# تأثیر رقابت درون‌گونه‌ای بر رویش قطری و بیومتری تراکئیدها: مطالعه درختان غالب و مغلوب نوئل در یک مزرعه دست‌کاشت

**رضا اولادی**[1*]
**حسین عمادی جعفرپور**[2]
**کامبیز پورطهماسی**[3]
**مرضیه شریفات**[4]

[1] دانشیار گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران، ایران

[2] کارشناس ارشد گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران، ایران

[3] استاد گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران، ایران

[4] دانشجوی دکتری گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران، ایران

مسئول مکاتبات:
oladi@ut.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۲/۰۴
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۳/۲۹

## چکیده

هدف این پژوهش بررسی تاثیر رقابت درون گونه‌ای بر رشد عرضی و بیومتری الیاف در درختان غالب و مغلوب رشد یافته در یک مزرعهء دست کاشت نوئل است. در این مزرعه، کاشت بعدی نهال‌ها (سه سال بعد) در بین نهال‌های اولیه موجب ایجاد درختان غالب و شدیداً مغلوب شد. یافته‌ها نشان داد که درختان غالب، رشد عرضی بیشتری داشته و تراکئیدهایشان پهن‌تر و ضخیم‌ترند. علیرغم اینکه میانگین طول تراکئیدها در درختان مغلوب، اندکی بیشتر بود ولی این اختلاف از نظر آماری معنی‌دار نشد. موقعیت اجتماعی درخت، نه تنها بر میزان مطلق ویژگی‌های چوب تاثیرگذاشت بلکه روند تغییرات این ویژگی‌ها از مغز به پوست و همچنین نحوه ارتباط درونی این ویژگی‌ها را تحت تاثیر قرار داد. درمجموع می‌توان نتیجه گرفت که درختان مغلوب کیفیت چوب و الیاف بهتری از درختان غالب دارند ولی در عوض، نرخ رشدشان کم‌تر است. ایجاد رقابت بین درختی تنها در سال‌های اولیه رشد (جوان‌چوبی) برای بهبود کیفیت چوب توصیه می‌شود.

**واژگان کلیدی**: نوئل نروژی (*Picea abies*)، پهنای حلقه، تاج‌پوشش، کیفیت چوب، درختان غالب، درختان مغلوب.

## مقدمه

رقابت یک فرآیند اکولوژیکی اساسی است که پویایی، زنده‌مانی، رشد و همزیستی گونه‌های یک جمعیت را تنظیم می‌کند [۱]. رقابت به مفهوم ارتباط درختان در یک فضای رویشی مشترک با هدف افزایش کسب منابع محدود مثل نور، آب و مواد غذایی از طریق رشد و نمو آنهاست [۲]. موقعیت اجتماعی درختان تحت تاثیر رقابت درون (Intra-specific) و بین‌گونه‌ای (Inter-specific) قرار دارد. براساس دسته‌بندی Schädelin درختان بنا بر موقعیت و شکل تاج پوشش در چهار دسته «غالب»، «نیمه‌غالب»، «بینابینی» و «مغلوب» گروه‌بندی می‌شوند [۳]. شناخت و تشخیص رقابت از اهمیت ویژه‌ای برای پژوهشگران جنگل و صنعت چوب برخوردار است، زیرا نقش حیاتی در کنترل ترکیب گیاهی جنگل داشته، سبب کاهش رویش در جنگل شده و خطر مرگ‌ومیر را افزایش می‌دهد [۴]. رقابت درختان در جنگل از جمله سازوکارهایی حیاتی است که از عوامل مؤثر در فرآیند توالی در جنگل بوده و بر ساختار توده‌ی جنگلی تاثیر می‌گذارد. رفتار و رشد درختان و درختچه‌ها متاثر از رقابت بر سر منابع نیز است [۵، ۶]. رقابت بین درختان یک فرآیند اساسی بوم‌شناسی است که تاثیر مهمی در پویایی

جمعیت، بقا، رشد، جایگزینی گونه‌ها، ساختار و ترکیب جوامع درختی دارد [۷]. عوامل مختلفی بر رویش درختان تاثیر گذارند، اما رقابت بین درختان از اهمیت ویژه‌ای برخوردار بوده و عاملی است که می‌تواند از طریق عملیات جنگل‌شناسی مدیریت شود [۸].

رقابت از منظر جنگل شناسی اهمیت زیادی دارد و از زوایای مختلف به این مساله پرداخت شده است؛ با این حال تاثیر رقابت بر ویژگی‌های چوب و بیومتری الیاف به خصوص در جنگل‌های دست کاشت کمتر مورد توجه قرار گرفته است. پژوهش‌ها در این زمینه عمدتاً به بررسی رشد قطری، دانسیته و یا دیگر ویژگی‌های فیزیکی چوب درختان غالب و مغلوب پرداخته‌اند؛ برای نمونه، Coomes و Allen (۲۰۰۷) با بررسی درختان غالب و مغلوب در جنگل خالص راش سیاه (*Nothofagus solandri*) دریافتند که رقابت نوری تأثیر مهمی بر رشد عرضی در درختان کوچک دارد، در حالی که رقابت برای مواد غذایی بر روی همه درختان تأثیر می‌گذارد [۵]. همچنین نشان داده شده است که کاج مغلوب نسبت به درختان غالب مجاور رویش قطری کمتری دارند [۹]. Kunstler و همکاران (۲۰۱۱) و Mäkinen و همکاران (۲۰۰۲) نیز گزارش کردند که شدت کاهش رشد درختان مغلوب یا آن‌هایی که تاج پوشش کمتری دارند از مغز به پوست بیشتر است [۴، ۱۰]. در پژوهشی دیگر، Koltzenburg (۱۹۹۷) گزارش کرد که دسترسی بیشتر درختان غالب راش به نور باعث بزرگ شدن تاج‌پوششان شده و درنتیجه حلقه‌های رویشی پهن‌تری تولید می‌کند [۱۱]. با این حال نظرات متناقضی نیز در مورد تاثیر رقابت بر رشد عرضی درختان وجود دارد. برای نمونه Meyer و Brkerer (۲۰۰۱) اعلام کردند که رشد عرضی درخت به موقعیت اجتماعی درخت ارتباطی ندارد [۱۲]. Hildebrandt (۱۹۶۰) پیشنهاد کرد که در توده‌های همسن، درختان غالب دانسیته کمتری نسبت به درختان مغلوب و نیمه غالب دارد [۱۳]. درختان غالب چوب پایان کمتری از درختان مغلوب داشته و سبک‌ترند [۱۴]. تاثیر موقعیت اجتماعی درخت بر ویژگی‌های چوب درمورد کاج قرمز ژاپنی نیز گزارش شده و درختان نیمه غالب یا مغلوب، دانسیته بالاتری داشته‌اند [۱۵]. همچنین در درختان غالب داگلاس‌فر ارتباطی بین پهنای حلقه رویش و دانسیته چوب یافت نشد اما در درختان مغلوب، همبستگی مستحکم و معکوسی بین این دو ویژگی وجود داشت [۱۶].

