



سازگاری‌های ساختاری بادام کوهی (*Prunus argentea* (Lam.) Rehder) در پاسخ به چرای دام در جنگل‌های نیمه‌خشک زاگرس: شواهدی از تغییرات ریزساختاری روزنه و کرک برگ

لیلا محمودی^۱، فروغ سهیلی^۲ و حمیدرضا ناجی^{۳*}

^۱ دانشجوی کارشناسی ارشد علوم زیستی جنگل، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه ایلام، ایلام، ایران

^۲ دانشجوی دکتری علوم زیستی جنگل، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه ایلام، ایلام، ایران

^۳ دانشیار، گروه علوم جنگل، دانشگاه ایلام، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، ایلام، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۶/۳۰؛ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۸/۲۵)

چکیده

مقدمه: جنگل‌های غرب ایران از جمله اکوسیستم‌های طبیعی هستند که تجدید حیاتشان بر اثر دخالت عوامل غیرطبیعی و انسانی دچار اختلال شده است. چرای دام از مهم‌ترین عوامل تخریب پوشش گیاهی و تغییر ویژگی‌های ریخت‌شناسی گیاهان به شمار می‌رود. این تنش زیستی می‌تواند از طریق آسیب به اندام‌های فتوسنتزی، کاهش رشد و تغییر ساختار برگ، توان رقابتی گیاه را تحت تأثیر قرار دهد. این پژوهش با هدف بررسی اثر چرای دام بر صفات آناتومیکی روزنه و کرک برگ گونه درختچه‌ای بادام کوهی (*Prunus argentea* (Lam.) Rehder) انجام گرفت. با توجه به کمبود اطلاعات و بررسی‌های آزمایشگاهی درباره ویژگی‌های ریزساختاری برگ گونه مدنظر به شرایط محیطی، نتایج پژوهش حاضر نشان داد که چرای دام با تغییر ساختار میکروسکوپی برگ، الگوهای متفاوتی از پاسخ‌های تطبیقی را ایجاد می‌کند که می‌تواند بازتابی از راهبردهای متفاوت این گونه در مواجهه با تنش باشد. همچنین می‌توان پی برد که کدام ویژگی برگ تغییرپذیری بیشتری در اثر تأثیر تنش چرا خواهد داشت. از نتایج این پژوهش می‌توان در مدیریت بهتر جنگل‌ها و حفظ درختان دارای ارزش غذایی زیاد بهره گرفت.

مواد و روش‌ها: در هر یک از دو منطقه بررسی‌شده در اطراف شهر ایلام (دره ارغوان و چغاسبز) از گونه درختی بادام کوهی که در معرض چرای مداوم دام در طی سال قرار داشتند، سه پایه به‌صورت تصادفی (در مجموع شش پایه) انتخاب شد. نمونه‌برداری از برگ‌ها در هر پایه در جهت شیب غالب منطقه صورت گرفت. به‌طور کلی، از هر گونه و در هر منطقه، شش نمونه (سه پایه × دو سطح ارتفاعی شاخه) جمع‌آوری شد. از هر نمونه درخت، ۱۰ برگ از شاخه‌های پایینی (در معرض چرای دام) و ۱۰ برگ از شاخه‌های بالایی (خارج از دسترس دام) به‌صورت تصادفی جمع‌آوری شد. برای مشاهده بهتر روزنه‌ها و کرک‌ها، رنگدانه‌های فتوسنتزی از سطح زیرین برگ‌ها حذف شدند و در نهایت بعد از رنگ‌آمیزی و تهیه مقاطع میکروسکوپی، با استفاده از دوربین مجهز به نرم‌افزار، ۱۱ ویژگی آناتومیکی مربوط به روزنه، کرک و تراکم رگبرگ اندازه‌گیری شد. این اندازه‌گیری‌ها برای صحت‌سنجی و اطمینان از دقت با تکرار زیاد انجام گرفت.

نتایج: چرای دام تغییرات معنی‌داری در اغلب ویژگی‌ها برگ ایجاد کرد، به‌طوری که میانگین طول و عرض روزنه، طول منفذ روزنه، تراکم روزنه، شاخص منفذ روزنه در شرایط چراشده به‌طور معنی‌داری کاسته شد، اما ابعاد کرک (طول، عرض و تراکم) در شرایط چراشده افزایش زیادی نشان داد. تحلیل مؤلفه‌های اصلی نشان داد که صفاتی مانند تراکم روزنه و شاخص منفذ روزنه بیشترین اثر را در تفکیک نمونه‌های چراشده داشتند، درحالی که تراکم رگبرگ و عرض کرک در شرایط چراشده تأثیر بیشتری داشتند. همچنین پلاستیسیته قوی‌تری در ویژگی‌های کرک برگ گونه بادام کوهی مشاهده شد.

نتیجه‌گیری: چرای دام بر همه ویژگی‌های آناتومیکی روزنه و کرک برگ تأثیر معنی‌دار داشت و سبب تغییر در اندازه و تعداد ویژگی‌های بررسی‌شده شد. پلاستیسیته زیاد صفات بررسی‌شده به‌ویژه کرک‌ها، نمایانگر سازگاری زیاد گیاه در مقابل تنش واردشده و تغییر شرایط محیطی است. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که تغییر ویژگی‌های آناتومیکی برگ بر کارایی و عملکرد گیاه تأثیر می‌گذارد و از مقدار تولید آن می‌کاهد.

واژه‌های کلیدی: انعطاف‌پذیری برگ، تنش چرای دام، جنگل‌های زاگرس، درختچه بادام کوهی، روزنه و کرک برگ.

مقدمه

روند تجدید حیات جنگل‌های غرب ایران تحت تأثیر عوامل غیرزنده و فعالیت‌های انسانی، دچار اختلال شده و این جنگل‌ها در بسیاری از نقاط سیر نزولی را تجربه کرده‌اند. این جنگل‌ها، هم به دلیل جایگاه تاریخی و فرهنگی و هم به دلیل اهمیت در معیشت مردم محلی از دیرباز مورد توجه بوده‌اند (Sagheb Talebi, 2014). این جنگل‌ها با وسعت تقریبی پنج میلیون هکتار، در حدود ۴۰ درصد از کل جنگل‌های کشور را شامل می‌شوند و یکی از اکوسیستم‌های تخریب‌شده به شمار می‌آیند. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که بهره‌برداری از منابع جنگلی، چرای دام و تغییر کاربری اراضی در این نواحی سابقه‌ای نزدیک به ۷۰۰۰ ساله دارد (Heidarlou et al., 2019). زاگرس با تنوع جغرافیایی و اقلیمی زیاد، زیستگاه گونه‌های ارزشمند و اغلب خالصی از گیاهان را فراهم می‌آورد و نقش مهمی در حفظ تنوع زیستی منطقه دارد. این جنگل‌ها افزون‌بر ارزش‌های اکولوژیکی، خدمات اقتصادی و اجتماعی مهمی مانند تأمین بستر زندگی و فعالیت‌های عشایری ارائه می‌کنند و منابعی تجدیدپذیر به شمار می‌روند که امروزه سرمایه‌های ملی تلقی می‌شوند (Jazirehi & Ebrahimi Rostaghi, 2003). عوامل مختلفی مانند تغییرات اقلیمی، بهره‌برداری بیش از حد و چرای دام، ویژگی‌های کمی و کیفی این جنگل‌ها را تحت تأثیر قرار داده و موجب اختلال در فرایندهای طبیعی تجدید حیات و زادآوری گونه‌های گیاهی شده‌اند (Sagheb et al., 2017; Talebi, 2014; Ahmadi Sani et al., 2017).

از آنجا که دامداری شغلی رایج بین مردم زاگرس‌نشین است، استفاده از جنگل‌ها و مراتع برای تغذیه دام فشار مضاعفی بر این اکوسیستم وارد می‌کند. حضور دام در جنگل موجب فشرده شدن خاک، آسیب به درختان از طریق زخم‌های پوست و ساقه و تغییر ساختار اکوسیستم می‌شود (Kozłowski, 1999). گیاهخواران مهندسان اکوسیستم هستند، زیرا می‌توانند ساختار و عملکرد

اکوسیستم را از طریق فعالیت‌های مصرفی و حضور فیزیکی تغییر دهند (Staver & Bond, 2014). گیاهخواران مصرف‌کنندگان اصلی هستند و با کاهش زی‌توده روی زمینی و کاهش تخصیص منابع در طول رقابت با بقیه گیاهان که سبب کاهش جذب در شاخه‌ها و نهال‌های جدید می‌شود بر عملکرد اکوسیستم تأثیر می‌گذارند (Staver et al., 2012).

برگ درختان که محل اصلی فتوسنتز و رشد است، بیشترین آسیب را از چرای دام متحمل می‌شود. ویژگی‌های آناتومیکی برگ‌ها بازتاب مستقیم شرایط محیطی هستند و اطلاعات ارزشمندی درباره سازوکارهای سازگاری و پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاهان در مواجهه با تنش‌های محیطی ارائه می‌دهند (Mbagwu & Edeoga, 2006). پژوهش‌ها در منطقه دالاب ایلام نشان داد که چرای دام تأثیر بازدارنده چشمگیری بر ساختار و ترکیب توده‌های جنگلی دارد. (Mohammadpour et al., 2018). که شدت چرای دام بر تنوع زیستی و شاخص‌های کمی همانند قطر برابرسینه، ارتفاع تنه، طول تاج و زادآوری درختان تأثیر منفی دارد، به‌طوری که در مناطق قرق، درختان از نظر رشد رویشی و زادآوری طبیعی وضعیت بهتری داشتند. (Mirdavoodi, 2014). نیز گزارش داد که چرای دام همراه با عوامل خاکی از مهم‌ترین عوامل تغییر ساختار جنگل‌های بلوط زاگرس هستند؛ مناطق تحت چرای دام اغلب، توده‌های مسن و کم‌زادآوری داشتند، درحالی که مناطق قرق توده‌های ناهمسال و زادآوری فعال را نشان دادند.

