

مقاله پژوهشی

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

علی پرویزی^۱، علی اصغر 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 (*Quercus 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 فتوستت، رنگیزه‌های فتوستت 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 فتوستت (فتوستت خالص و تعرق) و رنگیزه‌های فتوستت در سه گونه مورد مطالعه کاهش یافته است و همچنین همبستگی مثبت معنی‌داری بین شاخص‌های فتوستت و رنگیزه‌های فتوستت 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 فتوستت 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. به‌طور کلی می‌توان گفت که با افزایش ارتفاع و کاهش میزان فتوستت و رنگیزه‌های فتوستت، 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، فتوستت خالص، تعرق، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

مقدمه

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

اجزاء محیط‌های طبیعی شامل عوامل اقلیمی، خاکی و توپوگرافی هستند. این اجزاء و متغیرهای موجود در آن بر نحوه شکل‌گیری و توزیع پوشش گیاهی مؤثر هستند. هر کدام از این عوامل سبب تغییرات محیطی شده و گونه‌های

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

(Bugbee, 1998).

تغییرات محیطی ناشی از افزایش ارتفاع از سطح دریا باعث تنش اکسیداتیو و در نتیجه 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 زالالک (*Crataegus pontica* C.Koch) از گونه‌های غالب جنگل‌های ایلام هستند. بنابراین هدف از این تحقیق بررسی روند تغییر شاخص‌های فتوسنتزی (فتوستتزر خالص و تعرق) و فیزیولوژیک (رنگیزه‌های فتوستتزی، 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: به منظور بررسی شاخص‌های فتوستتزی و همچنین مطالعه خصوصیات فیزیولوژیک، بعد از جنگل‌گردشی سه رویشگاه پایین‌بند، میان‌بند و بالابند (رویشگاه پایین‌بند = ۱۳۰۰-۱۴۰۰ متر، رویشگاه میان‌بند = ۱۶۵۰-۱۷۰۰ متر و رویشگاه بالا‌بند = ۱۹۵۰-۲۰۰۰ متر) در طول دامنه جنوبی انتخاب گردید و نمونه‌برداری از گونه‌های بلوط (*Quercus brantii* L.)، بنه (*Pistacia atlantica* Desf.) و زالالک (*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 به صورت تصادفی از

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 هدررفت آب یاخته و حفاظت آنزیم‌ها، از یاخته‌های گیاهی تحت تنش حفاظت می‌کنند (Bohnert and Jensen, 1996).

قندها به واسطه 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 محتوای 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 در نتیجه کاهش میزان فتوستتزر شده، بنابراین از کلروفیل می‌توان به عنوان 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

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 ۳۰-۴۰ 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 فتوسنتز متر (Plant Photosynthesis Meter- Korea Tech) از سه گونه مذکور در ارتفاعات مختلف، شاخص‌های فتوسنتز خالص و تعرق اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری میزان رنگیزه‌های 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 به صورت کاهش در جذب تتراگایاکول با $\epsilon = 26,6 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ 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 به صورت کاهش در جذب آسکوربات با $\epsilon = 2/8 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ 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 به صورت مقدار آنزیم مورد نیاز برای اکسید کردن H_2O_2 به صورت $1 \mu\text{M}$ هر دقیقه تعریف می‌شود.

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

سیستماتیک- تصادفی و در پنج تکرار انجام شد. اختلاف‌ها با استفاده از آنالیز واریانس تک‌سویه (ANOVA) و تست Tukey در سطح آماری پنج درصد ($P < 0.05$) 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 0.43 تا $3/6$ میکرومول / مترمربع در ثانیه متغیر بود که بیش‌ترین میزان ($3/6$ میکرومول / مترمربع در ثانیه) به بنه در طبقه ارتفاعی پایین و کم‌ترین میزان (0.43 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 0.26 تا $1/6$ (میلی‌مول / مترمربع در ثانیه) است که بیش‌ترین مقدار مربوط به بنه با میزان $1/6$ (میلی‌مول / مترمربع در ثانیه) در طبقه ارتفاعی پایین بوده و کم‌ترین میزان نیز مربوط به زالزالک با مقدار 0.26 (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).

رنگی‌های 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 رنگی‌های فتوسنتزی داشته (به استثنای تأثیر سطح ارتفاع بر روی کاروتنوئیدها که در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود)، به‌طوری‌که افزایش ارتفاع موجب کاهش رنگی‌های فتوسنتزی شده است (جدول ۲).

