان به لطمه‌های یخ‌زدگی برون‌سلولی و درون‌سلولی آن‌ها پی برد. علامت ظاهری در یخ‌زدگی، عبارت از پاره شدن بافت‌ها، سلول‌ها و سیاه شدن شدید آن‌هاست؛ ولی گیاهی که از درون یخ می‌زند، به شدت آسیب می‌بیند و وقتی که یخ‌زدگی شروع شود، به خاطر شدت یخ‌زدگی، مواد متابولیکی سلول‌ها به بیرون از سلول منتشر می‌شوند. در نتیجه از روش هدایت الکتریکی می‌توان به میزان آسیب‌دیدگی پی برد.

عکس‌العمل بافت‌های گیاهی در مقابل یخ‌زدگی بیشتر حالت انقباض دارد. اگرچه در گذشته معتقد بودند که بافت‌ها حالت انبساط دارد و این انبساط باعث پارگی بافت‌ها می‌شود. بررسی‌های انجام شده بر روی بعضی از اندام‌های گیاهان نشان می‌دهد که در نتیجه یخبندان درصد زیادی از حجم اندام‌ها کاهش پیدا می‌کند. (جدول ۳-۵)

جدول ۳-۵- درصد تغییرات حجم اندام‌های گیاهان در اثر یخبندان

| اندام گیاه             | درصد تغییرات حجم |
|------------------------|------------------|
| برگ‌ها                 | -۲۵              |
| دمبرگ‌ها و رگبرگ‌ها    | ۳/۵ تا -۱        |
| پوست شاخه‌ها           | -۱۳/۵            |
| چوب شاخه‌ها            | -۲/۵             |
| سلول‌های مخمر          | -۱۰              |
| جلبک <i>Cladophora</i> | ۲۰ کاهش قطر دارد |

مطالعات انجام شده بر روی تغییر حالت بافت‌های گیاهی در نتیجه انقباض، نشان می‌دهد که به علت یخ‌زدگی آب‌های بین‌سلولی (که از هوای بین‌سلولی یا رطوبت نسبی سلول تغذیه می‌کند) و انبساط آن، به دیواره سلول فشار وارد می‌آید و دیواره سلول به داخل انحنای پیدا می‌کند. حتی در بعضی مواقع غشا دو طرف دیواره سلولی به هم می‌چسبد و باعث می‌شود که بافت به حالت انقباض درآید و حجمش کاسته شود.

در مواقعی بعضی از سلول‌ها مثل سلول‌های اسپیروژیرا<sup>۱</sup> ممکن است دیواره به حالت اول برگردد، ولی پروتوپلاسم به حالت چروکیده باقی بماند. چون سیتوپلاسم مرده است. ولی چنانچه آسیب دیدگی شدید نباشد، سیتوپلاسم می‌تواند پس از رفع حالت انقباض، دوباره آب را جذب نموده و به حالت اول بازگردد. از آنجا که یخ‌زدگی معمولاً در خارج دیواره سلولی و بین فضاهای سلولی رخ می‌دهد، در نتیجه انبساط ناشی از یخ‌زدگی به دیواره سلول فشار وارد می‌آورد، به طوری که در بعضی مواقع دیواره سلول‌ها به هم می‌چسبند که باعث انقباض در سلول‌ها و در نتیجه در بافت‌ها می‌شود و باعث می‌شود که سطح بافت‌ها کم شود.

بعضی مواقع دیواره سلول پس از یخ‌زدگی به حالت اول برمی‌گردد، ولی سیتوپلاسم به حالت پلاسمولیز دیده می‌شود که آن را پلاسمولیز یخ‌زدگی می‌گویند. این اطلاق ممکن است چندان صحیح نباشد، زیرا این حالت در موقع ذوب به وجود آمده است نه در هنگام یخبندان. آنچه مسلم است این است که بافت‌های یخ‌زده حالت شل و پژمرده به خود می‌گیرند؛ به نظر می‌رسد که دیواره سلول پاره شده است، در صورتی که چنین پارگی‌ای وجود ندارد بلکه به خاطر شدت انقباض سلول‌هاست.

در اثر سرما دیواره سلول نه تنها مانع از ورود یخ به داخل آن می‌شود بلکه احتمالاً در بعضی از گونه‌ها سخت‌شدگی دیواره سلول با ایجاد شکاف و پایین آمدن حرارت، می‌تواند مقداری از آب دیواره سلولی را گرفته و کشیده شود. مطالعات انجام شده در طبیعت نشان می‌دهد که بیشتر یخ‌زدگی‌ها

---

1. Spirogyra

برون سلولی است، ولی یخ‌زدگی‌های مصنوعی که در آزمایشگاه صورت می‌گیرند، به خصوص زمانی که عمل یخ‌زدگی خیلی سریع باشد، عمل یخ‌زدگی در درون سلول صورت می‌گیرد. در حرارت‌هایی که آهسته و به تدریج باشد، تشکیل یخ در دیواره سلول و همین‌طور در دیواره واکوئل دیده می‌شود. ولی آزمایش‌های انجام شده Luyet نشان داد که تشکیل یخ از سلولی به سلول دیگر بدین صورت بود که کریستال‌های یخ از یک سلول شروع شده و به سیتوپلاسم بعدی انتقال یافته که این عمل به میزان سردشدگی و غلظت شیره سلولی و غیره وابسته است. (داخل واکوئل پس از سیتوپلازم یخ می‌زند). در تمام آزمایش‌های انجام‌شده میزان سرعت یخ‌زدگی بیشتر از آنچه بود که در طبیعت می‌توانست اتفاق بیفتد.

### ۳-۱۲-۵- آفتاب‌زدگی زمستانه

آفتاب‌زدگی زمستانه از گذشته تاکنون مدنظر بوده و مطالعاتی هم بر روی آن انجام گرفته است. در زمستان در وسط روز و زمانی که خورشید در یک روز سرد زمستانی به قسمت جنوبی تنه یک درخت می‌تابد، می‌تواند درجه حرارت آن قسمت را به نسبت ۲۰ تا ۳۰ درجه در مقایسه با قسمتی از تنه که در سایه قرار دارد، بالا ببرد؛ اما در همین حال زمانی که خورشید یکباره پشت ابر برود یا مانعی در سر راه تابیدن خورشید ایجاد شود، یک یخ‌زدگی سریع به وجود می‌آید. از آنجا که حرارت در آن نقطه بالا بوده و بعد یکباره پایین آمده است، باعث ترک‌خوردگی در آن ناحیه می‌شود که این حالت را آفتاب‌سوختگی (آفتاب‌زدگی) می‌نامند.

در مورد یخ‌زدگی درون‌سلولی تحقیقات زیادی انجام گرفته است. در مورد شاخ و برگ سوزنی برگان که می‌توانند تا ۸۰- درجه سانتی‌گراد را در طول یخ‌زدگی آهسته تحمل کنند، ولی در حرارت ۱۰- درجه سانتی‌گراد وقتی که شاخ و برگ ذوب‌شده دوباره یخ بزنند، صدمه شدید می‌بینند که این می‌تواند همان آفتاب‌زدگی زمستانه باشد. سرعت یخ‌زدگی اندازه‌گیری شده توسط Weiser ۸- تا ۱۰- درجه سانتی‌گراد در دقیقه بوده است. قهوه‌ای شدن تنه یا ساقه‌های درختان را بیشتر ناشی از این پدیده می‌نامند.

### ۳-۱۲-۶- علت یخ زدن برون سلولی

مطالعات انجام‌شده نشان می‌دهد که ابتدا کریستال‌های یخ در آوندها که قطر نسبتاً زیادی دارند، تشکیل می‌شود و به آن فوق سردشدگی می‌گویند که سرما به پایین‌تر از نقطه یخبندان می‌رسد، ولی گیاه یخ نمی‌زند. در گیاهان دو نقطه یخبندان وجود دارد. یکی مربوط به یخ زدن عادی آب گیاه است و یکی هم یخ زدن در ارتباط با نقطه اتکتیک است. تحقیقات انجام‌شده در مورد نقطه اتکتیک

آن را به این صورت مشخص کرده است که نقطه یخزدگی اول مربوط به یخزدگی برون سلولی و نقطه یخزدگی دوم، مربوط به یخزدگی درون سلولی است.

### ۳-۱۲-۷- صدمات ناشی از یخبندان

صدمات ناشی از سرمازدگی بیشتر در مورد گیاهان استوایی و نیمه استوایی مطرح است، ولی صدمات یخبندان می تواند شامل تمامی گیاهان باشد و در نتیجه دامنه وسیعی را در بر بگیرد؛ زیرا از یک طرف گیاهانی وجود دارند که بسیار حساس بوده و با یخزدگی از بین می روند، و از طرف دیگر گیاهانی هستند که نسبت به یخزدگی مقاومت می کنند؛ در بین این دو حالت، گونه های زیادی وجود دارند که برای این طیف وسیع، از دو واژه در این مبحث استفاده شده که عبارتند از Hardening (مقاوم شدن) و Hardiness (مقاوم). (مرحوم جوانشیر واژه های سختوار شدن و سختواری را برای این اصطلاحات به کار برده است).

جدول (۳-۶) درجه حرارت کشنده را برای چند گیاه نشان می دهد:

| جدول ۳-۶- درجه حرارت کشنده برخی از گیاهان |           |            |
|-------------------------------------------|-----------|------------|
| نام گونه                                  | مقاوم شده | مقاوم نشده |
| <i>Vaccinium vitis</i>                    | -۲۲       | -۲/۵       |
| <i>Erica carnea</i>                       | -۱۸       | -۳         |
| <i>Rhododendron ferragineum</i>           | -۱۸       | -۴         |
| <i>R. hirsutum</i>                        | -۲۸       | -۵         |
| <i>Juniperus</i>                          | -۲۶       | -۶         |
| <i>Pinus cembra</i>                       | -۴۰ (-۲۸) | ۱۰ (-۹)    |
| <i>Pinus mugo</i>                         | -۴۰       | -۶         |

این جدول نشان می دهد در پاییز که هنوز گیاه به سرما مقاوم نشده، سرمای زودرس پاییزه می تواند به گیاهان صدمه وارد کند.

### ۱-۱۲-۷-۳- صدمات مستقیم

اولین صدمه وارد بر گیاه، صدمه مستقیم است که عبارت است از بروز یخزدگی درون سلولی (درون پروتوپلاسمی). یخزدگی فضای بین سلولی چون ارتباطی با داخل سلول پیدا نمی کند، صدمه مستقیم محسوب نمی شود. صدمه مستقیم عموماً همراه با مرگ گیاه است؛ مگر اینکه کریستال های یخ تشکیل شده به قدری کوچک باشد که با میکروسکوپ دیده نشود، ولی به محض افزایش یخزدگی و بزرگ

شدن کریستال‌ها باعث پارگی دیواره سلولی شده و مرگ سلول را به دنبال داشته باشد. اگرچه این نوع یخزدگی (درون سلولی) در طبیعت کمتر دیده شده است، ولی گزارشات ارائه شده در این خصوص، بیشتر مربوط به یخزدگی شاخ و برگ درختان در اثر آفتابزدگی زمستانه است. در ارتباط با صدمه مستقیم، چند عامل مهم وجود دارد که عبارتند از:

#### – سرعت یخزدگی

یکی از نکات بسیار مهم سرعت یخزدگی و ذوب‌شدگی است. (اگرچه میزان یخزدگی و ذوب‌شدگی نیز حائز اهمیت است) درجات مختلف سرعت یخزدگی در جدول (۷-۳) بیان شده است:

| جدول ۷-۳- درجات مختلف سرعت یخزدگی    |                                         |                                |
|--------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------|
| میزان سرد شدگی                       |                                         |                                |
| آهسته                                | ۱ تا ۲ درجه سانتیگراد در دقیقه یا کمتر  | ۱ تا ۲ درجه سانتیگراد در ساعت  |
| سریع                                 | ۵ تا ۲۰ درجه سانتیگراد در دقیقه یا کمتر | ۵ تا ۲۰ درجه سانتیگراد در ساعت |
| مافوق سریع برای بافتهای نسبتاً خشک   | ۱۰۰ درجه سانتیگراد در ثانیه یا بیشتر    | ۵ تا ۲۰ درجه سانتیگراد در ساعت |
| مافوق سریع برای بافتهای نسبتاً آبدار | ۱۰۰۰۰ درجه سانتیگراد در ثانیه یا بیشتر  | ۵ تا ۲۰ درجه سانتیگراد در ساعت |

مطالعات مختلف نشان می‌دهد که برای هر گیاه یک دامنه بحران وجود دارد که در این دامنه بحرانی، تغییرات سرعت سردشدگی مرگ‌آفرین است و بالاتر یا پایین‌تر از این دامنه، سردشدگی نقشی ندارد.

در منطقه بالای بحرانی، موقعی گیاه آسیب می‌بیند که سرعت سردشدگی و ذوب‌شدگی هر دو سریع باشند؛ مرگ هنگامی اتفاق می‌افتد که در میانه‌ی منطقه، یکی آهسته و دیگری سریع باشد. ولی اگر هر دو آهسته صورت گیرند، (سرعت سردشدگی و ذوب‌شدگی) مرگ در پایین منطقه رخ می‌دهد.

#### – مدت یخزدگی

مدت زمانی که گیاه در معرض یخبندان (یخزدگی) قرار می‌گیرد، در میزان آسیب‌دیدگی آن مهم است. به طوری که اگر گیاه به مدت ۲ تا ۲۴ ساعت در معرض یخبندان قرار گیرد، این مدت نقش

چندانی در آسیب دیدن گیاه ندارد. ولی اگر این مدت افزایش پیدا کند، (۳-۱ روز) میزان آسیب دیدگی گیاه افزایش خواهد یافت.

مطالعات انجام شده یک محقق ژاپنی بر روی دو گونه توت و صنوبر نشان می‌دهد که زنده‌مانی دو گونه در حرارت‌های مختلف و در زمان‌های مختلف، متفاوت است. مدت زمان زنده‌مانی شاخه‌های یخ‌زده در حرارت‌های مختلف بر حسب روز در جدول (۳-۸) بیان شده است.

جدول ۳-۸- مدت زمان زنده‌مانی شاخه‌های یخ‌زده در حرارت‌های مختلف بر حسب روز در دو گونه توت و صنوبر

| دمای یخ‌زدگی |         |        |        |         |
|--------------|---------|--------|--------|---------|
| گونه         | -۵      | -۱۰    | -۲۰    | -۳۰     |
| توت          | ۱۸۰ روز | ۳۰ روز | ۱۰ روز | ۱/۲ روز |
| صنوبر        | ۳۶۰ روز | ۹۰ روز | ۵۰ روز | ۲۰ روز  |

نکته مهم در این آزمایش‌ها، ثابت نگهداشتن درجه حرارت است؛ زیرا تغییرات درجه حرارت می‌تواند سبب تغییراتی در نتایج آزمایش گردد. آزمایش انجام‌شده بر روی تخم خاریوست دریایی در حرارت ۱۰- تا ۲۰- درجه به مدت ۷۲ ساعت نشان داد که با توجه به افزایش میزان خسارت در ۲۴ ساعت اول، صدمات ناشی از حرارت کم بوده است ولی پس از آن آثار صدمات بر روی تخم‌ها کاملاً مشخص بوده است.

#### - تکرار یخ‌زدگی و ذوب شدن

تکرار یخ‌زدگی و ذوب‌شدگی، موجب افزایش صدمات به بافت‌های گیاهی می‌شود. آزمایش نشان داده است که تکرار یخ‌زدگی و ذوب شدن به تعداد ۷ بار، باعث آسیب دیدن و سیاه شدن بافت‌های گیاهی می‌شود. صدمات ناشی از تغییر ناگهانی دما، مثلاً تغییر حرارت از ۲۱- به ۱۳- درجه، بر بافت‌های حیوانی به مراتب بیشتر از بافت‌های گیاهی خواهد بود.

#### - زمان بروز صدمات یخ‌زدگی

سرعت زمان یخ‌زدگی در بروز صدمه بسیار مهم است. بدین معنی که اگر بافت گیاهی را با سرعت زیادی تحت سرما قرار دهیم، آثار صدمات در یک درجه مشخصی، مثلاً در (۲۰-)، دیده می‌شود. در حالی که اگر بافت را به آهستگی تحت سرما قرار دهیم، در همان درجه حرارت (۲۰-) یا پایین‌تر از آن هم آسیب نمی‌بیند؛ زیرا لطمه وارد شده به گیاه عملاً در طول مدت سرد شدن انجام گرفته است.

در این حالت است که معمولاً علائم مستقیم صدمه یخزدگی مشاهده می‌شود که عبارت است از: تغییر رنگ بافت که گاهی اوقات رنگ زرد یا مشابه آن به وجود می‌آید و نشان‌دهنده‌ی پارگی سلول و ریختن محتوای سلول به خارج است. مثلاً در مورد *Picea* هنگامی که سرعت یخزدگی در حدود یک درجه در دقیقه بوده و یا آهسته‌تر از آن انجام گرفته، به ترتیب سردشدگی (یخزدگی) درون سلولی و بعد برون‌سلولی به وجود آمده و یک هاله زردرنگ در بافت‌ها تشکیل شده است.

#### – صدمات ناشی از ذوب شدن

افزایش صدمات ناشی از یخزدگی با افزایش سرعت ذوب‌شدگی تنها در حالتی توجیه‌پذیر و قابل قبول است که در اثر ذوب شدن هم مقداری صدمه به گیاه وارد شود. بعضی از محققین بر این عقیده هستند که مهم‌ترین عامل ذوب شدن سلول‌ها، آب به خود کشیدن (برکشیدگی) سلول‌ها در نقطه ذوب است. برگ‌هایی که در ۱۵- درجه سانتی‌گراد یخ زده بودند، هنگام ذوب شدن در ۲۰ درجه سانتی‌گراد، از بین رفتند؛ ولی وقتی آن‌ها را به مدت ۲ تا ۳ دقیقه در حرارت ۲- تا ۵- درجه سانتی‌گراد قبل از انتقال آن‌ها به ۲۰ درجه سانتی‌گراد قرار دادند، زنده ماندند. قابل ذکر است صدمات پدید آمده در هنگام ذوب، مربوط به صدمه یخزدگی نیست.

#### ۲-۷-۱۲-۳- صدمات غیرمستقیم

سه نوع صدمه غیرمستقیم در نتیجه یخزدگی گیاه مشخص شده است که عبارتند از:

#### – یخ خفگی

یخ خفگی عبارت از این است که گیاه در زیر پوششی از یخ قرار بگیرد و صدمه ببیند، این صدمات را یخ خفگی می‌نامند. در چنین حالت، تنش غیرمستقیم است؛ زیرا گیاه به خاطر قطع تنفس عادی و در نتیجه به دلیل تنش گاز صدمه می‌بیند تا در اثر مستقیم یخ. بررسی‌های مختلفی نشان می‌دهد که مرگ گیاهان در حرارت‌های نسبتاً بالا هنگامی که برای مدتی به وسیله قشری از یخ پوشانیده شده‌اند، رخ می‌دهد؛ در حالی که همان گیاهان، در معرض سرمای خیلی شدید زنده مانده‌اند. مطالعات انجام‌شده بر روی یونجه نشان می‌دهد که خسارت تنها پس از ۷ تا ۱۰ روز بروز می‌کند. این خسارت به‌هیچ‌وجه نمی‌تواند در اثر مستقیم یخزدگی باشد. پس از مدت ۲۰ روز در زیر ورقه‌ای از یخ، مرگ‌ومیر بسیار شدیدتر است. بعضی از محققین این حادثه را ناشی از تجمع تولیدات سمی هوازی و غیرهوازی می‌دانند زیرا که یخ مانع از انتشار گازکربنیک ( $CO_2$ ) و سایر تولیدات تنفسی می‌شود.

در تایید چنین نظری دیده شده است گیاهانی که در آب یک درجه غوطه‌ور شده بودند، همان قدر خسارت دیده‌اند که در یخ ۴- درجه سانتی‌گراد خسارت دیده بودند. هنگامی که  $CO_2$  از درون

آب به صورت حباب بیرون می‌زند، علامت آن است که مرگ و میر در گیاهان به شدت افزایش پیدا خواهد کرد.

البته تحقیقات دیگری نشان داده است هنگامی که غلظت  $CO_2$  به کار رفته افزایش پیدا کند، صدمه‌ای به گیاه وارد نمی‌شود؛ مگر آنکه شرایط ایجاد شده بسیار طولانی باشد. بعضی از تحقیقات دیگر نشان داده‌اند که گاز  $CO_2$  خارج شده، مستقیماً باعث مسمومیت نمی‌شود، بلکه تجمع گازهای سمی داخلی است که وقتی مقدارشان زیاد می‌شود، باعث مرگ گیاه می‌شود.

#### – یخ خشکیدگی

یخ خشکیدگی در بسیاری از مناطق سردسیر در عرض‌های بالا یا در ارتفاعات کوهستانی در زمستان و یا بهار رخ می‌دهد. بدین صورت که بافت‌ها، شاخه‌ها و یا برگ‌هایی که در حالت یخ زدن هستند، هیچ‌گونه تعرقی در سطح این گیاهان صورت نمی‌گیرد. اگر در ساعاتی از روز این اندام‌ها، به خصوص برگ‌ها، یخ‌های خود را از دست بدهند، بافت‌ها فعالیت‌های فتوسنتزی خود را شروع می‌کنند؛ در حالی که در طول زمستان سرد، لایه سطحی خاک نیز یخ زده باشد. لذا علیرغم فعالیت تعرق به خصوص توسط برگ‌های نوئل و کاج، جریان جذب آب از خاک به برگ‌ها صورت نمی‌گیرد و در نتیجه یک آب‌کشیدگی در بافت‌ها ایجاد می‌شود که اصطلاحاً به آن آب‌خشکیدگی می‌گویند.

بررسی‌های انجام شده در عرض‌های شمالی در دامنه‌های رو به جنوب، درجه حرارت اندازه‌گیری شده در وسط روز به حدود ۱۷ درجه سانتی‌گراد می‌رسد، که در آن برگ‌ها و جوانه‌ها فعالیت فتوسنتزی خود را انجام می‌دهند. ولی به خاطر یخ‌زدگی لایه‌ی سطحی بالای خاک، آب مورد نیاز خود را به دلیل عدم جذب آب توسط ریشه‌ها، به دست نمی‌آورند و در نتیجه دچار یخ خشکیدگی می‌شوند. ولی در عوض در دامنه‌های رو به شمال درجه حرارت در وسط روز به ۸- درجه سانتی‌گراد می‌رسد که این درجه حرارت تأثیری بر میزان تعرق ندارد و در نتیجه لطمه‌ای به گیاه وارد نمی‌شود. علائم این صدمات به صورت قهوه‌ای شدن بر روی برگ‌ها و روی پوست شاخه‌ها ظاهر می‌شود.

#### – یخ آب‌کشیدگی

هنگامی که فضای بین سلول یخ می‌زند، سلول آب‌کشیده شده و گسیختگی پروتوپلاسم همانند آنچه که در تبخیر شدید در تابستان گرم رخ می‌دهد، حاصل می‌شود؛ بنابراین یخ‌زدگی برون‌سلولی به علت لطمه ثانوی، منجر به سلول‌های آب‌کشیده می‌شود. یخ‌زدگی برون‌سلولی موجب آب‌کشیدگی و در نتیجه گسیختگی پروتوپلاسم، مشابه آنچه در خشکیدگی سلول (پلاسمولیز) حاصل می‌شود، سبب آب‌کشیدگی نمی‌شود.

گیاهانی که در اثر سرما می‌میرند از گذشته در آن‌ها پلاسمولیز یخ‌زدگی گزارش شده است. اگرچه مرگ سلول را ناشی از یخ‌زدگی درون سلولی قلمداد می‌کردند، ولی بیشتر شواهد نشان می‌دهد که گیاهان در اثر یخ‌زدگی برون سلولی ممکن است از بین بروند. مثلاً آزمایش‌های انجام‌شده بر روی بافت‌های جوان ساقه سیب‌زمینی نشان می‌دهد که حرارت دمای ۳- درجه سانتی‌گراد موجب یخ‌زدگی برون سلولی و مرگ گیاه می‌گردد؛ و یا در مورد جلبک دریایی به نام *Enteromorpha intestinalis* هنگامی در اثر یخ زدن از بین می‌رود که درجه حرارت به ۲۵- درجه سانتی‌گراد برسد و در سلول پلاسمولیز و آب‌کشیدگی رخ دهد و سلول از بین برود. نتیجه اینکه مرگ اکثر گیاهان در طبیعت ناشی از یخ‌زدگی برون سلولی است. به جز در مواردی که پدیده آفتاب‌زدگی رخ می‌دهد که در نتیجه یخ‌زدگی درون سلول است. به یخ آب‌کشیدگی و یخ خشکیدگی اصطلاحاً خشکی زمستانه<sup>۱</sup> گفته می‌شود.

برای مقایسه گیاهان مختلف نسبت به خشکیدگی زمستانه از شاخص RDI استفاده می‌شود که عبارت است از Relation Desiccation Index، با این شاخص می‌توان دریافت که در چه ماه‌هایی از سال خشکیدگی زمستانه رخ می‌دهد. (جدول ۳-۹)

جدول ۳-۹- شاخص خشکیدگی زمستانه در برخی از گونه‌های درختی

| ماه‌هایی که در آن      | RDA | فروردین | اسفند | بهمن | دی | آذر | آبان | گونه          |
|------------------------|-----|---------|-------|------|----|-----|------|---------------|
| صد در صد اتفاق می‌افتد |     |         |       |      |    |     |      |               |
| اسفند و فروردین        | ۲۵  | ۴۵      | ۴۵    | ۴۰   | ۱۵ | ۱۲  |      | PICEA ABIES   |
| فروردین                | ۶۲  | ۵۵      | ۵۰    | ۲۰   | ۱۵ | ۱۲  |      | PINUS CEMBRA  |
| اسفند و فروردین        | ۵۵  | ۶۵      | ۵۰    | ۴۲   | ۴۰ | ۳۰  |      | LARIX DECIDUA |
| دی، بهمن و اسفند       | ۱۰  | ۵۰      | ۴۵    | ۴۵   | ۳۰ | ۵   |      | RODODENDRON   |

هرچه اعداد بزرگ‌تر می‌شود، نشان‌دهنده کاهش بیشتر آب‌کشیدگی است. در حالت ۱۰۰٪ مشابه آب‌زدست‌رفته هنگام بروز نکروز خشکیدگی است، همان‌طوری که برگ در حالت نکروز خشکی به حالت قهوه‌ای درمی‌آید.

$$RDI = \frac{WSD_{act}}{WSD_{crit}} \times 100$$

RDI: خشکیدگی نسبی زمستانه

WSDact: کمبود واقعی اشباع (Water Saturation Deficiency actual)

WSDcrit: کمبود اشباع در حالت بحرانی یعنی زمانی که ایجاد نکرز می‌کند.

کمبود اشباع یعنی اختلاف آب سلولی در حالت نرمال، نسبت به آنچه در حالت فعلی داریم. اگر آب بافت در حال حاضر ۶۰٪ و در حالت نرمال ۸۰٪ باشد، کمبود اشباع واقعی ۲۰٪ خواهد بود. حال با توجه به رطوبت بافت در حالت نرمال یعنی ۸۰٪ چنانچه رطوبت به ۵۰٪ برسد و نقطه بروز نکرز در ۵۰٪ یا ۴۰٪ یا ۳۰٪ باشد.

WSDcritical = ۵۰٪ - (۳۰٪ بحرانی) = ۲۰٪ نرمال

این اعداد بر حسب گونه‌ها و اکوتیپ‌های مختلف، متفاوت خواهد بود.

مثال: فرض کنید آب بافت گونه‌ای ۸۰٪ باشد و در زمستان به ۶۰٪ رسیده باشد و همچنین گیاه رطوبتش در مرحله نکرز به ۳۰٪ رسیده باشد، مقدار RDI عبارت خواهد بود از:

$$RDI = \frac{20}{50} \times 100 = 40\%$$

فرض کنید وقتی رطوبت بافت گیاه را اندازه‌گیری می‌کنیم، رطوبت نسبی ۳۰٪ باشد و چون

نکرز بروز کرده است، پس لطمه ۱۰۰٪ خواهد بود:

$$RDI = \frac{50}{50} \times 100 = 100\%$$



فصل چهارم  
نقش آب در عملکرد گیاهان

وجود هرگونه حیات، متکی به وجود آب است. اهمیت آب در تولید محصولات گیاهی غیر قابل انکار است. بسیاری از اعمال حیاتی گیاهان توسط آب کنترل می‌شود و اکثر اندام‌ها و سلول‌های گیاهی دارای مقدار قابل توجهی آب هستند؛ میزان آن در بافت‌های مختلف، متفاوت بوده و از ۳ درصد در بعضی بذور خشک تا ۴۰ درصد در بافت‌های چوبی در حال خواب و همچنین ۸۰ تا ۹۵ درصد در بافت‌های غیرچوبی مثل برگ‌ها و ریشه‌ها و در میوه‌های آبدار، مثل هندوانه، دیده می‌شود.

کلیه فعالیت‌های فیزیولوژیک درختان مانند کربن‌گیری، تعرق و تنفس به وجود آب بستگی دارد. آب هم حلال است و هم وسیله‌ای برای انتقال مواد در داخل گیاه. کمبود آب در داخل گیاه باعث توقف رشد و ادامه این کمبود، منجر به اختلالات برگشت‌ناپذیر و گاهی موجب مرگ گیاه می‌شود. این واقعه در نواحی گرم و خشک و گیاهانی که بر اساس ویژگی‌های گونه‌ای، دارای تبخیر شدید هستند، به سرعت اتفاق می‌افتد. میزان مصرف آب در گیاهان مختلف متفاوت است. برای مثال، برای تولید هر گرم ماده خشک در سوزنی‌برگان ۵۰ گرم آب مصرف می‌شود. به طور کلی برای بیشتر گیاهان، این مقدار بین ۳۰۰ تا ۱۰۰۰ گرم است.

#### ۱-۴- نیاز درختان جنگلی به آب

اهمیت آب برای رشد و نمو درختان جنگلی، امری واضح و مسلم است. میزان نیاز درختان جنگلی به آب متفاوت است و بستگی به نوع گونه، شرایط رویشگاهی، وضعیت ریشه‌دوانی، سن درخت و غیره دارد.

درختان جنگلی را از نظر احتیاج به آب، به سه گروه تقسیم می‌کنند:

الف) درختان نم‌پسند،<sup>۱</sup> مانند: زبان‌گنجشک، توسکا، صنوبر، بید، ملج، لرگ.

ب) درختان نیمه‌نم‌پسند،<sup>۲</sup> مانند: نمدار، افرا، ممرز، بلوط، راش، نراد، توس، اوجا.

ج) درختان خشکی‌پسند،<sup>۳</sup> مانند: ارس، پسته، داغداغان، اقاچیا، آیلان، کاج تهران.

درختان جنگلی به طور کلی جزء گروه‌های اول و دوم هستند و نیاز به آب در آن‌ها نسبتاً زیاد است. کلیه درختانی که در مناطق خشک و نیمه‌خشک کره‌ی زمین رشد می‌کنند، دارای مقاومت به خشکی هستند. آب نیز مثل حرارت جزء عوامل محدودکننده اکولوژیک محسوب می‌شود. این موضوع در مناطق خشک و کویری اهمیت زیادی دارد و گسترش پوشش گیاهی در این مناطق، رابطه مستقیمی با میزان آب مورد دسترس گیاهان دارد. در مناطق خشک و نیمه‌خشک، نقشه پراکنش گیاهان و جوامع گیاهی با میزان و پراکنش آب یا باران در منطقه، رابطه مستقیم دارد. اهمیت آب،

1. Hygrophyte

2. Mesophyte

3. Xerophyte

زمانی زیاده‌تر می‌شود که در رابطه با رشد درختان، بر روی سایر عوامل اکولوژیک نیز تأثیر می‌گذارد. آب، به عنوان ماده اساس حل‌کننده‌ی مواد غذایی مورد نیاز درختان در خاک محسوب می‌شود. حساسیت درختان نسبت به کمبود آب بستگی به سرشت نوری آن‌ها دارد. درختان سایه‌پسند معمولاً نسبت به کمبود آب حساسیت بیشتری نشان می‌دهند و درختان نورپسند عموماً در مقابل خشکی مقاوم‌ترند. طرز توسعه ریشه‌دوانی درختان نیز در حساسیت آن‌ها نسبت به خشکی مؤثر است. هر چه ریشه درخت سطحی‌تر باشد، درخت مزبور نسبت به کم‌آبی حساس‌تر است. بدین دلیل است که درختان و درختچه‌های مناطق خشک دارای ریشه‌دوانی عمیق می‌باشند.

تنش آبی یکی از عمده‌ترین عوامل محیطی محدودکننده تولید گیاهان در سرتاسر دنیاست. تنش آبی بر صفات رشدی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و تبادلات گازی در گیاهان تأثیر می‌گذارد. اولین نتایج فیزیولوژیکی تنش آبی ملایم شامل کاهش توسعه سلولی، سنتز دیواره سلولی، سنتز پروتئین، بسته شدن روزنه‌ای و فتوسنتز است.

کاهش تدریجی مقدار آب سلولی منجر به کاهش میزان فتوسنتز و درنهایت سبب توقف آن می‌شود. یکی از عوامل مهم در کاهش فتوسنتز بسته شدن روزنه‌ها در شرایط کسر آب هست، که نتیجه آن کاهش هدایت روزنه‌ای و در نهایت کاهش میزان فتوسنتز است. محدودیت روزنه‌ای سبب کاهش میزان فتوسنتز و غلظت  $CO_2$  در فضای بین‌سلولی برگ می‌شود، که به نوبه خود سبب جلوگیری از متابولیسم می‌شود.

هنگامی که مقدار آب سلول از ۱۰۰ درصد به ۷۵ درصد کاهش یابد، هدایت روزنه‌ای و در نتیجه فتوسنتز کاهش می‌یابد. به طور کلی میان میزان فتوسنتز بالقوه<sup>۱</sup> (حداکثر میزان فتوسنتز تحت شرایط اشباع  $CO_2$  و نور و برگ‌های کاملاً اشباع از آب) با مقدار آب سلول، دو نوع رابطه کلی وجود دارد که نوع ۱ و نوع ۲ نامیده می‌شوند.

نوع ۱ دو مرحله اصلی دارد. هنگامی که مقدار آب نسبی سلول ۱ از ۱۰۰ درصد، تقریباً به ۷۵ درصد می‌رسد، فتوسنتز بالقوه تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد؛ اما کاهش هدایت روزنه‌ای منجر به کاهش فتوسنتز، پایین رفتن غلظت  $CO_2$  در داخل برگ و در کلروپلاست می‌شود. اگر مقدار آب نسبی به پایین‌تر از ۷۵ درصد برسد، بازدارندگی متابولیکی برای فتوسنتز بالقوه و سپس توقف فتوسنتز رخ می‌دهد. گفته شده که این مرحله تنش واقعی است؛ کاهش فتوسنتز بالقوه به وسیله احیاء ریبولوز فسفات (RuBP) و متعاقب آن احیاء سنتز ریبولوز بی‌فسفات به وجود می‌آید.

عکس‌العمل نوع ۲ زمانی رخ می‌دهد که فتوسنتز بالقوه تدریجاً از مقدار آب نسبی ۱۰۰ درصد به ۷۵ درصد کاهش پیدا می‌کند و میزان فتوسنتز با بالا بردن میزان  $CO_2$  کمتر به مقدار اولیه (حالت

---

1. Photosynthetic potential

بدون تنش) باز می‌گردد. در این مرحله کاهش هدایت روزنه‌ای منجر به کاهش  $CO_2$  داخل برگ و داخل کلروپلاست می‌شود و احتمالاً به نقطه جبران ۲ نمی‌رسد. در این مرحله هدایت روزنه‌ای به تدریج کم‌اهمیت‌تر می‌شود و محدودیت‌های متابولیکی با کاهش مقدار آب نسبی، پراهمیت‌تر می‌شوند.

در تنش خشکی متوسط، محتوای آب برگ‌ها کاهش می‌یابد؛ ولی در ظرفیت فتوسنتزی گیاه تغییری مشاهده نمی‌شود. در تنش خشکی شدید، سلول‌ها تا حد زیادی آب خود را از دست می‌دهند و این امر تا زمانی ادامه پیدا می‌کند که فقط آب پیوندی باقی می‌ماند و در نتیجه خسارات شدیدی به سلول‌ها وارد شده، رشد و فتوسنتز گیاه به شدت محدود می‌گردد.

از نکات مهم مورد مطالعه در زمان کاهش آب در محصولات باغبانی، مطالعه عادات روزنه‌ای گیاهان در پاسخ به این شرایط است. زیرا اولین پاسخ گیاهان به تنش خشکی، بسته شدن روزنه‌ها است و این شاخص، به طور گسترده، تحت تأثیر محتوای آب و خاک قرار می‌گیرد. البته گیاهان مقاوم به خشکی، وظایف روزنه‌ای خود را به نحوی تنظیم می‌نمایند که حتی در شرایط تنش نیز قادر به تثبیت مقداری دی‌اکسیدکربن نیز هستند و در نتیجه می‌توانند راندمان فتوسنتزی خود را در حد بالایی حفظ کنند.

## ۲-۴- تنش خشکی

خشکی یک اصطلاح هواشناسی است و معمولاً به یک دوره بدون بارش گفته می‌شود. به طور کلی تنش خشکی زمانی رخ می‌دهد که آب موجود در خاک کاهش یافته و شرایط جوی، سبب از دست رفتن مداوم آب و تبخیر و تعرق می‌گردد. تنش خشکی با کاهش محتوای آب، کاهش پتانسیل آب برگ‌ها، بسته شدن روزنه‌ها و کاهش در رشد و توسعه سلول مشخص می‌شود.

تنش آبی، بزرگ شدن سلول را بیشتر از تقسیم سلولی مهار می‌کند. این کاهش رشد گیاهی، فرایندهای مختلف فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مانند فتوسنتز، تنفس، انتقال و جذب یونی، سوخت و ساز مواد مغذی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تنش شدید آب ممکن است توقف فتوسنتز، اختلال سوخت و ساز و در نهایت منجر به مرگ گیاه شود.

واکنش‌های گیاهان به تنش آبی، در سطوح سازمانی مختلف با توجه به شدت و طول مدت تنش و همچنین گونه‌های گیاهی مختلف و مرحله رشد آن‌ها، با یکدیگر تفاوت قابل توجهی دارند.

### ۳-۴- خشکی

برای خشکی تعاریف مختلفی ارائه شده است که هر کدام وجه خاصی از خشکی را بیان می‌کند. متخصصین کشاورزی، خشکی را به معنی کمبود طولانی و قابل توجه رطوبت خاک یا ذخیره آب خاک در ناحیه ریشه گیاهان می‌دانند؛ این عامل در ارتباط با مراحل حساس رشد گیاه است. رایج‌ترین تعریف از خشکی را ادمیدز و همکاران در سال ۱۹۸۹ مطرح کرده‌اند. آن‌ها معتقدند که کمبود یا تنش رطوبت هنگامی افزایش می‌یابد که تقاضای تبخیر اتمسفر بالای برگ‌ها (تبخیر و تعرق پتانسیل) از ظرفیت و توانایی ریشه‌ها برای استخراج آب از خاک (تبخیر و تعرق حقیقی) تجاوز نموده و فراتر رود. بیشتر دانشمندان فیزیولوژی گیاهی، از تعریف ادمیدز و همکاران برای تبیین خشکی استفاده می‌کنند.

صرف نظر از خشکی، فصلی که تحت عنوان خشکسالی تعریف می‌شود امکان عملکرد اقتصادی را در طول فصل خشک محدود کرده و یا از آن جلوگیری می‌نماید، نیز جدی و مهم است. بروز خشکی‌های احتمالی و اتفاقی که از الگوی نامنظم بارندگی ناشی می‌شوند و به صورت متناوب و غیر قابل پیش‌بینی در مراحل مختلف رشد و نمو گیاهی به وقوع می‌پیوندند، موجب صدمات قابل مشاهده و غیر قابل مشاهده در گیاه می‌شوند.

لغت خشکی به دوره‌ای اطلاق می‌شود که در آن میزان آب در خاک به حدی کاهش می‌یابد که گیاه دچار کم‌آبی یا بی‌آبی می‌شود. معمولاً خشکی خاک با تبخیر شدید همراه است؛ کمبود بارندگی برای ایجاد خشکی کافی نیست. دلایل عمده ایجاد خشکی به تبخیر شدید، اتصال اسمزی آب در خاک‌های شور، یخ زدن خاک، عدم جذب آب کافی توسط گیاه در خاک‌های کم‌عمق بستگی دارد. تنش خشکی به صورت ناگهانی رخ نمی‌دهد و شدت آن به آرامی افزایش می‌یابد. بنابراین بعد زمان، از نظر بقا در شرایط تنش خشکی، نقش مهمی بازی می‌کند.

رابطه بین بارندگی و تبخیر سالانه صرفاً شاخصی از طبیعت مرطوب یا خشک یک منطقه است، ولی تا جایی که به گیاه مربوط می‌شود. آنچه مهم است، وجود آب کافی در زمانی است که گیاه به آن بیشترین نیاز را دارد (فصل رشد).

