

تأثیر اندازه قطر درخت بر فنولوژی کامبیوم و رویش شعاعی ممرز (*Carpinus betulus L.*) در جنگل خیرود نوشهر

عباسعلی نوری صادق^۱، رضا اولادی^{۲*}، کامبیز پورطهماسی^۲ و وحید اعتماد^۲

- ۱- دانشجوی دکتری بیولوژی و آناتومی چوب، گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران
- ۲* - نویسنده مسئول، استادیار، گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران. پست الکترونیک: oladi@ut.ac.ir
- ۳- استاد، گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران
- ۴- دانشیار، گروه جنگل‌داری و اقتصاد جنگل، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۴/۲۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۰۶/۱۶

چکیده

با توجه به اهمیت ممرز (*Carpinus betulus L.*) در جنگل‌های هیرکانی، بررسی فعالیت کامبیوم و تشکیل حلقه رویش در طبقه‌های قطری مختلف این گونه درختی می‌تواند اطلاعات بیشتری در مورد مقدار و چگونگی رشد آن فراهم کند. در این راستا، زمان آغاز، پایان و طول دوره فعالیت کامبیوم (دوره رویش) و نیز نرخ رشد قطری در سه طبقه قطری مختلف (۲۵ تا ۳۵، ۳۵ تا ۳۶ تا ۵۰ و ۶۰ تا ۹۰ سانتی‌متر) در جنگل خیرود نوشهر طی فصل رویشی ۱۳۹۵ مطالعه شد. شیوه مورد استفاده در این پژوهش، انتخاب ۱۰۸۰ ریزنمونه از ارتفاع قطر برابر سینه درختان و بررسی میکروسکوپی بود. نتایج نشان داد که فعالیت کامبیوم در طبقه قطری نخست و دوم در اوایل اردیبهشت‌ماه آغاز شد و به ترتیب تا اواخر و اواسط مهرماه ادامه داشت. در طبقه قطری سوم، فعالیت کامبیوم با تأخیر قابل ملاحظه‌ای نسبت به طبقه‌های قطری نخست و دوم آغاز شد (اواخر اردیبهشت‌ماه) و زودتر از آن‌ها (در اوایل مهرماه) به پایان رسید. علاوه بر این، رشد قطری طبقه سوم به مراتب کمتر از دو طبقه دیگر بود. در بین درختان جوان و کم‌قطر، هماهنگی و رفتار مشابهی از نظر مقدار رشد روزانه مشاهده شد و با افزایش سن درخت و نزدیک شدن به سن دیرزیستی، همگنی رشد درون توده جنگلی کاهش یافت. در مجموع به نظر می‌رسد که درختان طبقه قطری نخست و دوم در مرحله بلوغ بودند و در نتیجه زمان‌بندی رویش آن‌ها به هم شبیه بود، اما درختان طبقه قطری سوم که نزدیک به سن دیرزیستی بودند، تفاوت قابل ملاحظه‌ای با دو طبقه قطری دیگر داشتند. واژه‌های کلیدی: تابع گومپرتز، جنگل‌های هیرکانی، رشد سالانه، طبقه قطری.

مقدمه

(Deslauriers *et al.*, 2003). تشکیل چوب برحسب گونه و آب‌وهوا از چند هفته تا چند ماه طول می‌کشد (Rathgeber *et al.*, 2011). گستردگی زیاد تغییرات در زمان‌بندی تشکیل چوب در مناطق جغرافیایی مختلف نشان‌دهنده انعطاف‌پذیری زیاد درختان در سازگاری رشدشان با شرایط محلی است (Rossi *et al.*, 2016). در سطح جهانی،

تشکیل چوب، مهم‌ترین ذخیره خالص زیست‌توده در بوم‌سازگان‌های جنگلی است و یک فرایند بسیار پویاست که توسط عوامل فیزیولوژی و محیطی تنظیم می‌شود که می‌توان آنرا برحسب شروع، نرخ (سرعت) و طول دوره تمایز سلولی، طبقه‌بندی کرد (Plomion *et al.*, 2001;)

عواملی مانند سن یا شادابی درخت (Rossi *et al.*, 2008a,) 2009 را مورد توجه قرار داده‌اند.

یکی از عوامل مهم درونی تأثیرگذار بر رشد قطری و فنولوژی کامبیوم که کمتر مورد توجه قرار گرفته است، سن درخت است. به‌طور معمول، تنوع ساختمان آناتومی و تنوع زیستی مربوط به درخت با افزایش سن آن افزایش می‌یابد (Michel & Winter, 2009). در سنین مختلف، واکنش درختان به شرایط محیطی تغییر می‌کند. ثابت شده است که تشکیل چوب در درختان مسن‌تر نسبت به درختان جوان‌تر، دیرتر آغاز می‌شود (Deslauriers *et al.*, 2003; Rossi *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2008b). با این حال، عوامل یا سازوکارهای محرک مانند پدیده رشد وابسته به سن، مغفول مانده‌اند (Peñuelas, 2005). برخی از پژوهش‌ها نشان دادند که نشانه‌های پیری (مانند افزایش مقاومت هیدرولیک، کاهش نرخ فتوسنتز و کاهش طول دوره تشکیل چوب) ممکن است بیشتر از سن درخت مربوط به ابعاد و بزرگی درخت باشد (Peñuelas, 2005; Petit *et al.*, 2008).

در یک توده جنگلی که درختان ریزاقلیم‌های یکسانی را تجربه می‌کنند، نشان داده شده که فنولوژی کامبیوم با توجه به گونه‌ها و به‌ویژه سن، ابعاد و بزرگی درخت تغییر می‌کند (Rossi *et al.*, 2007, 2008a; Rathgeber *et al.*, 2011). همچنین، ثابت شده که در گونه‌های مختلف، حساسیت اقلیمی رشد شعاعی با سن درخت تغییر می‌یابد (Vieira *et al.*, 2009). اما این شواهد به‌طور کلی تأیید نشده‌اند (Esper *et al.*, 2008).

