مقاله پژوهشی

اثر ارتفاع از سطح دریا بر فتوسنتز و برخی شاخص‌های فیزیولوژیک سه گونه درختی بلوط، بنه و زالزالک در جنگل‌های استان ایلام

علی پرویزی[۱]، علی‌اصغر حاتم‌نیا[۱*]، نیر محمدخانی[۲] و حمیدرضا ناجی[۳]

[۱] گروه زیست‌شناسی، دانشگاه ایلام، ایلام، [۲]گروه گیاهان دارویی، مرکز آموزش عالی شهید باکری میاندوآب، دانشگاه ارومیه، ارومیه، [۳]گروه علوم جنگل، دانشگاه ایلام، ایلام

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۱۱/۱۸، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۰/۰۵/۱۲)

چکیده

افزایش ارتفاع از سطح دریا باعث تغییرات گسترده‌ای در شرایط محیطی گیاهان می‌شود. سه گونه درختی بلوط (*Quercuis brantii* L.)، بنه (*Pistacia atlantica* Desf.) و زالزالک (*Crataegus pontica C. Koch*)، گونه‌های غالب جنگل‌های استان ایلام هستند، لذا از رویشگاه کوه قلاجه با دامنه ارتفاعی ۱۳۰۰ تا ۲۰۰۰ متر نمونه‌برداری به عمل آمد و تأثیر ارتفاع از سطح دریا بر میزان فتوسنتز، رنگیزه‌های فتوسنتزی و برخی شاخص‌های دیگر فیزیولوژیک (پرولین، قندهای محلول، پروتئین، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی) این سه گونه گیاهی بررسی شد. نتایج نشان داد که با افزایش ارتفاع از سطح دریا میزان شاخص‌های فتوسنتزی (فتوسنتز خالص و تعرق) و رنگیزه‌های فتوسنتزی در سه گونه مورد مطالعه کاهش یافته است و همچنین همبستگی مثبت معنی‌داری بین شاخص‌های فتوسنتزی و رنگیزه‌های فتوسنتزی مشاهده گردید. با افزایش ارتفاع از سطح دریا محتوای قند محلول کل و پرولین به‌طور معنی‌داری افزایش یافته است که میزان این افزایش در درخت بلوط و بنه بیشتر از زالزالک بود. همچنین همبستگی منفی معنی‌داری بین شاخص‌های فتوسنتزی با قند محلول کل و پرولین در دو گونه بنه و بلوط مشاهده گردید. در رابطه با آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، فقط در گونه بنه در ارتفاع‌های مختلف تفاوت معنی‌داری مشاهده شد به‌طوری‌که فعالیت این آنزیم‌ها در درخت بنه منظم‌تر از دو گونه دیگر بود. به‌طورکلی می‌توان گفت که با افزایش ارتفاع و کاهش میزان فتوسنتز و رنگیزه‌های فتوسنتزی، میزان ترکیبات محلول سازگار (قند محلول کل و پرولین) و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به‌عنوان مکانیسم‌هایی جهت سازگاری گیاهان با شرایط تنش افزایش یافته است.

واژه‌های کلیدی: پرولین، قند محلول کل، فتوسنتز خالص، تعرق، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

مقدمه

اجزاء محیط‌های طبیعی شامل عوامل اقلیمی، خاکی و توپوگرافی هستند. این اجزاء و متغییرهای موجود در آن بر نحوه شکل‌گیری و توزیع پوشش گیاهی مؤثر هشستند. هر کدام از این عوامل سبب تغییرات محیطی شده و گونه‌های گیاهی با توجه شدت و قدرت عوامل محیطی نسبت به آن واکنش نشان داده می‌دهند (Wang *et al.*, 2001). تغییر ارتفاع از سطح دریا بر میزان بارندگی، شدت تشعشعات خورشیدی، تبخیر و تعرق تأثیر داشته و این عوامل به نوبه خود بر نوع و تراکم پوشش‌های گیاهی تأثیر داشته و سبب کاهش رشد

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: a.hatamnia@ilam.ac.ir

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

گیاهان می‌شود (Coomes and Allen, 2007; Roupioz *et al*., 2016).

یکی از پاسخ‌های عمومی و رایج گیاهان به تغییرات پتانسیل اسمزی ناشی از تنش‌های محیطی، تجمع متابولیت‌های با وزن مولکولی کم و قابلیت حلالیت بالا است که به ترکیبات سازگار معروف هستند (Serraj and Sinclair, 2002). این ترکیبات به روش‌های گوناگون از قبیل کمک به حفظ فشار اسمزی، استحکام غشای یاخته، جلوگیری از هدررفتن آب یاخته و حفاظت آنزیم‌ها، از یاخته‌های گیاهی تحت تنش حفاظت می‌کنند (Bohnert and Jensen, 1996).

قندها به‌واسطه داشتن گروه‌های هیدروکسیل قابلیت تشکیل پیوندهای هیدروژنی با پروتئین‌های موجود در غشاء و سیتوپلاسم سلول را داشته و می‌تواند در طی شرایط دهیدراسیون ناشی از تنش جایگزین مولکول‌های آب شوند. همچنین قندها قابلیت تشکیل بلورهای زیستی در سیتوپلاسم سلول‌های دهیدراته تحت تنش را دارند و از این طریق سبب محافظت از سلول‌های تحت تنش می‌شوند (Leegood and Furbank, 1986).

افزایش محتوی پرولین سلول‌ها یکی از مکانیسم‌های دفاعی گیاه در مواجهه با تنش‌های محیطی است. پرولین علاوه بر نقش اسمزی، این قابلیت را دارد که با ماکرومولکول‌های مختلف مخصوصاً پروتئین‌ها برهمکنش داشته و به حفظ شکل و ساختار طبیعی آن‌ها تحت شرایط تنش کمک کند. پرولین در مقایسه با سایر اسمولیت‌های سازگارکننده متداول به‌ویژه قندهای معمولی و الکلی، از کارایی بالاتری برای حفاظت از سلول در برابر تنش برخوردار است (Mahfoozi *et al*., 2006).

تنش‌های محیطی سبب کاهش میزان کلروفیل برگ، کاهش میزان جذب نور و درنتیجه کاهش میزان فتوسنتز شده، بنابراین از کلروفیل می‌توان به‌عنوان یکی از شاخص‌های تنش‌های محیطی نام برد (Ghosh *et al*., 2004). تنش‌های محیطی می‌توانند موجب تغییر در ساختار کلروپلاست‌ها و یا مختل شدن کلروفیل‌ها شوند، بنابراین یکی از راهکاری گیاه در شرایط تنش، حفظ مقدار کلروفیل است (Bishop and Bugbee, 1998).

تغییرات محیطی ناشی از افزایش ارتفاع از سطح دریا باعث تنش اکسیداتیو و درنتیجه تولید ترکیبات اکسیژن فعال می‌شود. بنابراین گیاهان باید سازوکارهای دفاعی مختلفی جهت از بین بردن و کاهش اثرات مضر گونه‌های اکسیژن فعال بکار ببرند. بکارگیری آنزیمی‌های آنتی‌اکسیدانتی یکی از راه‌های مقابله و یا تحمل تنش‌ها است. همراه با تغییرات تدریجی ارتفاع از سطح دریا، گیاه خود را با این تغییرات سازگار می‌کند. سازگاری می‌تواند با تغییر در محتوای بسیاری از متابولیت‌ها و نیز آنزیم‌هایی مثل پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز باشد (Polle *et al*., 1999; Gill and Tuteja, 2010).

گونه‌های درختی بلوط (*Quercus brantii* Lindl. var. persica)، بنه (*Pistacia atlantica* Desf. Subsp. Kurdica) و درخچه زالزالک (*Crataegus pontica* C.Koch) از گونه‌های غالب جنگل‌های ایلام هستند. بنابراین هدف از این تحقیق بررسی روند تغییر شاخص‌های فتوسنتزی (فتوسنتز خالص و تعرق) و فیزیولوژیک (رنگیزه‌های فتوسنتزی، پرولین، قند محلول کل، پروتئین کل و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی) این گونه‌ها تحت تأثیر تغییرات ارتفاع از سطح دریا است.

