



Phosphatase enzyme activity and its relationship with soil properties across developmental stages of a beech forest (Asalem)

Mojtaba Azaryan^{1✉} | Kambiz Abrari Vajari² | Beitollah Amanzadeh³ | Seyed Mohammad Moein Sadeghi⁴

1. Corresponding Author, Department of Forestry, Faculty of Natural Resources, Lorestan University, Khorramabad, Iran. E-mail: azaryan.mo@fa.lu.ac.ir

2. Department of Forestry, Faculty of Natural Resources, Lorestan University, Khorramabad, Iran. E-mail: abrari.k@lu.ac.ir

3. Research Division of Natural Resources, Gilan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center (AREEO), Rasht, Iran. E-mail: b.amanzad@yahoo.com

4. School of Forestry, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona, USA. E-mail: s.sadeghi@nau.edu

Article Info

Article type:

Research Article

Article history:

Received 13 April 2026

Received in revised form 30

May 2026

Accepted 11 June 2026

Keywords:

Forest stand development,

Forest soil,

Hyrceanian forests,

Oriental beech,

Partial least squares (PLS).

ABSTRACT

Despite the limited number of studies on soil enzyme activity across developmental stages of oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests, most have focused on a narrow set of soil variables, and the simultaneous evaluation of multivariate relationships between enzyme activity and soil physical, chemical, and biological properties has received little attention. In this study, acid and alkaline phosphatase activities and their relationships with soil properties were examined across three developmental stages (initial, optimal, and decay) of an Oriental beech forest in the Asalem region, Gilan Province, northern Iran. Statistically significant differences in enzyme activity among stages were not consistently observed ($P > 0.05$); however, the pattern of relationships between enzyme activities and soil properties was significantly reorganized with changes in forest developmental stage. Acid phosphatase activity was mainly associated with biological indicators and organic matter-related variables, whereas alkaline phosphatase showed closer relationships with chemical soil properties and mineral nutrient availability. Partial least squares (PLS) analysis indicated that phosphatase activity was regulated by multivariate and stage-dependent interactions among soil properties, rather than by a single dominant factor. Overall, the results of this study indicate that phosphatase activity across developmental stages of Hyrcanian beech forests cannot be adequately interpreted solely through comparisons of mean enzyme activity, because the relationships between phosphatases and soil properties vary among developmental stages. Therefore, acid and alkaline phosphatases may serve as complementary indicators for evaluating stage-dependent changes in soil phosphorus cycling and biological soil functioning in natural beech forests.

Cite this article: Azaryan, M., Abrari Vajari, K., Amanzadeh, B., & Sadeghi, S.M.M. (2026). Phosphatase enzyme activity and its relationship with soil properties across developmental stages of a beech forest (Asalem). *Journal of Natural Environment*, 79 (2), 389-405. DOI: <http://doi.org/10.22059/jne.2026.412717.2908>



Introduction

Soil enzymes are among the most sensitive biological indicators of soil quality and nutrient cycling in forest ecosystems. In particular, acid and alkaline phosphatases play a key role in phosphorus cycling by hydrolyzing organic phosphorus compounds and converting them into forms available to plants and microorganisms. Their activity is strongly affected by soil physical, chemical, and biological conditions, including organic matter, microbial biomass, soil pH, nutrient availability, and moisture. In virgin forests, these soil properties are not constant; they change gradually as forest stands pass through different developmental stages. Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests are one of the most important forest communities of the Hyrcanian region in northern Iran. These forests commonly include three main developmental stages: initial, optimal, and decay stages. Each stage has distinct structural characteristics, such as differences in tree density, basal area, canopy closure, deadwood abundance, gap formation, and regeneration. These structural differences can modify light availability, soil microclimate, litter input, root activity, and microbial processes. Therefore, forest developmental stages may influence both the amount of phosphatase activity and the way these enzymes are related to soil properties. Previous studies on soil enzymes in oriental beech forests have mostly focused on comparing enzyme activities among stages or on a limited number of soil variables. However, the simultaneous relationships between phosphatase activity and a broad set of soil physical, chemical, and biological properties have received less attention. Therefore, this study aimed to evaluate acid and alkaline phosphatase activities and their relationships with soil properties across three developmental stages of an oriental beech forest in northern Iran. The main assumption was that the controls on phosphatase activity are stage-dependent and that forest development may reorganize the relationships between soil properties and enzyme activity.

Material and Methods

The study was conducted in the Nav watershed of Asalem, Guilan Province, in northern Iran. Three one-hectare permanent sample plots were selected, each representing one developmental stage of the Oriental beech forest: initial, optimal, and decay. These plots had previously been identified as long-term reference plots for studying developmental stages. In each plot, 20 subplots were randomly selected for soil sampling. In total, 60 soil samples were collected from the 0–20 cm mineral soil layer. Soil physical properties included texture, bulk density, and moisture content. Chemical properties included pH, electrical conductivity, organic carbon, total nitrogen, available phosphorus, potassium, calcium, magnesium, and micronutrients such as iron, manganese, copper, and zinc. Biological properties included microbial respiration and microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus. Acid and alkaline phosphatase activities were measured using *p*-nitrophenyl phosphate as the substrate.

Results

The results showed that acid phosphatase activity differed significantly among developmental stages. Acid phosphatase activity was 43.64, 32.22, and 41.35 $\mu\text{g pNP g}^{-1}$ dry soil h^{-1} in the initial, optimal, and decay stages, respectively. Tukey's test showed that the optimal stage had significantly lower acid phosphatase activity than the initial and decay stages, whereas no significant difference was observed between the initial and decay stages. In contrast, alkaline phosphatase activity did not show a significant difference among the three developmental stages. Its mean activity was 10.32, 13.94, and 10.52 $\mu\text{g pNP g}^{-1}$ dry soil h^{-1} in the initial, optimal, and decay stages, respectively. Correlation analysis showed that the relationships between phosphatase activities and soil properties changed across developmental stages. In the initial stage, correlations were generally weak to moderate. Acid phosphatase was mainly associated with biological soil indicators, including microbial biomass carbon, microbial biomass nitrogen, and microbial respiration. In the optimal stage, the number and strength of significant correlations increased. Acid phosphatase showed positive relationships with organic carbon, total nitrogen, available phosphorus, and microbial biomass indicators. Alkaline phosphatase was more closely related to chemical properties such as pH, electrical conductivity, and mineral nutrients. In the decay stage, the correlation network remained complex. Acid phosphatase maintained stronger relationships with biological variables and nutrient-related properties, while

alkaline phosphatase showed more limited associations, mainly with chemical and mineral soil characteristics. PLS analysis confirmed that the multivariate relationships between soil properties and phosphatase activities were stage-dependent. The samples from the three developmental stages showed partial separation in the PLS biplot. Acid phosphatase was mainly aligned with biological and organic matter-related variables, whereas alkaline phosphatase was oriented toward chemical properties and mineral nutrients.

Discussion

The findings indicate that acid and alkaline phosphatases reflect different aspects of phosphorus cycling in oriental beech forest soils. The lower acid phosphatase activity in the optimal stage may indicate a more stable soil–vegetation system, where nutrient cycling is more balanced and the biological demand for phosphorus-mineralizing enzymes is reduced. In contrast, higher acid phosphatase activity in the initial and decay stages may be related to greater biological demand for phosphorus, higher heterogeneity of organic inputs, and stronger microbial or root activity. The absence of significant differences in alkaline phosphatase activity suggests that this enzyme may be controlled more by relatively stable chemical soil properties than by stand developmental stage alone. Its closer association with pH, electrical conductivity, and mineral nutrients supports the idea that alkaline phosphatase mainly reflects chemical–mineral controls on phosphorus cycling. Overall, this study shows that the interpretation of phosphatase activity should not be limited to mean comparisons among forest developmental stages. Even when enzyme activity does not differ significantly, the relationships between enzymes and soil properties may change. Therefore, forest development can reorganize the soil–microbe–enzyme network without necessarily producing large changes in enzyme activity. Acid and alkaline phosphatases can be used as complementary indicators for assessing stage-dependent changes in phosphorus cycling and soil biological functioning in virgin oriental beech forests.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Ethical considerations

The authors avoided data fabrication, falsification, and plagiarism, and any form of misconduct.

CRedit authorship contribution statement

All authors contributed equally to the conceptualization of the article and writing of the original and subsequent drafts.

Data availability statement

Data available on request from the authors.

Acknowledgements

The authors would like to thank anonymous reviewers for their valuable suggestions in manuscript revision.

فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز و ارتباط آنها با خصوصیات خاک در مراحل تحولی جنگل راش اسالم

مجتبی آذریان^۱ | کامبیز ابراری واجاری^۲ | بیت‌اله امان‌زاده^۳ | سید محمد معین صادقی^۴

۱. نویسنده مسئول، گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران. رایانامه: azaryan.mo@fa.lu.ac.ir

۲. گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران. رایانامه: abrari.k@lu.ac.ir

۳. بخش تحقیقات منابع طبیعی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گیلان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران. رایانامه:

b.amanzad@yahoo.com

۴. مدرسه جنگلداری، دانشگاه آریزونا شمالی، فلگ‌استف، آریزونا، آمریکا. رایانامه: s.sadeghi@nau.edu