بررسی منابع علمی مختلف کمبود پژوهش درباره تأثیر تنش چرای دام بر ساختار میکروسکوپی برگ را نشان داد. تنها Leonard et al. (2024) با بررسی تأثیر چرای نوعی گوزن بر دو گونه *Quercus Née* و *agrifolia* (Hook. & Arn.) Nutt. نشان دادند که اندازه و تراکم روزنه‌ها و تراکم رگبرگ‌ها بین پایه‌های چراشده/نشده در دو

نهایت رشد درختان شود. گل‌افزینی درختان سبب تغییر ویژگی‌های ریخت‌شناسی برگ، شکل طبیعی درخت، شاخص سطح برگ و نیز پراکنش شاخ و برگ در سطح تاج می‌شود (Valipour et al., 2014; Abbasi et al., 2015).

بادام کوهی (*Prunus argentea*) از خانواده گل‌سرخیان (Rosaceae) و از گونه‌های درختچه‌ای بومی ناحیه زاگرس است که تا ۳ متر ارتفاع دارد و دارای شاخه‌های سبز است که با خارهای کوتاه و نازک پوشیده شده‌اند. برگ‌ها بیضوی تا تخم‌مرغی، با کناره‌های دنداندار و سطح کرکدار هستند. کرک‌های غده‌ای و غیرغده‌ای در سطح اپیدرم برگ به‌ویژه در شرایط خشک، در کنترل تعرق و حفاظت از بافت‌های گیاهی اثر مهمی دارد (Mozaffarian, 2008; Mousa et al., 2025).

بادام کوهی با نام علمی جدید *Prunus argentea* (Lam.) Rehder که پیشتر با نام *Amygdalus orientalis* Mill. شناخته می‌شد، از جمله درختچه‌های مقاوم به خشکی با قابلیت رشد در دامنه‌های شیب‌دار زاگرس است که تأثیر مهمی در کنترل فرسایش خاک دارد. از ساقه‌ها و برگ‌های آن برای چرای دام‌ها استفاده می‌شود (Jahanbazy et al., 2013).

پژوهش‌های مربوط به تأثیر چرای دام بر جنبه‌های مختلف اکوسیستم‌های جنگل و مرتع، برنامه‌ریزی مناسب برای حفاظت و مدیریت پایدار این جنگل‌ها را تسهیل خواهد کرد. اهمیت موضوع در شرایط فعلی که تغییر اقلیم فشار مضاعفی بر منابع آب و پوشش گیاهی وارد می‌کند دوچندان است. از این‌رو، شناسایی و تحلیل پیامدهای مستقیم و غیرمستقیم چرای دام بر ساختار و عملکرد گونه‌های شاخص و خوش‌خوراکی چون بادام کوهی، ضرورتی انکارناپذیر برای ارائه راهکارهای مدیریتی علمی و پایدار است. بر همین اساس، این پژوهش در پی پاسخ به پرسش‌های زیر است: ۱- چرای دام چه تأثیری بر ویژگی‌های

گونه تفاوت معناداری از خود نشان ندادند. بنابراین به‌منظور درک بهتر موضوع، پژوهش‌های مرتبط با تأثیر تنش‌های محیطی بر تغییر ویژگی‌های میکروسکوپی روزنه و کرک درختان ذکر می‌شود. تحقیق درباره ساختار میکروسکوپی برگ گونه‌های جنگلی زاگرس نشان داد که تراکم کرک‌های اپیدرم و ابعاد روزنه‌ها، اثر مهمی در کاهش تعرق و محافظت از بافت‌های داخلی در برابر خشکی و گردوغبار دارد (Soheili et al., 2023a). پژوهشی دیگر روی بلوط ایرانی در سه طبقه ارتفاعی و دو اقلیم مدیترانه‌ای و نیمه‌مرطوب نشان داد که برگ‌ها با تعدیل ویژگی‌های آناتومیکی از جمله سطح ویژه روزنه و شاخص پلاستیسیته، با تغییرات ارتفاع از سطح دریا و اقلیم سازگاری می‌یابند (Soheili et al., 2023b). برگ درختان بلوط ایرانی با تغییر در ویژگی‌های میکروسکوپی طول و سطح ویژه روزنه‌ها و ابعاد کرک، خود را با شرایط اقلیمی و ارتفاعی تطبیق می‌دهد. در بررسی اقلیم مدیترانه‌ای، محتوای ماده خشک برگ‌ها بیشتر بود، ولی در اقلیم نیمه‌مرطوب طول و سطح ویژه برگ و ویژگی‌های روزنه همانند طول و عرض، تراکم و شاخص دهانه روزنه و نیز طول و ضخامت کرک‌ها افزایش یافت، اما تراکم کرک در اقلیم نیمه‌خشک بیشتر بود (Soheili et al., 2023c). تنش گردوغبار سبب تغییر برخی از ویژگی‌های روزنه به‌ویژه دهانه حفره آن شد و بر کارایی فتوسنتز تأثیر بازدارنده داشت (Naji & Taher pour, 2019). چرای دام موجب تغییر همه صفات ریخت‌شناسی برگ می‌شود و برگ‌ها از نظر تعداد و وزن کاهش می‌یابند. همچنین سرشاخه‌خواری توسط دام سبب افزایش تعداد خار در گیاه می‌شود و زادآوری را کاهش می‌دهد (Naji et al., 2022). استفاده از برگ و شاخه‌های درختان بلوط برای تعلیف دام به‌ویژه در زاگرس شمالی امری رایج است. این پدیده که به گل‌افزینی معروف است همانند هرس تاج درختان می‌تواند سبب اختلال در ساختار، شکل طبیعی و در

میکروسکوپی روزنه و کرک برگ بادام کوهی دارد؟ ۲- رابطه بین تنش چرای دام و شاخص پلاستیسیته برگ بادام کوهی چگونه است و کدام یک از صفات میکروسکوپی برگ بیشترین حساسیت را به فشار چرای دام دارند؟ ۳- آیا تراکم رگبرگ‌ها (مجاری انتقال مواد غذایی) تحت تنش چرا در درخت بادام کوهی اختلاف معنی‌داری نشان می‌دهد؟

مواد و روش‌ها

منطقه پژوهش

پس از بازدید میدانی و ارزیابی مناطق مختلف جنگلی شهرستان ایلام و با بهره‌گیری از نظر کارشناسان منابع طبیعی و دامداران محلی، دو توده جنگلی دره ارغوان و چغاسبز که درختان آن به‌طور مرتب مورد چرای دام دامداران روستاهای اطراف قرار می‌گیرند، به‌عنوان مناطق پژوهش انتخاب شدند تا اثر شدت چرای دام بر ویژگی‌های میکروسکوپی برگ بادام کوهی مقایسه شود. انتخاب این توده‌ها با هدف افزایش پراکندگی نمونه‌ها در رویشگاه‌های مختلف و به‌منظور تفکیک اثر عوامل محیطی و پاسخ گیاه به تنش چرا انجام گرفت (شکل ۱). توده‌های بررسی‌شده از نظر ویژگی‌های بوم‌شناختی، از جمله شرایط اقلیمی، ارتفاع از سطح دریا، توپوگرافی و ترکیب فلورستیکی تقریباً مشابه بودند. در مرکز هر توده، یک پلات یک‌هکتاری تعیین شد تا موقعیت مکانی GPS و ویژگی‌های محیطی از جمله ارتفاع، شیب،

شیوه اجرای پژوهش

نمونه‌برداری برگ

نمونه‌برداری از شاخه‌های پایینی (در معرض چرای دام) و شاخه‌های بالایی (خارج از دسترس دام) در همان پایه انجام گرفت. پایه‌ها در راستای شیب غالب انتخاب شدند تا اثر توپوگرافی بر ویژگی‌های بررسی‌شده به کمترین حد برسد. به‌طور کلی، از هر توده سه پایه و در دو سطح تنش چراشده/نشده نمونه‌برداری شدند. برای هر پایه، ارتفاع و طول تاج به‌ترتیب به‌طور میانگین ۲ و ۲/۵ متر ثبت شد. این پایه‌ها به‌گونه‌ای انتخاب شدند که نماینده مناسبی از تنوع درون‌توده‌ای و اثر چرای دام بر گونه‌مندظر باشد. ۱۰ نمونه برگ از هر پایه و هر سطح تنش انتخاب شدند (در مجموع ۳۰ برگ سالم و ۳۰ برگ چراشده). نمونه‌های برگ در کیسه‌های پلاستیکی قرار داده شدند و شماره‌گذاری بر اساس محل نمونه‌برداری، شماره درخت و نوع تنش چراشده/نشده انجام گرفت. نمونه‌ها به آزمایشگاه گروه علوم جنگل دانشگاه ایلام منتقل شدند.

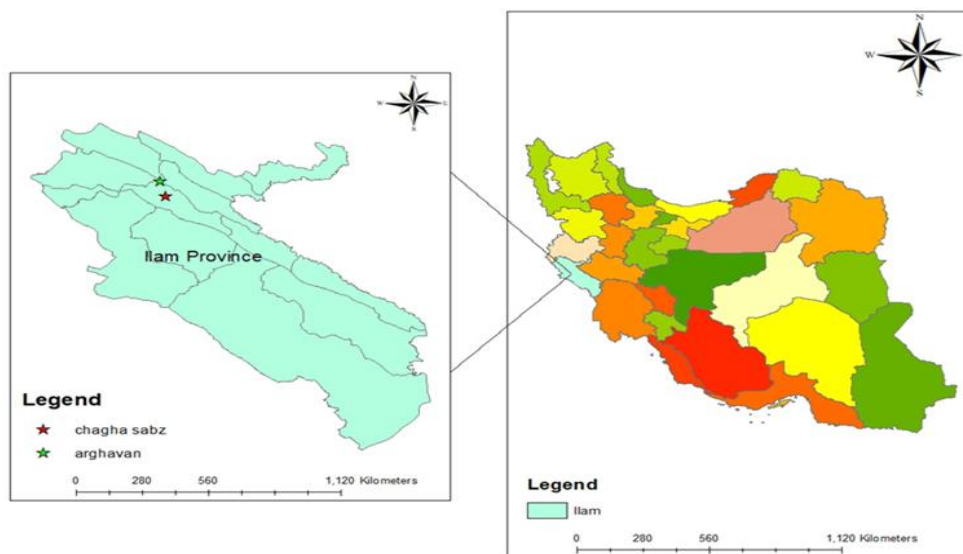
جدول ۱- اطلاعات پایه از موقعیت جغرافیایی و ویژگی‌های آب‌وهوایی سالیانه دو رویشگاه

Table 1. Basic information on the geographical location and annual climatic parameters of the two studied stands

میانگین بارش (mm) MP*	میانگین دما (°C) MT*	ارتفاع از سطح دریا (m) Height above sea level	طول جغرافیایی (UTM) Altitude	عرض جغرافیایی (UTM) Latitude	شهرستان The County	منطقه Sampling site
571.8	17.8	2008	639600	3721228	ایلام (Ilam)	ارغوان Argavan
571.8	17.8	1810	5205679	3984376	ایلام (Ilam)	چغاسبز Choga-Sabz

اطلاعات دما و بارش جدول ۱ از ایستگاه هواشناسی ایلام طی یک دوره ۲۵ ساله (۱۴۰۱-۱۳۷۷) خورشیدی گرفته شده است.

