

بررسی سازگاری گیاه ارزن پادزه‌ری به شرایط پالس و اینتر پالس در مناطق خشک^۱

محمد جنگجو بروز آباد^۲

چکیده

بعد از هر بارندگی در مناطق خشک، حلالیت و در نتیجه قابلیت دسترسی عناصر غذایی موجود در خاک به میزان قابل توجهی افزایش می‌آبد که آن را در اصطلاح پالس آب و یا عناصر غذایی می‌گویند. فاصله زمانی نسبتاً طولانی بین دو بارندگی نیز اینترپالس نامیده می‌شود. به منظور آگاهی از چگونگی تاثیر شرایط پالس و اینترپالس بر رشد و استقرار نهال‌های گیاهان، یک آزمایش گلخانه‌ای طراحی شد که در آن تیمارهای مختلف دسترسی به آب و عناصر غذایی بر گیاه مرتعدی ارزن پادزه‌ری (*Panicum antidotale*) بومی مناطق خشک ایران اعمال شد. برای بررسی میزان جذب عناصر در زمان پالس‌ها، و میزان هدررفت آنها در زمان‌های اینترپالس، از ایزوتوب‌های پایدار ازت استفاده شد. نتایج نشان داد که گیاه ارزن در اوایل دوره رشد، به دلیل بالا بودن نسبت ریشه به ساقه و داشتن ریشه‌های ظرفیتر، بیشتر قادر بود از پالس‌های ازت ۱۵ استفاده کند. استفاده بیشتر از پالس‌های عناصر غذایی سبب بهبود استقرار نهال ارزن در شرایط رقابتی شد. از طرف دیگر مشخص شد که نهال‌های جوان ارزن، نسبت به پایه‌های مسن، راحت‌تر مواد غذایی جذب شده را از دست می‌دهند که این مسئله می‌تواند سبب تضعیف استقرار آنها در طبیعت شود. بنابراین در شرایط طبیعی فقط در صورتی توانایی بیشتر نهال‌های ارزن (در استفاده از پالس‌ها) سبب بهبود استقرار آنها در طبیعت خواهد شد که فواصل بین رگبارهای ابتدای فصل کوتاه باشد، تا (در زمان‌های اینتر پالس) عناصر جذب شده به صورت هدررفت (مرگ اندام‌های هوایی گیاه) از دسترس خارج نشوند.

واژه‌های کلیدی: مناطق خشک، ارزن پادزه‌ری، پالس عناصر، رقابت نابرابر، ایزوتوب‌های ازت، ریخت‌شناسی ریشه، استقرار نهال‌ها و *Panicum antidotale*

۱- تاریخ دریافت: ۸۳/۷/۶ تاریخ پذیرش: ۸۴/۱/۲۹

۲- استادیار دانشکده متابع طبیعی و محیط زیست دانشگاه فردوسی مشهد.

پالس‌ها داشته باشند، این واقعیت می‌تواند به عنوان یکی از ساز و کارهای سازگاری گیاهان در مناطق خشک مطرح شود. بدین صورت که احتمالاً سازگاری بیشتر نهال‌ها به استفاده از پالس آب و عناصر غذایی سبب افزایش توانایی رشد و قابلیت رقابت آنها نسبت به پایه‌های بالغ‌تر می‌شود و به استقرار آنها در محیط‌های طبیعی کمک می‌کند. بنابراین فرضیه اول این تحقیق به صورت زیر مطرح و مورد آزمون قرار گرفت: نهال‌های گیاهان سازگاری بیشتری به استفاده از پالس آب و عناصر غذایی دارند و این قابلیت سبب افزایش توانایی رشد، و رقابت آنها نسبت به پایه‌های بالغ‌تر می‌شود.

علاوه بر استفاده از پالس آب و عناصر غذایی، گیاهان مناطق خشک ناگزیرند دوره‌های خشک و طولانی‌مدت بین دو بارندگی را نیز به خوبی تحمل کنند. به عبارت دیگر، برای استقرار موفقیت‌آمیز در طبیعت، این گیاهان باید نه تنها در زمان‌های بارندگی حداقل جذب آب و مواد غذایی را از پالس‌ها داشته باشند (راهبرد جذب)، بلکه باید در زمان‌های بین دو پالس حداقل هدرافت آب و مواد غذایی جذب‌شده (راهبرد حفاظت) را داشته باشند (گلدبگ و نوپلانسکی، ۱۹۹۷). بنابراین دومین فرضیه‌ای که این تحقیق در بی‌آزمون آن بود عبارت است از گیاهان مناطق خشک قادرند هم‌زمان هر دو راهبرد سازگاری را در خود داشته باشند؛ برخلاف نظریه گرایم (۲۰۰۱) که معتقد است تقویت یک راهبرد سبب تضعیف توانایی گیاه در عمل به راهبرد دوم می‌شود.

در این آزمایش از ایزوتوپ‌های پایدار ازت غنی‌شده برای مقایسه میزان استفاده گیاهان از پالس‌های عناصر غذایی استفاده شد. ضمن اینکه برای انجام مقایسات جزئی‌تر ریشه گیاهان نیز مورد بررسی قرار گرفت. برای آزمون فرض دوم مدت زمان بقای ازت^۴ در گیاه به عنوان شاخص تحمل به کمبود عناصر غذایی در نظر گرفته شد. زیرا بنابر عقیده

مقدمه

بیشتر بارندگی‌های مناطق خشک به صورت پراکنده، نامنظم و رگباری اتفاق می‌افتد، به طوری که خاک‌های این مناطق فقط در زمان‌های کوتاه بعد از هر بارندگی مرطوب‌باند و بین دو بارندگی مدت زمان طولانی خشکی وجود دارد (نوئی میر، ۱۹۷۳). به دلیل اینکه گیاهان بیشتر عناصر غذایی مورد نیاز خود را به صورت محلول جذب می‌کنند، انتظار می‌رود که بعد از هر بارندگی افزایش ناگهانی در دسترسی گیاهان به عناصر غذایی نیز رخ دهد (کابررا، ۱۹۹۳؛ کوئی و همکاران، ۱۹۹۷)، که در اصطلاح پالس^۱ بارندگی و یا عناصر غذایی نامیده می‌شود. پالس‌های بارندگی نقش مهمی در رشد و استقرار گیاهان مناطق خشک دارند (چپین، ۱۹۸۰، به طوری که برخی محققان (کمپبل و گریم، ۱۹۹۲؛ کوئی و کالدول، ۱۹۹۷؛ جوناسون و چپین، ۱۹۹۱) دریافته اند که گیاهان قسمت عمده عناصر غذایی مورد نیاز خود را از پالس‌های بعد از هر بارندگی تأمین می‌کنند.

