

بررسی روند تغییرات کربوهیدرات‌های غیرساختاری طول دوره رشد در ۳ گونه گندمی پارک ملی گلستان

سارا هوشمندمؤید^۱، *منصور مصداقی^۲ و حمیدرضا صادقی‌پور^۳

^۱دانش‌آموخته کارشناسی ارشد گروه مرتع‌داری، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، آستادیار گروه زیست‌شناسی، دانشگاه گلستان
تاریخ دریافت: ۸۷/۲/۱۴؛ تاریخ پذیرش: ۸۷/۱۲/۱۵

چکیده

از ویژگی‌های یک سیستم چرای مناسب، تنظیم آن براساس خصوصیات فیزیولوژیکی گونه‌های گیاهی است. در این تحقیق، روند تغییرات کل ذخایر کربوهیدرات‌های غیرساختاری طول دوره رشد در ۳ گونه *A. trichophorum* و *Agropyron cristatum* در پارک ملی گلستان مورد بررسی قرار گرفت. منطقه مورد مطالعه، با ارتفاع ۱۶۶۰ متر دارای میانگین دمای سالیانه ۹ درجه سانتی‌گراد و بارندگی سالیانه ۳۰۴ میلی‌متر است. در زمان هر نمونه‌گیری، جهت مرتبط ساختن میزان ذخایر کربوهیدرات‌ها به مقدار و مراحل رشد، طول برگ‌ها، ارتفاع و مراحل فنولوژیکی ۱۰ پایه گیاهی طی دوره رشد اندازه‌گیری شد. سپس میزان کل کربوهیدرات‌های غیرساختاری (Total Nonstructural Carbohydrate) در اندام‌های ذخیره‌ای ریشه، طوقه و ریزوم با استفاده از معرف آنترون تعیین شد. نتایج نشان داد، غلظت‌های TNC در اندام‌های ذخیره‌ای ۳ گونه به‌طور معنی‌داری متفاوت ($P < 0/05$)، و تغییرات TNC در مراحل مختلف فنولوژیکی به‌جز در ریشه *A. trichophorum* برای سایر گونه‌ها در اندام‌های ذخیره‌ای معنی‌دار بود ($P < 0/05$). با پیشرفت رشد گیاه، میزان TNC در طوقه *A. cristatum* و ریزوم *A. intermedium* روندی افزایشی داشت. غلظت TNC در مرحله رشد رویشی در طوقه *A. cristatum* و در ریشه و ریزوم *A. intermedium* کمترین بود. اما این کاهش در طوقه *A. trichophorum*، در مرحله خوشه‌دهی اتفاق افتاد. کاهش TNC، در مرحله‌ای از دوره رشد به‌ویژه در هنگام گل‌دهی و تشکیل بذر اتفاق افتاد که می‌تواند در رابطه با عوامل محیطی نیز باشد. در مرحله‌ای که سطح کربوهیدرات‌ها پایین است، گونه‌ها قادر به جبران اندام فتوسنتزکننده ناشی از عمل برداشت، نیستند. بنابراین، تفاوت چرخه ذخیره‌سازی در گونه‌ها طی یک دوره رویش، می‌تواند نشان‌دهنده عکس‌العمل‌های متفاوت این گونه‌ها نسبت به‌زمان، تکرار و شدت برداشت باشد.

واژه‌های کلیدی: *Agropyron spp.* کل کربوهیدرات‌های غیرساختاری، مراحل فنولوژیکی

مقدمه

(دما و بارندگی) و چرا هستند و گیاهان ممکن است در مرحله‌ای از مراحل فنولوژیکی چرا شوند که جبران آن توسط گیاه پس از برداشت به خطر بیفتد زیرا با برداشت پوشش گیاهی و کاهش سطح برگ، عملکرد طبیعی گیاه دچار اختلال شده و ظرفیت گیاه برای غذاسازی و رشد

اکوسیستم‌های علفزارهای مناطق خشک و نیمه‌خشک تحت تأثیر دو عامل تعیین‌کننده شرایط محیطی

* - مسئول مکاتبه: mesdagh@yahoo.com

(۲۰۰۵)، زهدی (۲۰۰۲) و قره‌داغی و همکاران (۲۰۰۴) نیز بیانگر وجود چرخه ذخیره‌سازی و منحنی تغییرات TNC متفاوت در گیاهان مورد مطالعه آنها بود.

کربوهیدرات‌ها ممکن است در همه اندام‌های گیاه به‌طور موقت ذخیره شوند. در گندمیان یا شاید دیگر گیاهان علوفه‌ای پهن‌برگ، کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای تمایل دارند حتی طی مراحل رویشی در قسمت‌های پایه بخش‌های هوایی متمرکز شوند. بیشتر ذخایر کربوهیدرات در بخش‌های پایینی ساقه‌ها، پیاز، ریزوم‌ها، استلون‌ها و ریشه‌ها ذخیره می‌شوند، اما مناسب‌ترین اندام ذخیره‌ای برای تحقیق در مورد گیاهان علوفه‌ای و مدیریت مرتع، بخش‌هایی هستند که غیرقابل استفاده‌اند و یا طی دوره خواب زنده باشند (کوک و استابندیک، ۱۹۸۶؛ هولچک و همکاران، ۲۰۰۵؛ استودارت و همکاران، ۱۹۷۵؛ ولچ، ۱۹۶۸؛ وایت، ۱۹۷۳).