پژوهش‌ها بر روی تاثیر رقابت بر مورفولوژی سلول‌های چوبی (اندازه و ابعاد آوندها، فیبرها و تراکئیدها) به‌مراتب کمتر است. نوئل‌های مغلوب، تراکئیدهای کوتاه‌تر و اشعه های کوچک‌تری از درختان غالب داشته‌اند [۱۷]. همین پژوهشگر درمورد کاج و لاریکس گزارش داد که درختان غالب، تراکئیدهای درشت‌تر با دیواره نازک‌تر دارند [۱۶]. با این حال، Koltzenburg (۱۹۶۷) رابطه‌ای بین اندازه کلاس تاج و طول فیبر در گونه راش پیدا نکرد و درنهایت نتیجه گرفت که اثر شرایط رویشی بر ویژگی‌های چوب راش آنقدر واضح و مهم نیست تا آن را در تیمارهای پرورش چوب استفاده کرد [۱۱]. همچنین، اندازه کلاس تاج، تغییری در طول تراکئیدهای کاج قرمز ژاپنی ایجاد نکرده است [۱۵].

به طور کلی باور عمومی بر این است که رقابت بین پایه‌های مجاور باعث کاهش رویش می‌شود، اما پژوهش‌های مستقل چندانی برای بررسی این فرضیه انجام نشده است. با توجه به این که تاثیر رقابت بر بیومتری الیاف کمتر مورد بررسی قرار گرفته، هدف این پژوهش تاثیر رقابت درون گونه‌ای بر پهنای حلقه‌های رویشی و بیومتری الیاف در گونه نوئل نروژی می‌باشد.

## مواد و روش‌ها

### رویشگاه مورد مطالعه، انتخاب درختان و نمونه‌برداری

این پژوهش در یک مزرعه‌ی دست کاشت نوئل (*Picea abies* L.) در دهستان راستوپی، از توابع شهرستان سوادکوه استان مازندران انجام شد که در اوایل دهه ۱۳۵۰ خورشیدی برای تامین ماده اولیه چوبی در آن نهال‌کاری شده بود. میانگین دما و مجموع بارندگی منطقه به ترتیب ۱۲ $^{o}C$ و ۴۲۶ میلی‌متر می‌باشد. کل منطقه‌ی درخت‌کاری شده حدود ۲۴۰۰ مترمربع و درختان با فاصلهٔ کاشت ۱×۱ متر کاشت شده بودند. سه سال بعد از کاشت

اولیه‌ی درختان، نهال‌های دیگری هم در بین درختان اصلی کاشت شده که عمده این نهال‌ها بعداً تبدیل به درختان شدیداً مغلوب شدند. تمام درختان مزرعه در سال ۱۳۹۰ قطع شدند. زمان قطع، از منطقه یقه تنه در چهار درخت غالب و شش درخت مغلوب، دیسک‌هایی با ضخامت ۱۰ cm تهیه (جدول ۱) و کدگذاری شدند.

**جدول ۱- ویژگی‌های درختان مورد بررسی**

| شماره درخت | قطر (cm) | ارتفاع (متر) | موقعیت |
|---|---|---|---|
| ۱ | ۸/۵ | ۱۱/۸ | مغلوب |
| ۲ | ۹/۲ | ۱۰/۹ | مغلوب |
| ۳ | ۱۰ | ۱۳/۶ | مغلوب |
| ۴ | ۱۲ | ۱۴/۱ | مغلوب |
| ۵ | ۱۰/۳ | ۱۱/۲ | مغلوب |
| ۶ | ۱۰ | ۱۲ | مغلوب |
| ۷ | ۲۵/۷ | ۲۲/۱ | غالب |
| ۸ | ۲۹ | ۲۲/۷ | غالب |
| ۹ | ۲۷/۱ | ۲۱/۸ | غالب |
| ۱۰ | ۲۱/۷ | ۲۰/۸ | غالب |

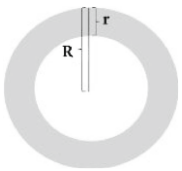
## آماده‌سازی نمونه‌ها و اندازه‌گیری رویش قطری سالیانه

دیسک‌های تهیه شده از منظر برون‌مرکزی و وجود چوب فشاری مورد بررسی قرار گرفتند تا اطمینان حاصل آید که این چوب‌ها برون مرکزی و چوب فشاری نداشته باشند. سطح دیسک‌های تهیه شده به وسیله سنباده برقی و سپس سنباده دستی با شماره‌های ۴۰۰، ۶۰۰ و ۱۰۰۰ صیقل داده شد. یک باریکه از مغز به پوست از هر دیسک تهیه شد (شکل ۱).

**شکل ۱- نمونه باریکه تهیه شده از هر دیسک. تصویر بالایی از درخت غالب و پایینی از درخت مغلوب گرفته شده است.**

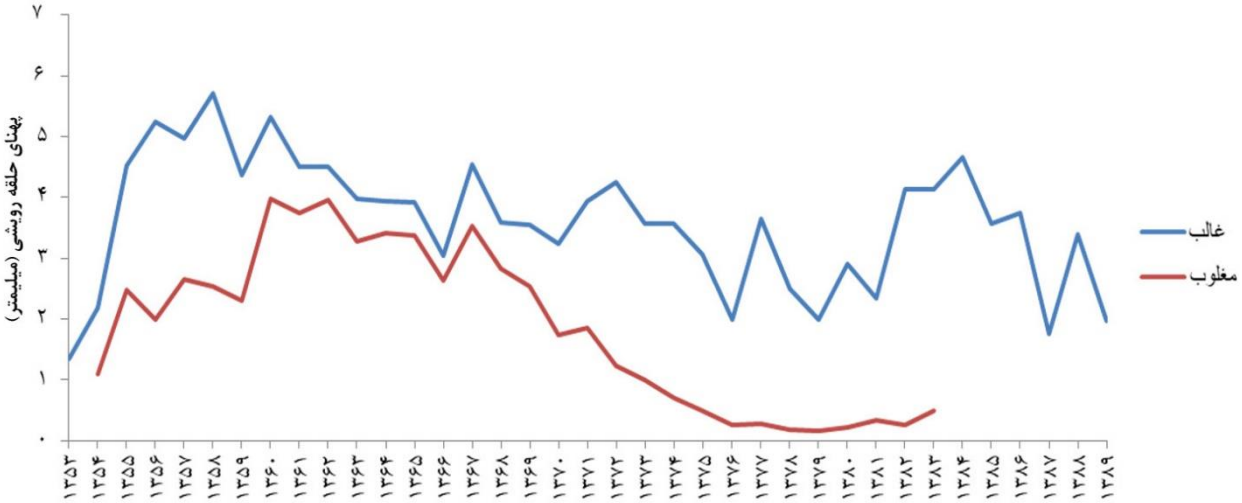
مقطع عرضی باریکه‌های صیقل خورده با دستگاه اسکنر و قدرت تفکیک ۴۸۰۰ dpi اسکن شد. عکس‌ها به نرم افزار ImageJ منتقل و پهنای حلقه‌های رویشی در هر باریکه با استفاده از این نرم افزار اندازه‌گیری شد و سپس مساحت هر حلقه رویشی (TRA) نیز با معادله (۱) محاسبه شد. در معادله (۱)، R و r به ترتیب شعاع کلی درخت و پهنای حلقه رویشی می‌باشد.