توانایی گیاهان در استفاده از پالس‌های عناصر غذایی می‌تواند تاثیر بسزایی بر ساختار جوامع گیاهی داشته باشد (اهلرینگر و همکاران، ۱۹۹۹). ضمن اینکه شدت رقابت بین گیاهان نیز می‌تواند تحت تاثیر زمان وقوع پالس‌ها، نسبت به مرحله پدیده‌شناختی (فولوژیکی) رشد آنها، قرار گیرد. برای مثال بیل برو و کالدول (۱۹۹۷) مشاهده کردند که گیاهان در مراحل اولیه رشد بیشتر قادرند از پالس‌های عناصر غذایی استفاده کنند، که آن را به بالا بودن سرعت رشد نسبی^۲ در این مرحله پدیده‌شناختی^۳ نسبت داده‌اند. در صورتی که سایر گیاهان مناطق خشک نیز به طرز مشابهی در مراحل اولیه رشد توانایی بیشتری به استفاده از

۱-Pulse

۲-Relative Growth Rate (RGR)

۳-Phonology

^۴-Mean residence time of nitrogen

و ۸ سطح انبوهی انجام شد. رقابت به صورت یک طرح نابرابر^۲ بررسی شد. در ابتدا نهال‌های ارزن در سطوح انبوهی ۲ یا ۴ گیاه در گلدان کاشته شدند. بعد از ۸ هفته نهال‌های جدید به گلدان‌هایی منتقل شدند که شامل صفر، ۲ یا ۴ نهال ارزن بود. پایه‌هایی که در مرحله اول کشت شدند، به عنوان ارزن مسن^۳ و نهال‌هایی که بعد انتقال داده شدند، ارزن جوان^۴ نامگذاری شدند. برای بررسی اثر رقابت، از طرح همسایه-هدف^۵ (گلدبگ و لاندا، ۱۹۹۱) استفاده شد. بدین ترتیب که ارزن جوان به عنوان هدف در نظر گرفته شد و اثر افزایش انبوهی (صفر، ۲ یا ۴ گیاه در گلدان) ارزن مسن - به عنوان همسایه - بر آن بررسی شد. اندازه‌گیری اولیه از زیستده (بیوماس) در زمان انتقال نهال‌ها به گلدان‌ها انجام شد. علاوه بر این دو برداشت اصلی از تمام سطوح انبوهی در ۴ و ۱۴ هفته بعد از انتقال نهال‌های ارزن جوان به گلدان‌ها انجام گرفت. اثرهای رقابت و تیمارهای مواد غذایی بر وزن کل گیاه، سرعت رشد نسبی و نسبت ریشه به ساقه با استفاده از آنالیز واریانس یکطرفه و به کمک نرمافزار آماری SPSS تعیین شد. اثر رقابتی ارزن مسن بر رشد ارزن جوان با استفاده از مدل‌های رگرسیونی و نرمافزار آماری S-PLUS تعیین شد.

ج. اندازه‌گیری‌های ریشه: اندازه‌گیری ریشه گیاهان قبل از خشک شدن و توزین آنها انجام شد، بدین ترتیب که بلافاصله بعد از برداشت، ریشه‌های گیاهان از اندام‌های هوایی جدا شده و رنگ‌آمیزی شدند. ریشه‌های رنگ‌آمیزی شده توسط پویشگرهای ویژه‌ای^۶ تصویربرداری و تصاویر به وسیله برنامه گرافیکی پیونت شاب پرو^۷ پردازش شد. سپس

چپین (۱۹۸۰) گیاهانی که قادرند برای مدت زمان طولانی‌تر عناصر غذایی جذب شده را در داخل اندام‌های خود نگه‌دارند، مقاومت بیشتری نیز به کمبود عناصر غذایی دارند.

مواد و روش‌ها

الف. شرایط رشد گیاهان و نحوه اعمال تیمارها آزمایش در یک گلخانه با حداقل دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد انجام شد. گیاه ارزن پاذهری (*Panicum antidotale*) بدليل ارزش بالا در حفاظت خاک و تولید علوفه برای انجام آزمایش مورد استفاده قرار گرفت. بذرها در سینی‌های مخصوص جوانه‌زنی کشت شده و ۳ هفته بعد از جوانه‌زنی به گلدان‌های پلاستیکی (۱۱ cm قطر و ۳۰ cm طول) انتقال داده شدند. گیاهان در داخل شن شسته‌شده کاشته شدند و برای تغذیه آنها از فرمول غذایی لانگ-اشتن^۸ (هویت ۱۹۶۶) استفاده شد. مقدار کل ازت داده شده به گیاهان در همه تیمارها یکسان بود، ولی با فراوانی‌های مختلف و به شرح زیر اعمال شد. در تیمار اول (تیمار دائمی) آب و تمام عناصر غذایی به طور دائم در اختیار گیاه قرار داده می‌شد، در تیمار دوم (تیمار پالس ازت) آب به طور دائمی ولی ازت به صورت هر دو هفته یک بار، و در تیمار سوم (تیمار پالس آب و ازت) آب هر یک هفته یکبار و ازت هر دو هفته یکبار اعمال شد. در تیمار دائمی و تیمار پالس ازت آبیاری هر روز یا هر دو روز یک بار و طوری انجام می‌شد که رطوبت گلدان‌ها نزدیک به ظرفیت مزروعه باقی بماند. اما در تیمار پالس آب و ازت، آبیاری هر ۱۰-۷ روز یکبار و زمانی انجام می‌شد که گیاهان نزدیک به نقطه پژمردگی بودند.

ب. طرح آزمایشی: آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳ تکرار، ۳ تیمار دسترسی به مواد غذایی، ۲ زمان کاشت

^۲-asymmetric

^۳-old *Panicum*

^۴-young *Panicum*

^۵-Target neighbour design

^۶-ScanJet 5300C, Hewlett-Packard Co

^۷-Jasc Software, Paint Shop Pro7

^۸-Long-Ashton

در دستگاه طیف‌نگار جرمی ویژه‌ایزوتوپ‌های پایدار^۵ آنالیز شد. دستگاه طیف‌نگار جرمی اطلاعاتی در مورد نسبت ایزوتوپ‌های پایدار ازت (N^{15}/N^{14}) و نسبت کربن به ازت (C:N) در اختیار قرار می‌دهد، که این داده‌ها توسط فرمول‌های نسبتاً پیچیده‌ای (۲۰ و ۲۲) آنالیز شده و اطلاعات مورد نیاز در مورد میزان جذب ازت توسط گیاهان به دست آمد. برای اندازه‌گیری متوسط زمان بقای ازت (MRT) در گیاه مقدار ازت جذب‌شده در پالس اول بر میزان ازت هدررفته در طی یک دوره ۱۰ هفته‌ای تقسیم شد. مقدار ازت هدررفته از گیاه نیز از اختلاف بین مقدار ازت جذب‌شده پس از ۲۴ ساعت و مقدار ازت باقیمانده پس از ۱۰ هفته محاسبه شد.