برای ارزیابی میزان تنش خشکی گیاه، (در کشاورزی و جنگل) معیارهای مختلفی بر مبنای اندازه‌گیری رطوبت خاک و تحلیل توزیع بارندگی، وجود دارد؛ ولی تنها شاخص معتبر مبنی بر اینکه گیاه در چه زمان و کجا دچار خشکی می‌شود، خود گیاه است و شاخص‌هایی از موازنه آب گیاه، این موضوع را به خوبی روشن می‌سازد. درجه‌ای که گیاه در یک زیستگاه دچار کمبود آب می‌شود، نه تنها به مقاومت به خشکی آن گیاه، بلکه به شرایط غالب از زیستگاه آن نیز بستگی دارد و هر دوی

این عوامل در شاخص خشکی نسبی<sup>۱</sup> گنجانده می‌شوند. این شاخص کمبود اشباع آب حقیقی ( $WSD_{act}$ ) را با مقدار آستانه بحرانی برای کمبود اشباع آب ( $WSD_{crit}$ ) مقایسه می‌کند.

$$RDI = WSD_{act} / WSD_{crit}$$

به جای کمبود اشباع آب، می‌توان از سایر شاخص‌های موازنه آب مثل میزان آب نسبی، پتانسیل آب و پتانسیل اسمزی استفاده کرد. مقدار RDI برای گونه‌های متداول در یک منطقه خاص می‌تواند ایده‌ای درباره الگوهای تنش در یک گیاه خاص یا زیستگاه خاص باشد.

#### ۴-۳-۱- اثرات خشکی

کمبود آب باعث کاهش حجم سلول و افزایش غلظت شیره سلولی و آب‌کشیدگی پروتوپلاسم می‌شود. نخستین و حساس‌ترین واکنش نسبت به کاهش، در آماس سلول و کاهش رشد مربوط به آن است. متابولیسم پروتئین و سنتز اسیدهای آمینه نیز به سرعت مختل می‌شوند. در اثر کاهش سنتز پروتئین، تقسیم سلولی کاهش می‌یابد. اگر تنش خشکی در طی تکامل و رشد دانه‌گرده حادث شود، تقسیم میوزی به ویژه مراحل متافاز و آنافاز دچار اختلال می‌شوند.

وقتی آماس کاهش می‌یابد، فرایندهای مربوط به تنظیم اسمزی آغاز می‌شوند. سنتز ترکیبات ازته آبی و تبدیل نشاسته به کربوهیدرات‌های محلول به تجمع مواد آلی با وزن مولکولی کم، منتهی می‌شود. در نتیجه آن، حرکت آب به داخل سلول افزایش می‌یابد؛ این امر به حفظ حجم آب سلول کمک می‌کند و همچنین افت آماس سلول‌های مزوفیل و سلول‌های محافظ روزه را به تأخیر می‌اندازد؛ بدین معنا که روزه‌ها به مدت طولانی‌تری باز می‌مانند و زمان بیشتری برای آسیمیلایون کربن وجود دارد.

وقتی سلول‌های گیاه پژمرده می‌شوند، بخش‌های مختلف داخل سلول متناسب با کاهش در حجم آن چروکیده می‌شوند. افزایش غلظت مواد محلول در داخل سلول، مخصوصاً یون‌ها، واکنش‌های ثانویه فتوسنتز و تنفس میتوکندری را مختل می‌کند. در مرحله آخر، اختلاف سلولی واکوئل مرکزی به چند واکوئل کوچک تجزیه می‌شود. بقای یک سلول پس از آب‌کشیدگی، توسط میزان تخریب غشاهای سلولی تعیین می‌شود، زیرا گسیختگی غشاها رویدادی است که منجر به مرگ سلول می‌شود.

#### ۴-۳-۲- بقا در شرایط خشکی

مقاومت به خشکی عبارت است از توانایی گیاه در مقابله با دوره‌های خشکی. این خصوصیت پیچیده‌ای است که می‌تواند اثرات مخرب ناشی از کاهش پتانسیل آب بر پروتوپلاسم را به تأخیر اندازد. (اجتناب از پس‌آبیدگی) یا اینکه پروتوپلاسم گیاه بدون آنکه آسیب ببیند، خشک می‌شود (تحمل پس‌آبیدگی).

1. Relative Drought Index

در بین گیاهان هموایوهیدریک،<sup>۱</sup> گیاهان پرآبی که وضعیت هیدرولیکی یکسانی در تمام اندام‌های خود دارند، تحمل پس‌آبیدگی بسیار کم است. البته برای بقا در یک منطقه لازم نیست که گیاه حتماً مقاوم به خشکی باشد؛ گونه‌هایی وجود دارند که با زمان‌بندی مناسب برای رشد و تولیدمثل خود، فقط در دوره‌هایی از سال ظاهر می‌شوند که رطوبت کافی وجود دارد.

گونه‌هایی که از خشکی فرار می‌کنند، حقیقتاً مقاوم به خشکی نیستند و برای بقا در دوره‌های خشکی، به زمان‌بندی تولید بذرهای مقاوم به پس‌آبیدگی یا اندام‌هایی که در زمین نفوذ می‌کنند و از پس‌آبیدگی محافظت می‌شوند، نیاز دارند. گیاهانی وجود دارند که بعد از یک بارندگی نسبتاً سنگین، جوانه می‌زنند و به سرعت چرخه حیاتی خود را تکمیل می‌کنند؛ اکثر این گیاهان یک‌ساله و زمستانی هستند. این گیاهان دوره‌های خشکی را به صورت بذر متحمل به پس‌آبیدگی طی می‌کنند. گروه دیگر گیاهانی هستند که اندام‌های زیرزمینی گوشتی دارند (ژئوفیتها) مثل ریزوم، غده یا پیاز. در دوره‌های بارندگی این گیاهان با بهره‌گیری از کربوهیدرات‌های ذخیره‌شده در اندام‌های خود، به سرعت شاخ و برگ تولید می‌کنند.

#### ۴-۳-۳- اجتناب از پس‌آبیدگی

اجتناب از پس‌آبیدگی، مکانیسم‌هایی است که گیاه را قادر می‌سازد در شرایط خشک، (خشکی هوا و خاک) مقدار مناسبی آب در بافت‌های خود ذخیره کند تا پس‌آبیدگی را به تأخیر بیندازد. افزایش جذب آب از خاک، کاهش تلفات آب، (افزایش زود هنگام و مؤثر مقاومت در برابر کاهش سطح تعرق کننده) توانایی زیاد در انتقال و ذخیره‌سازی آب و کاهش تعرق به حفظ آب توسط گیاه کمک می‌کند. بسته شدن به موقع روزنه‌ها از این منظر مهم است. گیاهانی که در شرایط کمبود آب رشد می‌کنند، دارای روزنه‌های کوچک و فراوانی در واحد سطح برگ هستند، که گیاه بتواند با سرعت تعرق خود را کاهش دهد. برگ‌های ژئوتیپ‌های سازگار به خشکی با لایه ضخیم‌تری از موم پوشیده شده است و دیواره سلول‌های اپیدرم آن‌ها دارای کوتین متراکم‌تری است و روزنه‌ها فقط در سطح زیرین برگ وجود دارند و کوچک‌تر هستند و اغلب در زیر کرک‌های متراکم یا در داخل حفره‌ای مخفی شده‌اند و به این ترتیب مقاومت لایه مرزی افزایش می‌یابد و هوای خارج روزنه مرطوب‌تر می‌شود. لوله شدن برگ‌ها نیز تعرق را به طور قابل توجهی کاهش می‌دهد. سطح ویژه‌ی برگ (SLA) در چنین گیاهان معمولاً کوچک‌تر است:

$$\text{SLA} = \frac{\text{سطح برگ}}{\text{برگ جرم}}$$

1. Homoiohydric

در مواجهه با خشکی، گیاه می‌تواند بخشی یا کلیه برگ‌های خود را از دست بدهد و سطح تعرق کننده و افزایش مقاومت را به یک‌سوم یا یک‌پنجم کاهش دهد. مکانیسم‌های اجتناب از پس‌آبیدگی به‌ویژه کاهش سطح تعرق‌کننده و افزایش مقاومت در برابر تعرق اپیدرمی وقتی با ذخیره‌سازی آب همراه می‌شوند، حداکثر توان مقاومت را بروز می‌دهند. درجه گوشتی بودن، یک معیار از ظرفیت ذخیره‌سازی آب است. (سطح (مربع دسی متر)) / (میزان آب در حالت اشباع (گرم)) = درجه گوشتی بودن برخی درخت‌ها در مناطق خشک، مقدار قابل‌توجهی آب در پوست و تنه خود ذخیره می‌کنند که این آب می‌تواند به سرشاخه‌ها و برگ‌ها منتقل شود. تنه درختان بائوباب Adonsonia digitana می‌تواند در یک روز ۴۰۰ لیتر آب برای برگ‌ها فراهم نماید.

#### ۴-۳-۴- دسته‌بندی گیاهان از لحاظ مقابله با خشکی

کلیه گیاهانی که در مناطق خشک زندگی می‌کنند به چهار دسته تقسیم می‌شوند:

- گیاهان فراری از خشکی<sup>۱</sup>
- گیاهان گریزان از خشکی<sup>۲</sup>
- گیاهان بردبار به خشکی<sup>۳</sup>
- گیاهان مقاوم به خشکی<sup>۴</sup>

اگرچه در یک طبقه‌بندی کلی بر اساس جغرافیای نباتی، تمامی این گیاهان جزء نباتان خشکی‌پسند خوانده می‌شوند.

- دسته اول به هیچ‌وجه تحمل خشکی را ندارند؛ به جز اینکه بذر آن‌ها به خشکی مقاوم است. این گیاهان را می‌توان کزروفیت دروغی (کاذب) دانست؛ گیاهان کزروفیت حقیقی آن‌هایی هستند که از نظر فیزیولوژیکی در شرایط خشک یا تبخیر شدید هوا، بدون توقف به فعالیت‌های زیستی خود ادامه می‌دهند.
- دسته دوم، گیاهانی هستند که می‌توانند در میزان مصرف آب خود قناعت نمایند. مثل غلات در مناطق نیمه‌خشک که برای رشد خود و تولید میزان معینی از ماده خشک، آب کمتری مصرف می‌نمایند. سطح تبخیر برگ‌های این نباتات با توجه به میزان ریشه‌ای که دارند، کمتر از نباتاتی است که در ازای داشتن همین میزان ریشه، سطح تبخیر بیشتری دارند.

- 
1. Drought escaping
  2. Evading drought
  3. Drought enduring
  4. Drought resistance

- دسته سوم، شامل گیاهان بوته‌ای مناطق نیمه‌خشک هستند که آب را در خود ذخیره نمی‌نمایند، ولی در هنگام خشکی برگ‌های خود را از دست می‌دهند؛ حتی اگر میزان زیادی آب از دست برود، همچنان زنده می‌مانند.
- دسته چهارم شامل گیاهان کاملاً مقاوم به خشکی هستند. در این گروه از گیاهان آب به میزان نسبتاً زیادی در برگ‌ها و ساقه‌ها ذخیره می‌شود؛ بهترین آن‌ها گیاهان گوشتی هستند، مثل Halixylon و کاکتوس‌ها.

#### ۴-۳-۵- نگهداری رطوبت

عواملی که در نگهداری رطوبت در گیاه مؤثرند، قبل از آنکه گیاه در اثر کم‌آبی صدمه دیده و خشک بشود، عبارتند از:

۱- برگ‌ها: برگ‌ها حساس‌ترین قسمت گیاه در برابر خشکی هستند. خصوصیتی که یک برگ باید دارا باشد تا گیاه را در مقابل خشکی حفظ نماید، عبارت است از:

۱. ضخیم‌تر بودن رگبرگ‌ها در واحد سطح
۲. بیشتر بودن تعداد روزنه‌های باز در واحد سطح
۳. کوچک‌تر بودن روزنه‌ها
۴. کوچک‌تر بودن سلول‌های سطحی و لایه زیری آن
۵. زیاد بودن کرک‌ها همراه با کوچک بودن آن‌ها در واحد سطح
۶. ضخیم بودن دیواره خارجی پوست و کوتیکول.

باید توجه داشت که صفات بالا به جز در گونه‌های معدود، اثرات محدودکننده‌ای در میزان تبخیر کل که درخت انجام می‌دهد، دارد؛ این میزان به سطح کل برگ‌ها در مقایسه با میزان سطح جاذبه کل ریشه‌ها بستگی دارد.

ریزش برگ‌ها و کوچک‌تر شدن آن‌ها یکی از مکانیسم‌های مقابله با خشکی است. تعداد زیادی از گیاهان نیمه‌خشک با ریزش برگ‌های خود، سطح تبخیر خود را کاهش می‌دهند؛ مثل خزان زودرس در جنگل‌های پهن‌برگ در شرق ایالات متحده آمریکا که عمومیت دارد. Ephedra, Calligonum, انواع گونه‌های Kochia, Artemisia, Salsola و Chondrilla برگ‌های خود را در اوایل یا اواسط تابستان از دست می‌دهند. شدت خزان زودرس در نتیجه تبخیر، علاوه بر این که موجب خسارات فیزیولوژیکی به گیاه می‌شود، می‌تواند به مرگ گیاه نیز منجر شود.

به طور کلی وجود کرک‌ها سبب کاهش تبخیر می‌گردد، همین‌طور بسته شدن روزنه‌ها. ضخامت کوتیکول نیز معمولاً سبب کاهش تبخیر می‌شود. ساقه گیاه به دو شکل خود را با محیط سازش می‌دهد:

۱- ذخیره کردن آب در درون ساقه، ۲- ممانعت در برابر تبخیر و مقاومت کمتر در جهت هدایت آب.

۲- ریشه: ریشه‌ها نیز از طریق ذخیره کردن آب، نفوذ در اعماق خاک و توسعه آن‌ها در راستای مقابله با خشکی اقدام می‌نمایند.

۳- اکثر گیاهان مزوفیت (گیاهان مناطق معتدله) به میزان زیادی وابسته به میزان آبی هستند که می‌توانند درون خود ذخیره نمایند؛ این ذخیره به هنگامی که رطوبت خاک کاهش یابد و به حد نهایی پژمردگی برسد، مورد استفاده قرار می‌گیرد؛ بدین ترتیب ریشه‌های کوچک‌تر در این مدت از خشکی صدمه می‌بینند.

داشتن ریشه‌های عمیق و توسعه آن از مهم‌ترین عوامل زنده ماندن گیاهان در مناطق خشک و نیمه‌خشک است. در مناطق خشک و نیمه‌خشک، تنها گیاهانی می‌توانند به حیات خود ادامه دهند که نهال آن‌ها در ماه‌های اولیه بتوانند ریشه‌های خود را هرچه بیشتر در اعماق خاک گسترش دهند تا با ایجاد این امکان، گیاه بتواند فصل خشک را تحمل نماید. توسعه جنگل‌های بلوط در غرب و جنگل‌های پسته در شرق به میزان زیادی مبتنی بر این عمل است. البته گسست ریشه‌ها در ماه‌های اولیه زندگی نهال، بستگی به جنس و عمق خاک نیز دارد.

#### ۴-۳-۶- روش‌های اندازه‌گیری کمبود آب در گیاهان

شناخت نشانه‌های کمبود آب در گیاه و اینکه این کمبود تا چه حدی می‌تواند موجب خسارت و صدمه به گیاه شود، یکی از مسائل مهم است. برای اندازه‌گیری کمبود آب در گیاهان از سه روش می‌توان استفاده کرد:

الف- اندازه‌گیری وزن تر: در این روش در ساعت معینی از روز به جنگل رفته و بر اساس استانداردهایی که از قبل تعیین شده و همچنین روش‌های آماری، تعداد لازم از برگ درختان را جمع‌آوری و وزن نموده و بدین ترتیب در صورت کاهش وزن متوجه خواهیم شد که تا چه اندازه درختان رطوبت خود را از دست داده‌اند.

ب- اندازه‌گیری وزن خشک: چون به هنگام خشکی، گیاه مقداری از ماده خشک خود را از دست می‌دهد؛ بنابراین با اندازه‌گیری وزن خشک و تغییرات آن می‌توان بسیاری از کیفیات فیزیولوژیکی گیاهان را تجزیه و تحلیل کرد. در این روش جهت اندازه‌گیری از نظر وزنی یا عددی، هر روز میزان معینی از برگ یا ساقه یا ریشه گیاه را در آون یا درجه حرارت ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت قرار می‌دهیم و سپس وزن می‌نماییم. با تغییرات این وزن‌ها در طول ماه متوجه تغییرات فعالیت‌های فیزیولوژیکی گیاه می‌شویم.

ج- اندازه‌گیری میزان درصد آب در گیاه: وزن معینی از گیاه را با رعایت روش‌های آماری تهیه نموده و پس از توزین به مدت ۲۴ ساعت در آون در دمای ۱۰۵ درجه خشک می‌نماییم و سپس درصد آب را با فرمول زیر محاسبه می‌کنیم:

$$100 \times \frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}}{\text{وزن خشک}} = \text{درصد آب درون گیاه}$$

با این محاسبه می‌توان تغییرات درصد آب داخل گیاه را اندازه‌گیری کرد.

یکی از نکات مهم این است که گیاه به هنگام خشکی ضمن کاهش مقداری از آب داخلی گیاه که موجب خسارت آب می‌گردد، درجه حرارت داخلی گیاه نیز افزایش پیدا می‌کند؛ یعنی کمبود آب همیشه با بالا رفتن درجه حرارت داخلی گیاه است و این افزایش حرارت به نوبه خود به گیاه آسیب دیگری وارد می‌کند. در واقع مقاومت به خشکی گیاه، علاوه بر قابلیت مقاومت در برابر کاهش میزان آب داخلی، مقاومت در برابر افزایش گرما نیز هست که آن را مقاومت به گرما<sup>۱</sup> می‌نامند.

امروزه تلاش می‌شود که گیاهان را از آغاز رویش در برابر خشکی مقاوم ساخته و گونه‌های مقاوم به خشکی را شناسایی و جهت کاشت انتخاب کرد. از جمله آزمایش‌های انجام شده، درباره کاج سیاه (*Pinus nigra* var. *Austriaca*) است. بدین صورت که بذرهای کاج سیاه را پس از ضدعفونی نمودن به مدت ۴۸ ساعت در آب خیس می‌کنیم. سپس آب آن را گرفته و صبر می‌کنیم تا آثار جوانه زدن در آن ظاهر شود. در این زمان بذر را به مدت ۴۸ تا ۷۲ ساعت در معرض خشکی قرار می‌دهیم. در این دوره عمل جوانه زدن متوقف می‌شود. پس از این دوره بذر را مجدداً مرطوب کرده و پس از آنکه مجدداً جوانه‌ها شروع به رشد نمودند، بذر را در خزانه می‌کاریم. درجه حرارت لازم برای انجام این کار بین ۱۵ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد است. این روش تربیت بذر نهال دارای مزایای زیر است:

۱- نهال‌های حاصله از این بذرها در برابر خشکی بسیار مقاوم‌تر از نهال‌هایی هستند که بدون اجرای تیمار فوق تولید می‌گردد.

۲- بذرهایی که به روش فوق تیمار می‌شوند حداکثر پس از ۲۴ ساعت سبز می‌شوند.

۳- به علت سبز شدن سریع بذر و رشد آن‌ها، امکان حمله آفات و امراض در دوره سبز شدن، کم خواهد بود.

#### ۴-۳-۷- واکنش گیاه به تنش خشکی

اگر در مرحله‌ای از رشد یا در تمام دوره رشد، آب مورد نیاز گیاه به طور کامل فراهم نشود، گیاه تحت تنش رطوبتی قرار گرفته و بخشی از فعالیت‌های فیزیولوژیک و ریخت‌شناسی آن مختل می‌شود. در این شرایط آب درون بافت‌ها و سلول‌های گیاهی به اندازه‌ای کاهش می‌یابد که روند رشد گیاه دچار رکود می‌شود. تأثیر خشکی بر روی کیفیت و کمیت محصول بسیار عمیق است. اجتناب از خشکی معمولاً به علت خصوصیات ریخت‌شناسی و آناتومیکی گیاه است که این خصوصیات، خود تحت تأثیر فرایندهای فیزیولوژیکی به وجود می‌آیند و منجر به برخی سازگاری‌ها نسبت به تنش خشکی می‌شوند که می‌تواند در میان گونه‌های مختلف، متفاوت باشند.

علاوه بر صفات ریخت‌شناسی که در سازگاری گیاهان با تنش‌های محیطی نقش دارند، صفات فیزیولوژیکی نیز اهمیت حیاتی در بقا سازگاری گیاهان با تنش‌های محیطی دارند. از این رو توجه به معیارهای فیزیولوژیکی، به منظور میزان تحمل خشکی، یکی از جنبه‌های مهم اصلاح برای تحمل به خشکی است.

عامل ایجاد تنش خشکی در گونه‌های مهم بلوط اروپای مرکزی، افزایش دماست که باعث واکنش‌های فیزیولوژیکی در این گونه‌ها می‌شود. درخت زیتون با سازگاری‌هایی که در صفات فیزیولوژیکی، ریخت‌شناسی و بیوشیمیایی ایجاد می‌کند، می‌تواند کمبود آب خاک را تحمل کند؛ بنابراین خشکی، ترکیبی از صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی است که با محتوای نسبی آب برگ<sup>۱</sup>، محتوای آب ازدست‌رفته<sup>۲</sup>، کلروفیل فلورسانس<sup>۳</sup>، تجمع پروین و اسید آبسزک<sup>۴</sup>، تنظیم اسمزی، اندازه ریشه و تبادل روزنه‌ای و کارایی استفاده از آب<sup>۵</sup> در ارتباط است.

#### ۴-۳-۸- اثر تنش خشکی بر خصوصیات ریخت‌شناسی و پارامترهای رشدی

##### ۸-۳-۴- تنش آب در سطح سلول

رشد سلول حساس‌ترین فرایندی است که به وسیله تنش خشکی تحت تأثیر قرار می‌گیرد. به طور کلی وضعیت آب و هوا در گیاه به وسیله تنش آب سلول کنترل می‌شود. اثر تنش آب بر تقسیم سلولی کمتر از اثر آن بر رشد سلول است. کاهش آماس، باعث تقلیل رشد سلول می‌شود که به نوبه خود موجب کاهش نمو برگ، شاخه و ریشه‌ها می‌گردد. کاهش آماس همچنین بر دیگر فرایندهای وابسته به آماس، از قبیل باز شدن روزنه‌ها مؤثر است.

- 
1. RWC
  2. RWL
  3. CHF
  4. ABA
  5. WUE

بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیکی، ریخت‌شناسی و بیوشیمیایی گیاه نسبت به آماس سلول‌ها حساس است. لذا حفظ آماس سلول یعنی حفاظت از این فرایندها. وقتی گیاهان در معرض خشکی قرار می‌گیرند، حتی قبل از هر کاهش در آماس، انعطاف‌پذیری دیواره سلول‌های در حال رشد برگ‌ها و ساقه‌ها عموماً کم شده و توسعه سلول و در نتیجه رشد اندام کاهش می‌یابد.

#### ۸-۲-۳-۴- تغییرات رشد و نمو

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین و اصلی‌ترین عوامل تنش‌زا است که رشد گیاه را محدود می‌کند. خشکی نه تنها باعث تقلیل رشد و کم شدن وزن گیاه می‌گردد، بلکه رشد قسمت‌های مختلف گیاه را نیز تغییر می‌دهد. نسبت ریشه به قسمت هوایی افزایش می‌یابد. دیواره‌های سلولی، ضخیم و چوبی شده و میزان کوتین افزایش می‌یابد. برگ‌ها ضخیم‌تر و کوچک‌تر شده و طول ساقه‌ها کاهش می‌یابد. زمانی که یک گیاه در شرایط رطوبتی مناسب رشد نماید و سپس در شرایط خشکی قرار گیرد، این شرایط بر ویژگی‌های ریخت‌شناسی و آناتومیکی گیاه تأثیر می‌گذارد. معمولاً اثر تنش خشکی بر روی گیاه تصاعدی است. مثلاً با بسته شدن روزنه‌ها میزان فتوسنتز تقلیل پیدا کرده و تأمین دی‌اکسیدکربن نیز کاهش می‌یابد. همچنین تنش خشکی، توانایی پروتوپلاسم را برای عمل فتوسنتز کاهش داده و کاهش فتوسنتز باعث جابجایی کربوهیدرات‌ها می‌شود؛ در نتیجه مواد تنظیم‌کننده‌ی رشد کاهش می‌یابد. اختلال در متابولیسم ازت نیز باعث کاهش آماس و رشد می‌شود.

#### ۳-۸-۳-۴- برگ

اندازه برگ‌ها و خصوصیات ساختمانی برگ‌ها در گیاهانی که در معرض خشکی قرار می‌گیرند، تغییر می‌کند. سطح برگ، اندازه سلول‌ها و حجم منافذ بین‌سلولی معمولاً کاهش پیدا می‌کند؛ ولی مقدار کوتین، تعداد برگ‌ها، تعداد رگبرگ‌ها، روزنه‌ها و ضخامت لایه‌های پارانشیمی برگ‌ها افزایش می‌یابد. نتیجه این وضعیت ضخامت نسبتاً زیاد، چرمی شدن و کوتینی شدن شاخ و برگ است که از ویژگی‌های گیاهان مقاوم به خشکی است. تفاوت‌های بین ساختمان برگ‌های قسمت‌های بالا و پایین درخت و نیز برگ‌هایی که در معرض آفتاب قرار گرفته‌اند، ناشی از اختلاف تنش آب در آن‌هاست.

کاهش سطح برگ، نخستین پاسخ سازگاری به کم‌آبی است. رشد برگ به عنوان یک ویژگی ریخت‌شناسی برای ارزیابی سازگاری با کمبود آب مورد استفاده قرار می‌گیرد. با کاهش میزان آب، سلول‌ها چروکیده شده و دیواره سلولی سست می‌شود و کاهش حجم سلول سبب پتانسیل فشاری کمتر می‌شود. کاهش پتانسیل فشاری، اولین اثر مهم بیوفیزیکی تنش آب بوده و در نتیجه آن، فعالیت‌های وابسته به پتانسیل فشاری نیز کمتر می‌شود. در این میان رشد و توسعه برگ تحت تأثیر تنش کاهش می‌یابد، چرا که توسعه سلول، فرایندی وابسته به پتانسیل فشاری بوده و شدیداً به

کمبود آب حساس است. کاهش سطح برگ و ضخامت آن در برابر شرایط کمبود آب، تحت تأثیر مستقیم سلول و طولیل شدن سلول است.

حرکت برگ در جهت اجتناب از دریافت نور یک مکانیسم مفید است که برگ را در برابر صدمات نامناسب محیطی حفظ می‌نماید و برگ می‌تواند به فعالیت خود ادامه دهد. برگ‌هایی که خودشان را از نور خورشید دور نگه می‌دارند (موازی با اشعه‌ی خورشید) پاراهلیوتروپیک<sup>۱</sup> و آن‌هایی که خودشان را قائم بر نور خورشید نگه می‌دارند، دیاهلیوتروپیک<sup>۲</sup> نامیده می‌شود.

هنگامی که زاویه برگ با شاخه کاهش می‌یابد، برگ‌هایی که به حالت عمودی نزدیک می‌شوند، باعث می‌شود که سطح پایینی برگ در معرض تابش آفتاب قرار بگیرد و مقدار زیادی از نور دریافت شده، منعکس گردد. در این حالت، فعالیت فتوسنتزی این برگ‌ها کاهش می‌یابد. به طور کلی برگ‌های پهن افقی، جذب انرژی حرارتی را افزایش می‌دهند و برگ‌هایی که کوچک هستند و به طور عمودی واقع شده‌اند، بیشتر قادر به بقا در دمای بالا بدون عمل تعرق می‌باشند.

یکی دیگر از تغییرات برگ در طی تنش خشکی و به عبارت صحیح‌تر، یکی دیگر از مکانیسم‌های مقاومت در برگ، افزایش مواد مومی در سطح برگ است. لایه مومی کوتیکول خارجی، تلفات آب را از طریق کوتیکول کاهش می‌دهد و مقداری از نور آفتاب را نیز منعکس می‌کند. علاوه بر لایه مومی کوتیکول، پرزهای روی گیاه و یا کرک‌ها نیز جذب انرژی را کاهش می‌دهند.

از عوامل مؤثر در حفظ آب گیاهان به هنگام تنش کمبود آب، مقاومت کوتیکولی است. مقاومت کوتیکولی به خصوصیت کوتیکول برگ بستگی دارد و مقاومت زیاد کوتیکولی در ارتباط با کوتیکول ضخیم یا کوتیکولی که مواد آب‌گریز فراوان دارد، است. جذب انرژی توسط لایه کوتین یا مومی سطح خارجی برگ کاهش می‌یابد. افزایش کرک و موم در سطح برگ باعث افزایش ضریب بازتاب می‌شود. همچنین هوای موجود در بین کرک‌ها نیز به سرعت به حد اشباع رسیده و عمل تبخیر را متوقف می‌سازد.

پوشش پرزی، جریان هوا را بر سطح برگ کاهش می‌دهد و بدین طریق از میزان تعرق می‌کاهد؛ چرا که با افزایش سرعت باد، برداشت آب از سطح برگ سریع‌تر می‌گردد. برگ‌های بعضی از گیاهان ظاهری خاکستری – سفید دارند که به علت وجود کرک‌های متراکم روی سطح آن‌هاست. این برگ‌ها به علت انعکاس تابش خورشیدی، برگ را خنک‌تر نگه می‌دارند، اما امواج فعال قابل‌رؤیت فتوسنتزی را نیز منعکس می‌کنند و در نتیجه تثبیت کربن کاهش می‌یابد.

یکی دیگر از ساده‌ترین روش‌های مقابله با خشکی، پیچ خوردن و لوله شدگی برگ‌ها به هنگام کمبود آب است. برگ‌ها با لوله شدن سرعت تعرق را کاهش می‌دهند؛ چرا که در معرض نور بودن

- 
1. Paraheliotropic
  2. Diaheliotropic

سطح برگ را کاهش داده و روزنه‌های بالایی را از تابش مستقیم آفتاب حفظ می‌کنند. در اثر پیچش برگ در نواحی نیمه‌خشک، ۵۵ درصد و در گیاهان زیروفیت نواحی خشک، ۷۵ درصد از مقدار تعرق کاسته می‌شود.

#### ۴-۳-۸-۴- ارتفاع درخت

در اثر کمبود آب، ارتفاع درخت نیز مانند سایر پارامترهای رشد، تحت تأثیر قرار گرفته و کاهش می‌یابد. اگرچه در مورد فرایند رشد ساقه، مطالعات کمتری نسبت به فرایند توسعه برگ انجام شده است، اما رشد ساقه نیز احتمالاً توسط همان نیروی محدودکننده رشد برگ در طی تنش کنترل می‌شود.

#### ۴-۳-۸-۵- رشد قطری تنه

یکی از واکنش‌های ساختاری اولیه به خشکی، تنظیم رشد گیاه مثل کاهش ارتفاع نهال، قطر تنه و بیوماس است. تنه و شاخه‌های اصلی درختانی که به دفعات زیاد آبیاری می‌شوند، قطری در حدود دو برابر درختانی که تنش خشکی می‌بینند، دارند. این مسئله با مشاهده حلقه درختان جنگلی که در معرض فصول خشک و مرطوب قرار گرفته‌اند، به وضوح مشخص است. آبیاری تابستانه در مقایسه با آبیاری بهار در رشد قطری تنه بیشتر مؤثر است؛ زیرا بزرگ شدن تنه پس از کند شدن یا توقف رشد شاخه‌های جوان صورت می‌گیرد.

#### ۴-۳-۸-۶- ریشه

رشد ریشه به خصوصیات ژنتیکی گیاه وابسته است و تحت تأثیر عوامل محیطی است. آب یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی است که چگونگی رشد ریشه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. کمبود آب در توسعه سیستم ریشه‌ای تأثیر می‌گذارد. به نظر می‌رسد که ارتباطات ریشه و اندام هوایی به وسیله تعادل بین جذب آب توسط ریشه و فتوسنتز توسط اندام هوایی کنترل می‌شود. اندام هوایی تا زمانی رشد کرده و گسترش می‌یابد که جذب آب توسط ریشه، عاملی محدودکننده برای رشد بیشتر نگردد؛ برعکس آن ریشه‌ها تا زمانی رشد خواهند نمود که تقاضای آن‌ها برای مواد فتوسنتزی معادل با مقداری باشد که از طریق ساقه برای آن‌ها تأمین گردد. اگر آب مورد نیاز گیاه کاهش یابد، این تعادل نیز تغییر می‌یابد. زمانی که جذب آب از خاک محدود گردد، فرایند توسعه برگ خیلی زود تحت تأثیر قرار می‌گیرد. ولی فعالیت فتوسنتزی به میزان کمتری متاثر می‌گردد، در نتیجه سهم بیشتری از مواد، آسیمیله شده و گیاه می‌تواند در سیستم ریشه‌ای توزیع شود و گیاه رشد کند.

ریشه به عنوان یک سیستم جهت ایجاد تحمل خشکی و در راندمان جذب آب، مهم است. جذب آب به اندازه ریشه (طول و حجم) و فعالیت ریشه و توزیع آن بستگی دارد. ریشه‌های عمیق در جذب

آب و ریشه‌های سطحی علاوه بر جذب آب، در جذب مواد غذایی نیز شرکت دارند. کم‌آبی گسترش ریشه را برای دسترسی به خاک‌های مرطوب افزایش می‌دهد. نسبت زیاد ریشه به اندام هوایی، یکی از راه‌های مؤثر مقاومت در برابر خشکی است؛ زیرا در این حالت سطح تعرق‌کننده (اندام هوایی) کم شده و ریشه‌های گیاه، آب را از حجم وسیع‌تری از خاک جذب می‌کنند. هرچه آب و هوا خشک‌تر باشد، این نسبت در گیاه افزایش می‌یابد. نقش ریشه در شرایط تنش کمبود آب بسیار مهم است. ریشه‌ها شرایط مختلف خاک را حس کرده و پیام‌هایی را مبنی بر بسته شدن روزنه‌ها و کاهش سرعت افزایش سطح برگ ارسال می‌کنند.

#### ۷-۸-۳-۴- اثر تنش خشکی بر روی مساحت سطح برگ و تعداد برگ

یکی از راه‌های اساسی کاهش تلفات آب در گیاهان خشکی‌پسند، قابلیت آن‌ها در کاهش سطح برگ است. کاهش در سطح پوشش برگ، موجب کاهش اتلاف تعرقی آب می‌شود. ریزش برگ یا تولید برگ کمتر، یکی از واکنش‌های سازگاری است و مکانیسم متداولی برای بقا گیاهان در مواجهه با تنش خشکی است. هرچند که ریزش برگ ممکن است اتلاف تعرقی آب برگ را کاهش می‌دهد، ولی می‌تواند ظرفیت فتوسنتزی را نیز کاهش دهد. سطح برگ در بلوط همیشه‌سبز (*Quercus ilex*) تابع محیط (اقلیم و خاک) و آب و کربن قابل‌دسترس است. در شرایط تنش خشکی پایدار شاخص سطح برگ (*Quercus ilex*) افزایش می‌یابد.

نتایج آزمایش‌های مختلف نشان داد که شاخص سطح برگ به آب قابل دسترس که شامل اقلیم هم می‌شود (میزان رطوبت و پتانسیل تبخیر و تعرق) و فاکتورهای خاکی (ظرفیت نگهداری و ذخیره کردن آب) وابسته است. تحت شرایط خشکی در انتهای فصل رشد، نگهداری سطح برگ صفت نامطلوبی است؛ ولی تحت شرایط تنش متناوب، صفت مطلوبی خواهد بود.

#### ۴-۳-۹- کارکرد فیزیولوژیکی درختان در مقابل خشکی

##### ۱-۹-۳-۴- تأثیر خشکی بر روی فتوسنتز

گیاهان با استفاده از آب، طی فرایند فتوسنتز، دی‌اکسیدکربن و مواد معدنی و سایر احتیاجات خود را تأمین می‌کنند. عمل فتوسنتز تحت تأثیر عوامل فیزیکی مختلف محیط زندگی است و این وابستگی در فتوسنتز شاید بیشتر از سایر فرایندها، برای رشد ضروری باشد. ممکن است گیاهی برای موفقیت و سازگاری در محیط تنش، به شدت به عملکرد دستگاه فتوسنتزکننده خود وابسته باشد. تنش خشکی از طریق کاهش سطح برگ، بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فعالیت‌های پروتوپلاسم موجب تقلیل فتوسنتز می‌گردد.

یکی از عوامل مهم در کاهش فتوسنتز بسته شدن روزنه‌ها در شرایط کمبود آب هست که نتیجه آن کاهش هدایت روزنه‌ای و در نهایت کاهش میزان فتوسنتز است. گیاهان بومی مناطق خشک قادرند فتوسنتز را در پتانسیل آبی کمتری نسبت به گیاهان بومی مناطق مرطوب انجام دهند. کم شدن میزان فتوسنتز در اثر تنش خشکی اغلب بر رشد و تولید گیاه مؤثر است. هر چقدر گیاه به خشکی مقاوم‌تر باشد، این کاهش (فتوسنتز و رشد) کمتر خواهد بود. کم شدن فتوسنتز در کاهش نرخ جذب کربن در طی تنش خشکی به طور عمده وابسته به بسته شدن روزنه‌هاست.

گرچه تخمین زده می‌شود که معمولاً کمتر از یک درصد آبی که وارد گیاه می‌شود، صرف فتوسنتز می‌شود، ولی کمبود آن در گیاه اثرات زیادی بر میزان فتوسنتز دارد. در آزمایشی که بر روی درختان بالغ و نهال‌های (*Quercus ruber*) انجام گرفت، نشان داده شد که ظرفیت فتوسنتزی درختان بالغ شش برابر نهال‌ها در طول فصل خشک است. این اختلاف ظرفیت فتوسنتزی ۵۰ درصد تحت تأثیر تغییرات اقلیمی و محیطی و ۵۰ درصد تحت تأثیر تنش خشکی است.

میزان فتوسنتز در گونه *Alnus maritime* در تنش ملایم و متوسط افزایش می‌یابد، ولی در طول تنش خشکی شدید، کاهش معنی‌داری را نشان می‌دهد و نسبت به سایر گونه‌های بومی در خاک‌های با زهکشی مناسب، به خشکی مقاوم‌تر است که این مقاومت به خشکی می‌تواند مربوط به بخشی از گیاه باشد که دائماً فتوسنتز می‌کند و میزان هدایت روزنه‌ای کنترل می‌شود. عوامل مؤثر بر فتوسنتز در طول دوره خشکی، عبارتند از: محدودیت‌های روزنه‌ای و مزوفیلی.

#### ۲-۹-۳-۴- محتوای نسبی آب

روش‌های مختلفی برای تعیین وضعیت آبی گیاه وجود دارد. از جمله این روش‌ها می‌توان به تعیین پتانسیل آب برگ و محتوای نسبی آب اشاره کرد. مقدار آب نسبی برگ در مقایسه با دیگر تغییرهای وضعیت آب گیاه، شاخص بهتری است. چون روزنه‌ها، تعادل بین جریان خروجی و ورودی برگ را تنظیم می‌کنند و اندازه‌گیری مقدار آب نسبی برگ، وضعیت روزنه‌ها را بهتر مشخص می‌کند.

محتوای آب نسبی شاخسی از پتانسیل آب گیاه است. در گذشته مطالعات اولیه از وضعیت آب گیاه به اندازه‌ی میزان آب بر اساس اختلاف وزن تر و خشک محدود می‌شد؛ اما از آنجایی که تغییرات معنی‌دار دوره‌ای و موقتی در میزان آب گیاه وجود دارد، این شاخص مناسب به نظر نمی‌رسد. امروزه از محتوای آب نسبی برگ و یا از کمبود اشباع آب به عنوان عوامل مهم‌تر استفاده می‌شود. این روش معنی‌دارترین روش اندازه‌گیری مقدار آب در بافت‌های گیاهی بوده و به همین دلیل کاربرد آن بیش از سایر روش‌هاست.

محتوای آب نسبی برگ در اثر تنش کاهش می‌یابد؛ و هرچه گیاه به خشکی مقاوم‌تر باشد میزان آب نسبی در آن بالاتر و به ۱۰۰ نزدیک‌تر است. با کاهش محتوای نسبی آب به میزان ۸ تا ۱۰ درصد،

گیاه با تنش ضعیف، با کاهش بیش از ۱۰ و کمتر از ۲۰ درصد، با تنش ملایم و در صورت کاهش محتوای آب نسبی بیش از ۲۰ درصد، گیاه با تنش شدید مواجه خواهد بود. در شرایطی که محتوای نسبی آب بیش از ۵۰ درصد کاهش یابد، گیاه بیش از نصف آب بافتی خود را از دست داده و می‌توان گفت که خشک می‌شود.