تعیین رابطه بین چرخه ذخایر کربوهیدرات و مراحل فنولوژیکی در فهم رابطه بین فنولوژی و فیزیولوژی دارای اهمیت است و به ما در پیش‌بینی عکس‌العمل‌های احتمالی گونه‌های گیاهی به برداشت و درک تغییرات اکولوژیکی مرتع کمک می‌کند (هولچک و همکاران، ۲۰۰۵؛ سوسبی و وان، ۱۹۸۸).

در این پژوهش به بررسی میزان ذخایر کربوهیدرات‌ها (TNC) در اندام‌های ریشه، طوقه و ریزوم و مقایسه سطوح آن در ارتباط با مراحل فنولوژیکی بر روی ۳ گونه *Agropyron cristatum* Gaertn (L.) Richter، *Agropyron trichophorum* (Host) Beauv و *intermedium* پرداخته شده است. این گونه‌ها جزء گندمیان دائمی با خوش‌خوراکی و ارزش غذایی بالا هستند که اغلب در مراتع نیمه‌استپی کشور و سراسر مناطق نیمه‌خشک جهان مشاهده می‌شوند و از لحاظ تولید علوفه تر و خشک دارای ارزش فراوانی می‌باشند (امیرخانی، ۲۰۰۵؛ سازمان جنگل‌ها و مراتع، ۱۹۸۲؛ مصداقی، ۲۰۰۴؛ دویی و آسای، ۱۹۷۵). در شکل ۱ گونه‌های مورد مطالعه و رویشگاه‌های آنها نشان داده شده است.

دوباره، کاهش می‌یابد (استودارت و همکاران، ۱۹۷۵). منابع کربن یا ذخایر انرژی یکی از عملکردهای مهم گیاهان چندساله محسوب می‌شود و تغییرات آن بسته به نوع گونه، مراحل رشد و نمو و عوامل محیطی متفاوت است (کوک و استابندیک، ۱۹۸۶).

بررسی سایر محققان بر روی روند تغییرات ذخایر کربوهیدرات‌ها در اندام‌های ذخیره‌ای تعدادی از گونه‌های گندمی نشان می‌دهد که الگوی ذخیره‌سازی آنها با یکدیگر متفاوت است. دایر و ویلارد (۱۹۸۱) در بررسی‌های صورت گرفته بر روی روند تغییرات کل کربوهیدرات‌های غیرساختاری در ریشه و طوقه گونه *Agropyron spicatum* در رابطه با رشد برگ نشان دادند، در رشد بهار که متوسط طول برگ ۱۳ سانتی‌متر بود، TNC کمترین مقدار، و در اواخر مرحله خوشه در غلاف زمانی که متوسط رشد برگ ۳۰ سانتی‌متر بود (۶۷ درصد رشد اندام‌های روینده)، بیشترین مقدار را دارا بود. اما مطالعات انجام شده در ایالت یوتای آمریکا، تغییرات TNC در ریشه‌ها و طوقه‌های دو گونه *Agropyron cristatum* و *Elymus junceus* را نشان داد که مقدار کربوهیدرات‌ها در پاییز افزایش و در اوایل رشد بهار کاهش یافته بود. کمترین سطح TNC در زمانی است که تقریباً ۲۰ درصد رشد دو گونه کامل شود و بیشترین مقدار TNC در آغاز بلوغ گیاه است (ترلیکا و کوک، ۱۹۷۲). همچنین تغییرات ذخایر کربوهیدرات‌ها در دو گونه گندمی فصل سرد (*Bromus carinatus* و *Agropyron inerme*) و یک گونه گندمی فصل گرم (*Hilaria jamesii*) در ارتباط با فصل و مراحل فنولوژیکی با یکدیگر متفاوت و مقدار این ذخایر در مراحل رشد یکسان برعکس یکدیگر بودند (دونارت، ۱۹۶۹؛ استودارت و همکاران، ۱۹۷۵). همچنین در گونه *Stipa barbata* در مراتع نیمه‌خشک یزد، به ترتیب کمترین و بیشترین ذخایر کربوهیدرات‌های محلول، در مرحله ظهور خوشه‌ها و مرحله ریزش بذر بود (میرعسگرشاهی، ۲۰۰۴). نتایج بررسی‌های ولچ (۱۹۶۸)، منک و ترلیکا (۱۹۸۱)، استل و همکاران (۱۹۸۴)، گراز و همکاران (۱۹۹۴)، دوسیک (۲۰۰۲)، هولچک و همکاران

است. و جامعه گیاهی شامل گندمیان *Festuca ovina* و *Poa bulbosa* است که در آن گونه‌هایی نظیر درمنه دشتی (*Artemisia herba alba*)، گل ماهور (*Agropyron* و *Stachys sp.*)، *(Verbascum sp.)* نیز به چشم می‌خورند (امیرخانی، ۲۰۰۵؛ خواجه، ۱۹۹۹).

