



ارتباط دوجانبه و ویژگی‌های آوندهای چوب‌آغاز درختان بلوط ایرانی (*Quercus brantii* Lindl.) و بیماری زوال

فاطمه نجفی هرسینی^۱، رضا اولادی^{۲*} و کامبیز پورطهماسی^۳

^۱ دانشجوی دکتری بیولوژی و آناتومی چوب، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج
^۲ دانشیار گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج
^۳ استاد گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۸/۱۵؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۱۱/۰۱)

چکیده

پدیده زوال بلوط‌های غرب ایران تاکنون از جنبه‌های مختلفی بررسی شده است. با این حال، تأثیر فیزیولوژی این درختان بر استعداد یا مقاومتشان به بیماری تاکنون بررسی نشده است. برای درک اینکه آیا ویژگی‌های بافت چوبی چون پهنای حلقه‌های رویشی و اندازه و تعداد آوندها بر میزان ابتلای درختان به بیماری مؤثر بوده یا خیر، این ویژگی‌ها بین درختان سالم و زوال‌یافته بلوط در منطقه دالاب استان ایلام مقایسه شدند. با تطبیق سری‌های زمانی پهنای حلقه‌های رویشی مشخص شد که مرگ بیشتر درختان خشکیده در منطقه تحقیق، در سال ۱۳۸۷ رخ داده است. با این حال، تحلیل داده‌ها نشان داد که علائم بیماری از چندین سال پیش از خشکیدگی در بافت چوبی ظهور می‌یابد. از سال‌های نخستین دهه ۷۰ خورشیدی به بعد، روند تغییرات سالیانه ویژگی‌های آوندی درختان زوال‌یافته متفاوت با درختان سالم شد و در همین زمان پهنای حلقه‌های رویشی این بلوط‌ها افت کرد. کوچک‌تر شدن پیاپی آوندهای چوب‌آغاز و نازک‌تر شدن حلقه‌های رویشی سبب کاهش هدایت هیدرولیک درخت شد. با این حال، در این دهه، درختان زوال‌یافته فعالانه تلاش کردند با افزایش تعداد آوندها با خشکیدگی مقابله کنند (دوران کمون بیماری)، اما از اوایل دهه ۸۰ تا زمان مرگ، درختان بیمار دیگر توان تولید آوند بیشتر را نداشتند (دوران ظهور بیماری). در مجموع می‌توان نتیجه گرفت که در منطقه تحقیق، بلوط‌های دارای آوندهای کوچک‌تر، بیشتر مستعد ابتلا به خشکیدگی اند و پس از ابتلا به بیماری، کاهش رشد قطری و کوچک‌تر شدن متمادی آوندهای چوب‌آغاز، شرایط لازم برای زوال درخت را فراهم کرده است.

واژه‌های کلیدی: اندازه آوندها، پهنای حلقه رویش، خشکیدگی جنگل، هدایت هیدرولیکی.

مقدمه

که به‌ویژه در جنگل‌های بلوط جهان به مسئله حادی تبدیل شده است (Kabrick et al., 2008). خشکیدگی بلوط (زوال بلوط) چالشی پیچیده است که در برخی از جنگل‌های بلوط جهان رخ داده و در سال‌های اخیر زیست‌بوم جنگلی زاگرس را نیز تحت

خشکیدگی جنگل^۱ از پدیده‌های مهمی است که در پی وقوع تغییرات اقلیمی ظهور پیدا می‌کند یا تشدید می‌شود. از حدود دو قرن پیش، اغلب جنگل‌های جهان با این چالش بزرگ مواجه شده‌اند

درختان کاملاً ژنتیکی است (Fritts, 2001)، عوامل محیطی مانند اقلیم، برخی دیگر از این ویژگی‌ها مانند اندازه آوندها را تحت تأثیر قرار می‌دهند (Fonti et al., 2009). متغیرهای آناتومی چوب، به‌خصوص ویژگی‌هایی که در انتقال آب در درخت نقش دارند، ممکن است ارتباط دوجانبه‌ای با پدیده زوال بلوط داشته باشند. ممکن است درختانی با برخی ویژگی‌های خاص آناتومی، به بیماری مستعدتر باشند و پس از ابتلا به بیماری، این ویژگی‌ها، خود تحت تأثیر آن قرار گیرند و تغییر یابند. با این حال، این فرضیه‌ها تاکنون بررسی نشده‌اند. عوامل زوال، ممکن است علاوه بر میزان رویش، بر ویژگی‌های آوندی نیز اثرگذار باشد و مطالعه آوندها می‌تواند به درک بهتر این پدیده، تکمیل بخشی از دانش پایه در زمینه علل زوال جنگل‌های زاگرس و در نهایت، مدیریت بهتر این جنگل‌ها منجر شود.

بلوط ایرانی (*Quercus brantii*) در حدود ۳/۵ میلیون هکتار از پنج میلیون هکتار جنگل‌های زاگرس را تشکیل داده و گونه غالب این جنگل‌هاست (Marvi Mohajer, 2013). جنس بلوط در ایران در معرض زوال قرار دارد و تحقیق درباره پدیده زوال در این گونه به‌ویژه در بلوط ایرانی ضروری است. هدف این پژوهش، مقایسه تغییرات پهنای حلقه‌های سالانه و ویژگی‌های آوندهای درختان سالم و درختان دچار زوال‌شده بلوط ایرانی در جنگل‌های دالاب واقع در استان ایلام است. این پژوهش می‌تواند پاسخگوی این پرسش‌ها باشد که آیا ویژگی‌های بافت چوبی چون پهنای حلقه و اندازه و تعداد آوندها بر میزان ابتلای درختان به بیماری مؤثر است و آیا پس از ابتلا به بیماری، این ویژگی‌ها در درختان رو به زوال تغییر پیدا می‌کنند؟ امید است نتایج این بررسی‌ها به معرفی راهکارهای حفاظتی و حمایتی از جنگل‌های زاگرس کمک کند.