ممرز (*Carpinus betulus* L.) فراوان‌ترین گونه درختی در جنگل‌های هیرکانی است و در توده‌های جنگلی گاهی به ارتفاع ۲۵ تا ۳۰ متر و قطر برابر سینه ۱۲۰ سانتی‌متر می‌رسد. ممرز حدود ۳۰/۵ درصد از حجم کل سرپا و ۳۰ درصد از کل درختان را در جنگل‌های هیرکانی ایران به‌خود اختصاص داده است. این گونه یکی از باارزش‌ترین گونه‌های درختی در جنگل‌های هیرکانی است و در بسیاری از ارتفاعات از مناطق جلگه‌ای در سطح دریا تا ارتفاع حدود ۱۸۰۰ متر به‌همراه جوامع بلوط و انجیلی حضور دارد

درختان در کاهش دی‌اکسید کربن تولیدشده توسط سوخت‌های فسیلی و در نتیجه، برقراری ثبات در تغییرات آب‌وهوایی اهمیت زیادی دارند. از این منظر، تشکیل بافت چوبی نقش اصلی را در ترسیب کربن توسط درختان برعهده دارد، بنابراین لازم است که فرایند تشکیل چوب، دقیق‌تر مورد توجه و بررسی قرار گیرد. علاوه‌براین، تجزیه و تحلیل فعالیت کامبیوم و تشکیل بافت چوبی، ابزاری مفید برای مطالعه پاسخ درختان به تغییرات اقلیمی محسوب می‌شود (Fonti *et al.*, 2010). همچنین، دانش الگوی فصلی تشکیل بافت چوبی برای ارزیابی بهتر مدیریت جنگل و شیوه‌های پرورش آن مهم است (Plomion *et al.*, 2001; Wodzicki, 2001).

اگرچه رشد قطری که در شکل پهنای حلقه‌های رویشی خود را نشان می‌دهد، معیار خوبی برای بررسی پویایی توده جنگلی است، اما تنها با بررسی این پهنای نمی‌توان به زمان‌بندی رویش و شدت آن در طی فصل رویش پی برد، بنابراین بررسی فنولوژی کامبیوم (زمان آغاز، پایان و طول مدت فعالیت کامبیوم) و در نتیجه، مقدار رشد قطری که متأثر از عوامل بیرونی (مانند آب‌وهوا و رقابت) و عوامل درونی (مانند سن و هورمون‌های گیاهی) هستند، می‌تواند زوایای دیگری از کیفیت و چگونگی رشد در درختان را نشان دهد.

در سال‌های اخیر، در پژوهش‌های مختلفی، پویایی درون‌سالانه تشکیل چوب در درختان، زمان‌بندی، طول دوره و نرخ تولید سلول و تمایز سلولی در طی مرحله زندگی گیاه (Deslauriers *et al.*, 2003; Rossi *et al.*, 2006b) و ارتباط تشکیل حلقه درخت با عوامل درونی (Wodzicki, 2001; Savidge, 2001) یا عوامل بیرونی (Horacek *et al.*, 1999; Rossi *et al.*, 2007) بررسی شده است. بسیاری از این تحقیقات بر اثرات عوامل اقلیمی (Savidge, 1996) تمرکز کرده‌اند. با این حال، مطالعات بسیار کمی، تأثیر فعل‌وانفعالات زیستی مانند رقابت بین درختی (Grotta *et al.*, 2005; Linares *et al.*, 2009) یا

در توده خالص ممرز از نوع خاک قهوه‌ای جنگلی با بافت رسی و سیلتی است (Anonymous, 1995).

انتخاب طبقه‌های قطری و تهیه ریزنمونه‌ها

در این پژوهش، سه طبقه قطری مختلف (طبقه قطری نخست: دامنه قطری ۲۵ تا ۳۵، طبقه قطری دوم: دامنه قطری بین ۳۶ تا ۵۰ و طبقه سوم: دامنه قطری بین ۶۰ تا ۹۰ سانتی‌متر) که نشان‌دهنده درختان با سنین مختلف باشند، انتخاب شدند. برای هر طبقه قطری، پنج درخت سالم و استوانه‌ای از اشکوب فوقانی که فضای کافی برای رشد داشتند و نور کافی دریافت می‌کردند، به صورت تصادفی انتخاب شدند (جدول ۱). از اواخر اسفندماه ۱۳۹۴ تا اواخر مهرماه ۱۳۹۵ از ارتفاع برابر سینه هر درخت، با استفاده از دستگاه ریزنمونه‌بردار تروفور (Trepfor)، ریزنمونه‌هایی به صورت هفتگی یا دو هفته یکبار استخراج شدند. نمونه‌گیری‌ها در اوایل و اواخر فصل رویش به صورت هفتگی و در اواسط فصل رویش به صورت هر دو هفته بودند. در هر نوبت نمونه‌گیری، از دو سمت مقابل هر درخت (برای دستیابی به میانگین بهتری از هر درخت) و در هر سمت، دو نمونه تهیه شد (Rossi et al., 2006a). با توجه به اینکه از هر درخت، چهار ریزنمونه استخراج شد، در مجموع از کل درختان هر طبقه قطری ۲۰ ریزنمونه و در کل با توجه به سه طبقه قطری مختلف، ۶۰ ریزنمونه در هر نوبت نمونه‌گیری، استخراج شد. به این ترتیب، تعداد کل ریزنمونه‌های استخراج شده در طی فصل رویش به ۱۰۸۰ عدد رسید. هر ریزنمونه، استوانه‌ای به قطر دو و طول ۲۰ میلی‌متر بود که دارای اندکی از پوست بیرونی، بافت آبکشی، لایه کامبیومی، چوب در حال تشکیل و چند حلقه رویشی پیشین بود. همچنین، برای جلوگیری از آسیب زیستی به درختان، ریزنمونه‌ها در هر درخت به صورت اریب و با فاصله دو سانتی‌متر از یکدیگر استخراج شدند. ریزنمونه‌ها بلافاصله پس از استخراج از درخت در داخل ریزکپسول‌های حاوی محلول FAA (فرمالدئید- اسید

(Sagheb Talebi et al., 2014). با توجه به گستردگی پراکنش و حجم درختان ممرز در جنگل‌های هیرکانی، درک بهتری از زمان شروع و پایان رشد این گونه برای تشخیص بازه زمانی تشکیل چوب و نیز افزایش زی توده خالص سالانه در طبقه‌های قطری مختلف در زیست‌بوم‌های خزری ضروری به نظر می‌رسد. در این راستا، هدف از پژوهش پیش‌رو، مقایسه زمان آغاز، پایان و طول مدت دوره فعالیت کامبیوم و نیز پهنای حلقه رشد سالانه بین طبقه‌های قطری مختلف در ممرز بود. فرضیه پژوهش این بود که تغییرات فنولوژی کامبیوم و پهنای حلقه رشد سالانه در طبقه‌های قطری مختلف با یکدیگر تفاوت دارد. همچنین، نرخ روزانه رشد قطری درختان در بین و درون طبقه‌های قطری مختلف با یکدیگر مقایسه شد تا مشخص شود که آیا علاوه بر زمان‌بندی، شدت رشد نیز متأثر از سن درخت است یا خیر؟ نتایج این پژوهش می‌تواند اطلاعات پایه‌ای را برای جنگل‌شناسان در مورد نحوه رویش درختان ممرز با توجه به قطر (سن‌شان) فراهم کند. همچنین، مقدار همگنی یا ناهمگنی رشد قطری بین درختان یک طبقه قطری را نشان دهد.