محل مطالعه: محل مورد مطالعه در قسمت شرقی پارک ملی گلستان و جنوب شرقی محدوده‌ای به نام یاغ‌تیکلان و در محدوده جغرافیایی ۱۲° ۵۶' طول شرقی و ۲۳° ۳۷' عرض شمالی قرار دارد. ارتفاع منطقه ۱۶۶۰ متر و دارای اقلیمی خشک با متوسط بارندگی‌های سالیانه حدود ۳۰۴ میلی‌متر و دمای متوسط سالیانه ۹ درجه سانتی‌گراد است. خاک منطقه قهوه‌ای، دارای ساختمان دانه‌ای و بافت لوم



شکل ۱- گونه‌های *Agropyron* و زیستگاه طبیعی آنها در پارک ملی گلستان (الف) *A. cristatum* (ب) *A. trichophorum* و (ج) *A. intermedium*

رسیدن بذر و ریزش بذر برداشت شدند. پس از جمع‌آوری، اندام‌های ذخیره‌ای (ریشه، ریزوم و طوقه) نمونه‌ها شسته و از یکدیگر جدا شدند (استثنائاً فقط گونه *A. intermedium* دارای ریزوم بود). به منظور بررسی رابطه میزان رشد اندام‌های فتوسنتزکننده با میزان ذخایر کربوهیدرات، ۱۰ پایه گیاهی که از نظر شادابی و یکنواختی معرف گونه‌های مورد نظر بودند، انتخاب و

مواد و روش‌ها

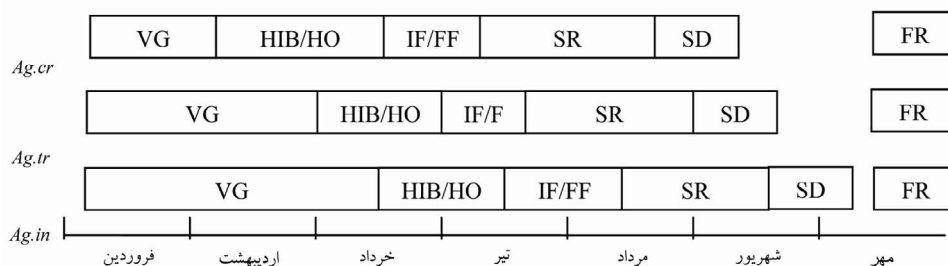
روش نمونه‌گیری: برای تعیین کربوهیدرات‌های غیرساختمانی، در بهار و تابستان ۱۳۸۶ پایه‌های گونه‌های *A. cristatum* و *A. trichophorum* که دارای زیستگاهی مشترک بودند از توده معرف به صورت تصادفی طی یک دوره رشد شامل: مرحله رشد رویشی، خوشه در غلاف، خوشه، گل‌دهی،

تحلیل قرار گرفتند (مصدقی، ۱۹۹۸؛ ریان و جوینر، ۲۰۰۱).