$$TRA = \pi r(2R - r) \quad (1)$$



### وابری و اندازه‌گیری بیومتری الیاف

بر اساس نتایج پژوهش پیشین بر روی نمونه‌ها، مشخص شده بود که رویش عرضی در درختان مغلوب بین سال‌های ۱۳۸۲ تا ۱۳۸۴ متوقف شد (شکل ۲) [۱۸]. حلقه‌های رویشی درختان مغلوب، پس از سال ۱۳۷۳ آنقدر باریک بودند که درعمل امکان تفکیک حلقه برای وابری الیاف وجود نداشت. ازدیگرسو، ۱۰ حلقه نخست درختان (تا اوایل دهه ۶۰ خورشیدی) متاثر از جوان‌چوبی بودند. از این رو، حلقه‌های رویشی بین سال‌های ۱۳۶۳ تا ۱۳۷۲ به تفکیک توسط اسکالپر و چکش جدا شدند. برای وابری تراکئیدها از روش Franklin (۱۹۴۵) به شرح زیر استفاده شد [۱۹]: دوایر رویش درون یک لوله آزمایش قرار گرفت و سپس به نسبت یک به یک اسید استیک و آب اکسیژنه را درون لوله آزمایش ریخته شد، به اندازه‌ای که نمونه در داخل محلول به‌طورکامل غوطه‌ور گشت. تمام لوله‌های آزمایش درون اجاق با حرارت ۶۰ درجه سانتیگراد به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شدند. بعد از ۴۸ ساعت لوله‌ها را از اجاق خارج نموده و دو بار یا بیشتر با آب مقطر شست و شو داده شدند تا بوی اسید کاملاً از بین رفت. محتویات هر لوله آزمایش –به تفکیک- درون یک بشر ریخته شد و توسط مگنت همزده شدند. پس از وابری شدن کامل تراکئیدها، چند قطره سافرانین درون بشر ریخته شد تا رنگ آمیزی الیاف صورت گیرد. به کمک قطره چکان مقداری تراکئیدهای رنگ‌آمیزی شده را روی لام ریخته و این اسلایدها زیر میکروسکوپ نوری Olympus بررسی و توسط دوربین Dino-Lite متصل به چشمی آن در بزرگ‌نمایی‌های ۴۰، ۱۰۰ و ۴۰۰ برابر عکس برداری شدند. در هر حلقه رویشی، طول، قطر کلی و ضخامت دیواره تراکئیدها با استفاده از نرم افزار ImageJ اندازه‌گیری شد؛ تعداد تکرار برای هر ویژگی، دست کم ۵۰ سلول بود. اندازه‌گیری قطر و ضخامت دیواره تراکئیدها بر روی دیواره شعاعی تراکئیدها انجام شد. شعاعی بودن دیواره تراکئیدها در الیاف وابری شده، با توجه به فراوانی بیشتر منافذ بین تراکئیدی روی این دیواره تشخیص داده شد. در نهایت، اندازه‌گیری بیومتری الیاف بر روی درختان غالب و مغلوب در بازه زمانی سال‌های ۱۳۶۳ الی ۱۳۷۲ انجام شد.




**شکل ۲- تغییرات میانگین پهنای حلقه رویشی در درختان غالب و مغلوب نوئل؛ برگرفته از [۱۸]**

### مقایسه آماری داده‌ها

اثر مستقل و متقابل رقابت و سال رویشی بر ویژگی‌های آناتومی چوب با استفاده از آزمون ANOVA دو طرفه بررسی شد. همچنین با استفاده از آزمون T مستقل اختلاف ویژگی‌ها بین درختان غالب و مغلوب، بررسی شدند. همچنین ارتباط بین ویژگی‌های اندازه‌گیری شده با استفاده از همبستگی پیرسون مورد بررسی قرار داده شدند.

## نتایج و بحث

### تاثیر رقابت و سال‌های رویشی بر ویژگی‌های آناتومی چوب

اثر مستقل رقابت، سال‌های رویشی و همچنین اثر متقابل این دو عامل بر ویژگی‌های اندازه‌گیری شده با استفاده از آنالیز واریانس دو طرفه مورد بررسی قرار گرفت (جدول ۲). رقابت بر همه‌ی ویژگی‌های مورد بررسی به جز طول تراکئید اثر معنی‌داری داشت. سال‌های رویشی بر پهنا و مساحت حلقه‌های رویشی اثر معنی‌داری داشته، اما اثر آن بر ویژگی‌های بیومتری الیاف معنی‌دار نبود؛ به عبارت دیگر تفاوت معنی‌داری بین طول، قطر و ضخامت دیواره‌ی تراکئید در سال‌های رویشی متفاوت وجود نداشته است. اثر متقابل رقابت و سال رویشی تنها بر پهنای حلقه‌ی رویشی مؤثر بوده است.

**جدول۲- اثر مستقل رقابت، سال‌های رویشی و همچنین اثر متقابل این دو عامل بر ویژگی‌های اندازه‌گیری شده با استفاده از آنالیز واریانس دو طرفه. TRW= پهنای حلقه رویشی؛ TRA= مساحت حلقه رویشی؛ TL= طول تراکئید؛ TD= قطر تراکئید؛ TWT= ضخامت دیواره تراکئید**

| منبع | ویژگی | F | معنی داری (P) |
|---|---|---|---|
| رقابت | TRW | ۷۸/۱ | ۰/۰۰ |
| | TRA | ۳۰۱/۳ | ۰/۰۰ |
| | TL | ۰/۶۱ | ۰/۴۳ |
| | TD | ۴۶/۲۵ | ۰/۰۰ |
| | TWT | ۲۸/۸۲ | ۰/۰۰ |
| سال‌های رویشی | TRW | ۵/۲۳ | ۰/۰۰ |
| | TRA | ۴/۳۶ | ۰/۰۰ |
| | TL | ۱/۵۹ | ۰/۱۳ |
| | TD | ۰/۸۵ | ۰/۵۶ |
| | TWT | ۰/۷۶ | ۰/۶۵ |
| اثر رقابت بر سال رویشی | TRW | ۳/۸۹ | ۰/۰۰۱ |
| | TRA | ۰/۴۸ | ۰/۸۸ |
| | TL | ۱/۰۳ | ۰/۴۲ |
| | TD | ۱/۰۶ | ۰/۴۰ |
| | TWT | ۰/۳۳ | ۰/۹۶ |