نتایج

الف جذب ازت: مشاهده شد که توانایی گیاه ارزن در استفاده از پالس‌های آب و عناصر غذایی بسته به مراحل مختلف پدیده‌شناختی فرق می‌کند (شکل ۱). برای گیاه ارزن جوان تنها تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در مراحل اولیه (H1) مشاهده شد که میزان جذب ازت از تیمار پالس آب و ازت بیشتر از مقدار جذب‌شده از تیمار دائم و یا تیمار پالس ازت تنها بود. برای ارزن مسن نتیجه عکس مشاهده شد، برای این گیاه فقط در مراحل نهایی رشد (H2) میزان جذب ازت از تیمار دائم بیشتر از مقدار جذب‌شده در تیمارهای پالس بود. بهطور خلاصه، گیاه ارزن طوری سازگاری یافته بود که در مراحل اولیه رشد بیشتر مواد غذایی خود را از پالس‌های آب و ازت تهییه می‌کرد، ولی در مراحل نهایی رشد بیشتر جذب را از تیمار دائم انجام می‌داد.

به کمک نرم‌افزار آماری شرکت دلتا تی^۱ تصاویر ریشه‌ها آنالیز شده و طول، قطر، حجم، سطح و پراکنش طول در قطر ریشه‌ها محاسبه شد.

د. کاربرد ایزوتوپ‌های پایدار ازت: برای اندازه‌گیری میزان جذب ازت، مطابق روش به کار برده شده توسط بصیری راد و کالدول (۱۹۹۲)، پالس‌های ۵۰ میلی‌لیتری از محلول ۵٪ مولار نیترات پتاسیم^۲ ($N^{15}NO_3$) بر گیاهان اعمال شد. اولین پالس، ۴ هفته بعد از انتقال ارزن جوان به گلدان‌ها، بر روی ۶ تکرار از یک سطح انبوهی از کشت مخلوط (P2P2) و یک سطح انبوهی از کشت‌های خالص ارزن جوان (P2) و ارزن مسن (P2) اعمال شد. بعد از گذشت ۲۴ ساعت از اعمال پالس، ۳ تکرار از هر یک از انبووهای فوق‌الذکر برداشت و ۳ تکرار باقیمانده برای اندازه‌گیری متوسط زمان بقای نیتروزن تا انتهای آزمایش (هفته ۱۴) نگهداری شد. دومین پالس ازت در انتهای آزمایش (۱۰ هفته بعد از پالس اول) بر ۳ تکرار جدید از سطح انبوهی مشابه پالس قبل اعمال شد. بعد از ۲۴ ساعت از اعمال دومین پالس، تمام گیاهان نشاندار شده توسط پالس دوم و گیاهان نشاندار باقیمانده از پالس اول برداشت شد.

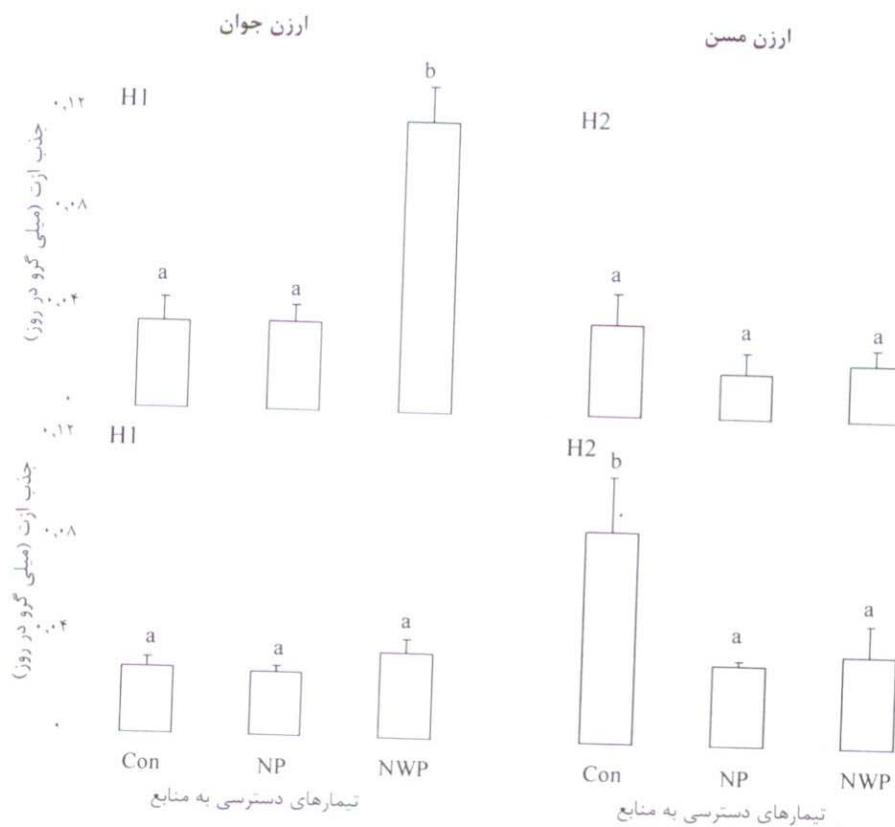
بعد از هر برداشت، برگ، ساقه و ریشه‌های هر گیاه از هم‌دیگر جدا شده، و حداقل ۲۴ ساعت در دمای ۷۵-۸۰ تا درجه سانتی‌گراد آون خشک و بلافضله تویزن شد. اندام‌های هر گیاه توسط آسیاب^۳ به صورت پودر درآمد و با هم‌دیگر مخلوط شد. نمونه‌های یک میلی‌گرمی از توده مخلوط شده هر گیاه تهییه و برای آنالیز ایزوتوپ‌های پایدار به استیتو تحقیقات کشاورزی اسکاتلند^۴ ارسال، و در آنجا

^۱-Delta-T SCAN Image Analysis Software, Delta-T Devices, Ltd, Cambridge, UK

^۲-K¹⁵NO₃

^۳-MM200 Mixer Mill, Glen Creston Ltd, UK

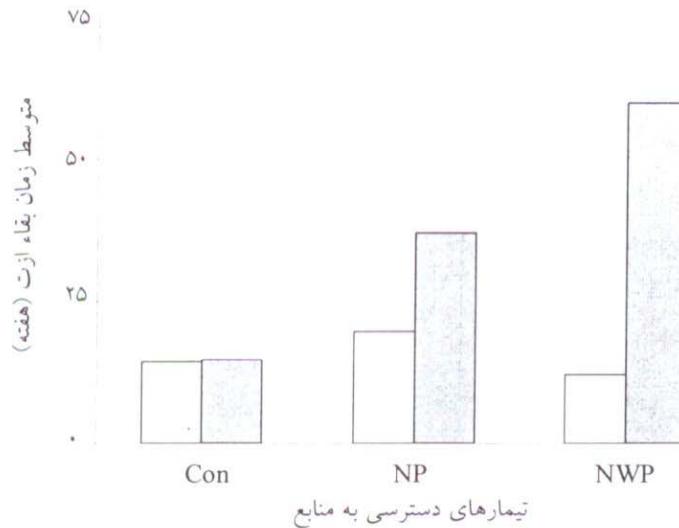
^۴-Unit for Stable Isotopes in Biology, Scottish Crop Research Institute, Invergowrie, Dundee