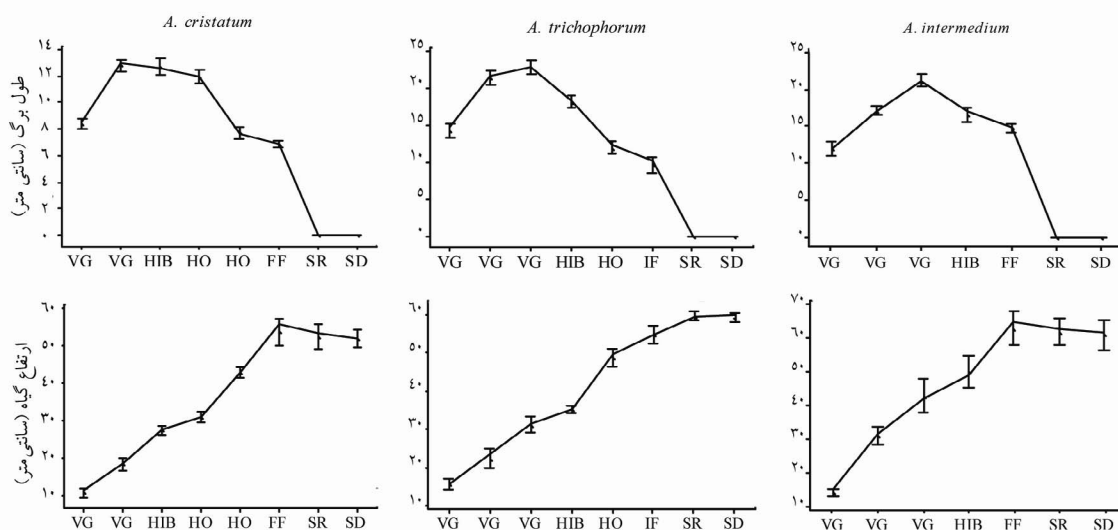
نتایج

در شکل ۲ مراحل فنولوژیکی ۳ گونه نشان داده شده است و طبق شکل ۳ طول برگ‌ها تا پایان مرحله رشد رویشی، افزایش و پس از آن به تدریج کاهش یافت، تا زمانی که در مرحله رسیدن بذر، برگ‌ها همگی خشک و رشد متوقف شد. بیشترین رشد برگ گونه‌های *A. trichophorum*، *A. cristatum* و *A. intermedium* به ترتیب حدود ۱۳، ۲۱ و ۲۳ سانتی‌متر و بیشترین ارتفاع همین گونه‌ها، به ترتیب ۵۴، ۵۹ و ۶۳ سانتی‌متر بود.

ارتفاع گیاه و رشد طولی ۱۰ برگ به صورت تصادفی در هر پایه گیاهی اندازه‌گیری شد (دایر و ویلارد، ۱۹۸۱).
آنالیز داده‌ها: پس از جمع‌آوری، نمونه‌ها به آزمایشگاه منتقل و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد در آون خشک و سپس آسیاب و الک شدند (دایر و ویلارد، ۱۹۸۱؛ گراز و همکاران، ۱۹۹۴؛ استیل و همکاران، ۱۹۸۴). سپس میزان کل کربوهیدرات‌های غیرساختمانی (شامل قندهای محلول و نشاسته) با استفاده از معرف آنترون اندازه‌گیری شد (مک‌کریدی و همکاران، ۱۹۵۰؛ اموکلو و همکاران، ۱۹۹۵). در بررسی نوسانات TNC برای هر گونه از طرح کاملاً تصادفی استفاده شد و داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار MINITAB مورد تجزیه و



شکل ۲- مراحل مهم فنولوژیکی در *Agropyron cristatum* (Ag.cr) و *Agropyron trichophorum* (Ag.tr) و *Agropyron intermedium* (Ag.in). (رشد رویشی=VG، ظهور خوشه=HIB/HO، گل‌دهی=IF/FF، رسیدن بذر=SR، پخش بذر=SD، رشد مجدد پاییزه=FR).



شکل ۳- میانگین طول برگ و ارتفاع ۳ گونه *Agropyron* در طول دوره رشد.

کربوهیدرات‌ها در طوقه برابر با ۱۵/۶ میلی گرم در گرم، و هم‌زمان با مرحله خوشه‌دهی بود (شکل ۴-ب).
در گونه *A. intermedium*، کمترین غلظت ذخایر TNC در ریشه، در مرحله رشد رویشی و برابر با ۲۸/۶۲ میلی گرم در گرم و بیشترین آن در مرحله خوشه در غلاف و به میزان ۶۹/۲ میلی گرم در گرم بود. در ریزوم کمترین و بیشترین غلظت ذخایر کربوهیدرات به ترتیب در اوایل رشد رویشی (۵۴/۵۹ میلی گرم در گرم) و مرحله گل‌دهی (۳۱۶ میلی گرم در گرم) مشاهده شد (شکل ۴-ج).

بحث و نتیجه گیری

تحقیقات سایر محققان نشان داد که منابع اصلی ذخیره انرژی برای رشد گندمیان چندساله کربوهیدرات‌های غیرساختاری ذخیره شده در ریشه و طوقه بوده و اغلب غلظت ذخایر طوقه از ریشه بیشتر است (وایت، ۱۹۷۳).
در گونه‌های *A. cristatum* و *A. trichophorum* میانگین غلظت ذخایر طوقه کمتر از ریشه بود، اما در بیشتر مراحل رشد، میزان TNC در دو اندام تقریباً با یکدیگر برابر بودند. در هر ۲ گونه غلظت ذخایر در مراحل از رشد در طوقه کمتر و برابر با بیشترین نیاز گیاه به ذخایر بود (شکل ۴). شاید دلیل آن تخلیه سریع‌تر طوقه از ذخایر کربوهیدرات‌ها، به‌ویژه در زمان رشد مجدد باشد (دایر و ویلارد، ۱۹۸۱). میزان ذخایر در دو اندام نیز می‌تواند از سالی به سال دیگر متفاوت باشد.
بررسی چرخه ذخایر TNC در *Agropyron smithii* طی ۲ سال نشان داد که در سال اول سطح ذخایر در طوقه‌ها نسبت به ریشه‌ها کمی بالاتر، اما در سال بعد برعکس بود (منک و ترلیکا، ۱۹۸۱).
منحنی تغییرات TNC در ۲ گونه *A. cristatum* و *Elymus junceus* در یوتا نشان داد غلظت ذخایر ریشه در بیشتر مراحل رشد با طوقه برابر یا در مواقعی از سال بیشتر از طوقه بود (ترلیکا و کوک، ۱۹۷۲).