مواد و روش‌ها

منطقه مورد مطالعه و نمونه‌برداری: به‌منظور بررسی شاخص‌های فتوسنتزی و همچنین مطالعه خصوصیات فیزیولوژیک، بعد از جنگل‌گردشی سه رویشگاه پایین‌بند، میان‌بند و بالابند (رویشگاه پایین‌بند= ۱۳۰۰–۱۴۰۰ متر، رویشگاه میان بند= ۱۶۵۰–۱۷۰۰ متر و رویشگاه بالا بند= ۱۹۵۰–۲۰۰۰ متر) در طول دامنه جنوبی انتخاب گردید و نمونه‌برداری از گونه‌های بلوط (*Quercuis brantii* L.)، بنه (*Pistacia atlantica* Desf.) و زالزالک (*Crataegus pontica C. Koch*) صورت گرفت (جدول ۱). درختان موردنظر از هر گونه همگی دارای فرم رویشی تک پایه و دانه‌زاد بودند. کلیه درختان براساس بررسی چشمی سالم، دارای تاج متقارن، بدون آسیب ناشی از حمله آفات و بیماری‌ها به‌صورت تصادفی از

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

جدول ۱- مشخصات جغرافیایی گونه‌های مورد مطالعه

گونه گیاهی	رویشگاه	ارتفاع از سطح دریا	طول جغرافیایی منطقه	عرض جغرافیایی منطقه
بنه	پایین‌بند	۱۳۹۷	۳۳ ۵۸` ۱۴``	۴۶ ۱۸` ۲۵``
بنه	میان‌بند	۱۹۶۹	۳۳ ۵۸` ۲۸``	۴۶ ۱۸` ۵۶``
بنه	بالابند	۱۹۸۷	۳۳ ۵۷` ۰۴``	۴۶ ۲۱` ۵۱``
بلوط	پایین‌بند	۱۳۳۷	۳۳ ۵۷` ۰۵``	۴۶ ۱۸` ۰۲``
بلوط	میان‌بند	۱۶۹۶	۳۳ ۵۸` ۲۸``	۴۶ ۱۸` ۵۶``
بلوط	بالابند	۱۹۸۷	۳۳ ۵۷` ۰۴``	۴۶ ۲۱` ۵۱``
زالزالک	پایین‌بند	۱۳۳۷	۳۳ ۵۷` ۰۵``	۴۶ ۱۸` ۰۲``
زالزالک	میان‌بند	۱۶۹۶	۳۳ ۵۸` ۲۸``	۴۶ ۱۸` ۵۶``
زالزالک	بالابند	۱۹۸۷	۳۳ ۵۷` ۰۴``	۴۶ ۲۱` ۵۱``

هر طبقه ارتفاعی انتخاب شدند. میانگین قطر برابر سینه درختان بلوط ایرانی و بنه در محدوده ۴۰-۳۰ سانتی‌متر و زالزالک در محدوده ۲۰-۱۵ سانتی‌متر قرار داشتند. درختان بلوط ایرانی و بنه در ارتفاع تقریباً برابر حدود ۶ متر و زالزالک در ارتفاع حدود ۲ متر بودند.

در هر طبقه ارتفاع از سطح دریا، تعداد پنج اصله درختی سالم، بدون پوسیدگی و آفت‌زدگی ظاهری انتخاب و علامت گذاری شدند. پس از انجام اندازه‌گیری فتوسنتز از هر درخت در هر ارتفاع تعداد ۲۰ عدد برگ سالم و بالغ از قسمت بیرونی و وسط تاج جمع‌آوری شد. برگ‌ها بلافاصله در داخل جعبه حاوی یخ خشک قرار داده و پس از آن به داخل یخچال ۲۰- درجه سانتی‌گراد انتقال داده شدند. سپس، مطالعات آزمایشگاهی بر روی آن‌ها صورت گرفت.

اندازه‌گیری فتوسنتز و تعرق: با استفاده از دستگاه قابل حمل فتوسنتزمتر (Plant Photosynthesis Meter- Korea Tech) از سه گونه مذکور در ارتفاعات مختلف، شاخص‌های فتوسنتز خالص و تعرق اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری میزان رنگیزه های فتوسنتزی: میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئیدها برگ گونه‌های مورد مطالعه به روش Lichtenthaler و Wellburn (۱۹۸۳) اندازه‌گیری شد.

سنجش میزان قندهای محلول کل: میزان قندهای محلول به روش فنل سولفوریک سنجش شد (Dubois *et al.*, 1956).

اندازه‌گیری پرولین: پرولین با استفاده از روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) اندازه‌گیری شد.

سنجش فعالیت‌های آنزیمی: تهیه عصاره گیاهی برای تعیین فعالیت‌های آنزیم‌های GPX (گایاکول پراکسیداز)، APX (آسکوربات پراکسیداز) و CAT (کاتالاز) به روش Garratt و همکاران (۲۰۰۲) انجام شد.

سنجش فعالیت گایاکول پراکسیداز: سنجش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز به روش Upadhyaya و همکاران (۱۹۸۵) انجام شد. فعالیت گایاکول پراکسیداز به‌صورت کاهش در جذب تتراگایاکول با ε =۲۶,۶ $mM^{-1}cm^{-1}$ در مدت یک دقیقه در ۴۲۰ nm سنجش شد.

سنجش فعالیت آسکوربات پراکسیداز: سنجش فعالیت آسکوربات پراکسیداز به روش Chen و Asada (۱۹۸۹) انجام شد. فعالیت آسکوربات پراکسیداز به‌صورت کاهش در جذب آسکوربات با ε =۲/۸ $mM^{-1}cm^{-1}$ در مدت یک دقیقه در ۲۴۰ nm سنجش شد.

سنجش فعالیت کاتالاز: سنجش فعالیت کاتالاز به روش Maehly و Chance (۱۹۵۹) انجام شد. یک واحد آنزیمی برای فعالیت کاتالاز به‌صورت مقدار آنزیم موردنیاز برای اکسیده کردن H_2O_2 به‌صورت ۱ µm هر دقیقه تعریف می‌شود.

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخه ۲۰ انجام شد. تمامی آزمایش‌های انجام‌شده در قالب طرح

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

سیستماتیک- تصادفی و در پنج تکرار انجام شد. اختلاف‌ها با استفاده از آنالیز واریانس تک‌سویه (ANOVA) و تست Tukey در سطح آماری پنج درصد ($P <$ ۰/۰۵) آنالیز و معنی‌دار گردید. همچنین برای تجزیه واریانس از روش GLM (General Linear Mode) استفاده شد.

نتایج

شاخص‌های فتوسنتزی: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که طبقه ارتفاع از سطح دریا، گونه گیاهی و اثر متقابل آنها تأثیر معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد بر شاخص‌های فتوسنتزی (فتوسنتز خالص و تعرق) داشته است (جدول ۲).

میزان فتوسنتز خالص از ۰/۴۳ تا ۳/۶ میکرومول / مترمربع در ثانیه متغییر بود که بیش‌ترین میزان (۳/۶ میکرومول / مترمربع در ثانیه) به بنه در طبقه ارتفاعی پایین و کم‌ترین میزان (۰/۴۳ میکرومول / مترمربع در ثانیه) به زالزالک در طبقه ارتفاعی بالا تعلق داشت. نتایج نشان داد که در سه گونه مورد مطالعه با افزایش ارتفاع میزان فتوسنتز خالص کاهش یافته است که میزان این کاهش در گونه بنه مشهودتر است. به‌طور کلی، مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که میزان فتوسنتز خالص در بنه بیشتر از دو گونه دیگر بوده و در زالزالک کمتر از دو گونه دیگر است (جدول ۳).