برای اندازه‌گیری میزان محتوای نسبی آب وزن برگ تر با استفاده از ترازوی دیجیتالی با دقت ۰/۰۰۱ اندازه‌گیری شده و به‌عنوان وزن تر (FW) در نظر گرفته می‌شود. سپس نمونه‌ها به مدت ۱۲ ساعت در قوطی‌های حاوی آب مقطر قرار داده شده تا به حالت اشباع خود برسند و در این حالت نیز توزین شده و وزن اشباع (SW) به دست می‌آید. درنهایت نمونه‌های اشباع‌شده به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفته و وزن خشک آن‌ها اندازه‌گیری می‌شود و محتوای نسبی آب با استفاده از رابطه زیر قابل محاسبه است (Salvador, 2004):

$$100 \times \frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}}{\text{وزن خشک} - \text{وزن آماس}} = \text{محتوای نسبی آب}$$

میزان محتوای نسبی آب بر روی دو جمعیت از (*Picea asperata*) از دو منطقه خشک و مرطوب در جدول زیر نشان داده شده است. خشکی باعث کاهش میزان محتوای نسبی آب در برگ‌های سازش‌یافته به نور در هر دو جمعیت مورد مطالعه، شده است. نمونه‌های بررسی‌شده از مناطق خشک، دارای محتوای آب نسبی پایین‌تری نسبت به نمونه‌های مناطق مرطوب هستند. (Duan et al. 2005)

جدول ۴-۱- تغییرات محتوای نسبی آب برگ سازش یافته به نور و سایه در جمعیت‌های *Picea asperata*

| تیمار          | جمعیت | مرطوب | خشک   |      |
|----------------|-------|-------|-------|------|
|                |       | سایه  | آفتاب | سایه |
| محتوای نسبی آب | اول   | ۸۹/۹  | ۸۶/۷  | ۷۸/۷ |
|                | دوم   | ۷۷/۷  | ۸۶/۳  | ۷۴/۳ |

### ۳-۹-۳- پتانسیل آب برگ

وضع دینامیک آب در گیاه به طور عمده به وسیله فرایندهای تعرق و جذب کنترل می‌شود. هرگاه شدت تعرق از شدت جذب آب بیشتر شود، حجم آب در درون گیاه کاهش می‌یابد. این امر سبب کاهش آماس سلول، بیشتر منفی شدن پتانسیل آب سلول‌ها و کاهش هیدراسیون پروتوپلاسم و دیواره سلولی می‌شود.

فعالیت بیوشیمیایی پروتوپلاسم بیشتر تحت تأثیر وضعیت ترمودینامیکی آب است. وضعیت ترمودینامیکی آب در یک سلول را می‌توان با پتانسیل شیمیایی آب خالص مقایسه کرد و اختلاف موجود را به صورت انرژی پتانسیل بیان نمود. طی تنش خشکی، پتانسیل آب برگ و پتانسیل اسمزی منفی‌تر شده و فشار آماس به سمت صفر میل می‌کند. پتانسیل اسمزی نه تنها به وسیله کمبود آب، بلکه توسط فرایندهای تنظیم اسمزی (تجمع قند، پرولین و یون‌ها در واکوئل‌ها) تغییر می‌یابد. هرچه گیاه نسبت به خشکی مقاوم‌تر باشد، در زمان مواجه با خشکی تغییرات کمتری در پتانسیل آب برگ خود ایجاد می‌کند.

اندازه‌گیری پتانسیل آب در سلول‌ها و بافت‌های گیاهی یکی از مسائل دقیق و مهم در مطالعه روابط آب و گیاه است. پتانسیل آب گیاه در طبیعت همیشه کمتر از صفر و منفی‌تر از خاک و در شرایط خاکی کمتر از شرایط نرمال و در روز کمتر از شب است. هنگام خشکی خاک، سه تغییر در واکنش پتانسیل آب برگ و سرعت تعرق رخ می‌دهد: (۱) سرعت تعرق کمتر از شرایطی است که آب کافی در اختیار گیاه است. (۲) پتانسیل آب برگ کمتر (منفی‌تر) از شرایط عادی است. (۳) در یک سرعت تعرق مشخص، پتانسیل آب برگ در بعدازظهر کمتر از صبح است.

#### ۴-۳-۹-۴-تنظیم اسمزی

تنظیم اسمزی یک مکانیسم مهم برای سازش به خشکی است. تنظیم اسمزی با تجمع مواد حل‌شده در شرایط تنش، احتمالاً متمایزترین چشم‌انداز از واکنش سازش‌پذیری به تنش‌هایی است که مولفه‌های از تنش آب را (نظیر خشکی، یخبندان و شوری) در بر می‌گیرد. تنظیم اسمزی به شدت به میزان تنش آبی گیاه وابسته است. تنظیم اسمزی موجب افزایش نیروی برنده در راستای جذب آب شده و به سلول‌ها اجازه می‌دهد آب بیشتری را که مقدار آن در پتانسیل آبی کاهش یافته، نگهداری کنند.

گیاهانی که قدرت تنظیم اسمزی بهتری دارند، می‌توانند به خاطر وضعیت مطلوب‌تر آب برگ، مقدار فتوسنتز بیشتری تحت شرایط تنش خشکی داشته باشند که این امر موجب بالا رفتن میزان رشد و تولید و مقدار ماده خشک تحت شرایط خشکی می‌گردد. گیاهان حساس به خشکی دارای ظرفیت‌های تنظیم اسمزی پایین‌تری می‌باشند.

#### ۴-۳-۱۰-تأثیر تنش خشکی بر عملکرد بیوشیمیایی گیاه

کمبود آب عاملی است که به‌طور طبیعی فعالیت‌های متابولیسمی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. متابولیت‌های گیاهی بر اساس خصوصیات ویژه گونه‌ای، اهمیت در نمو گیاه و غلظت وزن خشک ماده گیاهی، به دو گروه اولیه و ثانویه تقسیم می‌شوند. میزان تولید هر دسته از متابولیت‌ها با توجه

به شرایط موجود هر گیاه متفاوت است. تنش‌ها و به خصوص تنش خشکی، به عنوان عامل مؤثر در تولید هر آنچه گیاه می‌سازد، قابل تأمل و بررسی است.

متابولیت اولیه: مواد شیمیایی گیاهی از قبیل کربوهیدرات‌ها، چربی‌ها، آمینواسیدها، پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و کلروفیل‌ها به علل زیر ترکیبات متابولیسمی اولیه نامیده می‌شوند:

۱. برای رشد و بقای گیاهان اساسی هستند.

۲. در تمام گونه‌های گیاهی یافت می‌شوند.

متابولیت‌های ثانوی: ترکیباتی از قبیل ترپنوئیدها، فنل‌ها و آلکالوئیدها به علل زیر ترکیبات متابولیسمی ثانویه نامیده می‌شوند:

۱. به عنوان ترکیبات دخیل در بیوسنتز متابولیت‌های نخستین گیاهی شناخته نمی‌شوند.

۲. بیوسنتز و تجمع آن‌ها عموماً محدود به تعدادی از گونه‌های گیاهی خاص است.

۳. از نظر عملکرد همراه با متابولیت‌های نخستین وارد عمل می‌گردند.

در گذشته متابولیت‌های ثانویه را جزء پس‌مانده‌های گیاهی محسوب می‌کردند، اما با یافته‌های جدید اهمیت آن‌ها بیش از پیش آشکار شده است. برخی متابولیت‌های ثانویه برای گیاهان مانند متابولیت‌های اولیه حیاتی هستند؛ برای مثال آبسزیک اسید و ژبیرلین‌ها به گروه متابولیت‌های ثانویه تعلق دارند، ولی هر دو آن‌ها فیتوهورمون‌هایی هستند که در کنترل رشد و نمو، تمایز و خواب در گیاهان دخالت دارند.

تنش خشکی در اغلب موارد بر تولید متابولیت‌ها اثری مثبت و البته گاهی نیز اثر منفی می‌گذارد. تنش خشکی به واسطه اثر مستقیم آن بر روی فتوسنتز و مسیرهای سنتز متابولیت‌ها، به طور بارزی در انواع متابولیت‌ها (از هر دو جنبه کمی و کیفی) اثر می‌گذارد که این امر می‌تواند به علت تولید یا مصرف آب در بیوسنتز متابولیت‌ها، دخالت متابولیت‌ها در عملکرد سلول، از قبیل تغییر و تنظیم فشار اسمزی، حفاظت اسمزی، تنظیم یونی، ذخیره کردن کربن و یون‌ها، انتقال، جذب و دفع مواد، دفع و سم‌زدایی از طریق ریشه‌ها، تنظیم فعالیت آن‌ها و نقش این فعالیت‌ها در تغییر مقاومت نسبت به خشکی و دلایل دیگر باشد.

#### ۱-۳-۴- تأثیر خشکی بر روی رنگیزه‌های گیاهی

گیاهان سبز در فرایند فتوسنتز، انرژی نورانی را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کنند. به طور کلی فتوسنتز شامل دو سلسله واکنش متفاوت است. واکنش‌های فتوشیمیایی (نیازمند به نور) که به جذب انرژی نیاز دارند و واکنش‌های بی‌نیاز از نور که به تولید کربوهیدرات‌ها و دیگر مواد پروتوپلاسم می‌انجامد.

نخستین مرحله در واکنش‌های فتوشیمیایی، جذب نور توسط رنگیزه‌هاست. رنگیزه‌ها مولکول‌هایی هستند که پرتوهای نور مرئی را جذب می‌کنند، بنابراین رنگی هستند. رنگیزه‌های گیاهی به دو دسته کلروفیل‌ها (سبزرنگ) و کاروتنوئیدها (قرمز، نارنجی یا زرد) تقسیم می‌شوند. کلروفیل در گیاهان عالی به دو نوع a و b تقسیم می‌شوند. کلروفیل‌های a و b اصلی‌ترین رنگیزه‌ها هستند. کلروفیل a در جذب و جمع‌آوری انرژی نورانی و تبدیل آن به انرژی شیمیایی قابل استفاده در فتوسنتز دخالت دارد؛ از این رو به آن رنگیزه اصلی می‌گویند. کلروفیل b و کاروتنوئیدها، تنها در جذب نور شرکت دارند و نور جذب‌شده را در اختیار کلروفیل b قرار می‌دهند. از این رو به آن‌ها رنگیزه‌های کمکی می‌گویند.

یکی از پارامترهایی که معمولاً برای ارزیابی تنش خشکی و دیگر تنش‌های محیطی بر روی گیاهان مورد بررسی قرار می‌گیرد، میزان رنگ‌دانه کلروفیل است. آب از مواد اصلی تشکیل‌دهنده یاخته‌ی زنده است و در ساخته شدن کلروفیل نقش اساسی دارد. خشکی، سبب کاهش محتوای کلروفیل سلول‌های گیاهی می‌شود. در اثر خشکی کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید کاهش یافته و نسبت کلروفیل a به کلروفیل b تغییر می‌کند. خشک شدن بافت‌های برگ نه تنها مانع ساخته شدن کلروفیل می‌شود، بلکه تخریب کلروفیل موجود را هم باعث می‌شود.

کاروتنوئیدها به هنگام تنش کمبود آب، علاوه بر اینکه در جذب و انتقال فوتون‌های نوری به عنوان رنگیزه‌های کمکی مؤثر هستند، نقش‌های مهم دیگری چون محافظت از غشای تیلاکوئیدی و جلوگیری از فتواکسیداسیون نوری کلروفیل را نیز عهده‌دار هستند. کاروتنوئیدها آخرین رنگ‌دانه‌هایی هستند که تجزیه می‌شوند و از بین می‌روند. کاهش میزان کلروفیل تحت تنش خشکی به کاهش قابل توجه فتوسنتز مربوط می‌شود؛ چون فعالیت کلروفیل به انرژی فتوسنتز بستگی دارد. یکی از مهم‌ترین دلایل کاهش کلروفیل‌ها به هنگام تنش خشکی، تخریب آن‌ها به وسیله گونه‌های فعال اکسیژن ( $\text{H}_2\text{O}_2$  و  $\text{OH}^\cdot$  و  $\text{O}_2^\cdot$ ) است. کاروتنوئیدها در مهار کردن گونه‌های فعال اکسیژن نقش مهمی دارند. کاهش در کاروتنوئیدها نشان می‌دهد که تنش خشکی، تنش پایدار اکسیداتیو را با تجمع گونه‌های فعال اکسیژن ایجاد می‌کند.

تحقیقات مختلف نشان داده است که تحت تأثیر خشکی، میزان کلروفیل در گیاهان مزوفیت و هیدروفیت کاهش می‌یابد؛ ولی در گیاه تاغ که یک گونه خشکی‌پسند است، غلظت کلروفیل افزایش معنی‌داری را نشان می‌دهد. مجموع رنگ‌دانه‌های a و b در گونه تاغ با افزایش دفعات آبیاری کاهش قابل تاملی را بروز می‌دهد. نسبت کلروفیل a به b با افزایش دفعات آبیاری در گونه تاغ به شدت کاهش می‌یابد. به عبارت دیگر، افزایش آبیاری به میزان بیشتری باعث کاهش کلروفیل a می‌شود. در گیاهان خشکی‌پسند، برعکس گیاهان رطوبت‌پسند، آبیاری زیاد باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های پراکسیدازی می‌شود که تجزیه کلروفیل را به همراه دارد.

بررسی تنش خشکی بر روی ۹ گونه اکالپتوس نشان داد که تنش خشکی بر روی رنگریزه‌های گیاهی تأثیر می‌گذارد. به منظور اعمال تیمارهای خشکی از پلی‌اتیلن گلیکول استفاده شد و سطوح مختلف اسمزی شامل: شاهد، ۱-، ۳-، ۶- و ۱۲- بار اعمال شد. بعد از گذشت ۶۰ روز گیاهان برای بررسی برداشت شدند. میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل و کاروتنوئیدها تحت تأثیر تیمارهای خشکی کاهش یافت و با افزایش شدت تنش، میزان کاهش بیشتر شد. همچنین نسبت کلروفیل a به b کاهش یافت. (جدول ۴-۲) کاهش در میزان کلروفیل برگ تحت تنش خشکی ممکن است باعث کارایی فتوسنتز در گیاهان گردد و گیاهانی که بتوانند کلروفیل خود را حفظ نمایند، می‌توانند فتوسنتز بالاتری داشته باشند.

جدول ۴-۲- مقایسه میانگین اثر تیمارهای مختلف خشکی بر رنگریزه‌های گیاهی گونه Eucalyptus. Gillii

| صفات<br>تیمار | کلروفیل a | کلروفیل b | کلروفیل کل | نسبت کلروفیل a<br>به b | کاروتنوئید |
|---------------|-----------|-----------|------------|------------------------|------------|
| شاهد (کنترل)  | ۱/۹۷      | ۰/۶۳      | ۲/۶        | ۳/۱۳                   | ۴/۵        |
| ۱-            | ۱/۸۴      | ۰/۶       | ۲/۴۴       | ۳/۰۷                   | ۴/۳        |
| ۳-            | ۱/۶۷      | ۰/۵۵      | ۲/۲۲       | ۳/۰۲                   | ۴/۱        |
| ۶-            | ۱/۳۲      | ۰/۴۷      | ۱/۸        | ۲/۷۷                   | ۳/۸        |
| ۱۲-           | ۱/۱۶      | ۰/۴۴      | ۱/۶        | ۲/۶۵                   | ۳/۶        |

#### - اندازه‌گیری رنگریزه‌های گیاهی

برای اندازه‌گیری محتوای کلروفیل، ابتدا ۰/۱ گرم نمونه برگ گیاهان کنترل و تحت تنش را در هاون چینی با سه میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد کاملاً ساییده و حجم نهایی عصاره به ۱۵ میلی‌لیتر افزایش یافت. سپس عصاره با استفاده از سانتریفیوژ به مدت ۱۰ دقیقه با سرعت ۵۰۰۰ g صاف شد. از دستگاه اسپکتروفتومتر برای اندازه‌گیری میزان جذب نمونه‌ها استفاده شد. ابتدا دستگاه با استون ۸۰ درصد صفر شده و سپس میزان جذب عصاره استخراج شده در طول موج‌های ۶۴۵ نانومتر، ۶۶۳ نانومتر، ۴۸۰ نانومتر و ۵۱۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد. سپس با استفاده از رابطه‌های زیر کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید قابل محاسبه گردید (Arnon 1967):

$$\text{کلروفیل a} = \frac{V}{1000} \times W \times [ (12.7 \times A_{663}) - (2.69 \times A_{645}) ] \text{ میلی گرم کلروفیل a در هر گرم برگ تر}$$

$$\text{کلروفیل b} = \frac{V}{1000} \times W \times [ (22.9 \times A_{645}) - (4.69 \times A_{663}) ] \text{ میلی گرم کلروفیل b در هر گرم برگ تر}$$

$$\text{کلروفیل کل} = \frac{V}{1000} \times W \times [ (20.2 \times A_{645}) - (8.02 \times A_{663}) ] \text{ میلی گرم کلروفیل کل در هر گرم برگ تر}$$

$$\text{کاروتنوئید} = \frac{V}{1000} \times W \times [ (A_{480} - 1.49 \times A_{645}) \times 7.6 ] \text{ میلی گرم کاروتنوئید در هر گرم برگ تر}$$

در رابطه‌های بالا،  $A$  میزان جذب در طول موج مورد نظر،  $V$  حجم نهایی استون ۸۰ درصد برحسب میلی‌لیتر و  $W$  اندازه برگ تازه برحسب گرم است.

#### ۲-۱۰-۳-۴- پرولین و تغییرات آن تحت تنش خشکی

تنش خشکی علاوه بر تأثیر بر فتوسنتز، خصوصیات بیوشیمیایی گیاه را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. کاهش محتوای پروتئین تحت تنش خشکی، با افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین و نیز تجمع اسیدآمینو پرولین گزارش شده است. پرولین نقش کلیدی در نگهداری پروتوپلاسم سلول‌های گیاهی و فعالیت برگ‌ها بر عهده دارد. خصوصیات بیوشیمیایی مانند مقدار اسیدآمینو پروینپرولین و پایداری کلروفیل می‌توانند به عنوان معیاری برای گزینش گونه‌های مقاوم به خشکی مورد استفاده قرار گیرند.

میزان پرولین به هنگام کمبود آب در گیاه افزایش می‌یابد. افزایش غلظت پرولین رایج‌ترین و عمومی‌ترین عکس‌العملی است که به محض کمبود آب یا کاهش پتانسیل اسمزی در گیاه مشاهده می‌شود. بنابراین پرولین به عنوان شاخصی قابل قبول از تنش محیطی است که بر گیاهان اعمال می‌شود. پرولین یک ترکیب ناپایدار است و در اثر بهبود وضعیت آب به سرعت از بین می‌رود. تجمع پرولین در هنگام تنش خشکی از طریق کاهش پتانسیل اسمزی سلول، به حفظ چندین فرایند فیزیولوژی مثل فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و توسعه برگ کمک می‌کند. همچنین پرولین نقش آنتی-اکسیدان، عاملی در انتقال انرژی و خواص ضروری دیگری را برای تعادل سلولی و انتقال از یک مرحله به یک حالت سازش یافته جدید، نشان می‌دهد.

پرولین می‌تواند به عنوان مولکول تنظیم‌کننده یا سیگنالی برای فعال کردن چندین واکنش که بخشی از فرایند سازگاری هستند، عمل کند. پرولین در تمام اندام‌های گیاه در طی تنش خشکی تجمع می‌یابد، ولی سریع‌ترین و وسیع‌ترین انباشت را در برگ‌ها دارد. تجمع در ریشه‌ها، با گسترش کمتر و با تأخیر زمانی نسبت به تجمع در برگ‌ها صورت می‌گیرد.

علاوه بر نقش تنظیم اسمزی، پرولین به عنوان یک محافظ در برابر تنش عمل می‌کند؛ بدین ترتیب که به طور مستقیم یا غیرمستقیم با ماکرومولکول‌ها اثر متقابل داشته و از این طریق به حفظ شکل و ساختار طبیعی آن‌ها، حین تنش کمک می‌کند. به استثناء موارد معدود، در شرایط کمبود شدید آب، اسیدآمینو آزاد، خصوصاً پرولین، در بافت‌های گیاهی جمع می‌شود. تجمع پرولین با توانایی گیاه برای زنده ماندن در شرایط کمبود آب مرتبط است. در واقع پرولین سبب پایداری فرم طبیعی پروتئین‌ها می‌شود و از به هم خوردن شکل طبیعی ترکیبات آنزیمی ممانعت می‌کند.

اثر خشکیدگی تاجی بر روی میزان برگ‌های بلوط ایرانی<sup>۱</sup> در استان ایلام مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج این پژوهش نشان داد که درختان با خشکیدگی تاجی بیشتر، دارای میزان بالاتری از پرولین هستند. همچنین بررسی تنش خشکی بر روی گونه‌های اکالیپتوس نشان داد که در اثر تنش خشکی، میزان پرولین در برگ و ریشه گیاهان تحت تنش افزایش یافته است. میزان پرولین با شدت تنش، افزایش بیشتری نشان داد. تجمع پرولین در هنگام تنش، یک پاسخ عمومی از طرف گیاهان تحت تنش است. تجمع پرولین در اثر خشکی می‌تواند در نتیجه سنتز پرولین در بافت، ممانعت از اکسیداسیون پروتئین و جلوگیری از شرکت پرولین در ساخت پروتئین‌ها باشد.

### ۳-۱۰-۳-۴- اندازه‌گیری پرولین

برای اندازه‌گیری پرولین آزاد برگ، مقدار ۰/۵ گرم از بافت برگ، همراه با ۱۰ میلی‌لیتر سولفوسالسیلیک ۳٪ (یا اسید سولفوریک ۳٪) در یک هاون چینی به مدت سه دقیقه ساییده می‌شود. محلول هموژنیزه‌شده توسط کاغذ صافی واتمن شماره دو صاف می‌گردد. سپس ۲ میلی‌لیتر از محلول صاف شده با ۲ میلی‌متر از معرف نین‌هیدرین و ۲ میلی‌لیتر اسیداستیک در یک لوله آزمایش ریخته و برای مدت یک ساعت در دمای ۹۰ درجه سانتی‌گراد در حمام آب گرم قرار داده می‌شود. سپس به محلول واکنش در لوله آزمایش، پس از سرد شدن ۴ میلی‌لیتر تولوئن اضافه می‌گردد و لوله آزمایش به مدت ۱۵ تا ۲۰ ثانیه به شدت هم زده و مخلوط می‌گردد. سپس جذب نوری محلول روئی واکنش از طریق دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر با استفاده از محلول بلانک تولوئن خوانده می‌شود و غلظت اسید آمینه پرولین آزاد نمونه با استفاده از یک منحنی استاندارد خالص پرولین تعیین می‌گردد و میزان پرولین بر اساس رابطه زیر در گرم وزن تر نمونه محاسبه می‌گردد: (Bates, 1973)

$$\text{گرم نمونه} / \frac{\text{میلی لیتر تولوئن} \times \text{میکرو گرم پرولین بر میلی لیتر}}{\text{میکروگرم بر میکرومول}} = \frac{\text{میکرومول پرولین بر گرم وزن تر}}{۱۱۵/۵}$$

### ۴-۱۰-۳-۴- کربوهیدرات‌ها

کربوهیدرات‌ها هم در متابولیسم گیاهان و هم در ساختمان آن‌ها نقش اساسی بازی می‌کنند. میزان کربوهیدرات‌ها در بافت‌های مختلف گیاهی و به طور روزانه و فصلی متغیر هستند و این تغییرات به دلیل ارتباط مستقیم آن‌ها با فرایندهای فیزیولوژیکی نظیر فتوسنتز، انتقال و تنفس اهمیت خاصی

دارند. قندها ممکن است با حفاظت غشائی به تحمل خشکی پروتوپلاسمی کمک کنند. برگ‌ها در مقایسه با سایر قسمت‌های گیاه، مقدار بیشتری کربوهیدرات ذخیره می‌کنند. تأثیر مهم قندهای محلول در تحمل خشکی تأیید شده است و ارتباط آن‌ها با تغییرات فاز غشائی کاملاً مورد قبول است. طی مطالعات صورت گرفته مشخص شد که در اثر آبیگری، ارگانایسم‌های مقاوم به خشکی در مقایسه با انواع حساس به خشکی، دارای سطوح بالاتری از قندهای محلول هستند. قندهای محلول به واسطه حفظ آماس در برگ‌های تحت تنش، از هیدراسیون پروتئین‌ها و غشاهای سلولی جلوگیری می‌کنند. با توجه به اینکه تجمع بالای یون‌ها جهت تنظیم اسمزی در حین تنش خشکی، منجر به خسارت در سلول در اثر اختلاف در ساختمان غشاها می‌شود، غلظت مناسبی از املاح محلول مانند قندها می‌تواند غشاها را از این خسارت محافظت نماید.

تجمع قندهای محلول نتیجه برخی فعل و انفعالات است که تشکیل یا انتقال قندها را در برگ متأثر می‌سازد. این پاسخ‌ها منجر به ممانعت از فتوسنتز در تنش کمبود آب می‌گردد. در دوره‌های ملایم خشکی، گیاه توازن تثبیت کربن خود در برگ‌ها را تا حدودی به شکل کربوهیدرات‌های محلول حفظ می‌کند تا بدین وسیله فرایندهای متابولیکی را کنترل نمایند. قندهای ساخته شده در برگ‌ها ممکن است در برگ باقی مانده یا از طریق آوندهای آبکشی به قسمت‌های دیگر گیاه منتقل گردند. این قندها ممکن است در تنفس، ساخت بیشتر بافت‌های گیاهی، تنظیم اسمزی یا تبدیل مواد به صورت مواد ذخیره‌ای مصرف شوند. یکی از عوامل فیزیولوژیکی که برای ارزیابی وضعیت کیفی درختان وجود دارد، توجه به میزان کربوهیدرات‌هاست. به این خاطر که کربوهیدرات‌ها، منبع اصلی انرژی متابولیسم گیاهی و اولین مواد حاصل از فتوسنتز هستند و نقشی ضروری در زندگی گیاهان ایفا می‌کنند.

#### – روش اندازه‌گیری کربوهیدرات محلول

برای استخراج کربوهیدرات محلول، مقدار ۰/۱ نمونه خشک شده برگ را وزن کرده و در یک بالن ۵۰ میلی‌لیتری به حجم رسانیده و سپس به مدت یک ساعت با در بسته در حمام آب گرم ۹۵ درجه سانتی‌گراد قرار می‌گیرد. عصاره را از کاغذ صافی عبور داده و تا زمان آزمایش در یخچال نگهداری می‌شود. بهتر است نمونه‌ها در همان روز تهیه شود. سپس مقدار ۲ میلی‌لیتر از عصاره‌ی گیاهی مورد نظر را به داخل لوله پیپت ریخته و به آن مقدار ۱ میلی‌لیتر فنول و ۵ میلی‌لیتر اسید سولفوریک غلیظ افزوده و برای تثبیت رنگ به مدت ۴۵ دقیقه در دمای اتاق نگهداری می‌شود. سپس مقدار جذب نمونه‌ها با دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۹۰ نانومتر خوانده می‌شود. (Dubois et al. 1956)

#### ۴-۳-۱۱-عناصر غذایی

خشکی و تغذیه معدنی ممکن است به چند طریق بر یکدیگر تأثیر متقابل داشته باشند، که نتیجه آن به این گونه است:

۱. کاهش انتقال یون‌ها به ریشه‌ها
۲. تغییر جذب یون‌ها به وسیله ریشه‌ها
۳. تغییر تقاضای ریشه و اندام‌های هوایی برای مواد معدنی
۴. کاهش انتقال از طریق گیاه
۵. کمبود یا تجمع یون‌هایی که ممکن است در متابولیسم اختلال ایجاد کرده یا پاسخ‌های سازشی القا کنند.

در یک گیاه، برگ‌ها و بافت‌های پوستی دارای بیشترین عناصر معدنی و اندام‌های چوبی دارای کمترین عناصر معدنی هستند. عناصر اصلی غذایی اصلی یا پرمصرف هستند، مانند: نیتروژن، فسفر، پتاسیم، گوگرد، کلسیم و منیزیم؛ یا عناصر کم‌مصرف هستند، مانند: آهن، منیزیم، روی، مس، بر، مولیبدن و کلر؛ البته این به معنای کم‌اهمیت بودن آن‌ها نیست، زیرا آن‌ها برای گیاه ضرورتی حیاتی دارند و قابل جایگزینی با عناصر دیگر نیستند.

گیاهانی که در پتانسیل آبی پایین رشد می‌نمایند، نه تنها میزان جذب آن‌ها کاهش می‌یابد، بلکه به علت کاهش تعرق، مواد غذایی کمتری نیز جذب می‌نمایند. اغلب جذب آنیون‌های چندظرفیتی و کاتیون‌ها در هنگام خشکی کاهش می‌یابد. ازت، فسفر و پتاسیم، سه عنصر اصلی مورد نیاز در تغذیه گیاه می‌باشند.

#### ۱-۱۱-۳-۴-ازت

در بین عناصر پرمصرف، ازت اهمیت ویژه‌ای دارد. از نظر کمیت بعد از کربن، اکسیژن و هیدروژن در مقام چهارم قرار می‌گیرد. رابطه نزدیکی بین ازت و افزایش ماده خشک گیاهی وجود دارد. ازت در سبزینه گیاه و در تشکیل ترکیبات پروتئینی به عنوان یک عنصر ضروری به شمار می‌رود. اساساً ازت در گیاهان به شکل آلی وجود دارد، گرچه ممکن است به شکل‌های معدنی مانند آمونیاک، نترات و نیتريت هم وجود داشته باشد. بخش‌های هوایی گیاه نسبت به ریشه‌ها دارای ازت بیشتری هستند. ازت باعث رشد رویشی ساقه‌ها و برگ‌ها، افزایش رنگ سبز در گیاه و افزایش مقدار پروتئین بخش‌های مختلف گیاه می‌شود. گیاهانی که اندوخته ازت بالایی دارند در مقایسه با گیاهانی که دارای ازت کمی هستند، از میزان تعرق کمتری برخوردارند. در طی تنش خشکی مقدار جذب نیتروژن ممکن است افزایش یا کاهش یابد یا بدون تغییر باقی بماند.

## ۲-۱۱-۳-۴- فسفر

بین عناصر غذایی مورد نیاز گیاه، برخی از آن‌ها دارای اهمیت ویژه‌ای هستند؛ مابین آن‌ها اهمیت نیتروژن، فسفر و پتاسیم بارزتر از بقیه می‌باشد. فسفر در ساختمان سلولی نقش قابل توجهی دارد و به منزله بخشی از منبع انرژی عمومی، در کلیه فعل و انفعالات بیوشیمیایی داخل سلول‌های زنده، نقش ضروری و مهمی را دارا است. فسفر تقریباً در تمام ترکیبات داخل گیاه که ازت در آن‌ها شرکت می‌کند، نقش دارد. همچنین فسفر برای متابولیسم کربوهیدرات‌ها، چربی‌ها، پروتئین‌ها و سایر عملیات تنفسی ضروری است. جذب فسفر هنگام خشکی، به دلیل قابلیت دسترسی محدود در خاک و کاهش قدرت جذب ریشه‌ها، محدود می‌شود. محدودیت استفاده از فسفر خاک به هنگام خشکی توسط گیاه تا مدتی طولانی پس از اثرات خشکی نیز ادامه می‌یابد.

## ۳-۱۱-۳-۴- پتاسیم

پتاسیم برای ساخت قند، نشاسته، سنتز پروتئین‌ها و تقسیم سلولی لازم است. پتاسیم باعث فعال شدن آنزیم‌ها، تنظیم فعالیت مواد معدنی، تنظیم روابط آبی، تسریع در رشد گیاهان جوان می‌شود. همچنین پتاسیم در گیاهان به عنوان تنظیم‌کننده اسمزی مهم است (افزایش به هنگام خشکی). پتاسیم نقش کلیدی در باز و بسته شدن روزنه بازی می‌کند. مقدار کم پتاسیم، هدایت روزنه‌ای را کاهش می‌دهد (کاهش به هنگام خشکی). ورود و خروج پتاسیم از سلول‌های محافظ روزنه، باعث تغییراتی در فشار آماس سلول‌های محافظ شده و موجب باز و بسته شدن روزنه‌ها می‌شود.

## ۴-۳-۱۲- اثر تنش خشکی بر جوانه‌زنی

در محیط‌های خشک، میزان دسترسی به آب، فاکتور اصلی تنظیم‌کننده زمان جوانه‌زنی و حیات نهال است. جوانه‌زنی نهال، مرحله حیاتی زندگی در محیط‌های خشک است و رطوبت کم خاک، یک دلیل اصلی برای از بین رفتن نهال است. نیازهای رطوبتی در مراحل اولیه زندگی برای جوانه‌زنی و رشد نهال می‌تواند یک نقش حیاتی در برآورد واکنش گونه‌ها ایفا کند.

مرحله جوانه‌زنی در گیاهانی که از طریق بذر تکثیر می‌شوند، به خاطر تأثیر غیرمستقیم آن بر روی تراکم گیاهان، بسیار مهم و حساس است. تنش رطوبتی عموماً باعث تأخیر در جوانه‌زنی، کاهش درصد جوانه‌زنی و سرعت جوانه‌زنی و کاهش رشد گیاهچه می‌گردد؛ اما نسبت ریشه‌چه به ساقه‌چه را معمولاً افزایش می‌دهد. با کاهش پتانسیل آب، سرعت جذب آب به وسیله بذر تحت تأثیر قرار می‌گیرد، ولی برای کاهش درصد جوانه‌زنی، پتانسیل آب باید از حد معینی که برای هرگونه خاص متفاوت است، پایین‌تر برود.

#### ۴-۳-۱۲- تنش خشکی درختان جنگلی

آب از مهم‌ترین منابع اکولوژیکی محدودکننده‌ی بیشتر درختان و رویشگاه‌های جنگلی است. زمانی که رطوبت خاک کاهش می‌یابد، درختان دچار استرس شده و به اختلالات دسترسی به منابع پاسخ می‌دهند. در شرایط خشکسالی، نقصان رطوبت خاک به مرور افزایش یافته و به حدی می‌رسد که نبود آن، اختلالات فیزیولوژیکی در درختان ایجاد کرده و به بافت‌ها و اندام‌های آن‌ها آسیب می‌رساند. فقدان رطوبت خاک به تدریج منجر به اختلالات آبی و شکست‌های هیدرولیکی در درختان و مرگ آن‌ها می‌شود. کمبود آب و رطوبت خاک، به ویژه در فصل رشد درختان و گیاهان، اثر تشدیدکننده داشته و در نتیجه آن، روند زمانی فعالیت‌های فیزیولوژیک درختان مختل شده و از توازن طبیعی خارج شده و رشد رویشی و زایشی درختان کاهش می‌یابد.

اثرات خشکی بر روی درخت به صورت پژمردگی و زرد شدن برگ، برگ‌ریزی زودتر از موعد، کاهش سطح برگ‌ها، کاهش تعداد برگ، کاهش میوه، ریزش زودتر از موعد میوه و کاهش ابعاد آن، کاهش رویش قطری و رشد ریشه‌ای ظاهر می‌شود. ضعف فیزیولوژیک درخت، آن‌ها را مستعد دچار شدن به آفات و بیماری‌ها، به‌ویژه سوسک‌های چوب‌خوار و پوست‌خوار، می‌کند.

معمولاً درختان در برابر تنش خشکی بسته به نوع گونه و خصوصیات فیزیولوژیکی خود مکانیسم‌های مقاومتی مختلفی دارند. گونه‌های گیاهی از نظر رفتار فیزیولوژیک در برابر تنش خشکی به دو دسته گونه‌های ایزوهیدریک<sup>۱</sup> و اینزوهیدریک<sup>۲</sup> تقسیم می‌شوند.

گونه‌های ایزوهیدریک پتانسیل آب برگ خود را صرف‌نظر از متغیر بودن رطوبت خاک، به طور نسبتاً پایداری حفظ می‌کنند. در این گیاهان مکانیسم بالقوه‌ای برای جلوگیری از هدررفت آب وجود دارد، بدین صورت که روزنه‌های برگ بسته می‌گردد؛ با این عمل، زمینه برای ضعف و مرگ گیاه فراهم و منجر به فقر کربن و حساس شدن گیاه نسبت به هجوم عوامل زنده خواهد شد.

در گونه‌های غیرایزوهیدریک، از قبیل گونه‌های جنس بلوط به ویژه گونه‌های خشکی‌پسند آن، با کاهش رطوبت خاک، پتانسیل آب برگ آن‌ها نیز کاهش می‌یابد. در این گونه‌ها مرگ و میر بیشتر در اثر شکست هیدرولیکی یا توقف جریان آبی در آوندهای چوبی رخ می‌دهد. اثرات خشکی بر درختان مختلف یک‌گونه نیز به یک‌اندازه نیست و درختان بسته به خصوصیات فیزیولوژیک خود، پاسخ‌های متفاوتی به تنش خشکی، از سرخشکیدگی تا مرگ را نشان می‌دهند.

خشکیدگی درختان از پدیده‌های پیچیده‌ای است که تحت تأثیر عوامل متعددی به وجود می‌آید. علاوه بر عوامل اکولوژیک مؤثر بر خشکیدگی درخت، برخی سازوکارهای فیزیولوژیک نیز در تغییرات درونی درختان در پاسخ به تغییرات بیرونی و تنش‌های زنده و غیرزنده و میزان حساسیت و سازگاری

1. Isohydric

2. Anisohydric

آن‌ها به شرایط جدید، دخیل‌اند. مهم‌ترین این سازوکارهای فیزیولوژیک، شکست هیدرولیک و فقر کربن هستند که از نظر رفتار روزنه‌ای و روابط آبی درخت، وجوه مشترکی دارند.

نتیجه تغییرات فیزیولوژیک درخت، تغییرات مختلف و متنوع در صفات مورفولوژی و ریخت ظاهری درخت است. البته روابط بین صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک، اغلب بین گونه‌های درختی مختلف با یکدیگر فرق دارند و از الگوی مشخصی پیروی نمی‌کنند. گونه‌های درختی مختلف پاسخ‌های متفاوتی به خشکیدگی می‌دهند و به تناسب مقاومت و حساسیت‌شان، تغییرات مورفولوژی و فیزیولوژیک متفاوتی پیدا می‌کنند. چگونگی پاسخ گونه‌ها، معرف وضعیت سازگاری آن‌ها به شرایط جدید و قدرت رقابت آن‌ها با گونه‌های دیگر است. بررسی پاسخ‌های اکوفیزیولوژیک گونه‌های درختی به تغییرات محیط پیرامون، گام مهمی در جهت شناخت میزان حساسیت و درجه سازگاری آن‌ها به تغییرات رخ داده بوده و در تعیین راهکارهای مناسب برای احیای جنگل‌های تحت تأثیر، مفید خواهد بود. گستردگی خشکیدگی‌های درختی، به ویژه گونه بلوط، در جنگل‌های زاگرس و گستردگی قلمرو این گونه در شرایط اکولوژیکی مختلف جنگل‌های زاگرس، اهمیت بررسی‌های اکوفیزیولوژیک آن را روشن می‌کند. چگونگی تغییرات برخی صفات فیزیولوژیک برگ و شاخه درختان بلوط ایرانی (*Quercus brantii* Var *Persica*) تحت تأثیر شدت خشکیدگی تاجی و تغییرات اقلیمی (فصول مرطوب و خشک) و تعیین مهم‌ترین صفات فیزیولوژیک متأثر از خشکسالی مورد پژوهش قرار گرفته است. (حسینی و همکاران، ۱۳۹۶) در این پژوهش اثر شدت خشکیدگی تاجی درختان بلوط ایرانی بر خصوصیات فیزیولوژیک برگ و شاخه در جنگل دچار خشکیدگی مله سیاه استان ایلام در فصول بهار و تابستان سال‌های ۱۳۹۲-۱۳۹۳ پایش شد.

در این پژوهش آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز، پرولین، کلروفیل، کارتنوئید و محتوای رطوبت نسبی مورد بررسی قرار گرفت. نتایج بررسی، اثر شدت خشکیدگی تاجی بر صفات مورد مطالعه، نشان داد که محتوای رطوبت نسبی برگ درختان سرخشکیده بیشتر از درختان سالم است. همین‌طور میزان پرولین برگ درختان سرخشکیده بیشتر از درختان سالم است. سایر صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌داری بین درختان سالم و سرخشکیده نشان ندادند.

نتایج بررسی اثر متقابل سال و فصل بر صفات مورد مطالعه نشان داد که پراکسیداز شاخه در بهار ۹۳ در بیشترین میزان، و در بهار و تابستان ۹۲ کمتر و در تابستان ۹۳ به کمترین مقدار رسیده است. کاتالاز برگ در بهار و تابستان ۹۲ بیشترین میزان و در بهار ۹۳ کمترین میزان بود. کاتالاز شاخه در بهار ۹۲ بیشترین میزان و در بهار و تابستان ۹۳ کمترین میزان را دارا بود. نتایج نشان داد که در تغییرات سالیانه (از ۱۳۹۲ تا ۱۳۹۳) میزان کلروفیل کل و محتوای رطوبت نسبی برگ به صورت افزایشی و کارتنوئید به صورت کاهشی بوده است. در تغییرات فصلی (از بهار تا تابستان) میزان کلروفیل a، کارتنوئید و محتوای رطوبت نسبی برگ به صورت افزایشی بوده و پرولین در سال اول

تحقیق به صورت کاهشی و در سال دوم تحقیق به صورت افزایشی بود. نتیجه‌گیری شد که تغییرات مقادیر محتوای رطوبت نسبی برگ و پرولین در درختان سرخشکیده بلوط ایرانی، در جهت کاهش تنش در پیکره درخت و گذر از بحران خشکسالی است و عدم تغییرات معنی‌دار رنگیزه‌های فتوسنتزی و آنزیم‌ها در جهت حفظ و تداوم فعالیت‌های حیاتی در پیکره آن است.