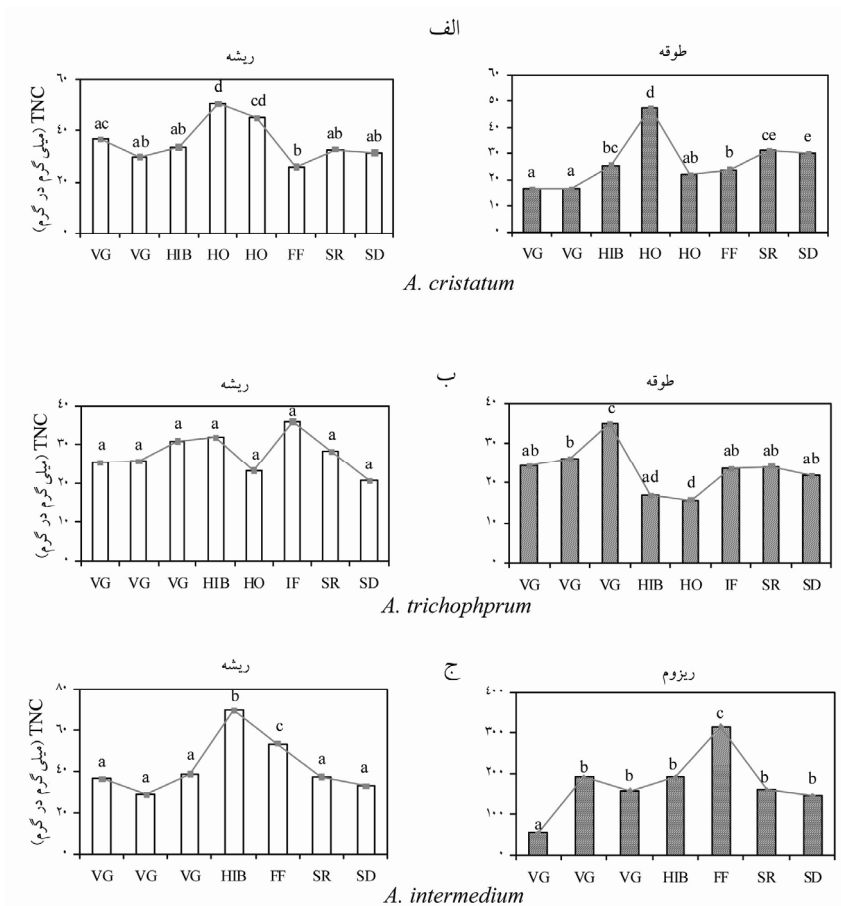
طبق نتایج به‌دست آمده، میانگین غلظت کربوهیدرات‌ها بین دو اندام ذخیره‌ای ریشه و طوقه در ۲ گونه *A. cristatum* (۲۶/۸-۳۵/۷۱)، *A. trichophorum* (۲۳/۷۶-۲۷/۸۵) و ریشه و ریزوم گونه *A. intermedium* (۱۷۳/۲-۳۹/۴) دارای تفاوت معنی‌دار بود ($P < 0.05$).

بررسی منحنی تغییرات ذخایر کربوهیدرات نشان داد که در اندام‌های ذخیره‌ای ۲ گونه *A. cristatum* و *A. trichophorum*، روند تغییرات ذخایر مشابه و میزان آن در مراحل از دوره رویش تقریباً یکسان بود که این مورد برای گونه *A. intermedium* صادق نبود (شکل ۴).

طبق تجزیه واریانس متغیر TNC، در گونه *A. trichophorum* تفاوت معنی‌داری بین ذخایر ریشه طی مراحل مختلف رویش وجود نداشت ($P > 0.05$)، اما در ۲ گونه دیگر این تفاوت، معنی‌دار بود ($P < 0.05$) (شکل ۴).

در گونه *A. cristatum*، بیشترین غلظت ذخایر TNC در ریشه در مرحله ظهور خوشه و برابر با ۵۰/۷ میلی گرم در گرم بود و در مرحله گل‌دهی به کمترین مقدار خود، برابر با ۲۵/۹ میلی گرم در گرم رسید. در طوقه، کمترین و بیشترین غلظت TNC، به ترتیب در مرحله رشد رویشی (۱۶/۴ میلی گرم در گرم) و ظهور خوشه (۴۷/۳ میلی گرم در گرم) بود (شکل ۴-الف).

غلظت ذخایر TNC در ریشه *A. trichophorum* در کل دوره رویش از ۲۵ میلی گرم در گرم در مرحله رشد رویشی تا ۲۰/۶۵ میلی گرم در گرم در مرحله پراکنش بذر از نظر آماری ثابت ماند ($P > 0.05$). غلظت ذخایر کربوهیدرات در طوقه، در اواخر مرحله رشد رویشی به‌طور معنی‌داری افزایش و مقدار آن به ۳۴/۸ میلی گرم در گرم رسید که برابر با بیشترین میانگین غلظت TNC در کل مراحل رشد مورد مطالعه و کمترین غلظت



شکل ۴- میزان تغییرات غلظت کل کربوهیدرات‌های غیرساختاری (TNC) در مراحل مختلف فنولوژیکی، در اندام‌های ذخیره‌ای ۳ گونه (طبق آزمون LSD ستون‌های هم‌حرف در سطح ۰/۰۵ معنی‌دار نیستند).