مواد و روش‌ها

منطقه مورد مطالعه

پژوهش پیش‌رو در توده جنگلی خالص ممرز در پارسل ۱۱۶ سری پاتم جنگل آموزشی- پژوهشی دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران (جنگل خیرود) با مختصات عرض جغرافیایی ۳۴° ۳۶' شمالی و طول جغرافیایی ۵۱° ۳۵' شرقی و در ارتفاع حدود ۸۰۰ متر بالاتر از سطح دریا انجام شد. به استناد داده‌های ایستگاه هواشناسی نوشهر (۱۳۶۷ تا ۱۳۹۶)، میانگین بارندگی سالانه در جنگل خیرود ۱۲۰۱ میلی‌متر و میانگین دمای سالانه ۱۶/۷ درجه سانتیگراد است. سنگ مادری بخش پاتم آهکی و تیپ‌های خاک موجود در این بخش عبارتند از: راندزین قهوه‌ای شده، قهوه‌ای هیدرومورف، قهوه‌ای اسیدی و جنگلی. تیپ خاک

آب به مدت دو تا سه دقیقه رنگ آمیزی شدند و سپس به ترتیب با استفاده از سری های الکل های ۵۰، ۷۵ و ۹۶ درصد آب گیری شدند (Rossi et al., 2006a). در پایان، مقاطع با استفاده از چسب انتلان بر روی لام تثبیت شدند. به این ترتیب، نمونه های دائمی از مقاطع تهیه شدند.

استیک-الکل) قرار داده شده و به آزمایشگاه منتقل شدند. در آزمایشگاه، ریزنمونه ها در قالب های پارافین تعبیه شدند. از هر کدام از ریزنمونه ها، مقاطع عرضی با ضخامت شش تا ۱۰ میکرومتر با استفاده از میکروتوم لغزشی GL1 مجهز به تیغه های OLFA AB-50 تهیه شد. مقاطع با استفاده از سافرائین ۰/۰۴ درصد و آسترابلو ۰/۱۵ درصد محلول در

جدول ۱- طبقه های قطری انتخاب شده و مشخصات درختان مرز انتخاب شده در هر طبقه قطری (میانگین \pm انحراف معیار)

شناسه	طبقه قطری (سانتی متر)	تعداد درخت	قطر برابر سینه (سانتی متر)	ارتفاع (متر)
C1	۲۵-۳۵	۵	۳ \pm ۲۹	۱ \pm ۱۲
C2	۳۶-۵۰	۵	۶ \pm ۴۲	۲ \pm ۱۵
C3	۶۰-۹۰	۵	۱۰ \pm ۷۱	۳ \pm ۱۷

پهنای حلقه رویش در حال تشکیل درختان طی فصل رویش به صورت تجمعی افزایش می یابد. برای اندازه گیری مقدار رشد حلقه های رویشی درختان و محاسبه نرخ روزانه رشد قطری، اسلایدهای میکروسکوپی آماده شد. سپس این اسلایدها زیر میکروسکوپ Nikon 50i مجهز به دوربین قرار داده شد و با استفاده از نرم افزار تحلیل تصاویر (ImageJ)، پهنای حلقه ها (مقدار رویش در هر نوبت) اندازه گیری شد. از دو سمت یک درخت، میانگین گیری شد و در نهایت، میانگینی برای هر طبقه قطری به دست آمد. با استفاده از تابع رشد گومپرتز (Gompertz) (رابطه ۱)، مدل رویش شعاعی درختان در هر سه طبقه قطری نیز به صورت مجزا محاسبه شد (Zeide, 1993).

$$y = A \exp(-e^{(\beta - \kappa t)}) \quad \text{رابطه (۱)}$$

که در آن: y مجموع تجمعی رشد هفتگی (بیان شده در افزایش پهنای حلقه)، t زمان محاسبه شده بر حسب روز سال (DOY؛ مخفف Day of year)، A حد بالای نمودار، معرف حداکثر پهنای حلقه رویش، β پارامتر جایابی محور x و k نرخ پارامتر تغییر است.

با قرار دادن مقادیر y (اندازه گیری مستقیم) و t متناظر

بررسی فنولوژی کامبیوم

یکی از اهداف این پژوهش، مطالعه فنولوژی کامبیوم در سه طبقه قطری مختلف مرز بود. برای این منظور، نمونه های تثبیت شده بر روی لام، زیر میکروسکوپ نوری Nikon YS-100 قرار گرفتند و ناحیه کامبیومی آن ها بررسی شد. در بازه زمانی هفت ماهه نمونه برداری (از ۲۶ اسفند ۱۳۹۴ تا ۲۷ مهر ۱۳۹۵)، در درختان مورد بررسی، فازهای فنولوژی فعالیت کامبیوم شامل: (۱) شروع فعالیت کامبیوم؛ (۲) پایان فعالیت کامبیوم و (۳) طول دوره فعالیت کامبیوم مشخص شدند. آغاز و پایان فعالیت کامبیوم به ترتیب به معنی زمان آغاز و پایان تقسیمات پری کینالی کامبیوم است. از این رو، آغاز فعالیت کامبیوم با افزایش تعداد سلول های کامبیومی با دیواره نازک مشخص شد و پایان آن زمانی در نظر گرفته شد که هیچ سلول دیواره نازک جدیدی در مجاورت سلول های کامبیوم وجود نداشت و تعداد سلول های کامبیومی با تعدادشان پیش از فعالیت دوباره در بهار برابر بود. طول دوره فعالیت کامبیوم نیز فاصله زمانی بین آغاز و پایان فعالیت کامبیوم در نظر گرفته شد (Oladi et al., 2011).