نتایج مربوط به میزان تعرق در جدول ۳ نشان داده شده است. نتایج مربوط به میانگین داده‌ها نشان داد که میزان تعرق از ۰/۲۶ تا ۱/۶ (میلی‌مول / مترمربع در ثانیه) است که بیش‌ترین مقدار مربوط به بنه با میزان ۱/۶ (میلی‌مول / مترمربع در ثانیه) در طبقه ارتفاعی پایین بوده و کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک با مقدار ۰/۲۶ (میلی‌مول / مترمربع در ثانیه) در طبقه ارتفاعی بالا بوده است. اختلاف معنی‌داری از لحاظ میزان تعرق در طبقات ارتفاعی مختلف در سه گونه مورد مطالعه وجود داشت. نتایج نشان داد که در سه گونه مورد مطالعه با افزایش ارتفاع میزان تعرق کاهش یافته است که میزان این کاهش در گونه بنه بیشتر است. به‌طورکلی، مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین و کمترین میزان تعرق به‌ترتیب در بنه و زالزالک است. نتایج مربوط به فتوسنتز خالص و تعرق نشان‌دهنده وجود یک همبستگی مثبت به این دو پارامتر است. نتایج نشان داد که همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد بین فتوسنتز خالص و تعرق در گونه درختی بنه و در سطح احتمال ۵ درصد در بلوط و زالزالک مشاهده گردیده است (جدول ۴).

رنگیزه‌های فتوسنتزی: نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که ارتفاع از سطح دریا، گونه گیاهی و اثر متقابل آنها تأثیر معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد بر رنگیزه‌های فتوسنتزی داشته (به استثنای تأثیر سطح ارتفاع بر روی کاروتنوئیدها که در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود)، به‌طوری‌که افزایش ارتفاع موجب کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی شده است (جدول ۲).

نتایج مربوط به مقایسه میانگین نشان داد که میزان محتوی کلروفیل a از ۰/۲۹ تا ۰/۹۸ (میلی‌گرم / گرم وزن تر) است که بیش‌ترین مقدار مربوط به بنه و بلوط در رویشگاه پایین‌بند و کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک در رویشگاه بالابند بوده که اختلاف معنی‌داری از لحاظ میزان محتوی کلروفیل a در طبقات ارتفاعی مختلف در سه گونه مورد مطالعه مشاهده گردید. نتایج مربوط به میانگین داده‌ها نشان داد که با افزایش ارتفاع، میزان کلروفیل a در سه گونه مختلف کاهش یافته است (جدول ۳).

بیش‌ترین مقدار کلروفیل b مربوط به بنه در پایین‌بند بوده هر چند در این گونه در ارتفاع‌های مختلف مقدار بالایی از میزان کلروفیل b مشاهده گردید. کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک در بالابند بود که اختلاف معنی‌داری از لحاظ میزان محتوی کلروفیل b در ارتفاع‌های مختلف در گیاه زالزالک و بلوط وجود داشت. یعنی با افزایش ارتفاع در هر سه گیاه بنه، بلوط و زالزالک، محتوای کلروفیل b کاهش پیدا کرد و این کاهش در دو گیاه بلوط و زالزالک بیشتر بود (جدول ۳).

محتوی کلروفیل کل از ۰/۴۸ تا ۱/۹۷ (میلی‌گرم / گرم وزن تر) است که بیش‌ترین مقدار مربوط به بنه و بلوط در رویشگاه پایین بند و کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک در رویشگاه

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

جدول ۲- تجزیه واریانس طبقات ارتفاع از سطح دریا، گونه گیاهی و اثر متقابل آنها بر شاخص‌های فتوسنتزی و رنگیزه‌های فتوسنتزی سه گونه درختی مورد مطالعه. فتوسنتز خالص (میکرومول/ مترمربع در ثانیه)، تعرق (میلی‌مول/ مترمربع در ثانیه)، کلروفیل a (میلی‌گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل b (میلی‌گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل کل (میلی‌گرم/ گرم وزن تر) و کاروتنوئیدها (میلی‌گرم/ گرم وزن تر).

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		فتوسنتز خالص	تعرق	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئیدها
طبقه ارتفاع از سطح دریا	۲	۲/۷۲۱**	۰/۵۹۷**	۰/۱۶۶**	۰/۱۹۸**	۰/۷۲۵**	۰/۰۰۸*
گونه گیاهی	۲	۷/۷۷۴**	۱/۶۹۶**	۰/۶۱۰**	۰/۸۷۲**	۲/۸۶۴**	۰/۰۲۲**
طبقه ارتفاعی × گونه	۴	۰/۵۴۲**	۰/۰۶۵**	۰/۰۱۱**	۰/۰۱۸**	۰/۰۵۰**	۰/۰۰۳**
اثر خطا	۱۸	۰/۰۴۹	۰/۰۱۴	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۲	۰/۰۰۰۰۹
درصد ضریب تغییرات		۲/۵۹	۲/۷۸	۱/۰۶	۰/۹۸	۰/۹۵	۱/۲۳

*: **معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و **: معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۱**

جدول ۳- مقایسه میانگین اثر طبقات ارتفاعی بر شاخص‌های فتوسنتزی و رنگیزه‌های فتوسنتزی سه گونه درختی مورد مطالعه. فتوسنتز خالص (میکرومول/ مترمربع در ثانیه)، تعرق (میلی‌مول/ مترمربع در ثانیه)، کلروفیل a (میلی‌گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل b (میلی‌گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل کل (میلی‌گرم/ گرم وزن تر) و کاروتنوئیدها (میلی‌گرم/ گرم وزن تر).

طبقه ارتفاعی	فتوسنتز خالص	تعرق	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئید
			بنه			
پایین بند	۳/۶۳ ±۰/۰۶ a	۱/۶۳ ±۰/۰۹ a	۰/۹۸ ±۰/۰۱ a	۰/۹۹ ±۰/۰۳ a	۱/۹۷ ±۰/۰۳ a	۰/۱۹ ±۰/۰۰۵ a
میان بند	۲/۲۶ ±۰/۰۶ b	۱/۱۳ ±۰/۰۷ b	۰/۸۴ ±۰/۰۲ b	۰/۹۴ ±۰/۰۳ a	۱/۷۸ ±۰/۰۵ b	۰/۱۸ ±۰/۰۰۴ ab
بالا بند	۱/۶۳ ±۰/۰۲ c	۰/۸۶ ±۰/۰۳ b	۰/۷۱ ±۰/۰۲ c	۰/۷۰ ±۰/۰۲ b	۱/۵۱ ±۰/۰۴ c	۰/۱۷ ±۰/۰۰۳ b
			بلوط			
پایین بند	۲/۲۳ ±۰/۰۹ a	۱/۲۰ ±۰/۱۱ a	۰/۹۸ ±۰/۰۵ a	۰/۸۷ ±۰/۰۲ a	۱/۸۵ ±۰/۰۶ a	۰/۲۶ ±۰/۰۰۳ a
میان بند	۱/۷۳ ±۰/۰۸ ab	۰/۹۰ ±۰/۰۶ ab	۰/۶۸ ±۰/۰۲ b	۰/۵۲ ±۰/۰۰۶ b	۱/۲۰ ±۰/۰۲ b	۰/۱۷ ±۰/۰۰۸ b
بالا بند	۱/۴۰ ±۰/۲۵ b	۰/۶۳ ±۰/۰۹ b	۰/۶۲ ±۰/۰۲ b	۰/۴۷ ±۰/۰۱ c	۱/۰۹ ±۰/۰۳ b	۰/۱۴ ±۰/۰۰۷ b
			زالزالک			
پایین بند	۰/۸۶ ±۰/۰۳ a	۰/۴۶ ±۰/۰۳ a	۰/۴۵ ±۰/۰۰۴ a	۰/۴۵ ±۰/۰۱ a	۰/۹۰ ±۰/۰۱ a	۰/۱۲ ±۰/۰۰۷ a
میان بند	۰/۷۰ ±۰/۰۶ a	۰/۳۳ ±۰/۰۳ ab	۰/۳۲ ±۰/۰۰۷ b	۰/۲۲ ±۰/۰۲ b	۰/۵۴ ±۰/۰۰۹ b	۰/۱۰ ±۰/۰۰۳ ab
بالا بند	۰/۴۳ ±۰/۰۳ b	۰/۲۶ ±۱/۰۲ b	۰/۲۹ ±۰/۰۱ b	۰/۱۹ ±۰/۰۱ b	۰/۴۸ ±۰/۰۲ b	۰/۰۹ ±۰/۰۰۴ b

* **برای هر فاکتور، میانگین‌هایی که حداقل دارای یک حروف مشترک هستند براساس آزمون Tukey در سطح احتمال ۵٪ از نظر آماری فاقد تفاوت معنی‌دار هستند.**

بالابند بود. نتایج نشان داد که در سه گونه مورد مطالعه با افزایش ارتفاع میزان کلروفیل کل کاهش یافته است به‌طورکلی، مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین و کمترین میزان کلروفیل کل به‌ترتیب در بنه و زالزالک است. بیش‌ترین مقدار کاروتنوئیدها در بلوط در طبقه ارتفاعی پایین و کم‌ترین میزان نیز در زالزالک در طبقه ارتفاعی بالا مشاهده گردید (جدول ۳).