نتایج مربوط به مقایسه میانگین نشان داد که میزان محتوی کلروفیل a از 0.29 تا 0.98 (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 0.48 تا $1/97$ (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

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

منابع تغییر	درجه آزادی	فتوستت 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	۰/۰۰۲	۰/۰۰۰۰۹
درصد ضریب تغییرات		۲/۵۹	۲/۷۸	۱/۰۶	۰/۹۸	۰/۹۵	۱/۲۳

*: معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و **: معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۱

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

طبقه ارتفاعی	فتوستت 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 ± ۰/۰۵ 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 ± ۰/۰۴ 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 ± ۰/۰۳ 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 ± ۰/۰۳ a
میان بند	۱/۷۳ ± ۰/۰۸ ab	۰/۹۰ ± ۰/۰۶ ab	۰/۶۸ ± ۰/۰۲ b	۰/۵۲ ± ۰/۰۶ 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 ± ۰/۰۲ 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 حرف مشترک هستند براساس آزمون Tukey در سطح احتمال ۵٪ از نظر آماری فاقد تفاوت معنی دار 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 فتوستت خالص

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)، کلروفیل a (میلی گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل b (میلی گرم/ گرم وزن تر)، کلروفیل کل (میلی گرم/ گرم وزن تر) و کاروتنوئیدها (میلی گرم/ گرم وزن تر).

فتوسنتز خالص	تعرق	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئیدها
بنه					
فتوسنتز خالص	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**	۰/۷۰۳*
کلروفیل کل				۱	۰/۷۵۹*
کاروتنوئیدها					۱
بلوط					
فتوسنتز خالص	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	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 معنی دار و **: همبستگی در سطح ۱ درصد معنی دار است.

با رنگیزه‌های کلروفیلی در سه گونه درختی مورد مطالعه مشاهده شده است، (البته بین فتوسنتز خالص و کاروتنوئیدها در گونه زالزالک همبستگی مثبت معنی دار مشاهده نگردید). همچنین نتایج نشان داد که همبستگی مثبت معنی داری 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 معنی داری 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 معنی داری 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

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

منابع تغییر	درجه آزادی	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

*: معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و **: معنی دار 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 (میلی گرم/ گرم وزن خشک)، محتوی پرولین (میلی گرم/ گرم وزن خشک)، گایاکول پراکسیداز (میکرومول گایاکول/ گرم وزن تر در دقیقه)، آسکوربات پراکسیداز (میکرومول آسکوربات/ گرم وزن تر در دقیقه) و کاتالاز (میلی مول آب اکسیژنه/ گرم وزن تر در دقیقه).

طبقه ارتفاعی	قند	پرولین	گایاکول پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز	کاتالاز
بنه					
پایین بند	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
میان بند	۴۵/۵۱ ± ۰/۶۸ b	۳/۴۰ ± ۰/۰۲ b	۲/۳۶ ± ۰/۰۳ b	۰/۲۳ ± ۰/۰۰۴ b	۴۹/۴۶ ± ۰/۳۵ b
بالا بند	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					
پایین بند	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
میان بند	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
بالا بند	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					
پایین بند	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
میان بند	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
بالا بند	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 حرف مشترک هستند براساس آزمون Tukey در سطح احتمال ۵٪ از نظر آماری فاقد تفاوت معنی دار هستند.

مقدار ۵۶/۹۳ میلی گرم بر گرم وزن خشک در طبقه ارتفاعی بالا مشاهده گردید. اختلاف معنی داری 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 معنی داری 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

