

تأثیر کوبیدگی خاک مسیرهای چوبکشی بر متغیر ریخت‌شناسی و تخصیص زی توده خشک نهال بلندمازو (*Quercus castaneifolia* C.A.M.) در شرایط گلخانه‌ای

مقداد جورغلامی^{۱*}، شکوه سلطانیپور^۲، باریس مجنونیان^۳ و قوام‌الدین زاهدی امیری^۳

^۱دانشیار گروه جنگلداری و اقتصاد جنگل، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران
^۲دانشجوی کارشناسی‌ارشد مهندسی جنگل، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران
^۳استاد گروه جنگلداری و اقتصاد جنگل، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۱۰/۱۵؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۶/۸)

چکیده

کوبیدگی شدید خاک تأثیرات مهمی بر کارکردهای اکوسیستمی خاک دارد. مقاومت زیاد خاک به نفوذ، ریشه‌دوانی و نفوذ ریشه‌ها را کاهش می‌دهد و سبب کاهش جذب آب و مواد غذایی می‌شود. در این تحقیق، این فرضیه که افزایش مقاومت به نفوذ سبب تأثیر منفی بر متغیرهای ریخت‌شناسی نهال، تخصیص زی توده و معماری نهال اثرگذاری بر الگوهای اندام هوایی و زیرزمینی می‌شود، آزمون شد. تأثیر فشردگی خاک در خاک دارای بافت لوم تا رسی - لومی با شرایط بهینه از نظر آب در یک مقیاس پیوسته مقاومت به نفوذ (۱/۰-۰/۱ مگاپاسکال) بر تخصیص زی توده و معماری نهال‌های گونه بلندمازو بررسی شد. با افزایش مقاومت به نفوذ، مقادیر مربوط به اندام‌های زیرزمینی شامل زی توده تر و خشک (ریشه اصلی و جانبی) به طور معنی‌داری کاهش یافتند. نتایج نشان داد که افزایش تراکم خاک سبب الگوهای متفاوت تخصیص رشد در اندام هوایی و زیرزمینی (نرخ زی توده ساقه، نرخ زی توده برگ، نرخ زی توده ریشه، نسبت زی توده ریشه به اندام هوایی، طول ساقه خاص، طول ریشه خاص و نسبت زی توده خشک ریشه جانبی به اصلی) و تغییرات معماری در نهال نشده است. می‌توان نتیجه‌گیری کرد که در خاک‌های با بافت لوم به بافت خاک رس - لومی با شرایط بهینه آب و خاک و مقاومت به نفوذ تا ۱/۰ مگاپاسکال، افزایش فشردگی خاک سبب تغییرات معنی‌دار در الگوهای تخصیص رشد در اندام هوایی و زیرزمینی نهال بلندمازو نمی‌شود و به این ترتیب سبب می‌شود که متغیر معماری کمتر از اندازه / رشد، به افزایش تراکم خاک حساس باشد که از این رو پیش‌بینی‌کننده قابل اعتمادی برای اندازه / رشد نیست.

واژه‌های کلیدی: بلندمازو، تخصیص زی توده، ریخت‌شناسی نهال، معماری نهال، مقاومت به نفوذ.

مقدمه و هدف

استفاده از اسکیدرهای چرخ‌لاستیکی در اکوسیستم‌های جنگلی مشکلات زیست‌محیطی زیادی را سبب می‌شود، ولی عملیاتی معمول برای خروج چوب از عرصه قطع است. آثار عملیات چوبکشی بر خاک‌های جنگلی را می‌توان به سه گروه اصلی تقسیم کرد: به هم خوردگی خاک، کوبیدگی خاک و گل شدن و ایجاد رد چرخ ماشین (Bassett *et al.*, 2005; Blouin *et al.*, 2008). کوبیدگی خاک به تغییراتی در ساختمان و هیدرولوژی خاک منجر می‌شود؛ این تغییرات مواردی مانند افزایش وزن مخصوص، از بین رفتن توده‌های خاک، کاهش خلل و فرج خاک، از دست دادن پیوستگی منافذ، افزایش مقاومت برشی، کاهش ظرفیت نفوذ و افزایش رواناب و فرسایش خاک را شامل می‌شود (Kozłowski, 1999; Gómez *et al.*, 2002). کوبیدگی، حجم فضاهای خالی یا منافذ خاک، به‌ویژه حجم منافذ بین ذرات را که از مولفه‌های مؤثر بر انتشار گازها در درون خاک هستند، کاهش می‌دهد (Kozłowski, 1999). با افزایش وزن مخصوص ظاهری خاک (و به دنبال آن کاهش فضاهای خالی)، ضریب نفوذ بارندگی و آب‌های سطحی کاهش می‌یابد (Gómez *et al.*, 2002; Bassett *et al.*, 2005; Blouin *et al.*, 2008).

در اثر کوبیدگی شدید خاک، دسترسی آب، عناصر غذایی، هورمون‌های رشد و کربوهیدرات‌ها به بافت‌های مریستمی کاهش می‌یابد که مقدمه‌ای بر کاهش رشد گیاهان است. کسری آب، رویش گیاهان در خاک‌های کوبیده‌شده را کاهش می‌دهد. کوبیدگی خاک، سبب کاهش جذب عناصر غذایی مهم به‌ویژه نیتروژن، پتاسم و فسفر توسط ریشه کاهش می‌شود. کاهش جذب عناصر همراه با از دست رفتن مواد غذایی از خاک سبب می‌شود که دسترسی ریشه‌ها به مواد غذایی و ظرفیت ریشه برای جذب عناصر غذایی کاهش یابد (Kozłowski, 1999). جذب محدود عناصر غذایی از خاک‌های کوبیده‌شده، تجمع عناصر

غذایی را در بسیاری از درختان جنگلی کاهش می‌دهد (Alameda and Villar, 2012).

کوبیدگی خاک شرایط خاک را به سمت کمبود اکسیژن تغییر می‌دهد که با کاهش فعالیت‌های میکروبی هوازی و افزایش ازت غیر قابل جذب مرتبط است. وقتی که خاک کوبیده می‌شود، کاهش فضاهای بزرگ، فعالیت‌های غیرهوازی را افزایش می‌دهد (Torbert and Wood, 1992). تشدید کوبیدگی خاک، سبب افزایش از دست دادن نیتروژن به شکل گاز می‌شود. وقتی که اجزای خاک در هنگام کوبیدگی خاک به هم نزدیک‌تر می‌شوند، نسبت انتشار عناصر غذایی سریع‌تر می‌شود که این حالت ممکن است جذب مواد غذایی را در واحد طول ریشه افزایش دهد، ولی جذب مواد غذایی در هر گیاه کاهش می‌یابد، زیرا با تشدید مقاومت خاک، رشد ریشه‌ها برای نفوذ در خاک متوقف می‌شود. وقتی که ریشه‌ها نتوانند در بخش عمده‌ای از خاک گسترش یابند، عناصر غذایی نیز دور از دسترس می‌شوند (Wolkowski, 1990).

کوبیدگی خاک به‌طور معمول نسبت فتوسنتز را در گیاهان کاهش می‌دهد (Conlin and Van den Driessche, 1996). نسبت فتوسنتز در هنگامی که روزنه‌ها به‌علت کمبود آب برگ، بسته می‌شوند، کاهش می‌یابد (Alameda and Villar, 2009; Day *et al.*, 2010). کوبیدگی خاک به‌صورت ترکیب با تغییرات فیزیکی خاک و عدم کارکردهای فیزیولوژیکی گیاه، بر رویش گیاهان اثر می‌گذارد (Wronski and Murphy, 1994). در خاک‌های خشک، افزایش مقاومت مکانیکی و کاهش پتانسیل آب خاک (و فشار ریشه) بیشتر مشاهده می‌شود. در خاک‌های مرطوب، کمبود اکسیژن و تجمع فیتوکسین‌ها، اهمیت بیشتری دارد. خاکی با ساختمان مناسب برای موجودات خاک‌زی (Jordan *et al.*, 1999)، ریشه درختان (Greacen and Sands, 1980) و گیاهان (Buckley *et al.*, 2003) بسیار حائز اهمیت است. فشرده‌گی خاک تأثیر زیادی بر ویژگی‌های ساختاری

به دست آمده کمتر از مقدار آستانه باشد، هوادهی خاک را تحت تأثیر قرار می‌دهد و به علت کاهش غلظت اکسیژن در خاک، بر رشد ریشه تأثیر منفی می‌گذارد، و هنگامی که شدت تردد ماشین‌آلات به حد بحرانی برسد، ممکن است به مرگ نهال‌ها (Cheatle, 1991; Simcock *et al.*, 2006) و کاهش رشد درخت منجر شود (Maynard and Senyk, 2004; Bulmer and Simpson, 2005; Gebauer and Martinkova, 2005). شایان ذکر است که اثر تراکم خاک بر رشد گونه‌ها نیز متفاوت است (Arvidsson and Jokela, 1995; Mósena and Dillenburg, 2004; Eckelmann *et al.*, 2006). Bulmer and Simpson (2005) آثار مضر کوبیدگی خاک بر رشد *Pinus contorta* در خاک‌های با بافت شنی، لوم و رسی را مشاهده کردند. Rhoades *et al.* (2003) نشان دادند که مرگومیر نهال‌های *Castanea dentata* در خاک مرطوب فشرده به دلیل بروز پوسیدگی ریشه بیشتر بوده است. با این حال، تأثیر تراکم خاک بر رشد و بقای گیاهان متغیر است و به نوع خاک، رژیم آب و گونه بستگی دارد (Jones, 1983; Gomez *et al.*, 2002; Heninger *et al.*, 2002; Dexter, 2004).