اولین نشانه خشکیدگی بلوط خشک شدن یک سوم تا یک دوم از تاج درخت، از بالا و نوک شاخه هاست. دیگر نشانه‌های همراه ممکن است شامل: کم‌پشت شدن شاخ و برگ، زرد شدن برگ درختان زودتر از موعد مقرر، قهوه‌ای شدن برگ درختان ولی ماندن بر روی درخت، و در اغلب موارد رشد قطری باشد.

تشخیص نشانه‌های اولیه خشکیدگی اغلب برای مشاهده‌کننده بسیار دشوار است. ممکن است درختان علائم خشکیدگی را یک سال بعد نشان دهند. معمولاً پیشرفت خشکیدگی آهسته است و مرگ درخت ۲ تا ۵ سال پس از تنش اولیه اتفاق می‌افتد. درختانی که تحت فشار و تنش زیاد باشند، برگ‌ها یا سوزن‌های کوچک‌تری تولید می‌کنند. برگ‌های کوچک غیرعادی در ممرز، راش، ون، کاج به عنوان یک علامت آشکار خشکیدگی و مرگ جنگل‌ها بیان شده است.

#### ۱-۳-۴- عوامل غیرزنده مؤثر بر تنش خشکی درختان

به طور کلی ترکیب و مشارکت تنش‌های محیطی (عوامل غیرزنده) و ارگانیسم‌های بیماری‌زا (عوامل زنده) باعث ضعیف شدن و سرانجام خشکیدگی درختان می‌شوند. در نتیجه درختانی که در اثر تغییرات محیطی مانند سیل، خشکسالی، یخبندان، آتش‌سوزی شدید، زلزله، باد و برف دچار تنش شده‌اند، به راحتی مورد هجوم آفات، پاتوژن و پارازیت‌ها قرار گرفته، ضعیف شده و از بین می‌روند. اما درختانی که نسبت به این تنش‌های محیطی حساس نباشند، دچار آسیب نمی‌شوند. محققان معتقدند چندین عامل بر خشکیدگی مؤثر است، اما تاکنون هیچ‌کدام نتوانسته‌اند عوامل مؤثر را به صورت واضح و صریح ارزیابی کنند.

#### - تأثیر آب و هوا (اقلیم) بر روی خشکیدگی درختان

تنش اقلیمی، عامل اولیه خشکیدگی در دنیا بیان شده است. آب و هوا عامل مهمی در الگوی زمانی و مکانی خشکیدگی درختان در اکوسیستم‌های جنگلی است که هم به طور مستقیم و هم به طور غیرمستقیم تأثیرگذار است. به عنوان مثال، خشکسالی گسترده ارتباط مستقیمی با مرگ و میر درختان در جنگل‌های استوایی و معتدل دارد و به طور غیرمستقیم، خشکسالی باعث شیوع آفات و پاتوژن‌ها شده و سبب خشکیدگی و مرگ درختان می‌شود. خشکسالی‌های شدید گاهی از طریق فرسایش خاک و کاهش حاصل‌خیزی خاک، باعث خشکیدگی درختان می‌شوند. اقلیم و منطقه به

خصوص خاک‌های نامطلوب، عوامل تحریک‌کننده و مستعدی برای خشکیدگی درختان هستند. عوامل آب و هوایی تأثیر زیادی بر رشد و شادابی و سلامتی توده‌های جنگلی دارند. در دنیا تحقیقات زیادی در این زمینه صورت گرفته است. تعداد زیادی از محققین، خشکی هوا را به عنوان عامل اصلی خشکیدگی و مرگ و میر جنگل‌های طبیعی ذکر نموده‌اند. به دلیل وجود ابهاماتی که در رابطه با پدیده خشکیدگی و مرگ و میر گونه‌های مختلف درختی وجود دارد، نمی‌توان نشان داد که جنگل‌ها تا چه حد می‌توانند تنش‌های اقلیمی را قبل از خشکیدگی‌های بزرگ تحمل کنند؛ بنابراین جامعه علمی نمی‌تواند بدون ارزیابی اثرات اجتماعی و اکولوژیکی، به طور دقیق مدل خشکیدگی جنگل را در واکنش به تغییرات اقلیمی ارائه دهد.

#### – تأثیر آلودگی هوا بر روی خشکیدگی درختان

مطالعات در مورد دینامیک رشد درختانی که تحت تأثیر آلودگی هوا دچار خشکیدگی شدند، نشان داد که در اثر افزایش آلودگی هوا، آسیب‌دیدگی برگ‌ها و ریشه‌های غذادهنده بیشتر می‌شود؛ رشد درختان کاهش می‌یابد و درخت وارد مرحله ایستایی می‌شود که نهایتاً باعث مرگ ناگهانی و از بین رفتن آن‌ها می‌شود. Kreutzer در سال ۱۹۹۳ آلودگی‌های صنعتی را علت اصلی خشکیدگی و تخریب جنگل‌های استوایی اعلام کرده است که نهایتاً باعث کاهش تاج پوشش، تنوع گونه‌ای و ساختاری و کم شدن مواد غذایی خاک می‌شوند.

در مطالعه‌ای برگ‌های راش سه‌ساله در معرض هوای آلوده و دود قرار داده شد و مشاهده گردید که برگ‌ها تغییر شکل داده و بعد از مدتی خشک شده و از بین می‌روند؛ بنابراین آلودگی هوا علت ریزش زودرس و خشکیدگی برگ‌ها بیان گردید. طی مطالعاتی که بر روی درختان خشکیده در اروپا انجام شد، مشاهده گردید که خشکیدگی تاج به عوامل زیادی مربوط می‌شود؛ ولی مهم‌ترین عامل خشکیدگی تاج در بیش از ۱۰ درصد پهن‌برگان و در بیش از ۲۵ درصد سوزنی‌برگان، آلودگی هوا است.

#### – تأثیر خاک بر روی خشکیدگی درختان

خاک و اختلالات ریشه‌ای، عواملی هستند که سبب خشکیدگی درختان می‌شوند. این اختلالات شامل: فشردگی خاک، تغییرات عمق سفره آبی، کمبود یا زیادی رطوبت خاک، کمبود نیتريت و عناصری از قبیل منگنز و آهن است. کمبود عناصر موجود در خاک درخت را ضعیف کرده و آن‌ها را در معرض حمله پاتوژن‌های قارچی که به جوانه‌ها و نماتدهای تغذیه‌ای ریشه حمله می‌کنند، قرار می‌دهد. افزایش استفاده عناصری همچون آهن، منگنز و روی در کاهش یا اصلاح این مشکل بسیار

مؤثر است. عدم تعادل در اتمسفر، خاک‌ها و آب‌ها به طور گسترده، به عنوان عوامل خشکیدگی درختان در اروپا، شمال آمریکا و ژاپن بیان شده است.

رشد درختان، شرایط تاجی آن‌ها و همچنین عناصر موجود در خاک در ۱۴ توده افرا در آمریکا مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که غلظت کلسیم، پتاسیم، فسفر و آهن درون خاک در رشد و سلامتی درختان بسیار مؤثر است و ارتباط معنی‌داری بین خشکیدگی در اثر کمبود کلسیم نشان می‌دهد.

#### ۲-۱۳-۳-۴- عوامل زنده مؤثر بر خشکیدگی درختان جنگلی

دخالت‌های انسانی، حشرات، قارچ‌ها و گیاهان نیمه‌انگلی، مانند داروаш، از عوامل زنده مؤثر بر خشکیدگی هستند.

#### -تأثیر دخالت‌های انسانی بر روی خشکیدگی درختان

اکثر مواقع خشکیدگی‌هایی که به صورت اپیدمی در سطح وسیعی اتفاق می‌افتند، در اثر دخالت انسان‌ها به وجود آمده‌اند. بهره‌برداری‌های غیراصولی و دخالت‌های نادرست افراد، باعث تخریب جنگل‌ها می‌شود. بنابراین هرچه تخریب بیشتر باشد، توده بازتر شده و در نتیجه خشکیدگی تاج نیز بیشتر می‌شود.

خشکیدگی‌ها بیشتر در فصل‌های خیلی مرطوب یا خیلی خشک بر روی خاک‌هایی با زهکشی ضعیف در اثر عملیات انسانی، مانند قطع درختان، صورت می‌گیرد. همچنین استفاده از ماشین‌آلات سنگین و عملیات چوبکشی به طور وسیع، با ایجاد تغییرات در خاک و یا صدمه زدن فیزیکی به درختان، سبب ایجاد خشکیدگی شده که اثرات آشکاری از سوءمدیریت بشری است.

در یازده سال مطالعاتی که در مورد کاهش قطری و افزایش مرگ و میر درختان خشکیده در جنگل‌های استرالیا انجام شده، مشخص گردید که این عارضه به علت عملیات وسیع چوبکشی به وجود آمده است.

استفاده بی‌موقع از علف‌کش‌ها و کودها می‌تواند در درختان ایجاد خشکیدگی کند. تحقیقی که بر روی خشکیدگی درختان جنگلی در شمال شرق استرالیا انجام شد، نشان داد که رابطه مستقیمی بین استفاده از علف‌کش‌ها، با شدت و پراکندگی خشکیدگی وجود داشته است.

درختانی که برای بهبود شاخه‌های خشکیده، به طور وسیع هرس شده بودند با درختانی که هرس نشده بودند، مقایسه شدند؛ نتیجه نشان داد که هرس کردن وسیع شاخه‌های مرده باعث بهبود درختان می‌شود، اما به طور کلی بیماری را برطرف نمی‌کند. در مطالعات دیگری که در این زمینه در

غرب اروپا انجام گرفت مشخص شد که استفاده از کود پتاسیم و کود گیاهی، انتشار خشکیدگی را کاهش می‌دهد؛ اما هرس کردن شاخه‌های خشکیده از گسترش بیماری جلوگیری نمی‌کند.

#### -تأثیر قارچ‌ها و حشرات بر روی خشکیدگی درختان

قارچ‌ها و حشرات عوامل مهمی در خشکیدگی درختان به شمار می‌آیند. درختانی که در اثر تنش‌های محیطی ضعیف شده‌اند، می‌توانند منبع غذایی خوبی برای انواع حشرات و قارچ‌ها باشند؛ در نتیجه جمعیت حشرات بر روی این درختان افزایش می‌یابد و باعث خشک شدن آن‌ها می‌شوند. این حشرات به طور انتخابی، درختان ضعیف را از بین می‌برند و پراکنش سنی و ابعاد گونه‌های میزبان را دچار اختلال می‌کنند.

علت اصلی خشکیدگی اکالیپتوس در استرالیا قارچ *P.Cinnamomi* اعلام شد. همچنین بیان شد که شدت خشکیدگی حاصل از این نوع قارچ با شرایط محیطی مختلف، متفاوت است. در شمال آمریکا علت خشکیدگی شاه‌بلوط و حذف این گونه را نوعی آفت و قارچ بیان کردند.

خشکیدگی در جنگل‌های اروپای مرکزی که شیوع بیشتر آن در جنوب آلمان بود، مورد مطالعه قرار گرفت. خشکیدگی در این مناطق باعث خزان گونه‌هایی از سوزنی‌برگان شده بود. آزمایش‌هایی که در این رابطه انجام شد، نشان داد که علت بروز خشکیدگی، آفات و حشرات بودند. همچنین علت کم‌رشدی و خشکیدگی گونه سرو در جنگل‌های اروپا، حشرات علف‌خوار تشخیص داده شد، که فقدان تنوع گونه‌ای در این جنگل و نبودن دشمن طبیعی برای این حشرات، باعث اپیدمی شدن این عارضه در این منطقه گردید.

ارتباط بین خشکیدگی و مایکوریز در درختان افرا مورد مطالعه قرار گرفت و تراکم قارچ‌ها بر روی ریشه درختان بررسی شد. مطالعات نشان داد در مناطقی که بیشترین خشکیدگی مشاهده شده، ریشه درختان دارای کمترین کلون‌های قارچی بودند؛ اما طی مطالعات دیگری که بر روی ارتباط خشکیدگی و مایکوریز در درختان نوئل انجام شد، مشاهده شد که هیچ همبستگی بین خشکیدگی و مایکوریز وجود ندارد.

مطالعاتی در زمینه تنوع اپیفیت در توده‌های خشکیده نوئل در شمال آلمان انجام گردید و نتایج نشان داد که تنوع اپیفیت در جنگل‌های خشکیده، نسبت به توده‌های سالم بیشتر بوده است. راهنما و همکاران (۱۳۸۴) طی بررسی‌هایی که از مناطق جنگلی علی‌آباد در استان گلستان به عمل آوردند، علت خشکیدگی درختان سرو در این منطقه را قارچ *Natrassia mangifera* تشخیص دادند و همچنین قارچ *Verticillium dahlia* را نیز عامل خشکیدگی درختان زیتون در مناطق مختلفی از علی‌آباد، گنبد و گرگان اعلام کردند.

بررسی‌های انجام‌شده در مورد درختان خشکیده، نشان‌دهنده علائم حضور و فعالیت آفات چوب‌خوار شامل سوراخ‌های روی تنه، ترشح شیریه گیاهی در محل‌های آلوده، تیره و سیاه شدن محل‌های آلوده زیر پوست، جدا شدن پوست درخت و یا خشکیدگی شاخه و تنه درخت است. در درختان خشکیده دو گونه از آفات چوب‌خوار از خانواده Buprestidae به نام‌های *Agilus* و *biguttatus* و *Anthaxia hungarica* شناسایی شدند. شواهد بیانگر آن است که بیشترین درختان خشکیده بلوط ایرانی در مناطقی اتفاق افتاده که زیراشکوب به زراعت دیم اختصاص یافته و تحت تأثیر دخالت و بهره‌برداری شدید انسان در منطقه قرار دارند. در واقع تأثیر متقابل تنش‌های شدید اقلیمی، دخالت‌ها و حضور انسان در منطقه، زمینه لازم را برای افزایش خشکیدگی درختان جنگلی فراهم ساخته است. پراکنش نامنظم بارندگی و طول فصل خشک، اثر معنی‌دارتری بر بروز خشکیدگی درختان دارد.

چنین به نظر می‌رسد که عامل اولیه خشکیدگی درختان بلوط ایرانی، کاهش بارندگی، کمبود رطوبت، افزایش درجه حرارت و تبخیر باشد که با تأثیر مستقیم بر فیزیولوژی درختان موجبات ضعف آن‌ها را فراهم ساخته است. از طرفی همین عامل به‌طور غیرمستقیم نقش بسیار مهمی در ظهور و طغیان آفات مختلف به ویژه آفات چوب‌خوار ایفا می‌نماید. بارندگی‌های کمتر از متوسط بارش منطقه نه تنها نیاز واقعی درختان بلوط را برآورده نمی‌نماید، بلکه کاهش بارندگی در چند سال متوالی، این درختان را برای حمله آفات مستعد نموده است؛ از طرف دیگر، امکان تجدیدحیات آن‌ها به دلیل کاهش تولید بذر و تغذیه به وسیله حشرات بذرخوار، مختل شده است.

متخصصان آفات و بیماری‌های جنگلی بر این باورند که حضور آفات در میان درختان بلوط ایرانی به تنهایی نمی‌تواند علت وقوع چنین واقعه زیست‌محیطی باشد؛ بلکه عواملی همچون تخریب جنگل، خشکسالی‌های پی‌درپی، ریزگردهای موجود، گسترش صنایع و طرح‌های توسعه‌ای و همچنین نوع خاک در بروز این بحران دخیل هستند. (حمزه‌پور و همکاران، ۱۳۸۹)

درنهایت با استفاده از تحقیقات انجام‌شده و مشاهدات میدانی این تحقیق مورد مطالعه، می‌توان علل خشکیدگی درختان جنگلی را در خشکسالی‌های اخیر، حضور ریزگردها، آفات چوب‌خوار و در نهایت دیرزیستی درختان خلاصه کرد. از آنجایی که درختان مسن‌تر در مقابل تنش‌های محیطی مقاومت کمتری داشته و شکننده‌تر هستند، و در مقابل خشکیدگی نسبت به پایه‌های جوان‌تر ضعیف‌تر می‌باشند، لذا می‌توان دیرزیستی را نیز یکی از عوامل این پدیده دانست.

#### ۱۴-۴- غرقابی بودن خاک

تنش غرقابی از تنش‌های زیست‌محیطی رایج در مناطقی با میزان بارش نسبتاً بالا، زهکشی ضعیف خاک و مناطق مرطوب است که اثر زیادی بر فیزیولوژی و مورفولوژی گیاهان این نواحی دارد. غرقابی

به شرایطی گفته می‌شود که میزان آب در خاک به حدی افزایش یابد که از جریان یافتن اکسیژن در خاک ممانعت کند و میزان دی‌اکسیدکربن در خاک افزایش یابد. البته در برخی خاک‌ها، شرایط بی‌هوازی کامل به دلیل فعالیت میکروبی پایین و یا دماهای کم هرگز حادث نمی‌شود.

در طول دوره غرقابی، تبادل گاز بین خاک و هوا تقریباً مختل می‌شود؛ چون انتشار گاز در آب ده هزار مرتبه کاهش می‌یابد. وضعیت رشد و زنده‌مانی از مهم‌ترین شاخص‌های مقاومت به غرقابی گیاهان در این مناطق به شمار می‌آید؛ به طوری که غرقابی تأثیر مضر بر رشد اندام هوایی بسیاری از گیاهان این نواحی می‌گذارد و باعث جلوگیری از تشکیل و توسعه‌ی برگ‌ها و جوانه‌ها، پیری زودرس برگ‌ها، ریزش برگ‌ها، پژمردگی و در شدت‌های بالاتر باعث مرگ گیاه می‌شود.

در این حالت اکسیژن موجود در خاک و ریزوسفر به وسیله ریشه تخلیه شده و خاک دارای مشکل کاهش یا فقدان اکسیژن می‌شود. در حالت غرقابی اگر چه فقط ریشه گیاهان خشکی‌زی در معرض کمبود اکسیژن محیطی قرار می‌گیرند، ولی به کل اندام گیاه آسیب می‌رسد. از عوارض آن می‌توان به کاهش رشد ریشه و در نهایت کاهش رشد اندام هوایی، عملکرد و اجزای عملکرد اشاره نمود.

تنش غرقاب موجب عدم تعادل هورمونی می‌شود و میزان جیبرلیک‌اسید و سیتوکنین سلول‌های گیاهی به طور معنی‌دار کاهش می‌یابد، در حالی که آبسزیک‌اسید و اتیلن آن افزایش می‌یابد. مطالعات نشان می‌دهد میزان فتوسنتز و تعرق در ساعت اولیه‌ی تنش غرقابی در اثر بسته شدن روزنه‌ها کاهش می‌یابد. این حالت در اثر کاهش نفوذپذیری ریشه و کاهش پتانسیل آب برگ مشاهده می‌گردد.

در طبیعت، گیاهان در برابر نوسانات محیطی گوناگونی از جمله خشکی، شوری و غرقابی قرار دارند که رشد آن‌ها را محدود می‌کند. شرایط غرقابی و ماندابی از تنش‌های غیرزیستی در کنار کمبود آب، شوری و حداقل و حداکثر دماست که از اصلی‌ترین عوامل کاهش عملکرد گونه‌ها به شمار می‌آید. پاسخ گیاهان چوبی به غرقابی، بسته به نوع گونه‌ها و ژنوتیپ‌ها، زمان و دوره غرقابی، سن گیاه و شرایط سیلاب متفاوت است.

تنش غرقابی، بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را در گیاهان مختل می‌کند؛ از این تغییرات می‌توان به کاهش ظرفیت فتوسنتزی، کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش میزان جذب آب و مواد معدنی، میزان تعرق، کلروفیل a و b و تغییر در تعادل هورمونی اشاره کرد. فرایندهای فیزیولوژیک در شرایط کمبود اکسیژن، باعث می‌شود که تنفس به صورت هوازی صورت گیرد. در چنین شرایطی، اکسیداسیون نهایی تنفس انجام نمی‌شود و این امر باعث تجمع استالوئید و اتانول و افزایش تولید آبسزیک‌اسید و اتیلن و بسته شدن جزئی روزنه‌ها و اغلب ریزش برگ‌ها و گل‌ها می‌شود. تحت شرایط غرقابی میزان آبسزیک‌اسید در گیاه افزایش می‌یابد و اثر بازدارنده‌ای بر ساخت و جابه‌جایی هورمون سیتوکنین و ژیلبرلین دارد؛ بنابراین با افزایش میزان هورمون اسیدآبسزیک و

کاهش در میزان هورمون سیتوکنین و ژبرلین، توازن هورمونی گیاه به هم می‌خورد و باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش جذب دی‌اکسیدکربن و در نهایت کاهش فتوسنتز و تعرق می‌شود. نتایج تحقیقات دیو و همکاران (۲۰۱۲) بر نهال‌های گونه‌های جنگلی *P. simonii* و *Populus deltoids* نشان داد که غرقابی باعث کاهش ارتفاعی و زنده‌مانی نهال‌ها می‌شود.

در مطالعه‌ای با بررسی عوامل مورفولوژیک و فیزیولوژیک نهال‌های ۳ ماهه گلابی وحشی (*Pyrus boissieriana* Buhse) در پاسخ به تنش غرقابی، میزان مقاومت این گونه به تنش مورد بررسی قرار گرفت. بدین منظور، نهال‌های گلابی در طرحی کاملاً تصادفی و در دو سطح غرقابی (۱۵ روز غرقابی و به دنبال آن ۱۵ روز زهکشی) و شاهد، به مدت ۳۰ روز بررسی شدند. نتایج نشان داد که غرقابی باعث کاهش زنده‌مانی و رویش قطری و ارتفاعی نهال‌ها شده است. همچنین مشخص شد که غرقابی پس از ۷ روز باعث کاهش شدید پارامترهای فیزیولوژیک از جمله هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و میزان تعرق شده است؛ این روند کاهشی تا ۱۵ روز بعد از شرایط غرقابی هم ادامه داشت تا اینکه بعد از زهکشی، مشخصه‌های فیزیولوژی شروع به بازیابی کردند. همچنین غرقابی باعث کاهش زیست‌توده قسمت‌های گوناگون نهال شده است. (ستاریان و همکاران، ۱۳۹۲)

در واقع نهال‌ها تحت شرایط غرقابی به شدت تحت تأثیر احیایی و محدودیت اکسیژن قرار گرفتند؛ در این شرایط با اختلال در جذب آب و عناصر غذایی و همچنین پدیده دنیتریفیکاسیون، رشد قطری و ارتفاعی آن‌ها کاهش می‌یابد. شرایط غرقابی و ماندابی باعث کاهش در وزن خشک سیستم ریشه ای نهال‌ها می‌شود؛ حتی اگر ریشه‌های نابه‌جا تشکیل شده باشند. غرقابی باعث کاهش زیست‌توده ریشه و زست‌توده کل، زیست‌توده برگ، طول ریشه‌دوانی و سطح برگ و همچنین زیست‌توده ساقه می‌شود.

در واقع تنش غرقابی از طریق ممانعت از تشکیل ریشه، رشد ریشه‌های موجود و میکوریز و پوسیدگی ریشه، باعث کاهش رشد ریشه می‌شود. قارچ‌های میکوریز به شدت هوازی بوده و میزان آن تحت شرایط غرقابی که باعث آزادسازی ترکیبات سمی نظیر آلدهیدها، استالوئیدها، کتون‌ها، دی‌آمین‌ها، متان، اتانول، اسیدهای چرب و اسیدهای غیراشباع در خاک می‌شود، در اطراف ریشه درختان کاهش می‌یابد و از تشکیل میکوریزهای جدید هم ممانعت می‌کند.

مقاومت به غرقابی به طور گسترده‌ای بین گونه‌ها متفاوت است و اطمینان از استقرار موفقیت آمیز پروژه‌های احیایی، نیازمند دانش قبلی درباره‌ی پتانسیل گونه‌ها، به ویژه پاسخ به تغییرات شرایط آبی است. غرقابی به سرعت میزان جذب و تعرق را کاهش می‌دهد؛ که میزان این کاهش بین گونه‌های مختلف، متفاوت است.

در مطالعه‌ای، پاسخ‌های رشد و زنده‌مانی نهال‌های صنوبر دلتوئیدس در ارتباط با تنش غرقابی در سه سطح شاهد، غرقابی سطحی (۳ سانتی متر) و غرقابی عمقی (۱۶ سانتی متر) در طرحی کاملاً

تصادفی به مدت ۱۲۰ روز در دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تربیت مدرس (شهرستان نور) در شرایط صحرایی آزمایش شد. نتایج این تحقیق نشان داد که غرقابی باعث ایجاد ریشه نابه‌جا شده است و با زیاد شدن عمق غرقابی، بیوماس ریشه نابه‌جا افزایش می‌یابد. غرقابی به کاهش رشد قطری یقه، سطح برگ، سطح ویژه برگ، طول ریشه، بیوماس ریشه و بیوماس خشک کل نهال منجر شد. نتایج نشان داد که می‌زان زنده‌مانی صنوبر دلتوئیدس در سطوح شاهد و غرقابی تفاوتی نداشته، بیش از ۹۰ درصد نهال‌ها زنده ماندند. با افزایش عمق غرقابی، میزان رویش ارتفاعی کاهش یافت، ولی تفاوت آشکاری از این لحاظ بین سطح غرقابی سطحی (۳ سانتی متر) با شاهد مشاهده نشد. غرقابی باعث ایجاد ریشه نابه‌جا شد و با زیاد شدن عمق غرقابی، بیوماس ریشه نابه‌جا افزایش یافت. (قنبری و همکاران. ۱۳۹۰)

با توجه به اینکه صنوبر از جمله گونه‌هایی است که به طور گسترده در داخل کشور کاشت می‌شود، می‌تواند برای احیای مناطق جلگه‌ای، حاشیه رودخانه‌ها و نیز احیای دشت‌های در معرض سیلاب‌های ادواری، یکی از مناسب‌ترین گونه‌ها باشد.



## فصل پنجم

### تنش شوری

یکی از مهم‌ترین مشکلات مناطق خشک یا نیمه‌خشک، شوری یا تنش نمک است. همچنین در مناطق مرطوب نیز گاهی مسئله شوری وجود دارد که علت آن حمل نمک در هوا از دریا و مجاورت با رسوبات نمکی است. گاهی نمک‌ها به صورت هواپزه<sup>۱</sup> تا ۱۰۰ کیلومتر یا بیشتر به داخل خشکی حمل می‌شوند.

غلظت نمک در اقیانوس‌ها ثابت است. (به طور متوسط سدیم ۴۸۰ میلی‌مولار و کلر ۵۶۰ میلی‌مولار) ولی در خشکی‌ها شوری دامنه وسیعی دارد. (بین ۲۹۰ تا ۸۱۰ میلی‌مولار در نواحی ماندابی و در مرداب‌های شور غلظت یون سدیم می‌تواند تا ۶۰۰ تا ۱۰۰۰ میلی‌مولار افزایش یابد). در طی فصل رشد پس از تبخیر و تعرق آب، نمک‌ها در تاج پوشش تجمع پیدا می‌کنند. پس از آنکه برگ‌ها و سایر بخش‌های گیاه از بین رفت و ریزش نمود، نمک‌های آن‌ها توسط باران شسته شده و به خاک باز می‌گردند.

خاک‌های شور در مناطق مرطوب، غالباً حاوی NaCl هستند. خاک‌های استپی و بیابانی شامل سولفات‌ها و کربنات‌های Na, Mg و Ca هستند. Ph بالای خاک (۸/۵-۱۱) در خاک‌های سدیمی که در استپ‌ها یافت می‌شوند، به علت وجود نمک‌هایی مثل  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{NaHCO}_3$  و  $\text{NaOH}$  است.

### ۱-۵- اثرات غلظت نمک بر گیاهان

زیان‌بار بودن غلظت‌های بالا برای گیاه، ناشی از کاهش پتانسیل اسمزی آب و اثرات خاص یون‌ها بر پروتوپلاسم است؛ بنابراین همچنان‌که غلظت نمک افزایش می‌یابد، آب کمتری در دسترس گیاه قرار می‌گیرد. زیاد بودن مقدار یون  $\text{Na}^+$  و  $\text{Cl}^-$  در پروتوپلاسم، باعث اختلال در موازنه یونی (نسبت  $\text{K}^+$  و  $\text{Ca}^{++}$  و  $\text{Na}^+$ ) و اختلال در جذب ازت می‌شود.

اگر اثرات اسمزی و اثرات خاص یون‌ها بیش از سطح تحمل گیاه باشد، فعالیت‌های گیاه مختل می‌شود و آسیب رخ می‌دهد. فتوسنتز در اثر بسته شدن روزنه‌ها و به واسطه تأثیر سوء نمک‌ها بر کلروپلاست‌ها به ویژه انتقال الکترون و فرایندهای ثانویه مختل می‌شود. تنفس، به ویژه در ریشه‌ها، می‌تواند در اثر نمک کاهش یا افزایش پیدا کند.

فرایندهای رشد حساسیت زیادی نسبت به اثر نمک‌ها دارند؛ طوری که سرعت رشد و تولید بیوماس می‌تواند به عنوان معیار مناسبی از درجه تنش نمک و توانایی مقاومت گیاه به کار رود. تنش شدید نمک به پاکوتاهی و توقف رشد ریشه منتهی می‌شود. در این شرایط باز شدن جوانه‌ها به تأخیر می‌افتد، رشد تاج متوقف می‌شود، برگ‌ها کوچک می‌شوند، سلول‌ها از بین می‌روند و علائم نکروز

---

1. Aerosol

روی ریشه‌ها، جوانه‌ها، حاشیه برگ‌ها و نوک ساقه‌ها دیده می‌شود. برگ‌ها زرد می‌شوند و قبل از اتمام فصل رشد خشک می‌شوند و سرانجام کل تاج خشک می‌شود.

## ۲-۵- تنش اسمزی و تنش یونی

تنش شوری اثر خود را در دو فاز اعمال می‌کند. به عبارت دیگر شوری و حضور بیش از حد نمک در خاک، در طی زمان، سبب ایجاد دو تنش اسمزی و یونی در گیاه می‌شود.

در نخستین فاز یا تنش اسمزی، گیاهان تنش آبی را تجربه می‌کنند. این مرحله با رسیدن غلظت نمک در خاک به حد آستانه خسارت که برای اغلب گیاهان زراعی  $4\text{ds/m}$  است. به دلیل کاهش شدید پتانسیل آب خاک، حضور مقادیر بیش از اندازه نمک در آن آغاز می‌گردد و سبب کاهش توسعه برگ و رشد شاخساره خواهد شد. این حالت مشابه تنش رطوبتی است اما تفاوت اصلی این دو در این است که برخلاف تنش رطوبتی که مقدار آب در دسترس گیاه محدود است، در تنش اسمزی ناشی از شوری، آب به میزان کافی در خاک وجود دارد اما به دلیل پتانسیل پایین تر آب خاک نسبت به درون گیاه، ریشه‌ها توانایی جذب آن را ندارند. البته به نظر می‌رسد که رشد شاخساره نسبت به رشد ریشه به شوری حساس تر باشد. این اتفاق که در خاک‌های خشک هم روی می‌دهد به دلیل تنش اسمزی حاصل از شوری است. کاهش توسعه سطح برگ در مقایسه با ریشه، منجر به مصرف کمتر آب می‌گردد و در نتیجه رطوبت خاک حفظ شده و از افزایش غلظت نمک جلوگیری می‌شود. پس از جذب نمک و افزایش غلظت آن در برگ‌های مسن تر در بلندمدت، گیاه با دومین فاز اثر شوری یا تنش یونی مواجه خواهد شد که مرگ زودرس برگ‌های مسن و کاهش سطح فتوسنتز را ایجاد می‌کند. چنانچه سرعت مرگ این برگ‌ها از سرعت تولید برگ‌های جدید بیشتر باشد، ظرفیت فتوسنتزی گیاه توانایی فراهم کردن کربوهیدرات مورد نیاز برگ‌های جوان را نخواهد داشت. این امر کاهش بیشتر رشد آن‌ها و همچنین عدم تولید گل و بذر را رقم می‌زند.

عدم تعادل یونی می‌تواند به دلیل تغییر لپیده‌های غشای پلاسمایی و ترکیب پروتئینی آن در نتیجه تجمع نمک درون گیاه ایجاد شود. نسبت یونی  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  در نهایت آنزیم‌ها را غیرفعال و پروتئین‌سازی را مختل می‌کند. در شرایط فیزیولوژیکی عادی، گیاه نسبت بالای پتاسیم به سدیم را در سیتوسل سلول‌های خود برقرار می‌کند در حالی که شوری، این نسبت را تغییر خواهد داد. اثرات ثانویه شوری هم که در اثر حضور انواع فعال اکسیژن ایجاد می‌شود، سبب تخریب یکپارچگی غشای سلولی و توقف متابولیسم می‌شود.

### ۳-۵- مقاومت در شرایط شوری

گیاهان در برابر شوری خاک به چندین طریق عمل می‌کنند:

۱. عدم جذب نمک: در برخی از گونه‌ها مواعی که در سر راه انتقال مواد از ریشه وجود دارند، باعث می‌شوند شوری آب در آوند بالا رود. برای مثال در گونه *Prosopis fratta* تقریباً هیچ نمکی به برگ‌ها نمی‌رسد، اما یون‌های نمک به ویژه  $\text{Na}^+$  توسط ریشه‌ها جذب می‌شود.
۲. حذف نمک: گیاه می‌تواند نمک مازاد خود را از طریق تراوش از غده‌ها و دفع از سطح تاج و با ریزش بخش‌هایی که مقدار زیادی نمک دارند، از دست دهد. غده‌های تراوش نمک به طور فعال نمک‌ها را بیرون می‌اندازند و بدین ترتیب، میزان نمک‌ها در برگ را در محدوده معینی کنترل می‌کنند. در برخی از گونه‌های اتریپلکس<sup>۱</sup> در مناطق خشک و هولیمیونه<sup>۲</sup> کلرورها در شیر سلولی تارهای تاوولی تجمع یافته، سپس این تارها می‌افتند و تارهای جدیدی جایگزین آن‌ها می‌شود. راه دیگر برای حذف نمک عبارت از ریزش برگ‌های پیرتر است که مقدار قابل ملاحظه‌ای نمک در خود جمع کرده‌اند، مثل گیاهان هالوفیت (*M. moritima*, *Plantago*).

۳. رقیق‌سازی<sup>۳</sup>: عاملی که در پروتوپلاسم ایجاد تنش می‌کند، غلظت نمک است نه مقدار کلی آن. لذا اگر حجم ذخیره‌ی سلول همگام با جذب آن افزایش پیدا کند، (در نتیجه جذب یکنواخت آب) غلظت نمک در حد معقولی ثابت خواهد ماند. توزیع مجدد نمک، یون‌های  $\text{Na}^+$  و  $\text{Cl}^-$  می‌تواند به راحتی در آوند آبکش منتقل شوند؛ به طوری که توزیع مجدد آن‌ها، از ایجاد غلظت زیاد در برگ‌هایی که فعالانه تعرق می‌کنند، جلوگیری می‌نماید.

### ۴-۵- تحمل شوری

تحمل به نمک درجه‌ای است که پروتوپلاسم بسته به گونه، نوع بافت و قدرت گیاه می‌تواند عدم موازنه یونی را که در اثر تنش نمک ایجاد شده است و اثرات سمی و اسمزی ناشی از افزایش غلظت یون‌ها را تحمل کند. برخی از موجودات به طور طبیعی به نمک متحمل هستند. گونه تازک‌دار فتواوتوتروف *Dunaliella Salina* در حوضچه‌های که دارای نمک غلیظ هستند، زندگی می‌کنند.

---

1. Atriplex  
2. Holimione  
3. Salt dilation

مکانیسم‌های تحمل شوری در زیر در سه دسته آمده است:

#### - تحمل تنش اسمزی

تنش اسمزی مستقیماً مانع از گسترش سلول نوک ریشه و برگ‌های جوان، و سبب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود. توسعه بیشتر سطح برگ، وقتی یک منبع آب تضمین شده مانند سیستم تولید آبی مواد غذایی باشد، تولیدکننده است اما در سیستم‌های محدود آبی می‌تواند نامطلوب باشد و آب خاک را قبل از رسیدن کامل دانه مصرف کند.

#### - دفع یون سدیم از پهنک برگ

خروج سدیم از ریشه‌ها امری تضمین شده است و  $\text{Na}^+$  به صورت غلظت‌های سمی در برگ‌ها انباشته نمی‌شود. عدم موفقیت در خروج  $\text{Na}^+$  با توجه به گونه‌ی گیاهی، اثر سمی را بعد از چند روز یا چند هفته آشکار می‌کند و سبب مرگ زودرس برگ‌های مسن تر می‌شود.

#### - تحمل بافت

به عنوان مثال، تحمل بافت به انباشت  $\text{Na}^+$  و یا در بعضی گونه‌ها  $\text{Cl}^-$  است. این تحمل نیازمند تقسیم  $\text{Na}^+$  و  $\text{Cl}^-$  در سطح و درون سلول برای جلوگیری از ایجاد غلظت‌های سمی در سیتوپلاسم، به ویژه در سلول‌های مزوفیل برگ است.

شوری با تأثیرات منفی‌ای که بر خصوصیات فیزیولوژیک گیاه می‌گذارد، مشکلات متعددی را بر رشد و توسعه گیاه خصوصاً در گل‌یکوفیت‌ها سبب می‌شود. گونه‌ها و واریته‌های یک جنس توانایی بسیار گسترده‌ای در تحمل نمک دارند؛ از آنجایی که تنوع بسیار زیادی در گونه‌های مختلف اکالیپتوس وجود دارد، بررسی تحمل شوری در گونه‌های مختلف، می‌تواند ما را در انتخاب متحمل‌ترین گونه کمک کند.

شوری زیاد ناشی از کلرید سدیم حداقل سه نوع اشکال در گیاهان ایجاد می‌کند: ۱- فشار اسمزی محلول بیرونی از فشار اسمزی سلول‌های گیاهی فزونی می‌گیرد، که این خود مستلزم تنظیم اسمزی توسط سلول‌های گیاهی به منظور اجتناب از پس‌آیدگی (توانایی نگهداری آب در بافت) است. ۲- برداشت و انتقال یون‌های پتاسیم و کلسیم توسط سدیم اضافی دچار اختلال می‌شود. ۳- سطوح بالای سدیم و کلر اثرات سمی مستقیمی بر سیستم‌های غشایی و آنزیمی ایجاد می‌کند. مشکل اسمزی در گیاهان تحت تنش خشکی نیز ایجاد می‌شود و از حدود ۱۰۰ سال پیش این باور وجود دارد که تنش شوری خود شکلی از خشکی فیزیولوژیک است. گیاهان عالی همانند جلبک‌ها، تنظیم اسمزی سیتوپلاسمی را از طریق تجمع مواد آلی مختلف مثل گلیسین، بتائین، پرولین، قندها و سایر مواد ایجادکننده اسمز انجام می‌دهند که فشار اسمزی سیتوپلاسمی را بالا می‌برند. گیاهان عالی با یک چالش جدی در رابطه با تنظیم اسمزی مواجه هستند و آن واکوئل

مرکزی بزرگ سلول گیاهی است که تنظیم کننده آماس و گسترش سلولی بوده و حداقل مقدار حجم مایع آن، ۲۰ برابر سیتوپلاسم است.

اثر تنش شوری بر روی سه گونه‌ی اکالیپتوس نشان داد که افزایش تنش شوری منجر به افزایش میزان پرولین، قندهای محلول، بتایین گلیسین و نیز افزایش پژمردگی، ریزش و خشکیدگی برگ‌ها و کاهش رنگیزه‌های گیاهی و پارامترهای رشد در هر سه گونه شده است. (توکلی نیا و همکاران، ۱۳۹۵) یکی از اثرات شوری در گیاه کاهش فعالیت فتوسنتزی در آن است که موجب کاهش مقدار کلروفیل و کاهش جذب دی‌اکسیدکربن و ظرفیت فتوسنتزی می‌شود. تفاوت‌های مشاهده شده در سنتز کلروفیل گیاهان مختلف به هنگام شوری، نتیجه عمل مسیرهای مختلف سنتزی است که با آنزیم‌های متفاوت همراه بوده و این آنزیم‌ها پاسخ‌های متفاوت به شوری نشان می‌دهند.

تأثیر تنش شوری بر غلظت کلروفیل در مرحله ابتدایی رشد گیاه، با کاهش پتانسیل تولید و کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی همراه است که در مورد گیاهی مانند اکالیپتوس، که از چوب آن استفاده صنعتی و از برگ‌های آن اسانس گرفته می‌شود، می‌تواند راندمان تولید را کاهش دهد.