*MT: Mean Temperature; MP: Mean Precipitation



شکل ۱- دو ستاره رنگی موقعیت توده‌های بررسی‌شده در شهرستان ایلام را روی نقشه ایلام نشان می‌دهد.

Figure 1. Two colored stars indicate the location of the studied stands in Ilam County on the map of Ilam

اندازه‌گیری ویژگی‌های میکروسکوپی برگ

برای اندازه‌گیری صفات میکروسکوپی روزنه، با توجه به وجود کرک روی سطوح بالا و پایین برگ‌ها، ابتدا با نوارچسب معمولی و تیغ، کرک‌ها حذف شدند تا سطح اپیدرم راحت‌تر قابل مشاهده با میکروسکوپ باشد. سپس با استفاده از اسکالپل از سطح پشتی برگ‌ها برش‌های نازکی به مساحت حدود ۱ سانتی‌متر مربع تهیه شد. برای حذف کلروفیل، نمونه‌های برگ در مخلوطی از اسید استیک (۵ درصد) و پروکسید هیدروژن (به نسبت ۱/۵ در حجم ۱۰۰ سی‌سی) در دمای حدود 100 ± 2 درجه سانتی‌گراد به مدت یک ساعت در حمام آب گرم قرار گرفتند تا با حذف رنگدانه‌های سبز فتوسنتزی اپیدرم‌های فوقانی و تحتانی برگ‌ها به رنگ سفید شفاف درآیند. پس از شست‌وشوی چندباره با آب مقطر، اپیدرم‌ها به دقت از هم جدا شدند و برای رنگ‌آمیزی ترکیبی به مدت حدود ۲۰ دقیقه در محلول سافرانین با غلظت ۱ درصد و سپس به مدت ۵ دقیقه در متیل بلو قرار گرفتند. در ادامه، به منظور آب‌گیری نمونه‌ها از سری‌های الکل اتانول با غلظت‌های افزایشی ۷۵، ۸۵ و ۱۰۰ درصد استفاده شد. نمونه‌ها روی لام شیشه‌ای قرار داده شده و با چسب کانادا بالزام اندود

شدند و پس از خشک شدن در دمای اتاق و شماره‌گذاری با نرم‌افزار (True chrome metrics, Fuzhou, China) متصل به میکروسکوپ نوری (OLYMPUS) با بزرگنمایی $40\times$ و $10\times$ بررسی و تصویربرداری شدند.

ویژگی‌های میکروسکوپی برگ شامل طول و پهنای روزنه، طول و عرض حفره روزنه، شاخص حفره روزنه، شاخص روزنه‌ای، تراکم روزنه، طول و عرض کرک و تراکم کرک و تراکم رگبرگ اندازه‌گیری شدند (جدول ۲). اندازه‌گیری‌ها در هر میدان زیر میکروسکوپ به مساحت حدود ۰/۵ میلی‌متر مربع و بر اساس الگوی Z انجام گرفت. در هر سطح تنش و برای هر پایه، ۵۰ روزنه بر اساس الگو انتخاب و ویژگی‌های مدنظر اندازه‌گیری شدند (در مجموع برای هر سطح تنش چراشده/ نشده و شش پایه در دو توده، ۳۰۰ روزنه بررسی شد). شمارش و اندازه‌گیری ویژگی‌های کرک نیز همانند اندازه‌گیری یادشده انجام گرفت. واحد اندازه‌گیری، شکل اختصار و روش فرمول اندازه‌گیری ویژگی‌های بررسی‌شده در جدول ۲ خلاصه شده است.

جدول ۲- مشخصات صفات میکروسکوپی، واحدهای اندازه‌گیری، فرمول‌های اندازه‌گیری ویژگی‌های بررسی شده از برگ درختان بادام کوهی (*Prunus argentea*)

Table 2. Morphological characteristics, measuring units, formula and the roles and importance of the traits of *Prunus argentea*

ویژگی Trait	واحد اندازه‌گیری Unit	معادل انگلیسی/اختصار English Equivalent/ Abbreviation	روش و فرمول اندازه‌گیری Measuring Method and Formula
طول روزنه	میکرومتر (μm)	Stomata length (SL)	فاصله بین دو انتهای روزنه
پهنای روزنه	میکرومتر (μm)	Stomata width (SW)	بیشترین فاصله عرضی روزنه
طول حفره روزنه	میکرومتر (μm)	Stomata pore length (SPL)	طول بخش داخلی دهانه
عرض حفره روزنه	میکرومتر (μm)	Stomata pore width (SPW)	عرض بخش داخلی منفذ
تراکم روزنه	N/mm^2 تعداد در میلی‌متر مربع	Stomata density (SD)	$\text{SD} = \text{N}/0.5$
شاخص منفذ روزنه	میکرومتر مربع $\times$ تعداد در میلی‌متر مربع	Stomata pore index (SPI)	$\text{SPI} = (\text{SD}^2 \times \text{SL}^2) \times 10^{-4}$
شاخص روزنه	درصد (%)	Stomata index (SI)	نسبت تعداد روزنه‌ها به مجموع سلول‌های اپیدرمی Total stomata to the total epidermal cells $\text{SI} = (\text{SD}/(\text{SD}+\text{ED})) \times 100$
طول کرک	میکرومتر (μm)	Trichome length (TL)	فاصله بین دو انتهای کرک Distance between Bottom to Tip
عرض کرک	میکرومتر (μm)	Trichome width (TW)	بیشترین فاصله عرضی کرک Highest Width
تراکم کرک	تعداد در میلی‌متر مربع N/mm^2	Trichome density (SD)	$\text{TD} = \text{N}/0.5$
تراکم رگبرگ	تعداد در میلی‌متر مربع N/mm^2	Vein Density (VD)	$\text{VD} = \text{N}/0.5$
شاخص پلاستیسیته	بدون واحد	Plasticity index (PI)	$\text{PI} = 1 - x/X$ کمترین مقدار مقدار x: Lowest average value بیشترین مقدار مقدار X: Highest average value

نتایج

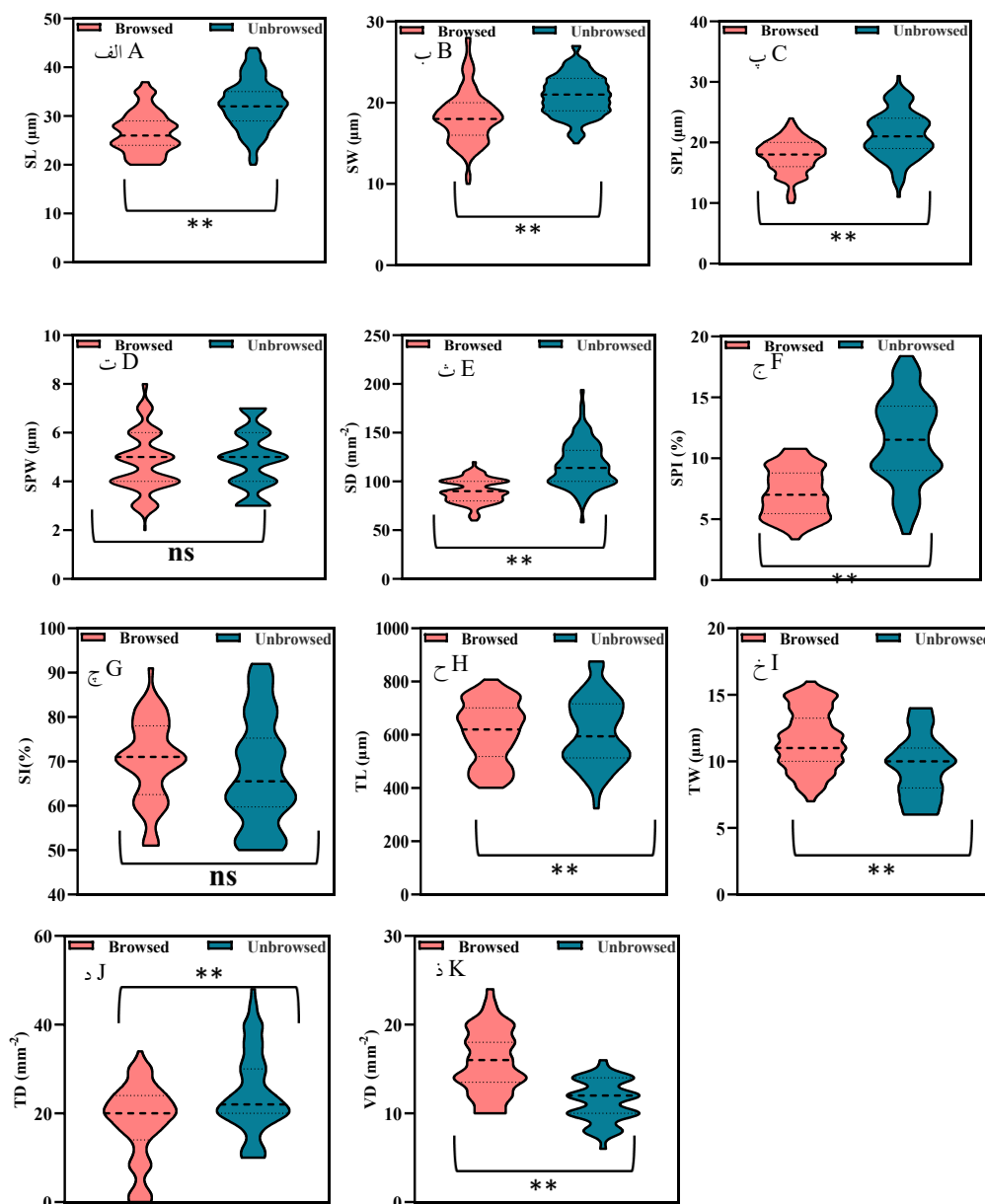
در گونه بادام کوهی (*Prunus argentea*)، چرا تأثیر معناداری بر صفات میکروسکوپی روزنه و کرک برگ داشت. میانگین طول روزنه (شکل ۲ الف) در شاخه‌های چراشده ۲۶/۶۸ میکرومتر بود که نسبت به شاخه‌های بدون چرا به طول ۳۲/۴۲ میکرومتر کاهش معناداری نشان داد ($P < 0.01$). پهنای روزنه (شکل ۲ ب) در نمونه‌های چراشده ۱۸/۲۶ میکرومتر و در نمونه‌های چراشده ۲۰/۸۷ میکرومتر اندازه‌گیری شد ($P < 0.01$). طول حفره روزنه (شکل ۲ پ) تحت تنش چرا ۱۷/۷۲ میکرومتر و در شرایط بدون چرا ۲۱/۲۶ میکرومتر گزارش شد که اختلاف معناداری نشان داد ($P < 0.01$). در مقابل، عرض حفره روزنه (شکل ۲ ت) بین دو تنش چرا اختلاف معناداری نشان نداد. تراکم روزنه‌ها (شکل ۲ ث) در نمونه‌های چراشده