نتایج تحقیقات Alameda and Villar (2009) در مورد اثر کوبیدگی بر رشد ۱۷ گونه همیشه سبز و خزان‌کننده اکوسیستم‌های مدیترانه‌ای در شرایط گلخانه‌ای، نشان داد که با افزایش کوبیدگی خاک، ۵۳ درصد از گونه‌ها زی‌توده کل بیشتری تولید کردند که به دلیل تماس بیشتر بین ریشه - خاک است. در اثر کوبیدگی خاک، نه خصوصیت تعریف‌شده رشد در نهال‌های کاج کنتراتا (*Pinus contorta*) و پیسه‌آ گلوکا (*Picea glauca*) کاهش یافتند. این خصوصیات شامل عمق ریشه، حداکثر عمق ریشه در هسته خاک، کل زی‌توده گیاه، زی‌توده شاخه‌ها، زی‌توده ریشه، قطر ساقه، ارتفاع شاخه‌ها، زنده‌مانی نهال و نسبت زی‌توده ریشه به اندام هوایی (Corns, 1988) است.

خاک، هوادهی خاک و تعادل آب دارد و ممکن است اثر چشمگیری بر توسعه ریشه و موجودات زنده بگذارد و ممکن است به کاهش عملکرد و تنوع زیستی اکوسیستم بینجامد (Jordan *et al.*, 2003; Siegel-Issem *et al.*, 2005; Pérez-Ramos *et al.*, 2010). از آنجا که جانوران (فون خاک و میکروارگانیسم‌ها) عامل مهمی در فرایندهای اکوسیستم از جمله تجزیه و انتشار مواد مغذی هستند، فشردگی خاک ممکن است به صورت مستقیم و غیرمستقیم بر آنها تأثیر بگذارد و حاصلخیزی و بهره‌وری رویشگاه را تغییر دهد (Gobat *et al.*, 1998; Jordan *et al.*, 2003).

ریشه گیاه برای غلبه بر مقاومت خاک، باید قادر به نفوذ در خاک باشد. افزون بر این، ریشه‌های گیاهان به منافذ نیاز دارند زیرا در خاک‌هایی با حجم فشردگی زیاد، به دلیل کاهش تخلخل و محدود شدن اکسیژن، توانایی نفوذ به خاک کم شده و رشد ریشه مختل می‌شود (Greacen and Sands, 1980; Heilman, 1981). Arshad *et al.* (1996) اظهار داشتند که وقتی مقدار وزن مخصوص ظاهری در خاک‌های با بافت رسی، لای و لومی و شنی به ترتیب بیشتر از ۱/۴۷، ۱/۷۵ و ۱/۸ گرم بر سانتی‌متر مکعب باشد، محدودکننده رشد ریشه است. Whalley *et al.* (1995) به این نتیجه رسیدند که رشد ریشه گیاهان چوبی در مقاومت به نفوذ ۲ مگاپاسکال کاهش می‌یابد و هنگامی که مقدار آن به ۳ مگاپاسکال می‌رسد، رشد متوقف می‌شود. رشد ریشه نهال گیاهان چوبی، هنگامی که غلظت گاز اکسیژن کمتر از محدوده ۶ تا ۱۰ درصد باشد، کاهش می‌یابد؛ بنابراین تخلخل خاک به منظور حفظ انتشار هوای خوب، فعالیت‌های میکروبی و گسترش ریشه، باید دست کم ۱۰ درصد باشد (Koorevaar *et al.*, 1983; De Bruycker, 1984). آستانه وزن مخصوص ظاهری، مقاومت به نفوذ و تخلخل، اثری غیرمستقیم بر فرایندهای زیست‌محیطی وارد می‌کند که با فشردگی خاک همراه است. برای مثال اگر وزن مخصوص

طبیعی انتقال داده‌شده از جنگل با بافت لومی تا لومی رسی و رژیم رطوبتی ثابت رشد داده شدند، تا از تأثیرات بافت متفاوت خاک یا رطوبت متفاوت خاک بر کوبیدگی خاک، اجتناب شود (Souch *et al.*, 2004). آزمایش‌ها در گلخانه با کنترل دما در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی کرج انجام گرفت و آب مورد نیاز نهال‌ها به صورت روزانه و یکنواخت با استفاده از سیستم آبیاری بارانی تأمین شد. گلدان‌ها از جنس پلاستیک با ارتفاع ۵۰ سانتی‌متر و قطر ۱۵ سانتی‌متر انتخاب شدند تا از محدودیت فضا برای کاهش رشد ریشه جلوگیری شود (Alameda and Villar, 2012). در این تحقیق چهار تیمار کوبیدگی خاک اعمال شد تا یک طیف پیوسته از کوبیدگی (Alameda and Villar, 2009; Bejarano *et al.*, 2010) با استفاده از افزایش وزن مخصوص ظاهری ایجاد شود. یکی از تیمارها شاهد بود که فاقد کوبیدگی است، بدین ترتیب سطح اول کوبیدگی (بدون کوبیدگی) با پر کردن گلدان با خاک کوبیده‌نشده و به صورت دستی اعمال شد (Bejarano *et al.*, 2010). سطح‌های دوم تا چهارم کوبیدگی به ترتیب با ۳، ۵ و ۷ ضربه چکش اعمال شد. کل گلدان‌ها ۱۲۰ عدد بود که در چهار سطح کوبیدگی خاک با سه تکرار مطالعه شد.

در این پژوهش گونه بلوط بلندمازو (*Quercus castaneifolia* C.A.M.) که یکی از گونه‌های مهم جنگلی شمال ایران است، انتخاب شد. در ۲۵ آذر ۱۳۹۱ بذرهای کاشته شدند دو هفته پس از آن یعنی در ۹ دی، اولین بذرهای شروع به جوانه‌زدن کردند. در ۲۹ بهمن، نهال‌ها به گلدان‌های بزرگ‌تر انتقال داده شدند و تیمارهای کوبیدگی بر روی آنها اجرا شد. شرایط گلخانه از نظر نور، آبیاری، رطوبت و دما برای همه نهال‌ها یکسان بود. برای کاشت مرحله دوم از نهال‌های تقریباً یکسان و هم‌اندازه استفاده شد تا از بروز خطا جلوگیری شود. در تیمار اول به هر لایه خاک سه ضربه، تیمار دوم به هر لایه خاک پنج و در

در بیشتر گیاهان، رابطه معکوس^۱ غیرخطی بین درجه افزایش طولی ریشه و استحکام خاک وجود دارد (Misra and Gibbons, 1996; Basset *et al.*, 2005; Bejarano *et al.*, 2010).

بسیاری از مطالعات انجام‌شده در مورد اثر تراکم خاک بر گیاهان، اغلب بر روی گونه‌های زراعی انجام گرفته و تحقیقات کمی در مورد گونه‌های چوبی اجرا شده است. بنابراین، در مطالعه حاضر، اثر تراکم خاک بر رشد مطلق و نرخ رشد نسبی نهال گونه بلندمازو تجزیه و تحلیل می‌شود. تاکنون در ایران، هیچ مطالعه‌ای در مورد اثر فشردگی خاک بر متغیر ریخت‌شناسی نهال^۲، معماری نهال^۳ و تخصیص زی‌توده نهال گونه‌های درختی و اجزای تشکیل‌دهنده آن صورت نگرفته است. در مطالعه حاضر، اثر تراکم خاک بر متغیر ریخت‌شناسی و تخصیص زی‌توده نهال گونه بلندمازو تجزیه و تحلیل شد. در این مطالعه تطبیقی، نهال‌های گونه بلندمازو برای آزمایش تأثیر نوع گونه در پاسخ به تراکم خاک، رشد داده شدند.

مواد و روش‌ها

خاک طبیعی استفاده در این آزمایش از عمق ۳۰-۰ سانتی‌متری بخش نمخانه جنگل آموزشی-پژوهشی خیرود واقع در نوشهر به گلخانه منتقل شده تا حتی‌الامکان سعی شود خصوصیات خاک مورد بررسی با خصوصیات خاک منطقه یکسان باشد. با توجه به اینکه عمده پراکنش ریشه درختان در عمق ۰ تا ۳۰ سانتی‌متری خاک است و همچنین خاک‌های کوبیده‌شده اغلب دچار بهم‌خوردگی شدید در لایه ۰ تا ۳۰ سانتی‌متری می‌شوند، این عمق انتخاب شد. نهال‌های حاصل از کاشت بذور در گلخانه در خاک

^۱ Inverse

^۲ منظور از واژه معماری نهال (seedling architecture)، متغیرهای نسبت در نهال است که عبارتند از طول ساقه خاص و طول ریشه خاص، نرخ زی‌توده برگ، نرخ زی‌توده ریشه، نرخ زی‌توده ساقه و تخصیص زی‌توده.

از آن اطمینان حاصل شد. به منظور بررسی اثر کوبیدگی خاک بر متغیرهای رشد نهال از تجزیه واریانس یکطرفه و به منظور بررسی همگنی واریانس‌ها از آزمون لیون^۱ استفاده شد. در صورت همگنی واریانس‌ها و معنی‌دار بودن اثر هر عامل در تجزیه واریانس یکطرفه، از آزمون مقایسه‌ای چندگانه دانکن^۲ برای گروه‌بندی استفاده می‌شود. تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SPSS نسخه ۱۷ و رسم نمودارها با نرم‌افزار Excel انجام گرفت.

نتایج

کوبیدگی خاک

جدول ۱ میانگین و انحراف از معیار دو شاخص میانگین مقاومت به نفوذ و میانگین وزن مخصوص ظاهری خشک خاک در تیمارهای بررسی شده را نشان می‌دهد.