اندازه گیری رویش قطری درختان و مدل سازی رویش

نتایج

فعالیت کامبیوم در طبقه‌های قطری مختلف

کامبیوم خفته در ممرز کمی پیش از آغاز رویش، پنج تا شش سلول مستطیلی داشت (شکل ۱- الف) که در حین تقسیمات پری‌کلینالی، دیواره‌های این سلول‌ها نازک‌تر می‌شدند (شکل‌های ۱- ب و ۱- ج). طبق نتایج به‌دست آمده، اختلاف معنی‌داری از نظر آماری بین زمان آغاز فعالیت کامبیوم در طبقه‌های قطری مختلف (هر سه طبقه قطری) با یکدیگر وجود داشت (جدول ۲). در ابتدای اردیبهشت ۱۳۹۵ در طبقه قطری C1 فعالیت کامبیوم آغاز شد (DOY=۱۱۱) و در طبقه قطری C2 با یک هفته تأخیر، کامبیوم فعالیت خود را آغاز کرد (DOY=۱۱۸). در طبقه قطری C3 که دارای قطر بیشتری نسبت به طبقه‌های قطری دیگر (C1 و C2) بود، فعالیت کامبیوم در اواخر اردیبهشت با چندین هفته تأخیر آغاز شد (DOY=۱۳۲). البته لازم به یادآوری است که فعالیت کامبیوم در درختان طبقه قطری C3، برخلاف درختان دو طبقه دیگر که درختان داخل هر طبقه قطری به تقریب به صورت هم‌زمان فعالیت خود را آغاز کردند، به صورت هماهنگ و در یک زمان یا بازه زمانی مشخص شروع نشد (شکل ۲- الف).

آن (برحسب روز ژولینی) در نرم‌افزار Origin Pro، ثابت‌های معادله و درنهایت تابع گومپرتز محاسبه شدند. به این ترتیب، برای هر درخت و نیز میانگین درختان هر طبقه قطری یک تابع گومپرتز توسط نرم‌افزار Origin Pro محاسبه شد. افزایش روزانه پهنای حلقه رویش (نرخ روزانه رشد؛ Δy) برای هر درخت و میانگین درختان در هر طبقه قطری، با محاسبه تفاضل مقدار پهنای تجمعی حلقه رویش یک درخت در یک روز مشخص (y_t) از عدد متناظر آن در روز بعد (y_{t+1}) به‌دست آمد (رابطه ۲).

$$\Delta y = y_{t+1} - y_t \quad \text{رابطه (۲)}$$

تجزیه و تحلیل داده‌ها

ابتدا نرمال بودن داده‌ها و همگنی واریانس‌ها آزمون شد (Quinn & Keough, 2002). برای تعیین اختلاف در فنولوژی کامبیوم (زمان آغاز، پایان و طول مدت فعالیت کامبیوم) و نیز اختلاف بین پهنای نهایی حلقه رویش بین طبقه‌های قطری مختلف از تجزیه واریانس یک‌طرفه (ANOVA) و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون دانکن استفاده شد. در این تحلیل، طبقه‌های قطری به‌عنوان تیمار و درختان به‌عنوان تکرار در نظر گرفته شدند.



شکل ۱- منطقه کامبیومی و مراحل مختلف فعالیت آن: الف) کامبیوم خفته (CC)، ب) آغاز فعالیت کامبیوم که نشانه آن شکل‌گیری دیواره‌های نازک درون سلول‌های کامبیومی و تقسیم آن‌ها است و ج) ساختار یک حلقه تازه تشکیل‌شده (PC) که در آن یک آوند تازه (V) نیز دیده می‌شود.

پایان رسید (DOY = ۲۷۸-۲۷۱) و در نهایت طبقه قطری C1 در اواخر مهر به فعالیت کامبیومی خود پایان داد (DOY = ۲۹۲). به عبارت دیگر، اتمام رشد شعاعی ممرز در طبقه‌های قطری مختلف در بازه زمانی یک‌ماهه رخ داد. در اوایل مهر، رویش قطری درختان قطور (C3) به پایان رسید، در حالی‌که رویش قطری درختان کم‌قطر و جوان (C1) تا اواخر مهر ادامه داشت. علاوه‌براین، تغییرات بازه زمانی بین درختان طبقه‌های قطری مختلف برای پایان فعالیت کامبیوم نسبت به شروع فعالیت آن بیشتر بود (شکل ۲-ب).

زمان پایان فعالیت کامبیوم در طبقه‌های قطری مختلف اختلاف معنی‌داری را نشان دادند (جدول ۲). بر اساس نتایج آزمون مقایسه میانگین، طبقه قطری C3 نسبت به دو طبقه قطری دیگر (C1 و C2) دارای اختلاف معنی‌داری بود، اما دو طبقه قطری دیگر با یکدیگر اختلاف معنی‌داری نداشتند (جدول ۲). توقف فعالیت لایه کامبیومی در درختان طبقه قطری C3 در اوایل مهر ۱۳۹۵ و زودتر از دو طبقه قطری دیگر اتفاق افتاد (DOY = ۲۲۰-۲۷۱). پس از این طبقه قطری، در اواسط مهر فعالیت کامبیوم در طبقه قطری C2 به