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله پژوهشی	با وجود اندک مطالعات درباره فعالیت آنزیم‌های خاک در مراحل تحولی راش شرقی، این پژوهش‌ها بر تعداد محدودی از متغیرهای خاک متمرکز بوده و بررسی همزمان روابط چندبعدی بین فعالیت آنزیم‌ها و مجموعه مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک در مراحل تحولی جنگل تاکنون مورد توجه قرار نگرفته است. در پژوهش حاضر، فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی و ارتباط آنها با مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک در سه مرحله تحولی جوانی، بلوغ و پوسیدگی جنگل راش شرقی در منطقه اسالم گیلان بررسی شد. نتایج نشان داد که تفاوت معنی‌دار فعالیت آنزیم‌ها بین مراحل تحولی همواره مشاهده نمی‌شود ($P > 0.05$)، اما الگوی ارتباط آنها با مشخصه‌های خاک به‌طور معنی‌داری با تغییر مرحله تحولی بازسازمان‌دهی می‌شود. فسفاتاز اسیدی عمدتاً با شاخص‌های زیستی و متغیرهای مرتبط با ماده آلی خاک هم‌تغییر بود، درحالی‌که فسفاتاز قلیایی ارتباط نزدیک‌تری با مشخصه‌های شیمیایی خاک و عناصر غذایی معدنی نشان داد. تحلیل چندمتغیره حداقل مربعات جزئی (PLS) آشکار ساخت که کنترل‌های مؤثر بر فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز ماهیتی چندبعدی و مرحله‌محور دارند و تغییرات چرخه فسفر خاک نتیجه برهم‌کنش همزمان مجموعه‌ای از مشخصه‌های خاک است، نه اثر یک عامل منفرد. به‌طور کلی، نتایج این مطالعه نشان می‌دهد که فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز در مراحل تحولی جنگل راش شرقی تنها از طریق مقایسه میانگین فعالیت آنزیمی قابل تفسیر نیست، زیرا الگوی ارتباط آنها با مشخصه‌های خاک در هر مرحله تحولی متفاوت است. بنابراین، فسفاتاز اسیدی و قلیایی می‌توانند به‌عنوان شاخص‌هایی مکمل برای ارزیابی تغییرات مرحله‌محور چرخه فسفر و عملکرد زیستی خاک در جنگل‌های راش طبیعی مورد استفاده قرار گیرند.
تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۱/۲۴	
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۵/۰۳/۰۹	
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۳/۲۱	
کلیدواژه‌ها:	
تحلیل PLS	
تحول توده جنگلی،	
جنگل‌های هیرکانی،	
خاک جنگل،	
راش شرقی.	

استناد: آذریان، مجتبی؛ ابراری واجاری، کامبیز؛ امان‌زاده، بیت‌الله؛ و صادقی، سید محمد معین (۱۴۰۵). فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز و ارتباط آنها با خصوصیات خاک در

مراحل تحولی جنگل راش اسالم. محیط زیست طبیعی، ۷۹ (۲)، ۳۸۹-۴۰۵.

DOI: <http://doi.org/10.22059/jne.2026.412717.2908>



مقدمه

نخستین گام در مدیریت پایدار و همگام با طبیعت جنگل‌ها، شناخت دقیق ساختار، پویایی و فرایندهای تحولی توده‌های جنگلی طبیعی است (Korpel, 1995; Mirahmadi et al., 2023). توده‌های جنگلی در طول زمان و در واکنش به آشفتگی‌های طبیعی و انسانی، دچار تغییرات تدریجی در ساختاری و کارکرد خود می‌شوند؛ تغییراتی که به‌عنوان مراحل تحولی جنگل شناخته می‌شوند (Korpel, 1995; Azaryan et al., 2026). این مراحل، بازتابی از برهم‌کنش طولانی‌مدت میان درختان، محیط پیرامون و فرایندهای بوم‌شناختی بوده و چارچوبی مفهومی برای درک پویایی جنگل و طراحی نظام‌های مدیریتی مبتنی بر الگوهای طبیعی فراهم می‌کند (Sefidi et al., 2014). در جنگل‌های طبیعی شمال ایران، شناخت مراحل تحولی به‌عنوان یکی از پیش‌نیازهای اساسی مدیریت نزدیک به طبیعت، نقش کلیدی در حفظ تعادل بوم‌سازگان و استمرار تولید ایفا می‌کند (Sefidi et al., 2023). از این‌رو، مراحل تحولی جنگل در وهله نخست با بروز تفاوت‌های مشخص در ساختار توده‌های جنگلی نمایان می‌شوند که خود زمینه‌ساز تغییرات بوم‌شناختی بعدی در بوم‌سازگان هستند (Parobeková et al., 2018).

بر این اساس، تفاوت‌های ساختاری توده‌های جنگلی در مراحل تحولی مختلف، به‌صورت تغییر در ساختار افقی و عمودی توده، تراکم تاج‌پوشش، پراکنش روشنه‌ها و ترکیب سنی درختان بروز می‌یابد (Peck and Zenner, 2019; Sefidi, 2023). این تفاوت‌های ساختاری منجر به تغییرات ریزاقليمی، به‌ویژه در شدت نفوذ نور، دما و رطوبت کف جنگل می‌شوند و در نتیجه بر فرایندهای زیستی و غیرزیستی بوم‌سازگان اثر می‌گذارند (Kooch et al., 2021; Güner and Çömez, 2026). بر همین اساس، مراحل تحولی جوانی، بلوغ و پوسیدگی به‌عنوان سه مرحله اصلی در جنگل‌های طبیعی راش شرقی (*Fagus orientalis*) (Lipsky) شناخته می‌شوند که هر یک نمایانگر شرایط بوم‌شناختی متفاوتی در توده جنگلی هستند (Sefidi, 2023). در مرحله جوانی (اولیه) به‌دلیل سرعت رشد و رقابت نوری، ارتفاع درختان به‌سرعت افزایش می‌یابد. همزمان، حجم توده نیز روند افزایشی داشته و سهم درختان کم‌قطر بیشتر می‌گردد. در این مرحله درختان در تمامی طبقات ارتفاعی حضور داشته و ساختار توده تا حدودی از الگوی ناهمسال و پلکانی پیروی می‌کند. خشک‌دارهای رسیده در توده مشاهده شده و روشنه‌ها نیز به‌تدریج بسته می‌شوند. توده جنگلی در مرحله بلوغ (اوج)، به یک جنگل همسال و منظم شباهت دارد، اگرچه سن درختان آن بسیار متفاوت است. به‌دلیل رقابت، تعداد درختان کاهش یافته، اما حجم توده با تمرکز در طبقات قطری میانی، به حداکثر خود می‌رسد. ساختار توده به‌صورت یک آشکوبه با تاج‌پوشش بسته و بدون زادآوری در کف جنگل مشاهده می‌شود، همچنین خشک‌دار رسیده در آن وجود ندارد. با مسن شدن توده در اواخر مرحله بلوغ، درختان به‌تدریج به مرحله دیرزیستی رسیده و شروع به پوسیدن می‌کنند و این سرآغاز مرحله پوسیدگی (تخریب) است. در این مرحله، با افتادن درختان، روشنه‌هایی در پوشش تاجی ایجاد شده و نور بیشتری به کف جنگل نفوذ می‌کند تا زادآوری در کنار درختان قطور پدید آید. حجم توده به‌تدریج کاهش یافته و خشک‌دارهای رسیده و قطور به‌وفور مشاهده می‌شوند. اختلاف سنی میان درختان در این مرحله نسبت به دو مرحله پیشین آشکارتر است. با پیشرفت مرحله پوسیدگی، شمار درختان قطور کاسته شده و توده به‌سوی جوان شدن (مرحله جوانی) حرکت می‌کند (Korpel, 1995; Sagheb-Talebi, 2014; Sagheb-Talebi et al., 2020). این مراحل، نه‌تنها تفاوت‌های ساختاری جنگل را بازتاب می‌دهند، بلکه بستر تغییرات عملکردی در اجزای مختلف بوم‌سازگان، به‌ویژه خاک را نیز فراهم می‌کنند (Azaryan et al., 2020; Kooch et al., 2021; Azaryan et al., 2026).

خاک به‌عنوان یکی از ارکان اصلی بوم‌سازگان‌های جنگلی، به‌شدت تحت تأثیر تغییرات ساختاری توده و شرایط ریزاقليمی ناشی از مراحل تحولی جنگل قرار دارد. مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک در طول زمان و در پاسخ به تغییرات پوشش درختی، زیتوده گیاهی، ریزش لاشبرگ و فعالیت ریشه‌ها دچار تحول می‌شوند (Deljouei et al., 2018; Kianmehr et al., 2023). در مراحل مختلف تحولی، تفاوت در میزان نور ورودی، دما و رطوبت خاک می‌تواند منجر به تغییر در چرخه عناصر غذایی، فعالیت ریزجانداران و در نهایت کیفیت خاک شود (Alizadeh et al., 2016; Rahmani et al., 2021). از این‌رو، انتظار می‌رود که خاک در مراحل تحولی مختلف جنگل، از نظر مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی، الگوهای متفاوتی را نشان دهد (Azaryan et al., 2020).

در میان شاخص‌های زیستی خاک، فعالیت آنزیم‌های خاک به‌ویژه آنزیم‌های مرتبط با چرخه عناصر غذایی، از حساس‌ترین و کارآمدترین شاخص‌ها برای ارزیابی کیفیت و عملکرد خاک محسوب می‌شوند (Błońska et al., 2025). از میان این آنزیم‌ها، فسفاتازها به‌عنوان یکی از مهم‌ترین گروه‌های آنزیمی مرتبط با چرخه فسفر، جایگاه ویژه‌ای در ارزیابی عملکرد زیستی خاک دارند. آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی نقش اساسی در معدنی‌شدن فسفر آلی و تأمین فسفر قابل‌جذب برای گیاهان و ریزجانداران دارند و فعالیت آنها به‌شدت تحت تأثیر شرایط فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک است (Taati et al., 2016; Song et al., 2022). مطالعات پیشین در جنگل‌های راش شمال ایران نشان داده‌اند که فعالیت آنزیم‌های خاک می‌تواند در مراحل تحولی مختلف تفاوت معنی‌داری داشته باشد و مرحله پوسیدگی معمولاً شرایط مساعدتری برای فعالیت زیستی خاک فراهم می‌کند (Alizadeh et al., 2016; Rahmani et al., 2016). باین‌حال، این پژوهش‌ها عمدتاً بر مقایسه میانگین فعالیت آنزیم‌ها یا تعداد محدودی از مشخصه‌های خاک متمرکز بوده‌اند و تغییرات احتمالی در ساختار روابط بین فعالیت آنزیمی و مجموعه مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک را بررسی نکرده‌اند. افزون بر این، در بسیاری از مطالعات پیشین، لایه‌های آلی و معدنی خاک به‌صورت یکپارچه بررسی شده‌اند و سهم نسبی فرآیندهای زیستی مرتبط با هر لایه در کنترل فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز به‌طور مشخص تفکیک نشده است. از آنجاکه فعالیت آنزیم‌های خاک ماهیتی چندعاملی دارد و به‌طور همزمان تحت تأثیر برهم‌کنش مشخصه‌های مختلف خاک قرار می‌گیرد، هنوز مشخص نیست که آیا تحول ساختاری جنگل تنها موجب تغییر در مقدار فعالیت فسفاتازها می‌شود، یا اینکه شبکه کنترل‌های مؤثر بر این آنزیم‌ها نیز در طول مراحل تحولی بازآرایی می‌شود. بنابراین، استفاده محدود از رویکردهای چندمتغیره در مطالعات پیشین سبب شده است که شناخت پژوهشگران از نحوه تغییر فرآیندهای زیرسطحی و چرخه فسفر در طول تحول ساختاری جنگل‌های راش شرقی همچنان محدود باقی بماند.