در یک مطالعه تحقیقی اثرات احتمالی افزایش تنش خشکی به سه گروه تقسیم‌بندی شد: ۱- در صورتی که مقدار RWC بین ۷۰-۱۰۰ درصد باشد: کاهش فتوسنتز به علت بسته شدن روزنه که به سرعت قابل برگشت است. ۲- در صورتی که مقدار RWC بین ۷۰-۳۵ درصد باشد: در شدت نور بالا، ظرفیت فتوسنتزی کاهش می‌یابد و فقط با آبیاری مجدد، به کندی بهبود می‌یابد. علت اصلی می‌تواند ممانعت نوری باشد. از آنجایی که کربوکسیلاسیون، چرخه کالوین و تنفس نوری همگی کاهش می‌یابند، انتقال الکترون ظاهراً عامل محدودکننده‌ای است. ۳- در صورتی که مقدار RWC کمتر از ۳۵ درصد باشد: کاهش غیرقابل برگشت در ظرفیت به علت صدمه غشایی در کلروپلاست که منجر به مرگ می‌شود. (Kaiser, 1987)

در گونه‌های مورد بررسی مقدار RWC بین ۵۵ تا ۸۷ درصد متغیر بود و اختلاف معنی‌داری بین گونه‌ها مشاهده شد. با توجه به این که تنش شوری به دلیل کاهش پتانسیل اسمزی، خود نوعی تنش خشکی محسوب می‌شود، در صورتی که گونه‌ها آب شیرین دریافت کنند، به سرعت به شادابی اولیه باز می‌گردند.

## فصل ششم

اثر آلاینده‌های اتمسفری و فلزات سنگین

اتمسفر حساس‌ترین بخش از محیط جهان است. اکثر مردم گستره اتمسفر را بیش از واقعیت تصور می‌کنند؛ در حقیقت لایه‌ای از هوا که موجودات زنده بدون استفاده از روش‌های مصنوعی قادر باشند در آن زندگی کنند، فقط ۶۰۰۰ متر ارتفاع دارد. کلیه گازهای زاید ناشی از فعالیت‌های بشر، به این لایه نسبتاً نازک هوا وارد می‌شود. رشد اقتصادی و پیشرفت کشورهای صنعتی، افزایش زیاد حمل و نقل، رشد نهایی جمعیت در مناطق فقیرتر زمین به افزایش آلاینده‌های اتمسفری منجر شده است. همچنین سهم تخریب گسترده پوشش گیاهی، فرسایش خاک و آلودگی اقیانوس‌ها هم باید در نظر گرفته شود.

بسیاری از آلاینده‌های موجود در هوا توسط باران، برف و مه شسته می‌شوند و سپس به زمین می‌رسند که به آن‌ها بارش اسیدی<sup>۱</sup> می‌گویند. بارش‌های اسیدی سطوح گیاهی را مرطوب می‌کنند، و به اقیانوس‌ها، رودخانه‌ها و دریاچه‌ها و خاک وارد می‌شوند. در مناطقی که چنین بارش‌هایی وجود دارد (در بخش‌های بزرگی از اروپا)، نوع جدید افت جنگل<sup>۲</sup> مشاهده شده است. علائم این بیماری، فوق‌العاده متغیر است و گونه‌های مختلف درختان را در بر می‌گیرد. افزایش استفاده از سوخت‌های فسیلی، قطع جنگل‌ها، رشد کشاورزی و دامپروری از دلایل اصلی افزایش دی‌اکسیدکربن و متان در اتمسفر هستند. این گازهای نادر و بی‌خطر، عامل اصلی اثر گلخانه‌ای هستند.

### ۱-۶- افت جنگل‌ها

نشانه‌های افت جنگل بسته به گونه درخت، شکل رشد (شاخه‌دهی متفاوت)، مکان (دره یا شیب کوه، ارتفاع)، نوع خاک، مبدأ ژئومورفولوژیکی و وقوع تنش‌های مختلف (مسمومیت و هجوم انگل‌ها یا تنش‌های اقلیمی) بسیار متغیر است. افت جنگل در برخی گونه‌ها دارای علائم ویژه است که عبارتند از: رشد غیرطبیعی مثل کوتاه شدن میانگین‌ها در بخش فوقانی تاج Abies؛ از دست رفتن رنگ برگ‌ها در پهن‌برگان و سوزنی‌برگان که با کمبود منیزیم در برگ‌های سوزنی مسن‌تر این برگ‌ها زرد می‌شوند، و یا با کمبود آهن و منگنز، برگ‌های سوزنی جوان‌تر تحت تأثیر قرار می‌گیرند؛ نکروزه شدن بخش‌هایی از برگ‌های سوزنی و شاخه‌ها؛ ریزش برگ‌های سوزنی (کمپشت شدن تاج، سخت شدن شاخه‌های آویزان، از بین رفتن نوک شاخه‌ها و توسعه کم‌عمق سیستم ریشه‌ای). برای درجه-بندی وضع تاج در مخروطیان، از عواملی چون از دست رفتن رنگ برگ‌ها و زوال برگ‌های سوزنی استفاده می‌شود.

یکی از ویژگی‌های افت جنگل، تغییرات بسیار زیاد و آسیب وارده شده در فاصله‌های کوتاه‌مدت است. ممکن است درختی که در زمین سنگلاخی و فقیر رشد کرده و به شدت صدمه دیده باشد،

1. Acid precipitation

2. New type of forest decline

سالم به نظر برسد. در یک مکان معین، ممکن است شدت آسیب از سالی به سال دیگر متغیر باشد؛ بنابراین بررسی و تحقیق بر روی افت جنگل باید به صورت یک روند باشد تا بتوان تنوع هر زیستگاه را به صورت کمی نشان داد.

## ۲-۶- دلایل، توسعه و الگوی افت جنگل

مواد اسیدی اتمسفر عبارتند از گازهایی که تولید اسید می‌کنند ( $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{SO}_2$ )، اسیدهای آزاد ( $\text{HCl}$ ,  $\text{HNO}_3$ ,  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) و ( $\text{H}^+$ ). از اواسط قرن بیستم، بارش اسیدی در اروپا و دیگر مناطق صنعتی چون شمال آمریکا و ژاپن، مشکل‌آفرین شده است.

اسیدیته بارندگی به میزان آلاینده‌ها و مبدأ آن‌ها بستگی دارد. جدا از اثرات سمی اجزای شیمیایی بارش، این اجزا ممکن است به اندام‌های فتوسنتزی به طور مستقیم آسیب برسانند؛ مثل نوروز شدن حاشیه برگ‌ها و تخریب کوتیکول و موم کوتیکولی برگ‌های سوزنی مخروطیان. در ریشه‌های ظریف ممکن است در طی تقسیم سلولی، ناهنجاری‌های کروموزومی رخ دهد، سلول‌ها صدمه ببینند و در اثر حل شدن، دیواره سلولی بافت تخریب شود.

اسیدی شدن خاک نقش مهمی در توسعه افت جنگل ایفا می‌کند و یکی از نخستین اثرات آن است؛ در PH حدود ۷،  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  محلول شسته می‌شود. در خاک‌هایی که روی سنگ آهک قرار دارند، به رغم از دست رفتن کلسیم، PH اسیدی نمی‌شود، ولی ممکن است کمبود آهن و پتاسیم رخ دهد. در خاک‌های سیلیکاتی، عمدتاً  $\text{Ca}^{2+}$  و  $\text{Mg}^{2+}$  در واکنش‌های تبادل شسته می‌شوند و همراه با آنیون‌ها از طریق زهکشی آب، از خاک خارج می‌شوند. در PH بین ۶ و ۴ کمپلکس‌های رس - هوموس به عنوان مبادله‌کنندگان کاتیون‌ها، عمل بافر کردن خاک را انجام می‌دهند. در PH کمتر از ۴، کانی‌های رسی تجزیه می‌شوند، اکسیدهای آبدار فلزی وارد خاک می‌شوند و یون‌های آزاد آلومینیوم و فلزات سنگین در محلول خاک افزایش می‌یابند. در نتیجه اسیدی شدن خاک و اثرات آن، تجزیه مواد آلی کند می‌شود و نیتریفیکاسیون متوقف می‌شود. تخلیه محلول خاک از کاتیون‌های باز و نترات و تثبیت فسفات نیز از پیامدهای اسیدی شدن خاک است.

فرایندهای فیزیولوژیکی مربوط به افت جنگل فقط در پاره‌ای از موارد مشخص شده‌اند. اسیدی شدن خاک نقش مهمی در این زمینه ایفا می‌کند. در جنگل‌های کاج که روی خاک‌های سیلیکاتی رشد کرده‌اند، ریشه‌های ظریف فقط در لایه‌های فوقانی خاک یافت می‌شوند. نتیجه این است که این درختان به خشکی سطح خاک حساس‌تر هستند. در نتیجه‌ی محدود شدن سیستم ریشه و تضعیف همزیستی میکوریزا، این درختان عناصر غذایی کافی دریافت نمی‌کنند. اگر جذب ناکافی بعضی یون‌ها (به ویژه منیزیم، پتاسیم و کلسیم، شاید هم منگنز) با آب‌شویی همین یون‌ها از برگ‌ها (توسط بارش‌های اسیدی) همراه باشد، در آن صورت کمبود و عدم توازن یون‌ها در گیاه اتفاق می‌افتد.

اگر بارش حاوی نسبت زیادی از ترکیبات ازته ( $\text{NO}_3^-$  همراه با  $\text{NH}_3$  و  $\text{NH}_4^+$ ) باشد، در ابتدا رشد تاج تحریک می‌شود، به طوری که پدیده رقیق شدن (Dilution) عناصر غذایی در تاج اتفاق می‌افتد. یون‌های منیزیم و پتاسیم که در گیاه به راحتی انتقال پیدا می‌کنند، از بخش‌های بالغ گیاه خارج می‌شوند و به بخش‌های تازه‌رشد کرده گیاه می‌روند. در نتیجه این عمل برگ‌های سوزنی‌مس‌تر زرد رنگ می‌شوند؛ اما بهبود بخشیدن جنگل یا استفاده از کودهای مناسب، راه‌حل اصلی نیست. اگر منبع اصلی که آلودگی در اتمسفر است، کاهش داده شود یا از بین برود، بهبودی پایدار حاصل خواهد شد.

توازن عناصر غذایی در جنگل‌ها تحت تأثیر عوامل زیادی است. تغییرات اندک در میزان ازت، در جذب مواد معدنی از خاک یا آب‌شویی آن‌ها از خاک، بر رشد گیاهان و بر امکان حیات آن‌ها اثر می‌گذارد و تعیین‌کننده وقوع یا عدم وقوع آسیب است.

### ۳-۶- آلودگی فلزات سنگین

فلزات سنگین جزء آلاینده‌های غیرآلی بوده و ممکن است در هر جایی از طبیعت، زیست‌بوم‌های خاکی و آبی و حتی اتمسفر وجود داشته باشند. فلز سنگین از نظر محیط‌زیستی یک عنوان کلی پذیرفته شده است. بعضی از فلزات سنگین مثل  $\text{Ni}$ ،  $\text{Cu}$  و  $\text{Zn}$  جزء عناصر ضروری و مفید در فیزیولوژی گیاهان و جانوران هستند. آن‌ها در کاتالیز آنزیمی، واکنش‌های احیاء، انتقال الکترون و متابولیسم اسیدهای نوکلئیک نقش دارند؛ درحالی‌که عناصری مثل  $\text{Pb}$ ،  $\text{Hg}$ ،  $\text{As}$ ،  $\text{Cd}$  هیچ‌گونه نقش زیستی مفیدی ندارند.

در محیط طبیعی، آلاینده‌ها به ندرت به صورت یک فلز خاص هستند، بلکه اغلب شامل ترکیبی از فلزات با پتانسیل سمی متفاوت هستند. عناصر سنگین ضروری در غلظت‌های معمولی با جذب فعال و به واسطه ناقلین اختصاصی، و در غلظت‌های بالا نیز ممکن است به وسیله ناقلین غیراختصاصی جذب سلول شوند. عناصر سنگین غیرضروری از طریق جذب غیرفعال و همچنین به واسطه ناقلین با میل ترکیبی و طیف اختصاصی وسیع، وارد ریشه گیاه می‌شوند.

فلزات سنگین در غلظت‌های زیاد با تغییر ساختار پروتئین، در فعالیت‌های آنزیمی دخالت و اختصاصی بودن آن‌ها را تغییر می‌دهند و یا اینکه با جایگزینی به جای یک عنصر ضروری در مکان‌های پیوندی آن و یا با اثرات متقابل لیگاندی، عملکرد سلولی را بر هم می‌زنند و علائم کمبود آن عنصر را در گیاه بروز می‌دهند.

سمی بودن عناصر سنگین بر عملکرد پروتئین‌های ذاتی غشا مثل  $\text{H}^+\text{ATPase}$  اثر گذاشته و با تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌پذیر، سبب آسیب‌های اکسیداتیو در بافت گیاهی می‌شوند که با علائمی چون کلروز، تأخیر در رشد، قهوه‌ای شدن ریشه و اثر بر روی فتوسنتز همراه است.

حسین‌زاده منفرد (۱۳۹۰) در تحقیق خود به بررسی قدرت جذب سرب و کادمیوم دو گونه چنار و افاقیا از میان گونه‌های درختی کاشته شده در دو منطقه (دو ایستگاه نمونه‌برداری) از شهر کرج پرداخت. نتایج نشان دادند که در شرایط کاملاً طبیعی دو گونه مورد بررسی تفاوت معنی‌داری از نظر جذب عناصر سنگین کادمیوم و سرب با هم نداشتند، اما مقایسه دو عنصر کادمیوم و سرب در هر کدام از گونه‌های چنار و افاقیا تفاوت معنی‌داری نشان داد و میزان سرب جذب‌شده توسط هر دو گونه بیشتر از مقدار کادمیوم بود.

Snezana و همکاران (۲۰۱۳) به بررسی غلظت فلزات سنگین مس، سرب، روی و منگنز در گونه‌های کاج و نمدار در صربستان پرداختند. نتایج آن‌ها نشان داد که میزان سرب در ریشه کاج و نمدار بیشتر از اندام‌های هوایی است. همچنین بیشترین آلودگی‌ها در فاصله یک کیلومتری از کارخانه ذوب مس است.

تأثیر آلودگی هوا بر تجمع  $Cu, Pb, Zn, Cd, Al$  و پارامترهای فیزیولوژی برگ‌های گیاهان در ترکیه نشان داد که میزان مس و آلومینیوم در گیاهان استقرار یافته در خیابان‌های شهر، بالاست؛ میزان سرب، روی و کادمیوم در همه گیاهان منطقه صنعتی زیاد است. میزان سرب اندازه‌گیری شده در برگ‌های جمع‌آوری شده از کارخانه‌های آهن و فولاد نسبت به سایت‌های شهری با تراکم ترافیک بالا، بیشتر بوده است. این حالت در رابطه با خروجی سرب از فعالیت‌های صنعتی به هوا بوده که خیلی مهم‌تر از ترافیک و آلودگی شهری است؛ نتایج، حاکی از میزان خطر آلودگی سرب برای انسان و گیاهان است.

آلودگی خاک‌ها یک مشکل عمده محیطی محسوب می‌شود و بر سلامت انسان، موجودات زنده، تولیدات کشاورزی و زیست‌بوم اثر دارد. تقریباً کلیه فعالیت‌های انسان منجر به افزایش میزان عناصر کمیاب در محیط می‌گردد. عناصر کمیاب ناشی از منابع انسانی غالباً در سطح خاک و به فرم‌های واکنشی مثل قابل تبادل، مرتبط با مواد آلی، کربنات، اکسیدهای آهن و آلومینیوم و منگنز و سیلیکات‌ها وجود دارند.

### ۶-۳-۱- واکنش فیزیولوژیک و ریخت‌شناسی درختان به آلودگی‌های شهری

بدون شک فضای سبز و محیط‌زیست از اساسی‌ترین عوامل پایداری حیات طبیعی و انسان است. ایجاد فضای سبز مناسب در مناطق شهری و صنعتی با رعایت اصول و قواعد علمی، سبب کاهش اثرات زیان‌آور آلودگی‌های محیطی می‌شود. یکی از این اصول مهم در ایجاد فضای سبز شهری، استفاده از درختان و درختچه‌های مقاوم به آلاینده‌های محیطی است که علاوه بر پدیده‌ی تصفیه هوا، آب و خاک، در جلوگیری از پراکندگی صداها، ناهنجاری و زیبایی هرچه بیشتر مناطق شهری و صنعتی تأثیر به‌سزایی دارند. از جمله این آلاینده‌های محیطی می‌توان به سولفات‌ها، نیترات‌های

اسیدزا، دی‌اکسید گوگرد، گاز ازن و فلزات سنگین موجود در محیط اشاره کرد که از عوامل اصلی زوال گیاهان به خصوص در مناطق شهری و صنعتی‌اند.

هوای آلوده به انسان، گیاهان و جانوران آسیب‌های زیادی وارد می‌کند. در گیاهان، برگ‌ها آسیب‌پذیرترین اندام در برابر آلودگی هوا هستند و ممکن است در محیط آلوده از منظر ریخت‌شناسی، یعنی اندازه، طول، عرض و همچنین مقدار رطوبت آن‌ها تغییر کند. مقدار آب موجود در اندام‌های مختلف گیاه، از جمله برگ، از عوامل مهم در انجام گرفتن فعالیت‌های گیاهی، مانند فتوسنتز است. آلودگی می‌تواند گیاه را از نظر فیزیولوژی نیز تحت تأثیر قرار دهد. برای مثال، پراکسیداسیون لیپیدهای غشا توسط گونه‌های فعال اکسیژن، موجب آسیب‌دیدگی غشاها، افزایش نفوذپذیری غشا و کاهش پایداری آن می‌شود. مالون‌دی‌اکسید در اثر پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع توسط گونه‌های فعال اکسیژن تولید می‌شود. تغییر در پراکسیداسیون لیپیدها، شاخص شدت خسارت اکسایشی در موجودات زنده محسوب می‌شود. به نظر می‌رسد دلیل اصلی خسارت شدید به غشای سلولی تولید رادیکال‌های سوپراکسید ( $O_2^{\cdot-}$ ) پراکسید هیدروژن ( $H_2O_2$ ) و رادیکال هیدروکسیل ( $OH^{\cdot}$ ) باشد که در نهایت به پراکسیداسیون لیپیدهای غشای سلولی می‌انجامد.

افزایش نفوذپذیری و کاهش پایداری غشا ممکن است سبب افزایش نشت الکترولیت‌ها به فضای بین‌سلولی شود. از این رو به منظور بررسی شدت خسارت وارد شده به غشای سلولی، مقدار مالون دی‌آلدئید تشکیل شده، تعیین و به عنوان شاخص تعیین شدت خسارت تحت شرایط تنش استفاده می‌شود.

مطالعه‌ای به منظور بررسی تأثیر تجمع فلزات سنگین در برگ درختان چنار و کاج تهران و پاسخ ریخت‌شناسی (سطح، رطوبت و سطح ویژه برگ) و فیزیولوژی (مالون دی‌آلدئید، پرولین و آنزیم کاتالاز) صورت گرفته است. این گونه‌ها در منطقه آلوده (مرکز تهران) و منطقه کمترآلوده (پارک جنگلی چیتگر) انجام پذیرفت. (خسروپور و همکاران، ۱۳۹۷) به این منظور، ۲۰ اصله درخت سالم، متقارن و یکسان از نظر سن و قطر و ارتفاع، انتخاب و ۳ برگ از جهت غربی تاج هر درخت (۱۰ اصله در منطقه کمترآلوده و ۱۰ اصله در منطقه آلوده) نمونه‌برداری شد. غلظت سرب، کادمیم و کروم به طور معنی‌داری در برگ‌های چنار بیشتر از کاج تهران، و در منطقه آلوده بیشتر از منطقه کمترآلوده به دست آمد. درحالی که غلظت روی در منطقه آلوده کمتر از منطقه کمترآلوده، و در چنار بیشتر از کاج تهران به دست آمد. سطح برگ و سطح ویژه برگ چنار منطقه آلوده کمتر از منطقه کمترآلوده به دست آمد، ولی تفاوت معنی‌داری برای کاج تهران مشاهده نشد. درصد رطوبت برگ در هر دو گونه در منطقه آلوده کمتر از منطقه کمترآلوده به دست آمد. محتوای پرولین و مالون دی‌آلدئید در منطقه آلوده بیشتر از منطقه کمترآلوده و در چنار نیز بیشتر از کاج تهران گزارش شد و بیشترین فعالیت کاتالاز نیز در چنار منطقه آلوده مشاهده گردید.

با توجه به نتایج تحقیق، می‌توان بیان کرد که کاج تهران به نسبت مقاوم‌تر بوده است؛ ولی از طرف دیگر، مقدار تجمع آلاینده نیز در این گونه کمتر از چنار است. علت احتمالی تأثیرپذیری بیشتر چنار، جذب زیاد آلاینده‌ها توسط این گونه در مقایسه با کاج تهران است. در نتیجه می‌توان گفت چنار، گونه‌ای با بیش‌انباشت زیاد آلاینده‌ها هست ولی به شدت از نظر ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی تحت تأثیر قرار می‌گیرد.

وقتی گیاه تحت تنش آلودگی قرار می‌گیرد، فرم‌های مولکولی فعال اکسیژن (ROS) زیاد می‌شود. این گونه‌ها در جریان فعالیت‌های انتقال الکترون، عمدتاً در کلروپلاست و میتوکندری تولید می‌شوند و خود سبب ایجاد آثار سمی مختلف در گیاهان، مانند کاهش رشد، کاهش محتویات کلروفیل و فتوسنتز، مهار فعالیت آنزیمی، آسیب به مولکول‌های زیستی مانند لیپدها، DNA پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک به ویژه پراکسیداسیون غشای سلولی می‌شوند، که از دست دادن یون‌ها و آسیب به اندامک‌های مهم سلولی نظیر کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها را در پی دارد. گیاهان برای مقابله با این گونه‌ها دارای ساز و کار دفاعی آنتی‌اکسیدان هستند.

شواهد فیزیولوژیکی و ژنتیکی به روشنی مشخص کرده‌اند که سیستم آنتی‌اکسیدان گیاه، یک جزء مهم از ساز و کارهای حفاظتی در برابر تنش است. از طرف دیگر، محتوای کلروفیل عاملی مهم در تعیین ظرفیت فتوسنتزی برگ محسوب می‌شود و کاهش محتوای کلروفیل به عنوان یک عامل غیرروشنه‌ای، می‌تواند سبب کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ شود. کاروتنوئیدها، رنگ‌دانه‌های آلی تتراترپنوئید هستند که در کلروپلاست و کروموپلاست گیاهان و دیگر موجودات قادر به فتوسنتز، مثل جلبک‌ها و بعضی از باکتری‌ها و قارچ‌ها، وجود دارند. از مهم‌ترین کاروتنوئیدهایی که خاصیت آنتی‌اکسیدانی دارد، بتاکاروتن است. این ترکیبات نیز مشابه آنتوسیانین‌ها از گیاهان در برابر تنش‌های محیطی محافظت می‌کنند.

مقدار کلروفیل کل و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به ترتیب از جمله پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مهمی هستند که به عنوان فاکتورهای متغیر تحت تأثیر آلودگی هوا، می‌توانند معیار مناسبی برای تشخیص تنش آلودگی باشند.

Baek and Woo (2010) طی تحقیقی در کره جنوبی به منظور تأثیر آلودگی هوا بر برگ گونه *Erythrina orientalis* دریافتند که مقدار کلروفیل کل، در منطقه غیرآلوده بیشتر از منطقه آلوده بود. اما فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در منطقه آلوده نسبت به منطقه غیرآلوده بیشتر بوده است. یکی از مهم‌ترین شاخص‌ها در انتخاب درختان برای کاشته شدن در محیط شهری، میزان مقاوم بودن آن‌ها نسبت به آلودگی‌های شهری است. اینکه بدانیم درختان چقدر صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی خود را برای حذف آثار ناشی از تنش تغییر می‌دهند، ما را در انتخاب گونه مناسب کمک می‌کند.

#### ۴-۶- منابع آلاینده‌ها

آلاینده‌های معدنی از منابع مختلفی نشأت می‌گیرند: فعالیت‌های صنعتی، شامل معدن‌کاوی و ذوب فلزات و شبه‌فلزات، تولید آجر و لوله، تولید سیمان و سایر تولیدات نظیر سرامیک و شیشه‌آلات؛ و تولید انرژی، شامل سوزاندن سوخت‌های فسیلی، راکتورهای هسته‌ای، خاکستر کردن پسماندهای شهری؛ و فعالیت‌های کشاورزی، شامل اصلاحات اعمال شده بر روی خاک با استفاده از پسماندها، کودهای دامی، کودهای شیمیایی و آفت‌کش‌ها و ضدعفونی‌کننده‌ها؛ همچنین باید از حمل و نقل نیز یاد کرد که از مهم‌ترین منابع آلودگی هستند.

مصرف انرژی و کانی‌ها به وسیله بشر مهم‌ترین علت آلودگی بیوسفر است. بر طبق نظر Bowen (۱۹۷۹)، فلزات Ag, Au, Cd, Hg, Pb, Sb, Tl, Cr و Zn خطرناک‌ترین و Ga, La, Nb, Sr, Ta و Zr کم‌خطرترین فلزات برای بیوسفر هستند. مدت زمان حضور عناصر کمیاب در خاک بستگی به برخی خصوصیات خاک دارد که مولفه‌های pH و Eh مهم‌ترین آن هستند. طبق گزارش Bowen (۱۹۷۹)، بیشترین زمان ماندگاری عناصر کمیاب بدین شرح است: (جدول ۶-۱)

| جدول ۶-۱- بیشترین زمان ماندگاری برخی عناصر کمیاب |                       |
|--------------------------------------------------|-----------------------|
| عنصر                                             | بیشترین زمان ماندگاری |
| Cd, Hg, Be                                       | ۱۰۰۰ سال              |
| Zn                                               | ۳۰۰۰ سال              |
| Pb                                               | ۶۰۰۰ سال              |

منبع طبیعی عناصر کمیاب، گرد و غبار آتشفشانی و قاره‌ای است. اگرچه برخی عناصر مثل ید و سلنیوم به راحتی از سطح اقیانوس‌ها آزاد و منجر به افزایش مقدار آن‌ها در خاک بعضی اکوسیستم‌ها گردیده است. همچنین ذرات کیهانی که به زمین برخورد می‌کنند (۱۰۰-۱۰۰۰ تن در روز) نیز می‌توانند به عنوان منبع ناشناخته‌ای از عناصر کمیاب باشند؛ اما بر اساس نتایج ارائه شده، میزان عناصر کمیاب که در اثر ترسیب اتمسفری و از طریق منابع طبیعی وارد خاک می‌شوند در قیاس با مقدار افزوده شده در اثر فرایندهای اصلاح خاک بسیار ناچیز است. بیشترین مقدار عناصر کمیاب اضافه شده به خاک از طریق پسماند و کمپوست‌ها و خاکسترها است.

مقدار ورودی عناصر کمیاب به خاک مزارع و دامپروری‌ها نیز قابل توجه بوده و بسته به نوع فلز، کشور و مزرعه متغیر است. بر اساس مطالعه Eckel و همکاران (۲۰۰۵) بیشترین مقدار محاسبه شده در بین کشورهای اروپایی مربوط به فرانسه، در یک مزرعه دامپروری و برای فلزات روی و مس بوده است.

در مزارع ممکن است مقادیر بالاتری از عناصر کمیاب وارد محیط گردند، که البته با توجه به سیستم زراعی اعمال شده و نوع خاک، دامنه وسیعی از تغییرات را نشان می‌دهد. در اکوسیستم‌های جنگلی نیز مقدار عناصر کمیاب، متغیر است؛ ولی به طور کلی این مقادیر در مقایسه با کشاورزی و زراعت بسیار کمتر گزارش شده است.

میزان عناصر برای اکوسیستم‌های مختلف محاسبه شده و نسبت ورود/خروج در مورد اکثر عناصر نشان می‌دهد که نرخ انباشت آن‌ها در سطح خاک مثبت است. در برخی خاک‌های جنگلی با نرخ تحرک و آبشویی بالای عناصر کمیاب، حتی با وجود افزایش در میزان ورودی این عناصر، کاهش آن‌ها در خاک مشاهده شده است. بالاترین میزان این کاهش در مورد آهن (بیش از ۱۱۰۰ گرم در هکتار و در سال) و منگنز (بیش از ۶۱۰۰ گرم در هکتار و در سال) گزارش شده است.

به طور کلی در بسیاری از اکوسیستم‌ها، به خصوص در خاک‌های زراعی، ورودی اکثر عناصر (به خصوص در مورد سرب، کادمیوم و روی) بیشتر از خروجی آن‌ها برآورد شده است. انتقال عناصر کمیاب غیرمحلل از طریق محلول خاک و با حرکت آن صورت می‌گیرد. در خاکی که در اقلیم سرد و مرطوب شکل گرفته است، آبشویی عناصر به سمت افق‌های پایین خاک بیش از انباشت آن‌ها بوده است؛ مگر اینکه مقدار زیادی از این فلزات به خاک وارد گردد. در اقلیم‌های گرم و خشک و بعضی در اقلیم‌های گرم و مرطوب، انتقال عناصر کمیاب به سمت افق‌های بالایی خاک، پدیده متداولی است. چندین ویژگی در خاک‌ها، فرایندهای تراوش عناصر را کنترل می‌کنند که از جمله مهم‌ترین آن‌ها، می‌توان به بافت خاک و مولفه‌های pH و Eh خاک اشاره نمود.

در مقایسه با خاک‌های کشاورزی، خاک‌های شهری به ویژه پارک‌ها و مناطق مسکونی که برای محصولات غذایی استفاده نمی‌شود، تأثیر مستقیم در سلامت عموم دارند؛ چون می‌توانند به آسانی به بدن انسان انتقال یابند. آلودگی خاک‌های شهری مربوط به منابع گوناگونی است که در بین آن‌ها، غبار کناره جاده‌ها و بزرگراه‌ها به دلیل مقدار بالای عناصر کمیاب در سوخت اتومبیل‌ها و همچنین مواد استفاده شده در ساختمان راه، مهم‌ترین منابع آلاینده محسوب می‌شوند.

بر مبنای مطالعات انجام‌شده در خاک‌های آلوده مادرید و اسلو، عناصر کمیاب به عنوان آلاینده شهری شناخته شده‌اند. به هر حال آلودگی‌های شهری با تغییر شرایط محیط، تغییر می‌کنند و مقدار اکثر عناصر کمیاب در خاک‌های شهری نسبت به خاک‌های اطراف شهرها در حال افزایش است.

## ۵-۶- گونه‌بندی آلاینده‌ها

از آنجایی که ترکیب خاک ناهمگون بوده و از مواد مختلف آلی و آلی-معدنی، کانی‌های رسی، اکسیدها و هیدروکسیدهای آهن و منگنز و آلومینیوم و دیگر اجزاء جامد و همچنین مواد محلول تشکیل شده است، مکانیسم‌های پیوند آلاینده‌ها و شکل‌های رخداد آن‌ها در خاک پیچیده بوده و با ترکیب و

خصوصیات فیزیکی خاک‌ها تغییر می‌کنند. ابهام زیادی در کاربرد واژه گونه‌بندی در علوم محیط‌زیست وجود دارد. تعریف گونه‌بندی در خاک و رسوبات، به فرایندهای شناسایی و کمی‌سازی گونه‌های مختلف، شکل‌ها و فازهایی که برای یک عنصر در کانی‌های مورد بررسی وجود دارد، اطلاق می‌شود.

تعیین مقدار عناصر در خاک به دو منظور انجام می‌شود: یکی بررسی زیست‌فراهمی آن‌ها و دیگری پیش‌بینی تحرک و انتقال آن‌ها از خاک به آب‌های زیرزمینی. گونه‌بندی عناصر در خاک ثابت نبوده و تقریباً با توجه به نوع و شکل آن‌ها در خاک تغییر می‌کند. تغییرات در ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی عناصر، قرابت آن‌ها را با اجزاء خاک کنترل نموده که این امر بر گونه‌بندی آن‌ها مؤثر است.

مطالعات نشان داده است که بیشترین نسبت فلزات در بخش‌های مختلف خاک، مربوط به بخش اکسیدهای آهن-منگنز بوده و مشارکت زیادی با بخش قابل‌تبادل، فقط در مورد کادمیوم، در برخی از خاک‌ها مشاهده شد. همچنین فلزات کادمیوم و روی به شکل کربنات در بعضی از خاک‌ها به میزان فراوانی وجود دارد. مشارکت فلزات با بخش مواد آلی خام در مورد کادمیوم و نیکل، پایین و در مورد مس، بالا است. نسبت گونه‌های مختلف بسیار متغیر بوده و بستگی به فلز، خاک و فصل دارد. گونه-سازی عناصر در خاک، هم به واکنش‌پذیری بیوشیمیایی آن‌ها و هم به برخی ویژگی‌های فیزیکی شیمیایی خاک بستگی دارد.

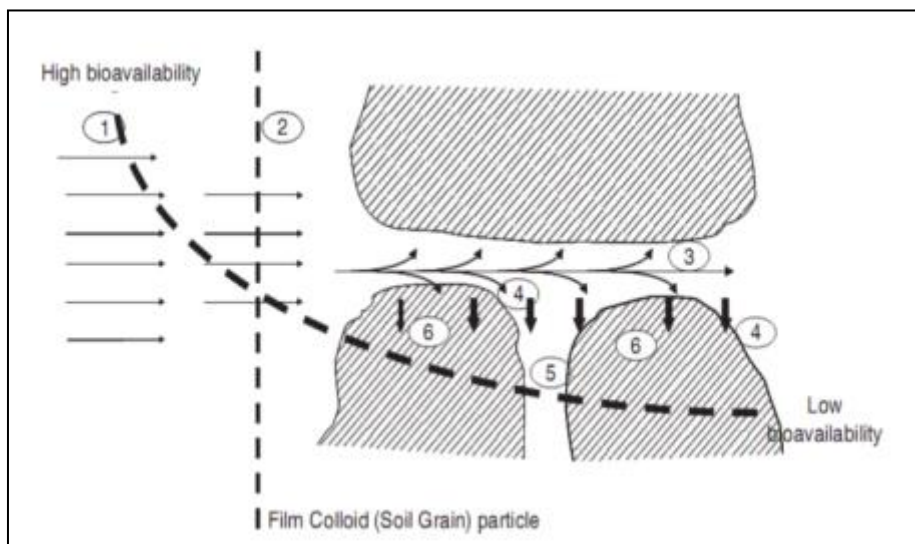
## ۶-۶-۶-۶-۶ کنش‌های متقابل آلاینده‌ها

### ۶-۶-۶-۱-۶-۶ کنش‌های متقابل عناصر با یکدیگر

کنش‌های متقابل بین عناصر شیمیایی میکرو و ماکرو دارای خصوصیت هم‌افزایی و یا رقابتی است. اگرچه اکثر این کنش‌های متقابل با فرایندهای فیزیولوژیکی در گیاهان مرتبط است، اما برخی از این کنش‌های متقابل با فرایندهای شیمیایی خاک‌سازی نیز مرتبط هستند. این فرایندها بر شکل و پراکنش عناصر کمیاب در خاک‌ها مؤثرند. کنش‌های متقابل رقابتی مهم بین عناصر کمیاب در خاک‌ها اغلب مرتبط با ریزجانداران است. کنش‌های متقابل بین عناصر در خاک‌ها بسیار پیچیده‌اند اما ارتباط بسیاری با مکان‌های جذب ذرات خاک و همچنین سلول‌های ریشه سطح ریشه و مواد مترشح از ریشه دارند.

## ۶-۶-۲- کنش‌های متقابل آلاینده‌ها با خاک

عناصر در محیط خاک با فاز جامد، واکنش متقابلی انجام می‌دهند. این واکنش‌ها از طریق یکسری واکنش‌های جذب و آزادسازی و نیز واکنش‌های محلول و غیرمحلول شدن (هم ترکیبات قطبی و هم یونی) به وسیله حرکت به داخل منافذ و پخشیدگی به داخل فاز جامد انجام می‌شود. مراحل فرایند مذکور در شکل (۶-۱) قابل مشاهده است.



شکل ۶-۱- سرنوشت مواد شیمیایی در محیط خاک (Sparks, 1998)

مراحل فوق بدین شرح است: یک: عبور عناصر از مرز فاز جامد-محلول. دو: انتقال عناصر به داخل منافذ درشت خاک. سه: انجام واکنش‌ها و ایجاد پیوند بین مواد شیمیایی با سطح کلوئیدهای خاک از طریق واکنش‌های کلومبیک (جذب اختصاصی) یا پیوندهای کووالانسی (جذب اختصاصی) چهار: پس از شکل‌گیری پیوند، مواد شیمیایی مجدداً بین محلول خاک و کانی‌های جامد و فاز آلی خاک پراکنده می‌شوند. پنج: با گذشت زمان، این مواد شیمیایی جذب شده و به آرامی داخل ذرات خاک منتشر می‌شوند. شش: آزادسازی مواد شیمیایی بسیار سخت و آرام بوده و آلاینده برای ریزجانداران غیر قابل دسترس می‌شود.

جذب مواد شیمیایی در درون ذرات خاک، نقش مهمی در تعیین و تحرک و زیست‌فراهمی آن‌ها در خاک ایفا می‌کند. پیرشدن خاک‌های آلوده منجر به ترسیب ترکیبات آن‌ها شده که این امر باعث کاهش زیست‌فراهمی ترکیبات جذب‌شده توسط ذرات خاک می‌شود. این ترکیبات آلی ترسیب‌شده

به ترکیبات سرسخت نیز مشهورند. مثلاً اتیلن دی اکسید که ماده فرار با میزان حلالیت و زیست-تخریب پذیری بالایی همراه است، بیش از ۱۹ سال پس از آخرین استعمال آن در خاک باقی می ماند. مواد شیمیایی غیرآلی مثل عناصر سنگین، اغلب در شکل پیوندی (مگر اینکه در غلظت‌هایی باشند که محل‌های پیوند را اشباع نمایند) بوده، در حالی که مواد شیمیایی آلی هم به شکل پیوندی و هم به شکل آزاد در خاک‌ها حضور دارند. شکل آزاد به این معنی است که ترکیبات بدون تغییر ساختارهای شیمیایی خاک، قابل استخراج است؛ فرم پیوندی به این معنی است که در برابر استخراج از خود مقاومت نشان می دهند.

آنزیم‌ها و برخی کانی‌های خاص بر اکسایش ترکیبات آلی و تبدیل آن‌ها به رادیکال‌های آزاد مؤثر هستند. آلاینده‌های موجود در خاک زیست‌فراهم‌ترین بخش برای ارگانیسم‌ها، گیاهان و دیگر گونه‌ها برای جذب هستند. متحرک بودن این بخش منجر به تراوش آن به داخل آب‌های زیرزمینی می شود. بخش محلول خاک اغلب توسط دانشمندان علوم خاک به عامل شدت تعبیر می شود. در خاک‌های آلوده، با گذشت زمان مواد شیمیایی موجود در محلول خاک با بخش ناپایدار به تعادل می رسند. به محض اینکه مواد شیمیایی موجود در محلول خاک مصرف گردید، آزادسازی مواد شیمیایی از منابع دیگر صورت می گیرد. فلزات موجود در فاز جامد خاک، معمولاً برای جذب به وسیله ریزجانداران غیرقابل دسترس بوده و باید وارد فاز محلول خاک شوند؛ بنابراین فرایندهای مؤثر بر تعادل بین فاز جامد و محلول، بر زیست‌فراهمی فلزات اثر خواهند گذاشت.

مواد شیمیایی موجود در محیط زیست، طیف وسیعی از مسمومیت را در خاک‌های مختلف نشان می دهند. زیست‌فراهمی فلزات متأثر از نوع خاک و همچنین زمان اضافه شدن آلاینده به خاک است که با افزایش این زمان، امکان زیست تخریب پذیری و پالایش زیستی آن کاهش می یابد.

## ۷-۶- عوامل مؤثر بر زیست‌فراهمی عناصر در خاک

عوامل مؤثر خاک بر زیست‌فراهمی آلاینده‌ها شامل ظرفیت تبادل کاتیونی، اسیدیته، بافت (مقدار رس) نوع خاک و مواد آلی هستند.

### ۶-۷-۱- ظرفیت تبادل یونی خاک

ظرفیت تبادل آنیونی خاک (AEC) در ارتباط با مینرال‌های اکسیدی بوده و معیار مناسبی برای بیان مکان‌های باردار مثبت است و با افزایش اسیدیته خاک کاهش می یابد. ظرفیت تبادل کاتیونی (CEC) معیاری مناسب برای بیان مکان‌های باردار منفی بوده و کاملاً در ارتباط با مواد آلی و کانی‌های سیلیکاته است.

ظرفیت تبادل کاتیونی و آنیونی، با نوع و تعداد کانی‌های رسی، مواد آلی و اسیدیته خاک تغییر می‌کنند. ظرفیت تبادل کاتیونی در خاک‌ها از یک سانتی‌مول بر کیلوگرم خاک، در خاک‌های کاملاً شنی تا بیش از ۶۰ سانتی‌مول بر کیلوگرم خاک، در خاک‌های با بافت نرم و شامل مقدار زیادی رس‌های ۲:۱ و مواد آلی است.