### مقایسه ویژگی‌های آناتومی بین درختان غالب و مغلوب

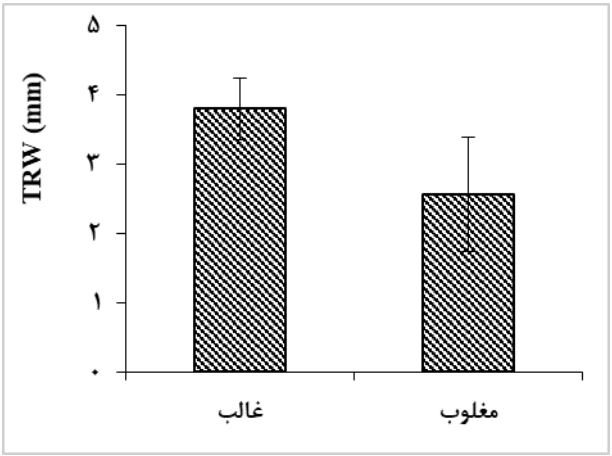
میانگین ویژگی‌های مختلف درختان غالب و مغلوب در شکل ۳ نشان داده شده است. میانگین پهنا و مساحت حلقه رویش درختان غالب بیشتر از درختان مغلوب است و این اختلاف از نظر آماری معنی‌دار بود ( t= 6.54; p = 0.00 برای پهنای حلقه رویش و t= 15.0; p = 0.00 برای مساحت حلقه رویش). اختلاف مساحت حلقه‌های رویش بین درختان غالب و مغلوب بیشتر از اختلاف پهنای حلقه‌های رویش آن‌ها است. نشان داده شده است که مساحت حلقه نسبت به پهنای حلقه معیار بهتری برای بررسی رشد عرضی است [۲۰].

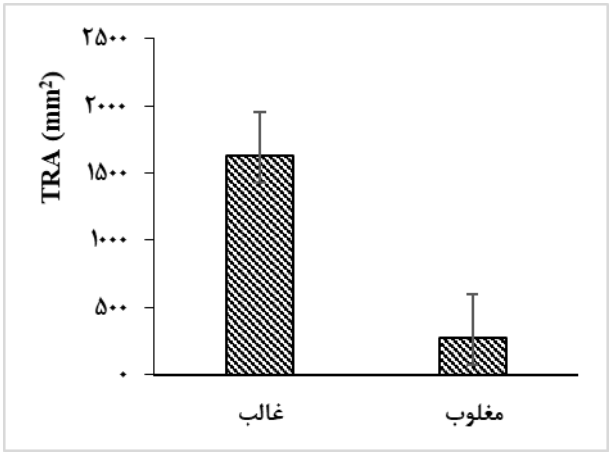
مغلوب شدن برخی از درختان ممکن است به خاطر رقابت نوری بوده باشد، چرا که درختان مغلوب دو یا سه سال دیرتر و در بین درختان غالب کشت شده‌اند. رقابت برای نور نقش مهمی در تعیین منحنی رشد درخت دارد [۱۸]. بنابراین بخش عمده‌ای از رویش عرضی کمتر در درختان مغلوب را می‌توان ناشی از شکست در رقابت نوری دانست. البته ممکن است علاوه بر رقابت نوری، رقابت برای مواد غذایی نیز باعث کاهش رویش درختان مغلوب

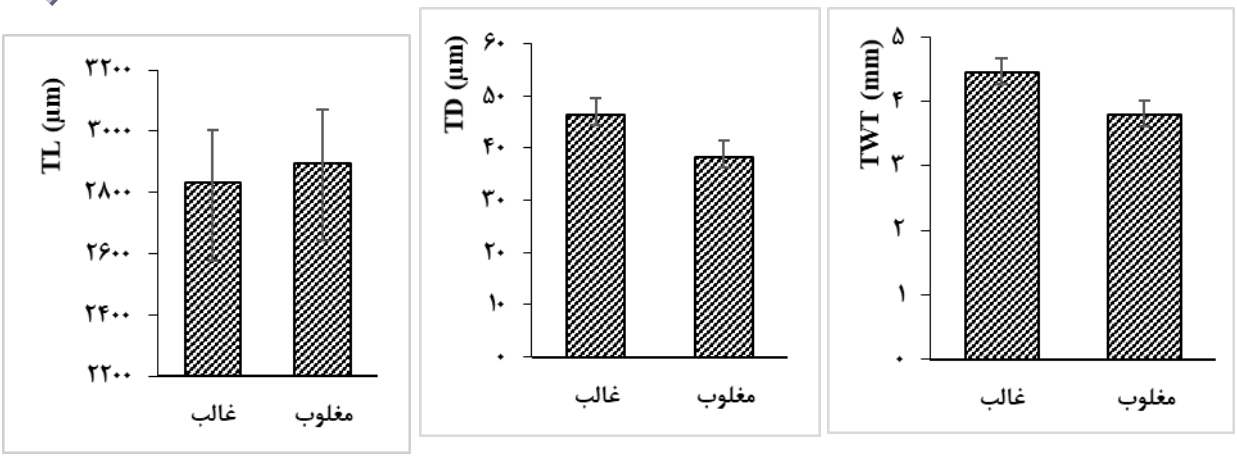
شده باشد [۱۸]. اندازه و شکل تاج‌پوشش یک درخت تاحد زیادی تحت تاثیر رقابت بین درختان و فاصله درختان مجاور از هم قرار دارد [۲۱]. نشان داده شده است که موقعیت اجتماعی درختان در یک توده هم‌سال، نقش مهمی در نحوه اختصاص منابع به بخش‌های مختلف درخت دارد و در درختان مغلوب –در مقایسه با درختان غالب- بافت چوبی، سهم بیشتر و تاج‌پوشش سهم کم‌تری از زیست‌توده کل درخت را به‌خود اختصاص می‌دهند [۳].

اختلاف طول تراکئیدها بین درختان غالب و مغلوب از نظر آماری معنی‌دار نشد ($t= 0.75; p = 0.45$)؛ بااین حال، میانگین عددی طول تراکئیدها در درختان غالب اندکی بیشتر از درختان مغلوب بود. این در حالیست که اختلاف قطر ($t= 6.8; p = 0.00$) و ضخامت ($t= 5.6; p = 0.00$) تراکئید درختان غالب و مغلوب از نظر آماری معنی‌دار بود. بلندتر بودن نسبی تراکئیدها در درختان مغلوب را می‌توان براساس رابطه‌ی معکوس بین سرعت رشد و طول تراکئید در سوزنی‌برگان تفسیر کرد. پهنای بیشتر حلقه‌ی رویشی ناشی از رشد با سرعت بالاتری بوده که به نوبه‌ی خود از سرعت بالای تقسیمات سلول‌های کامبیومی خبر می‌دهد. در سوزنی‌برگان، افزایش سرعت تقسیمات کامبیومی باعث می‌شود که سلول‌های مادری چوب فرصتی برای حداکثر رشد طولشان نداشته و کوتاه بمانند؛ در نتیجه تراکئیدهای مشتق شده از این سلول‌ها نیز کوتاه خواهند بود [۲۲]. از این رو سرعت رشد بیشتر در درختان غالب منجربه تراکئیدهای کوتاه‌تری شده است. تراکئیدها در درختان مغلوب، قطری کم‌تری داشته و نازک‌تر بودند. این تفاوت ممکن است متاثر از نحوه تخصیص منابع در درخت باشد: درختان مغلوب با تاج‌پوشش کوچک نیازی به انتقال آب و مواد مغذی زیادی ندارند. نشان داده شده است که درختانِ مغلوب نوئل نروژی نسبت به درختان غالب، تراکئیدهای نازک‌تری دارند [۲۳، ۲۴].