با توجه به اهمیت جنگل‌های راش شرقی به‌عنوان یکی از شاخص‌ترین جوامع جنگلی هیرکانی و نقش تعیین‌کننده خاک در پایداری و عملکرد این بوم‌سازگان‌ها، پژوهش حاضر با هدف تبیین نقش آنزیم‌های فسفاتاز در پویایی چرخه فسفر خاک در مراحل مختلف تحولی جنگل راش شرقی انجام شد. به‌طور مشخص، این مطالعه با دو هدف اصلی طراحی گردید: نخست، ارزیابی تغییرات فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی در مراحل تحولی جوانی، بلوغ و پوسیدگی جنگل راش شرقی؛ و دوم، بررسی نحوه تغییر الگوی ارتباط این آنزیم‌ها با مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک در طول تحول ساختاری بوم‌سازگان. بر این اساس، فرض شد که: (۱) فعالیت و به‌ویژه نقش عملکردی آنزیم‌های فسفاتاز در مراحل تحولی مختلف جنگل یکسان نبوده و پاسخ آنها به شرایط خاک ماهیتی مرحله‌محور دارد، و (۲) با تغییر ساختار توده، ریزاقلم، کیفیت مواد آلی و شدت فعالیت میکروبی در طول مراحل تحولی، کنترل‌های مؤثر بر فعالیت فسفاتازها نیز تغییر کرده و در نتیجه، ساختار روابط بین فعالیت آنزیمی و مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک بازسازمان‌دهی می‌شود. آزمون این فرضیه‌ها با استفاده از ترکیب تحلیل‌های تک‌متغیره و چندمتغیره امکان درک عمیق‌تری از فرآیندهای زیرسطحی خاک فراهم می‌کند و می‌تواند مبنایی علمی برای استفاده از شاخص‌های زیستی خاک در ارزیابی کیفیت رویشگاه و مدیریت پایدار جنگل‌های طبیعی شمال ایران ارائه دهد.

روش‌شناسی پژوهش

منطقه پژوهش: این پژوهش در قطعه شاهد بخش سه (قطعه ۳۲۰) از حوضه آبخیز هفت ناو اسالم در استان گیلان، واقع شده در عرض جغرافیایی ۳۹° ۳۷' شمالی و طول جغرافیایی ۴۵° ۴۸' شرقی، انجام گرفت. این منطقه در ارتفاع متوسط ۱۱۲۰ متر از سطح دریا قرار داشته و میانگین شیب آن حدود ۴۵ درصد با جهت عمومی دامنه شمالی است. میانگین دمای سالانه منطقه ۸/۵ درجه سانتی‌گراد و متوسط بارندگی سالانه ۱۲۹۰ میلی‌متر گزارش شده است. تیپ غالب خاک منطقه خاک قهوه‌ای جنگلی بوده که براساس طبقه‌بندی FAO در رده کامبی‌سول قرار می‌گیرد. تیپ غالب جنگل در این قطعه شامل راش خالص و راش-ممرز همراه با گونه‌هایی نظیر شیردار، توسکای بیلاقی و در بخش‌هایی تیپ آمیخته راش شرقی، ممرز، توسکا بیلاقی، ون و گیلان وحشی مشاهده می‌شود (Amanzadeh, 2015; Azaryan et al., 2020).

روش پژوهش: به منظور تعیین و مطالعه مراحل تحولی توده‌های جنگلی، سه قطعه نمونه یک‌هکتاری (۱۰۰×۱۰۰ متر) که پیش‌تر توسط مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور به عنوان قطعات شاهد بلندمدت و معرف مراحل تحولی جنگل راش شرقی تعیین شده‌اند، انتخاب شدند (Akhavan et al., 2012; Amanzadeh, 2015; Azaryan et al., 2020). هر قطعه نمونه نماینده یکی از مراحل جوانی، بلوغ و پوسیدگی بوده و قطعات انتخاب شده از نظر شرایط اقلیمی، توپوگرافی و تیپ جنگلی، وضعیت نسبتاً مشابه و قابل مقایسه‌ای داشتند. در هر قطعه نمونه، ۳۰ زیرقطعه نمونه ۲۰۰ مترمربعی به صورت منظم مستقر شد و از میان آنها، ۲۰ زیرقطعه نمونه به صورت تصادفی برای نمونه برداری خاک انتخاب گردید. لازم به ذکر است که در مطالعات مراحل تحولی جنگل‌های بکر، یافتن توده‌های کاملاً مستقل و تکرار شده برای هر مرحله تحولی، در عین حفظ همگنی شرایط محیطی و تیپ جنگلی، در مقیاس طبیعی بسیار محدود است. از این رو، در اغلب پژوهش‌های مرتبط با مراحل تحولی، مراحل مختلف در مجاورت یکدیگر و تحت شرایط بوم‌شناختی نسبتاً مشابه انتخاب می‌شوند تا اثر تغییرات توپوگرافی و اقلیمی به حداقل برسد. برخی از مشخصه‌های کمی و ساختاری توده‌های مورد مطالعه به تفکیک مراحل تحولی، در جدول ۱ ارائه شده است.

جدول ۱- برخی مشخصه‌های کمی و ساختاری توده‌های جنگلی مورد مطالعه به تفکیک مراحل تحولی جنگل راش شرقی

Table 1. Some quantitative and structural characteristics of the studied forest stands across developmental stages of oriental beech forest.

مراحل تحولی	تعداد در هکتار	میانگین قطر برابر سینه (سانتی متر)	سطح مقطع (مترمربع در هکتار)	بیشینه قطر برابر سینه (سانتی متر)
مرحله جوانی (اولیه)	275	33.0	31.89	118
مرحله بلوغ (اوج)	135	73.3	62.83	111
مرحله پوسیدگی (تخریب)	165	66.7	78.67	142

نمونه برداری خاک: نمونه برداری خاک از سه قطعه نمونه یک‌هکتاری، معرف مراحل تحولی مختلف جنگل راش شرقی، در اواخر مهرماه ۱۳۹۷ انجام شد. در هر یک از این قطعه نمونه‌ها، ۲۰ نمونه خاک به صورت تصادفی برداشت گردید که در مجموع ۶۰ نمونه خاک از عرصه‌های مورد مطالعه جمع‌آوری شد. نمونه‌ها پس از کنار زدن لایه‌های آلی سطحی، از عمق ۰ تا ۲۰ سانتی متری خاک معدنی برداشت شدند (Farzalizadeh et al., 2021) و بلافاصله برای انجام آزمایش‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی به آزمایشگاه مرکزی دانشگاه لرستان منتقل شدند. هر نمونه خاک پس از انتقال به آزمایشگاه به دو بخش تقسیم شد؛ به طوری که یک بخش برای انجام سنجش‌های زیستی در دمای چهار درجه سانتی گراد نگهداری شد و بخش دیگر برای اندازه‌گیری مشخصه‌های فیزیکی و شیمیایی در دمای اتاق مورد استفاده قرار گرفت.

آزمایش‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک: برای اندازه‌گیری مشخصه‌های فیزیکی و شیمیایی، نمونه‌های خاک در سایه خشک، خرد و از الک دو میلی متری عبور داده شدند. مشخصه‌های فیزیکی خاک شامل بافت خاک به روش هیدرومتری، جرم مخصوص ظاهری به روش کلوخه و درصد رطوبت به روش وزنی استاندارد اندازه‌گیری و محاسبه شد (Ghazanshahi, 2006). مشخصه‌های شیمیایی خاک شامل pH خاک به روش پتانسیومتری در گل اشباع، هدایت الکتریکی (EC) با استفاده از عصاره اشباع، کربن آلی به روش والکلی-بلک، نیتروژن کل به روش کجلدال، فسفر قابل جذب به روش اولسن، و پتاسیم، کلسیم و منیزیم به روش عصاره‌گیری با استات آمونیوم اندازه‌گیری شدند. عناصر ریز شامل آهن، منگنز، مس و روی نیز به روش استخراج DTPA (Diethylenetriamine Pentaacetic Acid) و قرائت با دستگاه جذب اتمی تعیین گردیدند (Ghazanshahi, 2006).