تأثیر قرار داده است. تحقیقات نشان می‌دهد که پدیده خشکیدگی جنگل‌ها و زوال بلوط، معضلی جهانی است و برخی از کشورها در گذشته نیز با آن روبه‌رو شده‌اند. نظریه‌های مختلفی در زمینه زوال بلوط مطرح است که از جمله آنها می‌توان نظریه تنش‌های زیست‌محیطی، نظریه عوامل مستعدکننده، شروع‌کننده و مشارکت‌کننده، نظریه تغییر اقلیم، نظریه اکولوژی و نظریه آلودگی هوا را ذکر کرد، اما آنچه بیشتر پژوهشگران بر آن اتفاق نظر دارند این است که تنها یک عامل نمی‌تواند دلیل این پدیده باشد، بلکه ایجاد این بیماری تحت تأثیر چندین عامل است که همزمان یا با تواتر رخ می‌دهند (Alexander & Lee, 2010). برپایه برآوردها و مشاهدات میدانی در برخی مناطق، درختان بلوط جنگل‌های زاگرس دچار عارضه خشکیدگی شده‌اند. زوال جنگل‌های بلوط زاگرس، چالشی زیست‌محیطی است که زیست‌بوم و تنوع زیستی منطقه را با بحران مواجه کرده است. شیوع بیماری زوال درختان بلوط در جنگل‌های ایلام و لرستان در سال ۱۳۸۷ توسط کارشناسان محلی گزارش شده است (Mir Abolfathi, 2013). پدیده زوال بلوط تاکنون از جنبه‌های مختلفی بررسی شده است. مطالعاتی که تاکنون انجام گرفته‌اند، اغلب بر دلایل زوال بلوط و شناخت عوامل بیماری‌زا (Hajji et al., 2009)، نشانه‌های زوال بلوط (Thomas et al., 2002) و گاه‌شناسی درختی به‌منظور بررسی پویایی تاج‌پوشش و الگوی رویش شعاعی (Mirtchev et al., 2012) متمرکز شده است. با این حال، تأثیر فیزیولوژی درختان بر استعداد یا مقاومت به بیماری تاکنون بررسی نشده است.

یکی از مهم‌ترین وظایف بافت چوبی درختان، انتقال شیره خام از ریشه به تاج‌پوشش است و ویژگی‌های این بافت (مانند پهنای حلقه‌های رویشی و اندازه آوندها) تأثیر مهمی در تعیین توان هیدرولیک درخت دارند. با اینکه برخی ویژگی‌های بافت چوبی

مواد و روش‌ها

منطقه پژوهش

رویشگاه تحت مطالعه، در منطقه دالاب، به مساحت ۳۰۰۰ هکتار، در محور استان ایلام به شهرستان اسلام‌آباد، در ۲۵ کیلومتری شمال غرب شهر ایلام واقع شده است. مختصات جغرافیایی آن ۴۶ درجه و ۲۰ دقیقه تا ۴۶ درجه و ۳۰ دقیقه طول جغرافیایی و ۳۳ درجه و ۴۰ دقیقه تا ۳۳ درجه و ۴۵ دقیقه عرض جغرافیایی است. براساس طبقه‌بندی آب‌وهوایی دومارتن این منطقه در اقلیم نیمه‌مرطوب سرد و براساس طبقه‌بندی آمبرژه در اقلیم نیمه‌خشک قرار دارد و سازندهای موجود در منطقه شامل سازند گورپی، پابده و در ارتفاعات بالا آسماری هستند (Rostami & Heidari, 2009). مجموع بارندگی سالیانه آن ۵۶۶ میلی‌متر و میانگین درجه حرارت سالیانه این منطقه ۱۶/۹ درجه سانتی‌گراد است (ایستگاه هواشناسی سینوپتیک شهرستان ایلام، دوره ۱۳۹۳-۱۳۶۶ خورشیدی). علت انتخاب این رویشگاه، زوال درصد زیادی از درختان بلوط در آن بود.

روش پژوهش

انتخاب درختان و نمونه‌برداری

در این بررسی، شش درخت سالم و شش درخت زوال‌یافته که قطر برابر سینه تقریباً یکسانی داشتند، از منطقه انتخاب شدند. درختان زوال‌یافته به‌طور کامل خشک شده بودند و هیچ‌گونه نشانه زندگی از جمله برگ در آنها مشاهده نمی‌شد. در برخی از این درختان زوال‌یافته، نشانه‌های زغالی شدن مشهود بود. متوسط قطر برابر سینه در درختان سالم ۴۶ و در درختان زوال‌یافته ۳۴ سانتی‌متر بود. با توجه به اینکه هدف اصلی این پژوهش، بررسی تفاوت بین پهنای حلقه‌های سالانه و ویژگی‌های آوندهای درختان سالم و زوال‌یافته *Q. brantii* بود، در انتخاب درختان سالم سعی شد تا درختان تک‌پایه سالم، با تنه راست و قطور که از عمر بیشتری برخوردارند، انتخاب شوند.

درختان دچار زوال شده نیز از میان درختان کاملاً خشک تک‌پایه با تنه راست انتخاب شدند.

پس از انتخاب درختان مورد نظر، به کمک متد مغزی‌سنج از ارتفاع برابر سینه هر درخت سالم، دو نمونه مغزی عمود بر هم به قطر ۵ میلی‌متر تهیه شد. مغزی‌ها پس از خارج شدن از درون تنه، در یک محفظه پلاستیکی نگهداری شدند و کد نمونه روی برچسب‌هایی نوشته و روی محفظه چسبانده شد. برای جلوگیری از کپک زدن نمونه‌ها در اثر رطوبت، در محفظه پلاستیکی باز گذاشته شد. پس از انتقال نمونه‌ها به آزمایشگاه و خارج کردن آنها از قاب‌های پلاستیکی، هر یک جداگانه روی نگهدارنده‌های چوبی چسبانده شد. از درختان دچار زوال شده نیز از قسمت برابر سینه دیسکی به ضخامت ۵ تا ۱۰ سانتی‌متر تهیه شد.

نحوه آماده‌سازی و اندازه‌گیری پهنای حلقه‌های

رویشی نمونه‌ها

در آزمایشگاه، تیمارهای آماده‌سازی و صاف کردن سطح بر روی همه نمونه‌ها انجام گرفت. سطح دیسک‌ها به ترتیب با سمباده‌های برقی ۲۰۰، ۴۰۰، ۶۰۰ و ۸۰۰ صیقل داده شد تا تفکیک حلقه‌ها زیر استریومیکروسکوپ ممکن شود. برای خالی شدن آوندها از گرد چوب، به کمک پمپ فشار قوی آب، سطح نمونه‌ها با آب شست‌وشو داده شد. صاف کردن نهایی سطح مغزی‌ها با استفاده از میکروتوم انجام گرفت. برای ایجاد وضوح و تمایز بیشتر بین حلقه‌های رویشی، سطح پرداخت‌شده نمونه‌ها، ابتدا با جوهر مشکی رنگ شد و پس از خشک شدن جوهر، با گچ سفید به آرامی یک لایه بر روی سطح نمونه‌ها کشیده شد. این کار سبب می‌شود که حفره‌های آوندی به رنگ سفید و بافت زمینه به رنگ سیاه در آیند (Oladi et al., 2016).