(شکل ۴- الف) که منطبق با تحقیقات منک و ترلیکا (۱۹۸۱) در کلرادو، و ترلیکا و کوک (۱۹۷۲) در یوتا است. در این تحقیقات چرخه ذخایر TNC در رابطه با مراحل فنولوژیکی در ریشه و طوقه *Agropyron smitti* و *Bouteloua gracilis* و *A. cristatum* و *Elymus junceus* دارای الگوی تغییرات مشابهی بودند. غلظت TNC در دو اندام ذخیره‌ای، از مرحله رشد رویشی (مقدار کم) تا مرحله خوشه در غلاف دارای نوسانات معنی‌داری نبود و می‌توان گفت که ثابت ماندن این مقدار کم تا مرحله خوشه در غلاف در نتیجه رابطه معکوس رشد و توسعه گیاه با میزان ذخایر کربوهیدرات‌ها و هم‌زمان با شرایط مساعد دما و بارندگی در ماه‌های فروردین و اریبهشت برای رشد گیاه بود (ریچبورگ، ۲۰۰۵؛ وایت، ۱۹۷۳).

در گونه *A. intermedium* غلظت ذخایر کربوهیدرات ریزوم در همه مراحل توسعه با اختلاف زیادی، بیشتر از ذخایر ریشه بود (شکل ۴- ج). تحقیقات بر روی گونه گندمی *Posidenia oceanica* نشان داد ریزوم نسبت به ریشه و برگ‌ها، دارای بالاترین مقدار ذخیره کربوهیدرات بود (آلکوورو و همکاران، ۲۰۰۱). تعدادی از تحقیقات نیز نشان داد که نواحی اصلی ذخیره کربوهیدرات‌ها، معمولاً اندام‌های پایینی گیاه (استلون‌ها، پیازها، ریزوم‌ها) هستند، نه ریشه‌ها. شاید کربوهیدرات‌های غیرساختاری ریشه به‌طور مستقیم در رشد دوباره بعد از برداشت علوفه استفاده نشوند (وایت، ۱۹۷۳).

در گونه *A. cristatum* چرخه‌های ذخیره ریشه و طوقه تقریباً از الگوی مشابهی پیروی کردند

تولیدمثلی و رسیدن بذر به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۴-ج).

در تحقیق حاضر، زمان دقیق شروع رشد رویشی در هر یک از گونه‌ها مشخص نشده است. اما میزان کم ذخایر کربوهیدرات در اولین برداشت (اواخر فروردین) در ۳ گونه می‌تواند تا حد زیادی نشان‌دهنده مصرف بالای ذخایر در شروع رشد باشد. بیشتر مطالعات نیز نشان می‌دهند کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای نقش مهمی در رشد مجدد گیاهان دارند. میزان پایین ذخایر TNC در اوایل فصل رشد دوره حساسی از رشد و توسعه گیاه را منعکس می‌کند. کاهش TNC تا زمانی که برگ‌ها بتوانند فتوسنتز نمایند و نیاز متابولیسم و رشد گیاه را برآورده سازند، ادامه دارد و پس از آن ذخیره کربوهیدرات‌ها افزایش می‌یابد (استودارت و همکاران، ۱۹۷۵).

میزان افزایش ذخایر در هر گونه متفاوت و زمان شروع و مدت ذخیره‌سازی نیز با یکدیگر متفاوت بود. به‌طوری‌که پس از اولین برداشت، میزان ذخایر در گونه‌های *A. trichophorum* و *A. intermedium* روندی افزایشی داشت. این افزایش نشان می‌دهد که سطح برگ کافی برای فتوسنتز وجود داشته تا تقاضای گیاه را برای استفاده کربوهیدرات در تنفس و رشد برآورده سازد. این تفاوت می‌تواند ناشی از تفاوت‌های مورفولوژیکی (پریبرگی و تأخیر در تطویل ساقه) نیز باشد. در گونه *Calamovilfa longifolia* تمایلات فصلی نشان داد جمع‌آوری ذخایر کربوهیدرات در اوایل فصل رشد ناشی از خصوصیات مورفولوژیکی گیاه شامل دارا بودن نسبت بالای ساقه‌های رویشی، میان‌گره‌های کوتاه و پریبرگی پایه‌ای بود (ترلیکا و کوک، ۱۹۷۲؛ ولچ، ۱۹۶۸).