نتایج مربوط به همبستگی نشان داد که همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱ یا ۵ درصد بین فتوسنتز خالص

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

جدول ۴- همبستگی بین شاخص‌های فتوسنتزی با رنگیزه‌های فتوسنتزی در سه گونه مورد مطالعه. فتوسنتز خالص (میکرومول/ مترمربع در ثانیه)، ، تعرق (میلی مول/ مترمربع در ثانیه)، کلروفی a (میلی‌گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل b (میلی‌گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل کل (میلی‌گرم/ گرم وزن تر) و کاروتنوئیدها (میلی‌گرم/ گرم وزن تر).

	فتوسنتز خالص	تعرق	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئیدها
			بنه			
فتوسنتز خالص	۱	۰/۹۵۱**	۰/۹۲۹**	۰/۷۷۰*	۰/۸۷۴**	۰/۷۲۷*
تعرق		۱	۰/۹۴۴**	۰/۸۰۴**	۰/۸۹۹**	۰/۶۶۳
کلروفیل a			۱	۰/۹۱۹**	۰/۹۳۸**	۰/۷۷۸*
کلروفیل b				۱	۰/۹۷۶**	۰/۷۰۲*
کلروفیل کل					۱	۰/۷۵۹*
کاروتنوئیدها						۱
			بلوط			
فتوسنتز خالص	۱	۰/۷۶۶*	۰/۷۹۰*	۰/۸۱۲**	۰/۸۰۶**	۰/۸۶۵**
تعرق		۱	۰/۶۷۶*	۰/۷۹۸*	۰/۷۸۷*	۰/۸۱۷**
کلروفیل a			۱	۰/۹۷۷**	۰/۹۹۴**	۰/۹۵۲**
کلروفیل b				۱	۰/۹۹۵**	۰/۹۸۳**
کلروفیل کل					۱	۰/۹۷۴**
کاروتنوئیدها						۱
			زالزالک			
فتوسنتز خالص	۱	۰/۷۱۹*	۰/۸۲۲**	۰/۷۸۱*	۰/۸۰۱**	۰/۶۵۱
تعرق		۱	۰/۸۱۳**	۰/۸۱۶**	۰/۸۱۹**	۰/۶۱۷
کلروفیل a			۱	۰/۹۷۹**	۰/۹۹۲**	۰/۸۸۰**
کلروفیل b				۱	۰/۹۹۷**	۰/۹۰۴**
کلروفیل کل					۱	۰/۸۹۹**
کاروتنوئیدها						۱

***: همبستگی در سطح ۵ درصد معنی‌دار و **: همبستگی در سطح ۱ درصد معنی‌دار است.**

با رنگیزه‌های کلروفیلی در سه گونه درختی مورد مطالعه مشاهده شده است، (البته بین فتوسنتز خالص و کاروتنوئیدها در گونه زالزالک همبستگی مثبت معنی‌دار مشاهده نگردید). همچنین نتایج نشان داد که همبستگی مثبت معنی‌داری بین میزان تعرق با رنگیزه‌های کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در سه گونه مورد مطالعه مشاهده شده است، با این حال بین تعرق و کاروتنوئیدها تنها در گونه بلوط همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد مشاهده گردید (جدول ۴).

محتوی اسمولیت‌های سازگار: نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که طبقه ارتفاعی، گونه گیاهی و اثر متقابل آنها تأثیر معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ بر محتوی قند و پرولین داشته است (جدول ۵).

محتوی قند محلول کل: نتایج مربوط به میزان محتوی قند برگ در جدول ۶ نشان داده شده است. نتایج مربوط به میانگین داده‌ها نشان داد که بیش‌ترین مقدار قند برگ مربوط به بلوط با

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

جدول ۵- تجزیه واریانس اثر طبقات ارتفاعی، گونه گیاهی و اثر متقابل آنها بر دیگر شاخص‌های فیزیولوژیک. محتوی قند محلول کل (میلی‌گرم/ گرم وزن خشک)، محتوی پرولین (میلی‌گرم/ گرم وزن خشک)، گایاکول پراکسیداز (میکرومول گایاکول/ گرم وزن تر در دقیقه)، آسکوربات پراکسیداز (میکرومول آسکوربات/ گرم وزن تر در دقیقه) و کاتالاز (میلی‌مول آب اکسیژنه/ گرم وزن تر در دقیقه).

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		قند	پرولین	گایاکول پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز	کاتالاز
طبقه ارتفاع از سطح دریا	۲	۳۵/۹۸**	۰/۳۲۴**	۰/۰۸۲**	۰/۰۰۳**	۳۲/۶۳۶**
گونه گیاهی	۲	۵۹۳/۷۸**	۳/۶۲۹**	۱/۱۷۷**	۰/۰۰۲**	۴۰۹/۸۵**
طبقه ارتفاعی × گونه	۴	۱۱/۰۰۲**	۰/۰۵۷**	۰/۰۳۶**	۰/۰۰۱**	۱۲/۵۹۵**
اثر خطا	۱۸	۰/۸۸۴	۰/۰۰۹	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰۰۵	۰/۹۴۳
درصد ضریب تغییرات		۰/۳۸	۰/۵۰	۰/۵۹	۰/۴۴	۰/۳۷

***: معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و **: معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۱**

جدول ۶- مقایسه میانگین اثر طبقات ارتفاعی بر دیگر شاخص‌های فیزیولوژیک سه گونه درختی مورد مطالعه. محتوی قند محلول کل (میلی‌گرم/ گرم وزن خشک)، محتوی پرولین (میلی‌گرم/ گرم وزن خشک)، گایاکول پراکسیداز (میکرومول گایاکول/ گرم وزن تر در دقیقه)، آسکوربات پراکسیداز (میکرومول آسکوربات/ گرم وزن تر در دقیقه) و کاتالاز (میلی‌مول آب اکسیژنه/ گرم وزن تر در دقیقه).