کوبیدگی خاک

جدول ۲ نتایج تجزیه واریانس یکطرفه اثر افزایش مقاومت به نفوذ بر متغیرهای رشد نهال‌های گونه بلندمازو را نشان می‌دهد. براساس جدول تجزیه واریانس، اثر افزایش مقاومت به نفوذ خاک همه متغیرهای رشد (به جز سه متغیر نسبت طول ساقه به زی‌توده خشک ساقه، نرخ زی‌توده ریشه و نسبت ریشه‌های جانبی به مجموع زی‌توده خشک ریشه) از نظر آماری معنی‌دار است. همه موارد پاسخ‌های ریخت‌شناسی نهال بلندمازو از نظر آماری به صورت قابل توجهی با افزایش شدت تراکم (جدول ۳، $P \leq 0.01$) کاهش یافت. جدول ۳ متغیرهای رشد اندازه‌گیری شده در نهال‌ها در تیمارهای مختلف مقاومت به نفوذ خاک را در گونه بلندمازو نشان می‌دهد.

تیمار سوم به هر لایه خاک هفت ضربه وارد شد. در پایان دوره رشد، نهال‌ها برداشت شدند و برای هر بوته، سه اندازه‌گیری مقاومت به نفوذ خاک در هر ۰/۵ سانتی‌متر با استفاده از نفوذسنج دستی اندازه‌گیری و برای هر گلدان، میانگین این سه قرائت، محاسبه شد. برداشت از هر بوته، با خارج کردن دقیق گیاه از گلدان و شستن ریشه در یک ظرف آب انجام گرفت. ریشه‌ها به آرامی خشک شده و حداکثر طول ریشه و زی‌توده تر بوته، اندازه‌گیری شد سپس برگ، ساقه و ریشه، وزن شدند. برگ‌های تازه در کیسه‌های پلاستیکی با کاغذ مرطوب ذخیره و در یک جعبه خنک قرار داده شدند و پس از این اندازه‌گیری‌ها، برگ‌ها، ساقه‌ها و ریشه‌ها در ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت حداقل دو روز خشک شدند و زی‌توده خشک به دست آمد (Alameda and Villar, 2009; Bejarano et al., 2010). نرخ رشد نسبی براساس زی‌توده با استفاده از روش کلاسیک از رابطه ۱ محاسبه شد (Alameda and Villar, 2012):

$$\text{رابطه ۱} \quad (M_2 - M_1) / (T_2 - T_1)$$

که در آن، M_1 و M_2 به ترتیب زی‌توده خشک نهال در انتها و ابتدای دوره و $T_2 - T_1$ همان دوره رشد است. زی‌توده خشک نهایی برای هر بوته در برداشت بعد از دوره رشد و زی‌توده تر اولیه برای هر بوته، از توزین هر نهال در زمان کاشت به دست آمد. محتوای زی‌توده خشک (زی‌توده خشک / زی‌توده تر) از گیاهان (۱۰ تا ۱۵ نهال هر گونه) در ابتدای تیمار کوبیدگی خاک و همچنین متغیرهای مربوط به ریخت‌شناسی و رشد بعد از پایان دوره رویش اندازه‌گیری و محاسبه شدند (Alameda and Villar, 2009; Bejarano et al., 2010).

این مطالعه در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار درجه کوبیدگی خاک در پنج تکرار انجام گرفت. به منظور تجزیه و تحلیل داده‌ها، ابتدا با آزمون کولموگروف-اسمیرنوف نرمال بودن داده‌ها بررسی و

¹ Levene's test of equality of error variances

² Duncan's test

جدول ۱- میانگین (\pm انحراف از معیار) شاخص‌های کوبیدگی خاک در تیمارهای بررسی شده

تیمار	میانگین مقاومت به نفوذ (Mpa)	میانگین وزن مخصوص ظاهری (g.cm^{-3})
شاهد	0.27 ± 0.03	1.16 ± 0.14
۱	0.41 ± 0.04	1.29 ± 0.09
۲	0.59 ± 0.03	1.42 ± 0.11
۳	0.84 ± 0.06	1.51 ± 0.08

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس یکطرفه اثر افزایش مقاومت به نفوذ بر متغیرهای رشد نهال‌های گونه بلندمازو

منبع تغییرات	متغیر وابسته (متغیر رشد)	مجموع مربعات	درجه آزادی	میانگین مربعات	F	Sig.
مقاومت به نفوذ (مگاپاسکال)	نسبت طول ساقه به زی توده خشک ساقه	۰/۶۳	۳	۰/۲۱	۲/۷۱	۰/۰۸ ^{ns}
	نسبت طول ریشه به زی توده خشک ریشه	۰/۲۴	۳	۰/۰۸	۳/۵۷	۰/۰۴*
	نرخ زی توده خشک ریشه (RMR)	۰/۰۱	۳	۰	۲/۰۲	۰/۱۵ ^{ns}
	نرخ زی توده خشک ساقه (SMR)	۰/۰۲	۳	۰/۰۱	۵/۱۸	۰/۰۱*
	نرخ زی توده خشک برگ (LMR)	۰/۰۳	۳	۰/۰۱	۱۰/۵۸	۰*
	زی توده خشک ریشه	۱۸۲۶/۸	۳	۶۰۸/۹۳	۱۰۰/۱	۰*
	نسبت زی توده خشک ریشه به اندام هوایی	۰/۲۲	۳	۰/۰۷	۴/۴۲	۰/۰۲*
	نسبت ریشه‌های جانبی به مجموع زی توده خشک ریشه	۰/۰۸	۳	۰/۰۳	۱/۳۲	۰/۳ ^{ns}
	نسبت طول ریشه جانبی به اصلی	۱/۵۱	۳	۰/۵	۱۱/۲	۰*

^{ns} معنی‌دار نبودن در سطح ۹۵ درصد، * معنی‌دار در سطح ۹۵ درصد

جدول ۳- متغیرهای رشد اندازه گیری شده در نهال‌ها در تیمارهای مختلف کوبیدگی خاک در گونه بلندمازو*

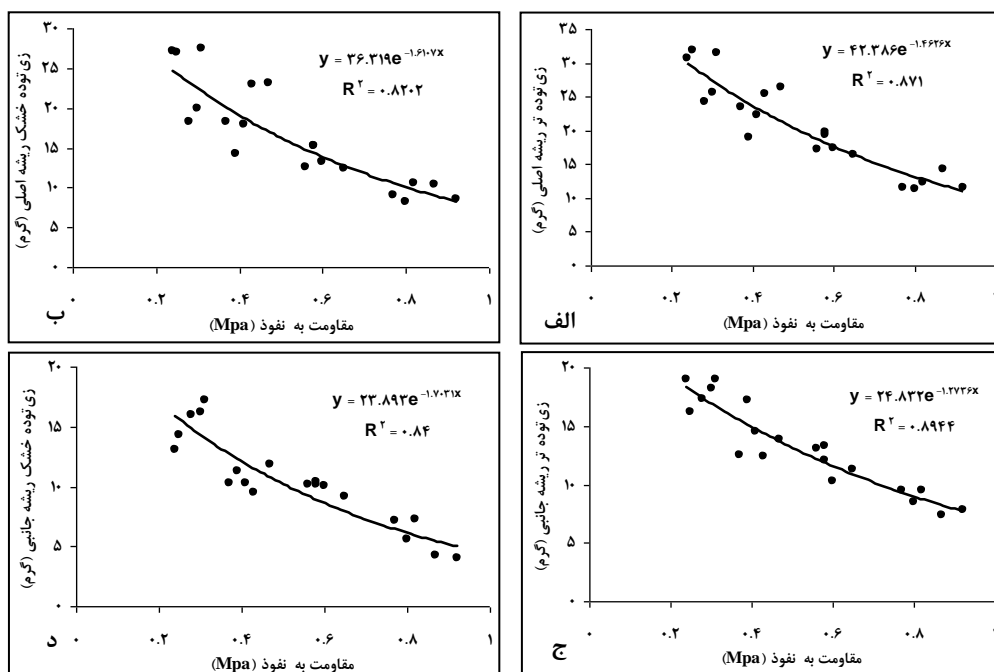
تیمار	میانگین مقاومت به نفوذ (\pm انحراف از معیار)	تیمار	میانگین مقاومت به نفوذ (\pm انحراف از معیار)	تیمار	میانگین مقاومت به نفوذ (\pm انحراف از معیار)	تیمار	میانگین مقاومت به نفوذ (\pm انحراف از معیار)
شاهد	1.52 ± 0.27 ^a	شاهد	1.79 ± 1.17 ^a	شاهد	1.52 ± 0.27 ^a	شاهد	1.52 ± 0.27 ^a
۱	1.29 ± 0.19 ^{ab}	۱	1.41 ± 1.97 ^b	۱	1.29 ± 0.19 ^{ab}	۱	1.29 ± 0.19 ^{ab}
۲	1.05 ± 0.31 ^b	۲	1.19 ± 1.23 ^c	۲	1.05 ± 0.31 ^b	۲	1.05 ± 0.31 ^b
۳	1.13 ± 0.19 ^{ab}	۳	1.12 ± 1.66 ^d	۳	1.13 ± 0.19 ^{ab}	۳	1.13 ± 0.19 ^{ab}
شاهد	1.03 ± 0.19 ^{ab}	شاهد	1.53 ± 1.67 ^a	شاهد	1.03 ± 0.19 ^{ab}	شاهد	1.03 ± 0.19 ^{ab}
۱	0.83 ± 0.13 ^b	۱	1.11 ± 1.92 ^b	۱	0.83 ± 0.13 ^b	۱	0.83 ± 0.13 ^b
۲	0.83 ± 0.05 ^b	۲	0.98 ± 0.45 ^b	۲	0.83 ± 0.05 ^b	۲	0.83 ± 0.05 ^b
۳	1.06 ± 0.18 ^a	۳	0.62 ± 1.54 ^c	۳	1.06 ± 0.18 ^a	۳	1.06 ± 0.18 ^a
شاهد	0.22 ± 0.04 ^b	شاهد	0.28 ± 0.03 ^b	شاهد	0.22 ± 0.04 ^b	شاهد	0.22 ± 0.04 ^b
۱	0.22 ± 0.01 ^b	۱	0.29 ± 0.02 ^b	۱	0.22 ± 0.01 ^b	۱	0.22 ± 0.01 ^b
۲	0.22 ± 0.02 ^b	۲	0.32 ± 0.04 ^{ab}	۲	0.22 ± 0.02 ^b	۲	0.22 ± 0.02 ^b
۳	0.33 ± 0.04 ^a	۳	0.36 ± 0.05 ^a	۳	0.33 ± 0.04 ^a	۳	0.33 ± 0.04 ^a

* اعداد ۱، ۲، ۳ در جدول بیانگر سه تیمار سطح‌های دوم تا چهارم تیمار مقاومت به نفوذ است. حروف لاتین نامتشابه، نشانه معنی‌دار بودن اختلاف میانگین‌ها در سطح احتمال ۹۵ درصد است.