روش تحلیل

به‌منظور بررسی داده‌ها، ابتدا نرمال بودن آنها با استفاده از آزمون شاپیرو-ویلک (Shapiro-Wilk) ارزیابی شد. برای مقایسه میانگین صفات نمونه‌های چراشده/نشده، در هر گونه به‌صورت جداگانه از آزمون t مستقل در سطوح احتمال ۱ و ۵ درصد استفاده شد. برای نمایش نتایج، پس از هر مقایسه، نمودارها همراه با حروف نشان‌دهنده تفاوت‌های معنادار ترسیم شدند. همچنین به‌منظور بررسی الگوی پراکندگی صفات و شناسایی مهم‌ترین متغیرهای مؤثر در تفکیک گروه‌های چراشده/نشده، از تحلیل مؤلفه‌های اصلی (PCA) بهره گرفته شد. همه آنالیزها با استفاده از نرم‌افزارهای SPSS (نسخه ۲۷) و R (نسخه ۴) و رسم اشکال با استفاده از نرم‌افزار GraphPad Prism (نسخه ۸) انجام گرفت.

چشمگیری داشت. نتایج بررسی شاخص منفذ روزنه نشان داد که چرا اثر معنی‌داری بر کاهش این شاخص در گونه بررسی شده داشت ($P < 0.01$). تفاوت معنی‌داری در شاخص روزنه‌ای بین شرایط چراشده/نشده در گونه مدنظر مشاهده نشد (شکل ۲ چ).

۹۰/۱۱ در میلی‌متر مربع و در نمونه‌های بدون چرا ۱۱۷/۴۲ در میلی‌متر مربع بود که کاهش معناداری را در سطح ۱ درصد نشان داد ($P < 0.01$). شاخص حفره روزنه (شکل ۲ ج) نیز در شرایط چراشده/نشده به‌ترتیب ۷/۱۶ و ۱۱/۴۹ محاسبه شد که کاهش



شکل ۲- نمودار ویالون پلات تفاوت در میانگین ویژگی‌های میکروسکوپی روزنه و کرک در برگ درخت بادام کوهی بین سرشاخه‌های چراشده/نشده

Figure 2. Violin plot of the difference in the average microscopic traits of stomata and trichomes in mountain almond tree leaves between browsed/unbrowsed branches. Stomatal length (SL), stomatal width (SW), stomatal pore length (SPL), stomatal pore width (SPW), stomatal density (SD), stomatal plasticity index (SPI), and stomatal index (SI) as well as Trichome length (TL), trichome width (TW), trichome density (TD), and vein density (VD). Significant at * $P < 0.05$, highly significant at ** $P < 0.01$; ns = not significant.

به‌ویژه طول، عرض و تراکم کرک (همگی برابر با ۱). در مقابل، شاخص روزنه در شرایط چراشده (۰/۹۹) بیشتر از شرایط چراننده (۰/۴۶) بود (جدول ۳). همان‌طور که در جدول ۴ و شکل ۳ نشان داده شده است، نتایج تحلیل مؤلفه‌های اصلی بیانگر آن بود که دو مؤلفه نخست به‌ترتیب ۲۴/۳ و ۱۳/۷ درصد از واریانس کل را تبیین کردند. در شرایط بدون چرا، صفات تراکم روزنه، شاخص منفذ روزنه (SPI)، تراکم کرک (TD)، طول روزنه (SL)، طول منفذ روزنه (SPL)، عرض روزنه (SW) و عرض منفذ روزنه (SPW) بیشترین همبستگی را با محورهای اصلی داشتند که در این میان SD و SPI تأثیر بیشتری داشتند. در شرایط چراشده، تراکم رگبرگ (VD)، عرض کرک (TW) و طول روزنه (SL) بیشترین ارتباط را با مؤلفه‌ها نشان دادند. بررسی پراکنش صفات در فضای دوبعدی نشان داد که SL و TL در هر دو تیمار موقعیت مشابهی داشتند، درحالی که TD در شرایط بدون چرا و TW در شرایط چراشده همبستگی ضعیفی با مؤلفه‌های اصلی و تأثیر محدودی در تبیین تغییرات داشتند (شکل ۲، جدول ۵).

کرک‌ها در گونه بادام کوهی به‌صورت ساده، دراز و منفرد شناسایی شدند. میانگین طول کرک (شکل ۲ ح) در نمونه‌های چراشده/ نشده به‌ترتیب ۶۱۰/۷۱ و ۳۱۳/۲۲ میکرومتر بود که اختلاف معناداری نشان داد ($P < 0.01$). میانگین افزایش طول کرک در شاخه‌های بادام چراشده نسبت به شاخه‌های سالم ۹۵ درصد بود. عرض کرک (شکل ۲ خ) نیز به‌طور معناداری تحت تأثیر چرا قرار گرفت، به‌طوری که در شاخه‌های چراشده ۱۱/۵۹ میکرومتر و در شاخه‌های چراننده ۴/۹۲ میکرومتر اندازه‌گیری شد ($P < 0.01$). همچنین تراکم کرک (شکل ۲ د) در اثر چرا افزایش یافت و از ۱۲/۶۱ به ۱۸/۱۶ عدد در میلی‌متر مربع رسید که افزایش ۴۴ درصدی داشت. تراکم رگبرگ (شکل ۲ ذ) نیز تحت تأثیر تنش چرا قرار گرفت و اختلاف معناداری نشان داد، به‌طوری که از ۱۱/۳۲ عدد در میلی‌متر مربع در نمونه‌های چراشده به ۱۵/۷۲ عدد در میلی‌متر مربع در نمونه‌های چراشده رسید که بیانگر افزایش ۳۸/۹ درصدی است. شاخص پلاستیسیته (انعطاف‌پذیری) نشان داد که اغلب صفات در شرایط بدون چرا مقادیر بیشتری داشتند،

جدول ۳- شاخص پلاستیسیته گونه درختی بادام کوهی در شرایط چراشده و چراننده

Table 3. Phenotypic plasticity index of *Prunus argentea* under browsed and unbrowsed conditions

Traits	<i>Prunus argentea</i>	
	Browsed	Unbrowsed
SL (μm)	0.46	0.55
SW (μm)	0.64	0.44
SPL (μm)	0.58	0.65
SPW (μm)	0.75	0.57
TL (μm)	0.50	1.00
TW (μm)	0.56	1.00
TD (mm^{-2})	1.00	1.00
SD (mm^{-2})	0.50	0.70
SPI (%)	0.69	0.79
SI (%)	0.99	0.46
VD (mm^{-2})	0.58	0.63

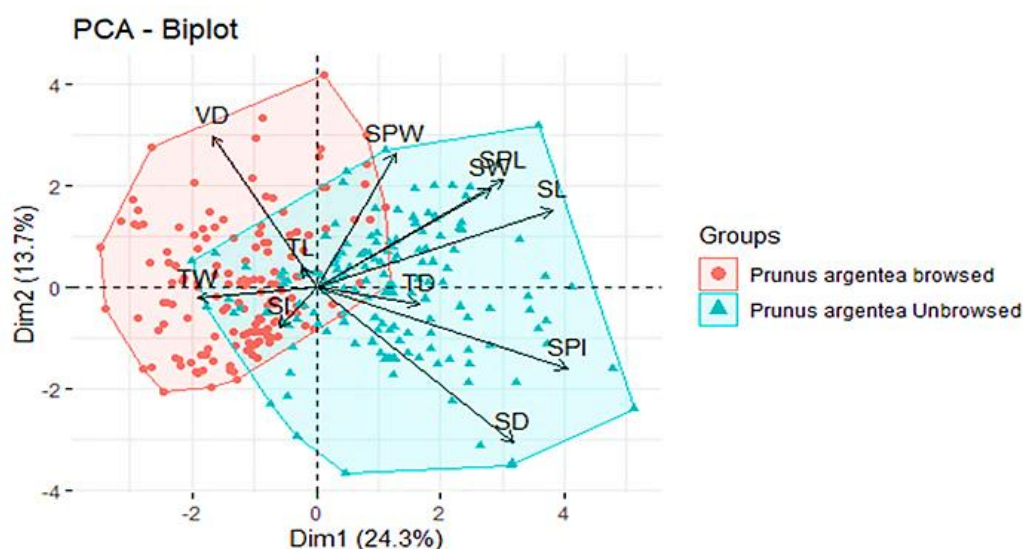
توضیحات: طول روزنه (SL)، عرض روزنه (SW)، طول منفذ روزنه (SPL)، عرض منفذ روزنه (SPW)، تراکم روزنه (SD)، شاخص منفذ روزنه (SPI)، شاخص روزنه (SI)، طول کرک (TL)، عرض کرک (TW)، تراکم کرک (TD)، تراکم رگبرگ (VD).