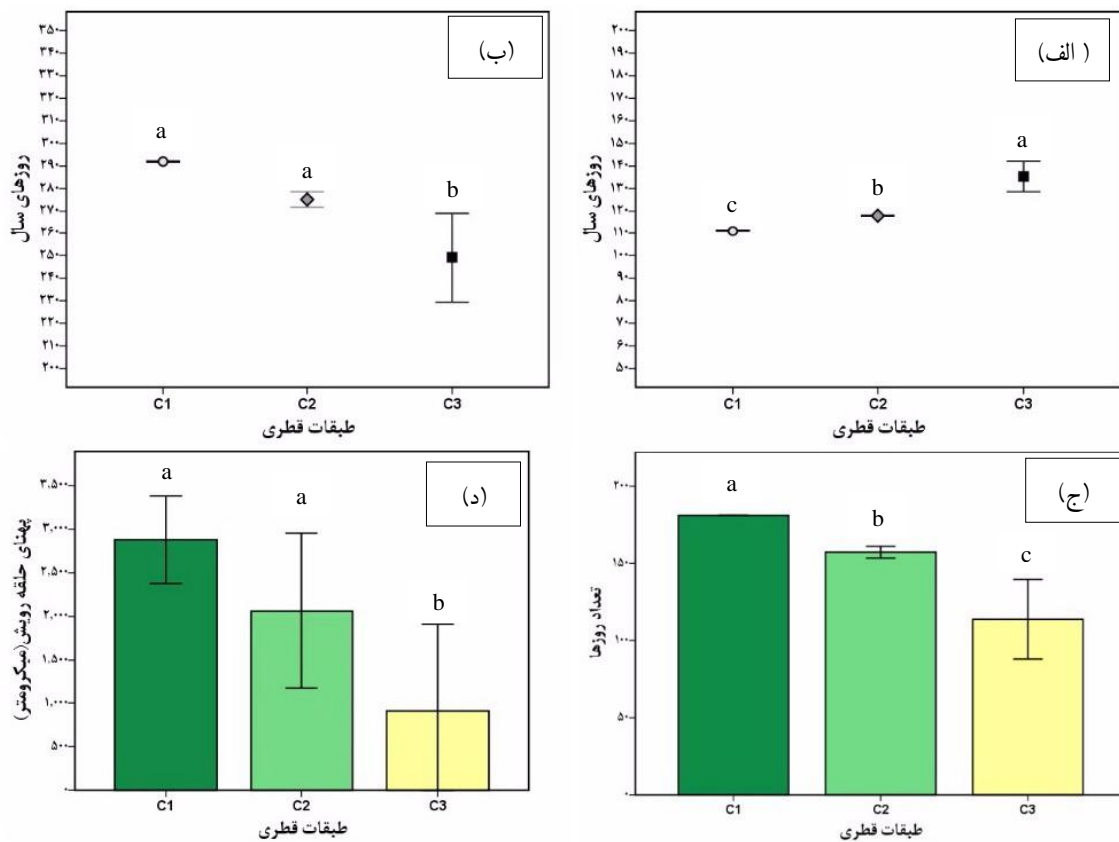
جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس داده‌ها (طبقه‌های قطری به‌عنوان تیمار و تعداد درختان در هر طبقه به‌عنوان تکرار در نظر گرفته شدند).

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات	F	معنی‌داری
زمان شروع فعالیت کامبیوم (DOY)	بین گروه‌ها	۷۸۹/۲۶۷	۴۰/۹	۰/۰۰۰**
	درون گروه‌ها	۱۹/۲۶۷		
	کل	-		
ضریب تغییرات		۹/۴		
زمان پایان فعالیت کامبیوم (DOY)	بین گروه‌ها	۲۳۲۵/۰۶۷	۱۳/۶	۰/۰۰۱**
	درون گروه‌ها	۱۶۹/۸		
	کل	-		
ضریب تغییرات		۸		
طول دوره فعالیت کامبیوم (DOY)	بین گروه‌ها	۵۸۰۴/۸۶۷	۲۵/۶	۰/۰۰۰**
	درون گروه‌ها	۲۲۶/۴۶۷		
	کل	-		
ضریب تغییرات		۲۱/۲		
پهنای حلقه رویش	بین گروه‌ها	۴۹۰۰۳۵۹/۴۶۷	۷/۱	۰/۰۰۹**
	درون گروه‌ها	۶۸۴۸۵۶/۱۶۷		
	کل	-		
ضریب تغییرات		۵۸/۲		

** معنی‌دار در سطح اطمینان ۹۹ درصد

مطالعه شده، پهنای پایانی حلقه رویش در طبقه قطری C3 به طور معنی داری از طبقه های قطری دیگر کم تر بود، اما دو طبقه قطری دیگر با یکدیگر اختلاف معنی داری نداشتند (شکل ۲-د). بیشترین پهنای حلقه رویش در طبقه قطری C1 و پس از آن در طبقه قطری C2 مشاهده شد، اما طبقه قطری C3 که به سن دیرزیستی نزدیک بود، کمترین پهنای حلقه رویش را در بین طبقه های قطری مورد مطالعه داشت (شکل ۲-د).

طول دوره فعالیت کامبیوم نیز بین طبقه های قطری مختلف (هر سه طبقه قطری) اختلاف معنی داری داشت (جدول ۲). بیشترین طول دوره فعالیت کامبیوم در طبقه قطری C1 مشاهده شد. در درختان این طبقه، دوره فعالیت کامبیوم ۲۵ تا ۲۶ هفته ادامه داشت. در مقابل، کوتاه ترین طول دوره فعالیت کامبیوم (۱۶ تا ۱۷ هفته) و نیز بیشترین تغییر در طول دوره فعالیت کامبیوم در طبقه قطری C3 مشاهده شد (شکل ۲-ج). در بین طبقه های قطری



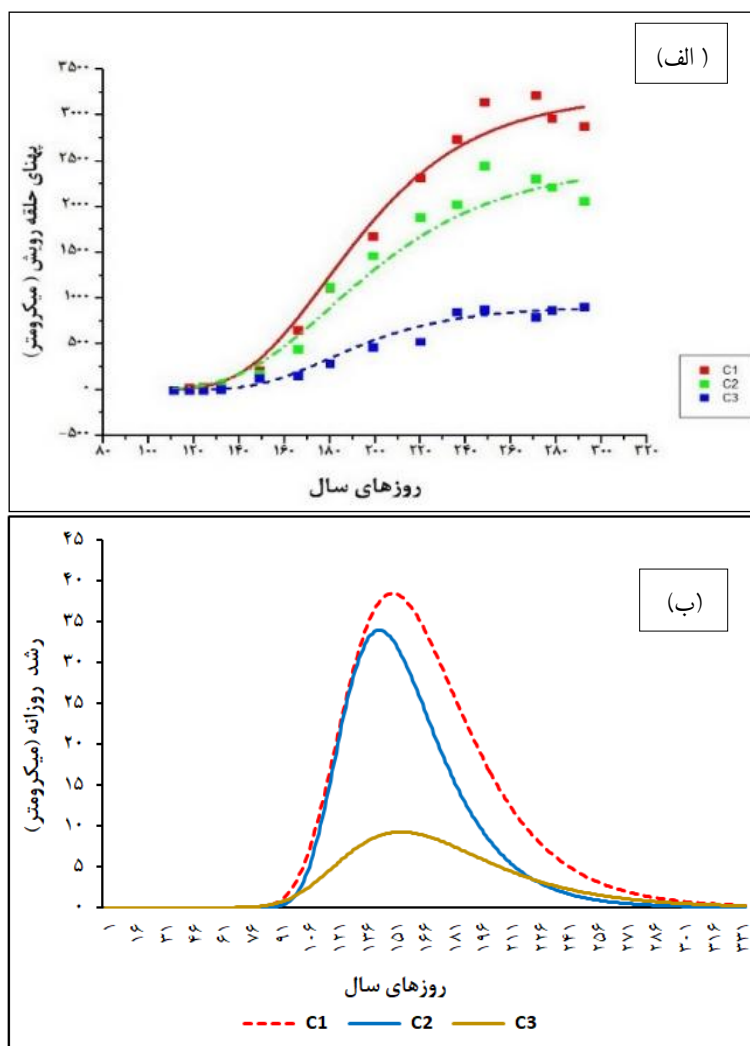
شکل ۲- نتایج آزمون مقایسه میانگین (الف) شروع، (ب) پایان، (ج) طول دوره فعالیت کامبیوم و (د) پهنای حلقه رویش در ممرز در سه طبقه قطری کم قطر (C1)، قطر متوسط (C2) و قطور (C3). نقاط، میانگین داده ها و خطوط عمودی، انحراف معیار را نشان می دهند. حروف انگلیسی مشابه نشان دهنده وجود عدم اختلاف معنی دار در سطح اطمینان ۹۵ درصد هستند.