طبقه ارتفاعی	قند	پرولین	گایاکول پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز	کاتالاز
			بنه		
پایین‌بند	۴۲/۲۲ ±۰/۵۵ c	۳/۲۰ ±۰/۰۲ b	۲/۴۳ ±۰/۰۵ b	۰/۲۰ ±۰/۰۰۴ c	۴۶/۲۰ ±۰/۶۱ c
میان‌بند	۴۵/۵۱ ±۰/۶۸ b	۳/۴۰ ±۰/۰۲ b	۲/۳۶ ±۰/۰۳b	۰/۲۳ ±۰/۰۰۴ b	۴۹/۴۶ ±۰/۳۵ b
بالابند	۴۹/۳۴ ±۰/۸۱ a	۳/۷۰ ±۰/۰۷ a	۲/۵۳ ±۰/۰۴ a	۰/۲۵ ±۰/۰۰۲ a	۵۲/۲۵ ±۰/۱۹ a
			بلوط		
پایین‌بند	۵۲/۸۱ ±۰/۳۵ b	۴/۰۷ ±۰/۰۳ b	۲/۸۷ ±۰/۰۴ a	۰/۲۱ ±۰/۰۰۴ b	۵۷/۳۹ ±۰/۶۷ b
میان‌بند	۵۵/۵۷ ±۰/۴۷ a	۴/۲۴ ±۰/۰۳ ab	۲/۴۶ ±۰/۰۲ c	۰/۲۳ ±۰/۰۰۴ a	۵۲/۸۷ ±۰/۸۵ a
بالابند	۵۶/۹۳ ±۰/۳۱ a	۴/۴۴ ±۰/۰۷ a	۲/۶۶ ±۰/۰۳ b	۰/۲۴ ±۰/۰۰۴ a	۵۸/۰۲ ±۰/۳۸ a
			زالزالک		
پایین‌بند	۳۹/۵۳ ±۰/۴۵ a	۳/۰۳ ±۰/۰۴ b	۲/۰۱ ±۰/۰۰۸ a	۰/۲۱ ±۰/۰۰۴ a	۴۲/۴۶ ±۰/۴۰ ab
میان‌بند	۳۷/۲۲ ±۰/۵۸ b	۲/۷۷ ±۰/۰۵ ab	۱/۹۲ ±۰/۰۵ a	۰/۱۸ ±۰/۰۰۵ b	۴۱/۱۸ ±۰/۷۳ b
بالابند	۴۰/۰۳ ±۰/۴۶ a	۳/۱۸ ±۰/۰۸ a	۱/۹۴ ±۰/۰۴ a	۰/۲۳ ±۰/۰۰۲ a	۴۴/۱۶ ±۰/۵۰ a

*** برای هر فاکتور، میانگین‌هایی که حداقل دارای یک حروف مشترک هستند براساس آزمون Tukey در سطح احتمال ۵٪ از نظر آماری فاقد تفاوت معنی‌دار هستند.**

مقدار ۵۶/۹۳ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک در طبقه ارتفاعی بالا مشاهده گردید. اختلاف معنی‌داری از لحاظ میزان محتوی قند برگ در طبقات ارتفاعی مختلف در گیاه بنه وجود داشت. با افزایش ارتفاع محتوای قند در گیاه بنه و بلوط افزایش معنی‌داری نشان داد، که این افزایش در بنه بیشتر بود.

محتوی پرولین: نتایج مربوط به میزان پرولین برگ در جدول ۶ نشان داده شده است. بیش‌ترین مقدار پرولین برگ مربوط به بلوط در طبقه ارتفاعی بالا بوده و کم‌ترین میزان نیز

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

جدول ۷- همبستگی بین شاخص‌های فتوسنتزی با دیگر شاخص‌های فیزیولوژیک در سه گونه مورد مطالعه. فتوسنتز خالص (میکرومول/ مترمربع در ثانیه)، تعرق (میلی‌مول/ مترمربع در ثانیه)، محتوی قند محلول کل (میلی‌گرم/ گرم وزن خشک)، محتوی پرولین (میلی‌گرم/ گرم وزن خشک)، گایاکول پراکسیداز (میکرومول گایاکول/ گرم وزن تر در دقیقه)، آسکوربات پراکسیداز (میکرومول آسکوربات/ گرم وزن تر در دقیقه) و کاتالاز (میلی‌مول آب اکسیژنه/ گرم وزن تر در دقیقه).

	فتوسنتز خالص	تعرق	محتوی قند	محتوی پرولین	گایاکول پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز	کاتالاز
				بنه			
فتوسنتز خالص	۱	۰/۹۵۱**	-۰/۸۵۷**	-۰/۸۲۱**	-۰/۳۰۵	-۰/۹۲۳**	-۰/۹۲۶**
تعرق		۱	-۰/۸۸۸**	-۰/۸۸۱**	-۰/۲۰۶	-۰/۹۱۵**	-۰/۹۱۵**
محتوی قند			۱	۰/۹۷۱**	۰/۴۷۴	۰/۹۲۳**	۰/۹۷۹**
محتوی پرولین				۱	۰/۵۳۵	۰/۹۳۴**	۰/۹۴۲**
گایاکول پراکسیداز					۱	۰/۴۹۸	۰/۴۷۸
آسکوربات پراکسیداز						۱	۰/۹۹۰**
کاتالاز							۱
				بلوط			
فتوسنتز خالص	۱	۰/۷۶۶*	-۰/۸۲۵**	-۰/۸۸۵**	۰/۳۸۷	-۰/۸۳۶**	-۰/۰۰۲
تعرق		۱	-۰/۹۱۴**	-۰/۸۴۴**	۰/۴۶۱	-۰/۷۸۵*	۰/۰۲۰
محتوی قند			۱	۰/۹۱۹**	-۰/۶۴۳	۰/۹۲۴**	-۰/۱۴۷
محتوی پرولین				۱	-۰/۳۸۳	۰/۹۲۲**	۰/۱۳۷
گایاکول پراکسیداز					۱	-۰/۶۳۱	/۷۴۲*
آسکوربات پراکسیداز						۱	-۰/۱۲۷
کاتالاز							۱
				زالزالک			
فتوسنتز خالص	۱	۰/۷۱۹*	-۰/۳۰۴	-۰/۳۵۸	۰/۱۶۹	-۰/۴۵۲	-۰/۴۲۸
تعرق		۱	۰/۱۰۳	-۰/۱۹۳	۰/۴۳۹	-۰/۱۶۵	۰/۲۹۸
محتوی قند			۱	۰/۸۰۴**	۰/۲۰۸	۰/۸۰۸**	۰/۶۷۷*
محتوی پرولین				۱	-۰/۰۸۶	۰/۹۲۶**	۰/۷۲۵*
گایاکول پراکسیداز					۱	-۰/۰۶۳	-۰/۰۵۱
آسکوربات پراکسیداز						۱	۰/۷۴۱*
کاتالاز							۱

***: همبستگی در سطح ۵ درصد معنی‌دار و **: همبستگی در سطح ۱ درصد معنی‌دار است.**

مربوط به زالزالک در طبقه ارتفاعی میانه مشاهده گردید. با افزایش ارتفاع، محتوای پرولین در گیاه بنه و بلوط به‌طور معنی‌داری افزایش یافته است.

نتایج مربوط به همبستگی بین شاخص‌های فتوسنتزی (فتوسنتز خالص و تعرق) با محتوی قند محلول کل و پرولین در جدول ۷ نشان داده شده است. در دو گونه درختی بنه و

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

بلوط، فتوسنتز خالص و تعرق دارای همبستگی منفی معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد با قند محلول کل و پرولین بوده که بیانگر این واقعیت است که با افزایش ارتفاع میزان شاخص‌های فتوسنتزی کاهش و میزان قند محلول کل و پرولین افزایش می‌یابد. در گونه درختی زالزالک فتوسنتز خالص دارای همبستگی منفی غیرمعنی‌دار با قند محلول کل و پرولین است.

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی: نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که طبقه ارتفاعی، گونه گیاهی و اثر متقابل آنها تأثیر معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ بر محتوی آنزیم‌های گایاکول پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز داشته است. (جدول ۵).

نتایج مربوط به فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز برگ در جدول ۶ نشان داده شده است. نتایج مربوط به میانگین داده‌ها نشان داد که در گیاه بلوط با افزایش ارتفاع فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز برگ کاهش یافته است که بیش‌ترین مقدار مربوط به پایین‌بند بود. اختلاف معنی‌داری از لحاظ میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز برگ در طبقات ارتفاعی پایین و میانه در گیاه بنه و بین طبقات ارتفاعی مختلف در گیاه زالزالک وجود نداشت. در محتوای آنزیم گایاکول پراکسیداز برگ بین طبقه ارتفاعی بالا و ارتفاع‌های پایین‌تر تنها در گیاه بنه افزایش معنی‌دار وجود داشت.