نحوه اندازه‌گیری و تحلیل پهنای دواير رویش

پس از آماده‌سازی سطح نمونه‌ها، برای آغاز اندازه‌گیری‌ها، حلقه‌های رویشی همه نمونه‌ها در زیر استریومیکروسکوپ از سمت پوست (کامبیوم) به مغز

شد. سپس با استفاده از نرم‌افزار Image J ویژگی‌های آوندها بررسی شد. در شکل ۱ مراحل مختلف کار با نرم‌افزار Image J و جدول نتایج حاصل از این نرم‌افزار در یک حلقه رویشی ارائه شده است. با استفاده از این نرم‌افزار ویژگی‌های زیر در چوب‌آغاز حلقه‌های رویشی سال ۱۳۵۹ به بعد اندازه‌گیری شد.

$$\text{رابطه ۲} = \frac{\text{مجموع مساحت آوندها در محدوده آنالیز شده}}{\text{مساحت محدوده آنالیز شده}} = \text{تخلخل}$$

$$\text{رابطه ۳} = \frac{\text{مجموع مساحت آوندها در محدوده آنالیز شده}}{\text{تعداد آوندها در آن محدوده}} = \text{میانگین اندازه آوندها}$$

$$\text{رابطه ۴} = \frac{\text{تعداد آوند شمارش شده در محدوده آنالیز شده}}{\text{مساحت محدوده آنالیز شده}} = \text{تعداد آوند در واحد سطح}$$

تخلخل حلقه برحسب درصد، میانگین اندازه آوندها و مساحت محدوده آنالیز شده برحسب mm^2 و تعداد آوند در محدوده آنالیز شده برحسب mm^{-2} است (رابطه‌های ۲ تا ۴). در نهایت با اندازه‌گیری میانگین قطر بزرگ و کوچک آوندها در هر حلقه رویشی، هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی (RSC^1) برای هر حلقه رویشی محاسبه شد (رابطه‌های ۵ تا ۷). این ویژگی، ظرفیت هیدرولیکی حلقه رشد در انتقال آب در واحد سطح را نشان داده و براساس معادله هاگن-پوآزی معادله شده است (Arbellay et al. 2012). در این معادله D_{HP}^3 : میانگین قطر پوآزی آوندها برای هر حلقه رشد (Nobel, 2009); R_{HP}^4 : میانگین شعاع هاگن پوآزی آوندها؛ a_i : میانگین قطر کوچک آوندهای چوب‌آغاز؛ b_i : میانگین قطر بزرگ آوندهای چوب‌آغاز و VF: تعداد آوند در واحد سطح است.

$$\text{رابطه ۵} \quad D_{HP} = \sqrt[4]{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{2a_i^3 b_i^3}{a_i^2 + b_i^2}}$$

شمارش و ۱۰ سال ۱۰ سال جدا شدند تا دقت کافی در هنگام اندازه‌گیری و تطابق زمانی به عمل آید. پهنای حلقه‌های رویش از سمت پوست به سمت مغز با دقت ۰/۰۰۱ میلی‌متر توسط دستگاه برنامه خطی اندازه‌گیری پهنای حلقه‌های رویش (Velmex TA (UniSlide, Velmex Inc., Bloomfield NY, USA) که به یک استریومیکروسکوپ Olympus SZ60 با بزرگنمایی ۲۰ تا ۴۰ متصل بود، اندازه‌گیری شد. تطابق زمانی ابتدا به صورت چشمی و سپس با استفاده از نرم‌افزار COFECHA انجام گرفت. برای بررسی میزان همبستگی سری زمانی پهنای حلقه‌های رویشی بین درختان سالم و زوال‌یافته از دو شاخص عدد t و GLK (Gleichläufigkeitswert) استفاده شد. GLK شاخصی است برحسب درصد که تطبیق کم و زیاد شدن پهنای حلقه رویشی در دو سری زمانی را صرف‌نظر از پهنای حلقه‌های رویشی بررسی می‌کند، درحالی که عدد t شباهت دو سری زمانی را از نظر حلقه‌های خیلی پهن و خیلی نازک می‌سنجد (Eckstein & Bauch, 1969). فرمول به‌کاررفته برای محاسبه GLK ، در رابطه ۱ ارائه شده است.

$$\text{رابطه ۱} \quad GLK = \frac{\text{تعداد شب‌های هم جهت در سری‌های زمانی}}{\text{طول سری‌های زمانی}} \times 100$$

اندازه‌گیری ویژگی‌های آوندی چوب‌آغاز

از آنجا که در گونه‌های بخش روزنه‌ای، آوندهای چوب‌آغاز تأثیر به‌مراتب مهم‌تری در انتقال سیالات دارند، در این مطالعه به بررسی ویژگی‌های آوندی چوب‌آغاز پرداخته شده است. برای تهیه تصاویر از نمونه‌ها، مغزی‌ها و دیسک‌ها، جداگانه بر روی صفحه‌ای که به صورت مکانیکی حرکت می‌کرد قرار داده شد و با استفاده از یک دوربین دیجیتال (Canon EOS 600D) که به استریومیکروسکوپ وصل شده بود از سطح نمونه‌ها تصاویری تهیه شد. برای ترکیب تصاویر حلقه‌های رویش هر نمونه و تهیه یک تصویر کلی از سطح هر نمونه از نرم‌افزار PTGui 9.1.8 Pro استفاده

1. The relative specific conductivity
3. Poiseuille average vessel diameter for each tree ring
4. Hagen–Poiseuille average vessel radius

چوب‌آغاز) بین درختان سالم و زوال‌یافته از طریق آزمون تی مستقل صورت گرفت. با مقایسه و تفسیر نمودارهای تغییرات پهنای حلقه رویش و ویژگی‌های آوندی، تلاش شد تا سال غلبه بیماری بر درخت مشخص شود (ر.ک: بخش بحث). معنی‌دار بودن اختلاف بین هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی چوب‌آغاز (RSC) حلقه‌های رویشی در درختان سالم و بیمار، پیش و پس از این سال، با تحلیل واریانس یکطرفه تعیین و با استفاده از آزمون دانکن گروه‌بندی شد. نمودارها با کمک نرم‌افزار اکسل ۲۰۱۰ رسم شد.