با توجه به اینکه تعداد مکان‌های باردار مثبت (ظرفیت تبادل آنیونی) در اغلب خاک‌ها بسیار کم بوده و همچنین جزئی بودن مقدار بارهای وابسته به اسیدیته، این عامل به عنوان عاملی مهم در بررسی فراهمی آلاینده در اکثر مناطق معتدل در نظر گرفته نمی‌شود. اگرچه این عامل در مناطق استوایی و خاک‌های کمتر هوادهی، چون این خاک‌ها دارای بارهای مثبت بیشتری هستند، عامل مهمی به حساب می‌آید.

#### ۶-۷-۲- مواد آلی خاک

مواد آلی تمایل زیادی برای پیوند با ترکیبات آلی و همچنین فلزات خاک داشته و بدین صورت فراهمی آن‌ها را کاهش می‌دهد. این مواد، در واقع یک ماتریکس پیچیده پلیمری است که از فرایندهای میکروبی و تخریب شیمیایی ایجاد شده است. اسیدهای آلی موجود در مواد آلی، تمایل زیادی برای جذب کاتیون‌های فلزی دارند. در مورد آلاینده‌های آلی خنثی یا غیرقطبی، در حالت تعادل، جذب در ارتباط مثبت با مقدار مواد آلی (کربن آلی) خاک است. هرچه آب‌گریزی یک آلاینده آلی بیشتر باشد، پتانسیل آن برای جذب توسط مواد آلی خام افزایش می‌یابد. اثر غیرمستقیم دیگر مواد آلی، نقش آن در محدود کردن انتقال انبوه آلاینده است؛ بنابراین با افزایش مقدار ماده آلی خاک، نگهداری آلاینده آلی افزایش یافته و سرعت رهاسازی آن کاهش می‌یابد و به موجب این حالت، زیست‌فراهمی آلاینده کم می‌شود.

#### ۶-۷-۳- اسیدیته خاک

یکی از عوامل مؤثر بر جذب آلاینده‌های آلی و غیرآلی، اسیدیته خاک (pH) است که تمام جوانب فرایندهای بیوژئوشیمیایی آلاینده‌ها در خاک اعم از: حلالیت، ته‌نشست، جذب و نیز فعالیت‌های میکروبی را کنترل می‌کند. در اکثر خاک‌های تغییرپذیر مانند خاک‌های هوادهی مناطق حاره‌ای و خاک‌های کمتر هوادهی آندی‌سول، افزایش اسیدیته خاک موجب افزایش مکان‌های باردار منفی و کاهش مکان‌های باردار مثبت می‌شود.

به علاوه اسیدیته خاک به خاطر تأثیری که بر خصوصیات شیمیایی سطح ذرات خاک دارد، نوع فلزی آن را نیز کنترل می‌کند. تأثیر pH بر روی بار دائمی خاک‌هایی که در مناطق مدیترانه‌ای هستند، ناچیز است؛ مگر اینکه مقدار ماده آلی خاک زیاد باشد. با این وجود pH بر روی جذب و

آزادسازی فلزات از محلول تأثیر می‌گذارد. علاوه بر خصوصیات شیمیایی سطح ذرات، pH گونه‌بندی آلاینده‌ها را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد؛ همچنین بار خالص کمپلکس‌های فلزی و واکنش‌های ته-نشست/غیرمحلول شدن نیز مستقیماً تحت تأثیر اسیدیته خاک است. اثر pH بر روی رفتار و زیست‌فراهمی آلاینده‌های آلی غیریونی، کمتر مشخص بوده و به طور کلی از روی تأثیر آن بر روی مواد آلی، فعالیت‌های میکروبی قابل تشخیص است؛ بنابراین در مورد فلزات و شبه‌فلزات و مواد آلی یونی، pH نقش مهمی را در کنترل زیست‌فراهمی آلاینده ایفا می‌کند.

#### ۶-۷-۴- نوع خاک

با تغییر شرایط اقلیمی و جغرافیایی، خاک‌های مختلفی پدیدار می‌شوند. مثلاً در مناطق استوایی خاک‌های غالب، اکسی‌سول و آلتی‌سول بوده که کانی‌های خاک‌های مذکور از رس‌های کم‌فعال تشکیل شده که بار سطح متغیر دارند. خاک‌های مناطق معتدل شامل خاک‌های کمتر هوادهیده مثل آلفی‌سول و ورته‌سال‌ها بوده که کانی‌های این خاک‌ها از رس‌هایی با فعالیت بیشتر نسبت به خاک‌های مناطق استوایی، تشکیل شده‌اند و عمدتاً دارای بار سطحی دائمی هستند. با توجه به اینکه بار سطحی خاک‌ها و همچنین خصوصیات شیمیایی آن‌ها دامنه گسترده‌ای دارد، از این رو توانایی آن‌ها در جذب آلاینده‌ها بسیار متغیر بوده و به تبع آن، زیست‌فراهمی آلاینده‌ها نیز با تغییر خصوصیات، به طور معنی‌داری تغییر می‌کند.

#### ۶-۷-۵- زمان

با گذشت زمان آلاینده‌ها در خاک‌ها رسوب می‌کنند، این امر زیست‌فراهمی آن‌ها را کاهش می‌دهد. این فرایند در فاز جامد خاک، هم در مورد خاک‌های معدنی با منافذ در حد نانو و هم در مورد خاک‌های آلی، باعث ترسیب آلاینده می‌شود. در اصطلاح این فرایند به پیری‌شدن مشهور است. بررسی تغییرات طولانی‌مدت زیست‌فراهمی کادمیوم در خاک‌ها توأم با افزایش کادمیوم ناشی از مصرف کودها نشان داده است که باز هم مقدار قابل توجهی از کادمیوم به صورت منابع غیرزیست‌فراهمی در خاک وجود دارد.

مطالعات در زمینه سرنوشت آلاینده‌های آلی نشان داده است که معدنی‌شدن میکروبی با افزایش مدت حضور آلاینده‌ها کاهش می‌یابد. ارتباط مشخصی بین زیست‌تخریب‌پذیری آلاینده‌ها، سمیت و زیست‌فراهمی آن‌ها وجود دارد. پدیده پیری و به دنبال آن ترسیب آلاینده‌ها، منجر به کاهش زیست‌فراهمی آلاینده، همچنین مقاومت آن در برابر حلال‌های استخراج‌کننده آلاینده می‌گردد. کاهش زیست‌فراهمی آلاینده‌ها در خاک‌هایی که مدت طولانی در معرض آلودگی هستند، مشکل اصلی در زیست‌پالایی این قبیل خاک‌ها است.

## ۸-۶- گیاه‌پالایی<sup>۱</sup>

روش‌های فیزیکی و شیمیایی متعددی برای مقابله با آلودگی‌های محیطی وجود دارد که بسیاری از آن‌ها به سبب هزینه بالا و اثرات جانبی مضر، کمتر استفاده می‌شوند. در سال‌های اخیر در راستای یافتن روشی برای حذف فلزات سنگین از خاک، به روش‌های زیستی نظیر گیاه‌پالایی توجه بیشتری صورت گرفته است.

واژه Phytoremediation از پیشوند یونانی Phyto به معنی گیاه و لاتین remedium به معنی اصلاح یا حذف مواد زیان‌آور است. گیاه‌پالایی، فناوری‌ای مبتنی بر تلفیق فعالیت گیاهان و جامعه میکروبی همراه آن برای تجزیه، انتقال، غیرفعال کردن و ساکن‌سازی (ایموبیلیزه کردن) ترکیبات آلاینده خاک و آب‌های زیرزمینی است. گیاه‌پالایی از روش‌های آلودگی‌زدایی نوین، درجا و مستقیم است که طی آن از گیاهان مقاوم برای حذف یا کاهش غلظت آلاینده‌های آلی، معدنی و ترکیبات خطرناک محیط‌زیست از جمله فلزات سنگین، مواد نفتی و علف‌کش‌ها استفاده می‌شود.

استفاده از گیاهان برای تحریک میکروارگانیسم‌های سم‌زدا و نابودگر آلودگی‌ها، یک فرایند طبیعی است که به دلیل تأثیر زیاد، هزینه‌های کم، تخریب کم، هماهنگی با طبیعت و قابلیت استفاده در مقیاس وسیع، با استقبال زیادی روبه‌رو شده است.

محدوده توسعه ریشه، یعنی ریزوسفر، دارای جمعیت میکروبی بیشتر و فعال‌تری نسبت به خاک بدون ریشه است. گیاهان قادرند از طریق رهاسازی عناصر غذایی و ترشحات خود در خاک و انتقال اکسیژن به ناحیه ریشه، موجب تحریک و افزایش فعالیت جمعیت میکروبی تخریب‌کننده آلاینده‌های محیطی گردند. این تکنولوژی با استفاده از انرژی خورشید و گیاهان و میکروارگانیسم‌های ریزوسفریک مربوط به آن‌ها، فلزات آلاینده موجود در خاک، رسوبات، آب‌های زیرزمینی یا آب‌های سطحی و حتی آلاینده‌های موجود در اتمسفر را حذف یا تجزیه می‌کند.

علیزاده (۱۳۹۱) در مطالعه‌ای به منظور ارتقاء کارایی گیاه‌پالایی و جذب فلزات توسط گیاه، قابلیت جذب کادمیوم و سرب توسط نهال‌های سپیدار و تبریزی را در ارتباط با بسترهای مختلف کاشت (در پنج بستر کاشت از خاک لوم، خاک‌برگ، پیت‌ماس، کوکوپیت و پرلیت) مورد بررسی قرار داد. نتایج نشان داد که بسترهای کاشت بهبودیافته، موجب افزایش معنی‌دار تولید زیتوده توسط نهال‌های صنوبر در مقایسه با بستر خاک شدند. این افزایش در تولید زیتوده در بعضی حالات افزایش دو برابری جذب کل توسط نهال‌های صنوبر نسبت به خاک را سبب شد. در مجموع نهال‌های تبریزی نسبت به سپیدار به دلیل توانایی در تولید زیتوده بیشتر، از کارایی بالاتری در جذب آلاینده‌ها از خاک و پاک‌سازی محیط آلوده برخوردار بودند.

---

1. Phytoremediation

رفعتی و همکاران (۱۳۹۱) در مطالعه‌ای به بررسی توانایی برداشت و تثبیت گیاهی دو گونه توت سفید و سپیدار پرداختند. بدین منظور، فلزات سنگین کادمیوم، کروم و نیکل با غلظت‌های متفاوت به خاک اضافه و بعد از سپری شدن یک فصل رویش، از ریشه، ساقه، برگ و خاک هر گلدان، نمونه‌گیری کردند. نتایج حاصل از محاسبه ضریب تجمع زیستی و فاکتور انتقال نشان داد که هیچ یک از دو گونه برای تثبیت گیاهی کادمیوم، کروم و نیکل با داشتن ضریب تجمع زیستی ریشه کوچک‌تر از یک و فاکتور انتقال بزرگ‌تر از یک مناسب نبودند. ولی سپیدار با دارا بودن ضریب تجمع زیستی اندام‌های هوایی بزرگ‌تر از یک در کلیه تیمارهای مورد بررسی کادمیوم و توت سفید با داشتن مقدار بیشتر از یک پارامتر در تمامی تیمارهای مورد مطالعه نیکل برای برداشت عناصر مذکور مناسب بودند.

#### ۶-۸-۱-انواع گیاه پالایی

##### ۱-۶-۸-۱-گیاه ترسیبی

فرایند گیاه‌ترسیبی، تحرک آلاینده‌ها را در محیط خاک کاهش داده و از مهاجرت آن‌ها به خاک، آب و هوا جلوگیری می‌کند. این فرایند از طریق مواد شیمیایی ترشح‌شده از ریشه (نظیر قندها، کربوهیدرات‌ها، آنزیم‌ها، پروتئین‌ها و الکل‌ها) که منجر به ترسیب عناصر آلاینده در محیط ریشه می‌شوند، اتفاق می‌افتد. پروتئین‌های ناقل از طریق پیوند با این عناصر باعث تثبیت و ترسیب آن‌ها بر روی سطح ریشه شده و در نهایت منجر به ذخیره‌سازی آن‌ها در واکوئل‌های سلول‌های ریشه می‌شوند.

##### ۲-۶-۸-۱-تخریب ریشه‌ای

تخریب ریشه‌ای به شکستن مواد آلی در خاک به وسیله میکروارگانیسم‌های خاک گفته می‌شود. این فرایند از طریق افزایش میکروارگانیسم‌های خاک که ناشی از تشدید ترشح مواد گیاهی-شیمیایی ریشه‌های گیاه است، صورت می‌گیرد. ریشه‌های گیاهان، موادی نظیر قندها و الکل‌ها و آب را به خاک ترشح می‌کنند که از این طریق موجب افزایش فعالیت میکروارگانیسم‌ها می‌گردند. در نهایت آلاینده‌های ترسیب شده، از طریق همزیستی گیاه و ریزجانداران تبدیل به منابع غذایی و انرژی برای گیاه و ریزجانداران می‌شود.

##### ۳-۶-۸-۱-هیدرولیک گیاهی

هیدرولیک گیاهی عبارت از جذب، تبخیر، مصرف کردن و تعریق منابع آب سطحی و زیرزمینی به وسیله بخش‌های مختلف گیاه است. این فرایند با جلوگیری از حرکت افقی آب‌های زیرزمینی یا کنترل آن‌ها و از طریق کشت گیاهان ریشه‌عمیق امکان‌پذیر است. صنوبرها و بیدها که درختانی

ریشه عمیق، آب‌دوست و با ضریب تعرق بالایی هستند، برای استفاده در این فرایند موفقیت‌آمیز گزارش شده‌اند.

#### ۴-۱-۸-۶- گیاه استخراجی

گیاه استخراجی به معنای جذب آلاینده توسط گیاه از محیط خاک و انتقال آن از ریشه به اندام‌های هوایی است. فیتواکستراکشن شناخته‌شده‌ترین روش پالایش در میان فناوری‌های گیاه‌پالایی است و اکثر تحقیقات در این زمینه تمرکز یافته است. واژه گیاه‌پالایی و فیتواکستراکشن گاهی به اشتباه به یک مفهوم به کار می‌روند، در حالی که فیتواکستراکشن یک نوع تکنولوژی خاص در پالایش است. مراحل فیتواکستراکشن شامل استفاده گیاهان به منظور حذف آلودگی‌های فلزی و رادیواکتیو از ماتریکس خاک است. این روش، بهترین راهکار برای حذف آلودگی‌های اولیه از خاک و ایزوله کردن آن‌ها بدون تخریب ساختار خاک و حاصلخیزی آن است. در این روش خاصیت phytoaccumulation گیاهان باعث جذب و تغلیظ آلودگی‌های خاک در بیوماس گیاهی می‌شود. اگر دسترسی این فلزات در خاک برای گیاهان مناسب نباشد، ممکن است استفاده از کلات‌های سنتزی یا ترکیبات اسیدزا به منظور آزاد شدن آن‌ها به داخل محلول خاک و جذب کافی آن‌ها در گیاه، لازم باشد.

#### ۵-۱-۸-۶- گیاه تبخیری

برخی آلودگی‌های فلزی نظیر آرسنیک، جیوه یا سلیوم به صورت آلاینده‌های گازی در محیط‌زیست وجود دارند. در سال‌های اخیر محققان بر روی یکسری گیاهان طبیعی یا تراریخته که قادر به جذب شکل‌های عنصری این فلزات از خاک و تبدیل آن‌ها به برگه‌های گازی در طی مراحل بیولوژیکی درونی گیاه و رها کردن آن‌ها به داخل اتمسفر را بررسی کردند. این تکنیک که گیاه‌تبخیری نام دارد، به فرایند خروج آلاینده‌ها از طریق منافذ برگ و ساقه گیاه اطلاق می‌شود. در این شکل که توسط سازمان حفاظت محیط‌زیست آمریکا تهیه شده است، نحوه تفکیک ترکلرواتن و خروج آن به صورت بخار از درخت صنوبر را نشان می‌دهد.

این فرایند بحث‌برانگیزترین تکنولوژی گیاه‌پالایی است، چون به هر حال جیوه و سلیوم به شکل ترکیبات فرار، رها شده در اتمسفر، بدون شک سمی هستند. بیشترین تمرکز تحقیقاتی در روش فیتوولاتلیزیشن بر روی سلیوم انجام گرفته، زیرا وجود این عنصر در نواحی خاک‌های غنی، مشکلی جدی را در اکثر نقاط جهان ایجاد کرده است. رهاسازی ترکیبات فرار سلیومی از گیاهان آلی، اولین بار توسط لویز ۱۹۶۶ گزارش شد. با روش فیتوولاتلیزیشن و رهاسازی سلیوم و جیوه به اتمسفر،

چندین مزیت برای محیط‌زیست و خاک ایجاد می‌کند. ترکیبات فرار سلینیوم نظیر دی‌اتیل‌سولنید ۵۰۰ تا ۶۰۰ برابر مسمومیت کمتری نسبت به شکل‌های غیرآلی این عناصر در خاک دارند.

آلودگی می‌تواند گیاه را از نظر فیزیولوژی نیز تحت‌تأثیر قرار دهد. برای مثال، پراکسیداسیون ۷ لیپیدهای غشا توسط گونه‌های فعال اکسیژن، موجب آسیب‌دیدگی غشاها، افزایش نفوذپذیری غشا و کاهش پایداری آن می‌شود. مالون دی‌آلدئید در اثر پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع، توسط گونه‌های فعال اکسیژن تولید می‌شود. تغییر در پراکسیداسیون لیپیدها، شاخص شدت خسارت اکسایشی در موجودات زنده محسوب می‌شود.

به نظر می‌رسد دلیل اصلی خسارت شدید به غشای سلولی، تولید رادیکال‌های سوپراکسید ( $O_2^{\cdot-}$ )، نسوزیدیهیدروژن ( $H_2O_2$ ) و رادیکال هیدروکسیل ( $OH^{\cdot}$ ) است که در نهایت به پراکسیداسیون لیپیدهای غشای سلولی می‌انجامد.

افزایش نفوذپذیری و کاهش پایداری غشا ممکن است سبب افزایش نشت الکترولیت‌ها به فضای بین سلولی شود. از این رو و به منظور بررسی شدت خسارت وارد شده به غشای سلولی، مقدار مالون دی‌آلدئید تشکیل‌شده، تعیین و به عنوان شاخص تعیین شدت خسارت تحت شرایط تنش، استفاده می‌شود. همچنین پرولین به‌عنوان یک اسمولیت مهم در تعدیل فشار اسمزی سلول، تحت تنش‌هایی مانند آلودگی، خشکی، شوری، نقش اساسی دارد. افزایش این ماده در شرایط تنش اسمزی علاوه بر گیاهان، در دامنه وسیعی از موجودات دیگر مثل باکتری‌ها، مخمرها، بی‌مهرگان دریایی و جلبک‌ها نیز مشاهده شده است.

#### ۶-۸-۱-۶- تخریب گیاهی

در خلال فرایند تخریب گیاهی، تعدادی از فعالیت‌های متابولیسمی گیاهان باعث کاهش و حذف آلودگی‌ها از طریق تغییر شکل دادن، شکستن، تثبیت و تبدیل کردن آن‌ها به ترکیبات فرار می‌شود. در تکنولوژی تخریب گیاهی، مواد آلی به مولکول‌های ساده‌تر در بافت‌های گیاهی تجزیه می‌شوند. گیاهان دارای آنزیم‌هایی هستند که می‌توانند بقایای آمونیومی، حلال‌های کلروفره نظیر تری‌کلرواتیلن و سایر علف‌کش‌ها را تجزیه و تبدیل کنند. این آنزیم‌ها معمولاً دهالوژناز، اکسیژناز و ردوکتاز می‌باشند. ریزودگریشن تجزیه مواد آلی در خاک از طریق فعالیت‌های میکروبی ناحیه ریشه (ریزوسفر) است و مراحل آن کندتر از فیتودگریشن است. یک سری از مخمرها، قارچ‌ها، باکتری‌ها و سایر ارگانیسم‌ها مواد آلی مانند سوخت‌ها و حلال‌ها را مصرف و حذف می‌کنند.

### ۶-۸-۲- گیاهان پالاینده خاک‌های آلوده به فلزات سنگین

میزان جذب آلاینده فلزی از خاک توسط گیاه پالاینده، علاوه بر خصوصیات خاک، به نوع فلز سنگین، گونه گیاهی و سن گیاه نیز بستگی دارد. گیاهان رشدیافته در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین، بر اساس غلظت آلاینده فلزی در اندام‌های گیاه در برابر افزایش غلظت فلز سنگین در خاک، به سه گروه تقسیم می‌شوند. این تقسیم بندی در شکل ۶-۱ نیز نمایش داده شده است.

(۱) دفع‌کننده فلز: این گیاهان از جذب فلزات سنگین تا آستانه خاصی، ممانعت کرده ولی پس از این آستانه، فلزات را جذب می‌کنند؛ اما در برابر افزایش غلظت آلاینده فلزی در اندام‌های هوایی خود در حد بحرانی مقاومت می‌کنند. به طوری که در خاک‌هایی با غلظت بالای فلزی، این گیاهان فقط فلزات را در ریشه‌های خود نگه داشته و از انتقال آن‌ها به بخش‌های هوایی جلوگیری می‌کنند. این گیاهان ممکن است از طریق تغییر در نفوذپذیری غشاء سلولی، ظرفیت اتصال فلزات به دیواره سلولی و یا ترشح ترکیبات کلات‌کننده این عمل را انجام دهند.

(۲) شاخص فلزی در این گیاهان، جذب آلاینده فلزی به صورت خطی متناسب با افزایش غلظت فلز در خاک زیاد می‌شود؛ بنابراین غلظت آلاینده فلزی در این گیاهان عموماً منعکس‌کننده غلظت فلزات در خاک است.

(۳) بیش‌انباشته‌گرهای این گیاهان به طور فعال غلظت‌های بالایی از فلزات را در ریشه و اندام‌های هوایی خود انباشته می‌کنند. گیاهان بیش‌انباشته‌گر، عموماً گیاهانی جان‌سخت ولی ریز اندام هستند و تولید زیتوده اندکی دارند. توانایی جذب فلز در این گیاهان عموماً ۱۰۰ برابر بیشتر از گیاهان دیگر است. برای مثال در یک گیاه بیش‌انباشته‌گر، غلظت کادمیم بیشتر از ۱۰۰، کروم، مس و سرب بیشتر از ۱۰۰۰ و نیکل و روی بیشتر از ۱۰۰۰۰ میکروگرم بر گرم ماده خشک است. تاکنون بالغ بر ۴۰۰ گونه گیاهی از ۴۵ خانواده به عنوان بیش‌انباشته‌گرهای فلزات سنگین شناسایی شده‌اند که بیشترین گیاهان بیش‌انباشته‌گر مربوط به فلز نیکل و کمترین مربوط به فلز کادمیم است.

از طرف دیگر، ساز و کارهای مستعد سلولی برخی از گیاهان عالی برای سم‌زدایی و تحمل فلزات سنگین عبارت است از:

(۱) مقاومت در برابر حرکت فلزات به داخل سلول‌های ریشه از طریق قارچ‌های میکوریزی هم‌زیست‌شده با ریشه گیاه که از طریق کلاته شدن فلزات سنگین توسط ترشحات قارچی و جذب آن‌ها توسط پوشش هیف و میسیلیوم‌های قارچی، می‌تواند صورت گیرد. همچنین قارچ‌های میکوریزی در هنگام مواجهه با آلاینده‌های فلزی، فعالیت برخی از آنتی‌اکسیدان‌ها را افزایش داده و از این طریق به حفظ ریشه گیاه کمک می‌کنند.

۲) اتصال به دیواره سلولی و ترشحات ریشه، به طوری که ترشحات ریشه‌ای می‌توانند منجر به کلاته شدن آلاینده فلزی شده و جذب آلاینده را تا مقدار معینی کاهش دهد.

۳) کاهش جریان به داخل سلول از طریق غشاء پلاسمایی، در واقع غشاء سلولی با جلوگیری یا کاهش ورود آلاینده به داخل سلول از طریق انتشار به خارج، نقش مهمی در مقاومت به تنش فلز سنگین ایفا می‌کند.

۴) ترمیم و حفاظت غشاء پلاسمایی تحت شرایط تنش، از طریق پروتئین‌های شوک حرارتی.  
۵) کلاته شدن آلاینده فلزی توسط کلات‌های گیاهی در محیط سیتوسول سلول‌های گیاهی. کلات‌های گیاهی خانواده‌ای از ترکیبات فلزی پتیدی هستند که به سرعت در گیاهان توسط تیمارهای فلز سنگین القاء می‌شوند. برای مثال در گیاه کلزا نشان داده شد که تجمع کادمیم همراه با القاء سریع کلات‌های گیاهی است.

۶) انتقال و تجمع فلزات در واکوئل، در واقع انتشار یون‌های فلزی به خارج از غشاء پلاسمایی با انتقال و تجمع آن‌ها در واکوئل، دو ساز و کار مهم جهت کاهش سطح سمی بودن فلز در سلول‌های گیاهی است.

۷) فعال کردن پروتئین‌های شوک حرارتی، این پروتئین‌ها تحت شرایط رشدی که دما بالاتر از حد مطلوب برای موجود زنده است، افزایش می‌یابند. مشخص شده است که این پروتئین‌ها در پاسخ به افزایش فلزات سنگین نیز بیان می‌شوند. این پروتئین‌ها نقش مهمی در مقاومت بیشتر و ترمیم غشاء پلاسمایی دارند.

#### ۶-۸-۳- برتری‌ها و کاستی‌های گیاه‌پالایی

در مقایسه با روش‌های فیزیکی- شیمیایی که برای مناطقی با آلودگی زیاد و کم توسعه یافته‌اند، گیاه‌پالایی برای حجم زیادی از خاک‌های آلوده به غلظت‌های کم ولیکن معنی‌دار فلزات سنگین، روش مناسبی است. این فناوری به عنوان یک روش سبز، خاک را حاصل خیز نگاه می‌دارد. با محیط‌زیست سازگار بوده و مقبولیت عمومی زیادی دارد. افزون بر این، گیاه‌پالایی توانایی پالایش بسیاری از ترکیبات آلی و غیرآلی را داشته و می‌توان آن را به صورت در محل و خارج از محل به کار برد.

برتری دیگر این فناوری در این است که گیاهان به دلیل استفاده از انرژی پاک خورشید و دارا بودن سیستم جذب و تصفیه آلودگی، توانایی انباشت و تجزیه و تبدیل آلاینده‌ها را دارند. گیاه‌پالایی به تجهیزات گران‌قیمت و کارکنان متخصص نیاز ندارد، در نتیجه هزینه‌های اجرایی آن در مقایسه با سایر روش‌های مرسوم پالایش، بسیار اندک است.

گیاه‌پالایی کاستی‌ها و محدودیت‌هایی نیز دارد. عمده‌ترین محدودیت گیاه‌پالایی در مقایسه با روش‌های سنتی پالایش، زمان‌بر بودن این فناوری است؛ زیرا بیشتر گیاهان بیش‌انباشته‌گر، رشد

اندکی داشته و زیتوده کمی نیز تولید می‌کنند. بنابراین ممکن است مدت زمان زیادی نیاز باشد تا مکان آلوده پالایش شود. همچنین گیاهان تا زمانی که ریشه‌دوانی دارند، می‌توانند آلودگی‌زدایی کنند و این مسئله، یکی از محدودیت‌های این فناوری است. علاوه بر این، استفاده از گونه‌های گیاهی مهاجم و غیربومی پالاینده، می‌تواند به دگرگونی تنوع زیستی منطقه منجر شود.

تجمع فلزات سنگین در اندام‌های گیاهی و احتمال ورود آن‌ها به زنجیره غذایی نیز می‌تواند نگران کننده باشد. همچنین محصول گیاهی فرایند گیاه‌پالایی ممکن است مطابق با مصوبه حفاظت و اصلاح منابع (RCRA) زباله، خطرناک محسوب شود که در این صورت باید پس از اعمال اقدام‌های اولیه دفن گردند. شرایط نامطلوب اقلیمی نیز یکی دیگر از عوامل محدودکننده این فناوری است که ممکن است در فرایند رشد و نمو گیاه پالاینده اختلال ایجاد کرده و در نتیجه از کارایی گیاه‌پالایی بکاهد.

#### ۴-۸-۶- تکنیک‌های افزایش‌دهنده کارایی گیاه‌پالایی

تکنیک‌های ذیل می‌توانند سبب افزایش کارایی پالایش سبز و کاهش مدت زمان لازم برای زدودن آلودگی شوند:

- استفاده از گیاهان مهندسی‌ژنتیکی‌شده به کمک ژن‌های بیش‌انباشته‌گر، گیاهان مقاوم به فلزات سنگین، گیاهانی با تولید زیتوده بالا و سازگار با شرایط آب و هوایی مختلف.
- افزایش زیست‌فراهمی فلزات سنگین برای جذب توسط گیاه، از طریق عوامل کلات‌کننده طبیعی و مصنوعی. البته استفاده از کلات‌کننده‌ها علاوه بر هزینه‌بر بودن، ممکن است سبب خطرات زیست‌محیطی متعاقب نیز شود. لذا بهتر است کلات‌کننده‌های طبیعی و مناسب برای محیط‌زیست جهت کمک به فرایند گیاه‌پالایی توسعه یابند.
- استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی با کودهای شیمیایی، به منظور افزایش رشد و تولید زیتوده گیاه. البته این روش نیز گران بوده و در مورد کودهای شیمیایی، می‌تواند آلودگی‌هایی نیز به همراه داشته باشد.
- استفاده از میکروارگانیسم‌های خاک که به عنوان یک منبع طبیعی، ارزان و سالم می‌تواند اثرات چندجانبه شامل ترشح عوامل کلات‌کننده، فاکتورهای تنظیم‌کننده رشد و افزایش زیتوده گیاه در گیاه‌پالایی به همراه داشته باشد.



## فصل هفتم

### گازها

### ۷-۱- اثرات کمبود اکسیژن در خاک

ریشه گیاهان، حیوانات خاک‌زی و میکروارگانیسم‌ها، برای زنده‌مانی و فعالیت‌های حیاتی نیاز به اکسیژن موجود در خاک دارند. خاک‌های سنگین و ریزدانه نسبت به خاک‌های شنی، اکسیژن خود را زودتر از دست می‌دهند. نفوذ اکسیژن از اتمسفر هوا به خاک، در خاک‌های سنگین و متراکم و مرطوب یا غرقاب شده کندی صورت می‌گیرد. به طوری که مقدار اکسیژن در این گونه‌ها، به سرعت کاهش پیدا می‌کند و حتی به صفر می‌رسد.

به محض اینکه اکسیژن خاک به پایان رسید، میکروارگانیسم‌های غیرهوازی فعال می‌شوند و محیطی ایجاد می‌کنند که در آن  $\text{H}_2\text{S}$ ،  $\text{Mn}^{2+}$ ،  $\text{Fe}^{2+}$ ، سولفیدها، اسیدلاکتیک و اسیدبوتریک تا رسیدن به غلظت‌های سمی افزایش پیدا می‌کنند. همچنین برگشت ازت در خاک نیز به طور قابل ملاحظه‌ای مختل می‌شود.

خاک‌های رسی به خاطر داشتن منافذ ریز، نسبت به کمبود اکسیژن بسیار حساس هستند؛ ولی خاک‌های شنی حتی در مجاورت رودخانه‌ها و نه‌رها به خوبی تهویه می‌شوند و مشکلی نخواهند داشت. در خاک‌های خیلی مرطوب فقط گونه‌های خاصی از جمله هالوفیت‌های علفی و بعضی از گونه‌های درختی مثل بید، دارتالاب، مانگروها و نخل‌ها (مثل *Nypafruticans*) و لرگ دیده می‌شوند؛ زیرا برای اکثر گیاهان، شرایط کمبود اکسیژن و غرقابی خطرناک است.

### ۷-۲- اختلال در فعالیت‌های گیاهی در نتیجه کمبود اکسیژن

ریشه تنها برای مدت کوتاهی می‌تواند به صورت بی‌هوازی تنفس کند؛ اگر این حالت از چند ساعت بیشتر شود، بی‌نظمی‌هایی در متابولیسم گیاه رخ می‌دهد. نوک‌های فعال ریشه، که در منطقه کمبود اکسیژن قرار دارند، از بین می‌روند و ریشه‌های ناب‌جا توسعه پیدا می‌کنند، بخش‌های مسن‌تر ریشه چوب‌پنبه‌ای می‌شود و عدسک‌های متورم در آن‌ها به وجود می‌آید.

در شرایط کمبود کامل اکسیژن، تنفس به صورت بی‌هوازی درمی‌آید. در شرایطی که اکسیداسیون نهایی تنفس انجام نشود، استالایید و اتانول تجمع پیدا می‌کنند. افزایش مقدار اتانول یک علامت مشخصه کمبود اکسیژن است. اسید آبسزیک ABA اتیولن و پیش‌ماده‌های اتیلن (Acc) آمینوسیکلوپروپان-۱- کربوکسیلیک اسید) به مقدار زیاد تشکیل می‌شود و باعث بسته شدن جزئی روزنه‌ها، اپی ناستی<sup>۱</sup> و اغلب ریزش برگ‌ها و گل‌ها می‌شود.

---

1. Epinasty

### ۳-۷- مقاومت در شرایط کمبود اکسیژن

بسیاری از گیاهان در خاک‌هایی که دارای کمبود اکسیژن هستند، می‌تواند رشد نمایند؛ زیرا دارای مکانیسم‌های سازگاری خاصی برای چنین شرایطی هستند. یکی از مکانیسم‌های سازگاری به شرایط کمبود اکسیژن، این است که در چنین شرایطی الکل دهیدروژناز (ADH) افزایش پیدا نمی‌کند. در همین زمان متابولیسم پروتئین، ظرف چند ساعت تنظیم می‌شود. برای مثال در بوته‌های جوان ذرت بعد از فعال شدن ژن‌های خاصی، تقریباً ۲۰ پلی‌پپتید بی‌هوازی مختلف تولید می‌شود و به صورت ایزوآنزیم جایگزین آنزیم‌های اصلی (مثل ADH هوازی) می‌گردد. بدین ترتیب فرآورده نهایی، اتانول سمی نیست، بلکه اسید لاکتیک و اسید مالیک است. از فعالیت ADH در شرایط بی‌هوازی به عنوان یک شاخص کمی برای تعیین حساسیت گونه‌ها به شرایط کمبود اکسیژن استفاده می‌شود.

سازگاری مورفولوژیکی به شرایط کمبود اکسیژن در اثر توسعه بافت‌های تهویه‌کننده (آئانشیم) رخ می‌دهد، که یک سیستم پیوسته از فضاهای بین سلولی است و می‌تواند اکسیژن را از اندام‌های هوایی به ریشه‌ها انتقال دهد. حجم این سیستم بین سلولی در پارانشیم گیاهان باتلاقی، بین ۲۰ تا ۶۰ درصد است. در صورتی که در گیاهانی که در خاک‌های دارای تهویه کامل رشد کرده‌اند، حجم آن‌ها کمتر از ۱۰ درصد است. شیب دمایی خاک نیز می‌تواند موجب تهویه شود. گیاهانی که در خاک‌های متراکم و دارای تهویه ضعیف رشد می‌کنند، یک سیستم ریشه‌ای ایجاد می‌کنند که به صورت جانبی در نزدیکی سطح خاک پراکنش می‌یابد.

### ۴-۷- واکنش به افزایش CO<sub>2</sub>

تغییرات اقلیمی جهانی به شدت با افزایش غلظت CO<sub>2</sub> در جو زمین ارتباط دارد. این افزایش ممکن است رشد گیاهان را، در صورت عدم وجود عوامل تنش‌زا، بهبود بخشد. تحت تأثیر عوامل اقلیمی (نور، دما و رطوبت هوا) و عوامل مربوط به خاک (آب و عناصر غذایی)، دو الگو برای جذب CO<sub>2</sub> مشاهده می‌شود. با افزایش غلظت CO<sub>2</sub> اتمسفری، پیش‌بینی می‌شود که فتوسنتز و رشد گیاه افزایش یابد. دامنه این افزایش، نه تنها به تحریک کوتاه‌مدت میزان فتوسنتز بستگی خواهد داشت، بلکه به بازتاب‌های گیاه در طولانی‌مدت، از نظر ظرفیت فتوسنتیک نیز وابسته خواهد بود. رشد در شرایط CO<sub>2</sub> بالا برای دوره‌های طولانی‌تر از چند روز، اغلب باعث کاهش ظرفیت فتوسنتیک در واحد سطح برگ می‌شود. همچنین تصور می‌شود که این تعدیل (down-regulation) در فتوسنتز، پاسخی برای تغییرات سطوح قند سلولی باشد که از افزایش تولید کربوهیدرات‌ها در مقابل صدور یا مصرف CO<sub>2</sub> نتیجه شده است.

### ۵-۷-تبادلات گازی و تغییرات آن تحت تنش خشکی

میزان جذب  $CO_2$ ، غلظت  $CO_2$  داخل سلولی و میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای به‌طور معنی‌داری متأثر از تیمارهای آبیاری است. گونه‌های مدیترانه‌ای در مقابل تنش خشکی، تبادل گازها را تنظیم می‌کنند. این تبادلات گازی در درختان زیتون در طول تنش خشکی معنی‌دار است.

#### ۷-۵-۱-تعرق

تعرق حاصل نیاز گیاه به  $CO_2$  است که مقداری آب نیز از گیاه خارج می‌شود. کاهش تعرق از طریق تجمع لیپیدها در سطح برگ در هنگام بروز خشکی ایجاد می‌شود که این عمل در سویا مشاهده شده است. بر اساس نتایج به دست آمده در مورد عامل تعرق در میان تیمارهای آبیاری گونه بنه، بیشترین مقدار مربوط به تیمار دو روز است و با افزایش سیکل آبی، تعرق کاهش می‌یابد. کاهش سطح برگ تعرق‌کننده یکی از راه‌های اساسی کاهش تلفات آب در گیاهان خشکی‌پسند است. صرف‌نظر از کاهش اندازه قسمت‌های هوایی گیاه، ساده‌ترین راه کاهش سطح تعرق‌کننده شاید پیچیدن یا تا شدن برگ‌ها در زمان تنش آبی باشد. پیچیدن برگ‌ها در شرایط نیمه‌خشک تعرق را حدود ۵۵ درصد و در گیاهان خشکی‌پسند کویری تا حدود ۷۵ درصد کاهش می‌دهد. کرک‌دار بودن برگ‌ها نیز در میزان انعکاس از سطح برگ مؤثر بوده، بار تشعشعی را نیز کاهش می‌دهد و می‌تواند درجه حرارت برگ یا تعرق و یا هر دو را کاهش دهد. در مورد زیتون گزارش شده است که تحت تأثیر تنش آبی، مقدار آب کمی در بافت‌ها ذخیره می‌شود، به سمت ریشه و برگ شیب پیدا می‌کند و فتوسنتز و تعرق غیرفعال می‌شوند.

#### ۷-۵-۲-هدایت روزنه‌ای

حدود ۸۰ تا ۹۰ درصد بخار آبی که از گیاه خارج می‌شود، در اثر هدایت روزنه‌ای است. روزنه‌ها در گونه‌های مختلف گیاهی از نظر تعداد، شکل، چگونگی عمل و همچنین دامنه‌ی عمل بسیار متفاوت‌اند و در هر بخشی از گیاه، غیر از ریشه‌ها، پدید می‌آیند؛ ولی در اغلب گونه‌ها بر روی برگ‌ها فراوان‌ترند. با بسته شدن روزنه‌ها، گیاهان آب کمتری از دست می‌دهند؛ از طرف دیگر فرایند فتوسنتزی رابطه‌ی مستقیمی با باز شدن روزنه‌ها دارد و در نتیجه با این عمل، بازده فتوسنتز کاهش می‌یابد. روزنه‌ها، میزان از دست رفتن آب از بخش سبز گیاه را تنظیم می‌نمایند. تفاوت در ساختار روزنه‌ها تا حدودی توجیه‌کننده‌ی تفاوت از نظر مقاومت به خشکی در بین گونه‌ها خواهد بود. روزنه‌ها می‌توانند از طریق بسته شدن در دوره‌های کمبود آب، میزان اتلاف آب را کنترل نمایند و به مقاومت گیاه در مقابله با تنش خشکی کمک کنند.

مهم‌ترین نکته فیزیولوژیکی در مورد روزنه‌ها این است که آن‌ها گاهی باز و گاهی بسته‌اند. زمانی که روزنه‌ها باز باشند، به عنوان مسیرهای عمده‌ای که از طریق آن‌ها تبادل گازی میان فضای بین سلولی برگ و اتمسفر محیط انجام می‌گیرد، به کار می‌آیند. زمانی که روزنه‌ها بسته‌اند، تبادل گازی میان برگ و محیط بسیار کند می‌شود. گازهایی که از نظر فیزیولوژیکی در ساختار گیاهان اهمیت دارند، (اکسیژن، گازکربنیک و بخار آب) عمدتاً از راه روزنه‌ها به درون برگ وارد و یا از آن خارج می‌شوند.