جدول ۴- همبستگی پیرسون تجزیه و تحلیل مؤلفه‌های اصلی (PCA) بین ویژگی‌های روزنه، کرک و رگبرگ برگ و محورهای اول و دوم در سرشاخه‌های چراشده/نشده گونه بادام کوهی (*Prunus argentea*)

Table 4. Pearson correlation and principal component analysis (PCA) between stomatal, trichome, and vein traits and the first and second principal components in browsed and unbrowsed branches of *Prunus argentea*

Traits	<i>Prunus argentea</i>	
	Axis 1	Axis 2
SL	0.748***	0.298***
SW	0.553***	0.38***
SPL	0.592***	0.413***
SPW	0.25***	0.516***
TL	-0.058 ^{ns}	0.091 ^{ns}
TW	-0.491***	-0.056 ^{ns}
TD	0.426***	-0.081 ^{ns}
SD	0.717***	-0.71***
SPI	0.913***	-0.372***
VD	-0.489***	0.766***
SI	-0.174 ^{ns}	-0.203 ^{ns}

طول روزنه (SL)، عرض روزنه (SW)، طول منفذ روزنه (SPL)، عرض منفذ روزنه (SPW)، تراکم روزنه (SD)، شاخص منفذ روزنه (SPI)، شاخص روزنه (SI)، طول کرک (TL)، عرض کرک (TW)، تراکم کرک (TD). *** بسیار معنادار در سطح $\alpha=0.001$ ؛ ns معنادار نبودن.

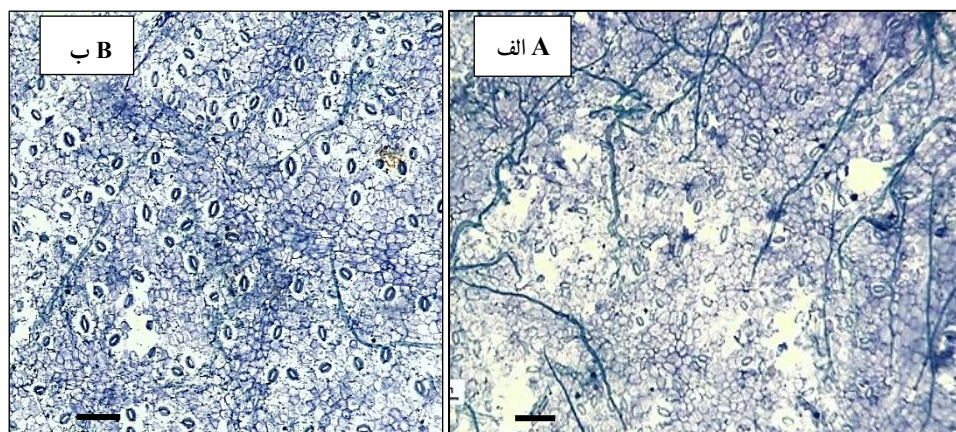


شکل ۳- تجزیه و تحلیل مؤلفه‌های اصلی (PCA) ویژگی‌های برگ بادام کوهی در موقعیت چراشده و چراننده

Figure 3. Principal component analysis (PCA) of leaf traits of *Prunus argentea* under browsed and unbrowsed conditions

طول روزنه (SL)، عرض روزنه (SW)، طول دهانه روزنه (SPL)، عرض دهانه روزنه (SPW)، تراکم روزنه (SD)، شاخص حفره روزنه (SPI)، شاخص روزنه‌ای (SI)، طول کرک (TL)، عرض کرک (TW)، تراکم کرک (TD) و تراکم رگبرگ (VD)

Stomatal length (SL), stomatal width (SW), stomatal pore length (SPL), stomatal pore width (SPW), stomatal density (SD), stomatal pore index (SPI), stomatal index (SI), trichome length (TL), trichome width (TW), trichome density (TD) and vein density (VD).



شکل ۴- ریزساختار برگ بادام شرقی نمایانگر کرک‌ها و روزنه‌ها در شاخه‌های چراشده (الف) و چراننده (ب). خطوط مقیاس روی اشکال ۷۵ میکرون

Figure 4. Leaf micromorphology of *Prunus argentea*, showing trichomes and stomata on browsed (a) and unbrowsed (b) branches. Scale bars = 75 μ m

بحث

چرای دام ممکن است سبب تغییرات زیادی شود که به‌طور بالقوه بر سازوکارهای اکوفیزیولوژیکی مؤثر در تثبیت یا از دست دادن کربن از طریق فتوسنتز اثرگذار است؛ فرایندی بنیادین که تعادل کربنی اکوسیستم‌ها را تعیین می‌کند. چرای دام با تأثیر بر فیزیولوژی گیاه، روابط میان عملکرد اکوسیستم و نوسان‌های جریان کربن را تغییر می‌دهد (Polley et al., 2008). در واقع، گیاهخواران سبب آسیب ساختاری، حذف زی‌توده گیاهان، کاهش سطح برگ برای فتوسنتز و در نهایت تخریب بیش از حد جنگل‌ها در سراسر جهان شده‌اند (Yin et al., 2020). کوتوله شدن و کوتاه ماندن برگ‌ها در درختان چراشده این فرضیه اولیه را تقویت می‌کند که گیاهان در اثر چرا، سرمایه‌گذاری برای تولید و رشد برگ را کاهش می‌دهند و تعداد و زی‌توده برگ کمتری تولید می‌کنند. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که در اثر چرا، مقدار تولید اکسین در برگ‌های گیاه تغییر می‌کند. در اثر تکرار آسیب و چرای برگ، تولید هورمون اکسین در بافت‌های اطراف گیاه افزایش می‌یابد. سطوح بالاتر اکسین، سیگنال آزاد شدن هورمون‌های اسید جاسمونیک (نوعی هورمون بازدارنده رشد) را برای دفاع گیاه ایجاد می‌کند. افزایش سطح اسید

جاسمونیک با رشد کند و نامنظم گیاه همراه است که اغلب به‌شکل کاهش تعداد سلول‌های بافتی مشاهده می‌شود (Zhang & Turner, 2008; Machado et al., 2016). کاهش سطح و ضخامت برگ ممکن است پیامدهایی مانند تغییر در انتقال آب درون برگ و افزایش اتلاف آب برگ داشته باشد. این موضوع در پژوهش حاضر بررسی نشد، اما احتمالاً تغییراتی که در ویژگی‌های برگ ایجاد می‌شود، از طریق تغییر برخی ویژگی‌ها همانند تنظیم اندازه روزنه‌ها خنثی می‌شود تا عملکرد بهینه برگ حفظ شود (Leonard et al., 2024).

یافته‌های این تحقیق نشان داد که چرای دام اثر منفی معناداری بر ویژگی‌های میکروسکوپی برگ بادام کوهی (*Prunus argentea*) بر جای گذاشته است. روزنه‌ها که منافذ ریزی روی برگ هستند و در فرایند فتوسنتز و دفع آب از طریق تعرق اثر دارند، به‌طور معمول حدود ۵ درصد از کل سطح برگ را اشغال می‌کنند (Fricker & Willmer, 1996). کاهش طول و عرض روزنه و همچنین کاهش طول منفذ روزنه در شاخه‌های چراشده، بیانگر نوعی سازوکار تطابقی گیاه در برابر تنش‌های محیطی است. فرضیه ابتدایی در این پژوهش بدین صورت بود که چرای دام سبب کاهش اندازه و تراکم روزنه‌ها می‌شود، زیرا با کاهش

سطح برگ، نیاز گیاه به آب کمتر می‌شود که یافته‌های این تحقیق، فرضیه اولیه را به اثبات رساند. این نتایج با یافته‌های Leonard et al. (2024) متفاوت بود. دلیل این تفاوت را می‌توان به خصوصیات گونه و توزیع مجدد منابع غذایی در برگ‌های چراشده یا تغییر در تولید و تنظیم هورمون‌ها در بافت برگ در حال رشد هنگام وقوع چرای دام نسبت داد (Fornoni, 2011). پژوهش‌های پیشین نشان داد که سابقه چرای بیش از حد می‌تواند سبب کوتولگی گیاهان و کاهش چشمگیر فتوسنتز شود (Ren et al., 2017). کاهش ابعاد روزنه‌ها به عنوان پاسخ سازگاری به تنش چرا می‌تواند سبب کاهش تبخیر و تعرق و در نتیجه صرفه‌جویی در مصرف آب گیاه شود. این سازوکار به‌ویژه در اکوسیستم‌های نیمه‌خشک و خشک که به‌طور معمول خاک با کمبود رطوبت همراه است، می‌تواند یک راهبرد بقا محسوب شود. به‌طور معمول از رفتارهای ناهمگن روزنه‌ها برای محاسبه رسانایی برگ در تبادل بخار آب استفاده می‌شود که بر مقدار فتوسنتز گیاهان تأثیر دارد (Kamakura et al., 2011). همان‌طور که نتایج پژوهش حاضر نشان داد (شکل ۲)، تنش چرا سبب تغییر ابعاد و اندازه سلول‌های روزنه می‌شود که می‌تواند قدرت رسانایی و تبادل آب روزنه‌ها را کاهش دهد. همچنین مقدار تعرق در گیاه تحت تنش با مقدار فتوسنتز خالص و رسانایی روزنه‌ها تغییرات همزمانی داشته است (Bolger & Turner, 1998).