نتایج فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگ در جدول ۶ نشان داده شده است. نتایج مربوط به میانگین داده‌ها نشان داد که بیش‌ترین مقدار فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگ در گونه درختی بنه در طبقه ارتفاعی بالا و کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک در طبقه ارتفاعی میانه مشاهده گردید. نتایج نشان داد که با افزایش ارتفاع، افزایش معنی‌داری در فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در گیاهان مورد مطالعه مشاهده شد، افزایش در گیاهان بلوط و بنه منظم بود.

نتایج مربوط به فعالیت آنزیم کاتالاز برگ در جدول ۶ نشان داده شده است. نتایج مربوط به میانگین داده‌ها نشان داد که بیش‌ترین مقدار آنزیم کاتالاز برگ مربوط به بلوط در طبقه ارتفاعی بالا بود و کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک در طبقه ارتفاعی میانه بود که اختلاف معنی‌داری از لحاظ میزان آنزیم کاتالاز برگ در ارتفاع‌های مختلف در گیاه زالزالک وجود نداشت. تنها در گیاه بنه با افزایش ارتفاع افزایش معنی‌دار و منظم در فعالیت آنزیم کاتالاز مشاهده شد.

نتایج مربوط به همبستگی بین شاخص‌های فتوسنتزی (فتوسنتز خالص و تعرق) با محتوی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی در جدول ۷ نشان داده شده است. در گونه درختی بنه، فتوسنتز خالص و تعرق دارای همبستگی منفی معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد با محتوی آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز بوده و در بلوط همبستگی منفی معنی‌دار تنها بین شاخص‌های فتوسنتزی با آنزیم آسکوربات پراکسیداز مشاهده گردید که بیانگر این واقعیت است که با افزایش ارتفاع میزان شاخص‌های فتوسنتزی کاهش و میزان این آنزیم‌ها افزایش می‌یابد. در گونه درختی زالزالک بین فتوسنتز خالص و تعرق با آنزیم‌های فوق همبستگی معنی‌دار مشاهده نگردید. همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد بین محتوی قند کل و پرولین با آنزیم آسکوربات پراکسیداز در هر سه گونه مورد مطالعه مشاهده گردید. همچنین در دو گونه بنه و زالزالک همبستگی مثبت معنی‌داری بین قندهای محلول و پرولین با آنزیم کاتالاز مشاهده گردید.

بحث

افزایش ارتفاع باعث تغییرات گسترده‌ای در شرایط محیطی گیاه می‌شود که می‌توان این تغییرات را به‌عنوان تنش‌هایی که گیاه با افزایش سطح ارتفاع با آنها روبرو می‌شود، به‌حساب آورد. از جمله این تغییرات می‌توان به کاهش دما، خشک‌شدن خاک، نوسانات حرارتی روزانه، افزایش شدت باد و کاهش فشار گازها اشاره کرد که همگی این عوامل می‌توانند رشد گیاه را تحت‌تأثیر قرار دهند و باعث کاهش رشد گیاه شوند (Rajsnerova *et al*., 2015; Weih and Karlsson, 2001).

نتایج نشان داد که با افزایش ارتفاع میزان فتوسنتز خالص و تعرق در سه گونه مورد مطالعه کاهش یافته است و کمترین

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

میزان فتوسنتز خالص و تعرق در ارتفاع بالابند مشاهده گردید. یکی از اولین پارامترهایی در گیاه که تحت تنش‌های محیطی قرار گرفته و سبب کاهش رشد گیاه می‌شود، فتوسنتز است، به‌طوری‌که تحقیقات نشان داده است کاهش رشد گیاه تحت تنش ناشی از کاهش میزان فتوسنتز است (Garcia-Sanchez and Syvertsen, 2006). کاهش شدت فتوسنتز ناشی از تنش می‌تواند تحت‌تأثیر عوامل روزنه‌ای (کاهش فتوسنتز خالص، تعرق و هدایت روزنه‌ای) یا غیرروزنه‌ای (کاهش فعالیت PSII، انتقال الکترون و فسفوریلاسیون نوری) یا ترکیبی از هر دو عامل باشد (حاتم‌نیا و همکاران، ۱۳۹۶). در مطالعه حاضر در سه گونه مورد مطالعه با افزایش ارتفاع میزان فتوسنتز خالص و تعرق کاهش یافته است که میزان این کاهش در گونه بنه مشهودتر است. بنابراین نتایج این تحقیق نشان داده که عوامل روزنه‌ای می‌توانند نقش تعیین‌کننده‌ای در کاهش فتوسنتز داشته باشند. برخی از محققین نیز بر این باورند که کاهش فتوسنتز در شرایط تنش محیطی می‌تواند در اثر کاهش سطح برگ و درنتیجه کاهش سطح دریافت‌کننده نور باشد که نهایتاً باعث کاهش میزان فتوسنتز در گیاه می‌گردد (Singh *et al*., 2000).

کاهش تعرق در اثر تنش‌های محیطی می‌تواند به‌علت بسته‌شدن روزنه‌ها و یا کاهش جذب آب از طریق ریشه باشد. کاهش در جریان آب در اثر تنش ممکن است به‌علت پتاسیل آب کمتر در ریشه‌ها و انتقال اسید آبسیزیک از ریشه به ساقه باشد. نتایج نشان داد که با افزایش ارتفاع میزان تعرق در سه گونه مورد مطالعه کاهش یافته است. نتایج مربوط به فتوسنتز خالص و تعرق نشان‌دهنده وجود یک همبستگی مثبت معنی‌دار بین این دو پارامتر است. کاهش تعرق تحت شرایط تنش اسمزی هر چند سبب حفظ محتوای نسبی آب برگ شده ولی با این حال سبب کاهش میزان فتوسنتز و همچنین افزایش خطر تنش گرمایی می‌شود (Tardieu, 2005).

نتایج مطالعه حاضر نشان داد که در سه گونه درختی مورد مطالعه با افزایش ارتفاع میزان رنگیزه‌های کلروفیلی (کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل) کاهش یافت است، که یکی از پاسخ‌های گونه‌های مورد مطالعه به تغییرات و تنش‌های محیطی حاصل از افزایش ارتفاع است. وجود همبستگی مثبت معنی‌دار بین شاخص‌های فتوسنتزی با رنگیزه‌های فتوسنتزی نشان‌دهنده این امر می‌باشد که کاهش میزان رنگیزه‌های کلروفیلی یکی از عوامل اصلی کاهش میزان فتوسنتز است. به‌طورکلی، عوامل مختلفی در کاهش میزان رنگیزه‌های کلروفیلی تحت تنش نقش دارند از جمله این عوامل می‌توان به تخریب ساختمان کلروپلاست، اکسیداسیون نوری رنگیزه‌ها، تأثیر گونه‌های فعال اکسیژن روی رنگیزه‌ها، فعال‌شدن آنزیم تجزیه‌کننده کلروفیلاز و تخریب پیش‌ماده‌های سنتز کلروفیل است (Gunes *et al*., 2007; Neocleous and Vasilakakis, 2007).

گونه‌های گیاهی که در ارتفاعات بالاتری رشد می‌کنند نیاز به انرژی بیشتری دارند که صرف سازگاری با شرایط تنشی می‌شود. از جمله تنش‌هایی که با افزایش ارتفاع به یک گونه وارد می‌شود، می‌توان به تنش کاهش دما و خشکی خاک اشاره کرد که دو فاکتور مهم محیطی بوده که رشد گیاه را محدود می‌کنند. کربوهیدرات‌ها مهم‌ترین منبع انرژی گیاه است که با افزایش سطح ارتفاع و به طبع واردشدن تنش‌های محیطی به گیاه میزان این ترکیبات و پروتئین‌ها و آنزیم‌هایی که سبب بیوسنتز ترکیبات قندی می‌شوند، افزایش می‌یابند. قندهای محلول که جزء ترکیبات سازگار بوده یکی از روش‌های گیاهان جهت سازگاری با تنش‌های حاصل از افزایش سطح ارتفاع است (Ma *et al*., 2015). به‌طوری‌که، با افزایش ارتفاع که میزان جذب آب توسط ریشه‌ها به‌دلیل دمای پایین کاهش یافته است، قندها جایگزین مولکول‌های آب شده و این قابلیت را دارند که با لیپیدهای غشاء سلولی پیوند هیدروژنی تشکیل داده و سبب پایداری غشاء سلولی شوند (Ruelland *et al*., 2009). نتایج تحقیق حاضر نشان داد که با افزایش ارتفاع محتوای قندهای محلول در گیاه بنه و بلوط افزایش معنی‌داری نشان داد، که این افزایش در بنه بیشتر بود.