برای اندازه‌گیری مشخصه‌های زیستی خاک، از نمونه‌های تازه و مرطوب استفاده شد (Ali-Asgharzad, 2006). تنفس میکروبی خاک به روش بطری بسته و با استفاده از هیدروکسید سدیم، پس از مدت ۲۴ ساعت انکوباسیون در دمای ۲۵ درجه سانتی گراد، اندازه‌گیری گردید و مقدار دی‌اکسیدکربن آزاد شده (میلی گرم CO₂ آزاد شده از یک گرم خاک خشک در ۲۴ ساعت) محاسبه شد (Anderson and Ingram, 1994; Ali-Asgharzad, 2006). زیتوده میکروبی کربن، نیتروژن و فسفر خاک به روش تدخین-استخراج با کلروفرم اندازه‌گیری شد و مقادیر آنها براساس اختلاف بین نمونه‌های تدخین شده و تدخین نشده

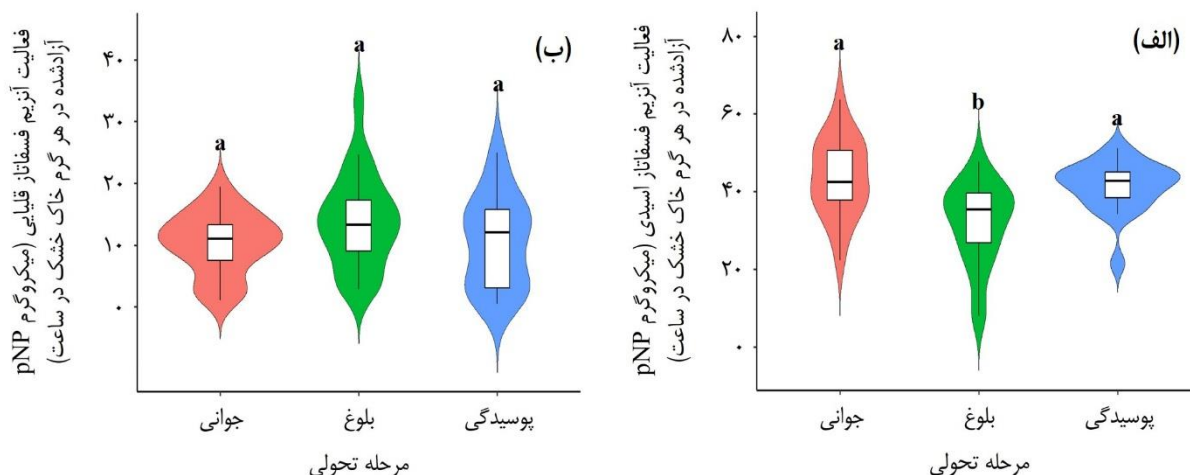
محاسبه شد (Alef, 1995). فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی خاک با استفاده از سوبسترای پارا-نیتروفنیل فسفات (pNP) اندازه‌گیری شد. برای این منظور، از بافر جهانی اصلاح‌شده با pH معادل ۶/۵ برای فسفاتاز اسیدی و pH معادل ۱۱ برای فسفاتاز قلیایی استفاده شد و در پایان، شدت جذب نوری نمونه‌ها با دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت گردید. نتایج فعالیت آنزیمی برحسب میکروگرم pNP آزادشده در هر گرم خاک خشک در ساعت ($\mu\text{g pNP g}^{-1} \text{ dm h}^{-1}$) گزارش گردید (Tabatabai, 1994).

تجزیه و تحلیل آماری: به‌منظور بررسی تغییرات فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی در مراحل تحولی مختلف جنگل راش شرقی، ابتدا نرمال بودن داده‌ها با آزمون کولموگروف-اسمیرنوف و یکنواختی واریانس‌ها با آزمون لَوْن بررسی شد. با توجه به برقراری مفروضات آماری، تحلیل واریانس یک‌طرفه برای مقایسه میانگین فعالیت هر یک از آنزیم‌ها در سه مرحله تحولی جوانی، بلوغ و پوسیدگی به‌کار گرفته شد. در مواردی که اختلاف معنی‌دار مشاهده گردید، آزمون تعقیبی توکی به‌منظور مقایسه دوتایی بین مراحل تحولی استفاده شد. سطح معنی‌داری کلیه آزمون‌ها ۰/۰۵ در نظر گرفته شد. نتایج مقایسه‌ها به‌صورت نمودارهای ویولنی نمایش داده شدند. به‌منظور بررسی روابط بین فعالیت آنزیم‌های خاک و سایر مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک، تحلیل همبستگی پیرسون به‌صورت جداگانه برای هر مرحله تحولی انجام شد. ضرایب همبستگی به‌منظور نمایش شدت و جهت روابط بین متغیرها، به‌صورت نقشه‌های حرارتی ارائه گردیدند. نتایج این تحلیل اولیه به‌عنوان مبنایی برای انتخاب متغیرهای توضیحی در تحلیل‌های چندمتغیره مورد استفاده قرار گرفت. برای تعیین روابط چندمتغیره بین مشخصه‌های خاک و فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز، از تحلیل حداقل مربعات جزئی (PLS) استفاده شد. این روش زمانی مناسب است که تعداد متغیرهای توضیحی زیاد بوده و همبستگی درون‌گروهی بین آنها وجود داشته باشد، شرایطی که استفاده از روش‌هایی مانند رگرسیون چندگانه یا PCA را محدود می‌کند. در این مطالعه، مجموعه‌ای از مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک به‌عنوان متغیرهای توضیحی و فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز به‌عنوان متغیرهای پاسخ در نظر گرفته شدند. پیش از تحلیل، تمامی متغیرها نرمال‌سازی شدند تا اثر مقیاس اندازه‌گیری حذف شود. مؤلفه‌های نهفته PLS به‌گونه‌ای استخراج شدند که بیشترین کوواریانس بین دو مجموعه متغیرهای خاک و آنزیم‌ها را بیشینه کنند، نه صرفاً واریانس درون‌گروهی داده‌ها. برخلاف PCA، محورهای PLS بیانگر درصد واریانس توضیح داده شده نیستند، بلکه نشان‌دهنده گرادیان‌های بوم‌شناختی مشترک بین خاک و فعالیت آنزیمی هستند. بای‌پلات حاصل امکان تفسیر همزمان الگوی نمونه‌ها، مراحل تحولی و نقش نسبی متغیرهای خاک در کنترل فعالیت آنزیم‌ها را فراهم می‌کند. کلیه تحلیل‌های آماری و ترسیم نمودارها با استفاده از نرم‌افزار R (نسخه ۴/۵/۱) انجام شد. برای انجام تحلیل‌ها و ترسیم شکل‌ها از بسته‌های ggpubr، ggplot2، stats، dplyr و vegan استفاده گردید. تحلیل PLS با استفاده از بسته pls اجرا گردید و ترسیم بای‌پلات‌ها و نمایش گرافیکی نتایج با بهره‌گیری از بسته‌های ggplot2 و ggrepel انجام شد.

یافته‌های پژوهش

تغییرات فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز در مراحل تحولی جنگل راش شرقی: نتایج تحلیل واریانس یک‌طرفه نشان داد که فعالیت آنزیم فسفاتاز اسیدی در مراحل تحولی مختلف جنگل راش شرقی اختلاف معنی‌داری دارد ($F = ۹/۴۹$; $P < ۰/۰۰۱$)؛ شکل ۱-الف). میانگین ($\pm$ خطای معیار) فعالیت فسفاتاز اسیدی در مراحل جوانی، بلوغ و پوسیدگی به‌ترتیب برابر با $۴۳/۶۴$ ($\pm ۲/۲۶$)، $۳۲/۲۲$ ($\pm ۲/۴۲$) و $۴۱/۳۵$ ($\pm ۱/۵۰$) میکروگرم pNP آزادشده در هر گرم خاک خشک در ساعت بود. براساس آزمون تعقیبی توکی، مرحله بلوغ به‌طور معنی‌داری فعالیت فسفاتاز اسیدی کمتری نسبت به مراحل جوانی و پوسیدگی نشان داد، درحالی‌که بین مراحل جوانی و پوسیدگی اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (شکل ۱-الف). در مقابل، نتایج تحلیل واریانس یک‌طرفه نشان داد که فعالیت آنزیم فسفاتاز قلیایی در مراحل تحولی مختلف جنگل راش شرقی اختلاف معنی‌داری نداشت (شکل ۱-ب) ($F = ۱/۸۰$; $P = ۰/۱۷۴$). میانگین ($\pm$ خطای معیار) فعالیت فسفاتاز قلیایی در مراحل جوانی، بلوغ و پوسیدگی

به ترتیب برابر با ۱۰/۳۲ ($\pm 1/13$)، ۱۳/۹۴ ($\pm 1/71$) و ۱۰/۵۲ ($\pm 1/64$) میکروگرم pNP آزادشده در هر گرم خاک خشک در ساعت بود.