ویژگی‌های چوب نتیجه برهمکنش عامل ژنتیک و شرایط رویشی است. اگر درختان از یک گونه و با منشا بذر یکسان باشند، نقش عوامل محیطی و شرایط رویشی مهم‌تر می‌شود. Lindström (۱۹۹۷) در بحثی مفصل، پیشنهاد کرد که وضعیت گیرنده‌های محرک‌های بیرونی تعیین کننده‌اند: ریشه و تاج پوشش [۲۳]. ریشه، آب و مواد معدنی لازم برای فتوسنتز را فراهم کرده و تاج‌پوشش براساس میزان سطح‌برگ‌ها و مریستم‌ها، میزان تولید قندها و هورمون‌ها را در کنترل دارد. او نتیجه‌گیری کرد که فرم تنه، دانسیته چوب، زاویه‌میکروفیبریل و بیومتری الیاف درختان نوئل نروژی رشد یافته در یک منطقه، بیش از هر چیز به فرم و حجم تاج‌پوشش بستگی دارد. او برای دست‌یابی به چوبی با کیفیت بهتر، رشد سرکوب‌شده در دوران تشکیل جوان چوب را پیشنهاد داد [۲۵]. تیمارهای پرورشی‌ای که رقابت بین درختان را در دوران تشکیل جوان چوب بالا نگه دارد باعث تسریع ورود درختان به دوران بلوغ شده و پس از آن می‌توان با تنک‌کردن، سرعت رشد را افزایش داد؛ بدین‌سان کیفیت نهایی چوب افزایش خواهد یافت.



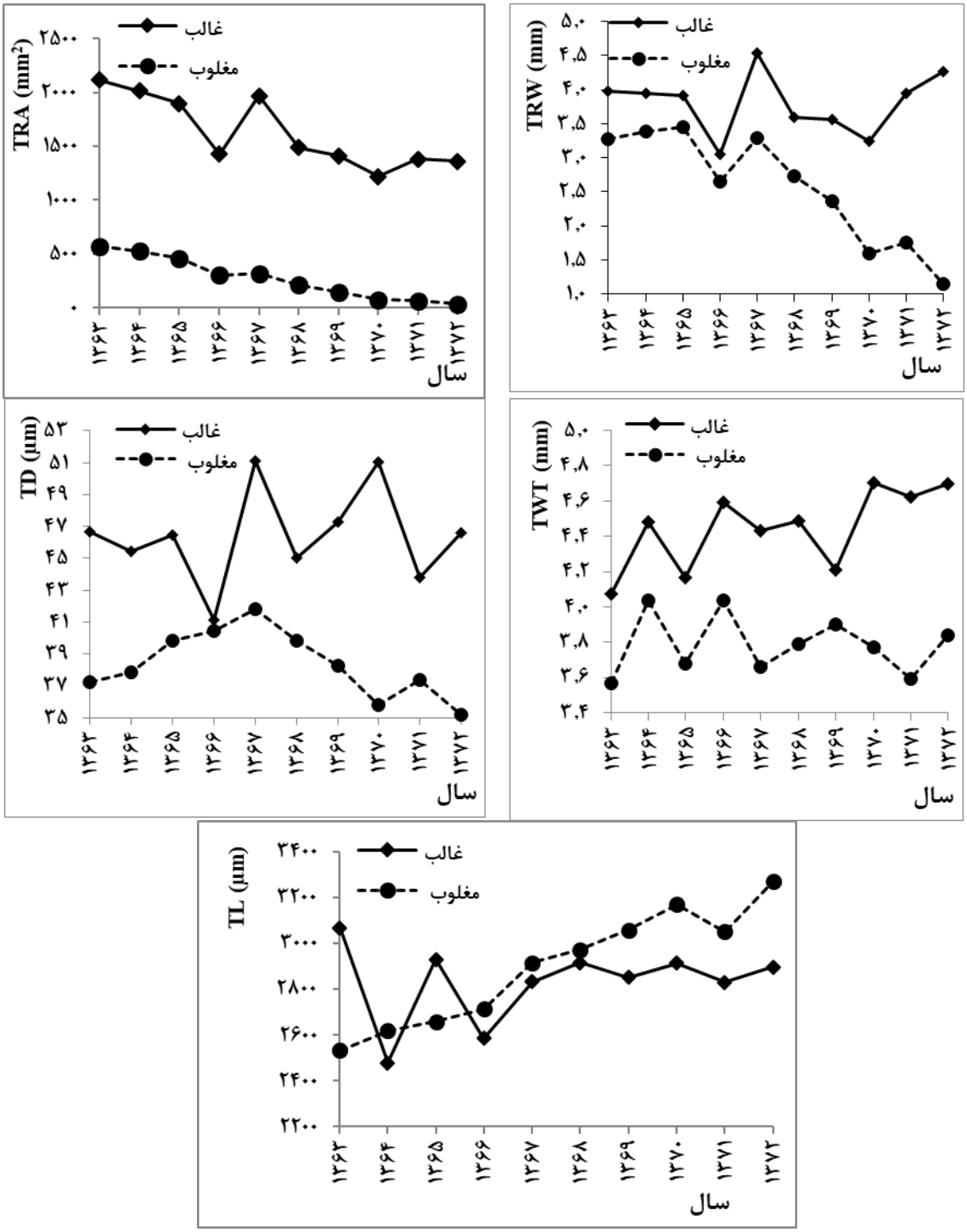






**شکل ۳- اثر رقابت بر ویژگی‌های آناتومی چوب درختان غالب و مغلوب نوئل. TRW= پهنای حلقه رویشی؛ TRA= مساحت حلقه رویشی؛ TL= طول تراکئید؛ TD= قطر تراکئید؛ TWT= ضخامت دیواره تراکئید**