شکل ۱. جذب ازت (میلی گرم بر گرم وزن گیاه در روز) در ۴ (H1) و ۱۲ (H2) هفته بعد از انتقال ارزن - جوان به کلدان‌ها: CON: تیمار دائم، NWP: تیمار پالس ازت تنها NP: تیمار پالس توام آب و ازت

ارزن - مسن مشاهده نشد (شکل ۲)، ولی در تیمارهای پالس، MRT گیاه ارزن - جوان کوچکتر از ارزن - مسن بود. به عبارت دیگر در شرایط پالس گیاه ارزن - جوان ازت بیشتری را از دست می‌داد، بنابراین مقاومت آن به کمبود ازت کمتر بود.

ب. مقاومت در شرایط کمبود ازت: مقاومت به کمبود ازت با توجه به متوسط مدت بقای ازت در گیاه (MRT) در یک دوره زمانی ۷۰ روزه سنجیده شد. زمانی که آب و مواد غذایی به طور دائم در اختیار گیاهان قرار داشت (تیمار دائم)، تفاوت زیادی در MRT بین گیاه ارزن - جوان و



شکل ۲- متوسط زمان بقای ازت، به عنوان شاخص مقاومت به کمبود عناصر، در گیاه ارزن جوان (رنگ روشن) و ارزن مسن (رنگ تیره)

د. محدوده پراکنش ریشه در رده‌های قطری: بیشترین درصد طول ریشه در رده قطری $1\text{--}3$ میلی‌متر مشاهده شد (شکل ۳ نمودار سمت چپ). این درحالی بود که درصد ریشه اختصاص یافته به رده‌های قطری ریزتر (>3 میلی‌متر) در گیاه ارزن جوان و درصد ریشه اختصاص یافته به رده‌های قطری ضخیم‌تر (<3 میلی‌متر) در گیاه ارزن مسن بیشتر بود. به عبارت دیگر، با افزایش سن، ریشه گیاه ارزن ضخیم‌تر شده بود. در نهایت اینکه دسترسی آب و عناصر غذایی به صورت پالس، نسبت به حالت دسترسی دائمی، سبب ایجاد تفاوت معنی‌دار در قطر ریشه گیاه ارزن نشد (شکل ۳ نمودار سمت راست).

ج. ویژگی‌های ریخت‌شناسی ریشه: همانطوری‌که انتظار می‌رفت، طول، سطح و حجم کل ریشه گیاه ارزن مسن بیشتر از ارزن جوان بود (جدول ۱). بین دو گیاه تفاوت معنی‌داری در متوسط قطر ریشه مشاهده نشد ($F = 2,38$ و $P = 0,12$). انبوهی طول ریشه^۱ (RLD) و انبوهی توده ریشه^۲ (RTD) گیاه ارزن مسن به طور معنی‌داری بیشتر از مقادیر مشاهده شده این ویژگی‌ها در گیاه ارزن جوان بود ($F < 0,05$ و $P < 0,05$). با وجود این طول مخصوص ریشه^۳ (SRL) اندازه‌گیری شده برای ارزن - جوان به مراتب بیشتر ($F = 57$ و $P < 0,01$) از این ویژگی برای ارزن مسن بود.

^۱-Root length density

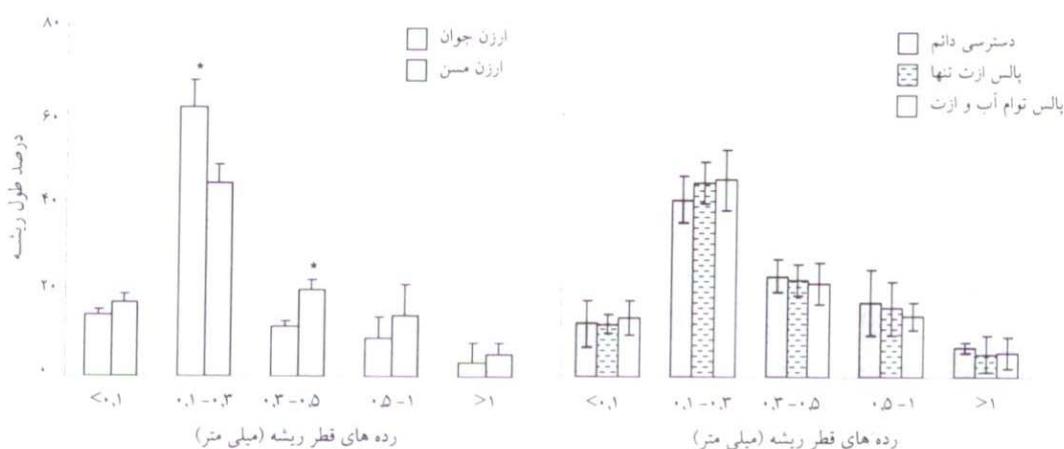
^۲-Root tissue density

^۳-Specific root length

جدول ۱- ویژگی‌های ریخت‌شناصی ریشه به عنوان میانگین راهدهای تمام سطوح انبوهی و تیمارهای دسترسی به منابع، اندازه‌گیری شده در ۴ هفته بعد از انتقال ارزن جوان به گلدان‌ها

RTD	SRL	RLD	قطر (mm)	حجم (cm ³)	سطح (cm ²)	طول (m)	
۰,۰۸۱ ^b	۶۹,۷۲ ^a	۳,۲۵ ^b	۰,۳۶ ^a	۱۷,۳۶ ^b	۳۱۷۶۵ ^b	۹۲,۵۳ ^b	ارزن مسن
۰,۰۴۳ ^a	۲۶۸,۲۳ ^b	۰,۰۹۵ ^a	۰,۳۲ ^a	۰,۴۶ ^b	۸۳۸,۹۳ ^a	۲,۷۰ ^a	ارزن جوان