$$R_{HP} = \frac{D_{HP}}{2} \quad \text{رابطه ۶}$$

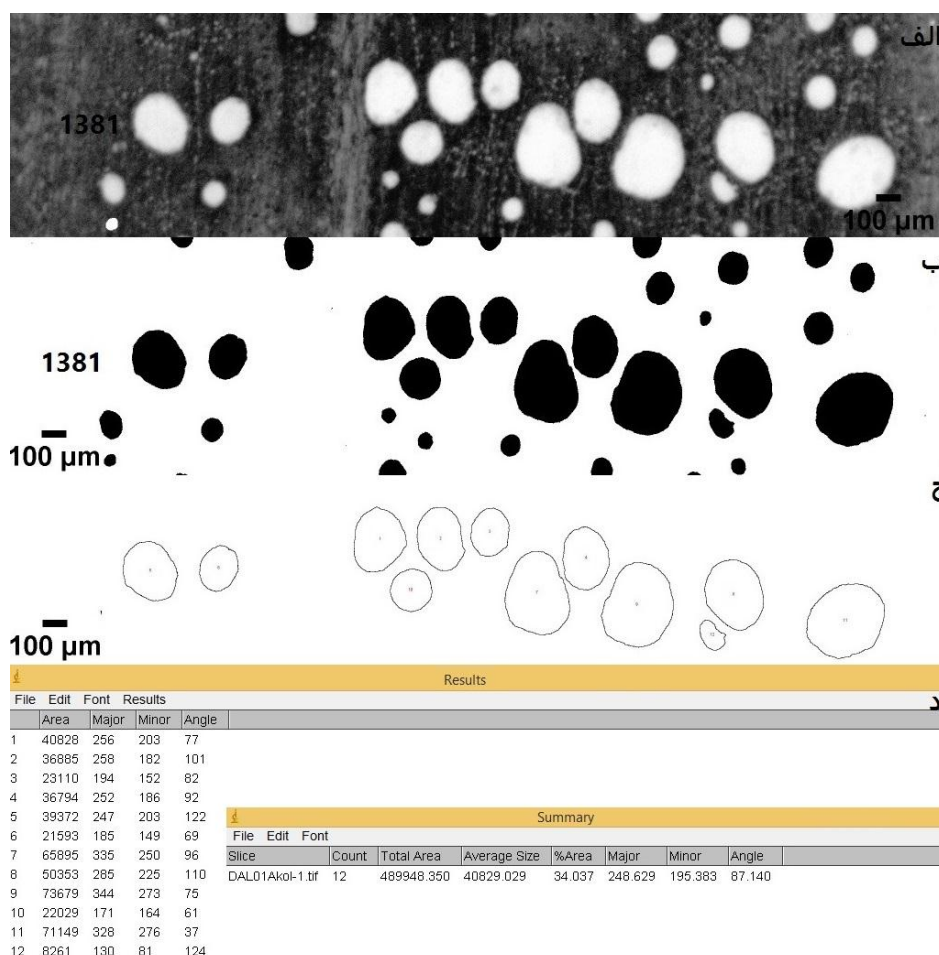
$$RSC = R_{HP}^4 \times VF \quad \text{رابطه ۷}$$

روش تحلیل

تعیین زمان تقریبی غلبه بیماری و تجزیه و تحلیل

داده‌ها

تجزیه و تحلیل داده‌های به دست آمده با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخه ۲۰ و مقایسه میانگین ویژگی‌های مورد بررسی (پهنای حلقه رویش، میانگین اندازه آوندها، درصد تخلخل و تعداد آوندهای



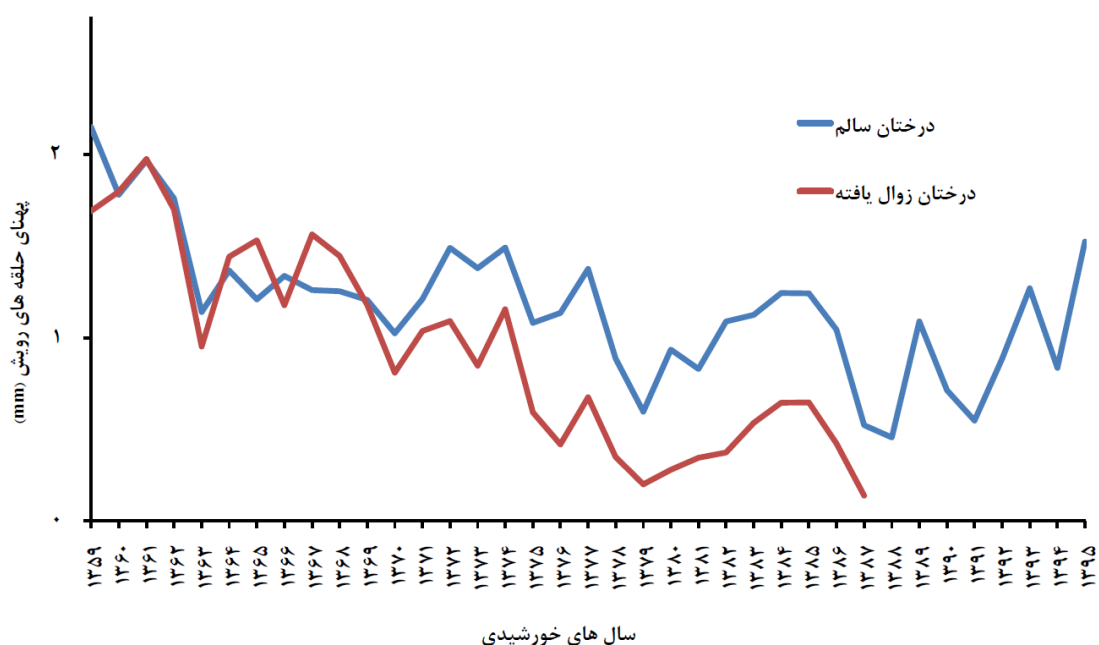
شکل ۱- مراحل ویرایش تصویر برای اندازه‌گیری ویژگی‌های آوندی در یک حلقه رویشی: (الف) تصویر اصلی پس از اعمال روش جوهر سیاه و گچ سفید؛ (ب) تصویر پس از ویرایش؛ (ج) تصویر نهایی که نرم‌افزار برای ارائه داده‌ها از آن استفاده می‌کند؛ (د) داده‌های کمی.

نتایج

مقایسه پهنای حلقه‌های سالانه درختان سالم و زوال‌یافته

بعد از تطابق زمانی پهنای حلقه‌های رویش درختان تحت مطالعه، مشخص شد که در بیشتر درختان زوال‌یافته، آخرین حلقه رویشی در حدود سال ۱۳۸۷ تشکیل شد و پس از آن درختان به‌طور کامل رشد قطری خود را متوقف کردند (شکل ۲). مقایسه سری زمانی میانگین پهنای حلقه رویش درختان سالم و درختان دچار زوال شده نشان داد که روند تغییرات پهنای حلقه‌های رویش در درختان سالم و زوال‌یافته کمابیش یکسان و در هر دو کاهشی بوده است. عدد t و GLK بین این دو منحنی به ترتیب

۸/۲ و ۷۶ درصد بود که نشان از همبستگی زیاد تغییرات رشد در این دو نوع درختان دارد. در دهه ۶۰ خورشیدی، میانگین میزان رشد قطری درختان سالم و زوال‌یافته بسیار مشابه بود. با این حال، از اواخر دهه ۶۰ و سال‌های نخستین دهه ۷۰ خورشیدی به بعد، پهنای حلقه‌های رویشی بلوط‌های زوال‌یافته در مقایسه با درختان سالم افت می‌کند. میانگین پهنای حلقه رویش درختان سالم و زوال‌یافته به ترتیب ۱/۱۸ و ۰/۹ میلی‌متر بود که از نظر آماری اختلاف بین آنها در سطح ۹۹ درصد معنی‌دار است (جدول ۱). حداکثر و حداقل پهنای حلقه‌های رویش در درختان سالم ۲/۱۵ و ۰/۴۶ و در درختان زوال‌یافته ۱/۹۷ و ۰/۱۴ میلی‌متر بود.