## روند تغییرات ویژگی‌های آناتومی بین درختان غالب و مغلوب در دوره ۱۰ ساله

روند تغییرات ویژگی‌های مختلف درختان غالب و مغلوب از سال ۱۳۶۳ تا ۱۳۷۲ در شکل ۴ آمده است. پیش از سال ۱۳۶۲، در درختان غالب و مغلوب، رشد افزایشی اولیه‌ای در چند سال ابتدایی دیده شد. این روند افزایش ابتدایی رشد عرضی در برخی از گونه‌ها ازجمله نوئل مشاهده شده است [۲۶]. جوان‌چوبی معمولاً با رشد سریع و حلقه‌های رویشی پهن مرتبط می‌باشد. در ادامه و با گذر از مرحله جوان چوبی و دست‌یابی به مقدار بیشینه، روندی نزولی در تغییرات پهنای دوایر رویشی مشاهده شده که روند پهنای حلقه‌های رویش در درختان کاهشی می‌شود. این روند کاهشی در درختان غالب عادی بوده و با شیب اندکی رخ داده است اما در درختان مغلوب از سال ۱۳۶۷ به بعد به شدت و به طور متوالی کاهش یافت. تا این سال، عوامل اقلیمی تاثیر یکسانی بر الگوی تغییرات پهنای حلقه‌ی رویش در درختان غالب و مغلوب داشته‌اند. اما به نظر می‌رسد از این سال به بعد اثر رقابت تاثیر مهمتری می‌یابد. درختان مغلوب به تدریج قدرت رشد خود را از دست داده تا آنکه رویش عرضی نهایتاً در این پایه‌ها متوقف می‌شود. باید دقت داشت که در این پژوهش کاشت نزدیک به هم نهال‌ها باعث ایجاد رقابت بسیار شدیدی شده است و همان طور که Kunstler و همکاران (۲۰۱۱) نشان داده‌اند، با تغییر شرایط محیط و کاهش شدت رقابت ممکن است تطابق بیشتری بین درختان غالب و مغلوب دیده شود [۴]. همین روند در مورد تغییرات مساحت حلقه‌ی رویش بین درختان غالب و مغلوب نیز دیده شد. با این تفاوت که وقتی مساحت حلقه‌ی رویشی، به جای پهنای رویش در نظر گرفته می‌شود، روند کاهش سالانه‌ی رویش واضح‌تر مشاهده می‌شود.




**شکل ۵- روند تغییرات ویژگی‌های آناتومی چوب درختان غالب و مغلوب نوئل در دوره ۱۰ سال. TRW= پهنای حلقه رویشی؛ TRA= مساحت حلقه رویشی؛ TL= طول تراکئید؛ TD= قطر تراکئید؛ TWT= ضخامت دیواره تراکئید**

در مورد طول تراکئید، الگوی کلی تغییرات عرضی در درختان غالب و مغلوبِ مورد بررسی صدق می‌کرد؛ بدین معنی که طول تراکئیدها به تدریج از مغز به پوست افزایش یافت. این حالت در گزارش‌های متعدد دیگری در مورد نوئل نروژی نیز اعلام شده است [۱۰، ۲۳، ۲۷]، با این حال این روند در درختان مغلوب واضح‌تر بود. پیش از غالب شدن عامل رقابت در سال ۱۳۶۷، طول تراکئیدهای مغلوب کوتاه‌تر از غالب بوده، اما از آن به بعد به تدریج بر

طول تراکئیدهای درختان مغلوب افزوده شد. ممکن است تغییر نسبت چوب آغاز به پایان با باریک شدن حلقه‌های رویش در درختان مغلوب عامل دیگری در افزایش میانگین طول تراکئیدها در این درختان باشد. در درختان مغلوب پهنای چوب پایان تغییر کمتری داشتند؛ در حالی که پس از شدت گرفتن رقابت، پهنای چوب آغاز در این درختان به شدت کاهش یافت. این مسئله باعث بیشتر شدن سهم تراکئیدهای چوب پایان در میانگین کلی حلقه‌ی رویش شده و بدین شکل میانگین کلی کاهش یافته است. روند تغییرات قطر تراکئیدها در درختان غالب الگوی مشخصی را نشان نمی‌دهد، اما در درختان مغلوب پس از افزایش نسبی تا سال ۱۳۶۷ روند کاهشی می‌شود. پیش از این نشان داده شده است که در نوئل نروژی، ممکن است روند تغییرات یک ویژگی آناتومی چوب (زاویه میکروفیبریل) از مغز به پوست بسته به موقعیت اجتماعی درخت متفاوت باشد [۲۸].

## ارتباط درونی ویژگی‌ها در درختان غالب و مغلوب

ضرایب همبستگی بین ویژگی‌های آناتومی چوب و مرفولوژی الیاف درختان غالب و مغلوب در جدول ۳ نشان داده شده است. در درختان غالب، پهنای حلقه‌ی رویشی همبستگی مثبتی در سطح ۹۹ درصد با مساحت حلقه‌ی رویش نشان دادند. با این حال، همبستگی متوسط می‌باشد. در مورد ارتباط پهنای حلقه‌ی رویش و بیومتری الیاف، تنها یک رابطه‌ی معکوس و معنی‌داری بین پهنای حلقه‌ی رویش و ضخامت دیواره‌ی تراکئید دیده شده است؛ به این معنی که تراکئیدها در حلقه‌های پهن‌تر، دیواره‌ی نازک‌تری دارند. مساحت حلقه‌ی رویش با هیچ کدام از ویژگی‌های بیومتری الیاف همبستگی معنی‌داری نشان نداد. در مورد ارتباط درونی ویژگی‌های بیومتری الیاف با هم تنها یک همبستگی مثبت ضعیف در سطح ۹۵ درصد بین طول تراکئید و قطر آن وجود داشت، به این معنی که تراکئیدهای طویل‌تر، اندکی پهن‌تر می‌باشند.

در درختان مغلوب، همبستگی مثبت قدرتمندی بین پهنای حلقه‌ی رویش و مساحت حلقه‌ی رویش در درختان غالب مشاهده شده است. در این درختان، هم پهنا و هم مساحت حلقه رویشی ارتباط مستحکم و معکوسی با طول تراکئید داشتند؛ به این معنی که تراکئیدها در حلقه‌ی پهن‌تر، کوتاه‌تر هستند. در مورد ارتباط درونی ویژگی بیومتری الیاف با هم همبستگی قدرتمند و معنی‌داری یافت نشد.

**جدول ۳- ضرایب همبستگی بین ویژگی‌های آناتومی چوب و مرفولوژی الیاف درختان غالب (بالا) و مغلوب (پایین). TRW= پهنای حلقه رویشی؛ TRA= مساحت حلقه رویشی؛ TL= طول تراکئید؛ TD= قطر تراکئید؛ TWT= ضخامت دیواره تراکئید**

| | TRA | TL | TD | TWT |
|---|---|---|---|---|
| TRW | ۰/۴۱** | ۰/۰۸ | ۰/۰۲ | -۰/۴۴** |
| TRA | | -۰/۲۶ | -۰/۰۰۶ | -۰/۳۰ |
| TL | | | ۰/۳۳* | -۰/۲۳ |
| TD | | | | ۰/۰۵ |

| | TRA | TL | TD | TWT |
|---|---|---|---|---|
| TRW | ۰/۸۵** | -۰/۷۸** | ۰/۱۵ | -۰/۱۱ |
| TRA | | -۰/۷۹** | ۰/۰۹ | -۰/۰۱ |
| TL | | | ۰/۰۳ | ۰/۱۹ |
| TD | | | | ۰/۰۷ |