در مطالعه‌ای که توسط توماس در سال ۲۰۰۰ بر روی *Quercus ruber* انجام گرفت، بیشترین تأثیر خشکی بر روی هدایت روزنه‌ای است. تنش خشکی با کاهش هدایت روزنه‌ای، تعرق را به صورت خطی کاهش می‌دهد، در حالی که کاهش فتوسنتز کمتر است.

### ۷-۵-۳-غلظت $CO_2$ داخل روزنه

میان غلظت  $CO_2$  در فضای بین‌سلولی و باز و بسته شدن روزنه‌ها همبستگی نزدیکی مشاهده شده است. به طور کلی غلظت کم  $CO_2$  به باز شدن و غلظت بیشتر آن، به بسته شدن روزنه‌ها منجر می‌شود. میزان غلظت  $CO_2$  داخل سلول با افزایش تنش آبی کاهش می‌یابد. در خشکی کم و ملایم زمانی که روزنه‌ها بسته می‌شوند،  $CO_2$  داخل روزنه در برگ‌ها بالا می‌رود و به نظر می‌رسد که دستگاه فتوسنتزکننده در مقابل کمبود آب مقاومت می‌کند.



## فصل هشتم

### تنش‌های اکسیداتیو

تجمع اکسیژن در اتمسفر کره زمین امکان تکامل موجودات هوازی را فراهم می‌کند. این موجودات در فرایند تنفس از اکسیژن، به عنوان آخرین گیرنده الکترون استفاده می‌کنند که در مقایسه با موجودات بی‌هوازی، عملکرد انرژی بسیار بالاتری دارند. به طوری که موجودات هوازی با شکستن کامل یک مولکول گلوکز، ۳۸ مولکول ATP تولید می‌کنند؛ ولی در موجودات بی‌هوازی، در فرایند تخمیر با شکستن یک مولکول گلوکز، فقط ۸ مولکول ATP تولید می‌شود. بنابراین اکسیژن برای موجودات هوازی، همانند گیاهان، بسیار اهمیت دارد. اما اکسیژن به گونه‌های مختلف تبدیل می‌شود که اثرات مخرب زیادی بر روی گیاهان دارد. برآورد می‌شود که حدود یک درصد اکسیژن مصرفی در گیاه، صرف تولید گونه‌های فعال اکسیژن در قسمت‌های مختلف سلول می‌شود.

### ۱-۸- تنش‌های اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)

هر گونه شرایط درون یا برون سلولی که باعث افزایش غلظت گونه‌های فعال اکسیژن، مانند رادیکال سوپراکسید، پراکسید هیدروژن، رادیکال هیدروکسیل، اکسیژن منفرد، هیدروپراکسید، چربی‌ها و دیگر گونه‌های فعال مرتبط با آن‌ها شود و باعث ایجاد چالش‌های فیزیولوژیکی متعددی برای موجود زنده شود، اصطلاحاً تنش اکسیداتیو گفته می‌شود؛ بنابراین تنش اکسیداتیو زمانی رخ می‌دهد که تعادل بین تولید میزان ROS و دفاع آنتی‌اکسیدانی به هم خورده و تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن، بیش از ظرفیت حفاظت‌بخشی دفاع آنتی‌اکسیدانی باشد.

تنش‌های غیرزیستی مختلف منجر به تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در گیاهان می‌شود که فعالیت زیاد و سمی آن‌ها منجر به تخریب پروتئین‌ها، چربی‌ها، کربوهیدرات‌ها و DNA و در نهایت منجر به مرگ سلولی می‌شود که نتیجه تنش اکسیداتیو است. تعادل بین تولید و مهار (ROS) ممکن است با انواع عامل‌های تنش زیستی و غیرزیستی مانند شوری، اشعه UV، خشکی، فلزات سنگین، درجه حرارت، کمبود مواد مغذی، تنش‌های مکانیکی، آلودگی هوا، علف‌کش‌ها و حملات بیماری‌زا از بین رود. این اختلال در تعادل که منجر به افزایش ناگهانی در سطح داخلی (ROS) می‌شود، می‌تواند سبب آسیب قابل‌توجهی به ساختار سلول‌ها شود؛ برآورد شده است که حدود ۱-۲٪ مصرف  $O_2$  منجر به تشکیل (ROS) در بافت‌های گیاهی می‌شود. چهار نوع ROS سلولی وجود دارد که هر کدام نیمه‌عمر و پتانسیل اکسیده کردن مشخصی دارند: (جدول ۸-۱)

جدول ۸-۱- تعیین مکان، نیمه‌عمر و هدف گونه‌های فعال اکسیژن در سلول‌های گیاهان (Gupta, 2010)

| گونه فعال اکسیژن         | تمرکز در مکان خاص                                                                          | نیمه‌عمر        | مکان‌های هدف                              |
|--------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|-------------------------------------------|
| رادیکال سوپر اکسید       | کلوپلاست، میتوکندری، غشای پلاسمایی، پراکسی زوم، دیواره سلول، شبکه آندوپلاسمی، گلی اکسی زوم | ۴-۱ میکرو ثانیه | تخریب کلروفیل‌ها، پراکسیداسیون لیپید غشاء |
| پر اکسید هیدروژن رادیکال | پراکسی زوم، آپوپلاست، دیواره سلول                                                          | ۱ میلی ثانیه    | آنزیم‌های چرخه کالوین، فتوسیستم II        |
| هیدروکسیل رادیکال        | کلورپلاست، دیواره سلول                                                                     | ۱ میکرو ثانیه   | همه مکان‌های ژنی در سلول                  |
| اکسیژن منفرد             | کلورپلاست                                                                                  | ۱ میکرو ثانیه   | تخریب کلروفیل‌ها، پراکسیداسیون لیپید غشاء |

## ۸-۲- تأثیرات مخرب گونه‌های فعال اکسیژن

به طور کلی، تأثیرات مضر گونه‌های فعال اکسیژن در سلول‌ها به شرح زیر است:

- (۱) آسیب به DNA
- (۲) اکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع در لیپیدها
- (۳) اکسیداسیون آمینواسیدها در پروتئین‌ها
- (۴) غیرفعال شدن آنزیم‌های ویژه توسط غیرفعال کردن کوفاکتور آنزیم.

## ۸-۳- مکانیسم دفاعی گیاهان در برابر تنش‌های اکسیداتیو

مکانیسم‌های دفاعی گیاهان در برابر تنش‌های اکسیداتیو به دو گروه تقسیم می‌شود:

۱. حذف، خنثی کردن و پاک‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن: حذف، خنثی کردن و پاک‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن با استفاده از آنتی اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی صورت می‌گیرد.
۲. اجتناب از تولید گونه‌های فعال اکسیژن: در این حالت گیاه با انجام سازگاری‌های فیزیولوژیک، آناتومیک، تولید گونه‌های فعال اکسیژن را در سلول کاهش می‌دهد.

#### ۴-۸- مکان‌های تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن

مکان تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن مهم است، زیرا گونه‌های فعال اکسیژن می‌توانند در مسافت‌های کوتاه منتشر شوند. آنتی‌اکسیدان‌ها تقریباً در همه اجزای سلول دیده می‌شوند که نشان‌دهنده اهمیت پاک‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن در زنده ماندن سلول است. اندامک‌هایی مثل کلروپلاست، میتوکندری‌ها یا پراکسی‌زوم‌ها با فعالیت متابولیکی، اکسیدکنندگی بالا و نیز با شدت بالای الکترون، منبع اصلی گونه‌های فعال اکسیژن در سلول‌های گیاهی هستند. به دلیل توانایی فتوتروف‌ها برای تبدیل نور به انرژی، ارگانیزم‌های فتوسنتزکننده بیشتر در معرض خطر آسیب اکسایشی هستند. در حضور نور، کلروپلاست‌ها و پراکسی‌زوم‌ها منبع اصلی تولید گونه‌های فعال اکسیژن، و در تاریکی منبع اصلی تولیدکننده گونه‌های فعال اکسیژن، میتوکندری‌ها هستند.

#### ۵-۸- حفاظت از سلول در برابر گونه‌های فعال اکسیژن

به طور کلی گیاهان طیف وسیعی از تنش‌های محیطی را که در نهایت منجر به بروز تنش اکسیداتیو در گیاه می‌شود، تجربه می‌کنند. در شرایط بدون تنش، گونه‌های فعال اکسیژن به طور موثری توسط سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی حذف می‌شوند؛ در صورتی که در شرایط تنش، تولید گونه‌های فعال اکسیژن بیش از ظرفیت سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی برای حذف آن‌ها است؛ لذا تنش اکسیداتیو ایجاد می‌شود. در واقع تعادل بین تولید فعال اکسیژن و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، باعث بروز یا عدم بروز آسیب می‌شود.

گیاهان مکانیزم‌هایی دارند که از آن‌ها در برابر آسیب‌های اکسیداتیو محافظت می‌کند. به طور معمول هر بخش سلول، دارای بیش از یک فعالیت آنزیمی است که باعث سم‌زدایی یک نوع ویژه از گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود. تأثیر هر آنتی‌اکسیدان به نوع رادیکال، محل و چگونگی تولید آن بستگی دارد. بنابراین در حالی که یک آنتی‌اکسیدان در یک سیستم ویژه می‌تواند در برابر رادیکال‌های آزاد حفاظت ایجاد کند، در سیستم‌های دیگر ممکن است هیچ تأثیری نداشته باشد. افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی با افزایش ظرفیت مکانیزم‌های حفاظتی در برابر آسیب اکسایشی، می‌تواند به ایجاد تحمل به تنش خشکی کمک کند.

#### ۶-۸- سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی در مقابله با ROS ها

رادیکال‌های آزاد و دیگر مشتقات فعال اکسیژن، ناگزیر با واکنش‌های اکسید و احیا بیولوژیکی تولید می‌شوند. گونه‌های اکسیژن فعال، آنزیم‌ها را غیرفعال و به اجزای سلولی آسیب‌های جدی وارد می‌کنند. افزایش تولید مشتقات سمی اکسیژن یکی از ویژگی‌های کلی و مشترک در شرایط تنش در

نظر گرفته می‌شود. در گیاهان و دیگر موجودات، طیف گسترده‌ای از مکانیسم‌ها در مقابله با چنین مشکلاتی تعبیه شده است. آنتی اکسیدان‌ها در تمام محفظه‌های سلولی یافت می‌شوند که نشان دهنده اهمیت دفع مسمومیت ROS ها برای بقای سلول‌ها است. گونه‌های فعال اکسیژن، توسط آنزیم‌های پاداکسنده (آنتی اکسیدان) و مولکول‌های پاداکسنده، غیرفعال و خنثی می‌شوند. آنزیم‌های پاداکسنده مانند: پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسیددیسموتاز، همچنین مولکول‌های پاداکسنده غیرآنزیمی مانند: آسکوربات، آلفاتوکوفرول‌ها، کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها و گلوکاتیون نقش اساسی در سوخت و ساز (متابولیسم) ترکیب‌های فعال اکسیژن و جلوگیری از آسیب و زیان‌های ناشی از تنش اکسایشی به عهده دارند.

## ۷-۸- آنزیم‌های دخیل در مقابله با تنش‌های محیطی

با افزایش سطح آنزیم‌های آنتی اکسیدانی، تحمل گیاه به تنش‌ها افزایش می‌یابد. کاهش یا افزایش فعالیت‌های آنزیمی یکی از راه‌های مقابله و یا تحمل تنش‌هاست. در مناطق معتدله که دارای فصل‌های مشخص می‌باشند، هم‌زمان با تغییرات تدریجی شرایط محیطی، لازم است گیاه خود را با این تغییرات سازگار نماید. سازگاری می‌تواند با تغییر در فعالیت بسیاری از متابولیت‌ها و نیز آنزیم‌های مختلف نظیر کاتالاز، آمیلاز و پراکسیداز امکان‌پذیر باشد.

آنزیم‌ها دسته‌ای از پروتئین‌ها هستند که در مسیرهای اصلی متابولیک گیاهان از قبیل فتوسنتز، تنفس و چرخه اسیدسیتریک نقش فعال‌کننده دارند. طبق مطالعات انجام شده، آنزیم‌هایی همچون پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکسیددیسموتاز در تعداد زیادی از گونه‌های جنگلی مثل بارانک، صنوبر، راش، افرا، بلوط، سدر و نظایر اینها، به منظورهای مختلفی همچون بررسی تنوع، انتخاب پایه‌ها یا اکوتیپ‌های مقاوم به تنش در درون یا بین جمعیت‌ها و غیره مورد استفاده قرار گرفته و کارایی آن‌ها مطلوب ارزیابی گردیده است.

آنزیم‌ها مهم‌ترین و حساس‌ترین عامل برای مطالعه تغییرات محیطی معرفی شده‌اند. به عبارت دیگر آنزیم‌ها، نقش مهمی در بررسی نحوه پاسخ درختان به تغییرات عوامل زیست‌محیطی ایفا می‌کنند. بنابراین شناخت آنزیم‌ها به عنوان کاتالیزورهای حیاتی که زیربنای کلیه اعمال فیزیولوژیکی گیاهان و بافت بیولوژیکی خاک را تشکیل می‌دهند، و بررسی آن‌ها از نظر کمی و کیفی و نحوه تفسیر الگوهای ایزوآنزیمی، از علوم مهم روز در روند مطالعات اکوفیزیولوژی و فیزیوژنتیک می‌باشد.

## ۸-۷-۱- پراکسیداز (POD)

آنزیم پراکسیداز یک کاتالیزور مهم است که در بیشتر واکنش‌های متابولیکی گیاهان نقش عمده‌ای دارد. فیزیولوژیست‌ها، این آنزیم را به عنوان یک شاخص مناسب جهت بررسی نحوه واکنش گیاهان

در برابر عوامل مختلف زیست‌محیطی معرفی کرده‌اند. دلایل کاربرد زیاد این آنزیم در مطالعات مختلف، وجود چندشکلی‌های فراوان، حساسیت نسبتاً زیاد آن نسبت به شرایط محیطی، آسانی مطالعه آن بر روی ژل‌های پلی‌اکریل‌آمید و ارتباط آن با تغییرات فیزیولوژیکی گیاه است. پراکسیداز جزء آنزیم‌های اکسیدوردوکتاز است که با حذف ماده سمی پراکسیدهیدروژن ( $H_2O_2$ ) در واکنش‌های دفاعی گیاهان نقش مهمی دارد. از وظایف مهم دیگر آن، دخالت در نحوه واکنش گیاهان در برابر عوامل تنش‌زا است.

تغییرات طبیعی فنولوژی و فیزیولوژی و شرایط نامطلوب محیطی مثل دمای کم، نور زیاد، خشکی و نظایر اینها، می‌تواند موجب افزایش تولید انواعی از اکسیژن فعال مثل  $H_2O_2$  و  $O_2^-$  در بافت‌های گیاهان شود. این افزایش به نوبه خود تغییراتی در آیزوآنزیم‌های پراکسیداز القاء می‌کند که در جهت سازش گیاه با شرایط نامطلوب است. این مسئله برای گونه‌های درختی مناطق معتدله که در طول زندگی با تغییرات زیادی در شرایط محیطی خود مواجه هستند، اهمیت بیشتری دارد.

پراکسیدازها در بسیاری از فرایندهای یاخته‌ای مانند متابولیسم اکسین، تشکیل چوب، اتصالات عرضی در دیواره یاخته گیاهی، پاسخ به تنش‌های محیطی و مانند آن شرکت می‌کنند. افزایش فعالیت پراکسیداز به عنوان واکنش زود هنگام به تنش‌های مختلف گزارش شده است و ممکن است وقتی گیاهان در معرض عوامل تنش‌زا هستند، سلول‌ها در برابر تشکیل  $H_2O_2$  مقاومت ایجاد کنند. همچنین پراکسیداز در تعداد زیادی از فرایندهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی دخیل است و ممکن است در طول رشد و توسعه کمی و کیفی مؤثر باشد.

Castillo (1986) نشان داد که پراکسیداز حساس‌ترین آنزیم گیاهی نسبت به تنش‌های محیطی است. بررسی سرشاخه‌های *Larix decidua* نشان داد که فعالیت پراکسیداز در فصل‌های مختلف سال یکسان نبوده و در فصل سرما چندین برابر فصل گرما بوده است.

همچنین در یک بررسی دیگر مشخص شد که میانگین فعالیت پراکسیداز گیاهان در طول رویش برگ‌های جدید کم بوده است. بررسی رابطه بین فعالیت پراکسیداز و چوبی‌شدن آوند آبکش در ساقه گونه‌های کاج، نوئل و غان در طول فصل رویش، نشان داد که فعالیت پراکسیداز در شروع دوره رشد و چوبی‌شدن افزایش می‌یابد.

فرایندهای فیزیولوژیکی گیاهان خزان‌کننده و همچنین گیاهان همیشه‌سبز از فصلی به فصل دیگر دستخوش تغییرات می‌شوند. افزایش و کاهش شدت عواملی نظیر درجه حرارت، خشکی و شوری موجب تغییر در فعالیت برخی آنزیم‌ها می‌شود. گیاهان می‌توانند با تغییر در میزان فعالیت‌های آنزیمی، خود را با شرایط محیط سازگار نمایند.

تغییرات فعالیت پراکسیداز طی فصول مختلف در برگ و سرشاخه *Eucalyptus viminalis* نشان داد که تغییرات فعالیت پراکسیداز در پایه‌های مختلف، متفاوت است. در اردیبهشت، تیر و دی

ماه فعالیت پراکسیداز پایه‌ها، نزدیک به هم بوده است؛ ولی در شهریور و آبان ماه فعالیت پراکسیداز پایه‌ها، اختلاف زیادی با یکدیگر داشتند. در تمامی پایه‌ها از اردیبهشت به تیر، فعالیت پراکسیداز کاهش یافته و فعالیت پراکسیداز برگ در تمامی ماه‌ها بیشتر از فعالیت شاخه بود. نتایج به طور کلی نقش پراکسیداز را در اعمال متابولیسمی و تغییرات فیزیولوژیک *E. viminalis* نشان می‌دهد.

طی سازگاری با سرما تغییرات زیادی در عوامل فیزیولوژیک و شیمیایی سلول‌های گیاهی رخ می‌دهد که منجر به حفظ سلول در مقابل آسیب‌های ناشی از سرما می‌شود. وقتی گیاهان در مقابل تنش سرمایی قرار می‌گیرند، به دلیل اختلال در متابولیسم گیاه، تولید رادیکال‌های اکسیژن مانند سوپراکسید ( $\text{OH}^-$ )، هیدروکسیل ( $\text{H}_2\text{O}_2$ )، هیدروژن پراکسید ( $\text{O}_2^-$ )، افزایش پیدا می‌کنند. پراکسیداز قادر است ماده سمی آب اکسیژنه را که در فعالیت‌های مختلف در بافت‌های گیاهی تولید می‌شود، تجزیه کند. افزایش فعالیت پراکسیداز برگ و شاخه، در ماه‌های سرد که در این پژوهش نشان داده شده است، می‌تواند به دلیل تولید هیدروژن پراکسید ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) در اثر سرما باشد.

#### ۸-۷-۲- کاتالاز (CAT)

کاتالاز آنزیمی است که در همه موجودات زنده از جمله سلول‌های گیاهی، جانوری و میکروارگانیسم‌های هوازی یافت می‌شود و به عنوان یکی از مهم‌ترین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان ایفای نقش می‌کند. کاتالاز تأثیر مهمی در پاک‌سازی  $\text{H}_2\text{O}_2$  تولید شده به وسیله فرایندهایی همچون بتاکسیداسیون اسیدهای چرب، اکسیداسیون در حین تنفس نوری و انتقال الکترون در زنجیره تنفسی میتوکندری‌ها دارد. بررسی‌ها نشان داده‌اند که در اثر تنش، کاتالاز در بیشتر گیاهان افزایش می‌یابد و در موارد زیادی هم ثابت می‌ماند یا حتی کاهش پیدا می‌کند.

کاتالازها آنزیم‌هایی با تترامریمی با پتانسیل دیسمیوتیشن مستقیم  $\text{H}_2\text{O}_2$  به  $\text{H}_2\text{O}$  و  $\text{O}_2$  هستند و برای سم‌زدایی ROS ها در طول شرایط تنش ضروری‌اند. کاتالاز بالاترین نرخ عملکرد را در مقابل همه آنزیم‌ها دارد.

#### ۸-۷-۳- سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز، واکنش دیسموتاسیون رادیکال سوپراکسید هیدروژن و اکسیژن را کاتالیز می‌کند. این آنزیم اولین خط دفاعی در برابر ROS ها در سلول است.

## ۸-۸- اثر ارتفاع از سطح دریا بر فعالیت سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیداتیو آنزیمی

همراه با افزایش ارتفاع، عوامل محیطی از جمله دما، رطوبت، فشار هوا و میزان تابش نور خورشید تغییر می‌کنند. همراه با تغییرات عوامل محیطی، در ساختار و فیزیولوژی گیاهان در طول گرادیان ارتفاعی تغییراتی مشاهده شده است. در ارتفاعات بالاتر نسبت به ارتفاعات پایین‌تر، گیاهان در معرض تابش بیشتر، نوسانات دمایی زیاد، سرعت باد بیشتر و همچنین فشار جزئی گازها و محدودیت آب و مواد مغذی قرار می‌گیرند؛ این شرایط ممکن است پاسخ‌های ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی درختان را تحت تأثیر قرار دهد.

جمعیت‌های طبیعی در پاسخ به تغییرات آب و هوایی با تغییر در توزیع جغرافیایی، زمان رشد و تولیدمثل خود، ترکیب جوامع و ماهیت اثرات متقابل گونه‌ها را تغییر می‌دهند. مسئله سازگاری مکانی یک مشکل بسیار بزرگ در مواجهه با تغییرات اقلیم است. در دهه‌های اخیر، به پاسخ‌های تکاملی در برابر تغییرات سریع آب و هوا به طور فزاینده‌ای مرکز توجه قرار گرفته است.

یکی از نگرانی‌های عمده در این زمینه، توانایی سازش گونه‌های گیاهی با عمر طولانی، در برابر تغییرات سریع اقلیم است. محیط‌های پرتنش، مثل کوهستان‌های مرتفع، محیط آزمایشی ایده‌آلی برای ارزیابی سازگاری در برابر فشارهای انتخابی که در طول گرادیان‌های اکولوژیکی با تغییرات اقلیم افزایش می‌یابد، فراهم می‌کند؛ بنابراین، گرادیان‌های ارتفاعی، فرصت‌های آزمایشی ایده‌آلی را برای مطالعه تنوع در ویژگی‌های عملکردی گیاهان در پاسخ به عوامل محیطی فراهم می‌کنند.

به واسطه تغییر ارتفاعی در سیستم‌های کوهستانی، شرایط اکولوژیکی، آدافیکی و اقلیمی مثل دما، بارش، انرژی خورشیدی به طور قابل توجهی تغییر می‌یابد و درختان اغلب طیف وسیعی از پاسخ‌های مختلف، به واسطه تغییر در صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی، از خود نشان می‌دهند. تحت تغییرات سریع آب و هوایی، تغییرپذیری فنوتیپی، به احتمال زیاد، در باقی ماندن گونه‌ها در محیطشان نقشی حیاتی دارد.

یکی از قدیمی‌ترین روش‌های طبقه‌بندی برای مطالعه تنوع آن‌ها، ویژگی‌های ریخت‌شناسی است. ویژگی‌های مورفولوژی برگ درختان مختلف گونه‌های جنگلی می‌تواند طیف وسیعی از اطلاعات درباره تکامل تدریجی، ژنتیکی و فیزیولوژی فراهم کند. برگ یکی از ارگان‌های گیاهی است که بیشترین مطالعات در خصوص تأثیر اقلیم بر گیاه، بر روی آن صورت گرفته است. یکی از دلایل آن به نقش مهم برگ در فتوسنتز برمی‌گردد. مطالعات زیادی در رابطه با تنوع ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی روی گونه‌های مختلف جنگلی در ارتباط با ارتفاعات مختلف و در نهایت در رابطه با

تغییرات جهانی اقلیم و اثرات آن بر روی جریان ژن و جدایی جمعیت‌ها و چگونگی پاسخگویی جمعیت‌ها به این تغییرات صورت گرفته است.

Rajsnerová و همکاران (۲۰۱۵) با بررسی ویژگی‌های مورفولوژی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی تاج پوشش بالایی و پایینی راش اروپایی در رابطه با افزایش ارتفاع، نشان دادند درختانی که در حال رشد در ارتفاعات پایین هستند، در مقایسه با درختانی که در ارتفاعات بالاتر هستند، دارای هدایت روزنه‌ای پایین‌تر، سرعت جذب  $CO_2$  ( $A_{max}$ ) کمی پایین‌تر و وزن ویژه برگ (LMA) کمتر و شاخص بازتاب شیمیایی، کارایی مصرف آب و محتوای روبیسکوی بیشتری می‌باشند.

ترکیبات تنش‌زای زیست‌محیطی (درجه حرارت پایین، شدت نور و خشکی)، در ارتفاعات بالا می‌تواند باعث افزایش تولید گونه‌های اکسیژن فعال شود که محتوای زیاد و سمی آن‌ها به تخریب پروتئین‌ها، چربی‌ها، کربوهیدرات‌ها و DNA و سرانجام به مرگ سلولی منجر شود، که نتیجه تنش اکسیداتیو است. تمام گیاهان برای زنده ماندن باید با تنش اکسیداتیو روبرو شوند و از استراتژی‌های دفاعی مختلفی برای کاهش اثرات مضر تولیدات اکسیژن فعال (ROS) استفاده کنند. کاهش و یا افزایش فعالیت‌های آنزیمی، یکی از راه‌های مقابله و یا تحمل تنش‌ها است.

همراه با تغییرات تدریجی ارتفاع، گیاه خود را با این تغییرات سازگار می‌کند. سازگاری می‌تواند با تغییر در محتوای بسیاری از متابولیت‌ها و نیز آنزیم‌هایی مثل پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز باشد. گونه‌های اکسیژن فعال، با آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز و پراکسیداز و همچنین با مولکول‌های آنتی‌اکسیدانی مانند آسکوربات خنثی و غیرفعال می‌شوند.

از آنجایی که ظرفیت و پاسخ سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی به توانایی گیاهان برای مقاومت در برابر تنش‌های اکسیداتیو کمک می‌کند، تحقیق درباره اقدامات حفاظتی به ویژه درباره نوسانات شرایط محیطی در گونه‌های درختان مورد توجه قرار گرفته است. طبق مطالعات انجام‌شده، آنزیم‌هایی همچون پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکسیددیسموتاز در تعداد زیادی از گونه‌های جنگلی مثل بارانک، صنوبر، راش، افرا، بلوط، سدر و نظایر اینها با هدف‌های مختلفی همچون بررسی تنوع، انتخاب پایه‌ها یا اکوتیپ‌های مقاوم به تنش در درون یا میان جمعیت‌ها و غیره مورد استفاده قرار گرفته و کارایی آن‌ها مطلوب ارزیابی شده است. (Babaei et al., 2012; Raeisi et al., 2011)

برگ‌ها مهم‌ترین اندام فتوسنتز گیاهان هستند که واکنش سریع و حساس نسبت به تغییرات محیطی از خود نشان می‌دهند؛ بنابراین، پاسخ ویژگی‌های عملکردی برگ و فعالیت‌های آنزیمی می‌تواند سازوکارهای انطباق‌پذیری ویژه گیاهان را در شرایط خاص محیطی نشان دهد.

بررسی فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز در راش شرقی در طول تغییرات ارتفاعی، اختلاف معنی‌داری در میزان فعالیت این آنزیم‌ها در بین جمعیت‌های بررسی‌شده نشان داد. (محبی و همکاران، ۱۳۹۷) نتایج مطالعه حاضر، حساسیت برگ درختان راش نسبت به تفاوت‌های

محیطی، در مقیاس کوچک همراه با افزایش ارتفاع نشان می‌دهد. علاوه بر این، ساز و کارهای بیوشیمیایی که شامل اجزای دفاعی آنتی‌اکسیدانی هستند، نقش مؤثری در تطبیق پاسخ گیاهان نسبت به تنش‌های اکسیداتیو در ارتفاعات بالا دارند. نتایج به دست آمده از این مطالعه را می‌توان برای شناسایی پایه‌های مقاوم نسبت به تنش‌های محیطی استفاده کرد. همچنین نتایج حاصل از این مطالعه می‌تواند برای ارزیابی انطباقی گونه‌های چوبی نسبت به تغییرات آب و هوایی مفید واقع شود.

فصل نهم  
تنش تشعشعات

مقادیر بیش از حد تشعشع فعال فتوسنتزی و افزایش جذب تشعشع UV در گیاهان، ایجاد تنش تشعشع می‌کند. پرتو فرابنفش قسمتی از طیف الکترومغناطیسی است که حدود ۸ الی ۹ درصد کل اشعه خورشید را تشکیل داده و از لحاظ طول موج به سه بخش: UV-A (۳۲۰-۴۰۰ نانومتر)، UV-B (۲۸۰-۳۲۰ نانومتر) و UV-C (۲۰۰-۲۸۰ نانومتر) تقسیم می‌شود.

اشعه (UV-B) همیشه به عنوان یک فاکتور اکولوژیکی تنظیم شده و به عنوان یک عامل تنش در نظر گرفته می‌شود. زیرا این طیف با تغییر زمان، روز، ماه، سال، عرض جغرافیایی و درجه‌ی ابری تغییر می‌کند. در میان موجودات زنده، گیاهان به دلیل احتیاج اجتناب‌ناپذیرشان به نور برای انجام فتوسنتز، بیشتر تحت تأثیر پرتوهای فرابنفش قرار می‌گیرند و آسیب‌پذیرتر هستند. گیاهان یا باید اشعه UV را تحمل کنند یا آن را خنثی و یا از آن اجتناب کنند.

### ۹-۱- تشعشع فرابنفش

بخش زیادی از اشعه UV به داخل سلول‌ها نفوذ می‌کند، جذب می‌شود و به علت انرژی کوانتوم زیاد، صدمات حادی به آن‌ها وارد می‌کند. با افزایش ارتفاع و کاهش عرض جغرافیایی، شدت UV افزایش می‌یابد. اثرات افزایش اشعه (UV-B) بر اکوسیستم‌های زمین، سال‌هاست که ادامه دارد و ممکن است تا دهه‌های آینده هم ادامه داشته باشد. دامنه وسیعی از پاسخ‌های بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی، مرفولوژیکی، آناتومیکی و رشد گیاهان به اثر طیف UV-B نسبت داده شده است.

آسیب وارده به گیاه در اثر UV را می‌توان به وسیله تغییر فعالیت آنزیمی (افزایش فعالیت پراکسیداز، بازدارنده سیتوکروم اکسیداز)، وضعیت ضعیف انرژی در سلول‌ها (توقف جریان پروتوپلاسمی)، بازدهی کمتر فتوسنتزی و اختلال در رشد (کاهش گسترش سلولی و طول شدن لوله گرده) شناسایی کرد. به علت جذب کارآمد UV توسط موم اپیکوتیکولی و توسط فلاونوئیدهای حل‌شده در شیره سلولی، پروتوپلاسم سلول‌های گیاهان عالی تا حدود زیادی از صدمات ناشی از تشعشع محافظت می‌شوند. در اثر UV سنتز رنگ‌دانه‌های محافظت‌کننده القا می‌شود و با افزایش تنش، تجمع آن‌ها افزایش می‌یابد.

### ۹-۱-۱- اثرات مخرب تنش اشعه ماوراء بنفش

اشعه ماوراء بنفش به عنوان یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی تنش‌زا، اثرات زیان‌باری بر فرایندهای فیزیولوژیکی و رشد گونه‌های گیاهی دارد. در جوامع امروزی گسترش صنایع، زمینه را برای افزایش ترکیبات آلوده‌کننده اتمسفر فراهم کرده است. به دلیل پایداری زیاد، این ترکیبات به لایه استراتوسفر رسیده و باعث تخریب لایه اوزون می‌شوند. پرتوهای فرابنفش در صورت کامل بودن لایه اوزون توسط استراتوسفر به صورت کامل و موثر جذب می‌شود؛ اما امروزه با کاهش ضخامت لایه اوزون، موجودات

زنده به خصوص گیاهان، پرتو فرابنفش را دریافت می‌کنند و در برابر آسیب جدی این پرتوها قرار می‌گیرند. از جمله تأثیرات مضر اشعه فرابنفش، می‌توان به کاهش فرایند فتوسنتز از طریق ایجاد اختلال در کمپلکس تجزیه آب، تخریب فتوسیستم II، کاهش محتوای نشاسته، کاهش در تثبیت  $\text{CO}_2$  و تکامل  $\text{O}_2$ ، کاهش فعالیت آنزیم روبیسکو و ATP سنتتاز و نیز تخریب رنگیزه‌های فتوسنتزی اشاره کرد.

تغییرات ایجاد شده در ریخت‌شناسی گیاهان توسط اشعه UV شامل: تغییر در شکل برگ، افزایش شاخه‌های جانبی، کاهش میان گره‌ها، کاهش وزن، کاهش سطح برگ، کاهش بسامد روزنه‌ای و کاهش ارتفاع گیاه است. اشعه UV با مهار تقسیم سلولی موجب کاهش رشد، تولیدمثل و فتوسنتز در گیاه می‌شود.

پژوهشگران ثابت کردند که کاهش در فتوسنتز ناشی از افزایش UV-B، زمانی که گیاهان قبل از اشعه‌ی UV-B دوره خشکی را طی کرده باشند، نسبت به زمانی که گیاهان تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفته‌اند، ناچیز خواهد بود. آن‌ها عنوان کردند که گیاهانی که تنش خشکی را تجربه کرده‌اند، غلظت‌های بالاتری از ترکیبات جاذب UV مثل فلاونوئیدها را جمع کرده و حفاظت بیشتری را در برابر اشعه‌ی UV-B برای گیاه ایجاد می‌کنند.

برخی از پژوهش‌ها رابطه متقابل بین تنش خشکی و پرتو UV-B را در گیاهان ثابت کرده است. به عنوان مثال این پرتوها می‌توانند شدت تنش خشکی را در گیاهان از طریق کاهش میزان از دست دادن آب گیاه با کاهش هدایت روزنه‌ای و سطح برگ کاهش داده و به تاخیر اندازند.

پرتو UV باعث تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن مانند آنیون سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال‌های هیدروکسیل می‌شود که بسیار فعال هستند و می‌توانند با درشت‌مولکول‌های زیستی نظیر لیپیدها، پروتئین‌ها و نوکلئیک‌اسیدها واکنش داده و اعمال طبیعی سلول را مختل سازند. القای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان بخشی از پاسخ‌های دفاعی است و در بسیاری از گونه‌ها علاوه بر این نوع پاسخ، سنتز برخی از ترکیبات جاذب UV نظیر فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها و تجمع در بافت‌های اپیدرمی، مانع نفوذ پرتو به بافت‌های داخلی می‌شود.

#### ۹-۱-۲- مقابله با تنش اشعه ماوراء بنفش

همه موجودات زنده مکانیسم‌هایی برای جلوگیری از ورود نور به درون سلول‌های خود دارند. پاسخ‌های سازشی به محض قرارگیری در معرض پرتو UV، به سرعت القا می‌شود. مقاومت یا سازش به تنش UV در جنس‌ها، گونه‌ها و حتی رقم‌های گیاهی، بسیار متفاوت است. ساختاری مانند اپیدرم که معمولاً با کرک پوشیده شده است، حاوی ترکیبات جاذب UV بوده و نقش حفاظتی در برابر اشعه

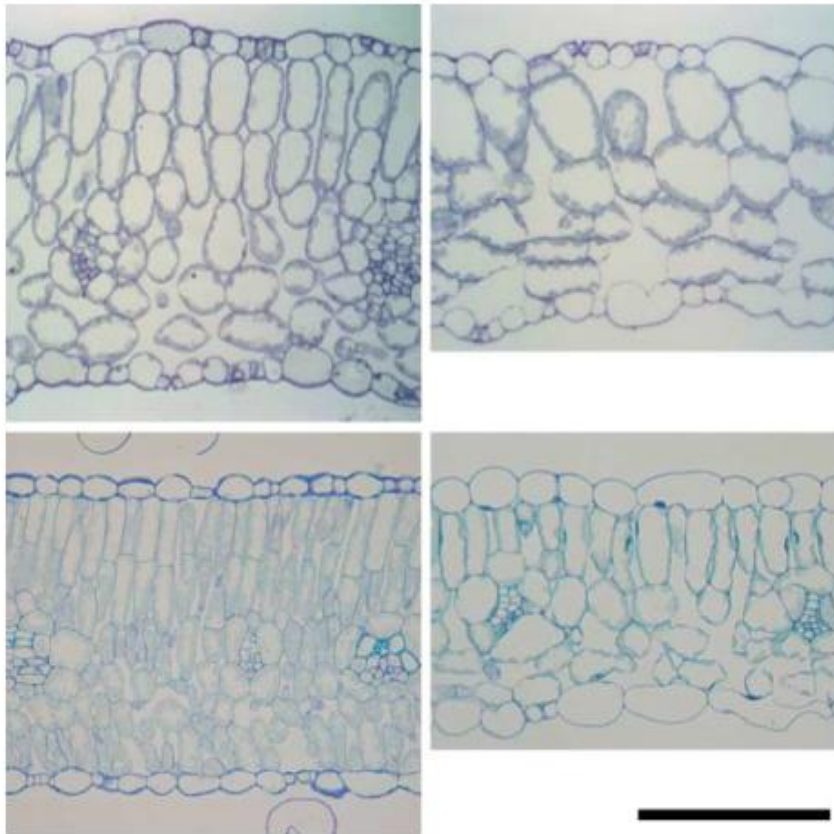
UV دارد. برگ‌های رشد کرده در سایه ویژگی‌های متعددی را نشان می‌دهد که کاملاً متفاوت از برگ‌هایی است که در تمام طول روز، زیر نور توسعه یافته است.

## ۲-۹- تابش نور

پاسخ تنفسی گیاهان به نور، به طور قابل توجهی به مقیاس زمانی بستگی دارد. اثر سریع کاهش نور در گیاهان باعث کاهش وضعیت کربوهیدرات و کاهش تنفس در گیاه می‌شود. سازگاری فنوتیپی به وضعیت نور محیط زندگی، عمدتاً در تشکیل برگ‌ها و تمایز بعدی آن‌ها انجام می‌شود. ژنوتیپ گیاه، محدوده این فرایندهای سازگاری را تعیین می‌کند. برای مثال، تظاهر کامل خصوصیات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی گیاهان آفتاب‌پسند فقط در شرایط تابش صورت می‌گیرد و گیاهان سایه‌پسند فقط در شدت‌های کم نور می‌توانند برگ‌هایی به وجود آورند که با سایه سازگار باشد.

## ۹-۲-۱- آناتومی و زیرساختار برگ‌های سازش یافته به تابش نوری

افزایش ضخامت برگ تا حد زیادی به دلیل تشکیل سلول‌های احاطه‌ای طولانی در مزوفیل و در گونه‌هایی است که ظرفیت توسعه لایه‌های چندلایه در برگ‌های خورشیدی را دارند. گیاهانی که به طور طبیعی در محیط‌های پرنور (مانند گیاهان، گونه‌های علفی اکالیپتوس) رشد می‌کنند، ممکن است در هر دو طرف برگ، پارانشیم نرده‌ای داشته باشند. (شکل ۹-۱)



شکل ۹-۱- انتقال قطعی شده است. \**Arabidopsis thaliana* و (*Chenopodium album* (پایین) توجه داشته باشید که برگ‌های آفتاب *Arabidopsis thaliana* دارای دو لایه سلولی برای بافت پالیزاد هستند در حالی که *Chenopodium album* تنها یک لایه دارد. برگ‌های سایه هر دو گونه تنها یک لایه سلولی دارند. (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

چنین برگ‌هایی به طور طبیعی (و تقریباً) به صورت عمودی قرار می‌گیرند؛ به طوری که هر دو طرف برگ سبب افزایش تابش می‌شوند. آناتومی برگ، پتانسیل آن را برای سازش با یک محیط جدید محدود می‌کند. به این ترتیب، سازش کامل گیاه به یک محیط نوری جدید، به طور معمول نیازمند تولید برگ‌های جدید است.

برگ گیاهان سایه اجباری، به عنوان مثال در جنگل‌های بارانی استوایی، ممکن است دارای ساختارهای تخصصی آناتومیک باشد که حتی جذب نور را بیشتر کند. سلول‌های اپیدرمی و زیراپیدرمی ممکن است مانند لنزهایی عمل کنند که نور را در کلروپلاست‌ها و در لایه نازک مزوفیل

متمرکز کنند. به دلیل کاهش ضخامت مزوفیل، کلروپلاست‌های کمتری در واحد سطح برگ‌های سایه نسبت به برگ‌های خورشید وجود دارد. زیرساختار برگ‌هایی که در معرض نور خورشید قرار گرفته اند و برگ‌هایی که در سایه رشد کرده اند تفاوت‌های واضح را نشان می‌دهد.