شکل ۲- سری زمانی پهنای حلقه رویش درختان سالم و درختان زوال‌یافته

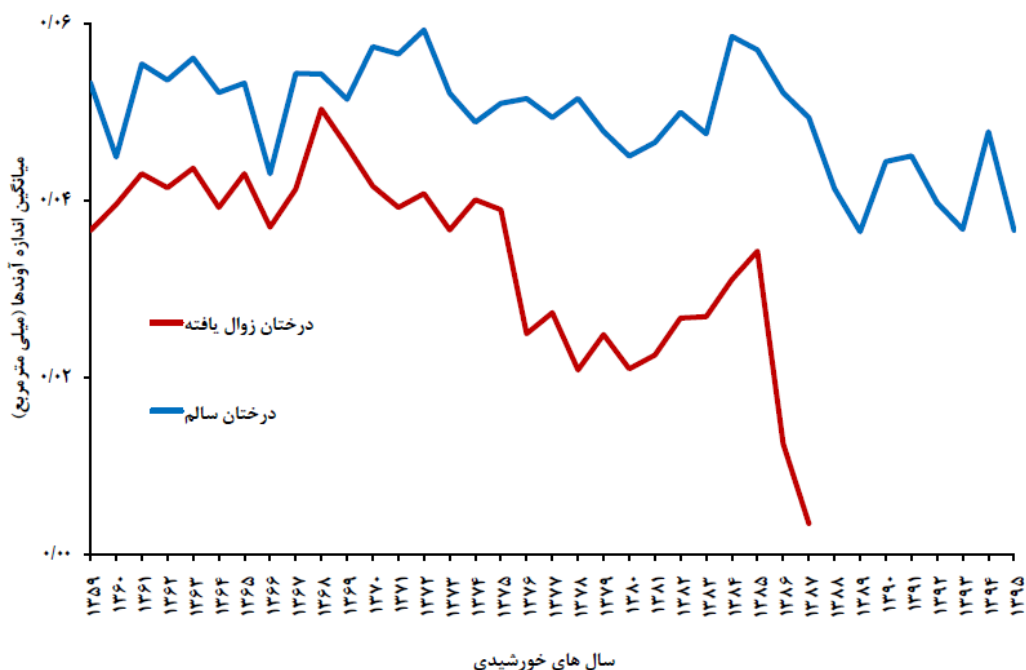
جدول ۱- نتایج آزمون تی مستقل ویژگی‌های مورد اندازه‌گیری بین درختان سالم و زوال‌یافته بلوط

متغیرها	t	درجه آزادی	p
پهنای حلقه‌های رویش	۲/۸۴	۵۶	۰/۰۰۶
میانگین اندازه آوندهای چوب‌آغاز	۸/۵	۵۶	۰/۰۰۰
درصد تخلخل چوب‌آغاز	۵/۱	۵۶	۰/۰۰۰
تعداد آوندهای چوب‌آغاز	- ۶/۹	۵۶	۰/۰۰۰

مقایسه میانگین اندازه آوندهای چوب‌آغاز در درختان سالم و زوال‌یافته

همان‌طور که در شکل ۳ ملاحظه می‌شود، میانگین اندازه آوندها در درختان سالم بیشتر از درختان زوال‌یافته است. این ویژگی در درختان سالم ۰/۰۵ و در درختان زوال‌یافته ۰/۰۳ میلی‌متر مربع بود. اندازه بزرگ‌ترین آوند در درختان سالم و زوال‌یافته به ترتیب ۰/۰۶ و ۰/۰۵ و اندازه کوچک‌ترین آوند در این درختان به ترتیب ۰/۰۴ و ۰/۰۳ میلی‌متر مربع بود. تجزیه و تحلیل آماری نشان داد که

بین میانگین اندازه آوندهای درختان سالم و زوال‌یافته، در سطح اعتماد آماری ۹۹ درصد، اختلاف معنی‌دار وجود دارد (جدول ۱). تغییرات میانگین اندازه آوندها در درختان سالم در طی سال‌های مورد بررسی الگوی مشخصی را نشان نداد، ولی این روند در درختان زوال‌یافته به‌طور واضحی کاهش بود که از اوایل دهه ۷۰ خورشیدی این کاهش، شدت بیشتری یافت.

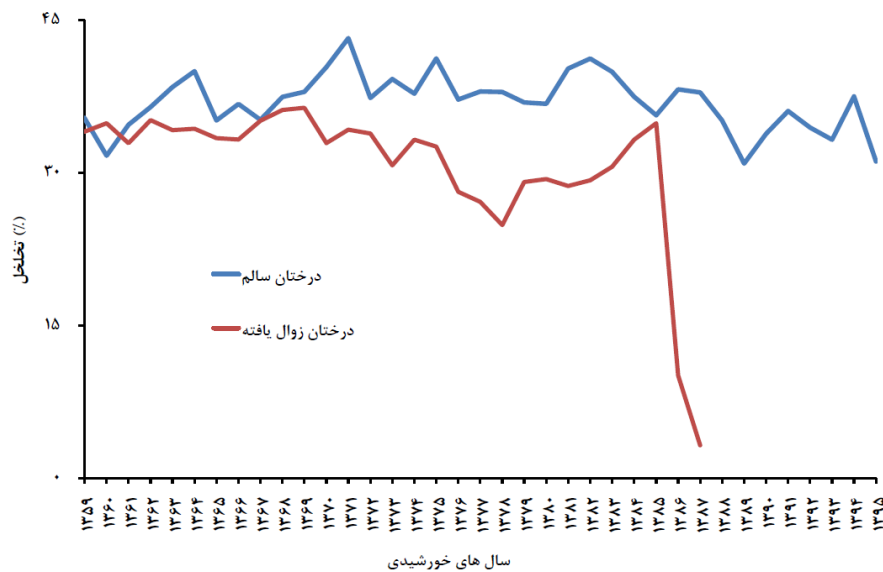


شکل ۳- سری زمانی میانگین اندازه آوندهای چوب‌آغاز در درختان سالم و زوال‌یافته

مقایسه درصد تخلخل چوب‌آغاز در درختان سالم و زوال‌یافته

در شکل ۴ دیده می‌شود که به‌طور کلی درصد تخلخل چوب‌آغاز در درختان سالم بیشتر از درختان زوال‌یافته است. میانگین درصد، حداکثر و حداقل درصد تخلخل چوب‌آغاز در درختان سالم ۳۶، ۴۱/۶ و ۲۹/۱ درصد و در درختان زوال‌یافته به ترتیب ۳۲/۳، ۳۶/۳ و ۱۹/۳ درصد است. با توجه به تجزیه و تحلیل