رویش روزانه در طی فصل رویش ۱۳۹۵ به ترتیب در شکل های ۳-الف و ۳-ب نشان داده شده اند. در مدل محاسبه شده، طبقه قطری C1 با رشد ۲/۹ میلی متر بیشترین

مقایسه نرخ روزانه رشد بین و درون طبقه های قطری افزایش پهنای حلقه رویش در طبقه های قطری مختلف با تابع گومپرتز پردازش شد. پهنای کلی حلقه رویش و نرخ

نزدیک به یکدیگر داشتند، اما نرخ رشد در طبقه قطری C3 به مراتب کمتر از دو طبقه قطری دیگر بود (شکل ۳-ب). به عبارت دیگر، شدت تقسیمات سلولی کامبیوم در طبقه قطری C3 کمتر از طبقه‌های دیگر (C1 و C2) بود، به طوری که گاهی در طی چندین هفته متوالی، فقط چند سلول به حلقه رویشی افزوده می‌شد.

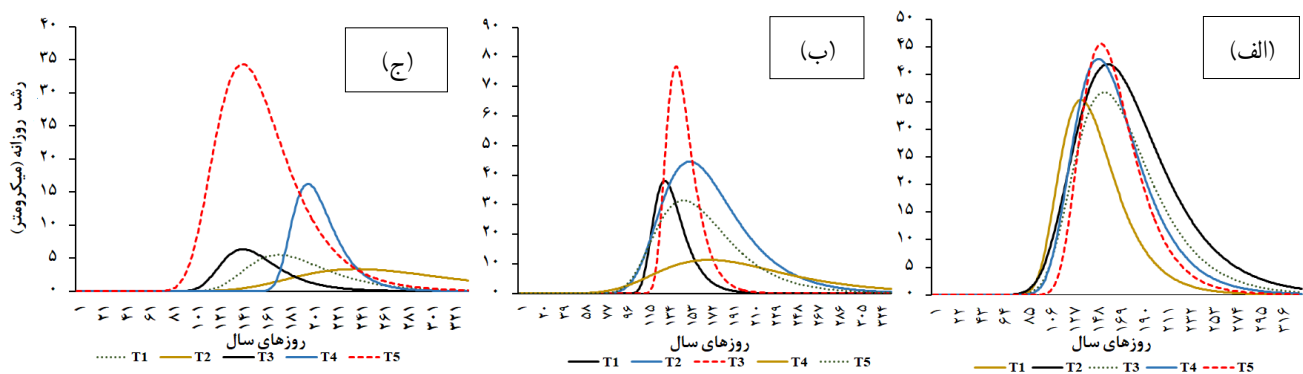
و طبقه قطری C3 با رشد ۰/۹ میلی‌متر کمترین پهنای حلقه را در این فصل رویش داشتند. میانگین پهنای حلقه رویش درختان در طبقه قطری دوم، ۲/۱ میلی‌متر بود (شکل ۳-الف). از سوی دیگر، با مقایسه رشد روزانه هر طبقه قطری مشخص شد که میانگین افزایش رشد روزانه در این طبقه‌ها با هم متفاوت بود. طبقه قطری C1 و C2 مقدار رشد روزانه



شکل ۳- افزایش پهنای حلقه رویشی در حال تشکیل (الف) و نرخ روزانه رشد شعاعی (ب) مشتق شده از تابع گومپرتز در طبقه‌های قطری C1، C2 و C3 در طی فصل رویش ۱۳۹۵

رشد روزانه مشاهده شد (شکل ۴-الف). با این حال، با افزایش قطر درختان در طبقه‌های قطری C2 و C3، این هماهنگی کمتر شد (شکل‌های ۴-ب و ۴-ج).

مقایسه درون طبقه‌ای رشد روزانه درختان نشان داد که روند رشد درختان در طبقه قطری C1 به یکدیگر نزدیک بود و بین درختان هماهنگی و رفتار مشابهی از نظر مقدار



شکل ۴- نرخ روزانه رشد ممرز طبقه‌های قطری مختلف طی فصل رویش؛ الف) طبقه قطری C1 و هماهنگی بین درختان در رفتار و مقدار رشد، ب) طبقه قطری C2، مقدار و چگونگی رشد آن و ج) طبقه قطری C3 و روند رشد روزانه آن در درختان مختلف. T شماره درخت هر طبقه قطری است.

ثابت نیست، به طوری که در درختان مسن‌تر نسبت به درختان بالغ، فعالیت کامبیوم با تأخیر آغاز می‌شود و دوره تشکیل چوب کوتاه‌تر است. از سوی دیگر، در پژوهش Rathgeber و همکاران (۲۰۱۱) با نادیده گرفتن مسئله سن، درختان همسال نراد (*A. alba*) تجزیه و تحلیل شد. آن‌ها دریافتند که فعالیت کامبیوم در درختان غالب نسبت به درختان اشکوب میانی و پایین، زودتر شروع شده و دیرتر پایان می‌یابد، بنابراین نتیجه گرفتند که طول دوره رویش و نرخ رشد به ترتیب متأثر از ارتفاع و تاج پوشش درخت بود. با این حال، در پژوهش پیش‌رو، تمایز بافت چوبی در درختان با ارتفاع و قطر کمتر نسبت به درختان مسن که ارتفاع بیشتری داشتند، زودتر آغاز شد. گسترش بافت چوبی به وسیله هورمون اکسین تنظیم می‌شود که در جوانه‌های فعال، تولید می‌شود و از نوک به بن در سراسر ساقه منتقل می‌شود (Aloni, 2001). بر طبق این نظریه، یکی از دلایل ممکن برای تشکیل زودتر چوب در درختان جوان نسبت به درختان مسن این است که در درختان جوان، بن ساقه به تاج و در نتیجه به منبع اکسین نزدیک‌تر است (Rossi *et al.*, 2008a). با این حال، مقایسه نتایج متفاوت پژوهش Rathgeber و همکاران (۲۰۱۱) با پژوهش پیش‌رو نشان می‌دهد که ارتفاع درخت به تنهایی عامل اصلی