همان‌طور که در نتایج ذکر شد، کاهش ذخایر کربوهیدرات‌ها، در مراحل دیگری از دوره رشد گونه‌های بالا مشاهده شده است که می‌تواند در رابطه با مراحل فنولوژیکی یا عوامل محیطی به‌ویژه دما و بازندگی باشد. در زمان شروع رشد و مراحل که سطح کربوهیدرات‌ها پایین است، عمل برداشت، می‌تواند به گیاه آسیب جدی وارد نموده و بقای آن را به خطر بیندازد. این مطلب با توجه به‌عکس‌العمل گندمیان به برداشت در زمانی که

با فرض این‌که تطویل شدن سریع ساقه بعد از مرحله ظهور خوشه و مصرف انرژی مورد نیاز در گل‌دهی مستلزم استفاده از ذخایر کربوهیدرات است، کاهش غلظت ذخایر از مرحله خوشه در غلاف تا مرحله گل‌دهی منطقی به نظر می‌رسد (شکل ۴-الف) (دایر و ویلارد، ۱۹۸۱). از طرفی این مرحله فنولوژیکی هم‌زمان با کاهش طول برگ‌ها در اثر افزایش خشکی ناشی از کاهش بارندگی و افزایش دماست (شکل ۲). نتایج تحقیقات بر روی گونه‌های *Agropyron inerme* و *Agropyron desertorum* نیز نشان‌دهنده کاهش میزان ذخایر کربوهیدرات در مرحله گل‌دهی است (دونارت، ۱۹۶۹؛ هایدر و اسنوا، ۱۹۵۹).

نوسانات ذخایر کربوهیدرات، در ریشه *A. trichophorum* طی مراحل رویشی مورد مطالعه غیرمعنی‌دار بود (شکل ۴-ب). در طوقه *A. trichophorum* ذخایر کربوهیدرات با تکمیل رشد رویشی روندی افزایشی داشته، و بیشترین میزان TNC در اواخر رشد رویشی بود (شکل ۴-ب)، مقدار حداکثر ذخایر در اواخر مرحله رشد رویشی نشان داد میزان فتوسنتز در برگ‌ها به‌حدی است که ذخایر کربوهیدرات‌های مصرف شده در گیاه نیز جبران شود (ولچ، ۱۹۶۸). در مرحله خوشه در غلاف مقدار TNC کاهش یافت و در زمان خوشه‌دهی به کمترین حد رسید (شکل ۴-ب).

الگوی نوسانات ذخایر ریشه و ریزوم در گونه *A. intermedium* با یکدیگر متفاوت بود. در برداشت اول میزان ذخایر در هر دو اندام کمترین بود که نشان‌دهنده مصرف انرژی مورد نیاز برای تولید اندام‌های فتوسنتزکننده است (ریچبورگ، ۲۰۰۵). با ادامه رشد گیاه، ذخایر کربوهیدرات‌ها در ریشه و ریزوم روندی افزایشی داشت که می‌تواند ناشی از بالا بودن میزان تولیدات فتوسنتزی نسبت به نیاز گیاه باشد. این روند در ریشه تا مرحله خوشه در غلاف و در ریزوم تا مرحله گل‌دهی ادامه داشت و میزان ذخایر کربوهیدرات به بیشترین میزان خود رسید. پس از این مرحله، ذخایر کربوهیدرات در ریشه و ریزوم به‌علت مصرف برای تولید اندام‌های

به علت کمبود امکانات و محدودیت زمانی، تحقیق حاضر در بخشی از رویشگاه‌های ۳ گونه و فقط برای یک سال طراحی شده است و نتایج به دست آمده قابل تعمیم به رویشگاه‌های دیگر با شرایط اقلیمی متفاوت نیست. هرچند در صورت ادامه تحقیق طی سالیان متمادی و همچنین مقایسه با مناطق تحت چرا می‌توان از نتایج به دست آمده در توسعه سیستم‌های مدیریتی چرا برای این گونه‌ها استفاده نمود و برنامه ورود و خروج دام به مرتع را براساس میزان ذخایر کربوهیدرات‌ها در گونه‌های مهم و کلیدی تنظیم کرد.

میزان ذخایر کربوهیدرات‌ها پایین است، بیان می‌شود (کوک و استابندیک، ۱۹۸۶؛ دونارت، ۱۹۶۹؛ استل و همکاران، ۱۹۸۴).

بنابراین می‌توان گفت سطح ذخایر کربوهیدرات‌ها و چرخه ذخیره‌سازی در گونه‌ها طی یک دوره رویش، متفاوت از یکدیگر بوده و در نتیجه عکس‌العمل‌های متفاوتی نسبت به زمان، تکرار و شدت برداشت، نشان خواهند داد. شاید یکی از علل تخریب مراتع را بتوان استفاده از گونه‌های مرتعی مختلف، براساس برنامه‌های ثابت زمانی و بدون توجه به رابطه فنولوژیکی و فیزیولوژی آنها بیان نمود (برولند و همکاران، ۲۰۰۳).