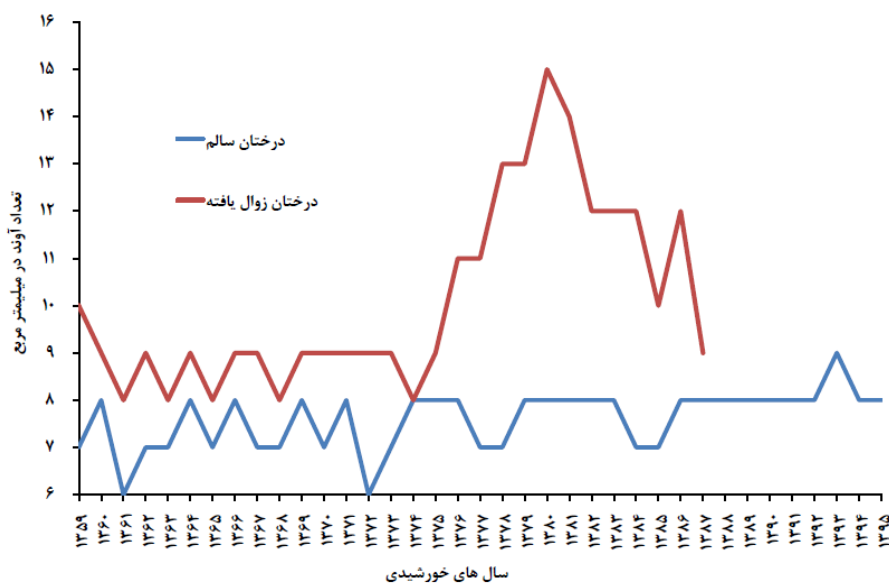
آماری، بین تخلخل چوب‌آغاز حلقه رویشی درختان سالم و زوال‌یافته، در سطح اعتماد آماری ۹۹ درصد، اختلاف معنی‌دار وجود دارد (جدول ۱). روند تغییرات این ویژگی در درختان زوال‌یافته به‌طور کلی کاهش بود که از اوایل دهه ۷۰، اختلاف این ویژگی بین درختان سالم و زوال‌یافته بیشتر شد و در اواسط دهه ۸۰ خورشیدی، درصد تخلخل چوب‌آغاز در این درختان، ناگهان افت شدیدی یافت.



شکل ۴- سری زمانی تخلخل چوب‌آغاز در درختان سالم و درختان زوال یافته

درختان سالم در طی سال‌های تحت بررسی، روند مشخصی از خود نشان نداد و دامنه تغییرات آن محدود بود، اما در درختان زوال یافته، تعداد آوند از اوایل دهه ۷۰ تا سال ۱۳۸۰ خورشیدی روند افزایشی داشت و از این سال به بعد تا زمان مرگ درختان روند کاهشی یافت.

مقایسه تعداد آوندهای چوب‌آغاز در میلی‌متر مربع در درختان سالم و زوال یافته
در همه سال‌ها، تعداد آوندهای چوب‌آغاز در میلی‌متر مربع در درختان زوال یافته بیشتر از درختان سالم بود (شکل ۵). وجود اختلاف بین درختان سالم و زوال یافته از نظر آماری نیز در سطح معنی‌داری ۹۹ درصد به اثبات رسید (جدول ۱). تغییر این ویژگی در



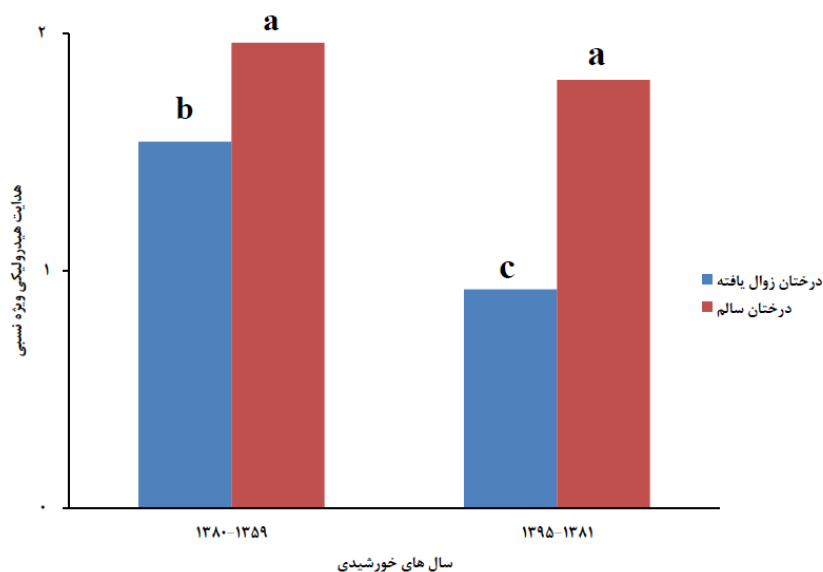
شکل ۵- تعداد آوندهای چوب‌آغاز در میلی‌متر مربع در درختان سالم و زوال یافته

دو دوره، میزان هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی درختان سالم بیشتر از درختان زوال یافته بود. این میزان در درختان سالم در این دو دوره تفاوت معنی داری از نظر آماری نداشت (جدول ۲)، ولی پس از غلبه بیماری، میزان هدایت هیدرولیکی درختان زوال یافته کاهش یافت.

تعیین زمان تقریبی غلبه بیماری و تأثیر آن بر هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی چوب‌آغاز درختان با توجه به شکل‌های ۲ تا ۵ می‌توان نتیجه گرفت که بیماری در اوایل دهه ۹۰ خورشیدی بر درختان غلبه یافت (برای توضیحات به بخش بحث مراجعه شود). میانگین هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی چوب‌آغاز درختان، پیش (۱۳۸۰-۱۳۵۹) و پس از این زمان (۱۳۹۵-۱۳۸۱) در شکل ۶ آمده است. در هر

جدول ۲- نتایج آزمون تجزیه واریانس یکطرفه بین میانگین هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی چوب‌آغاز درختان

<i>p</i>	F	درجه آزادی	مجموع مربعات	هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی
۰/۰۰۰	۱۹/۴۵	۳	۵/۱۶	خطا
		۲۰	۱/۷۶	مجموع
		۲۳	۶/۹۳	



شکل ۶- هدایت هیدرولیکی ویژه نسبی چوب‌آغاز در درختان سالم و زوال یافته. حروف انگلیسی نشان‌دهنده گروه‌بندی میانگین‌ها (دانکن) است.