نتایج تحقیق حاضر نشان داد که با افزایش ارتفاع و به وجودآمدن تغییرات محیطی همچون کاهش دما و کاهش جذب آب، محتوای پرولین در گیاه بنه و بلوط افزایش

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

معنی‌داری نشان داد، که این افزایش در بنه بیشتر بود. بنابراین پیشنهاد می‌گردد که یکی از مکانیسم‌های گیاه در مواجهه با تغییرات محیطی افزایش ترکیبات اسمولیت نظیر قندهای محلول و پرولین است، که سبب سازگاری بیشتر گیاه در برابر تغییرات و تنش‌های محیطی می‌باشد. پرولین یکی از متابولیت‌های مهم گیاهی بوده که دارای عملکرد مهمی در ارتباط با سازگاری گیاه به تنش ایفا می‌کند. پرولین اسیدآمینه محلول در آب است که تحت تنش‌های محیطی در گیاهان عالی سنتز شده و سبب محافظت از پروتئین‌ها و آنزیم‌های مختلف شده و مانع از دناتوره‌شدن آنها می‌شود. از طرف دیگر پرولین سبب از بین‌رفتن گونه‌های فعال اکسیژن شده و سلول‌ها را از آسیب‌های واردشده توسط گونه‌های فعال اکسیژن حفظ می‌کند (Szabados and Savoure, 2010).

تحقیقات نشان داده که با افزایش سطح ارتفاع میزان پرولین افزایش یافته که این افزایش در ارتباط با سازگاری گونه گیاهی به افزایش سطح ارتفاع است (Ma *et al.*, 2015). عزیزی و همکاران (۱۳۹۹) نشان دادند که با افزایش ارتفاع از سطح دریا میزان پرولین در برگ درخت بلوط افزایش یافته است. بنابراین پیشنهاد دادند که افزایش مواد محلول سازگار نظیر پرولین یکی از راهکارهای درخت بلوط جهت سازگاری بیشتر با تغییرات محیطی است.

یکی از مشکلاتی که گیاهان با آن درگیر هستند، حذف گونه‌های فعال اکسیژن ناشی از تنش‌ها و تغییرات محیطی است. گیاهان مکانیسم‌های دفاعی متنوعی شامل سیستم‌های دفاعی آنزیمی و غیرآنزیمی جهت محافظت از سلول‌ها در برابر آسیب‌های گونه‌های فعال اکسیژن را بکار می‌برند. مکانیسم دفاع آنزیمی شامل آنزیم‌هایی هستند که توانایی جداسازی، خنثی‌سازی و جاروب‌کردن رادیکال‌ها و گونه‌های فعال اکسیژن را دارند و بدون این مکانیسم‌های دفاع آنزیمی گیاهان کارایی مناسبی جهت تبدیل انرژی نوری به انرژی شیمیایی را ندارند (Scandalios, 1993).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی دارای نقش‌های سلولی متنوعی بوده از جمله این نقش‌ها می‌توان به بیوسنتز لیگنین، تولید هورمون و سمیت‌زدایی از پراکسید هیدروژن اشاره کرد (Campa, 1991; Scandalios, 1993). افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی در ارتفاعات بالا باعث محافظت از گیاه در برابر آسیب‌های گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود. نتایج این تحقیق در موافقت با گزارش‌های قبلی بوده که نشان دادند که این آنزیم‌ها دارای نقش‌های مهمی در ارتباط با سازگاری گیاهان به تنش‌های محیطی هستند به‌طوری‌که با افزایش سطح ارتفاع میزان این آنزیم‌ها افزایش یافته و به‌عنوان یک راه‌کار جهت سازگاری گیاه با تغییرات محیطی است (Wildi and Lutz, 1996; Ma *et al.*, 2015).

نتایج نشان داد که بین مواد محلول سازگار با میزان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی همبستگی مثبت معنی‌داری مشاهده گردید، به‌طورکلی وجود همبستگی منفی معنی‌دار بین شاخص‌های فتوسنتزی با مواد محلول سازگار و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی از یک طرف و وجود همبستگی مثبت معنی‌دار بین مواد محلول سازگار با آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی از طرف دیگر بیانگر این واقعیت است که افزایش محتوی مواد محلول سازگار و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی جزء سازوکارهای اصلی گیاهان در مواجهه با تغییرات محیطی است.

نتیجه‌گیری

افزایش ارتفاع باعث تغییرات گسترده‌ای در شرایط محیطی گیاه می‌شود که می‌توان این تغییرات را به‌عنوان تنش‌هایی که گیاه با افزایش سطح ارتفاع با آنها روبرو می‌شود، به‌حساب آورد. یکی از اولین پارامترهایی در گیاه که تحت تنش‌های محیطی قرار گرفته و سبب کاهش رشد گیاه می‌شود، فتوسنتز است. نتایج مطالعه حاضر نشان داد که با افزایش ارتفاع میزان فتوسنتز در سه گونه درختی مورد مطالعه کاهش یافته است، همچنین با افزایش ارتفاع رنگیزه‌های فتوسنتزی کاهش یافته که نشان‌دهنده این واقعیت است که یکی از عوامل کاهش فتوسنتز، کاهش زنگیزه‌های فتوسنتزی است که وجود همبستگی مثبت معنی‌دار تأییدکننده این واقعیت می‌باشد. در

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

بین سه گونه درختی مورد مطالعه، درخت بنه بیشترین مقدار فتوسنتز و کلروفیل را نشان داد. گیاه بنه با افزایش ارتفاع کاهش بیشتری در میزان فتوسنتز نشان داد، اما با وجود این توانسته کلروفیل خود را حفظ کند و کاهش کمتری نسبت به بلوط در محتوای کلروفیل خود نشان داد. نتایج نشان داد که با افزایش ارتفاع، محتوای مواد محلول سازگار (قند و پرولین) افزایش یافته است، بنابراین می‌توان گفت که یکی از روش‌های گیاهان جهت سازگاری با تنش‌ها و تغییرات حاصل از افزایش ارتفاع، سنتز و تجمع مواد محلول سازگار مانند قندهای محلول و پرولین است. محتوای مواد محلول سازگار (قند و پرولین) در گیاه بلوط و بنه بیشتر از زالزالک بود. همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نیز به‌عنوان یک مکانیسم جهت سازگاری با شرایط تنش است، به‌طوری‌که با افزایش ارتفاع، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاه بنه منظم‌تر از دو گونه درختی دیگر بود. به‌طورکلی، می‌توان گفت که بین سه گونه درختی مورد مطالعه، درختان بنه و بلوط ایرانی در مواجهه با عوامل محیطی از سازگاری بهتری برخوردار هستند.

منابع

حاتم‌نیا، ع. ا.، ولدبیگی، ط. و عباسپور، ن. (۱۳۹۶) اثر شدت و مدت زمان اعمال تنش کلرید سدیم بر روی رشد و برخی شاخص‌های بیوشیمیایی و فتوسنتزی توتون (*Nicotiana tabacum* L.). فرآیند و کارکرد گیاهی ۱۹: ۱۵۲-۱۳۹.

عزیزی، ک.، ناجی، ح. ر.، حسنیان خوشرو، ح. و حیدری، م. (۱۳۹۹) تأثیر ارتفاع از سطح دریا و فصل بر خصوصیات فیزیولوژیکی برگ گونه بلوط ایرانی (*Quercus brantii* Lindl) در جنگل‌های زاگرس (مطالعه موردی: ایلام)، فرآیند و کارکرد گیاهی ۳۵: ۱۱۴-۱۰۱.

Bates, L. S., Waldren, R. P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil 39: 205-207.