بحث

با توجه به اینکه درختان یک توده جنگلی ریزاقلمی مشابه را تجربه می‌کنند، عوامل خارجی نمی‌توانند دلیل اصلی تفاوت در زمان‌بندی فعالیت کامبیوم در درختان ممرز مورد مطالعه این پژوهش باشند. به نظر می‌رسد که توجه اختلاف در فعالیت کامبیوم درختان مورد بررسی، قطر (سن) درخت باشد، به طوری که درختان با قطر کمتر (جوان) فعالیت کامبیوم خود را زودتر شروع می‌کنند و دیرتر نیز به پایان می‌رسانند. به عبارت دیگر، درختان با قطر کمتر، طول دوره فعالیت کامبیوم بیشتری نسبت به درختان مسن دارند. این نتایج با یافته‌های پژوهش Li و همکاران (۲۰۱۳) که روند تشکیل بافت چوبی در درختان نراد (*Abies georgei* var. *smithii*) جوان (4 ± 43 سال) و مسن (26 ± 162 سال) را مقایسه کردند، مطابقت دارد. آن‌ها دریافتند که تشکیل چوب در درختان جوان، زودتر آغاز می‌شود. این درختان، فصل رشد طولانی‌تر و نرخ رشد بیشتری داشتند و در نتیجه، تعداد پایانی سلول‌های بافت چوبی در آن‌ها بیشتر بود. با این حال، زمان اتمام فعالیت کامبیوم در نراد وابسته به سن نبود و در درختان جوان و مسن، در یک زمان رخ داد. همچنین، Rossi و همکاران (۲۰۰۸a) نیز نشان دادند که فنولوژی تشکیل بافت چوبی در سراسر طول عمر درخت

شروع فعالیت کامبیوم در ممرز در طبقه قطری نخست (درختان جوان) که فعالیت کامبیوم نسبت به طبقه‌های قطری دیگر زودتر شروع شد، اول اردیبهشت بود. مقایسه نتایج مذکور، تفاوت در زمان شروع رشد درختان در گونه‌های مختلف را نشان می‌دهد. با این حال، اثبات این فرضیه نیاز به پژوهش‌های بیشتر و مستقلی دارد.

در مجموع، نتایج این پژوهش می‌تواند مورد توجه جنگل‌شناسان و بوم‌شناسان جنگل قرار گیرد. همچنین، از آن می‌توان در پژوهش‌هایی که به بررسی ترسیب کربن در اندام‌های هوایی درختان (به‌ویژه تنه) می‌پردازند، بهره برد.

References

- Aloni, R., 2001. Foliar and axial aspects of vascular differentiation: hypotheses and evidence. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20(1): 22-34.
- Anonymous, 1995. Forest Management Plan of Kheiroud Forest, Patom District. Faculty of Natural Resource, University of Tehran, Karaj, 125p (In Persian).
- Deslauriers, A., Morin, H. and Begin, Y., 2003. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Canadian Journal of Forest Research*, 33(2): 190-200.
- Esper, J., Niederer, R., Bebi, P. and Frank, D., 2008. Climate signal age effects - Evidence from young and old trees in the Swiss Engadin. *Forest Ecology and Management*, 255(11): 3783-3789.
- Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H. and Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1): 42-53.
- Giagli, K., Veteška, O., Vavrčik, H. and Gryc, V., 2015. Monitoring of seasonal dynamics in two age-different European beech stands. *Wood Research*, 60(6): 1005-1016.
- Gričar, J., Zupančič, M., Čufar, K., Koch, G., Schmitt, U. and Oven, P., 2006. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). *Annals of Botany*, 97(6): 943-951.
- Grotta, A.T., Gartner, B.L., Radosevich, S.R. and Huso, M., 2005. Influence of red alder competition on cambial phenology and latewood formation in Douglas-fir. *IAWA Journal*, 26(3): 309-324.
- Horacek, P., Slezingerova, J. and Gandelova, L., 1999. Effects of environment on the xylogenesis of

تعیین‌کننده فنولوژی کامبیوم نیست و متغیرهایی مانند رقابت درون توده‌ای و سن نیز تأثیر مهمی بر آن دارند.

مقایسه پژوهش پیش‌رو با پژوهشی که Oladi و همکاران (۲۰۱۱) در مورد پویایی فصلی راش (*Fagus orientalis*) در سه ارتفاع مختلف از سطح دریا انجام دادند، نشان داد که زمان آغاز فعالیت کامبیوم در راش در ارتفاع نزدیک به رویشگاه مورد مطالعه در پژوهش پیش‌رو، حدود یک ماه زودتر از طبقه قطری C1 ممرز بود ($DOY = 82$) و زمان اتمام فعالیت کامبیوم در راش با طبقه قطری C1 ممرز به تقریب در یک زمان اتفاق افتاد ($DOY = 290$). از سوی دیگر، یافته‌های دیگر نشان داد که پهنای نهایی حلقه رویشی درختان قطور (C3) به‌طور معنی‌داری از دو طبقه قطری دیگر کمتر بود. پهنای حلقه رویش نه تنها متأثر از طول دوره تشکیل چوب است، بلکه به نرخ تولید سلول‌های بافت چوبی در طول فصل رشد نیز بستگی دارد. به نظر می‌رسد که افزایش سن، هم طول دوره رشد را کاهش می‌دهد و هم از نرخ رشد می‌کاهد. با این حال، برخی از بررسی‌ها نشان داده‌اند که سن یا قطر درخت اثر معنی‌داری بر رشد نهایی سالانه نداشت (Giagli *et al.*, 2015) یا حتی آن را افزایش داد (Johnson *et al.*, 2009). مهم‌ترین نکته‌ای که شاید بتوان با کمک آن، چنین نتایج متناقضی را تفسیر کرد، مراحل رویشی متفاوت درخت (جوانی، بلوغ، پیری) است. به نظر می‌رسد که اگر درختان مورد بررسی در یک مرحله رویشی قرار داشته باشند، به‌رغم اختلاف سن یا قطرشان، زمان‌بندی و نرخ رشد همسان‌تری داشته باشند. همان‌طور که در این پژوهش، درختان C1 و C2 که هر دو در مرحله بلوغ بودند، رشد نزدیک‌تری داشتند. این مسئله در مورد راش‌های (۴۵ و ۱۳۵ سال) نیز صادق بود (Giagli *et al.*, 2015). نکته دیگر، نوع گونه درختی است، به‌طوری‌که با توجه به نوع گونه درختی، زمان شروع و یا پایان فعالیت کامبیوم و پیرو آن، شروع و یا پایان فعالیت رشد درختان می‌تواند با یکدیگر متفاوت باشد. Oladi و همکاران (۲۰۱۱) آغاز فعالیت کامبیوم در راش شرقی را اوایل فروردین گزارش کردند، در حالی‌که در این پژوهش، زمان