تحلیل اطلاعات حاصل، تفاوت میان درختان سالم و زوال یافته در گونه *Q. brantii* بررسی شود. از میان ویژگی‌های آناتومی چوب، پهنای حلقه‌های رویشی و

بحث

در این پژوهش تلاش شد تا با اندازه‌گیری پهنای حلقه‌های سالانه و ویژگی‌های آوندهای چوب‌آغاز و با

آوندهای چوب‌آغاز کوچک‌تر استعداد بیشتری برای دچار شدن به بیماری دارند. از دیگر سو، تعداد آوندهای درختان زوال‌یافته بیشتر از درختان سالم بود. این مسئله بیش از آنکه انتخاب درختان خشکیده باشد، اجبار آنها برای جبران کوچک‌تر بودن اندازه آوندهای چوب‌آغازشان است. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که با اعمال تنش‌های محیطی، مثلاً کاهش دسترسی درخت به آب، قطر آوندهای چوب‌آغاز و در نتیجه هدایت هیدرولیکی کاهش می‌یابد (Levanic et al., 2011)، ولی درخت با افزایش تعداد آوندها، برای جبران آن تلاش می‌کند (Nabeshima, 2015). با این حال، اندازه آوند تأثیر به‌مراتب مهم‌تری از تعداد آنها در توان هدایت هیدرولیک بافت چوبی دارد (Oladi et al., 2014) و از این‌رو، هدایت هیدرولیک درخت کاهش می‌یابد.

با بررسی سری زمانی تعداد آوندهای چوب‌آغاز در واحد سطح در درختان زوال‌یافته و مقایسه آن با درختان سالم، اطلاعات مفیدی درباره طبیعت این دو نوع درختان و روند ظهور و غلبه بیماری می‌توان استخراج کرد. به‌طور کلی، پیش از دهه ۷۰ خورشیدی، درختان خشکیده آوندهای کوچک‌تر با تعداد بیشتری داشتند. از اوایل دهه ۷۰، کوچک‌تر شدن اندازه و افزایش تعداد آوندها در درختان خشکیده روندی صعودی به خود گرفت. این زمان را می‌توان آغاز ظهور نشانه‌های خشکیدگی در بافت چوبی یا «دوران کمون بیماری» نامید. در این دهه، درختان خشکیده، فعالانه سعی داشتند کوچک‌تر شدن پیاپی آوندهای خود را با افزایش تعداد آنها جبران کنند تا آب و مواد معدنی لازم برای زنده ماندن درخت تأمین شود. این راهبرد برای ادامه حیات در شرایط بحرانی در مورد همه گونه‌های درختی صدق می‌کند (Oladi et al., 2014)، اما از اوایل دهه ۸۰، درختان بیمار - به‌علت ضعیف شدن بیش از حد - دیگر توان تولید آوند بیشتر را نداشتند و در عین کوچک‌تر شدن متمادی آوندها، به‌تدریج از تعداد آوندهایشان نیز کاسته شد. این دوران را می‌توان

اندازه آوندهای چوب‌آغاز دو شاخص اصلی نشان‌دهنده توان رویشی، شادابی و سلامت درختان بخش روزنه‌ای به‌شمار می‌آیند و دیگر ویژگی‌ها (تعداد آوند، تخلخل حلقه، بیومتری الیاف و...) به‌نوعی متأثر از این دو ویژگی‌اند (Tulik, 2014)؛ گرچه در این زمینه نظرهای متناقضی نیز وجود دارد (Colangelo et al., 2017). درختان با تغییر مقدار این ویژگی‌ها سعی در افزایش یا بهینه‌سازی توان انتقال سیال (هدایت هیدرولیکی) خود دارند. برای مثال، زمانی که به دلایلی درخت نتواند آوندهای درشت تولید کند، کوچک‌تر شدن اندازه آوندها را با افزایش تعدادشان جبران می‌کند (Oladi et al., 2016). هر دو ویژگی مهم پهنای حلقه‌های رویشی و اندازه آوندها در درختان زوال‌یافته کمتر از درختان سالم بود. در پژوهش مشابهی، بررسی رویش شعاعی بلوط‌های زوال‌یافته لهستان نشان داد که میانگین پهنای حلقه‌های رویش در درختان سالم بیشتر از درختان مرده است (Tulik, 2014). از آنجا که نازک‌تر بودن حلقه‌های رویشی درختان خشکیده، از سال‌ها پیش از ظهور بیماری وجود داشته، می‌توان نتیجه گرفت که درختان بلوطی که رویش عرضی کمتری دارند، بیشتر در خطر ابتلا به بیماری‌اند. البته پس از بیمار شدن، کاهش رشد قطری با شدت بیشتری ادامه یافت و یکی از پاسخ‌های درختان به بیماری، کاهش رشد شعاعی بود.

در مورد میانگین اندازه آوندهای چوب‌آغاز نیز گزاره‌های یادشده صدق می‌کند. آوندهای چوب‌آغاز، عناصر اصلی هدایت آب در گونه‌های بخش روزنه‌ای‌اند (Carlquist, 2001) و نقل و انتقال آب به برگ‌ها در این گونه‌ها به آوندهای چوب‌آغاز کارآمد و بزرگ بستگی دارد (Tyree & Zimmerman, 2002). کاهش قطر آوندهای بلوط سبب کاهش هدایت هیدرولیکی تنه درخت و اختلال در نقل و انتقال آب می‌شود و در نتیجه سلامت درخت را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Tulik, 2014). از این‌رو، درختان بلوط با

ژنتیکی درختان باشد. پیش از این نیز پیشنهاد شده بود که ویژگی‌های فردی درختان می‌تواند بر شدت و همه‌گیری بیماری زغالی در درختان بلندمازو مؤثر باشد (Hosseinzadeh & Pourhashemi, 2015; Karami et al., 2016). با این حال، اثبات این نظریه به پژوهش‌های مستقلی نیاز دارد. از طرف دیگر با توجه به تعداد کم درختان نمونه‌برداری شده و بررسی تنها یک منطقه از جنگل‌های بلوط زاگرس، ممکن است نتایج این پژوهش به همه درختان بلوط زاگرس تعمیم‌پذیر نباشد. بنابراین برای بررسی این فرضیه، پیشنهاد می‌شود که پژوهش‌های مشابهی با تعداد درختان بیشتر در دیگر مناطق جنگل‌های زاگرس انجام گیرد.