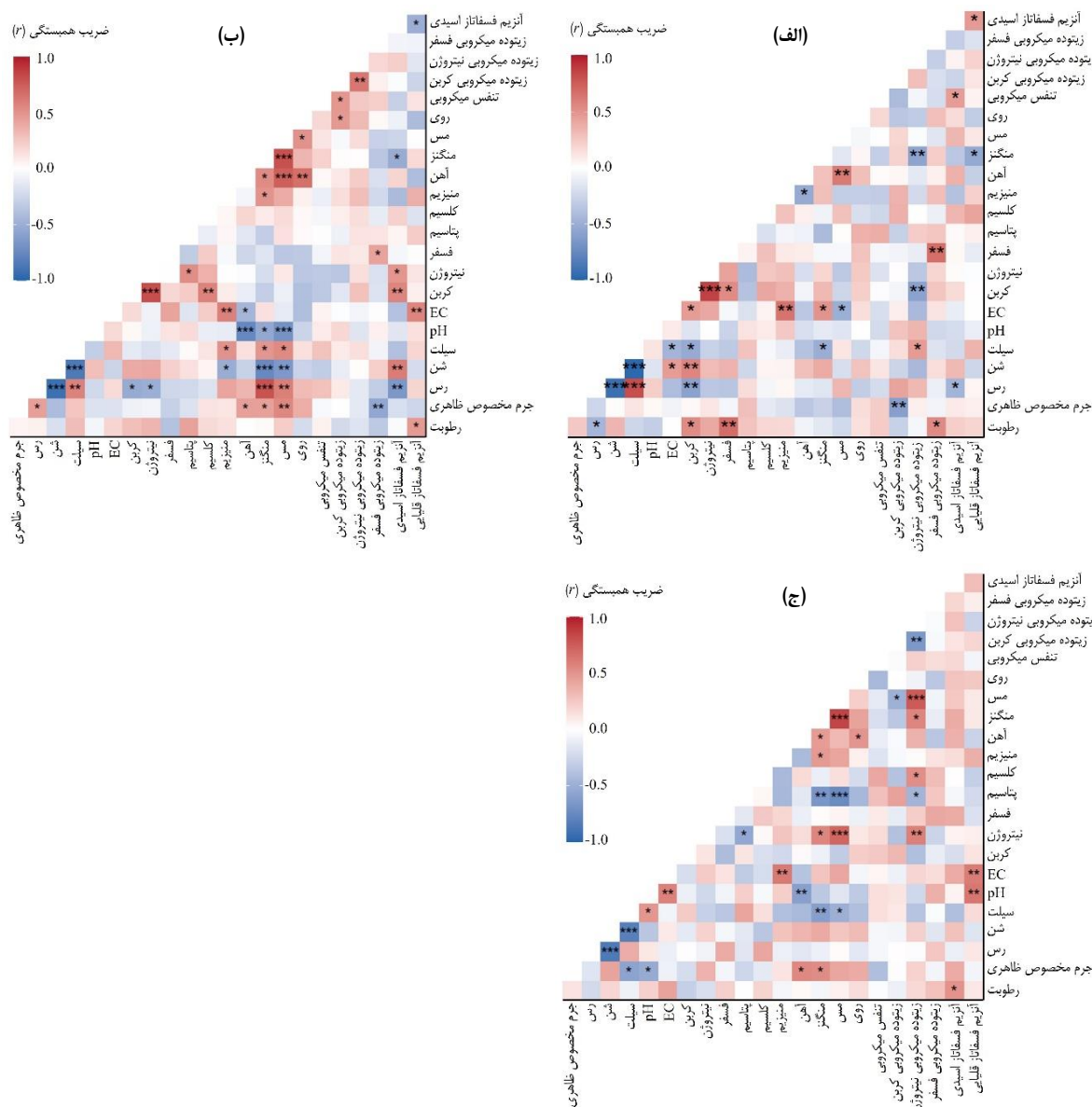
شکل ۱- نمودارهای ویولنی فعالیت آنزیم‌های (الف) فسفاتاز اسیدی و (ب) فسفاتاز قلیایی در مراحل تحولی مختلف جنگل راش شرقی. جعبه‌های داخل ویولن، نمایانگر چارک‌ها و خط میانی نشان‌دهنده میانه داده‌ها است. حروف متفاوت بیانگر اختلاف معنی‌دار بین مراحل تحولی براساس آزمون تعقیبی توکی در سطح آماری ۰/۰۵ می‌باشند

Figure 1. Violin plots of the activity of (a) acid phosphatase and (b) alkaline phosphatase across different developmental stages of oriental beech forest. The boxes inside the violins represent the quartiles, and the middle line indicates the median. Different letters indicate significant differences among developmental stages based on Tukey's post hoc test at the 0.05 significance level

همبستگی مشخصه‌های خاک در مراحل تحولی راش شرقی: نتایج همبستگی پیرسون بین مشخصه‌های خاک در مراحل تحولی مختلف جنگل راش شرقی نشان داد که الگوی روابط بین متغیرها در طول مراحل تحولی تغییر می‌کند (شکل ۲). در مرحله جوانی (شکل ۲-الف)، همبستگی‌ها عمدتاً ضعیف تا متوسط بوده و فعالیت فسفاتاز اسیدی با چند مشخصه زیستی خاک از جمله کربن میکروبی، نیتروژن میکروبی و تنفس میکروبی خاک همبستگی‌های معنی‌داری نشان داد، درحالی‌که فسفاتاز قلیایی ارتباط معنی‌دار محدودی با سایر متغیرها داشت. در مرحله بلوغ (شکل ۲-ب)، تعداد و شدت همبستگی‌های معنی‌دار افزایش یافت و فسفاتاز اسیدی همبستگی‌های مثبت و معنی‌داری با کربن، نیتروژن، فسفر قابل جذب و شاخص‌های زیتوده میکروبی خاک نشان داد، درحالی‌که فسفاتاز قلیایی عمدتاً با برخی مشخصه‌های شیمیایی خاک مانند pH، EC و عناصر معدنی همبستگی معنی‌دار داشت. در مرحله پوسیدگی (شکل ۲-ج)، شبکه همبستگی‌ها همچنان گسترده باقی ماند و فسفاتاز اسیدی بیشترین تعداد روابط معنی‌دار را با متغیرهای زیستی و عناصر غذایی خاک نشان داد، درحالی‌که همبستگی‌های فسفاتاز قلیایی با متغیرهای خاک محدودتر و عمدتاً به برخی مشخصه‌های شیمیایی و عناصر معدنی مرتبط بود.

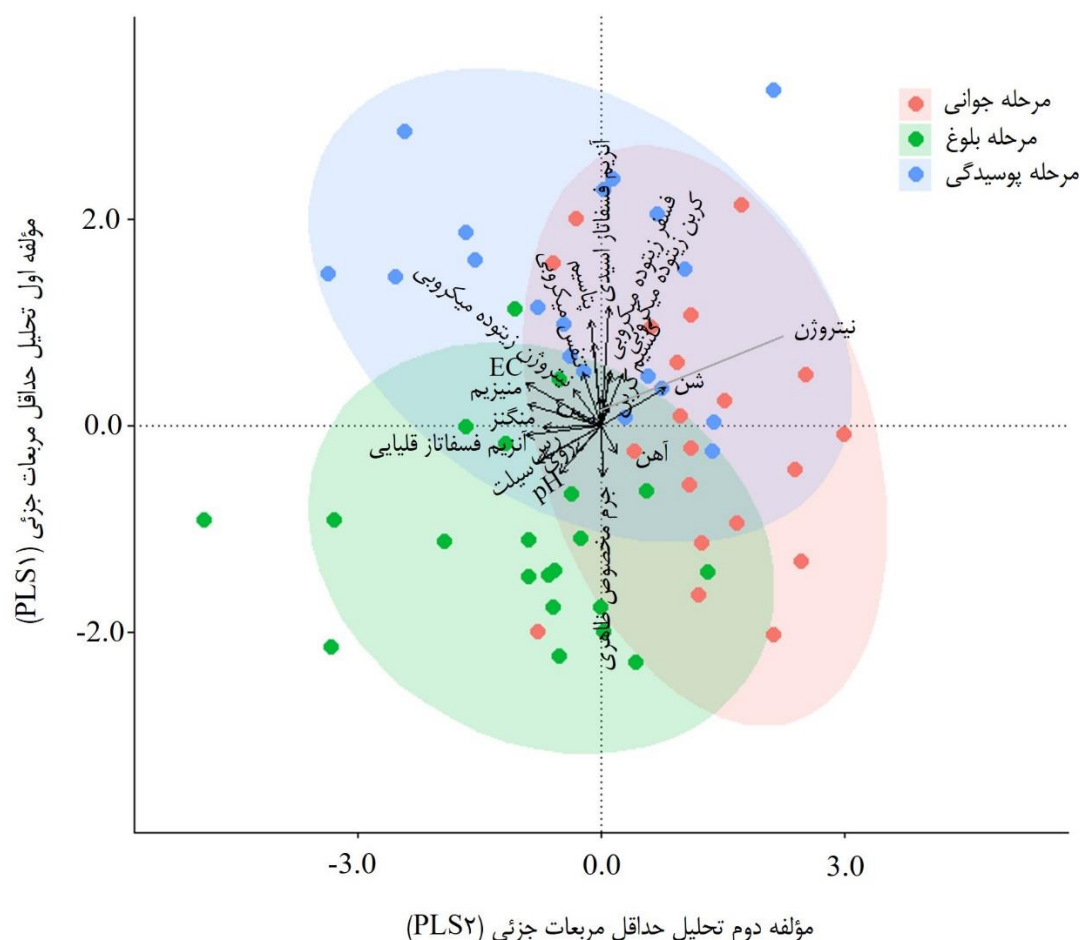
روابط چندمتغیره بین مشخصه‌های خاک و فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز: نتایج تحلیل PLS نشان می‌دهد که الگوی چندمتغیره مشخصه‌های خاک با فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز و مراحل تحولی جنگل راش شرقی ارتباط دارد. جدایش نسبی نمونه‌ها نشان می‌دهد که مرحله پوسیدگی بیشتر در بخش بالایی نمودار، مرحله بلوغ عمدتاً در بخش پایینی و چپ، و مرحله جوانی بیشتر در سمت راست نمودار پراکنش یافته است. این الگو بیانگر آن است که آرایش چندمتغیره مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک و فعالیت آنزیم‌ها در مراحل تحولی متفاوت است، هرچند همپوشانی بیضی‌ها نشان می‌دهد که این جدایش کامل نیست. در بای‌پلات، بردار فسفاتاز اسیدی بیشتر در راستای مؤلفه اول PLS و به سمت مقادیر مثبت آن قرار گرفته و با برخی متغیرهای واقع‌شده در بخش بالایی نمودار جهت مشابهی دارد. در مقابل، بردار فسفاتاز قلیایی عمدتاً به سمت مقادیر منفی مؤلفه دوم PLS امتداد یافته است و با متغیرهایی که در نیمه چپ نمودار جهت‌گیری مشابهی دارند، ارتباط مثبت‌تری نشان می‌دهد. با توجه به اینکه بردار EC به سمت بالا و چپ جهت‌گیری کرده است، نمی‌توان فسفاتاز قلیایی را به‌طور مستقیم هم‌راستا با EC در نظر گرفت. تفاوت جهت بردارهای فسفاتاز اسیدی و قلیایی نشان می‌دهد که این دو آنزیم احتمالاً تحت کنترل‌های محیطی

یکسانی قرار ندارند و مسیرهای متفاوتی از چرخه فسفر خاک را منعکس می‌کنند. بنابراین، تحلیل PLS نشان می‌دهد که اگرچه برخی مشخصه‌های خاک بین مراحل تحولی مشترک هستند، اما ترکیب چندمتغیره آنها با فعالیت آنزیم‌ها در هر مرحله الگوی متفاوتی ایجاد می‌کند.