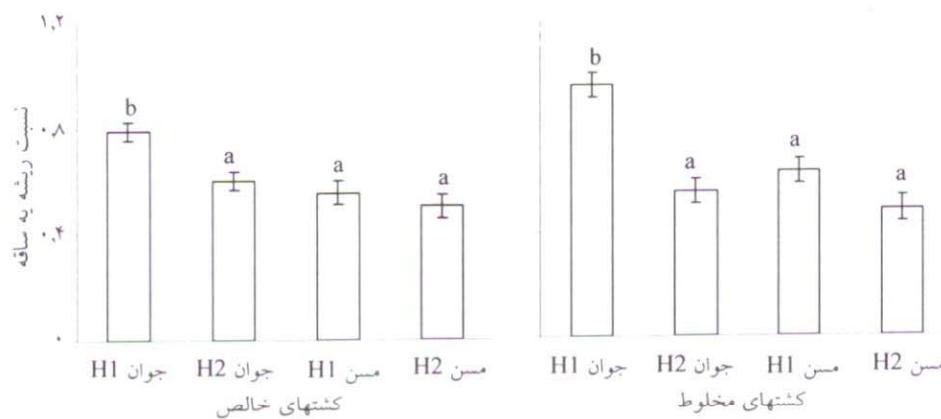
علائم اختصاری؛ RLD نسبت انبوهی طول ریشه (حجم خاک گلدان / طول ریشه)، SRL طول مخصوص ریشه (وزن ریشه / طول ریشه)؛ RTD چگالی ریشه (حجم ریشه / وزن ریشه)



شکل ۳- پراکنش درصد طول ریشه در رده‌های قطری؛ نمودار سمت راست مقایسه اثر تیمارهای مختلف دسترسی به منابع، نمودار سمت چپ مقایسه گیاه ارزن جوان و مسن

به ساقه کمتر از ارزن جوان بود. چنان روند تغییراتی در کشت‌های مخلوط نیز مانند کشت‌های خالص بود.

۵. نسبت ریشه به ساقه: گیاه ارزن جوان در مراحل اولیه رشد بخش بیشتری از زیستوده خود را به ریشه اختصاص داد و با گذشت زمان این نسبت کاهش پیدا کرد (شکل ۴). در ارزن مسن نیز در هر دو مرحله نسبت ریشه



شکل ۴- نسبت ریشه به ساقه در گیاه ارزن جوان و مسن در کشت‌های خالص یا مخلوط در زمان برداشت اصلی اول (H1) و یا دوم (H2)

ز. اثر رقابتی ارزن مسن بر عملکرد ارزن جوان: براساس آنالیز واریانس انجام شده بین مدل‌ها، بهترین معادله رگرسیونی برای اثر افزایش انبوه‌ی گیاه ارزن-مسن (گیاه همسایه) بر عملکرد ارزن جوان (گیاه هدف)

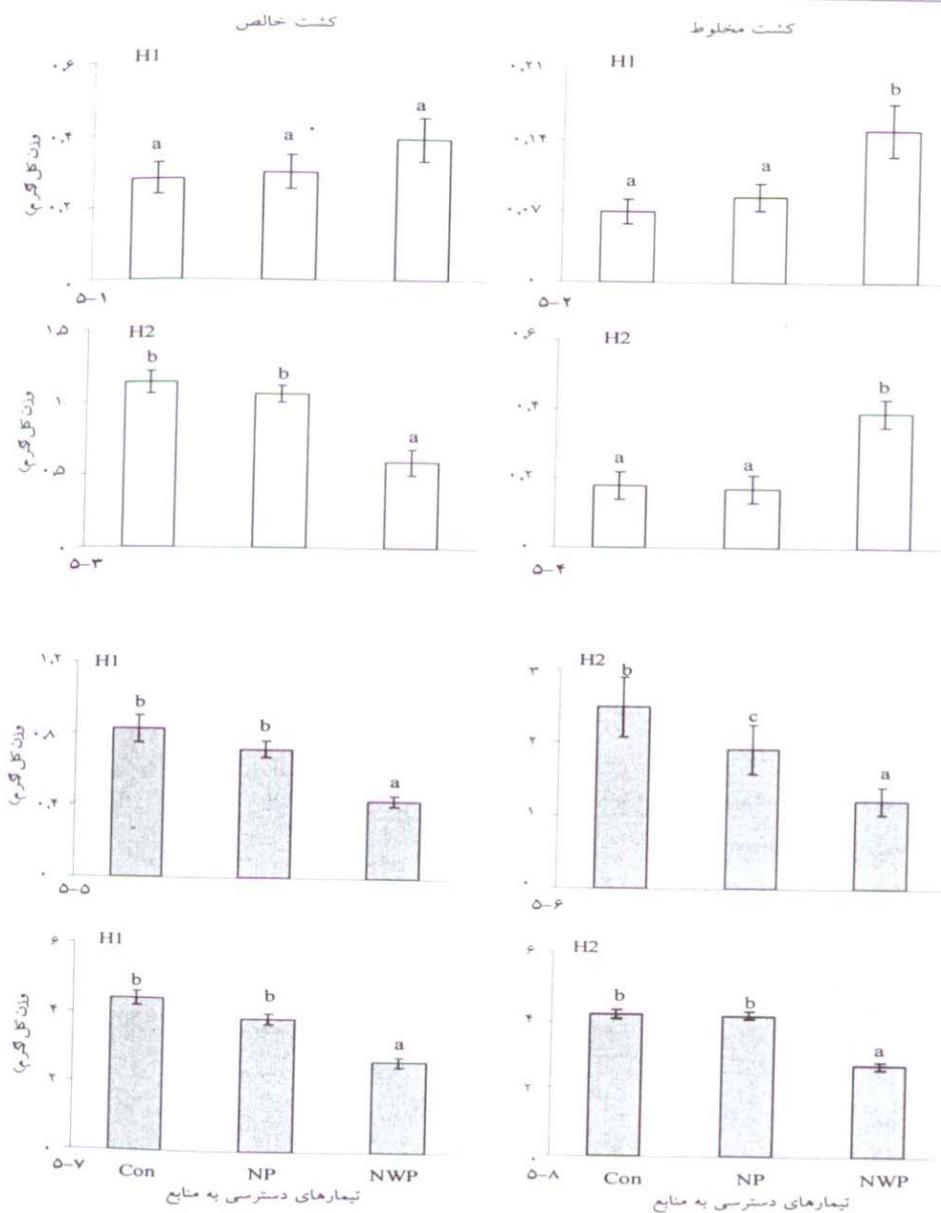
به صورت زیر بدست آمد:

$$\text{Log}(W^{-1}) = \mu + \alpha D$$

جایی که W وزن خشک گیاه هدف (ارزن جوان)، μ ضریب از مبدأ، α ضریب رقابتی گیاه ارزن مسن بر عملکرد ارزن جوان، و D انبوه‌ی گیاه همسایه (ارزن مسن) فرض می‌شوند. مقایسه اجزای معادله رگرسیونی نشان داد که ضریب رقابتی گیاه ارزن مسن (α) بر وزن ارزن جوان در مرحله دوم رشد برابر $2,12$ و بیشتر از مقدار مشاهده شده در مرحله اول ($0,74$) است، که نشان‌دهنده بالاتر بودن شدت رقابت در مراحل نهایی رشد نسبت به مراحل ابتدایی رشد گیاه است.