منابع

1. Agricultural Research and Education Organization. 1982. Code of range plants in Iran. Agricultural Research and Education Organization, 31p.
2. Amikhani, M. 2005. A study on ecological characteristics of *Agropyron cristatum* in Golestan National Park of Iran. M.Sc. Thesis. Tarbiat Modarres University, 49p.
3. Alcoverro, T., Manzanera, M., and Romero, J. 2001. Annual metabolic carbon balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: the importance of carbohydrate reserves. J. Mar Ecol. Prog. Ser., 211: 105-116.
4. Brueland, B.A., Harmony, K.R., Moore, K.J., George, J.R., and Brummer, E.C. 2003. Developmental Morphology of Smooth Bromegrass Growth Following Spring Grazing. J. Crop Sci., 43: 1789-1796.
5. Cook, C.W., and Stubbendieck, J. 1986. Range research: basic problems and techniques. Society for Range Management. U.S.A., Pp: 102-108.
6. Daer, T., and Willard, E. 1981. Total nonstructural carbohydrate trends in bluebunch wheatgrass related to growth and phenology. J. Range Manage., 34: 377-379.
7. Dewey, R.D., and Asay, K.H. 1975. The crested wheatgrass of Iran. J. Crop Sci., 15: 844-849.
8. Donart, B.G. 1969. Carbohydrate reserves of six mountain range plants as related to growth. J. Range Manage., 22: 411-415.
9. Dusek, J. 2002. Seasonal dynamic of nonstructural saccharides in a rhizomatous grass *Calamagrostis epigeios*. J. Biologia Plantarum, 45: 3. 383-387.
10. Gharadaghi, H., Arzani, H., and Sanadghol, A. 2004. An investigation on seasonal variations in total nonstructural carbohydrate of dominant species in steppic region of Roud Shour. Pp: 547-567. Proceedings of the 3th national conference on range and range management. Research Institute of Forests and Rangelands, (In Persian).
11. Grazra, A., Mclendon, T., and Drawe, D. 1994. Hbage yield, protein content and carbohydrate reserve in golf condgrass (*Spartina spartinae*). J. Range Manage., 47: 16-24.
12. Holcheck, J.L., Pieper, R.D., and Hebel, C.H. 2005. Range management principle and practice. 5nd Edition. Prentice hall. Newgerssey, 526p.
13. Hyder, D.N., and Sneva, F.A. 1959. Growth and carbohydrate trends in crested wheatgrass. J. Range Manage., 12: 271-276.
14. khajeh, A. 1999. A study on the effects of topography factor the intensity of forage species in Golestan National Park. M.Sc. Thesis. Gorgan University of agricultural Sciences and Natural Resources. (In Persian).
15. McCready, R.M., Guggolz, J., Silivera, V., and Owens, H.S. 1950. determination of starch and amylose in vegetables. J. Analytical Chemistry, 22: 1156-1158.

16. Menke, J.W., and Trlica, M.J. 1981. Carbohydrate reserve, phenology, and growth cycles of nine Colorado range species. *J. Range Manage.*, 34: 269-277.
17. Mesdaghi, M. 1998. *Statistical Sciences and Natural Resources*. Gorgan University of agricultural Sciences and Natural Resources, 283p. (In Persian).
18. Mesdaghi, M. 2004. *Range Management in Iran*. Astan Ghods Razavi. 333p. (In Persian).
19. Miraskarshahi, F. 2004. A study on the nonstructural carbohydrates changes of three range species in Zardein Nir region of Yazd province. M.Sc. Thesis. Gorgan University of agricultural Sciences and Natural Resources. (In Persian).
20. Mohammadi, A. 1999. The effects of time and intensity of cutting on production of *Agropyron trichophorum*. M.Sc. Thesis. Industrial University of Esfahan. (In Persian).
21. Omokolo, D.N., Tsala, G.N., and Djocgiue, P.F. 1995. Change in carbohydrate, amino acid and phenol contents in cocoa pods from three clones after infection with phytophthora megakarya Bra. And Grif. *Annals of Botany*, 86: 29-36.
22. Richburg, J.A. 2005. Timing treatments to the phenology of root carbohydrate reserves to control woody invasive plants. Ph.D. Thesis. University of Massachusetts. 146p.
23. Ryan, B., and Joiner, B.L. 2001. *MINITAB handbook*. 4th edition, Duxbury Thomson Learning, USA. 464p.
24. Sosebee, R.E., and Wan, C. 1988. Ecophysiology of range plants. *In: P. T. Tueller (ed.) Kulwer Academic Publishers, Dordrecht*, Pp: 29-67.
25. Stelle, J.M., Ratliff, R.D., and Ritenour, G.L. 1984. Seasonal variation in total nonstructural carbohydrate levels in Nebraska sedge. *J. Range Manage.*, 37: 465-467.
26. Stodart, L.A., Smith, A.D., and Box, T.W. 1975. *Range management*. 3rd. McGraw-Hill, New York, N.Y, Pp: 104-145.
27. Trlica, M.J., and Cook, C.W. 1972. Carbohydrate reserves of crested wheatgrass and Russian wildrye as influence by development and defoliation. *J. Range Manage.*, 25: 430-435.
28. Welch, G.W. 1968. Carbohydrate reserves of sand reedgrass under different grazing intensities. *J. Range Manage.*, 21: 216-220.
29. White, L.M. 1973. Carbohydrate reserves grasses: A review. *J. Range Manage.*, 26: 13-18.
30. Zohdi, M. 2002. Determination comparison of TDN in different organs of five forage species. M.Sc. Thesis. Tehran University. (In Persian).