Bishop, D. L. and Bugbee, B. G. (1998) Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi-dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Plant Physiology 153: 558-565.

Bohnert, H. J. and Jensen, R. G. (1996) Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. Trends in Biotechnology 14: 89-97.

Campa, A. (1991) Biological roles of plant peroxidases: Known and potential function. Peroxidases in Chemistry and Biology 2: 25-50.

Chen, G. X. and Asada, K. (1989) Ascorbate peroxidase in tea leaves: Occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties. Plant and Cell Physiology 30: 987-998.

Coomes, D. A. and Allen, R. B. (2007) Effects of size, competition and altitude on tree growth. Journal of Ecology 95: 1084-1097.

Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. T. and Smith, F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28: 350-356.

Garcia-Sanchez, F. and Syvertsen, J. P. (2006) Salinity tolerance of *Cleopatra mandarin* and Carrizo citrange citrus rootstock seedlings is affected by CO_2 enrichment during growth. Journal of the American Society for Horticultural Science 131: 24-31.

Garratt, L. C., Janagoudar, B. S., Lowe, K. C., Anthony, P., Power, J. B. and Davey, M. R. (2002) Salinity tolerance and antioxidant status in cotton cultures. Free Radical Biology and Medicine 33: 502-511.

Ghosh, P. K., Bandyopadhyay, K. K., Manna, M. C., Mandal, K. G., Misra, A. K. and Hati, K. M. (2004) Comparative effectiveness of cattle manure, poultry manure, phosphocompost and fertilizer-NPK on three cropping systems in vertisols of semi-arid tropics. II. Dry matter yield, nodulation, chlorophyll content and enzyme activity. Bioresource technology 95: 85-93.

Gill, S. S. and Tuteja, N. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry 48: 909-930.

Gunes, A., Inal, A., Guneri Bagci, E. and Pilbeam, D. J. (2007) Silicon-mediated changes of some physiological and enzymatic parameters symptomatic for oxidative stress in spinach and tomato grown in sodic-B toxic soil. Plant and Soil 290: 103-114.

Leegood, R. C. and Furbank, R. T. (1986) Stimulation of photosynthesis by 2% oxygen at low temperatures is restored by phosphate. Planta 168: 84-93.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

Lichtenthaler, H. K. and Wellburn, A. R. (1983) Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. Biochemical Society Transactions 11: 591-592.

Ma, L., Sun, X., Kong, X., Galvan, J. V., Li, X., Yang, S. and Hu, X. (2015) Physiological, biochemical and proteomics analysis reveals the adaptation strategies of the alpine plant *Potentilla saundersiana* at altitude gradient of the Northwestern Tibetan Plateau. Journal of Proteomics 112: 63-82.

Maehly, A. C. and Chance, B. (1959) The assay of catalase and peroxidase. In: Methods of Biochemical Analysis (ed. Click, D.) Pp. 357-425. Interscience Publishers, New York.

Mahfoozi, S., Limin, A. E., Ahakpaz, F. and Fowler, D. B. (2006) Phenological development and expression of freezing resistance in spring and winter wheat under field conditions in north-west Iran. Field Crops Research 97: 182-187.

Neocleous, D. and Vasilakakis, M. (2007) Effects of NaCl stress on red raspberry (*Rubus idaeus* L.'Autumn Bliss'). Scientia Horticulturae 112: 282-289.

Polle, A., Baumbusch, L. O., Oschinski, C., Eiblmeier, M., Kuhlenkamp, V., Vollrath, B. and Rennenberg, H. (1999) Growth and protection against oxidative stress in young clones and mature spruce trees (*Picea abies* L.) at high altitudes. Oecologia 121: 149-156.

Rajsnerova, P., Klem, K., Holub, P., Novotna, K., Vecerova, K., Kozacikova, M. and Urban, O. (2015) Morphological, biochemical and physiological traits of upper and lower canopy leaves of European beech tend to converge with increasing altitude. Tree Physiology 35: 47-60.

Ruelland, E., Vaultier, M. N., Zachowski, A. and Hurry, V. (2009) Cold signalling and cold acclimation in plants. Advances in Botanical Research 49: 35-150.

Roupioz, L., Jia, L., Nerry, F. and Menenti, M. (2016) Estimation of daily solar radiation budget at kilometer resolution over the Tibetan Plateau by integrating MODIS data products and a DEM. Remote Sensing 8: 504.

Scandalios, J. G. (1993) Oxygen stress and superoxide dismutases. Plant Physiology 101: 7.

Serraj, R. and Sinclair, T. R. (2002) Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions?. Plant, Cell and Environment 25: 333-341.

Singh, S. K., Sharma, H. C., Goswami, A. M., Datta, S. P. and Singh, S. P. (2000) In vitro growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride. Biologia Plantarum 43: 283-286.

Szabados, L. and Savoure, A. (2010) Proline: A multifunctional amino acid. Trends in Plant Science 15: 89-97.

Tardieu, F. (2005) Plant tolerance to water deficit: Physical limits and possibilities for progress. Comptes Rendus Geoscience 337: 57-67.

Upadhyaya, A., Sankhla, D., Davis, T. D., Sankhla, N. and Smith, B. N. (1985) Effect of paclobutrazol on the activities of some enzymes of activated oxygen metabolism and lipid peroxidation in senescing soybean leaves. Journal of Plant Physiology 121: 453-461.

Wang, J., Fu, B., Qiu, Y. and Chen, L. (2001) Soil nutrients in relation to land use and landscape position in the semi-arid small catchment on the loess plateau in China. Journal of Arid Environments 48: 537-550.

Weih, M. and Karlsson, P. S. (2001) Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: Is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature?. New Phytologist 150: 147-155.

Wildi, B. and Lutz, C. (1996) Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes. Plant, Cell and Environment 19: 138-146.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]

Effect of altitude on photosynthesis rate and some physiological indices from three species of *Quercuis brantii*, *Pistacia atlantica*, *Crataegus pontica* in Ilam province forests

Ali Parvizi[1], Ali Asghar Hatamnia[1*], Nayer Mohammadkhani[2], Hamid Reza Naji[3]

[1] Department of Biology, Ilam University, Ilam, Iran; [2] Department of Medicinal Plants, Shahid Bakeri High Education Center of Miandoab, Urmia University, Urmia, Iran [3] Department of Forest Sciences, Ilam University, Ilam, Iran

(Received: 06/02/2021, Accepted: 03/08/2021)

Abstract

Increasing of altitude causes extensive changes in the environmental conditions. Three species of *Quercus brantii* Lindl., *Pistacia atlantica* Desf. and *Crataegus pontica* C. Koch. are the dominant species in the forests of Ilam province. The sampling was done from Qalajeh Mountain at the altitude of 1300-2000 m a.s.l. Then, the effect of altitude on photosynthesis, photosynthetic pigments and some biochemical parameters (proline, soluble sugars, proteins, antioxidant enzymes) of these plant species were investigated. The results indicated that with increasing of altitude, the photosynthetic parameters (net photosynthesis and transpiration) and photosynthetic pigments decreased in the three species. A significant positive correlation was observed between photosynthetic parameters and photosynthetic pigments. The results showed that with increasing altitude, the total soluble sugar and proline content significantly increased, and its value was higher in *Q. brantii* and *P. atlantica* than the *C. pontica*. Furthermore, a significant negative correlation was observed between photosynthetic parameters and the total soluble sugar and proline in *P. atlantica* and *Q. brantii* species. With regard to the antioxidative enzymes, a significant difference was observed only in *P. atlantica* and the activity of antioxidant enzymes in *P. atlantica* was more regular than others. Overall, it could be concluded that with increasing altitude and decreasing photosynthesis and photosynthetic pigments, the amount of compatible soluble compounds (total soluble sugar and proline) and antioxidant enzymes increased as a mechanism for plants adaptation against stress conditions.

Keywords: Proline, Total soluble sugar, Net Photosynthesis, Transpiration, Antioxidant Enzymes

Corresponding author, Email: a.hatamnia@ilam.ac.ir

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-02-25]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.45.13.1]