شکل ۲- نقشه‌های حرارتی ضرایب همبستگی پیرسون بین فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز و مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک در مرحله تحولی مختلف در جنگل راش شرقی: (الف) جوانی، (ب) بلوغ و (ج) پوسیدگی

Figure 2. Heatmaps of Pearson correlation coefficients between phosphatase enzyme activities and the physical, chemical, and biological soil properties across different developmental stages of oriental beech forest: (a) initial stage, (b) optimal stage, and (c) decay stage



شکل ۳- بای پلات امتیاز-بارگذاری تحلیل حداقل مربعات جزئی (PLS) که روابط میان ویژگی‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک و فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز را در سه مرحله تحولی جنگل راش شرقی نشان می‌دهد. نقاط بیانگر نمونه‌های منفرد، بیضی‌های رنگی نشان‌دهنده نواحی اطمینان ۹۵ درصد برای هر مرحله تحولی، و بردارها بیانگر جهت و شدت ارتباط متغیرهای اندازه‌گیری شده با دو مؤلفه نخست PLS هستند

Figure 3. Partial least squares (PLS) score-loading biplot showing the relationships between physical, chemical, and biological soil properties and phosphatase enzyme activities across three developmental stages of oriental beech forest. Points represent individual samples, colored ellipses indicate the 95 % confidence regions for each developmental stage, and vectors represent the direction and magnitude of the associations between the measured variables and the first two PLS components

بحث

تغییرات فعالیت فسفاتازها در مراحل تحولی جنگل راش شرقی: الگوی غالب مشاهده شده در شکل ۱ نشان می‌دهد که فعالیت فسفاتاز اسیدی در طول مراحل تحولی جنگل راش شرقی رفتاری غیرخطی دارد و تنها در مرحله بلوغ کاهش معنی‌داری نسبت به مراحل جوانی و پوسیدگی نشان می‌دهد. فسفاتاز اسیدی به‌طور مستقیم با تقاضای زیستی برای فسفر آلی و شدت فعالیت میکروبی و ریشه‌ای در خاک‌های اسیدی مرتبط است (Tabatabai, 1994; Yang et al., 2025). کاهش فعالیت این آنزیم در مرحله بلوغ احتمالاً می‌تواند بازتابی از رسیدن سیستم خاک-پوشش گیاهی به یک وضعیت تعادل نسبی باشد؛ وضعیتی که در آن، با تثبیت ورودی لاشبرگ، یکنواختی شرایط ریزمحیطی و کاهش محدودیت فسفر، نیاز به تولید آنزیم‌های برون‌سلولی کاهش می‌یابد. چنین الگویی پیش‌تر در توده‌های بالغ جنگل‌های پهن‌برگ معتدل گزارش شده و به‌عنوان نشانه‌ای از افزایش کارایی چرخه عناصر غذایی تفسیر شده است (Margalef et al., 2017). عدم تفاوت معنی‌دار فعالیت فسفاتاز اسیدی بین مراحل جوانی و پوسیدگی نشان می‌دهد که اگرچه سازوکارهای بوم‌شناختی این دو مرحله متفاوت‌اند، اما برآیند آنها به سطوح

مشابهی از تقاضای آنزیمی برای فسفر منجر می‌شود. در مرحله جوانی، محدودیت توسعه ریشه (Deljouei et al., 2023)، پایین بودن ذخایر فسفر قابل‌دسترس (Lang et al., 2017) و وابستگی بیشتر به مسیرهای زیستی تأمین فسفر می‌تواند فعالیت فسفاتاز اسیدی را در سطح نسبتاً بالایی حفظ کند. در مقابل، مرحله پوسیدگی با افزایش ناهمگنی ساختاری، تنوع کیفیت مواد آلی و حضور بقایای چوبی و ترکیبات آلی پایدار همراه است که می‌تواند از طریق تحریک فعالیت میکروبی و تنوع عملکردی جامعه تجزیه‌کننده، مجدداً تولید آنزیم‌های مرتبط با چرخه فسفر را تقویت کند (Alizadeh et al., 2016). این شباهت عملکردی بین دو مرحله جوانی و پوسیدگی، بیانگر نقش مهم ناهمگنی بوم‌شناختی و کیفیت منابع آلی در تنظیم فعالیت فسفاتاز اسیدی است.

در مقابل، ثبات فعالیت فسفاتاز قلیایی در تمامی مراحل تحولی نشان می‌دهد که این آنزیم نسبت به تغییرات ساختاری جنگل حساسیت کمتری داشته و بیشتر تحت کنترل مشخصه‌های نسبتاً پایدار خاک (مانند pH، ترکیب کانی‌شناسی، حضور کاتیون‌های چندظرفیتی و ظرفیت تثبیت فسفر معدنی) قرار دارد. فسفاتاز قلیایی عمدتاً منشأ میکروبی دارد و فعالیت آن بیشتر با pH خاک، ترکیب کانی‌شناسی و ظرفیت تثبیت فسفر معدنی مرتبط است تا با سن توده یا پویایی تاج‌پوشش (De Feudis et al., 2017; Azaryan et al., 2025). نبود تفاوت معنی‌دار بین مراحل تحولی برای این آنزیم (شکل ۱-ب) نشان می‌دهد که تغییرات ساختاری جنگل راش شرقی در مقیاس مرحله تحولی، برای تغییر مسیرهای قلیایی چرخه فسفر کافی نبوده‌اند. به نظر می‌رسد که در مرحله پوسیدگی، با وجود افزایش ماده آلی و تقویت برخی فرآیندهای زیستی خاک، همزمان برخی کنترل‌های شیمیایی نیز فعال شده‌اند که پاسخ فسفاتاز قلیایی را تعدیل کرده‌اند. در این شرایط، تغییرات نسبی pH و حضور کاتیون‌هایی مانند کلسیم و منیزیم احتمالاً بخشی از فسفر را در فرم‌های پایدارتر تثبیت کرده و در نتیجه، نیاز به افزایش فعالیت فسفاتاز قلیایی را کاهش داده‌اند. این موضوع می‌تواند توضیح دهد که چرا برخلاف فسفاتاز اسیدی، افزایش فعالیت زیستی خاک در مرحله پوسیدگی به افزایش معنی‌دار فسفاتاز قلیایی منجر نشده است. این تمایز رفتاری بین فسفاتاز اسیدی و قلیایی تأکید می‌کند که آنزیم‌های خاک پاسخ‌های عملکردی متفاوتی به تحول جنگل نشان می‌دهند و تفسیر آنها باید در چارچوب نوع آنزیم و نقش آن در چرخه عناصر غذایی انجام شود.

تفاوت عملکرد فسفاتاز اسیدی و قلیایی در ارتباط با مشخصه‌های خاک: الگوهای همبستگی پیرسون نشان می‌دهد که ساختار روابط بین فعالیت فسفاتازهای اسیدی و قلیایی با مشخصه‌های خاک در طول مراحل تحولی جنگل راش شرقی تغییر می‌کند (شکل ۲). در مرحله جوانی، همبستگی‌ها محدود و عمدتاً با شدت پایین مشاهده می‌شوند (شکل ۲-الف)، درحالی‌که در مرحله بلوغ، تعداد و قدرت همبستگی‌های معنی‌دار افزایش یافته و شبکه‌ای منسجم‌تر از روابط بین آنزیم‌ها و متغیرهای خاک شکل می‌گیرد (شکل ۲-ب). در مرحله پوسیدگی، اگرچه برخی همبستگی‌های قوی حفظ می‌شوند، اما تغییر در جهت و شدت روابط نشان‌دهنده بازآرایی ساختار عملکردی خاک است (شکل ۲-ج). این تغییرات بیانگر آن است که روابط دوتایی بین آنزیم‌های فسفاتاز و مشخصه‌های خاک وابسته به زمینه بوم‌شناختی هر مرحله تحولی هستند.

در مقایسه دو آنزیم، فسفاتاز اسیدی در مرحله بلوغ همبستگی مشخص‌تری با متغیرهای مرتبط با ماده آلی و برخی شاخص‌های زیستی خاک نشان می‌دهد (شکل ۲-ب). این الگو در مرحله جوانی ضعیف‌تر بوده و در مرحله پوسیدگی نیز شدت آن کاهش می‌یابد یا ناپایدار می‌شود (شکل ۲-الف و ج). چنین الگویی با نقش غالب فسفاتاز اسیدی در فرآیندهای زیست‌محور چرخه فسفر و وابستگی آن به ورودی‌های آلی و فعالیت زیستی خاک سازگار است (Tabatabai, 1994; Margalef et al., 2017)؛ بنابراین، تغییرات مرحله‌محور در همبستگی‌های فسفاتاز اسیدی نشان می‌دهد که این آنزیم بیش از آنکه به شرایط شیمیایی ایستا وابسته باشد، به پویایی زیستی خاک در طول تحول جنگل پاسخ می‌دهد.

در مقابل، فسفاتاز قلیایی در هر سه مرحله تحولی الگوی همبستگی متفاوتی نسبت به فسفاتاز اسیدی نشان می‌دهد (شکل ۲). این آنزیم ارتباط قوی‌تری با برخی مشخصه‌های شیمیایی خاک و عناصر غذایی معدنی دارد، به‌ویژه در مراحل بلوغ و پوسیدگی که شرایط شیمیایی خاک تثبیت‌شده‌تر و ناهمگن‌تر است (شکل ۲-ب و ج). مطالعات پیشین نیز نشان داده‌اند که فسفاتاز قلیایی بیشتر بازتابی از راهبردهای میکروبی برای تنظیم دسترسی فسفر در پاسخ به شرایط شیمیایی خاک است.

(Margalef et al., 2017; Feng and Chen, 2024; Azaryan et al., 2025). تفاوت پایدار الگوی همبستگی این آنزیم در مقایسه با فسفاتاز اسیدی تأکید می‌کند که این دو آنزیم مسیرهای کنترلی متفاوتی را در چرخه فسفر خاک دنبال می‌کنند.