- Nöjd, P., Oberhuber, W., Prislan, P., Rathgeber, C.B.K., Saracino, A., Swidrak, I. and Treml, V., 2016. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 22(11): 3804-3813.
- Rossi, S., Anfodillo, T. and Menardi, R., 2006a. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal*, 27(1): 89-97.
 - Rossi, S., Deslauriers, A. and Anfodillo, T., 2006b. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the alpine timberline. *IAWA Journal*, 27(4): 383-394.
 - Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T. and Carraro, V., 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitude. *Oecologia*, 152(1): 1-12.
 - Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T. and Carrer, M., 2008a. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*, 177(1): 199-208.
 - Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J.W., Rathgeber, C.B.K., Anfodillo, T., Morin, H., Levanić, T., Oven, P. and Jalkanen, R., 2008b. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6): 696-707.
 - Rossi, S., Simard, S., Deslauriers, A. and Morin, H., 2009. Wood formation in *Abies balsamea* seedlings subjected to artificial defoliation. *Tree Physiology*, 29(4): 551-558.
 - Sagheb Talebi, Kh., Sajedi, T. and Pourhashemi, M., 2014. *Forests of Iran: A Treasure from the Past, A Hope for the Future*. Springer, 152p.
 - Savidge, R.A., 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation-A review. *IAWA Journal*, 7(3): 269-310.
 - Savidge, R.A., 2001. Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20(1): 52-77.
 - Vieira, J., Campelo, F. and Nabais, C., 2009. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees*, 23(2): 257-265.
 - Wodzicki, T.J., 2001. Natural factors affecting wood structure. *Wood Science and Technology*, 35(1-2): 5-26.
 - Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science*, 39(3): 591-616.
 - Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.): 33-53. In: Wimmer R. and Vetter, R.E. (Eds.). *Tree-Ring Analysis: Biological, Methodological and Environmental Aspects*. CABI Publishing, Wallingford, U.K., 320p.
 - Johnson, S.E. and Abrams, M.D., 2009. Age class, longevity and growth rate relationships: protracted growth increases in old trees in the eastern United States. *Tree Physiology*, 29(11): 1317-1328.
 - Li, X., Liang, E., Gričar, J., Prislan, P., Rossi, S. and Čufar, K., 2013. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau. *Tree Physiology*, 33(1): 48-56.
 - Linares, J.C., Camarero, J.J. and Carreira, J.A., 2009. Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition. *Tree Physiology*, 29(12): 1525-1536.
 - Michel, A.K. and Winter, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *Forest Ecology and Management*, 257(6): 1453-1464.
 - Oladi, R., Pourtahmasi, K., Eckstein, D. and Bräuning, A., 2011. Seasonal dynamics of wood formation on oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forest, Iran. *Trees*, 25(3): 425-433.
 - Peñuelas, J., 2005. Plant physiology: a big issue for trees. *Nature*, 437: 965-966
 - Petit, G., Anfodillo, T. and Mencuccini, M., 2008. Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytologist*, 177(3): 653-664.
 - Plomion, C., Leprovost, G. and Stokes A., 2001. Wood formation in trees. *Plant physiology*, 127(4): 1513-1523.
 - Quinn, G.P. and Keough, M.J., 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, 556p.
 - Rathgeber, C.B.K., Rossi, S. and Bontemps, J.D., 2011. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. *Annals of Botany*, 108(3): 429-438.
 - Rossi, S., Anfodillo, T., Čufar, K., Cuny, H.E., Deslauriers, A., Fonti, P., Frank, D., Gričar, J., Gruber, A., Huang, J.G., Jyske, T., Kašpar, J., King, G., Krause, C., Liang, E., Mäkinen, H., Morin, H.,

The effect of tree diameter class on cambium phenology and radial growth of hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in Kheiroud forest, Nowshahr

A. Nourisadegh¹, R. Oladi^{2*}, K. Pourtahmasi³ and V. Etemad⁴

1- Ph.D. Student of Wood Biology and Anatomy, Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

2*- Corresponding author, Assistant Prof., Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran. E-mail: oladi@ut.ac.ir

3- Prof., Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

4- Associate Prof., Department of Forestry and Forest Economics, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

Received: 11.07.2017

Accepted: 07.09.2017

Abstract

According to the importance of hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in Hyrcanian forests, studying cambium activity and tree-ring growth of this species with respect to different tree diameter classes can present information about the growth of these trees. Therefore, the beginning, the end, and the duration of cambium activity (growth period) as well as growth rate were studied in three different breast height diameter classes i.e. 25-35, 36-50 and 60-90 cm in 2016 growing season in Kheiroud forest. The study method was consecutive extracting of 1080 micro-cores from trees and further microscopic investigations. Results showed that the cambium activity of trees belonging to the first and second diameter classes started in late April and, respectively, continued until early and mid-October. In the third diameter class, cambium activity began with a significant delay compared to the first and second ones (late May) and ended earlier (late September). In addition, this class had the shortest duration of growth among classes resulting in much narrower tree rings. Younger trees (class one) showed a higher synchronization in the terms of daily growth rate while with increasing age and reaching the longevity, homogeneity in growth decreased. Overall, it seems that trees in the first and second diameter class were in the phase of maturity and thus the timing of their growth were similar, but old trees of the third diameter class, reaching the longevity of hornbeam, were very different from two other ones.

Keywords: Annual growth, diameter class, Gompertz function, Hyrcanian forests.