و. اثر تیمارهای دسترسی به منابع بر وزن خشک گیاه: با توجه به تجزیه و تحلیل داده‌های مرتبط با وزن خشک (شکل ۵) مشخص شد که تاثیر تیمارهای مختلف مواد غذایی بر ارزن جوان در کشت‌های خالص و مخلوط، و بسته به مراحل مختلف رشد، متفاوت است. در کشت خالص، در برداشت اول (شکل ۱-۵) هیچ‌گونه تفاوت معنی‌داری بین وزن کل گیاه در تیمارهای مختلف مشاهده نشد، در حالی که در برداشت دوم (شکل ۳-۵) وزن گیاه در تیمار پالس آب و ازت کمتر از تیمار پالس ازت تنها و یا تیمار دائمی بود. در مقابل در کشت مخلوط وزن کل مشاهده شده گیاه در تیمار پالس توام آب و ازت، به طور معنی‌داری بیشتر از وزن آن در تیمار پالس ازت تنها و یا تیمار دائم بود، چنین نتیجه‌های در هر دو برداشت مشاهده شد (شکل‌های ۲-۵ و ۴-۵).

وزن کل گیاه ارزن-مسن در تیمار دائمی و تیمار پالس ازت، به طور معنی‌داری بیشتر از وزن مشاهده شده در تیمار پالس توام آب و ازت بود. نتایج مشابهی برای کشت‌های خالص و مخلوط و در هر دو برداشت اصلی مشاهده شد (شکل‌های ۵-۵ تا ۵-۸).



شکل ۵. وزن کل گیاه ارزن جوان (رنگ روشن) و ارزن مسن (رنگ تیره)، در زمانهای مختلف برداشت (H1 و H2) و در تیمارهای مختلف دسترسي به منابع (Con تیمار دائم، NP تیمار پالس ازت تنها، NWP تیمار پالس توام ازت و آب).

جوان دارای نسبت ریشه به ساقه بالاتر، طول مخصوص ریشه بالاتر و ریشه‌های ظرفی‌تری نسبت به ارزن مسن بود. کمپل و گرایم (۱۹۹۲) و کالدول (۱۹۹۴) مشاهده کردند که افزایش نسبت ریشه به ساقه می‌تواند سبب افزایش توانایی واکنش گیاهان به پالس‌های عناصر غذایی شود. سیامپرووا و همکاران (۱۹۹۸) دریافتند که با افزایش سن یا وزن ریشه گیاه طول مخصوص ریشه (SRL) کاهش می‌یابد. بالاتر بودن طول مخصوص ریشه سبب افزایش سطح جذب عناصر غذایی شد و بهطور بالقوه سبب افزایش توانایی واکنش گیاهان به پالس‌ها خواهد شد. سیلوریاش و باربر (۱۹۸۳)، یومون و همکاران (۱۹۹۸) و سولیوان و همکاران (۲۰۰۰) بهطور جداگانه نتیجه گرفتند که گیاهان دارای SRL بالاتر قادرند در واحد زمان مواد غذایی بیشتری را نیز جذب کنند. از طرف دیگر، کوئی و کالدول (۱۹۹۷) مشاهده کردند که با افزایش سن، سیستم ریشه‌ای گیاه آگروپایرون (علف گندمی) نیز بسیار گستردگر شده و در برخی موارد می‌تواند جبران ناتوانایی‌های ناشی از پایین بودن SRL را بکند. از این‌رو افزایش نسبی در توانایی استفاده از پالس‌ها، در تیمار دائم توسط گیاه ارزن مسن را شاید بتوان به سیستم گستردگه ریشه آن نسبت داد، زیرا گیاه ارزن در این تیمار توسعه یافته‌ترین سیستم ریشه را داشت.

بالابودن توانایی گیاه ارزن جوان در استفاده از پالس توان آب و عناصر غذایی الزاماً سبب افزایش زیستوده‌این گیاه در کشت‌های خالص نشد. ولیکن نتیجه جالب توجه در کشت مخلوط مشاهده شد که در آن نهال‌های ارزن جوان بیشترین زیستوده را در تیمار پالس توان آب و ازت در مقایسه با سایر تیمارها داشتند. نوبولانسکی و گلدنبرگ (۲۰۰۱) نیز به طرز مشابهی مشاهده کردند که تاثیر پالس‌ها بر کشت‌های مخلوط گیاهان بیشتر از کشت‌های خالص بود. بر اساس این نتایج شاید بتوان ادعا کرد که در محیط‌های طبیعی نیز احتمالاً افزایش توانایی استفاده از

بحث و نتیجه گیری

۱- سازگاری گیاهان به استفاده از پالس‌های آب و عناصر غذایی (فرض اول)

در این آزمایش مشخص شد که گیاه ارزن توانایی استفاده از پالس‌های آب و عناصر غذایی را دارد، ولیکن این توانایی برحسب مراحل مختلف رشد و در تیمارهای مختلف فرق می‌کند. گیاه ارزن جوان بیشترین بهره‌برداری از پالس را در تیماری انجام داد که آب بهصورت یک یکبار و مواد غذایی بهصورت هر دو هفته یکبار و بهطور افزایش تاگهانی (پالس) در اختیار گیاهان قرارداده می‌شد. در مناطق خشک نیز گیاهان اغلب در دوره‌های نسبتاً طولانی آب دریافت نکرده و تحت تنش هستند (گبانوثر و اهلرینگر، ۲۰۰۰) و فقط در زمان‌های کوتاه بعد از هر بارندگی مقدار زیادی آب و بر اثر آن عناصر غذایی در دسترس قرار می‌گیرد. گیاهان بیشتر مواد غذایی مورد نیاز خود را در طی این دوره‌های کوتاه فراوانی مواد (پالس آب و عناصر غذایی) جذب می‌کنند (کوئی و کالدول، ۱۹۹۷). در تیمار پالس ازت تنها و تیمار دائم، آب به فراوانی در اختیار گیاهان قرار داده می‌شد، بنابراین با وجود پایین بودن سطح عناصر غذایی قابل دسترس محلول بودن آنها سبب شد که واکنش گیاهان به پالس‌های ازت کمتر باشد.

نکته قابل توجه دیگر اینکه گیاه ارزن با افزایش سن واکنش ضعیفتری به پالس‌های توان آب و ازت نشان می‌داد. در مطالعاتی که در شرایط طبیعی انجام شده نیز مک‌کین و همکاران (۱۹۹۰) و بیل برو و کالدول (۱۹۹۷) مشاهده کردند که گیاهان بیشترین واکنش را به پالس‌های بهاره نشان دادند. این در حالی است جوناسون و چپین (۱۹۹۱) هیچ‌گونه تفاوتی را در واکنش گراس‌های چندساله نسبت به اعمال پالس‌های فسفر در مراحل مختلف رشد مشاهده نکردند. احتمالاً تغییر در ریخت‌شناسی ریشه گیاه ارزن مهم‌ترین دلیل در تغییر واکنش این گیاه به پالس‌های آب و ازت بوده است. ارزن

پالس‌ها سبب افزایش توانایی رقابت و بهبود استقرار نهال‌ها در مقایسه با نهال‌های بالغ از همان‌گونه می‌شود. بدین ترتیب فرضیه اول این تحقیق تا حدود زیادی تایید می‌شود.