تعداد روزنه‌ها و الگوی پراکنش آنها در سطح برگ می‌تواند به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم تحت تأثیر محیط رشد قرار گیرد. تراکم روزنه‌ها یکی از عوامل مهمی است که ممکن است هدایت و عملکرد آنها را تنظیم کند (Doheny-Adams et al., 2012). همچنین کاهش معنادار تراکم روزنه در شاخه بادام‌کوهی چراشده نسبت به شاخه‌های چران نشده (شکل ۲ ث) نشان می‌دهد که کاهش تراکم روزنه با هدف کاهش تبخیر سطحی برگ، یکی از پاسخ‌های

شناخته‌شده گیاهان تحت استرس‌های مکانیکی و تنش‌های اکولوژیکی است. برای مقابله با محدودیت آب، گیاهان ممکن است روزنه‌های خود را برای به حداقل رساندن اتلاف آن کاهش دهند. با این حال، بسته شدن روزنه‌ها ممکن است جذب CO_2 را کاهش دهد و سبب کاهش سرعت فتوسنتز نیز شود و رشد گیاه را مهار کند. از این‌رو، گیاهان ممکن است با تبادل بین اتلاف آب و جذب CO_2 مواجه شوند. برای مثال Case & Barrett (2001) دو جمعیت از گیاه *Wurmbia dioica* (R.Br.) F.Muell. را به‌طور جداگانه در شرایط تنش مرطوب و خشک بررسی کردند. نتایج نشان داد که روزنه‌ها در جمعیت‌های تحت تنش خشکی تا حدی بسته می‌شوند تا اتلاف آب را به حداقل برسانند و سرعت فتوسنتز را کاهش دهند. سازوکارهای دقیق پاسخ روزنه‌ها به تنش چرای دام را به‌راحتی نمی‌توان توضیح داد، زیرا چرا شامل مجموعه‌ای پیچیده از عوامل است.

شاخص منفذ روزنه، معیاری یکپارچه از اندازه و تراکم روزنه‌هاست که به‌منزله نماینده‌ای برای پاسخ به استرس نیز کاربرد دارد (Bucher et al., 2016). شاخص SPI (شکل ۲ ج) نیز در شرایط چراشده کاهش معنی‌دار نشان داد که نمایانگر افت توانایی برگ در تنظیم تبادلات گازی است (Shen et al., 2013). هماهنگی صحیح بین فتوسنتز و رفتار روزنه‌ها برای عملکردهای مختلف گیاه ضروری است. در پژوهش‌های متعددی اثرهای گیاهخواری بر فتوسنتز بررسی شده است (Chen et al., 2005; Peng et al., 2007; Kerchev et al., 2012). این اطلاعات کمی درباره ارتباط ویژگی‌های روزنه و چرا وجود دارد. Yang et al. (2007) در بررسی روزنه‌های گیاه *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev نشان دادند که رطوبت خاک اولین عامل تعیین‌کننده تراکم روزنه است و پس از آن بارندگی سالانه قرار دارد که نشان می‌دهد دسترسی به رطوبت لازم، عامل اصلی اکولوژیکی مؤثر بر تراکم روزنه‌هاست. آنها

در داخل برگ‌ها، هدایت هیدرولیکی برگ اغلب براساس تراکم رگبرگ (Flexas et al., 2013) و تراکم روزنه‌ها (Pittermann et al., 2014) تعیین می‌شود. برخی از پژوهش‌ها بر روابط بین هدایت هیدرولیکی برگ و تراکم رگبرگ متمرکز شده‌اند (Xiong et al., 2016; Tabassum et al., 2015). پژوهش‌ها نشان داده‌اند که طول زیاد برگ برای بهبود هدایت هیدرولیکی برگ و افزایش تبادلات روزنه مفید است (Brodrribb & Field, 2010; Field et al., 2011; Nardini et al., 2012). برگ‌ها نسبت به دیگر اندام‌های گیاه از حساسیت و انعطاف‌پذیری بیشتری به تغییرات محیطی برخوردارند (Klancnik & Gaberscik, 2015). شاخص پلاستیسیته نشان داد که اغلب صفات در شرایط بدون چرا مقادیر بیشتری داشتند، به‌ویژه طول، عرض و تراکم کرک. در مقابل، شاخص روزنه در شرایط چراشده (۰/۹۹) بالاتر از شرایط بدون چرا (۰/۴۶) بود. درباره تنش چرا پژوهش مشابهی وجود ندارد، ولی درباره عامل ارتفاع از سطح دریا و نیز اقلیم مشخص شد که در درخت بلوط ایرانی طول، پهنای تراکم و شاخص روزنه‌ای انعطاف‌پذیری کمتری در ارتفاعات بالا از خود نشان می‌دهند (Soheili et al., 2023c). Escobar-Sandoval et al. (2021) و Vitasse et al. (2013) اظهار داشتند که برگ‌ها در ارتفاعات بالا تحت تنش محیطی بیشتر، انعطاف‌پذیری کمتری از خود نشان می‌دهند که این امر بیشتر توسط ویژگی‌های محیطی محدود می‌شود تا جدایی ژنتیکی بین جمعیت‌ها. چرای طولانی‌مدت می‌تواند با تغییر در رشد گیاهان، بر پایداری جامعه گیاهی تأثیر بگذارد (Niu et al., 2015; Zuo et al., 2018). تحقیقات نشان داده است که انعطاف‌پذیری ریخت‌شناسی ناشی از چرای بیش از حد، بر شدت عملکرد فتوسنتزی در گیاه *Leymus chinensis* تأثیر گذاشته است (Ren et al., 2017). به‌طور کلی، پلاستیسیته (انعطاف‌پذیری فنوتیپی) به توانایی موجودات زنده در تغییر صفات ریخت‌شناسی،

همچنین نشان دادند که بازده مصرف آب در این گیاه با خشکسالی‌های محیطی افزایش چشمگیری می‌یابد و این گیاه به محتوای رطوبت خاک حساس است. با این حال، رطوبت خاک می‌تواند دوباره تحت تأثیر چرا قرار گیرد، زیرا شدت زیاد چرا سبب کاهش پوشش گیاهی شده و در نتیجه خاک سخت و خشک می‌شود. منافذ روزنه، مسیر مشترک ورود دی‌اکسید کربن به برگ و تبخیر آب از برگ‌ها هستند. اندازه حفره روزنه، ویژگی بسیار مهمی است که بر عملکرد و کارایی سلول روزنه‌ای تأثیر می‌گذارد که ارتباط نزدیکی با هیدرولیک گیاه نیز دارد (Ocheltree et al., 2012; Ouyang et al., 2017; Xiong & Nadal, 2020). ویژگی‌های روزنه همانند طول، عرض، تراکم و شاخص منافذ روزنه تحت تأثیر عوامل اقلیمی قرار می‌گیرند، به‌طوری‌که در ارتفاعات بالا در اقلیم نیمه‌مرطوب از مقدار بیشتری در مقایسه با اقلیم مدیترانه‌ای برخوردارند (Soheili et al., 2023c).

در پاسخ به گیاهخواری، گیاهان میزبان ممکن است ابزارهای دفع فیزیکی (مانند کرک‌ها و خارها) یا شیمیایی (مانند سموم، کاهش‌دهنده‌های قابلیت هضم و برخی متابولیت‌های ثانویه) از خود نشان دهند (Panda & Khush, 1995). ویژگی‌های برگ گیاه ممکن است بر ترجیح و انتخاب گیاهخواران تأثیر داشته باشد (Rauscher, 1979; Gianoli & Hamnunen, 2000). بر اساس نتایج پژوهش حاضر، چرای دام سبب افزایش طول، عرض و تراکم کرک شد که می‌تواند نوعی راهبرد دفاعی برای مقابله با تنش مکانیکی باشد (شکل‌های ۲ ح، خ، د). این یافته‌ها با نتایج قبلی درباره نقش کرک‌ها در سازگاری گیاهان به استرس‌های محیطی مطابقت دارد (Xu et al., 2023).

تراکم رگبرگ‌ها در شاخه‌های تحت تنش چرا افزایش نشان داد (شکل ۲ ذ) که همسو با پژوهش Wang et al. (2024) است که بیان کردند تراکم رگبرگ با افزایش تنش محیطی مانند خشکی و کمبود آب افزایش می‌یابد. با توجه به مسیر انتقال آب

فیزیولوژی یا رفتار و سازگاری با شرایط محیطی متفاوت اشاره دارد. (Wadgyamar & Austen, 2019). پارامترهای مربوط به انعطاف‌پذیری فنوتیپی و پاسخ‌های دفاعی گیاهان چراشده، به‌عنوان نشانگرهای اکولوژیکی، پتانسیل ساده‌سازی مدیریت توسط دامداران و سیاستگذاران را دارند.

تحلیل PCA نشان داد که چرای دام به‌طور معنی‌داری بر صفات میکروسکوپی برگ تأثیر گذاشته است و نمونه‌های چراشده و نشده به‌طور واضح از هم تفکیک شدند (شکل ۳). صفات مهم در بادام کوهی همانند تراکم روزنه، شاخص منفذ روزنه و تراکم کرک بیشتر تحت تأثیر قرار می‌گیرند و از اهمیت بیشتری در تفکیک برخوردارند. این نتایج اهمیت انتخاب صفات مورفولوژیکی خاص به‌عنوان شاخص‌های زیستی برای ارزیابی اثر چرای دام را برجسته می‌کند. همچنین، این تفاوت‌ها نشان‌دهنده راهبردهای متفاوت گیاه در مقابله با فشار چرای دام و تأکید بر برخی صفات میکروسکوپی خاص به‌عنوان شاخص‌های زیستی مهم است. بنابراین توانایی‌های سازگاری گیاهان با تغییرات محیط اطراف و زیستگاه مرتبط، به‌شدت به انعطاف‌پذیری ویژگی‌های روزنه و ویژگی‌های اکولوژیکی و فیزیولوژیکی برگ وابسته است.