واریانس) برای برآزش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۴). زی‌توده تر و خشک ریشه‌های جانبی نیز با افزایش مقاومت به نفوذ در سه گروه کوبیدگی خاک کاهش می‌یابد، هرچند نتایج نشان می‌دهد که روند کاهش زی‌توده تر و خشک ریشه‌های اصلی بیشتر از روند کاهش زی‌توده تر و خشک جانبی است. قطر ریشه اصلی نیز با افزایش مقاومت به نفوذ خاک در کوبیدگی کم کاهش می‌یابد و با افزایش در طبقات متوسط و بالا، روند ثابت و بدون تغییر دارد. آزمون دانکن نشان داد که طول ریشه جانبی در سه گروه کوبیدگی خاک و تیمار شاهد، از نظر آماری تفاوت معنی‌داری دارد و از ۳۴/۸ سانتی‌متر در کوبیدگی کم خاک به ۱۴/۸ سانتی‌متر می‌رسد. طول ریشه اصلی نیز در دو دسته کوبیدگی متوسط و شدید تفاوت معنی‌داری ندارد. زی‌توده تر ریشه اصلی با افزایش کوبیدگی خاک در سه دسته کوبیدگی کاهش می‌یابد (از ۲۳/۳ گرم به ۱۲/۲ گرم) و زی‌توده تر ریشه در تیمار شاهد ۲۸/۸ گرم است.

اثر مقاومت به نفوذ خاک بر ریخت‌شناسی و معماری ریشه

زی‌توده تر ریشه اصلی و زی‌توده خشک ریشه اصلی نیز با افزایش مقاومت به نفوذ خاک کاهش می‌یابد که در دو متغیر به صورت تابع نمایی کاهنده است (شکل ۱). نتایج نشان داد که زی‌توده تر و زی‌توده خشک ریشه اصلی و جانبی پارامترهای زی‌توده نهال بلندمازو با افزایش کوبیدگی خاک از نظر آماری به‌طور معنی‌داری (جدول‌های ۲ و ۳، $P \leq 0.001$) کاهش یافت. مقایسه مقادیر زی‌توده در تیمار شاهد (بدون کوبیدگی) نسبت به تیمار کوبیدگی شدید خاک، ۵۲ درصد کاهش در میانگین زی‌توده تر ریشه اصلی (از ۲۸/۸ گرم به ۱۲/۲ گرم)، ۶۳ درصد کاهش در متوسط زی‌توده خشک ریشه اصلی (از ۲۴ گرم تا ۹ گرم)، ۵۵ درصد کاهش در میانگین زی‌توده تر ریشه جانبی (از ۱۸ گرم به ۸/۱ گرم) و ۶۳ درصد کاهش در متوسط زی‌توده خشک ریشه جانبی (از ۱۵/۴ گرم به ۵/۶ گرم) را نشان داد. سطح معنی‌داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه



شکل ۱- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیرهای زی‌توده تر (الف) و خشک (ب) ریشه اصلی و زی‌توده تر (ج) و خشک (د) جانبی در گونه بلندمازو. در هر نمودار ضریب همبستگی و رابطه رگرسیونی آن نیز آورده شده است.

جدول ۴- تجزیه واریانس بین مقاومت به نفوذ و متغیرهای زی‌توده تر و خشک ریشه‌های اصلی و جانبی

متغیر	منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
زی‌توده تر ریشه اصلی	رگرسیون	۱/۹۴	۱/۹۴	۱۲۱/۴۹	۰/۸۷
	باقیمانده	۰/۲۸	۰/۰۱۶		
	مجموع	۲/۲۲			
زی‌توده خشک ریشه اصلی	رگرسیون	۲/۳۵	۲/۳۵	۸۲/۱۳	۰/۸۲
	باقیمانده	۰/۵۲	۰/۰۳		
	مجموع	۲/۸۷			
زی‌توده تر ریشه جانبی	رگرسیون	۱/۴۷	۱/۴۷	۱۵۲/۴	۰/۸۹
	باقیمانده	۰/۱۷	۰/۰۱		
	مجموع	۱/۶۵			
زی‌توده خشک ریشه جانبی	رگرسیون	۲/۶۳	۲/۶۳	۹۴/۴۸	۰/۸۴
	باقی‌مانده	۰/۵	۰/۰۳		
	مجموع	۳/۱۳			

احراز اعتبار مدل

به‌منظور احراز اعتبار مدل‌های آورده‌شده، قبل از اتمام تجزیه و تحلیل‌ها، سه نوبت از اطلاعات حاصل از پارامترهای نهال‌ها از داده‌های جمع‌آوری‌شده مربوط به‌طور کاملاً تصادفی جدا شد و در تهیه مدل‌ها دخالت داده نشد. پس از برآزش مدل رگرسیونی، از آنها برای تعیین اعتبار مدل استفاده شد. تجزیه و تحلیل توسط نرم‌افزار SPSS انجام گرفت؛ این نرم‌افزار می‌تواند حدود اعتماد مدل را در سطح ۵ درصد یا ۱ درصد خطا، به‌طور مستقیم در اختیار کاربر قرار دهد و نتیجه‌گیری شد که مدل‌های ارائه‌شده در جدول-های ۴ تا ۸ از اعتبار آماری لازم برخوردارند. زی‌توده خشک ریشه اصلی نیز در سه دسته کوبیدگی خاک از نظر آماری تفاوت معنی‌داری دارد و از ۱۹/۳ به ۹ گرم کاهش یافت (۸۳ درصد). زی‌توده تر ریشه جانبی با افزایش کوبیدگی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و از ۱۴/۱ گرم به ۸/۱ گرم رسید. با افزایش کوبیدگی خاک، زی‌توده خشک ریشه جانبی از ۱۱/۲ به ۵/۶ کاهش پیدا کرد. آزمون دانکن (جدول ۳ و شکل ۲)

نشان داد که زی‌توده تر کل ریشه با افزایش کوبیدگی خاک در تیمار شاهد و سه گروه کوبیدگی خاک از نظر آماری کاهش یافت و به‌ترتیب در تیمار شاهد، کوبیدگی کم، متوسط و زیاد برابر با ۴۶/۸، ۳۷/۴، ۳۰ و ۲۰/۳ گرم بود.

طول ساقه^۱ و طول ریشه^۲ خاص

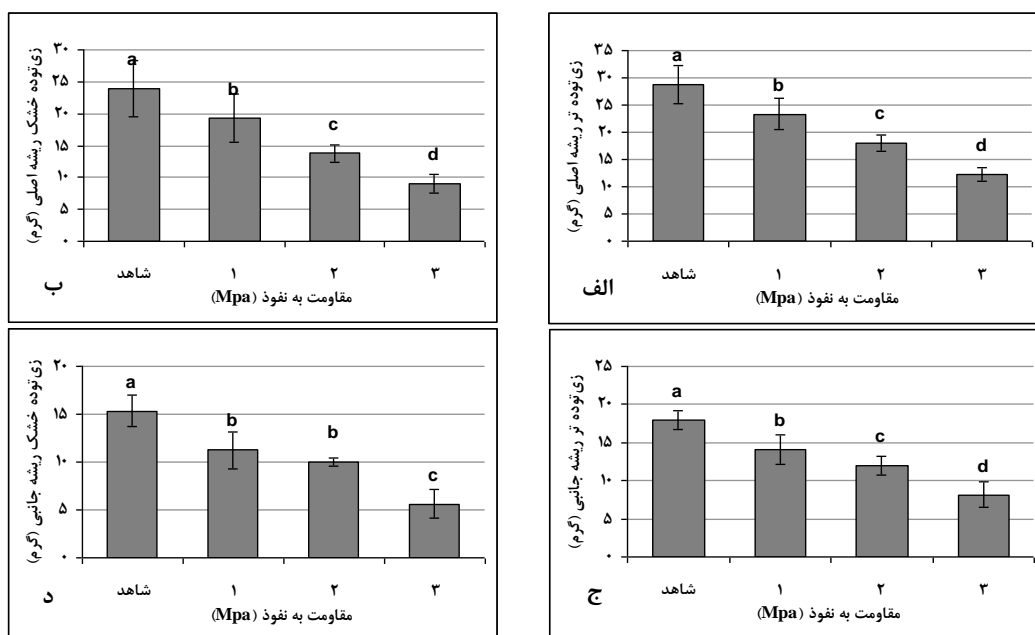
طول ساقه^۱ خاص که در واقع نسبت طول ساقه به زی‌توده خشک ساقه است با افزایش کوبیدگی خاک به‌صورت یک رابطه^۲ درجه دوم تغییر می‌کند، یعنی در ابتدا با افزایش کوبیدگی خاک کاهش می‌یابد و در ادامه روند افزایشی کندی دارد (شکل ۳). نکته جالب در یافته‌های این تحقیق آن است که طول ریشه^۲ خاص یا نسبت طول ریشه به زی‌توده خشک ریشه با افزایش کوبیدگی خاک، ابتدا کاهش ناچیز نشان داد و با افزایش کوبیدگی خاک، این نسبت افزایش یافت. افزایش شاخص طول ریشه^۲ خاص که به‌نوعی جزو فاکتورهای معماری و ریخت‌شناسی ریشه است،