#### ۹-۲-۲- تفاوت‌های بیوشیمیایی بین برگ‌های سازش‌یافته به نور و سایه

برخی از گونه‌های بسیار سازگار با سایه (مانند مرحله نوجوانی *Hedera helix*) ممکن است سطوح کلروفیل بیشتری در واحد سطح برگ، در سایه داشته باشند. نسبت کلروفیل  $a$  و کلروفیل  $b$  ( $a/b$ ) در برگ‌های سایه کمتر است. این برگ‌ها دارای کلروفیل نسبتاً بیشتری در نور هستند که حاوی مقادیر زیادی از کلروفیل  $b$  است. (Lichtenthaler & Babani, 2004) بنابراین، کاهش نسبت کلروفیل  $a$  و کلروفیل  $b$ ، بازتابی از سرمایه‌گذاری بیشتر در LHCها است. برگ‌های سازش‌یافته به نور حاوی کاروتنوئید بیشتری نسبت به کلروفیل هستند. برگ‌های رشد کرده در معرض نور خورشید دارای مقادیر بالاتری از آنزیم‌های چرخه کالوین در واحد سطح برگ در مقایسه با سایه است. تمام این ترکیبات ظرفیت فتوسنتز برگ‌های سازش‌یافته به نور را افزایش می‌دهد.

از آنجایی که مقدار کلروفیل بین انواع برگ‌ها در واحد سطح، کم یا زیاد است، برگ‌های سازش یافته به نور، همچنان ظرفیت فتوسنتز بیشتری در واحد کلروفیل دارند.

سازگاری فنوتیپی به وضعیت نور محیط زندگی عمدتاً در طی تشکیل برگ‌ها و تمایز بعدی آن‌ها آشکار می‌شود. زئوتیپ گیاه، محدوده این فرایند سازگاری را تعیین می‌کند. برای مثال، ظاهر شدن کامل خصوصیات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی گیاهان آفتاب‌پسند، فقط در شرایط وجود تابش شدید انجام می‌گیرد و گیاهان سایه‌پسند فقط در شدت‌های نور کم می‌توانند برگ‌هایی به وجود آورند که با سایه سازگار باشد. جدول ۹-۱ تفاوت در ویژگی‌های برگ‌های سازگار یافته به خورشید و سایه را به طور خلاصه نشان می‌دهد: (Walters, 2005)

جدول ۹-۱- مرور کلی تفاوت‌های عمومی بین ویژگی‌های برگ‌های سازش‌یافته به آفتاب و سایه  
(Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

| سایه  | نور    | ساختار                                 |
|-------|--------|----------------------------------------|
| پایین | بالا   | وزن ویژه‌ی خشک                         |
| نازک  | ضخیم   | ضخامت برگ                              |
| نازک  | ضخیم   | ضخامت پارانشیم نرده‌ای                 |
| مشابه | مشابه  | ضخامت پارانشیم اسفنجی                  |
| پایین | بالا   | تراکم روزنه‌ها                         |
| کم    | زیاد   | کلروپلاست در واحد سطح برگ              |
| بالا  | پایین  | حجم استروما به تیلاکوئید               |
| زیاد  | کم     | مقدار تیلاکوئید در واحد گرانوم         |
|       |        | بیوشیمیایی                             |
| بالا  | پایین  | کلروفیل در واحد کلروپلاست              |
| مشابه | مشابه  | کلروفیل در واحد سطح برگ                |
| بالا  | پایین  | کلروفیل در واحد ماده خشک               |
| پایین | بالا   | نسبت کلروفیل $b/a$                     |
| بالا  | پایین  | برداشت نور در واحد سطح برگ             |
| پایین | بالا   | زنجیره انتقال الکترون در واحد سطح برگ  |
| پایین | بالا   | عامل اتصال (ATPase) در واحد سطح برگ    |
| پایین | بالا   | روبیسکو در واحد سطح برگ                |
| پایین | بالا   | نیتروژن در واحد سطح برگ                |
|       |        | تبادلات گازی                           |
| پایین | بالا   | ظرفیت فتوسنتز در واحد سطح برگ          |
| پایین | بالا   | تنفس تاریکی                            |
| مشابه | مشابه  | راندمان فتوسنتزی در واحد ماده خشک      |
| مشابه | مشابه  | تنفس تاریکی در واحد ماده خشک           |
| پایین | بالا   | راندمان کربوکسیلاسیون در واحد سطح برگ  |
| پایین | بالا   | راندمان انتقال الکترون در واحد سطح برگ |
| مشابه | مشابه  | عملکرد کوانتومی                        |
| شدید  | تدریجی | انحنای منحنی پاسخ نوری                 |

### ۹-۲-۳- واکنش فتوسنتز به نور در داخل پوشش گیاهی

تک تک برگ‌های یک گیاه در یک پوشش گیاهی، در طول روز از زوایای مختلفی نور جذب می‌کنند. بنابراین برگ‌ها به ندرت در معرض نور کامل قرار می‌گیرند. بدین ترتیب، بالاترین شدت نور که در طبیعت یافت می‌شود، می‌تواند توسط پوشش‌های گیاهی مورد استفاده قرار گیرد.

در یک پوشش گیاهی، مشارکت لایه‌های مختلف شاخ و برگ در فتوسنتز کل پوشش به یک میزان نیست. در جوامع گیاهی علف چمنی که برگ‌های آن‌ها عمدتاً به صورت عمودی است، فتوسنتز در منطقه میانی که بخش عمده‌ی نور رسیده را جذب می‌کنند، در بالاترین حد است. در جنگل‌ها و تاج‌های متراکم درختان، فقط خارجی‌ترین لایه تاج به اشباع نوری می‌رسد. در داخل تاج درختان و در تاج پوشش، میزان فتوسنتز متناسب با کاهش شدت نور، کاهش می‌یابد. برگ‌های بخش داخلی تاج که با سایه سازش یافته‌اند، در رفع این عیب نقش مهمی ایفا می‌کنند. چون این برگ‌ها در مقایسه با برگ‌های سازش نیافته، از نور ضعیف بهتر استفاده می‌کنند. همچنین چون برگ‌های سازش یافته به سایه کمتر در معرض گرما، خشکی هوا و باد قرار می‌گیرند، در تامین نیازهای درختان نقش مهمی دارند. خصوصیات برگ‌های سازش یافته به آفتاب و سایه در دو گونه راش جنگلی و پیچک در جدول زیر بیان شده است: (جدول ۹-۲)

جدول ۹-۲- خصوصیات برگ‌های سازش‌یافته به آفتاب و سایه راش (*Fagus sylvatica*) و پیچک (*Hidera helix*) (Lambers, H., Pons, T.L., Chapin, F.S. 2008)

| <i>Hidera helix</i> |       | <i>Fagus sylvatica</i> |       | مشخصه                                                  |
|---------------------|-------|------------------------|-------|--------------------------------------------------------|
| سایه                | آفتاب | سایه                   | آفتاب |                                                        |
|                     |       | ۴۸/۹                   | ۲۸/۸  | سطح برگ (سانتی‌متر مربع)                               |
| ۲۲۱                 | ۴۰۹   | ۹۳                     | ۱۸۵   | ضخامت برگ (میکرومتر)                                   |
| ۲/۶                 | ۰/۹۷  |                        |       | سطح ویژه‌ی برگ (دسیمتر مربع بر گرم وزن خشک)            |
|                     |       | ۱۴۴                    | ۲۱۴   | تراکم روزنه                                            |
| ۰/۳۳                | ۰/۶۵  |                        |       | هدایت روزنه‌ای                                         |
| ۲/۴۵                | ۵/۰۹  |                        |       | تعداد کلروپلاستها                                      |
| ۱۱۰۱                | ۱/۲۴  |                        |       | در واحد سطح برگ                                        |
|                     |       |                        |       | در واحد حجم برگ                                        |
| ۵/۵                 | ۸/۷   | ۱/۹                    | ۱/۶   | کلروفیل در برگ (میلی گرم در برگ)                       |
|                     |       |                        |       | کلروفیل در واحد سطح برگ (میلی گرم بر دسی متر مربع)     |
| ۲/۸                 | ۳/۳   | ۳/۹                    | ۳/۹   | نسبت کلروفیل a به b                                    |
| ۹/۴                 | ۲۲/۳  | ۱/۳                    | ۳/۵   | ظرفیت فتوسنتزی خالص                                    |
|                     |       |                        |       | (میلی گرم CO <sub>2</sub> بر دسی متر مربع برگ بر ساعت) |
|                     |       | ۴۴                     | ۸۵    | اشباع نوری (وات بر متر مربع)                           |
|                     |       | ۰/۱۶                   | ۰/۵   | تنفس تاریکی (میلی گرم بر دسی متر مربع بر ساعت)         |



## فهرست منابع

۱. پرهیزکار، پژمان؛ علی احمد کروری، سودابه؛ مراقبی، فرهنگ؛ تیموری، مریم؛ ترابیان، یوسف و منوچهر، نگین. (۱۳۸۷). تغییرات فعالیت پراکسیداز در برگ و سرشاخه *Eucalyptus viminalis*. فصلنامه علمی - پژوهشی تحقیقات جنگل و صنوبر ایران، ۱۶(۳)، صص ۳۶۸-۳۷۷.
۲. توکلی نیا، عاتکه؛ عصاره، محمد حسن؛ شریعت، آناهیتا و بخشی خانیکی، غلامرضا. (۱۳۹۵). اثر تنش شوری بر پارامترهای مورفولوژی و فیزیولوژی سه گونه اکالیپتوس. دو فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۲۴(۱): صص ۴۲-۵۳.
۳. جباری، فرهاد، (۱۳۹۰)، فیزیولوژی گیاهان چوبی، انتشارات آبیژ، من گرافیک، ص ۴۹۰.
۴. جوکار، محمد؛ رستمی شاهراجی، تیمور؛ محمدی، محسن و گلیج، ایوب. (۱۳۹۵). استفاده از گونه‌های درختی رطوبت‌پسند در جذب زیستی کادمیم در محیط‌های آلوده. آب و فاضلاب، ۲۸(۴): صص ۷۰-۷۸.
۵. جوکار، محمد؛ رستمی شاهراجی، تیمور و محمدی، محسن. (۱۳۹۵). تعیین توان زیست‌پالایی گونه دارتالاب (*Taxodium distichum* L). اکوبیولوژی تالاب. ۸ (۲۸): صص ۸۵-۹۶.
۶. جوکار، محمد. (۱۳۹۵). ارزیابی گیاه‌پالایی گونه درختی توسکا (*Alnus glutinosa*)، صنوبر دلتوئیدس (*Populus deltoids*) و دارتالاب (*Taxodium distichum*) و مقاومت آن‌ها در برابر آلودگی برخی فلزات سنگین. رساله دوره دکتری جنگلداری. دانشگاه گیلان، ص ۷۸.
۷. حامی‌دوست، لیلا. (۱۳۹۶). رابطه‌ی تغییرات چربی و قند با برخی صفات مورفولوژیک در گونه ون (*Fraxinus excelsior* L). در گرادیان ارتفاعی. پایان‌نامه کارشناسی ارشد، جنگلداری. دانشگاه گیلان، ص ۸۰.
۸. حسین زاده منفرد، سجاد، (۱۳۹۰)، مقایسه میزان جذب عناصر کادمیوم و سرب در خاک و در برگ‌ها و شاخه‌های یکساله گونه‌های افاکیا (*Robinia pseudoacacia*) و چنار (*Platanus orientalis*)، کارشناسی ارشد، جنگل‌شناسی و اکولوژی جنگل، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران.
۹. حسینی احمد. (۱۳۹۴). پاسخ‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان در توده‌های دچار زوال بلوط ایرانی. دو فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۲۳(۲): صص ۲۸۸-۲۹۸.
۱۰. حسینی، احمد؛ متینی‌زاده، محمد و شریعت، آناهیتا. (۱۳۹۶). تأثیر شدت خشکیدگی تاجی بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک درختان بلوط ایرانی (*Quercus brantii* var. *persica*). دو فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۲۵(۱): صص ۵۷-۷۱.
۱۱. حمزه‌پور، مجتبی. کیادلیری، هادی و بردبار، سیدکاظم. (۱۳۸۹). بررسی مقدماتی خشکیدگی بلوط ایرانی در دشت برم کازرون، استان فارس، فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات جنگل و صنوبر ایران، جلد ۱۹ شماره ۲. صص ۳۶۳-۳۵۲.
۱۲. خاکسار، رقیه؛ الداغی، مجید؛ سلیمی، اعظم و اسپهبدی، کامبیز. (۱۳۹۴). تغییرات کمی و کیفی آنزیم پراکسیداز در برخی پایه‌های افراپلت (*Acer velutinum* Boiss). در ارتفاعات مختلف

- جنگل‌های مازندران. دو فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۲۳(۲): صص ۲۰۳-۲۱۴.
۱۳. خسروپور، اسماعیل؛ عطارد، پدرام؛ شیروانی، انوشیروان؛ بایرامزاده ویلما؛ معین الدینی، مظاهر و حکیمی، لیلا. (۱۳۹۷). پاسخ ریختشناسی و فیزیولوژیک برگ چنار و کاج تهران به آلودگی محیط شهری در تهران. مجله جنگل ایران، انجمن جنگلبانی ایران، ۲: صص ۱۲۳-۱۳۷.
۱۴. رفعتی، مریم؛ خراسانی، نعمت‌الله؛ مراقبی، فرهنگ و انوشیروانی، انوشیروان. (۱۳۹۱). توانایی گونه-های توت سفید و سپیدار در تثبیت و برداشت فلزات سنگین. نشریه محیط‌زیست طبیعی، مجله منابع طبیعی ایران، دوره ۶۵، شماره ۲، ۱۳۹۱. صص ۱۸۱ تا ۱۹۱.
۱۵. زارعی، مهدی. (۱۳۸۷). بررسی قارچ‌های میکوریز آربسکو در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین و کارایی آن‌ها در گیاه‌پالایی. پایان‌نامه دکتری تخصصی، گروه مهندسی علوم خاک پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج.
۱۶. رهنما، حسن، (۱۳۸۴). سازش فیزیولوژیکی و مولکولی گیاهان به سرما: راه کارهای مهندسی ژنتیک برای تحمل سرما. مجموعه مقالات همایش علمی- کاربردی راههای مقابله با سرمازدگی. انتشارات حوزه ترویج و نظام بهره برداری سازمان جهاد کشاورزی استان یزد. ص ۳۸۸.
۱۷. ستاریان، علی؛ پاراد، قاسم علی؛ زرافشار، مهرداد؛ اکبری‌نیا، مسلم و غفاری دهکردی، سید فرید. (۱۳۹۲). پتانسیل مقاومت به تنش غرقابی ر ژرم‌پلاسما گلابی وحشی (*Pyrus boissieriana* Buhse). ۱۳۹۲. جنگل و فرآوردهای چوب، مجله منابع طبیعی ایران، ۶۷(۴): صص ۵۵۳-۵۶۲.
۱۸. شریعت، آناهیتا؛ عصاره، محمدحسن و قمری زارع، عباس. (۱۳۸۹). اثر کادمیوم بر برخی پارامترهای فیزیولوژی در *Eucalyptus occidentalis*، علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، علوم آب و خاک، ۵۳: صص ۱۴۵-۱۵۳.
۱۹. علیزاده، سید مهدی. (۱۳۹۲). امکان پالایش فلزات سنگین توسط نهال یکساله گونه‌های صنوبر *Populus alba* L. (سپیدار) و *Populus nigra* L. (تبریزی) در بسترهای مختلف کشت آلوده. رساله دوره دکتری جنگلداری، دانشگاه تهران.
۲۰. علیزاده، سید مهدی؛ زاهدی امیری، قوام الدین؛ ثوابی فیروزآبادی، غلامرضا؛ اعتماد، وحید؛ شیروانی، انوشیروان و شیرمردی، مصطفی. (۱۳۹۰). تأثیر بهبود شرایط خاک بر پاسخ‌های انباشت فلز کادمیوم در نهال‌های یک ساله صنوبر (*Populus alba* L.). مجله جنگل ایران، ۳(۴): صص ۳۵۵-۳۶۶.
۲۱. علی‌احمدکرووری، سودابه؛ و صالحی شانجانی، پروین. (۱۳۷۳). اثر تغییرات درجه حرارت و فصل بر روی فعالیت آنزیمهای پراکسیداز و آمیلاز در گونه *Picea abies*. فصلنامه پژوهش و سازندگی، ۲۴: صص ۵۶-۵۹.
۲۲. علی‌احمدکرووری، سودابه. (۱۳۷۸). مجموعه مقالات بررسی نحوه پاسخ آنزیم‌ها در درختان جنگلی به تغییرات عوامل زیست محیطی. انتشارات موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، ۲۰۸، ص ۳۶۸.

۲۳. کافی، محمد؛ برزوئی، اعظم؛ صالحی، معصومه؛ کمندی، علی؛ معصومی، علی و نباتی، جعفر. (۱۳۸۸). فیزیولوژی تنش‌های محیطی گیاهان. چاپ اول. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ص ۵۱۲.
۲۴. محبی بیجارپسی، محبوبه؛ رستمی شاهراجی، تیمور و سمیع‌زاده لاهیجی، حبیب‌الله. (۱۳۹۷). بررسی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان راش شرقی نسبت به تغییرات محیطی در طول گرادیان ارتفاعی (مطالعه‌ی موردی: جنگل‌های گیلان، ماسال). یافته‌های نوین در علوم زیستی، ۵(۲): صص ۹۵-۱۰۵.
۲۵. محبی بیجارپسی، محبوبه؛ رستمی شاهراجی، تیمور و سمیع‌زاده لاهیجی، حبیب‌الله. (۱۳۹۷). تغییرات ویژگی‌های ریخت‌شناسی برگ درختان راش شرقی (*Fagus orientalis* Lipsky) در طول گرادیان ارتفاع از سطح دریا (بررسی موردی جنگل‌های گیلان، ماسال. پژوهش و توسعه جنگل. پذیرش شده (نوبت چاپ ۵(۲):۱۳۹۸).
۲۶. محسن زاده، ساسان؛ کریمی‌اندازی، جواد و محبت‌کار، حسن. (۱۳۸۹). مطالعه پاسخ‌های فیزیولوژیکی و توالی یکی از ژن‌های پاسخ دهنده به تنش سرما در چهار رقم گندم حساس و مقاوم. علوم زراعی ایران، ۴۱(۳)، صص ۶۱۱-۶۱۹.
۲۷. محسن زاده گلفزانی، محمد؛ سمیع زاده لاهیجی، حبیب‌الله و حسنی کومله، سیدحسن. (۱۳۹۶). ارزیابی فعالیت آنزیم گایکول پراکسیداز در ژنوتیپ‌های کلزا در شرایط تنش و بدون تنش اسمزی. علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۸(۱): صص ۷۱-۸۰.
۲۸. هاشم‌پور، فرنوش. (۱۳۸۷). بررسی اثر تنش خشکی بر روی نه گونه اکالیپتوس. پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه گیلان، ص ۴۱۰.

29. Alan H, Taylor & Alejandro, Guarin. (2005). Drought triggered tree mortality in mixed conifer forests in Yosemite National Park, California, USA. Forest Ecology and management 218: 229-244.
30. Allen, Craig D., & Breshears, David D. (1998). Drought- induced shift of a forest- woodland ecotone: rapid landscape to climate variation. Proceedings of the National Academy of Science, 95: 14839-14842.
31. Ansari, Mohd Ikram & Malik, Abdul. (2007). Biosorption of nickel and cadmium by metal resistant bacterial isolated from agricultural soil irrigated with industrial wastewater. Bioresource technol., 98:3419 -3153.
32. Arnon, A., (1967). Method of extraction of chlorophyll in the plants, Agronomy Journal. 23:112-121.
33. Babaei, Fariba; Jalali, Seyed Gjolamali & Azadfar, Davood. (2012). Investigation of genetic variation in *Zelkova carpinifolia* by use of leaf peroxidase isozyme in three lowland habitats in north of Iran. – Wood. Forest. Sci. Tech. 19: 121-133.
34. Bacanamwo, Methode & Purcell, Larry C. (1999). Soybean root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding. Crop science, 39(1): 143-149.

35. Balouchi, Hamidreza; Sanavy, Seyed Ali Mohammad; Emam, Yahya. & Dolatabadian, Aria. (2009). UV radiation, elevated CO<sub>2</sub> and water stress effect on growth and photosignaling. *Plant Growth Regulation* 26:290-300.
36. Biang, Shaomin & Yiwei, Jiang. (2009). Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of Kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. *Scientia Horticulturae*, 120: 264-270.
37. Billings, W.D. (1973). Arctic and alpine vegetation: Similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *BioScience* 23: 697—704.
38. Bohnert, Hans J., Nelson, Donald E., & Jensen, Richard. G. (1995). Adaptation to environmental stresses. *Plant Cell*, 7: 1099-1111.
39. Bolan, Nanthi S., Adriano, Domy C., & Naidu, Ravi. (2003). Role of phosphorus in (im) mobilization and bioavailability of heavy metals in the soil-plant system. *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 177:1–44.
40. Bossel, Hartmut. (1985). Dynamics of forest dieback: Systems analysis and simulation, *Ecological Modelling*, 34: 3-4, 259-288.
41. Boucard, Tatiana K., Bardgett Richard D., Jones Kevin C. & Semple Kirk T. (2005). Influence of plants on the chemical extractability and biodegradability of 2/4-dichlorophenol in soil. *Environ. Pollut*, 133:53–62.
42. Bouma, Tjeerd. J. (2005). Understanding plant respiration: separating respiratory components versus a process-based approach. In *Plant respiration* Springer Netherlands. pp. 177-194.
43. Boyer, John S. (1985). Water transport. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 473—516.
44. Castilo, Federico. (1986). Extracellular peroxidase as marker of stress. In: Greppin, H., Penel, C. and Gaspar, T. (eds), *Molecular and physiological aspects of plant peroxidase*. University of Geneva, Geneva: 419 - 426.
45. Chapin 3rd, F. Stuart. (2003). Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: A conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Ann. Bot.* 91: 455-463.
46. Chehregani, Abdolkarim; Mitra, Noori & Hossein. Lari Yazdi. (2009). Phytoremediation of heavy-metal-polluted soils: Screening for new accumulator plants in Angouran mine (Iran) and evaluation of removal ability, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72: 1349-1353.
47. Christman Russell F., & Pfaender Frederic K. (2006). Molecular implications of hydrophobic organic partitioning theory. *Acta Hydrochim. Hydrobiol.* 34: 367–374.
48. Ckhardt, Lory G. & Menard, Roger D. (2008). Topographic features associated with loblolly pine decline in central Alabama. *Forest Ecology and management* 255: 1735-1739.
49. Cordell, Susan; Goldstein, Guillermo; Meinzer, F. C. & Handley, L.L. (1999). Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and  $\delta^{13}C$  along an altitudinal gradient. *Functional Ecology*. 13, 811–818.
50. Crawford, R.M.M. (1978). Biochemical and ecological similarities in marsh plants and diving animals. *Naturwissenschaften* 65: 194-201.

51. Czerniakowski, Barbara; Crnov, Rosa; Smith, Ian W., Jo E. & Luck, J.E., (2006). Soil properties associated with the tree decline 'Mundulla Yellows. Plant Soil. 285: 197-206.
52. Dauda, M.K., Variatha, M.K., Shafaqat, Ali., Najeeba, U., Jamilb, Muhammad., Hayat, Y., Dawooda, M., Khand, Muhammad Imran., Zaffar, M., Cheemad, Sardar Alam., Tonga, X.H., & Zhua, Shuijin. (2009). Cadmium-induced ultramorphological and physiological changes in leaves of two transgenic cotton cultivars and their wild relative. J. Hazard. Mater. 168: 614-625.
53. Dhakal, Lohendra. P., Jha, Prem Kant., & Kjaer, Erik Dahl., (2005), Mortality in *Dalbergia sissoo* (roxb). Following heavy infection by *Aristobia horridula* (hope) beetles will genetic variation in susceptibility play a role in combating declining health? Forest Ecology and Management, 218, 270-276.
54. Du, Keping., Xu, Lin., Wu, Hua., Tu, Bingkun., and Zheng, Bo. (2012). Ecophysiological and morphological adaption to soil flooding of two poplar clones differing in flood-tolerance. Flora, 207(2): 69-106.
55. Duana, B.L, Lu, Yanwei., Yin, Chunying., Junttil, Olavi., and Chunyang Li. (2005). Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. Physiologia Plantarum 124: 476-484.
56. Dubois, Michel., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. T., & Smith, Fred. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical chemistry, 28(3), 350-356.
57. Dunsworth, G. B. (1997). Plant quality assessment: an industrial perspective. New Forests, 13(1), 439-448.
58. Ellenberg, H. (1953). Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 65:351-361.
59. Eriksson, Jan. (2001). Concentrations of 61 trace elements in sewage sludge, farmyard manure, mineral fertilizers, precipitation and in oil and crops. Swedish EPA Rep 5159, Stockholm, 736.
60. Eskalen, Akif; Lynch, Shannon Collen; Zambino, Paul & Scott.T.A, (2002). Fungal species associated with coast live Oak (*Quercus agrifolia*) mortality in southern California. Forest Ecology and management 205: 1409-1417.
61. Evans, JR. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. Oecologia 78:9-19.
62. Farenhorst, Annemieke. (2006). Importance of soil organic matter fractions in soil-landscape and regional assessments of pesticide sorption and leaching in soil. Soil Sci. Soc. Am. J. 70: 1005-1012.
63. Field, Christopher B., Lobell, David B., Peters, Halton, A., & Chiariello, Nona R. (2007). Feedbacks of terrestrial ecosystems to climate change. Annu. Rev. Env. Res. 32: 1-29.
64. Foley, Jonathan A., Costa, Marcos Heil., Delire, Christine., Ramankutty, Navin., & Snyder, Peter. (2003). Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect earth's climate. Front. Ecol. Environ. 1: 38- 44.
65. Foyer, Christine H and Graham, Noctor. (2003). Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplast, peroxisomes and mitochondria. Physiologia plantarum, 119: 355-364.

66. Franklin, Jerry F., Shugart, Herman H., Harmon, Mark E. (1987). Tree death as an ecological process. *BioScience* 37(8): 550-556.
67. Gabriel, Roy. Guy, R. & Colette, Ansseau. (2006). Prediction of mortality in Appalachian sugar maple stands affected by dieback in Southeastern Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*. 228: 115-123.
68. Gary, W. (2000), Effects of pruning in the managing of dogwood and pine branch dieback in the landscape, *Arboriculture*, 25:5, 274-277.
69. Ghosh M. & Singh Satendra Pal. (2005). A review on phytoremediation of heavy metals and utilization of its byproducts, *Applied Ecology and Environmental Research*, 23(1): 1-18.
70. Gill, Sarvajeet Singh & Tuteja, Narendra. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic tolerance in crop plant. *Plant physiology and biochemistry*. 48: 909-930.
71. Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I., & Kienast, F. (2006). Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management*, 235: 1-13.
72. Gohre, V., & Paszkowski, U. (2006). Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation, *Planta*, 223:1115-1122.
73. Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationists programme. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 205:581-598.
74. Goyer, R.A., Lenhard, G.J. and Smith, J.D., (1999). Insect herbivores of a baldcypress/tupelo ecosystem, *Forest Ecology and Management*, 33-34, 517-521.
75. Graham Noctor, Christelle Dutilleul, Rosine De Paepe, Christine H. Foyer. (2004). use of mitochondrial electron transport mutants to evaluate the effects of redox state on photosynthesis, stress tolerance and the integration of carbon/nitrogen metabolism. *Experimental botany*, 55:49-57.
76. Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
77. Guthrie, J.n., Walsh, K.B., Scott, P.T. & Rasmussen, T.S. (2000). the phytopathology of Ustralian papaya dieback: a proposed role for the phytoplasma, *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 58:1, 23-30.
78. -Hammond, P.M. (1995). The current magnitude of biodiversity. In: *Global biodiversity assessment*, V.H. Heywood (ed). .Cambridge University Press, Cambridge, pp. 113-138.
79. Harcombe, P.A. (1987). Tree life tables. *BioScience* 37 (8): 557-568.
80. Harcombe, P.A. (1987). Tree life tables. *BioScience* 37 (8): 557-568.
81. Hauck, M., Hesse, V. & Runge, M. (2002). The significance of stemflow chemistry for epiphytic lichen diversity in a dieback-affected spruce forest on Mt Brocken, northern Germany, *lichenologist*, 34:5, 415-427.

82. Heather, W.A & Griffin, D.M. (1978). The potential for epidemic disease. In: Hillis, W.E., Brown, A.G. (Eds.), *Eucalypts for wood production*, CSIRO, Australia, pp. 143-154.
83. Hening, A. & Robach, V. (1990). Mycorrhiza development in 4 forest dieback stands in West Germany, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 28:1-4, 13-19.
84. Holdridge, L.R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
85. Horsley, Stephen B., Long, Robert. Bailey, Scott.W. Hallett, Richard. A. Hallet., (2000). Factors associated with the decline disease of sugar maple on the Allegheny Plateau.
86. Huston, M.A. (1994). *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
87. J.D. Stokes. Graeme Iain Paton & Kirk T. (2005). Simple: Behaviour and assessment of bioavailability of organic contaminants in soil: relevance for risk assessment and remediation. *Soil Use Manage.* 21: 475-486.
88. James H., Speer, Thomas W. Swetnam, Boyd E. Wickman, & Andersonrew Youngblood. (2001). Changes in Pandora moth outbreak dynamics during the last 622 years. 82, 679-697.
89. Jankite Audrone. & Vasarevicius Saulius. (2007). Use of Poacea F. species to decontaminate soil from heavy metals. *Ekologija*, 53(4):84-89.
90. Jurskis, V. (2004). Overview of forest decline in coastal New South Wales. In: White, T.C.R., Jurskis, V.(Eds). , *Fundamental Causes of Eucalypt Forest Decline and possible Management Solution*
91. Kaiser, W.M., (1987). Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum*, 71,142-149.
92. Karner, C., Farquhar, G.D. and Roksandic, Z. (1988). A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. – *Oecologia* 74: 623-632.
93. Keles, Yuksel. And Everest, Ayso. (2008). Relation to altitude adaptation and antioxidant defense system in five shrubs and trees species from middle Taurus Mountains. *Natural. Eng. Sci* 2: 45-49.
94. Kile, G.A. (1981). *armilaria luteobubalina*: a primary cause of decline and death of tree in mixed species eucalypt forests in central Victoria. *Aust. For. Res.* 11, 63-77.
95. Kozlowski, T.T. (1997). *Responses of Woody Plants to Flooding and Salinity*. Tree Physiology Monograph. Heron Publishing, Victoria, Canada.
96. Lambers, Hans. & Poorter, Hendrik. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 22: 187-261. Larcher, W. 1976.
97. Lambers, Hans., Pons, Thijs L., Chapin, F Stuart. (2008). *Plant Physiological Ecology*. Springer. 622 pp. Second Edition.

98. Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, 506 p.
99. Lichtenthaler, Hartmut K. & Babani, Fatbardha. (2004). Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In: *Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*, G.C. Papageorgiou & Govindjee (eds). . Springer, Dordrecht, pp. 713—736.
100. Lutz, Cornelius., Schonauer. & Neuner, Gilbert. (2005). Physiological adaption to early spring conditions in green overwintering leaves of some alpine plants. *Phyton* 45:139-156.
101. Ma YB. And Uren NC. (1998). Transformations of heavy metals added to soil – application of a new sequential extraction procedure. *Geoderma*, 84: 157–168.
102. Manilal VB. And Alexander Martin. (1991). Factors affecting the microbial degradation of phenanthrene in soil. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 35: 401–405.
103. Manion, Paul D., (1991). *Tree Disease Concepts*. Prentice-Hall Career and Technology, New Jersey.
104. Marcia Barquero, Jorge Poveda, Ana M Laureano-Marin, Noemi Ortiz-Liebana 1, Javier Branas, Fernando Gonzalez-Andres. (2000). Expression of dehydration-stress-related genes in the crown of wheat grass species and *Agropyron repens* L. having contrasting to salt, cold and drought. *Plant, Cell and Environment*, 23: 561-571.
105. Mark Tester, Romola Davenport. (2003). Na<sup>+</sup> tolerance and Na<sup>+</sup> transport in higher plant. *Annals of Botany*, 91: 503-527.
106. Martin, R.A.U., Burgmanm M.A. and. Minchin, P.R. (2001). Spatial analysis of eucalypt dieback at corandrrk. *Australia Appl. Veg. Sci.* \$, 257-266.
107. Mertz W: The essential trace elements. (1981). *Science*, 213: 1332-1338.
108. Miner, Bell. (2004). Associated Dieback Strategy, *Forest ecology and management*, 214: 3-4, 24-35.
109. Moller, Ian M., Jensen, Poul Erik and Andreas, Hansson. (2007). Oxidative modifications to cellular componts in plants. *Annu Rev plant Biol*, 58:459-481.
110. Mommer, Liesje., Lenssen, John.P.M., Huber, Heidrun., Visser, Eric J.W., and Kroon, Hans. (2006). Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. *Journal of Ecology*, 94(6): 1117-1129.
111. Mooney, Harold A. & Dunn, E Lioyd. (1970). Convergent evolution of Mediterranean-climate sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.
112. Munns, Rana. (2005). Gens and salt tolerance: Bringing them together. *New Phytologist*, 167:645-663.

113. Munns, Rana. and Tester, Mark. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59:651-681.
114. Naidu Ravi., Smith Euan., Owens Gary., Bhattacharya Prosun. And Nadebaum P. (2006). Managing arsenic in the environment. CSIRO Publ, Melbourne., 253.
115. Nilsson, S. (1991), Possible market effects of forest decline attributed to air pollutants in Europe, Report ECE, TIM.
116. Norman, C., Duke Alicia, M. Bell, Dan, K. Pederson, Chris, M., Roelfsema, Susan Bengtson Nash. (2005). Herbicides implicated as the cause of severe mangrove Dieback in the Mackay region, NE Australia: Consequences for marine plant habitats of the GBR Word Heritage area, Marine Pllution Bulletin, 51, 308-324.
117. Ögren, Erling. (2000). Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. Physiologia Plantarum, 108(3), 295-299. Shigo, A.L., 1985. Wounded forests, starving trees. Journal of Forestry. 83: 668-673.
118. Ökologie der Pflanzen. Ulmer, Stuttgart. Mooney, H.A. (1972). The carbon balance of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 3: 315-346.
119. Palzar, C., Aetiology of gully dieback. In: Old, Kile, K.M., Ohmart, G.A., Eucalypt dieback in forests and woodlands, CSIRO, Astralia: 174-178.
120. Parad, Ghasemali, Tabari, Masoud. and Sadati, Seyed ehsan. 2013. Survival, growth and biomass allocation in seedling of common ash (*Fraxinus excelsior* L). as affected by flooding stress. Journal of Applied Biology. Vol. 26(1). 12pp.
121. Pearsall, Wiliam Harold. (1938). The soil complex in relation to plant communities. J. Ecol. 26: 180- 193.
122. Pedro Villar-Salvador., (2004). Drought tolerant and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedling after drought hardening in the nursery. *Journal Tree Physiology*, 24: 1147-1155.
123. Peter B. Reich, Michael B. Walters, and David S. Ellsworth. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. Proc. Natl. Acad. Sci. 94: 13730-13734.
124. Petra Rajsnerova, Karel Klem, Petr Holub, Katerina Novotna, Kristyna Vecerova, Michaela Kozacikova, Albert Rivas-Ubach, Jordi Sardans, Michal V. Marek, Josep Penuelas, Otmar Urban. (2015). Morphological, biochemical and physiological traits of upper and lower canopy leaves of European beech tend to converge with increasing altitude. *Tree Physiology* 35, 47–60.
125. Raeisi, Shahla., Jalali, Seyed Gholamali. & Espahbodi, Kambiz. (2011). An investigation of geneticvariation of (*Quercus* and *castaneaefolia* C.A.Meyer) in Neka and Noor forest of Mazandaran using peroxidase activities. – Tax. 2:11-22.

126. Robinson, Richard. (2003). Short-term impact of thinning and fertilizer application on Armillaria root disease in regrowth karri(Eucalyptus diversicolor F. Muell). in western Australia, Forest ecology and management, 176, 417-426.
127. S. Dutta Gupta., (2010). Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. CRC press.
128. Schaberg Paul G., Tilley James W., Hawley Gary J., Dehayes Donald H., Bailey Scott W. (2006). Association of calcium and aluminum with the growth and health of sugar maple trees in Vermont, Forest ecology and management, 223: 1-3, 159-169.
129. Schimper, Andreas Franz Wilhelm. (1898). Pflanzengeographie und physiologische Grundlage. Verlag von Gustav Fischer, Jena.
130. Schutt Peter., & Cowling Ellis B. (1985). Waldsterben, a general decline of forest in Central Europe, Symptoms, development, and possible causes, Plant Diseases back Issue Abstract, 69, 548-558.
131. Serbula Snezana M., Ilic, Ana A., Kalinovic Jelena V., Kalinovic Tanja S., and Petrovic, Nevenka. (2013). Assessment of air pollution originating from copper smelter in Bor (Serbia). Environmental Earth Sciences, 71(4): 1651–1661.
132. Shah Jindal K., Sayles Gregory D., Suidan Makram T., Mihopoulos Philip G., & Kaskassian Sebastien. (2001). Anaerobic bioventing of unsaturated zone contaminated with DDT and DNT. Water Sci. Technol. 43(2): 35-42.
133. Shalaby Ahamed M. (2003). Responses of arbuscular mycorrhizal fungal spores isolated from heavy metal polluted and unpolluted soil to Zn, Cd, Pb and their interactions in vitro, Pakistan J. Biol. Sci.: 6: 1416-1422.
134. Sharma Pallavi and Rama Shanker Dubey. (2005). Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedling. Plant Growth Regulation, 46: 209-221.
135. Small, Christine J. & McCarthy Brian C. (2005). Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. Forest Ecology and Management, 217(2), 229-243.
136. Steinberg Christian E.W., Paul Andrea<sup>1</sup>, Pflugmacher, Stephan Meinelt Thomas, Renate Klöcking, Wiegand Claudia. (2003). Pure humic substances have the potential to act as xenobiotic chemicals — a review. Fresenius Environ. Bull: 12: 391–401.
137. Sweetlove, L., J, Heazlewood. V, Herald., R, Holtzapfel., D., day., C, Leaver and A, Miller. (2002). The impact of oxidative stress on *Arabidopsis* mitochondria. The plant journal, 32: 891-904.
138. Thomas W. Swetnam and Julio L. Betancourt. (1998), Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest, Journal of Climate 11, 3128-3147.

139. Türkan İsmail. Bor Melike. Özdemir Filiz. & Koca Hulusi. (2005). Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Science*, 168(1), 223-231.
140. Vicentim Marcos Paulo. & Andre Ferraz. (2007). Enzyme production and chemical alterations of *Eucalyptus grandis* wood during biodegradation by *Ceriporiopsis subvermispora* in cultures supplemented with Mn<sup>2+</sup>, corn steep liquor and glucose, *Enzyme and Microbial Technology*, 40: 645-652.
141. Vrba, Elisabeth S. & Gould, Stephen Jay. (1986). The hierarchical expansion of sorting and selection: Sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology* 12: 217-228.
142. Vreugdenhil, Stefan. Kramer, Kramer. And Pelsma, Tim. (2006). Effects of flooding duration, frequency and depth on the presence of saplings of six woody species in north-west Europe. *Forest Ecology and Management*, 236(1): 47-55.
143. Walter, H. (1973). *Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung*. 3rd ed. Gustav Fisher Verlag, Jena.
144. Walter, H. (1974). *Die Vegetation der Erde*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
145. Walters, Robin G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *J. Exp. Bot.* 56: 435-447.
146. Wang, Zi Qiang. & Chen, An Sh. (2001). Traces of arborescent lycopsids and dieback of the forest vegetation in relation to the terminal Permian mass extinction in North China, *Review of Palaeobotany and palynology*, 117:4, 217-243.
147. Wardlaw, T. (1990). Changes in forest health associated with short-term climatic fluctuation. *Tasforests*, 2, 107-110.
148. Waste, Gretna. (2003). The dieback cycle in Victorian forests: a 30 years study of changes caused by *Phytophthora cinnamomi* in Victorian forests, woodlands and heaths, *Aust. Plant pathol.*, 32, 247-256.
149. Williamson, G.B., Laurance, W.F., Oliveira, A.A., Delamonica, P., Gascon, C., Lovejoy, T.E., Pohl, L. (2000). Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. *Conservation. Biology*. 14, 1538-1542.
150. Xiaoling Li., Ning Li., Jin Yang., Fuzhou Ye., Faju Chen., and Fangqing Chen. (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(1): 31-39.
151. Zahka, G.A., Baggett, K.L. and Wong, Betty.L. (1995). Inoculums potential and other VAM fungi parameters in four sugar maple forests with different levels of stand dieback, *Forest Ecology and Management*, 75:1-3, 123-134.

---

**University of Guilan Press**

---

# **Ecophysiology of Forest Trees**

**:Compiled by**

**Teymour Rostami Shahraji, Ph. D**  
**Mahboobeh Mohebi Bijarpasi, Ph. D**