** معنی‌داری در سطح اطمینان ۹۹٪؛ * معنی‌داری در سطح اطمینان ۹۵٪

به جز ارتباط مثبت بین پهنا و مساحت حلقه‌ی رویش، الگوی ارتباطات درونی بین ویژگی‌های آناتومی چوب و مورفولوژی الیاف در درختان غالب و مغلوب متفاوت بود. بدیهی است که با افزایش پهنای حلقه رویش، مساحت آن نیز افزایش می‌یافت؛ با این حال شدت این ارتباط در درختان غالب به مراتب بیشتر از درختان مغلوب بود. در درختان مغلوب رابطه‌ی معکوس قدرتمندی بین پهنای حلقه و طول تراکئید دیده شد. همان‌گونه که قبل‌تر گفته شد این رابطه در سوزنی‌برگان مورد انتظار است و در پژوهش‌های بسیاری نشان داده شده است [۱۳، ۲۶]. با این حال، این رابطه‌ی معکوس در درختان غالب دیده نشد. گزارش شده است که در نوئل‌های شش ساله، درختانِ شاداب‌تر با رشد قطری و ارتفاعی بیشتر، تراکئیدهای بلندتر و پهن‌تری دارند [۲۱]. گزارش‌ها در مورد نحوه ارتباط پهنای حلقه رویش و طول تراکئید در گونه نوئل متفاوت و متناقض بوده و به‌نظر می‌رسد نوع رابطه به عوامل خارجی وابسته باشد. برای مثال، Frimpong-Mensah (۱۹۸۷) با بررسی ۴۵ درخت نوئل نروژی اعلام کرد با افزایش پهنای حلقه، طول تراکئید کاهش می‌یابد [۲۹] درحالیکه Mergen و همکاران (۱۹۶۴) اعلام کردند طول تراکئید به هیچ ویژگی دیگر آناتومی چوب ازجمله پهنای حلقه وابسته نیست [۳۰]. همچنین نشان داده شده که رشد قطری و طول الیاف در برخی گونه‌ها ممکن است متأثر از مؤلفه‌های متفاوتی باشند و این رابطه معمولاً در پهن‌برگان متفاوت از سوزنی‌برگان است [۳۱-۳۴].

ارتباط معکوس بین پهنای حلقه‌ی رویش و ضخامت دیواره‌ی فیبر را می‌توان بر اساس روند تغییرات عرض با افزایش سن تفسیر کرد. بعد از عبور از جوانی، به‌تدریج پهنای حلقه‌ی رویش کاهش می‌یابد و از سوی دیگر در بالغ‌چوب، ضخامت دیواره تراکئید افزایش می‌یابد. به همین شکل، همبستگی مثبت بین طول و قطر کلی تراکئیدها را نیز می‌توان تفسیر کرد. روند کلی تغییرات طول تراکئید از مغز به سمت پوست افزایشی بوده و در همین راستا قطر تراکئیدها نیز افزایش یافت؛ به نحوی که حلقه‌های نزدیک پوست بلندترین و پهن‌ترین تراکئیدها را داشته در حالی که حلقه‌های نزدیک مغز تراکئیدهای کوتاه با ابعاد کوچکتری دارد.

## نتیجه‌گیری

رقابت درون گونه‌ای منجر به ایجاد درختان غالب و مغلوب شده و بر ویژگی‌های تنه و چوب درختان تاثیر می‌گذارد. پژوهش‌های متعددی تاثیر رقابت یا موقعیت اجتماعی درخت بر نرخ رشد و یا دانستیه چوب سوزنی‌برگان را بررسی کرده‌اند اما اطلاعات در مورد تاثیر رقابت بر ویژگی‌های الیاف، به‌مراتب کم‌تر و نادراند. به‌طورکلی، درختان مغلوب، حلقه‌های باریک‌تر و الیاف نازک‌تری دارند؛ درحالیکه طول تراکئیدها در این دو نوع درخت تفاوت معنی‌داری ندارد. موقعیت اجتماعی درخت (غالب و مغلوب بودن)، نه تنها بر میزان مطلق ویژگی‌های چوب تاثیرگذار است بلکه روند تغییرات این ویژگی‌ها از مغز به پوست و همچنین نحوه ارتباط درونی این ویژگی‌ها را تحت تاثیر قرار می‌دهد. شدت یافتن رقابت تاثیر مهمی بر الگوی ارتباط درونی ویژگی‌ها در درختان مغلوب گذاشته، به نحوی که ارتباطات آن نسبت به درختان غالب کاملاً متفاوت است. به‌طورکلی، ارتباط بین پهنای حلقه رویش و ابعاد تراکئیدها در گونه نوئل نروژی متناقض است. ممکن است همانگونه که در این پژوهش نشان داده شد موقعیت اجتماعی درخت، یکی از دلایل این نتایج متفاوت باشد.

## منابع

[1] Gray, L. and He, F., 2009. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, *259*(1), pp.98-106. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.048

[2] Van de Peer, T., Verheyen, K., Kint, V., Van Cleemput, E. and Muys, B., 2017. Plasticity of tree architecture through interspecific and intraspecific competition in a young experimental plantation. *Forest Ecology and Management*, 385, pp.1-9. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.015

[3] Wertz, B., Bembenek, M., Karaszewski, Z., Ochał, W., Skorupski, M., Strzeliński, P., Węgiel, A. and Mederski, P.S., 2020. Impact of stand density and tree social status on aboveground biomass allocation of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L). *Forests*, 11(7), p.765. https://doi.org/10.3390/f11070765

[4] Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E. and Coomes, D.A., 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, 99(1), pp.300-312. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01751.x

[5] Coomes, D.A. and Allen, R.B., 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95(5), pp.1084-1097. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01280.x

[6] Najafi-Harsini, F., Oladi, R., Pourtahmasi, K., Souto-Herrero, M. and García-González, I., 2022. Using tree-ring width and earlywood vessel features to study the decline of *Quercus brantii* Lindl in Zagros forests of Iran. *European Journal of Forest Research*, 141(3), pp.379-393. https://doi.org/10.1007/s10342-022-01450-y

[7] Maleki, K., Kiviste, A. and Korjus, H., 2015. Analysis of individual tree competition on diameter growth of silver birch in Estonia. *Forest systems*, 24(2), pp.e023-e023. https://doi.org/10.5424/fs/2015242-05742

[8] Metz, J., Seidel, D., Schall, P., Scheffer, D., Schulze, E.D. and Ammer, C., 2013. Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra-and interspecific competition on tree growth. *Forest Ecology and Management*, 310, pp.275-288. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.014

[9] Martín-Benito, D., Cherubini, P., Del Río, M. and Cañellas, I., 2008. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees*, 22, pp.363-373. https://doi.org/10.1007/s00468-007-0191-6

[10] Mäkinen, H., Nöjd, P. and Isomäki, A., 2002. Radial, height and volume increment variation in *Picea abies* (L.) Karst. stands with varying thinning intensities. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17(4), pp.304-316. http://dx.doi.org/10.1080/02827580260138062

[11] Koltzenburg, C., 1967. Der Einfluß von Lichtgenuß, soziologischer Stellung und des Standortes auf holzeigenschaften der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). *European Journal of Wood and Wood Products*, 25(12), pp.465-473.