^۱ Specific stem length (SSL)

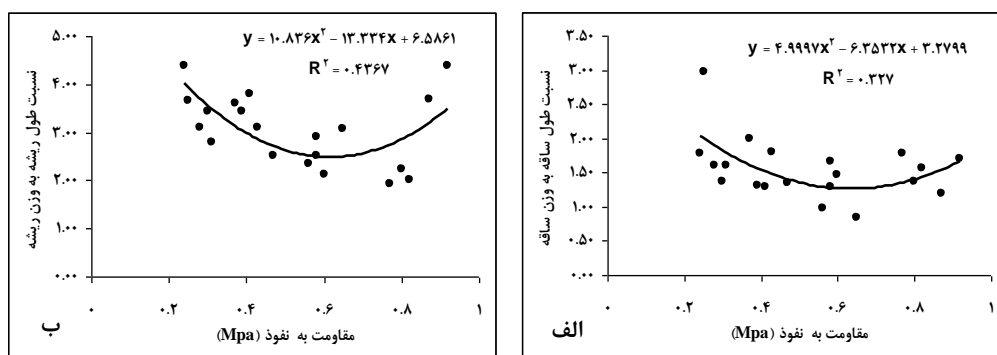
^۲ Specific root length (SRL)

ریشه خاص، نسبت طول ریشه به زی توده خشک ریشه، در محدوده‌ای بین ۳/۴۸ در تیمار شاهد تا ۲/۵۹ در خاکی با شدت کوبیدگی متوسط قرار دارد و از نظر آماری بین تیمارهای تراکم تفاوت معنی‌داری وجود ندارد. سطح معنی‌داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه واریانس) برای برآزش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۵).

نشان‌دهنده آن است که با افزایش تنش کوبیدگی خاک، ریشه‌های جانبی گسترش بیشتری نسبت به زی توده ریشه پیدا می‌کنند. میانگین طول ساقه خاص در محدوده‌ای بین ۱/۸۶ در تیمار شاهد تا ۱/۵۲ در خاکی با شدت کوبیدگی متوسط قرار دارد و از نظر آماری بین تیمارهای تراکم خاک تفاوت معنی‌داری وجود ندارد. به‌طور مشابه، متوسط طول



شکل ۲- مقایسه میانگین و انحراف معیار (بازه نشان داده شده) زی توده تر (الف) و خشک (ب) ریشه اصلی و زی توده تر (ج) و خشک (د) جانبی با افزایش مقاومت به نفوذ خاک با آزمون دانکن. حروف لاتین نامتشابه، نشان‌دهنده معنی‌دار بودن اختلاف میانگین‌ها در سطح احتمال ۹۵ درصد است.



شکل ۳- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیرهای طول ساقه خاص (الف) و طول ریشه خاص (ب) در گونه بلندمازو. در هر نمودار ضریب همبستگی و رابطه رگرسیونی آن نیز آورده شده است.

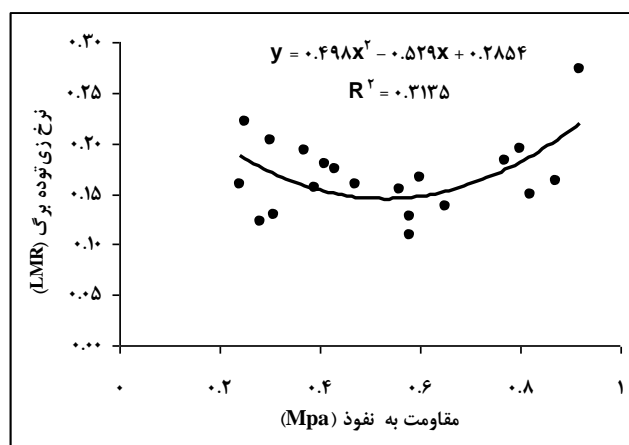
جدول ۵- تجزیه واریانس بین مقاومت به نفوذ و متغیرهای طول ساقه خاص و طول ریشه خاص در گونه بلندمازو

متغیر	منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
طول ساقه خاص	رگرسیون	۱/۲۱	۰/۶۰۷	۴/۱۸	۰/۳۳
	باقیمانده	۲/۴۷	۰/۱۴۵		
	مجموع	۳/۶۸			
طول ریشه خاص	رگرسیون	۴/۶۲	۲/۳۱	۶/۵۶	۰/۴۴
	باقیمانده	۵/۹۸	۰/۳۵		
	مجموع	۱۰/۶			

۱۹ درصد قرار دارد و بین تیمارهای مختلف کوبیدگی، از نظر آماری تفاوت معنی داری وجود ندارد. سطح معنی داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه واریانس) برای برازش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۶).

نرخ زی توده خشک برگ

براساس نتایج، نرخ زی توده خشک برگ یا نسبت خشک زی توده برگ به زی توده کل خشک، با افزایش کوبیدگی خاک ابتدا کاهش ناچیز نشان داد و با افزایش کوبیدگی خاک، این نسبت افزایش یافت (شکل ۴). نرخ زی توده خشک برگ در محدوده ۱۴ تا



شکل ۴- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیر نرخ زی توده خشک برگ در گونه بلندمازو

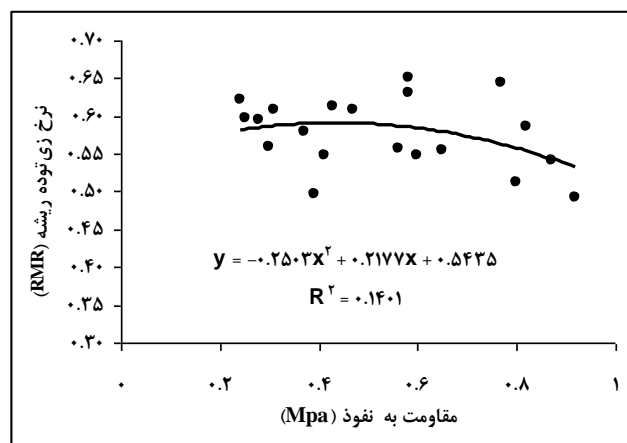
جدول ۶- تجزیه واریانس ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیر نرخ زی توده خشک برگ در گونه بلندمازو

منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
رگرسیون	۰/۰۰۸	۰/۰۰۴	۳/۶۹	۰/۳
باقی مانده	۰/۰۱۸	۰/۰۰۱		
مجموع	۰/۰۲۶			

نرخ زی توده خشک ریشه

نمودار پراکنش ابر نقاط ارتباط بین افزایش مقاومت به نفوذ خاک و نرخ زی توده خشک ریشه نشان داد که با افزایش کوبیدگی خاک این نسبت افزایش یافت (شکل ۵). نرخ زی توده خشک ریشه در محدوده ۵۶ تا ۶۰ درصد قرار دارد و بین تیمارهای

مختلف کوبیدگی، از نظر آماری تفاوت معنی داری دیده نمی شود. سطح معنی داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه واریانس) برای برآزش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۷).



شکل ۵- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیر نرخ زی توده ریشه در گونه بلندمازو

جدول ۷- تجزیه واریانس ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیر نرخ زی توده خشک ریشه در گونه بلندمازو

منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
رگرسیون	۰/۰۰۶	۰/۰۰۳	۱/۴۵	۰/۱۴
باقی مانده	۰/۰۳۶	۰/۰۰۲		
مجموع	۰/۰۴۲			

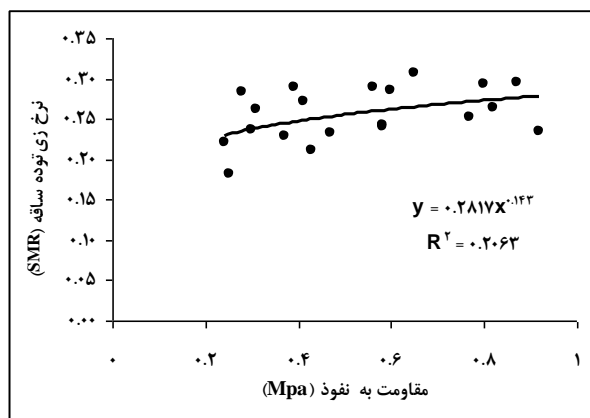
نرخ زی توده خشک ساقه

نمودار پراکنش ابر نقاط ارتباط بین افزایش مقاومت به نفوذ خاک و نرخ زی توده خشک ساقه نشان داد که با افزایش کوبیدگی خاک این نسبت افزایش یافت (شکل ۶). نرخ زی توده خشک ساقه در محدوده ۲۴ تا ۲۷ درصد قرار دارد و بین تیمارهای مختلف کوبیدگی، از نظر آماری تفاوت معنی داری وجود ندارد. سطح معنی داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه واریانس) برای برآزش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۸).