تفسیر روابط چندمتغیره خاک و آنزیم‌ها براساس تحلیل PLS: تحلیل PLS نشان داد که آرایش چندمتغیره مجموعه مشخصه‌های خاک و فعالیت فسفاتازها با مراحل تحولی جنگل راش شرقی همراه است و نمونه‌های متعلق به مراحل مختلف، الگوی پراکنش نسبتاً متفاوتی در فضای دو مؤلفه نخست نشان می‌دهند (شکل ۳). در فضای مؤلفه‌های نهفته، خوشه مرحله بلوغ (سبز) عمدتاً در نیمه پایین/چپ بای‌پلات قرار گرفته، درحالی‌که مرحله پوسیدگی (آبی) بیشتر به سمت بالای نمودار و مرحله جوانی (قرمز) به سمت راست متمایل شده است. این الگوی جابه‌جایی نسبی نشان می‌دهد که پیکربندی همزمان مشخصه‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک و فعالیت آنزیم‌ها در مراحل تحولی یکسان نیست. با این حال، همپوشانی قابل توجه بیضی‌های اطمینان نشان می‌دهد که جدایش مراحل کامل نیست و تفاوت‌های درون مرحله‌ای نیز قابل توجه‌اند. همچنین، آرایش سه گروه لزوماً بیانگر یک گرادیان خطی از جوانی به بلوغ و سپس پوسیدگی نیست، بلکه بیشتر یک الگوی جدایش چندجهتی را نشان می‌دهد. به بیان دیگر، شکل ۳ صرفاً تفاوت مقدار متغیرها را نشان نمی‌دهد، بلکه تغییر ساختار روابط بین متغیرها را در مسیر جوانی به سوی پوسیدگی را برجسته می‌کند؛ چیزی که در بوم‌سازگان‌های جنگلی پایدار و در حال پیر شدن به صورت بازآرایی شبکه‌ی فرایندهای خاک گزارش شده است (Lei et al., 2023).

بردارهای آنزیمی در شکل ۳ نشان می‌دهند که فسفاتاز اسیدی و قلیایی، حتی در یک جنگل و در یک زمان نمونه‌برداری، در امتداد گرادیان‌های متفاوتی از مشخصه‌های خاک هم‌تغییر می‌شوند و بنابراین معنای بوم‌شناختی یکسانی ندارند (شکل ۳). بردار فسفاتاز اسیدی عمدتاً در جهت مقادیر مثبت مؤلفه اول PLS امتداد یافته است، درحالی‌که بردار فسفاتاز قلیایی بیشتر به سمت مقادیر منفی مؤلفه دوم جهت‌گیری دارد. در این بای‌پلات، هم‌جهتی یا نزدیک‌بودن بردار هر آنزیم با مجموعه‌ای از متغیرها (مانند شاخص‌های زیستی خاک، زیتوده‌های میکروبی، کربن و نیتروژن، یا مؤلفه‌های شیمیایی نظیر pH، EC و کاتیون‌ها) نشان می‌دهد که کدام خوشه فرآیندی بیشتر با تغییرات آن آنزیم همگام است و قرار گرفتن در جهت مخالف بیانگر رابطه منفی یا تعارض گرادینانی است. این الگو با مبانی عملکردی فسفاتازها سازگار است؛ به‌طوری‌که فسفاتاز اسیدی غالباً پیوند قوی‌تری با فرایندهای زیستی و پویایی مواد آلی، فعالیت میکروبی و نیاز تغذیه‌ای درختان دارد، درحالی‌که فسفاتاز قلیایی معمولاً حساس‌تر به زمینه شیمیایی خاک و وضعیت عناصر معدنی و pH گزارش شده است (Zhang et al., 2018). بنابراین، مشاهده این که در شکل ۳ جهت و هم‌راستایی دو بردار آنزیمی یکسان نیست، به‌طور مستقیم از دو مسیر کنترلی متفاوت برای فسفاتاز اسیدی و قلیایی در مراحل تحولی مختلف حمایت می‌کند؛ یعنی تغییرات مرحله‌محور جنگل، همزمان می‌تواند کنترل زیستی-آلی را برای آنزیم فسفاتاز اسیدی و کنترل شیمیایی-معدنی را برای آنزیم فسفاتاز قلیایی جابه‌جا کند، حتی اگر در تحلیل‌های تک‌متغیره تفاوت معنی‌دار همیشه دیده نشود.

مزیت کلیدی PLS در این مطالعه این است که محدودیت تفسیرهای تک‌متغیره شکل ۱ و همبستگی‌های دوتایی شکل ۲ را برطرف می‌کند و نشان می‌دهد اثر مرحله تحولی عمدتاً از طریق هم‌تغییری چندمتغیره و همزمان چند شاخص خاک رخ می‌دهد (شکل ۳). اگر فقط به شکل ۱ تکیه شود، ممکن است نتیجه‌گیری به این سمت برود که چون (برای مثال) یکی از آنزیم‌ها بین مراحل اختلاف معنی‌دار ندارد، پس فرایندهای کنترل‌کننده هم تغییر نکرده‌اند؛ درحالی‌که شکل ۳ نشان می‌دهد امکان دارد ترکیب کنترل‌ها تغییر کند اما خروجی تک‌متغیره (آنزیم فسفاتاز قلیایی) ثابت بماند (به‌ویژه وقتی چند عامل با جهت‌های متضاد همزمان تغییر کنند). همچنین، همبستگی‌های پیرسون شکل ۲ ماهیتاً دوتایی هستند و با افزایش تعداد متغیرها، خطر هم‌خطی و همچنین همبستگی‌های کاذب بالا می‌رود؛ در مقابل، تحلیل PLS، گرادیان‌های مشترک کوواریانس را استخراج می‌کند و دقیقاً نشان می‌دهد کدام مجموعه از متغیرها به صورت یک بسته هم‌بسته، با فعالیت آنزیم‌ها و با جدایش مراحل همراه شده‌اند. بنابراین، اگر تحلیل PLS انجام نمی‌شد، بحث به معنی‌دار بودن اختلاف میانگین‌ها بین سه مرحله تحولی (شکل ۱) یا به فهرستی از همبستگی‌های پراکنده و مرحله‌ای محدود می‌ماند (شکل ۲)؛ اما شکل ۳ امکان می‌دهد نتیجه‌گیری فرآیندی و جنگل‌شناختی ارائه شود: این که در طول تحول توده راش شرقی، شبکه خاک-ریزجانداز-آنزیم بازآرایی می‌شود آنزیم‌های فسفاتاز

اسیدی و فسفاتاز قلیایی به عنوان دو شاخص عملکردی چرخه فسفر، مسیرهای کنترلی متفاوتی را در مراحل مختلف منعکس می کنند.

نتیجه گیری

نتایج این پژوهش نشان می دهد که فعالیت آنزیم های فسفاتاز اسیدی و قلیایی در مراحل تحولی جنگل راش شرقی رفتار یکسانی ندارند. فعالیت فسفاتاز اسیدی در مرحله بلوغ به طور معنی داری کمتر از مراحل جوانی و پوسیدگی بود، درحالی که فسفاتاز قلیایی بین مراحل تحولی اختلاف معنی داری نشان نداد. با وجود این، تحلیل های همبستگی و PLS نشان دادند که فعالیت این دو آنزیم با مجموعه های متفاوتی از مشخصه های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک همراه است و آرایش چندمتغیره سامانه خاک-آنزیم در مراحل تحولی مختلف الگوهای یکسانی ندارد. فسفاتاز اسیدی بیشتر با شاخص های زیستی خاک، ماده آلی و فرآیندهای میکروبی هم تغییر بود، درحالی که فسفاتاز قلیایی ارتباط بیشتری با برخی مشخصه های شیمیایی خاک و عناصر معدنی نشان داد. این تفاوت رفتاری بیانگر آن است که آنزیم های فسفاتاز مسیرهای عملکردی متفاوتی را در چرخه فسفر خاک منعکس می کنند و تفسیر آنها تنها بر پایه مقایسه میانگین فعالیت آنزیمی کافی نیست.

به طور کلی، نتایج این مطالعه نشان می دهد که تحول ساختاری جنگل می تواند حتی در غیاب تغییر معنی دار در میانگین فعالیت برخی آنزیم ها، با تغییر در پیکربندی چندمتغیره مشخصه های خاک و فعالیت آنزیمی همراه باشد. بنابراین، ارزیابی فرآیندهای زیستی خاک در جنگل های طبیعی راش شرقی باید با در نظر گرفتن مرحله تحولی توده و روابط همزمان میان مشخصه های مختلف خاک و فعالیت آنزیم ها انجام شود. با این حال، روابط مشاهده شده عمدتاً ماهیت همبستگی دارند و نباید به عنوان شواهد قطعی از روابط علی یا مسیرهای کنترلی مستقل تفسیر شوند.

با این حال، نتایج این پژوهش باید با توجه به محدودیت تعداد توده های معرف در هر مرحله تحولی تفسیر شوند. اگرچه قطعات مورد مطالعه به عنوان توده های شاهد بلندمدت و نمایندگان شناخته شده مراحل مختلف تحول جنگل راش شرقی انتخاب شده اند، تعداد تکرارها در سطح توده محدود بوده است. بنابراین، نتایج حاضر بیشتر بیانگر الگوهای مشاهده شده در این توده های معرف هستند و تعمیم آنها به تمامی جنگل های راش شرقی نیازمند احتیاط است. پیشنهاد می شود در مطالعات آینده از چندین تکرار مستقل در هر مرحله تحولی استفاده شود تا امکان تعمیم گسترده تر نتایج و ارزیابی دقیق تر تغییرات فعالیت آنزیمی و مشخصه های خاک در طول فرایند تحول جنگل فراهم گردد.

ملاحظات اخلاقی

حامی مالی

مقاله حاضر با حمایت مالی و معنوی معاونت پژوهشی دانشگاه لرستان انجام شد.