ازت^۱ (NUE) در گیاهان، بالا بردن متوسط زمان بقای ازت (MRT) بوده است. بنابراین بالا بودن MRT در گیاه ارزن مسن نیز سبب افزایش کارایی مصرف ازت و احیاناً توانایی این گیاه در تحمل شرایط نامساعد محیطی می‌شود.

به طور خلاصه، در مراحل اولیه رشد نهال‌های ارزن جوان توانایی بیشتری در استفاده از پالس‌های آب و عناصر غذایی داشتهند، ولیکن به دلیل پایین بودن متوسط زمان بقای ازت، مقاومت آنها به کمود عناصر غذایی بیشتر بود؛ عکس این حالت برای گیاه ارزن مسن مشاهده شد. بنابراین چنین استنتاج می‌شود که نمی‌توان در زمان واحد هر دو نوع راهبرد سازگاری را در گیاه ارزن مشاهده کرد، این به مفهوم تایید نظریه گراییم و رد شدن فرضیه دوم این آزمایش است.

۳- مقایسه نتایج حاصل از این آزمایش با شرایط خاص مناطق خشک

تا به حال فقط تعداد محدودی از آزمایشها (نوبلانسکی و گلدبرگ، ۲۰۰۱) اثرهای همزمان پالس‌ها، بر کشت‌های خالص و مخلوط یک گونه گیاهی، مقایسه شده است. از نظر تفکیک اثرهای پالس‌های آب و عناصر غذایی و تاثیر آن بر مراحل مختلف رشد یک گیاه، این آزمایش در نوع خود بینظیر است، ضمن اینکه استفاده از فناوری ایزوتوب‌های پایدار و بررسی ویژگی‌های ریخت‌شناسی ریشه سبب افزایش دقت نسبی آزمایش شده است. با وجود این دوره نسبتاً کوتاه آزمایش (در حدود ۵ ماه) و کشت گیاهان در گلدان‌هایی که دارای حجم محدودی بوده‌اند، سبب می‌شود که تعیین نتایج حاصل به بوم سازگان‌های طبیعی با اختیاط صورت گیرد. اما اثرهای خلیی واضح پالس‌های آب و ازت بر میزان جذب عناصر غذایی توسط گیاهان و استقرار نهال‌ها، امکان کاربرد عملی نتایج این آزمایش را تحدی زیادی محتمل می‌سازد.

۴- مقایسه راهبردهای سازگاری گیاهان در شرایط پالس و اینترپالس (فرض دوم)

از ویژگی‌های بارز بوم سازگان‌های مناطق خشک وجود پالس‌های کوتاه‌مدت بارندگی است، که سبب افزایش آب و مواد غذایی قابل دسترس گیاهان می‌شود. علاوه بر این، بین پالس‌ها دوره‌های نسبتاً طولانی خشکی وجود دارد که گیاهان در معرض تنفس‌های خشکی و فقر مواد غذایی قرار می‌گیرند. در قسمت قبلی مشخص شد که توانایی نهال‌های ارزن جوان در استفاده از پالس‌های آب و ازت سبب افزایش شناس استقرار آنها در شرایط رقابتی می‌شود، اما شاید مهم‌ترین عاملی که سبب محدودیت استقرار نهال‌های ارزن در شرایط پالس و اینترپالس می‌شود، کم بودن متوسط زمان بقای ازت (MRT) در این گیاهان باشد. وزکوئز دلآدانا و برندز (۱۹۹۷) و ناکامورا و همکاران (۲۰۰۲) دریافتند که کم بودن MRT در گیاهان سبب افزایش هدررفت عناصر غذایی در گیاهان می‌شود و حساسیت آنها را به تنفس‌ها افزایش می‌دهد. البته به‌نظر می‌رسد که پایین بودن MRT در ارزن جوان بیشترین تاثیر را در تیمار پالس توان آب و ازت (NWP) داشته باشد، که بیشترین شباهت را با شرایط بوم سازگان‌های خشک و نیمه‌خشک دارد. در این تیمار جذب آب و عناصر غذایی اغلب به مدت‌های کوتاه بعد از هر پالس محدود می‌شود، درحالی‌که در تیمارهای دائمی و تیمار پالس ازت تنها، مواد غذایی محلول در بیشتر اوقات آزادانه در اختیار گیاه قرار دارد و پایین بودن MRT خسارت کمتری را متوجه گیاهان می‌کند. اسکورادو و همکاران (۱۹۹۲) گزارش داده‌اند که یکی از راههای افزایش کارایی مصرف

۱-Nitrogen use efficiency (NUE)

که تقریباً هیچ‌گونه بارشی اتفاق نمی‌افتد و گیاه ارزن به رطوبت ذخیره‌شده در اعمق خاک وابسته است. بنابراین جذب نسبتاً بالای آرت ۱۵ در تیمار دائم توسط ارزن را می‌توان معادل استفاده گیاه از رطوبت ذخیره‌شده در اعمق خاک دانست.

بر اساس نتایج این تحقیق پیش‌بینی می‌شود که در صورت افزایش فراوانی یا طول مدت باران‌های فصل رشد، شرایط برای استقرار نهال‌های ارزن در طبیعت مساعدتر شود. بنابراین در صورتی که تغییرات الگوی بارندگی، بر اساس مدل‌های جهانی تغییرات اقلیم (اهلینگر و همکاران، ۱۹۸۷)، سبب افزایش بارندگی‌های تابستانه گردد، در صد استقرار نهال ارزن پادزه‌ری نیز افزایش می‌یابد. نتایج این تحقیق را همچنین می‌توان در طرح‌های اصلاح مرتع و حفاظت خاک، برای تعیین زمان کاشت گیاه ارزن در عرصه، با در نظر داشتن آمار الگوی بارش منطقه به کار برد.