تخصیص زی توده

بررسی تخصیص زی توده و ارتباط بین مقاومت به نفوذ و نسبت زی توده خشک ریشه به اندام هوایی در گونه بلندمازو نشان داد که با افزایش کوبیدگی این نسبت ابتدا چندان تغییر نمی کند و در گروه کوبیدگی متوسط و زیاد خاک، به تدریج کاهش می یابد (شکل ۷). نسبت زی توده خشک ریشه به اندام هوایی در محدوده ای بین ۱/۴۸ در تیمار شاهد خاک تا ۱/۲۲ در خاک با درجه کوبیدگی شدید قرار دارد و بین تیمارهای مختلف کوبیدگی، از نظر آماری تفاوت

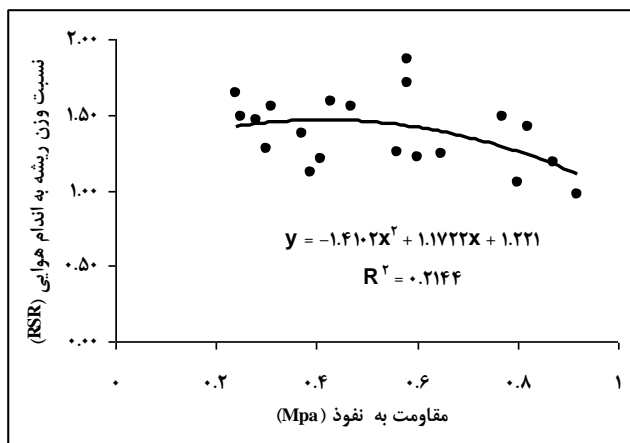
معنی‌داری وجود ندارد. سطح معنی‌داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه واریانس) برای برآزش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۹).



شکل ۶- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیر نرخ زی‌توده خشک ساقه در گونه بلندمازو

جدول ۸- تجزیه واریانس ارتباط بین مقاومت به نفوذ و متغیر نرخ زی‌توده خشک ساقه در گونه بلندمازو

منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
رگرسیون	۰/۰۷	۰/۰۷	۴/۲۳	۰/۲۰
باقی مانده	۰/۲۹۷	۰/۰۱۶		
مجموع	۰/۳۶۷			



شکل ۷- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و نسبت زی‌توده خشک ریشه به اندام هوایی در گونه بلندمازو

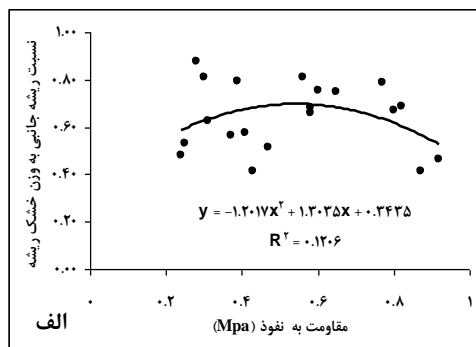
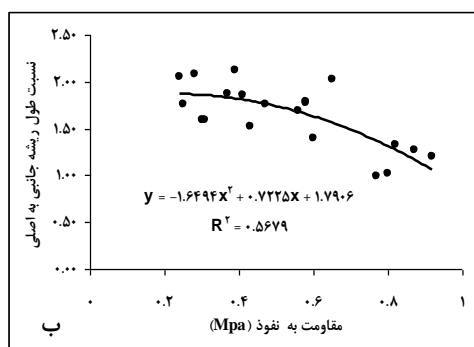
جدول ۹- تجزیه واریانس ارتباط بین مقاومت به نفوذ و نسبت زی‌توده خشک ریشه به اندام هوایی در گونه بلندمازو

منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
رگرسیون	۰/۲۲۳	۰/۱۱۱	۲/۳۲	۰/۲۱
باقی مانده	۰/۸۱۶	۰/۰۴۸		
مجموع	۱/۰۳۹			

خصوصیات ریخت‌شناسی ریشه

نمودار ارتباط بین مقاومت به نفوذ و نسبت ریشه جانبی به زی‌توده خشک ریشه (شکل ۸) نشان می‌دهد که با افزایش کوبیدگی خاک از تیمار شاهد به کوبیدگی کم، این نسبت ابتدا افزایش می‌یابد و با افزایش کوبیدگی خاک در دو گروه متوسط و زیاد این نسبت کاهش می‌یابد. نتایج نشان داد که نسبت طول ریشه جانبی به اصلی در گروه بلندمازو با افزایش کوبیدگی ابتدا با روند کند و در ادامه با افزایش درجات کوبیدگی خاک، با شدت بیشتری کاهش می‌یابد. میانگین نسبت طول ریشه جانبی به اصلی در محدوده‌ای بین ۱/۸۲ در تیمار شاهد تا ۱/۱۶ در تیمار خاک با فشردگی شدید قرار دارد و از نظر

آماري به‌طور معنی‌داری کاهش یافته است (به میزان ۳۶ درصد، $P \leq 0/001$). هیچ تفاوت آماری معنی‌داری میان تیمارهای شاهد، کوبیدگی کم و کوبیدگی متوسط مشاهده نشده است. میانگین نسبت زی‌توده خشک ریشه جانبی به اصلی در محدوده‌ای بین ۰/۵۷ در خاکی با شدت کوبیدگی کم تا ۰/۷۳ در تیمار خاکی با کوبیدگی شدید قرار دارد و از نظر آماری بین تیمارهای تراکم تفاوت معنی‌داری وجود ندارد. سطح معنی‌داری با استفاده از آزمون F (جدول تجزیه واریانس) برای برازش رابطه مناسب بررسی شد (جدول ۱۰).



شکل ۸- ارتباط بین مقاومت به نفوذ و نسبت ریشه جانبی به زی‌توده خشک ریشه (الف) و نسبت طول ریشه جانبی به اصلی (ب) در گونه بلندمازو. در هر نمودار ضریب همبستگی و رابطه رگرسیونی آن نیز آورده شده است.

جدول ۱۰- تجزیه واریانس بین مقاومت به نفوذ و نسبت ریشه جانبی به زی‌توده خشک ریشه و نسبت طول ریشه جانبی به اصلی

متغیر	منبع	مجموع مربعات	میانگین مربعات	f	R ²
نسبت ریشه جانبی به زی‌توده خشک ریشه	رگرسیون	۰/۰۴۸	۰/۰۲۴	۱/۱۸	۰/۱۲
	باقی‌مانده	۰/۳۴۴	۰/۰۲		
	مجموع	۰/۳۹۲			
نسبت طول ریشه جانبی به اصلی	رگرسیون	۱/۲۶۲	۰/۶۳۱	۱۱/۰۳	۰/۵۷
	باقی‌مانده	۰/۹۷۳	۰/۰۵۷		
	مجموع	۲/۲۳۵			

بحث

اثر مقاومت به نفوذ خاک بر پارامترهای ریخت‌شناسی نهال

فرضیه مد نظر در این تحقیق، توسط داده‌های مورد بررسی این تحقیق تأیید نشد. عدم تغییرات معماری نهال با افزایش مقاومت به نفوذ با توجه به مفهوم "تعادل عملکردی"^۱ در تخصیص زی‌توده^۲ گیاهان تا حدودی دور از انتظار است (Brouwer, 1963; Iwasa and Roughgarden, 1984). بنابراین، تخصیص زی‌توده عاملی قوی در ظرفیت گیاه برای جذب کربن، آب و مواد مغذی است که به شدت فرایند رشد را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Evans, 1972)، واکنش‌های محدودیت منابع بین رشد اندام هوایی و ریشه، ممکن است افزایش جذب مهم‌ترین عامل محدودکننده برای دستیابی به رشد متوازن^۳ را تضمین کند (Shiple and Meziane, 2002) که این یک تعادل عملکردی است. بنابراین، اگر عامل محدودکننده برای رشد گیاه در زیر زمین (به‌عنوان مثال، آب، مواد مغذی) ناشی از فشردگی خاک باشد، تخصیص زی‌توده ترجیحی در ریشه، تعادلی میان برگ، ساقه و ریشه برقرار می‌کند و این اندام‌ها را قادر می‌سازد که از طریق تطبیق فعالیت‌های فیزیولوژیکی خود در سطح کل گیاه به‌صورت بهینه عمل کنند (Poorter et al., 2012). مطابق با مدل "تعادل عملکردی"، گیاهان به‌طور معمول پدیده خشکی را با کاهش زی‌توده ساقه و افزایش زی‌توده ریشه پاسخ می‌دهند (Gregory et al., 1997; Poorter et al., 2012)، که سبب افزایش کارایی در جذب آب و مواد غذایی می‌شود (Olmo et al., 2014).

اثر مقاومت به نفوذ خاک بر پارامترهای معماری نهال

با این حال، اگرچه گیاهان تحت تنش‌های زیست-محیطی یا فیزیکی (به‌عنوان مثال، حذف برگ یا ریشه) به سرعت قادر به بازگرداندن الگوهای تخصیص برای کنترل سطح هستند (Brouwer, 1963)، نتایج این تحقیق نشان داد که تخصیص زی‌توده در نهال بلندمازو در برابر افزایش مقاومت به نفوذ خاک در سطح متوسط و بسیار ضعیف قرار دارد (Poorter et al., 2012). در واقع، به‌نظر می‌رسد گیاهان توانایی کمتری در تنظیم تخصیص زی‌توده نسبت به تغییر ریخت‌شناسی اندام دارند و از سازوکار تخصیص برای تنظیم خود با محیط زیست استفاده می‌کنند (Reich, 2002; Poorter et al., 2012). در این راستا، فقدان تأثیرات شایان توجه ناشی از فشردگی خاک در اکثر قریب به اتفاق پاسخ‌های معماری نهال بلندمازو (به‌عنوان مثال، نرخ زی‌توده ساقه، نرخ زی‌توده برگ، نرخ زی‌توده ریشه، نسبت زی‌توده ریشه به اندام هوایی، طول ساقه خاص، طول ریشه خاص و نسبت زی‌توده خشک ریشه جانبی به اصلی) چندان دور از انتظار نیست.