[12] Meyer, F.D. and Bräker, O.U., 2001. Climate response in dominant and suppressed spruce trees, *Picea abies* (L.) Karst., on a subalpine and lower montane site in Switzerland. *Ecoscience*, 8(1), pp.105-114. https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682636

[13] Hildebrandt, G., 1960. August. The effect of growth conditions on the structure and properties of wood. In *Proceedings of the Fifth World Forestry Congress*, Seattle, Wash (Vol. 3, pp. 1348-1353).

[14] Hildebrandt, G., 1954. Study of the increment and pure wood content of spruce stands. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 133 pp.

[15] Kano, T. and Saito, H., 1970. On the selection, in respect of the basic density, in the Japanese red pine (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) wood. Journal of the Japan Wood Research Society, 16(7), pp.305-9.

[16] Knigge, W., 1962. Untersuchungen tiber die Abhangigkeit der mittleren Rohdichte nordamerikanischer Douglasienstilmme von unterschiedlichen Wuchsbedingungen. *Holz Roh- Werkst* 20, pp. 352-360.

[17] Schultze-Dewitz G. 1960. Wie wirkt sich der EinfluB der Ste1lung eines Baumes im Bestand auf seine Holzstruktur aus?. *Holzforsch Holzverwert* 12, pp. 30-33.

[18] Geraili, S., Oladi, R., Nourzad Moghaddam, M. 2014. Effect of climate on the growth of dominant and suppressed Norway spruce (*Picea abies*). *International Journal of Biosciences*, 4(1), pp. 58-65.

[19] Franklin, G.L., 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155(3924), pp. 51-51. https://doi.org/10.1038/155051a0

[20] Oladi, R., Bräuning, A., Pourtahmasi, K., 2014. "Plastic" and "static" behavior of vessel-anatomical features in Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in view of xylem hydraulic conductivity. *Trees*, 28, 493-502. https://doi.org/10.1007/s00468-013-0966-x

[21] Donnelly, L., Lundqvist, S.O. and O'Reilly, C., 2017. Inter-and intra-annual wood property variation in juvenile wood between six Sitka spruce clones. *Silva Fennica*, 51(4).

[22] Carlquist, S., 2013. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer Science & Business Media. 448p.

[23] Lindström, H., 1997. Fiber length, tracheid diameter, and latewood percentage in Norway spruce: development from pith outward. *Wood and Fiber Science*, 29(1), pp.21-34.

[24] Molteberg, D. and Høibø, O., 2007. Modelling of wood density and fibre dimensions in mature Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(8), pp.1373-1389. https://doi.org/10.1139/X06-296

[25] Lindström, H., Evans, J.W. and Verrill, S.P., 1998. Influence of cambial age and growth conditions on microfibril angle in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Holzforschung*, 52, pp. 573-581.

[26] Dutilleul, P., Herman, M. and Avella-Shaw, T., 1998. Growth rate effects on correlations among ring width, wood density, and mean tracheid length in Norway spruce (*Picea abies*). *Canadian Journal of Forest Research*, 28(1): 56-68.

[27] Sarén, M.P., Serimaa, R., Andersson, S., Paakkari, T., Saranpää, P. and Pesonen, E., 2001. Structural variation of tracheids in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Journal of Structural Biology*, 136(2), pp.101-109. https://doi.org/10.1006/jsbi.2001.4434

[28] Kyrkjeeide, P.A., 1990. A wood quality study of suppressed, intermediate and dominant trees of plantation grown *Picea abies* (Doctoral dissertation, US Forest Service, Forest Products Laboratory). 145p.

[29] Frimpong-Mensah, K. 1987. Fiber length and basic density variation in the wood of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from northern Norway. *Meddelelser fra Norsk Institutt for Skogforskning*, 40(1), pp. 1-25.

[30] Mergen, F., Burley, J. and Yeatman, C.W., 1964. Variation in growth characteristics and wood properties of Norway Spruce. *Tappi*, *47*(8), pp.499-504.

[31] Oladi, R., Heidari, L., Bagheri, R. and Pourtahmasi, K., 2018. Effect of different irrigation regimes on wood anatomical features and fiber biometry of two elite poplars. *Iranian Journal of Wood and Forest Science and Technology*, *25*(2), pp.153-164. https://doi.org/10.22069/jwfst.2018.15169.1754

[32] Yavarian, H., Oladi, R., Sadeghzadeh Hallaj, M. and Pourtahmasi, K., 2021. Comparing growth rate, wood fiber biometry, and adaptability of different tamarisk (*Tamarix aphylla* L.) populations planted in Garmsar. *Iranian Journal of Wood and Paper Science Research*, *36*(1), pp.26-39. https://doi.org/10.22092/ijwpr.2021.351954.1637

[33] Oladi, R., Pourtahmasi, K. and Lamtarali, Z., 2022. The effects of temperature and precipitation gradient on radial growth and vascular characteristics of *Fraxinus excelsior* L. in Hyrcanian forests. *Iranian Journal of Forest*, *14*(2), pp.185-199. https://doi.org/10.22034/ijf.2022.310532.1806

[34] Oladi, R. and Pourtahmasi, K., 2012. Intra-annual secondary growth rate-climate relations of *Fagus orientalis* Lipsky in the center of Hyrcanian forests. Notulae Scientia Biologicae, 4(2), pp.136-140.

# Effect of intraspecific competition on radial growth and tracheid biometry: A Study of dominant and suppressed trees in a Norway spruce plantatio

## Abstract

The present investigation aims to explore the effects of intraspecific competition on the radial growth and fiber biometry of dominant and suppressed trees within a spruce (*Picea abies*) plantation. By planting subsequent seedlings among initial saplings, a dichotomous tree population consisting of dominant and heavily suppressed individuals was created. The findings suggest that dominant trees exhibit higher radial growth rates, accompanied by wider and thicker tracheids compared to their suppressed counterparts. Although the average tracheid length in the suppressed trees was slightly higher, this difference was not statistically significant. Moreover, the social position of a tree not only influenced its wood properties but also impacted the trend of variation in these properties from the pith to the bark, as well as the internal relationships between these features. In essence, suppressed trees show superior wood and fiber quality compared to dominant ones, despite having comparatively lower growth rates. Based on these results, it is recommended to establish early-stage competition between trees, particularly in the juvenile wood phase, to enhance wood quality.

**Keywords:** Norway spruce (Picea abies), tree-ring width, tree crown, wood quality, dominant trees, suppressed trees.

**R. Oladi**[1*]
**H. Emadi Jafarpour**[2]
**K. Pourtahmasi**[3]
**M. Sharifat**[4]

[1] Associate Professor, Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Iran

[2] MSc, Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Iran

[3] Professor, Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Iran

[4] Ph.D candidate, Department of Wood and Paper Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Iran

Corresponding author:
oladi@ut.ac.ir

Received: 2023/04/24
Accepted: 2023/06/19