مشارکت نویسندگان

نویسندگان به طور مساوی در کلیه مراحل طراحی و انجام پژوهش، گردآوری داده ها، تجزیه و تحلیل آماری داده ها، تحلیل و تفسیر اطلاعات و نتایج، تهیه پیش نویس مقاله، بررسی و کنترل نتایج، اصلاح، بازبینی و نهایی سازی مقاله مشارکت داشتند.

تعارض منافع

بنا بر اظهار نویسندگان این مقاله تعارض منافع ندارد.

بیانیه دسترسی به داده ها

داده های پژوهش حاضر از طریق درخواست از نویسندگان (نویسنده مسئول) قابل دسترسی است.

سپاسگزاری

از داوران محترم به‌خاطر ارائه نظراتی و علمی سپاسگزاری می‌شود.

References

- Akhavan, R., Sagheb-Talebi, K., Zenner, E.K., Safavimanesh, F., 2012. Spatial patterns in different forest development stages of an intact old-growth Oriental beech forest in the Caspian region of Iran. *European Journal of Forest Research* 131, 1355-1366.
- Alef, K., 1995. Nannipieri, P. *Methods in Applied Soil Microbiology and Biotechnology*, 1st ed.; Academic Press: London, UK.
- Ali-Asgharzad, N., 2006. *Laboratory Methods in Soil Biology*. Tabriz University Press, Tabriz, First Edition, 522 p. (In Persian)
- Alizadeh, T., Matinizadeh, M., Salehi, A., Taheri Abkenar, K., 2016. Alteration of phosphatase activity and physiochemical properties of soil in different development stages in beech stand (case study: Rezvanshahr). *Forest and Wood Products* 69(3), 453-460. (In Persian)
- Amanzadeh, B., 2015. *Investigation of stand structure, developmental stages, and ecological characteristics of gaps in the mixed broadleaf forest of Asalem*. PhD dissertation. Faculty of Natural Resources, Sari University of Agricultural Sciences and Natural Resources, 208 p. (In Persian)
- Anderson, J.M., Ingram, J.S., 1994. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. *Soil Science* 157(4), 265.
- Azaryan, M., Abrari Vajari, K., Amanzadeh, B., 2020. Variability of soil physical, chemical and biological properties in developmental stages of beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forest of Asalem, Gilan Province, Iran. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research* 28(2), 124-136. (In Persian)
- Azaryan, M., Abrari Vajari, K., Marcu, M.V., Sadeghi, S.M.M., 2025. Integrating multiscale ecological indicators to assess ecosystem functioning in virgin Hyrcanian beech forests. *Frontiers in Forests and Global Change* 8, 1726336.
- Azaryan, M., Abrari Vajari, K., Amanzadeh, B., Sadeghi, S.M.M., 2026. Vertical and structural-phase controls on soil C: N: P stoichiometry in an old-growth Hyrcanian beech forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 198(5), 552.
- Błońska, E., Lasota, J., Prazuch, W., Ilek, A., 2025. Vertical variations in enzymatic activity and C: N: P stoichiometry in forest soils under the influence of different tree species. *European Journal of Forest Research* 144(1), 83-94.
- De Feudis, M., Cardelli, V., Massaccesi, L., Lagomarsino, A., Fornasier, F., Westphalen, D.J., Cocco, S., Corti, G., Agnelli, A., 2017. Influence of altitude on biochemical properties of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest soils. *Forests* 8(6), 213.
- Deljouei, A., Sadeghi, S.M.M., Abdi, E., Bernhardt-Römermann, M., Pascoe, E.L., Marcantonio, M., 2018. The impact of road disturbance on vegetation and soil properties in a beech stand, Hyrcanian forest. *European Journal of Forest Research* 137(6), 759-770.
- Deljouei, A., Cislighi, A., Abdi, E., Borz, S.A., Majnounian, B., Hales, T.C., 2023. Implications of hornbeam and beech root systems on slope stability: From field and laboratory measurements to modelling methods. *Plant and Soil* 483(1), 547-572.
- Farzalizadeh, F., Hemmati, K.V., Fallahchai, M.M., Naghdi, R., 2021. Effect of gap area on soil biological and enzymes activity in the beech forests (Case study: district 7, Shenrood, Siyahkal). *Forest and Wood Products* 74(3), 301-310. (In Persian)
- Feng, Y., Chen, R., 2024. Phosphorus cycling as a function of soil microbiome. *Global Change Biology* 30(12), e17611.
- Ghazanshahi, J., 2006. *Soil and Plant Analysis*. Homa Publication, Tehran, 272 p. (In Persian)

- Güner, Ş.T., Çömez, A., 2026. Soil carbon stocks and nutrient stratification differ across age-related development stages of oriental beech forests in northwestern Türkiye. CATENA 264, 109786.
- Kianmehr, A., Hojjati, S.M., Kooch, Y., Ghasemi Aghbash, F., 2022. Investigation of litter nutrient dynamics in pure and mixed stands of beech and hornbeam (Darabkola of Mazandaran). Iranian Journal of Forest 14(1), 89-103. (In Persian)
- Kooch, Y., Ghorbanzadeh, N., Hajimirzaaghaee, S., Egli, M., 2023. Soil functional indicators in mixed beech forests are clearly species-specific. Journal of Forestry Research 34(4), 1033-1049.
- Kooch, Y., Parsapour, M.K., Egli, M., Moghimian, N., 2021. Forest floor and soil properties in different development stages of Oriental beech forests. Applied Soil Ecology 161, 103823.
- Korpeľ, Š., 1995. *Die Urwälder Der Westkarpaten (The Primeval Forests of the Western Carpathians)*; Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, Germany.
- Lang, F., Krüger, J., Amelung, W., Willbold, S., Frossard, E., Bünemann, E.K., Bauhus, J., Nitschke, R., Kandeler, E., Marhan, S., Schulz, S., 2017. Soil phosphorus supply controls P nutrition strategies of beech forest ecosystems in Central Europe. Biogeochemistry 136(1), 5-29.
- Lei, J., Cao, Y., Wang, J., Chen, Y., Peng, Y., Shao, Q., Yan, W., 2023. Soil nutrients, enzyme activities, and microbial communities along a chronosequence of Chinese fir plantations in subtropical China. Plants 12(10), 1931.
- Margalef, O., Sardans, J., Fernández-Martínez, M., Molowny-Horas, R., Janssens, I.A., Ciais, P., Goll, D., Richter, A., Obersteiner, M., Asensio, D., Penuelas, J., 2017. Global patterns of phosphatase activity in natural soils. Scientific Reports 7(1), 1337.
- Mirahmadi, S. B., Mataji, A., Kafaki, S.B., Akhavan, R., 2023. Investigating the structure of the mosaics of developmental phases in mixed oriental Beech virgin forests in northern Iran. Austrian Journal of Forest Science 140(3), 213-238.
- Parobeková, Z., Pittner, J., Kucbel, S., Saniga, M., Filípek, M., Sedmáková, D., Vencurik, J., Jaloviar, P., 2018. Structural diversity in a mixed spruce-fir-beech old-growth forest remnant of the Western Carpathians. Forests 9(7), 379.
- Peck, J.E., Zenner, E.K., 2019. Common ground among beech forest development stages: Matrix versus stage-typical live tree structure. Journal of Vegetation Science 30(5), 893-904.
- Rahmani, A., Teimouri, M., Matinzade, M., Kalafi Y., Amanzade B., 2016. Evaluation of soil and leaves nutrients concentration of beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in different development stages of a beech stand (Case study: Raze forest, Guilan). Iranian Journal of Forest and Poplar Research 24(2), 323-331. (In Persian)
- Sagheb-Talebi, K., 2014. Appropriate characteristics of beech stands for application of close to nature silviculture (selection system). Final Report of National Research Project, Research Institute of Forests and Rangelands, Tehran, 123 p.
- Sagheb-Talebi, K., Parhizkar, P., Hassani, M., Amanzadeh, B., Hemmati, A., Khanjani-Shiraz, B., Amini, M., Mohammadnejad Kiasari, Sh., Mirkazemi, S.Z., Karimidoost, A., Maghsoudlou, M.K., Mortazavi, M., Karandeh, M., Delfan Abazari, B., Moghadasi, D., Dastangoo, D., Mashayekh, V., Sayadi Marzdashti, A., 2020. Preliminary results of survey on stand structure in permanent research plots of Hyrcanian intact beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests. Iranian Journal of Forest and Poplar Research 28(2), 163-179. (In Persian)
- Sefidi, K., Marvie Mohadjer, M.R., Etemad, V., Mosandl, R., 2014. Late successional stage dynamics in natural Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands in northern Iran (Case study: Gorazbon district of Kheiroud-Kenar experimental forest). Iranian Journal of Forest and Poplar Research 22(2), 270-283. (In Persian)
- Sefidi, K., 2023. Comparison of structural complexity index (SCI) in the developmental stages of Hyrcanian mixed beech forests. Iranian Journal of Forest 14(4), 389-405. (In Persian)

- Song, B., Razavi, B.S., Pena, R., 2022. Contrasting distribution of enzyme activities in the rhizosphere of European beech and Norway spruce. *Frontiers in Plant Science* 13, 987112.
- Taati, S., Matinzadeh, M., Sagheb Talebi, K., 2016. Impact of gap size and light intensity on activity of soil phosphatase enzyme in Beech stands (case study; control plot: Langa-Kelardasht). *Journal of Plant Research* 29(3), 532-539. (In Persian)
- Tabatabai, M.A., 1994. Soil enzymes. *Methods of Soil Analysis: Part 2 Microbiological and Biochemical Properties*. 5, 775-833.
- Yang, W., Jiang, Y., Zhang, J., Wang, W., Liu, X., Jin, Y., Li, S., Qu, J., Zhu, Y., 2025. Organic materials promote soil phosphorus cycling: Metagenomic analysis. *Agronomy* 15(7), 1693.
- Zhang, W., Qiao, W., Gao, D., Dai, Y., Deng, J., Yang, G., Ren, G., 2018. Relationship between soil nutrient properties and biological activities along a restoration chronosequence of *Pinus tabulaeformis* plantation forests in the Ziwuling Mountains, China. *CATENA* 161, 85-95.