تخصیص زی‌توده

به‌طور مشابه، افزایش تراکم خاک، قادر به تحت تأثیر قرار دادن الگوهای تخصیص زی‌توده در ساقه، برگ و ریشه‌های گونه بلوط *pyrenaica* (Bejarano et al., 2010) و به ریشه‌های بلوط همیشه‌سبز، گونه بلوط *Quercus canariensis* و بلوط *Quercus pyrenaica* نبود (Alameda and Villar, 2009). با این حال، فشردگی خاک، الگوهای تخصیص در ریشه‌های ۴ گونه از ۱۷ (۲۳ درصد) گونه درخت (البته هم مثبت و منفی)، از جمله بلوط *Quercus coccifera*، بلوط *Quercus suber*، و بلوط *Quercus faginea* را در سطوح تراکم خاک قابل مقایسه با این مطالعه تغییر داد (Alameda and Villar, 2009). افزون بر این، به‌طور

¹ Functional equilibrium² Biomass allocation³ Balanced growth

طول ریشه خاص، پاسخ بسیاری از گونه‌ها به خشکی است (Metcalf et al., 2008) که رابطه ریشه - خاک و جذب بالقوه ریشه را بهبود می‌بخشد (Ostonen et al., 2007) و زمانی که آب و خاک محدود است، مزیتی اساسی است. در مقابل گونه *Fraxinus angustifolia*، که در آن طول ریشه خاص تا حد چشمگیری در وزن مخصوص ۱/۴ گرم بر سانتی مترمکعب (معادل تراکم متوسط در این مطالعه) کاهش یافته است (Alameda and Villar, 2012)، و در گونه بلوط *pyrenaica* با مقاومت به نفوذ خاک بیش از ۱ مگاپاسکال (Bejarano et al., 2010)، فشردگی خاک در این مطالعه بر طول ریشه خاص نهال بلندمازو تأثیر چندانی ندارد. با افزایش کوبیدگی خاک نرخ زی‌توده ریشه افزایش می‌یابد که به دلیل تماس بیشتر ریشه - خاک است. با افزایش کوبیدگی خاک از تیمار شاهد به کوبیدگی کم، نسبت ریشه جانبی به زی‌توده خشک ریشه ابتدا افزایش می‌یابد که دلیل آن افزایش سطح تماس ریشه - خاک است با وجود این، تنها تغییر معنی‌دار از نظر آماری، در معماری نهال در این مطالعه، تغییر در تخصیص به سمت ریشه اصلی به نسبت طولانی در مقایسه با ریشه‌های جانبی است. با این حال، این تغییر تنها پس از فشردگی خاک با شدت زیاد رخ داده است. تراکم شدید خاک، ریشه‌ها را کوتاه می‌کند، اما ممکن است الگوهای شاخه‌دهی ریشه‌ها را نیز تغییر دهد و ریشه‌های جانبی، بیشتر تشکیل شود (Kozłowski, 1999)، هر چند به‌طور واضحی در این مطالعه چنین نتیجه‌ای گرفته نشده است. در عوض، افزایش تراکم خاک به‌ویژه نسبت ریشه‌های نازک را تحت تأثیر قرار داده و رشد ریشه‌های درجه دوم را کاهش داده، که همراه با کاهش نسبتاً کوچک‌تر در رشد ریشه اصلی است (Alameda and Villar, 2012). با توجه به اینکه ریشه‌های نازک به‌خصوص در جذب آب و مواد غذایی فعال‌اند، تخصیص سهم بیشتری از زی‌توده به ریشه اصلی به‌جای ریشه جانبی نشان

معمول نسبت زی‌توده ریشه به اندام هوایی افزایش می‌یابد وقتی که رطوبت در دسترس کاهش یابد (به‌عنوان مثال Gower et al., 1992; Schenk and Jackson, 2002)، اما تحت فشردگی خاک، نسبت زی‌توده ریشه به اندام هوایی، بسیار متغیر بود. نتایج تحقیقات قبلی نشان داد که نسبت زی‌توده ریشه به اندام هوایی در گونه *Pinus contorta* با خاک کوبیده‌شده، خشک و بدون رطوبت، افزایش یافت (Blouin et al., 2008)، در گونه‌های بلوط *Quercus coccifera* و *Quercus faginea* (Alameda and Villar, 2009) و گونه *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* در *Pinus contorta* در خاک‌های لومی در بریتیش کلمبیا (Conlin, 1996) کاهش یافت و در گونه‌های بلوط همیشه‌سبز، بلوط *Quercus canariensis* و *Quercus pyrenaica* و ۸ گونه اضافی از ۱۷ گونه (۸۳ درصد)، گونه‌های چوبی در دست بررسی بدون تغییر بودند (Alameda and Villar, 2009)، که به‌طور مشابه در مورد گونه بلندمازو در این تحقیق نیز به‌دست آمد. بنابراین بدیهی است که تعمیم نتایج تغییرات ثابت نسبت زی‌توده و نسبت زی‌توده ریشه به اندام هوایی در پاسخ به فشردگی خاک چندان منطقی و توصیه‌شدنی نیست، زیرا پاسخ مربوط به گونه‌های خاص است و به‌شدت به عوامل محیطی مانند نوع خاک و مقدار آب خاک (Blouin et al., 2008) و همچنین شرایط نور (Bejarano et al., 2010) بستگی دارد.

خصوصیات ریخت‌شناسی ریشه

در شرایط محدودیت رشد، مفهوم تعادل عملکردی ممکن است گفته شود که هزینه‌های ساخت (گسترش و رشد ریشه) به ازای طول ریشه معین باید حداقل شود (به‌عنوان مثال، طول ریشه خاص بیشتر) تا ریشه از حجم بیشتری از خاک با هزینه کمتر استفاده کند (Ryser, 2006). افزایش

ظرفیت رطوبتی خاک بسیار حساس است و سبب می‌شود نتیجه‌گیری در مورد افزایش کوبیدگی خاک به دلیل شرایط مختلف خاک به چالش کشیده شود. نتایج تخصیص زی‌توده برای نهال گونه بلندمازو، منعکس‌کننده پاسخ متفاوت از گونه‌ای خاص است و ممکن است استنباط شود که تراکم آستانه برای نهال گونه بلندمازو در این مطالعه به حدی نرسیده که مانع رشد ریشه‌ها و تکثیر و گسترش ریشه شود.

سپاسگزاری

این مقاله، قسمتی از نتایج طرح پژوهشی به شماره ۹۳۰۱۴۷۲۶ است که با حمایت صندوق حمایت از پژوهشگران و فناوران کشور اجرا شده است. بدین‌وسیله نویسندگان مراتب تشکر و قدردانی خود را اعلام می‌کنند.

منابع

- Alameda, D., and R. Villar, 2009. Moderate soil compaction: implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species, *Soil and Tillage Research*, 103: 325-331.
- Alameda, D., and R. Villar, 2012. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions, *Environmental and Experimental Botany*, 79: 49-57.
- Arvidsson, J. 1999. Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction, *Plant and Soil*, 208: 9-19.
- Arvidsson, J., and W.E. Jokela, 1995. A lysimeter study of soil compaction effects on evapotranspiration in an early crop, *Sweden Journal of Agriculture Research*, 25: 109-118.
- Bassett, I.E., R.C. Simcock, and N.D. Mitchell, 2005. Consequences of soil compaction for seedling establishment: implications for natural regeneration and restoration, *Australian Ecology*, 30: 827-833.

می‌دهد که عرضه رطوبت خاک در این مطالعه محدود نبوده است. براساس نتایج این تحقیق، سایر دلایل برای افزایش طول ریشه اصلی بیش از ریشه‌های جانبی، مشخص نیست.

مقاومت به نفوذ خاک که به‌عنوان یک متغیر برای فشردگی خاک در این تحقیق استفاده شده است، به تفاوت در بافت خاک و ظرفیت نگهداری آب در خاک بسیار حساس است و سبب می‌شود نتیجه‌گیری از هر واحد مطالعه تراکم به‌دلیل شرایط مختلف خاک به چالش کشیده شود (Alameda and Villar, 2012). درحالی‌که پیش‌بینی دقیق مقدار ترافیک عملیات بهره‌برداری و ورود ماشین‌آلات به عرصه جنگل برای تولید سطوح یکسان از مقاومت به نفوذ خاک برای نهال در حال رشد در خاک‌های با بافت‌های مختلف و ظرفیت آب بسیار دشوار است، تغییرات در ریخت‌شناسی نهال و رشد در اثر افزایش خاک قدرت به‌راحتی تعمیم‌پذیر است. نتایج این تحقیق به‌وضوح نشان می‌دهد که در خاک‌های با بافت لوم به بافت خاک رس - لومی با شرایط بهینه آب و خاک و مقاومت به نفوذ تا ۱/۰ مگاپاسکال، افزایش فشردگی خاک : ۱- سبب تغییرات معنی‌دار چندانی در الگوهای تخصیص رشد در اندام هوایی و زیرزمینی نمی‌شود و به این ترتیب سبب می‌شود متغیر معماری به افزایش تراکم خاک کمتر از اندازه / رشد حساس باشد و از این رو پیش‌بینی‌کننده اطمینان بخشی از پاسخ اندازه / رشد نیست، ۲- به‌طور معمول بدون آستانه بحرانی مقاومت خاک منجر به پاسخ غیرخطی اندازه و رشد شده، اما تأثیرات منفی زیادی حتی در شدت فشردگی خاک کم نشان داده است. این تحقیق به بررسی اثر کوبیدگی خاک بر متغیر ریخت‌شناسی و تخصیص زی‌توده نهال بلندمازو تحت شرایط آزمایشگاهی کنترل‌شده پرداخته است. مقاومت به نفوذ خاک که به‌عنوان یک متغیر برای کوبیدگی خاک در این تحقیق استفاده شده است، به تفاوت در بافت خاک و