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	-۰/۹۲۶**
تعرق	۱	-۰/۸۸۸**	-۰/۸۸۱**	-۰/۲۰۶	-۰/۹۱۵**	-۰/۹۱۵**
محتوی قند	۱	۰/۹۷۱**	۰/۴۷۴	۰/۹۲۳**	۰/۹۷۹**	۰/۹۷۹**
محتوی پرولین	۱	۰/۵۳۵	۰/۹۳۴**	۰/۴۲۲**	۰/۴۷۸	۰/۴۷۸
گایاکول پراکسیداز	۱	۰/۴۹۸	۰/۹۹۰**	۱	۰/۹۹۰**	۰/۹۹۰**
آسکوربات پراکسیداز	۱	۰/۷۶۶*	-۰/۸۲۵**	-۰/۸۸۵**	۰/۳۸۷	-۰/۸۳۶**
کاتالاز	۱	۰/۷۱۹*	-۰/۳۰۴	-۰/۳۵۸	۰/۱۶۹	-۰/۴۵۲
بلوط						
فتوسنتز خالص	۱	۰/۷۶۶*	-۰/۸۲۵**	-۰/۸۸۵**	۰/۳۸۷	-۰/۸۳۶**
تعرق	۱	-۰/۹۱۴**	-۰/۸۴۴**	-۰/۴۶۱	-۰/۷۸۵*	-۰/۷۸۵*
محتوی قند	۱	۰/۹۱۹**	۰/۶۴۳	۰/۹۲۴**	۰/۱۴۷	۰/۱۴۷
محتوی پرولین	۱	۰/۳۸۳	۰/۹۲۲**	۰/۴۲۲**	۰/۱۳۷	۰/۱۳۷
گایاکول پراکسیداز	۱	۰/۶۳۱	۰/۷۴۲*	۰/۶۳۱	۰/۷۴۲*	۰/۷۴۲*
آسکوربات پراکسیداز	۱	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷
کاتالاز	۱	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷	۰/۱۲۷
زالزالک						
فتوسنتز خالص	۱	۰/۷۱۹*	-۰/۳۰۴	-۰/۳۵۸	۰/۱۶۹	-۰/۴۵۲
تعرق	۱	۰/۱۰۳	-۰/۱۹۳	-۰/۱۹۳	۰/۴۳۹	-۰/۱۶۵
محتوی قند	۱	۰/۸۰۴**	۰/۲۰۸	۰/۸۰۸**	۰/۶۷۷*	۰/۶۷۷*
محتوی پرولین	۱	۰/۷۲۵*	۰/۹۲۶**	۰/۷۲۵*	۰/۷۲۵*	۰/۷۲۵*
گایاکول پراکسیداز	۱	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*
آسکوربات پراکسیداز	۱	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*
کاتالاز	۱	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*	۰/۷۴۱*

*: 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. در جدول ۷ نشان داده شده است. در دو گونه درختی بنه و

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

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 فتوستتزی (فتوستتز خالص و تعرق) با محتوی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی در جدول ۷ نشان داده شده است. در گونه درختی بنه، فتوستتز 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 فتوستتزی با آنزیم آسکوربات پراکسیداز مشاهده گردید که بیانگر این واقعیت است که با افزایش ارتفاع میزان شاخص‌های فتوستتزی کاهش و میزان این آنزیم‌ها افزایش می‌یابد. در گونه درختی زالزالک بین فتوستتز 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 فتوستتز خالص و تعرق در سه گونه مورد مطالعه کاهش یافته است و کمترین

بلوط، فتوستتز 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 فتوستتزی کاهش و میزان قند محلول کل و پرولین افزایش می‌یابد. در گونه درختی زالزالک فتوستتز 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 محتوی 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

میزان فتوستتز 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، فتوستتز است، به‌طوری‌که تحقیقات نشان داده است کاهش رشد گیاه تحت تنش ناشی از کاهش میزان فتوستتز است (Garcia-Sanchez and Syvertsen, 2006). کاهش شدت فتوستتز ناشی از تنش می‌تواند تحت تأثیر عوامل روزنه‌ای (کاهش فتوستتز 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 فتوستتز 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 فتوستتز داشته باشند. برخی از محققین نیز بر این باورند که کاهش فتوستتز در شرایط تنش محیطی می‌تواند در اثر کاهش سطح برگ و در نتیجه کاهش سطح دریافت‌کننده نور باشد که نهایتاً باعث کاهش میزان فتوستتز 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 پتانسیل آب کمتر در ریشه‌ها و انتقال اسید آبسزیک 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 فتوستتز 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 فتوستتز 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 فتوستتزی با رنگیزه‌های فتوستتزی نشان‌دهنده این امر می‌باشد که کاهش میزان رنگیزه‌های کلروفیلی یکی از عوامل اصلی کاهش میزان فتوستتز 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 بیوستتز 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 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

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 اسیدآمین 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 دناتوره شدن آنها می‌شود. از طرف دیگر پرولین سبب از بین رفتن گونه‌های فعال اکسیژن شده و سلول‌ها را از آسیب‌های وارد شده 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 جاروب کردن 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 بیوستت 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 فتوستتزی 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، فتوستت است. نتایج مطالعه حاضر نشان داد که با افزایش ارتفاع میزان فتوستت در سه گونه درختی مورد مطالعه کاهش یافته است، همچنین با افزایش ارتفاع رنگیزه‌های فتوستتزی کاهش یافته که نشان‌دهنده این واقعیت است که یکی از عوامل کاهش فتوستت، کاهش رنگیزه‌های فتوستتزی است که وجود همبستگی مثبت معنی‌دار تأییدکننده این واقعیت می‌باشد. در

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.

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

منابع

حاتم‌نیا، ع. ا.، ولدییگی، 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.، حسینیان 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 CO₂ 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.

- 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.
- Wei, 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.

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

Ali Parvizi¹, Ali Asghar Hatamnia^{1*}, Nayer Mohammadkhani², Hamid Reza Naji³

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