نتیجه‌گیری

نتایج پژوهش حاضر نشان می‌دهد که چرا می‌تواند تغییرات پیچیده‌ای در سازگاری‌های گیاهان به‌ویژه برگ ایجاد کند. وجود دام در جنگل می‌تواند بر مقدار فتوسنتز و تولید و عملکرد گیاه تأثیر بازدارنده داشته باشد. در این پژوهش، همبستگی بین چرا و ویژگی‌های میکروسکوپی برگ از طریق پاسخ صفات

روزنه، کرک و رگبرگ برگ نشان داده شد. تأثیر چرای دام بر بیشتر ویژگی‌های آناتومیکی روزنه، کرک و رگبرگ مشهود بود. از یافته‌های مهم می‌توان به هماهنگی بین اندازه برگ با تغییر در ساختار آناتومیکی آن در شاخه‌های چراشده/ نشده اشاره کرد. شاخه‌های چراشده برگ‌هایی با ابعاد کوچک تولید کردند (Naji et al., 2022). شاخه‌های چراشده در گیاه تحت تنش، انرژی خود را بیشتر صرف تقویت ساختارهای دفاعی بافت برگ همانند کرک کرده‌اند و به همین دلیل، نرخ رشد و برخی دیگر از ویژگی‌های آناتومی آن تحلیل رفته است. به نظر می‌رسد در این سیستم، پاسخی قوی و وابسته به گونه-چرا رخ دهد، جایی که چرا بر صفات عملکردی به شیوه‌های متفاوتی در گونه‌های مختلف تأثیر می‌گذارد. پژوهش‌های آینده باید پاسخ‌های وابسته به گونه-چرا را در نظر بگیرند تا بتوان سازوکارهایی را که واقعاً می‌توان آنها را در مقیاس بزرگ برای توسعه هماهنگ صفات در نظر گرفت روشن کرد و مشخص کرد که کدام صفات باید به‌صورت مستقل بررسی شوند. پژوهش‌های بیشتر درباره تعامل عوامل اکولوژیکی فراتر از این پژوهش همانند تأثیر شدت‌های مختلف چرا، پاسخ گیاه به انواع چراکننده و زمان‌بندی جوانه‌زنی و چرا بر اثرهای هورمونی و فیزیولوژیکی می‌تواند به درک بهتر پاسخ گیاه به چرا تحت شرایط طبیعی کمک کند.

سپاسگزاری

نویسندگان لازم می‌دانند مراتب قدردانی خود را از کارکنان محترم آزمایشگاه مرکزی دانشگاه ایلام به‌ویژه بخش آناتومی گیاهی اعلام کنند.

References

- Abbasi, L., Shakeri, Z., Shabanian, N., & Bahari, M. (2015). Pollarding effects on Lebanon oak (*Quercus libani* Oliv.) leaf properties in Baneh forests. *Iranian Journal of Forest*, 7(1), 87-97. (In Persian).
- Ahmadi Sani, N., Babaie Kafaky, S., Mataji, A., & Razaghnia, L. (2017). Investigation on the multipurpose planning in Zagros forests. *Forest and Wood Products*, 69(4), 735-745. (In Persian).

- Bolger, T.P., & Turner, N.C. (1998). Transpiration efficiency of three Mediterranean annual pasture species and wheat. *Oecologia*, 115, 32–38.
- Brodribb, T.J., & Field, T.S. (2010). Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 13, 175–183. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01410.x>
- Bucher, S.F., Auerswald, K., Tautenhahn, S., Geiger, A., Otto, J., Müller, A., & Römermann, C. (2016). Inter- and intraspecific variation in stomatal pore area index along elevational gradients and its relation to leaf functional traits. *Plant Ecology*, 217(3), 229–240. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0564-2>.
- Case, A.L., & Barrett, S.C.H. (2001). Ecological differentiation of combined and separate sexes of *Wurmbea dioica* (colchicaceae) in sympatry. *Ecology*, 82(9), 2601–2616.
- Chen, S.P., Bai, Y.F., Lin, G.H., Liang, Y., & Han, X.G. (2005). Effects of grazing on photosynthetic characteristics of major steppe species in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Photosynthetica*, 43(4), 559–565.
- Doheny-Adams, T., Hunt, L., Franks, P.J., Beerling, D.J., & Gray, J.E. (2012). Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences* 367(1588), 547–555. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0272>.
- Escobar-Sandoval, M., Paques, L., Fonti, P., Martinez-Meier, A., & Rozenberg, P. (2021). Phenotypic plasticity of European larch radial growth and wood density along a 1,000 m elevational gradient. *Plant-Environment Interactions*, 2, 45–60. <https://doi.org/10.1002/pei3.10040>.
- Field, T.S., Brodribb, T.J., Iglesias, A., Chatelet, D.S., Baresch, A., Upchurch, G.R., Gomez, B., Mohr, B.A.R., Coiffard, C., Kvacek, J., & Jaramillo, C. (2011). Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(20), 8363–8366. <https://doi.org/10.1073/pnas.101445610>.
- Flexas, J., Scoffoni, C., Gago, J., & Sack, L. (2013). Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: an introduction to their measurement and coordination. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3965–3981. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert319>.
- Fornoni, J. (2011). Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 25(2), 399–407.
- Fricker, M., & Willmer, C. (1996). *Stomata*. Berlin: Springer Science & Business Media. 375p. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-0579-8>.
- Gianoli, E., & Hannunen, S. (2000). Plasticity of leaf traits and insect herbivory in *Solanum incanum* L. (Solanaceae) in Nguruman. *African Journal of Ecology*, 38, 183–187.
- Heidarlou, H.B., Shafiei, A.B., Erfanian, M., Tayyebi, A., Alijanpour, A. (2019). Effects of preservation policy on land use changes in Iranian Northern Zagros forests. *Land use policy*, 81, 76-90.
- Jahanbazy Goujani, H., Hosseini Nasr, S.M., Sagheb-Talebi, K., & Hojjati, S.M. (2013). Effect of drought stress induced by altitude, on four wild almond species. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 21(2), 373-386. doi: 10.22092/ijfpr.2013.3864. (In Persian).
- Jazirehi, M.H., & Ebrahimi Rostaghi, M. (2003). *Silviculture in Zagors*. University of Tehran Press, 508p. (In Persian).
- Kamakura, M., Kosugi, Y., Takanashi, S., Matsumoto, K., Okumura, M., & Philip, E. (2011). Patchy stomatal behavior during midday depression of leaf CO₂ exchange in tropical trees. *Tree physiology*, 31, 160–168. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq102>.

- Kerchev, P., Fenton, B., Foyer, C., & Hancock, R. (2012). Plant responses to insect herbivory: interactions between photosynthesis, reactive oxygen species and hormonal signaling pathways. *Plant Cell and Environment*, 35(2), 441–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02399.x>
- Klancnik, K., & Gaberscik, A. (2015). Leaf spectral signatures differ in plant species colonizing habitats along a hydrological gradient. *Journal of Plant Ecology*, 9, 442–450. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv068>.
- Kozlowski, T.T. (1999). Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14(6), 596–619.
- Leonard, H.E., Ciambone, M., & Pittermann, J. (2024). Species-specific responses drive browsing impacts on physiological and functional traits in *Quercus agrifolia* and *Umbellularia californica*. *PLoS ONE*, 19 (7), e0287160. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0287160>.
- Machado, R.A.R., Robert, C.A.M., Arce, C.C.M., Ferrieri, A.P., Xu, S., Jimenez-Aleman, G.H., an, T., Baldwin, I.T., & Erb, M. (2016). Auxin Is Rapidly Induced by Herbivore Attack and Regulates a Subset of Systemic, Jasmonate-Dependent Defenses. *Plant Physiology*, 172(1), 521–32. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00940>.
- Mbagwu, F.N., & Edeoga, H.O. (2006). Leaf Anatomy of Some Nigerian Species of *Vigna Savi* (Leguminosae Papilionoideae). *Agricultural Journal*, 1, 5-7.
- Mirdavoodi, H.R. (2014). Effect of grazing and environmental factors on the structure of Brant's oak stands of Zagros (Case study: Dalab Park, Ilam). *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 22(3), 461–472. <https://doi.org/10.22092/ijfpr.2014.12428>. (In Persian).
- Mohammadpour, M., Tatian, M.R., Tamartash, R., & Hosseinzadeh, J. (2018). Investigating the effects of grazing intensity on the structure and diversity of woody species in the Ilam Strait Dalab forest. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 26(3), 306–318. <https://doi.org/10.22092/ijfpr.2018.117735>. (In Persian).
- Mousa, Z., Soheili, F., oladi, R., & Naji, H.R. (2025). Anatomy of branch wood of *Amygdalus orientalis* Mill.: responses to livestock damage in the Zagros semi-arid forest (Ilam). *Iranian Journal of Forest*, 17(3), 395–408. <https://doi.org/10.22034/ijf.2025.506013.2044>. (In Persian)
- Mozaffarian, V.A. (2008). *Flora of Ilam*, Tehran: Farhang Moaser Publication.
- Naji, H.R., & Taher Pour, M. (2019). The effect of simulated dust storm on wood development and leaf stomata in *Quercus brantii* L. *Desert*, 24(1), 43–49. <https://doi.org/10.22059/JDESERT.2019.72435>.
- Naji, H.R., Janbakhshi, M., Heydari, M., Shirkhani, M.N., Azizi, K., & Woodward, S. (2022). Plasticity of Leaf Morphological Traits Impacted by Livestock Grazing on Trees in Zagros Semi-Arid Forest. *Environmental Sciences Proceedings*, 22(1), 60. <https://doi.org/10.3390/IECF2022-13092>
- Nardini, A., Pedà, G., & Rocca, N.L. (2012). Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytologist*, 196, 788–798. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04294.x>
- Niu, K., Messier, J., He, J.S., & Lechowicz, M.J. (2015). The effects of grazing on foliar trait diversity and niche differentiation in Tibetan alpine meadows. *Ecosphere*, 6(9), 150. <https://doi.org/10.1890/ES14-00547.1>
- Ocheltree, T.W., Nippert, J.B., & Prasad, P.V.V. (2012). Changes in stomatal conductance along grass blades reflect changes in leaf structure. *Plant, Cell & Environment*, 35, 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02470.x>
- Ouyang, W., Struik, P.C., Yin, X., & Yang, J. (2017). Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought. *Journal of Experimental Botany*, 68, 5191–5205. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx314>