- Bejarano, M.D., R. Villar, A.M. Murillo, and J.L. Quero, 2010. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings, *Soil and Tillage Research*, 110: 108-114
- Blouin, V.M., M.G. Schmidt, C.E. Bulmer, and M. Krzic, 2008. Effects of compaction and water content on lodgepole pine seedling growth, *Forest Ecology and Management*, 255: 2444-2452.
- Buckley, D.S., T.R. Crow, E.A. Nauertz, and K.E. Schulz, 2003. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA, *Forest Ecology and Management*, 175: 509-520.
- Bulmer, C.E., and D.G. Simpson, 2005. Soil compaction and water content as factors affecting the growth of lodgepole pine seedlings on sandy clay loam soil, *Canadian Journal of Soil Science*, 85: 667-679.
- Cheatle, R.J. 1991. Tree growth on a compacted oxisol, *Soil and Tillage Research*, 19: 331-344.
- Conlin, T.S.S., and R. Van den Driessche, 1996. Short-term effects of soil compaction on growth of *Pinus contorta* seedlings, *Canadian Journal Forest Research*, 26: 727-739.
- Corns, G.W., 1988. Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills, *Canadian Journal of Forest Research*, 18: 75-84.
- Day, S.D., P.E. Wiseman, S.B. Dickinson, and J.R. Harris, 2010. Tree root ecology in the urban environment and implications for a sustainable rhizosphere, *Arboric Urban Forestry*, 36: 193-205.
- De Bruycker, P., 1984. Invloed van betreding op bodem en doorworteling in het Zoniënbos. In: Langohr R, Joris S (Eds.) Journée à thème de la société belge de Pédologie, Brussels, Belgium, 32-40.
- Dexter, A.R., 2004. Soil physical quality, Part I. Theory, effects of soil texture, density and organic matter, and effects on root growth, *Geoderma*, 120: 201-214.
- Eckelmann, W., R. Baritz, S. Bialousz, P. Bielek, F. Carre, B. Houšková, R.J.A. Jones, M.G. Kibblewhite, J. Kozak, C. Le Bas, G. Tóth, T. Tóth, G. Várallyay, M. Yli Halla, and M. Zupan, 2006. Common Criteria for Risk Area Identification according to Soil Threats, European Soil Bureau Research Report No. 20, EUR 22185 EN, Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. 94 pp.
- Gebauer, R. and M. Martinková, 2005. Effects of pressure on the root systems of Norway spruce plants (*Picea abies* [L.] Karst.), *Journal of Forest Science*, 51: 268-275.
- Gobat, J.M., M. Aragno, and W. Matthey, 1998. Le sol vivant. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne. 55 pp.
- Gómez, A., R.F. Powers, M.J. Singer, and W.R. Horwath, 2002. Soil Compaction Effects on Growth of Young Ponderosa Pine Following Letter Removal in California's Sierra Nevada, *Soil Science Society of American Journal*, 66: 1334-1343.
- Greacen, E.L., and R. Sands, 1980. Compaction of forest soils, A review, *Australian Journal of Soil Research*, 18: 163-189.
- Heilman, P., 1981. Root penetration of Douglas-fir seedlings into compacted soil, *Forest Science*, 27: 660-666.
- Heninger, R., W. Scott, A. Dobkowski, R. Miller, H. Anderson, and S. Duke, 2002. Soil disturbance and 10-year growth response of coast Douglas-fir on nontilled and tilled skid trails in the Oregon Cascades, *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 233-246.
- Jones, C.A., 1983. Effect of soil texture on critical bulk densities for root growth, *Soil Science Society of America Journal*, 47: 1208-1211.
- Jordan, D., F. Li, F.J. Ponder, E.C. Berry, V.C. Hubbard, and K.Y. Kim, 1999. The effects of forest practices on earthworm populations and soil microbial biomass in a hardwood forest in Missouri, *Applied Soil Ecology*, 13: 31-38.

- Jordan, D., F. Ponder, and V.C. Hubbard, 2003. Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity, *Applied Soil Ecology*, 23: 33-41.
- Kozłowski, T.T., 1999. Soil Compaction and Growth of Woody Plants, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4: 596-619.
- Koorevaar, P. G, Menelik, and C. Dirksen, 1983. Elements of soil physics, Elsevier, Amsterdam. 650 pp.
- Maynard, D.G., and J.P. Senyk, 2004. Soil disturbance and five-year tree growth in a montane alternative silvicultural systems (MASS) trial, *The Forestry Chronicle*, 80: 573-582.
- Metcalf, D.B., P. Meir, A.C.L. Aragao da Costa, A.P. Braga, P.H.L. Goncalves, J.D. Silva, S.S. de Almeida, L.A. Dawson, Y. Malhi, and M. Williams, 2008. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest, *Plant and Soil*, 311: 189-199.
- Misra, R.K., and A.K. Gibbons, 1996. Growth and morphology of eucalypt seedling roots in relation to soil strength arising from compaction, *Plant and Soil*, 182: 1-11.
- Mósen, M., and L.R. Dillenburg, 2004. Early growth of Brazilian Pine (*Araucaria angustifolia* [Bertol.] Kuntze) in response to soil compaction and drought, *Plant and Soil*, 182: 293-306.
- Pérez-Ramos, I.M., L. Gómez-Aparicio, R. Villar, L.V. García, and T. Marañón, 2010. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed-mass variation: a seedling-age-dependent response, *Journal of Vegetation Science*, 21: 419-437.
- Poorter, H., K.J. Niklas, P.B. Reich, J. Oleksyn, P. Poot, and L. Mommer, 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control, *New Phytologist*, 193: 30-50.
- Rhoades, C.C., S.L. Brosi, A.J. Dattilo, and P. Vincelli, 2003. Effect of soil compaction and moisture on incidence of phytophthora root rot on American chestnut (*Castanea dentate*) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 184: 47-54.
- Siegel-Issem, C.M., J.A. Burger, R.F. Powers, F. Ponder, and S.C. Patterson, 2005. Seedling root growth as a function of soil density and water content, *Soil Science Society of American Journal*, 69: 215-226.
- Simcock, R.C., R.L. Parfitt, M.F. Skinner, J. Dando, and J.D. Graham. 2006. The effects of soil compaction and fertilizer application on the establishment and growth of *Pinus radiata*, *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 1077-1086.
- Souch, C.A., P.J. Martin, W. Stephens, and G. Spoor, 2004. Effects of soil compaction and mechanical damage at harvest on growth and biomass production of short rotation coppice willow, *Plant and Soil*, 263: 173-182.
- Torbert, H.A., and C.W. Wood. 1992. Effects of soil compaction and water-filled pore space on soil microbial activity and N losses, *Soil, Science and Plant Analyses*, 23:1321-1331.
- Whalley, W.R., E. Dumitrub, and A.R. Dexter, 1995. Biological effects of soil compaction, *Soil and Tillage Research*, 35: 53-68.
- Wolkowski, R.P., 1990. Relationship between wheel-traffic-induced soil compaction, nutrient availability and crop growth, a review, *Journal of Agriculture Production*, 3(4): 460-469.
- Wronski, E.B. and G. Murphy, 1994. Responses of forest crops to soil compaction. In: Soane, B.D. and Ouwerkerk, C. van (eds.). Soil compaction in crop production. Elsevier, Amsterdam, 317-342.

Effects of soil compaction in skid trails on seedling architecture and dry biomass allocation in oak (*Quercus castaneifolia* C.A.M.) seedlings in greenhouse conditions

M. Jourgholami^{1*}, S. Soltanpour², B. Majnounian³, and G. Zahedi Amiri³

¹Associate Prof., Faculty of Natural Resources, University of Tehran, I. R. Iran

²M.Sc. Student of Forest Engineering, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, I. R. Iran

³Prof., Faculty of Natural Resources, University of Tehran, I. R. Iran

(Received: 5 January 2015, Accepted: 30 August 2015)

Abstract

Heavy soil compaction may impose a serious threat to soil ecosystem functioning. The penetration resistance reduces the elongation and penetration of roots and thus lowers the uptake of water and nutrients. This study used a soil strength (penetration resistance) experiment in a greenhouse to test the hypotheses that increasing soil strength would adversely alter seedling architecture by changing above- and below-ground biomass allocation patterns. The effects of soil compaction were explored in a loam to clay-loam textured soil with optimal conditions of water on a continuous scale (0.1–1.0 MPa penetration resistance) on biomass allocation responses and architecture of the deciduous *Quercus castaneifolia* (C.A.M.). Results showed that below-ground metrics of fresh and dry biomass (main and lateral root biomass) were negatively affected by soil compaction. Increasing soil strength did not change above- and below-ground biomass allocation patterns (i.e., root mass ratio, root: shoot ratio, specific root length), resulting in unchanged seedling architecture. It is concluded that in loam to clay-loam textured soil with optimal conditions of water and soil strengths of up to 1.0 MPa, increasing soil compaction did not cause significant growth allocation patterns to above- and below-ground portions leading to architectural changes in the seedlings, concluding that plant architecture was found to be less sensitive to increased soil compaction than size/growth and hence not a very reliable predictor of size/growth responses.

Keywords: Biomass allocation, oak seedlings, Penetration resistance, Seedling architecture, Seedling morphology.