«دوران ظهور بیماری» نامید. مجموع این عوامل که خود را در کاهش ناگهانی تخلخل حلقه‌های رویشی در سال‌های پایانی عمر درختان نشان داده‌اند، در نهایت سبب مرگ درختان بلوط شده است. با تطبیق سری‌های زمانی پهنای حلقه‌های رویشی مشخص شد که سال مرگ بیشتر درختان خشکیده در منطقه تحقیق، سال ۱۳۸۷ بوده است. در مجموع می‌توان نتیجه گرفت که درختان مستعد بیماری، حلقه‌های نازک‌تر، آوندهای چوب‌آغاز کوچک‌تر و در نتیجه توان هدایت هیدرولیک کمتری نسبت به درختان سالم دارند. با توجه به اینکه درختان مورد بررسی کمابیش سن مشابهی داشته و در ریزاقلیم یکسانی رشد یافته‌اند، تفاوت در ویژگی‌های کمی بافت چوبی پیش از بیماری ممکن است ناشی از تفاوت در سرشت

References

- Alexander, J., & Lee, C.A. (2010). Lessons learned from a decade of sudden oak death in California: evaluating local management. *Journal of Environmental Management*, 46(3), 315–328.
- Arbellay, E., Fonti, P., & Stoffel, M. (2012). Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury. *Journal of Experimental Botany*, 63(8), 3271–3277.
- Carlquist, S. (2001). *Comparative Wood Anatomy*. Springer, Heidelberg.
- Colangelo, M., Camarero, J.J., Borghetti, M., Gazol, A., Gentilesca, T., & Ripullone, F. (2017). Size matters a lot: drought-affected Italian oaks are smaller and show lower growth prior to tree death. *Frontiers in Plant Science*, 8(135): 1-14.
- Eckstein, D., & Bauch, J. (1969). Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 88 (1), 230–250.
- Fonti, P., Treydte, K., Osenstetter, S., Frank, D., & Esper J. (2009). Frequency-dependent signals in multi-centennial oak vessel data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 275, 92–99.
- Fritts, H.C. (2001). *Tree Rings and Climate*. Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.
- Hajji, M., Dreyer, E., & Marçais, B. (2009). Impact of *Erysiphe alphitoides* on transpiration and photosynthesis in *Quercus robur* leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 125(1), 63–72.
- Hosseinzadeh, J., & Pourhashemi, M. (2015). An investigation on the relationship between crown indices and the severity of oak forests decline in Ilam. *Iranian Journal of Forest*, 7(1), 57-66 (In Persian).
- Kabrick, J. M., Dey, D. C., Randy, G. J., & Wallendorf., M. (2008). The role of environmental factors in oak decline and mortality in the Ozark Highlands. *Forest Ecology and Management*, 255(5), 1409–1417.

- Karami, J., Kavosi, M.R. & Babanezhad, M. (2016). Assessment of relationship between host characteristics with the severity and occurrence of charcoal disease in oak forests of Golestan. *Iranian Journal of Forest*, 8 (2), 195-207 (In Persian).
- Levanic, T., Cater, M., & McDowell, NG. (2011). Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree Physiology*, 31(3), 298–308.
- Marvi Mohajer, M.R. (2013). *Silviculture*. Tehran University Press, Tehran.
- Mir Abolfathi, M. (2013). Outbreak of charcoal disease on *Quercus* Spp. and *Zelkova Carpinifolia* trees in forests of Zagros and Alborz mountains in Iran. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 49(2), 257-263 (In Persian).
- Mirtchev, S., Zafirov, N., & Rasheed, R. (2012). Dendrochronology as a tool for the investigation of forest decline. *Forestry Ideas*, 18(44), 117–124.
- Nabeshima, E., Kubo, T., Yasue, K., Hiura, T., & Funada, R. (2015). Changes in radial growth of earlywood in *Quercus crispula* between 1970 and 2004 reflect climate change. *Trees*, 29(4), 1273–1281.
- Nobel, PS. (2009). *Physicochemical and environmental plant physiology*. 4th edn: Academic Press. London.
- Oladi, R., Bräuning, A., & Pourtahmasi, K. (2014). “Plastic” and “static” behavior of vessel-anatomical features in Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in view of xylem hydraulic conductivity. *Trees*, 28(2), 493-502.
- Oladi, R., Nasiriani, S., Danekar, A., & Pourtahmasi, K. (2016). Inter-relations between tree-ring width and vessel features in black alder (*Alnus glutinosa*). *Iranian Journal of Wood and Paper Science*, 30(2), 278-288.
- Rostami, A., & Heidari, H. (2009). Typology of forest stands and evaluation of their overall status in natural forests of Daalaab region, Ilam province. *Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources*, 15(6), 274-277.
- Thomas, F.M., Blank, R., & Hartmann, G. (2002). Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology*, 32, 277-307.
- Tulik, M. (2014). The anatomical traits of trunk wood and their relevance to oak (*Quercus robur* L.) vitality. *European Journal of Forest Research*, 133(5), 845–855.
- Tyree, MT., & Sperry, JS. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 19–38.



The Mutual Relationship between Earlywood Vessel Features of Persian oak (*Quercus brantii* Lindl.) and Tree Mortality

F. Najafi Harsini¹, R. Oladi^{2*}, and K. Pourtahmasi³

¹ Ph.D. student of Wood Biology and Anatomy, Dept. of Wood Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, I. R. Iran

² Associate Prof., Dept. of Wood Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, I. R. Iran

³ Prof., Dept. of Wood Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, I. R. Iran

(Received: 6 November 2017, Accepted: 21 January 2018)

Abstract

The oak mortality in the west of Iran has been studied in various aspects. However, the physiological mechanisms underlying susceptibility or resistance of tree to mortality are poorly understood. To find out whether the features of xylem, such as tree ring-width, size, and the number of vessels affect the susceptibility to disease, these features were compared between healthy and dead trees in Dalab forest of Ilam province. By cross-dating the time series of the ring widths, it was determined that the most of the dried trees dies in 2008. However, data analysis showed that the symptoms of the disease appear in xylem, several years before the dying. Since the early 1990s, the trend of annual variation in the vascular features of dead trees were different compared with the healthy ones, and at the same time, the ring width of these trees has decreased. Successive shrinking of earlywood vessels and narrowing ring width reduces the tree's hydraulic conductivity. However, during this decade, dead trees actively tried to cope with reduction by increasing the number of their vessels (the incubation period of disease). Nonetheless, from the early 2000s till the death of sick trees, trees were not able to produce more vessels (the emergence period of disease). Overall, it can be concluded that oaks with smaller vessels are more susceptible to drying, and after infection, the decrease in diameter growth and successive shrinking of earlywood vessels aggravate the tree's condition leading to its death.

Key words: Forest dieback, Hydraulic conductivity, Ring width, Vessels size.