تفاوت‌های مشاهده شده در واکنش ارزن - جوان و ارزن - مسن به پالس‌های اعمال شده در این آزمایش را می‌توان به شرایط زیست آنها در محیط‌های طبیعی نسبت داد. بر اساس نتایج این آزمایش مشخص شد که ارزن در مراحل اولیه رشد قادر است بیشتر آب و مواد غذایی را به صورت پالس دریافت کند، تا اینکه به طور دائم در شرایط محیط طبیعی نیز روندی و همکاران (۱۹۹۳) دریافتند که توسعه ریشه‌های اولیه و ریشه‌های جانبی، و استقرار نهال‌های ارزن تا حد زیادی به باران‌های پراکنده ابتدای فصل رشد (که سبب پالس آب و مواد غذایی می‌شوند) وابسته است. احتمالاً به همین دلیل تنها جا در ایران که ارزن به طور طبیعی استقرار می‌یابد و زادآوری می‌کند، جنوب شرقی کشور است. این مناطق در اوایل دوره رشد تحت تاثیر باران‌های موسمی از طرف پاکستان قرار دارند. از طرف دیگر، مراحل بلوغ ارزن با اواخر فصل تابستان مقارن است

منابع

- 1- Bassirirad, H., & M. M. Caldwell, 1992. Temporal changes in root growth and ¹⁵N uptake and water relation of two tussock grass species recovering from water stress. *Physiologia Plantarum* 86:525-531.
- 2- Berendse, F., & R. Aerts, 1987. Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* 1:293-296
- 3- Bilbrough, C. J., & M. M. Caldwell, 1997. Exploitation of springtime ephemeral N pulses by six great basin plant species. *Ecology* 78:231-243
- 4- Bowman, D. C., D. A. Devitt, M. C. Engelke, & T. W. Rufty, 1998. Root architecture affects nitrate leaching from bentgrass turf. *Crop Science* 38:1633-1639
- 5- Cabrera, M. L, 1993. Modeling the flush of nitrogen mineralisation caused by drying and rewetting soils. *Soil Science Society of America Journal* 57:63-66
- 6- Caldwell, M. M. 1994, Exploiting nutrients in fertile soil microsites. Pages 325-347 in M. M. Caldwell and R. W. Pearcy, editors. *Exploiting of Environmental Heterogeneity by Plants - Ecophysiological Process Above and Belowground*. Academic Press, San Diego CA.
- 7- Campbell, B. D., & J. P. Grime, 1992. An experimental test of plant strategy theory. *Ecology* 73:15-29
- 8- Chapin, F. S, 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematic* 11:233-260

- 9- Ciamporova, M., K. Dekankova, & M. Ovecka, 1998. Root morphology and anatomy of fast- and slow-growing species. Pages 57-69 in H. Lambers, H. Poorter, and M. M. van Vuuren, editors. Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands
- 10- Cui, M., & M. M. Caldwell, 1997. Growth and nitrogen uptake by *Agropyron desertorum* and *Pseudoroegneria spicata* when exposed to nitrate pulses of different duration. Australian Journal of Plant Physiology 24:637-642
- 11- Ehleringer, J.R., S.L. Philips, W.F.S. Schuster, & D.R. Sanquist, 1991. Different Utilization of summer rains by desert plants, implication and climate change. Oecologia, 88, 430-434
- 12- Ehleringer, J. R., S. Schwinning, & R. L. E. Gebauer, 1999. Water use in arid land ecosystems. Pages 347-365 in M. C. Press, J. D. Scholes, and M. G. Barker, editors. Physiological Plant Ecology. Black well Science Ltd
- 13- Escurado, A. del Arco, J.M., Sanz, & I.C. Ayala, J, 1992. Effects of leaf longevity and translocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. Oecologia 90: 80-87
- 14- Gebauer, R. L. E., & J. R. Ehleringer, 2000. Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community. Ecology 81:1415-1424
- 15- Goldberg, D. E., & K. Landa, 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. Journal of Ecology 79:1013 – 1030
- 16- Goldberg, D., & A. Novoplansky, 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. Journal of ecology 85:409-418
- 17- Grime, J. P, 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties, Second edition. John Wiley & Sons, LTD, Chichester, UK
- 18- Handley, L., 2002. Personal Communication, about how to calculate nitrogen uptake rate in. University of Dundee, UK
- 19- Hewitt P, 1966. Sand water culture methods used in the study of plant nutrition. Second edition. Commonwealth Bureau of Horticulture and plantation crops, East Malling, Maidston, Kent, England
- 20- Jonasson, S., & F. S. Chapin, 1991. Seasonal uptake and allocation of phosphorus in *Eriophorum vaginatum* L. measured by labeling with ^{32}P . New Phytologist 118:349-357
- 21- McKane, R. B., D. F. Grigal, & M. P. Russel, 1990. Spatiotemporal differences in ^{15}N uptake and the organization of an old field plant community. Ecology 71:1126-1132
- 22- Nakamura, T., S. Uemura, & K. Yabe, 2002. Variation in nitrogen-use traits within and between five *Carex* species growing in the lowland mires of northern Japan. Functional Ecology 16:67-72
- 23- Novoplansky, A., & D. E. Goldberg, 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. Journal of Vegetation Science 12:199-208
- 24- Noy-Meir, I, 1973. Desert Ecosystems: Environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematic 4:25-41

- 25- Roundy, B. A., V. K. Winkel, J. R. Cox, A. K. Dobrenz, and H. Tewolde, 1993. Sowing depth and soil water effects on seedling emergence and root morphology of three warm-season grasses. *Agronomy Journal* 85:975-982
- 26- Silverbush, M., & S. A. Barber, 1983. Sensitivity analysis of parameter used in simulating K uptake with a mechanistic mathematical model. *Agronomy Journal* 75:851-854
- 27- Sullivan, W. M., Z. Jiang, & R. J. Hall, 2000. Root morphology and its relationship with nitrate uptake in Kentucky Bluegrass. *Crop Science* 40:765-772
- 28- Vasquez de Aladana, B. R. V. D., & F. Berendse, 1997. Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology* 11:619-626

Adaptation of *Panicum antidotale* into Pulse and Inter-pulse Conditions of Arid Areas

M. Jangjou Borzolabad¹

Abstract:

In arid environments, episodically pulsed resources are important components of annual water and nutrient supply for plants. However, plant capabilities for using pulsed resources may vary based on the phenological stages. This experiment was aimed at testing whether higher adaptation of young seedling, for using pulsed resources, leads to a higher establishment under competitive effects from older individuals. The second aim was to see if there is a coexistence or trade-off in plant strategies during pulses and in inter-pulse periods. A glasshouse experiment was conducted in a target-neighbour design of a size-asymmetric competition. Stable isotopes of nitrogen were used for measuring plant resource uptake from pulses, and tolerance to the inter-pulse conditions. A greater root/shoot ratio and finer root system enhanced capability of young seedling of *Panicum antidotale* (blue panicgrass) for using resources as pulsed rather than continuously supplied. Higher resource uptake during pulse periods improved establishment of young *Panicum* in mixed cultures with older individuals. Nevertheless, a trade-off was observed in plant strategies, higher capability of young seedlings for using pulsed resources was corresponded with a lower mean residence time of nitrogen, which indicates lower tolerance to resource deficit during inter-pulse periods. Therefore it is supposed that under field conditions, higher utilization of pulsed resources leads to the improved seedlings establishment by *Panicum*, only when inter-pulse periods are short enough that plants do not loose the absorbed resources.

Keywords: Size asymmetric competition, Isotopes of nitrogen, Root morphology, Two phase resource dynamics theory, Seedling establishment

¹- Assistant professor, Faculty of Natural Resources, University of Ferdowsi-e- Mash-had. mjankju@ferdowsi.um.ac.ir