- Panda, N., & Khush, G.S. (1995). *Host Plant Resistance to Insects*. CAB International, Wallingford, UK. 431p.
- Peng, Y., Jiang, G.M., Liu, X.H., Niu, S.L., Liu, M.Z., & Biswas, D.K. (2007). Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of four plant species with grazing intensities in Hunshandak Sandland, China. *Journal of Arid Environments*, 70(2), 304–315.
- Pittermann, J., Lance, J., Poster, L., Baer, A., & Fox, L.R. (2014). Heavy browsing affects the hydraulic capacity of *Ceanothus rigidus* (Rhamnaceae). *Oecologia*, 175(3), 801–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2947-1>.
- Polley, W., H., Frank, A.B., Sanabria, J., & Phillips, R.L. (2008). Inter-annual variability in carbon dioxide fluxes and flux–climate relationships on grazed and ungrazed northern mixed-grass prairie. *Global Change Biology*, 14, 1620–1632.
- Ren, W., Hu, N., Hou, X., Zhang, J., Guo, H., Liu, Z., Kong, L., Wu, Z., Wang, H., & Li, X. (2017). Long-term overgrazing-induced memory decreases photosynthesis of clonal offspring in a perennial grassland plant. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1331. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00419>.
- Sagheb Talebi, Kh., Sajedi, T., & Pourhashemi, M. (2014). Forests of Iran: A treasure from the past, a hope for the future. Springer, Netherlands, 152p. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7371-4>
- Shen, H.H., Wang, S.P., & Tang, Y.H. (2013). Grazing alters warming effects on leaf photosynthesis and respiration in *Gentiana straminea*, an alpine forb species. *Journal of Plant Ecology*, 6, 418–427. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt010>.
- Soheili, F., Panahi, P., Hatamnia, A.A., Woodward, S., Abdul-Hamid, H., & Naji, H.R. (2023a). Leaf Microstructure and Adaptation Relationships in Ten Woody Species from the Semi-Arid Forests. *Iranian Journal of Forest*, 15, 53-72. <https://doi.org/10.22034/ijf.2022.330879.1853>. (In Persian).
- Soheili, F., Heydari, M., Woodward, S., & Naji, H.R. (2023b). Adaptive mechanism in *Quercus brantii* Lindl. leaves under climatic differentiation: morphological and anatomical traits. *Scientific Reports*, 13, 3580. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30762-1>.
- Soheili, F., Heydari, M., Woodward, S., Abdul-Hamid, H., & Naji, H.R., (2023c). Adaptive plasticity of morphological and anatomical traits of Brant's oak (*Quercus brantii* Lindl.) leaves under different climates and elevation gradients. *Forest Science and Technology*. <https://doi.org/10.1080/21580103.2023.2182369>.
- Tabassum, M.A., Ye, Y., Yu, T., Zhu, G., Rizwan, M.S., Wahid, M.A., Peng, Sh., & Li, Y. (2016). Rice (*Oryza sativa* L.) hydraulic conductivity links to leaf venation architecture under well-watered condition rather than PEG-induced water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38, 92. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2109-7>.
- Rausher, M.D. (1979). Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology*, 60, 503– 511.
- Staver, A.C., Bond, W.J., Cramer, M.D., & Wakeling, J.L. (2012). Top-down determinants of niche structure and adaptation among African Acacias. *Ecology Letters*, 15 (7), 673–9. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01784.x>.
- Staver, A.C., & Bond, W.J. (2014). Is there a 'browse trap'? Dynamics of herbivore impacts on trees and grasses in an African savanna. *Journal of Ecology*, 102 (3), 595–602. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12230>
- Valipour, A., Plieninger, T., Shakeri, Z., Ghazanfari, H., Namiranian, M., & Lexer, M. J. (2014). Traditional silvopastoral management and its effects on forest stand structure in northern Zagros, Iran. *Forest Ecology and Management*, 327, 221-230.
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens J.F., & Keorner, C. (2013). Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*, 171(3), 663–678. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2580-9>

- Wadgyamar, S.M., & Austen, E.J. (2019). Shifting perspectives on the impacts of phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 224(3), 1009–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16210>.
- Wang, X., Chen, S., Yang, X., Zhu, R., Liu, M., Wang, R., & He, N. (2024). Adaptation mechanisms of leaf vein traits to drought in grassland plants. *Science of Total Environment*, 20(917), 170224. doi: 10.1016/j.scitotenv.2024.170224.
- Xiong, D., Yu, T., Zhang, T., Li, Y., Peng, S., & Huang, J.L. (2015). Leaf hydraulic conductance is coordinated with leaf morpho-anatomical traits and nitrogen status in the genus *Oryza*. *Journal of Experimental Botany*, 66, 741–748. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru434>.
- Xiong, D., & Nadal, M. (2020). Linking water relations and hydraulics with photosynthesis. *The Plant Journal*, 101, 800–815. <https://doi.org/10.1111/tpj.14595>.
- Yang, L., Han, M., Zhou, G., & Li, J. (2007). The changes of water-use efficiency and stoma density of *Leymus chinensis* along Northeast Chin transect, Shengtai Xuebao. *Acta Ecologica Sinica*, 27(1), 16–24.
- Yin, J., Li, X., Guo, H., Zhang, J., Kong, L., & Ren, W. (2020). Legacy effects of historical grazing alter leaf stomatal characteristics in progeny plants. *PeerJ*, 8, e9266. <https://doi.org/10.7717/peerj.9266>
- Zhang, Y., & Turner, J.G. (2008). Wound-Induced Endogenous Jasmonates Stunt Plant Growth by Inhibiting Mitosis. *Plos one*, 3(11), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003699>.
- Zuo, X., Zhang, J., Lv, P., Wang, S., Yang, Y., Yue, X., Zhou, X., Li, Y., Chen, M., Lian, J., Qu, H., Liu, L., & Ma, X. (2018). Effects of plant functional diversity induced by grazing and soil properties on above- and below ground biomass in a semiarid grassland. *Ecological Indicators*, 93, 555–561. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.032>.



Structural Adaptations of *Prunus argentea* (Lam.) Rehder) to Browsing in the Semi-Arid Zagros Forests: Evidence from Anatomical Alterations in the Leaf Stomata and Trichomes

L. Mahmoudi¹, F. Soheili², and H.R. Naji^{3*}

¹MSc. in Forest Ecology, Faculty of Agriculture and Natural Resources, Ilam University, P.O. Box, 69391-77111, Ilam, I.R. Iran

²Ph.D. in Forest Biological Sciences, Faculty of Agriculture and Natural Resources, Ilam University, P.O. Box, 69391-77111, Ilam, I.R. Iran

³Associate Prof., Faculty of Agriculture and Natural Resources, Ilam University, P.O. Box, 69391-77111, Ilam, I.R. Iran

(Received: 21 September 2025; Accepted: 16 November 2025)

Abstract

Introduction: The forests of western Iran are among the natural ecosystems whose regeneration has been severely disrupted by anthropogenic and natural factors. Among these, livestock browsing is one of the most significant drivers of vegetation degradation and morphological alterations in plant species. This biotic stress can impair plant competitive ability by damaging photosynthetic organs, reducing growth, and altering leaf structure. This study was conducted to investigate the effects of livestock grazing on the anatomical traits of leaf stomata and trichomes in *Prunus argentea* (Lam.) Rehder, a shrub species native to the region. Given the limited experimental and laboratory-based studies on the micro-morphological responses of this species to environmental stressors, the present study aims to elucidate how browsing induces changes in leaf microstructure, thereby triggering distinct adaptive responses that may reflect divergent survival strategies under browsing pressure. Furthermore, the study identifies which leaf traits exhibit the highest degree of plasticity in response to the stress. The findings may contribute to improved forest management and conservation of valuable tree species that are also important forage resources.

Materials and Methods: In each of two study sites near Ilam City (Darreh-ye Arghavan and Choghasabz), three individual *Prunus argentea* shrubs exposed to continuous livestock browsing were randomly selected (six shrubs in total). For each selected shrub, leaf samples were collected from both lower branches (accessible to browsing animals) and upper branches (out of reach of browsers). Sampling was conducted along the dominant slope direction at each site. Overall, six samples per site (three shrubs × two vertical canopy positions) were collected. From each shrub, 10 leaves were randomly collected from lower (browsed-accessible) and 10 from upper (non-browsed) branches. To enhance observation of stomata and trichomes, photosynthetic pigments were removed from the abaxial leaf surface. Following staining and preparation of microscopic sections, 11 anatomical traits related to stomata, trichomes, and vein density were measured using a digital camera equipped with image analysis software. All measurements were repeated to ensure high repetition and accuracy.

Results: The results indicated that livestock browsing significantly altered most leaf anatomical traits. Specifically, the mean length and width of stomata, stomatal pore length, stomatal density, and stomatal pore index were significantly reduced under browsing pressure. In contrast, trichome dimensions, including length, width, and density, showed a significant increase in browsing conditions. Principal component analysis (PCA) revealed that traits such as stomatal density and stomatal pore index contributed most to the separation of non-browsed samples, whereas vein density and trichome width were more influential in distinguishing browsed samples. Furthermore, leaf trichome traits exhibited higher phenotypic plasticity compared to stomatal traits in *Prunus argentea*.

Conclusion: Overall, livestock browsing exerted significant effects on all anatomical traits of stomata and leaf trichomes, leading to notable changes in both the size and density of these structures. The high plasticity observed in trichome-related traits suggests a strong adaptive capacity of *Prunus argentea* in response to browsing-induced stress and altered environmental conditions. Therefore, anatomical modifications in leaves likely impact plant performance and physiological efficiency, potentially reducing overall productivity.

Keywords: Almond shrub, Leaf phenotypic plasticity, Livestock browsing stress, Stomata and leaf trichomes, Zagros forests.