

عامل‌های محرک و زمینه‌های کلیدی گسترش و چیرگی گیاهان چوبی در بوم‌نظام‌های مرتعی^۱

الهام قهساره اردستانی، شهرام منصوری^۲ و حجت‌الله خدری غریب‌وند^۳

چکیده

پدیده گسترش و چیرگی (غالبیت) گیاهان چوبی به عنوان نمونه جهانی از گذر و تغییر ترکیب پوشش گیاهی به رسمیت شناخته شده است که در علفزارها و بوم‌نظام‌های مرتعی سراسر جهان روی می‌دهد. با توجه به دامنه وقوع این پدیده و تأثیر آن بر خدمات‌های بوم‌نظامی و معیشت میلیون‌ها نفر از مردم محلی، ضروری است عامل‌ها و زمینه‌های ظهور این پدیده مورد بررسی قرار گیرند. این مقاله با مروری بر بررسی‌های مرتبط، به بررسی و شناخت عامل‌ها و زمینه‌های موثر این پدیده در بوم‌نظام‌های طبیعی می‌پردازد. جمع‌بندی پژوهش‌ها نشان داد عامل‌های بلندمدت (اقلیم، خاک و مدیریت انسانی) و کوتاه‌مدت (نوسان اقلیمی و فعالیت‌های انسانی) بر چیرگی گیاهان چوبی، پویایی پوشش گیاهان چوبی و ترکیب گونه‌ای هر منطقه تأثیر می‌گذارند. افزون بر این، در سطح محلی، تغییر در میزان و نوع بارش، گیاه‌خواری، انواع آتش‌سوزی و ویژگی‌های خاک بر احتمال فراوانی پوشش گیاهان چوبی و دامنه گسترش آن‌ها تأثیرگذار است. این مقاله پیشنهاد می‌کند پژوهش‌های آینده ترکیبی از ویژگی‌های گیاهان چوبی برای عبور از همه مانع‌ها و مرحله‌های گسترش آن‌ها را مورد بررسی قرار دهند. این موضوع، به چیرگی گیاهان چوبی در گذشته و پیش‌بینی آن در آینده کمک می‌کند.

واژه‌های کلیدی: بوم‌نظام بلندمدت و کوتاه‌مدت، بوم‌نظام علفزارها، گسترش و غالبیت گیاهان چوبی، گیاهان چوبی، ویژگی گیاهان چوبی.

مقدمه

گسترش و چیرگی (غالبیت) گیاهان چوبی^۴ عبارت است از افزایش تراکم و پوشش گیاهان بوته‌ای بومی و غیربومی در مرتع، گیاهان درختچه‌ای در علفزارها و همچنین درختان در جنگل‌های باز که بعنوان پدیده جهانی شناخته شده است (Eldridge *et al.*, 2011). چیرگی گیاهان چوبی در بسیاری از زیست‌بوم‌های خشک، نیمه‌خشک، مرطوب، نیمه‌مرطوب و علفزارهای جهان رایج است. بخش عمده‌ای از بهره‌برداران و دامداران در منطقه‌هایی که متاثر از این پدیده هستند زندگی

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۶/۹

۱- تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۱۲/۲۱

۲- نویسنده مسئول، پست الکترونیک: shahrammansoori@gmail.com

۳- به ترتیب استادیار، دانشجوی دکتری و استادیار دانشگاه شهرکرد، شهرکرد.

می‌کنند و حدود ۵۰٪ دامداری جهان متأثر از این پدیده است افزون بر این، بر خدمات‌های بوم‌نظام به ویژه چرای دام، تولید محصول‌های زراعی، تنوع زیستی و گردشگری تأثیر می‌گذارد (Luvuno et al., 2022).

صرف‌نظر از سازوکارهای چیرگی گیاهان چوبی (بوته‌ای، درختچه‌ای و درختی)، این پدیده زمینه تغییر پوشش گیاهی سرزمین را فراهم می‌کند و یکی از دغدغه‌های مدیران در مرتع‌ها و علفزارهای سراسر جهان است و تهدیدی بر تداوم و توسعه دامداری است. در این راستا، منابع مالی قابل توجهی برای حمایت از برنامه‌های حذف گیاهان بوته‌ای و درختچه‌ای در منطقه‌های متأثر از چیرگی گیاهان چوبی در کشورهایی مانند استرالیا و ایالات متحده آمریکا در نظر گرفته شده است (Eldridge & Soliveres, 2014). با این وجود، گزارش‌ها نشان می‌دهند که بیشتر این برنامه‌ها در درازمدت به شکست می‌انجامد (Rango et al., 2005).

در سده گذشته، چیرگی گیاهان چوبی به دلیل نوسان‌های اقلیم جهانی و تشدید آشفته‌گی‌های بوم‌نظامی (مانند چرای بی‌رویه و آتش‌سوزی) به طور چشمگیری افزایش یافته است. این پدیده در زمان‌های مختلف و در کل زمین‌های جهان مانند مرتع‌های آمریکا، استرالیا و علفزارهای آفریقای جنوبی با شدت‌های متفاوتی گزارش و مستند شده است (Barger et al., 2011). عامل‌های بی‌شماری از جمله اقلیم، آتش‌سوزی، وضعیت چرا، غلظت گاز دی‌اکسیدکربن اتمسفر و مقدار رسوب نیتروژن (افزایش سطح نیتروژن در خاک) در گسترش گیاهان چوبی موثر هستند. این عامل‌ها با اهمیت نسبی و قدرت برهمکنش متفاوت برای تسهیل یا محدود کردن افزایش پویایی این پدیده در مقیاس‌های محلی، همزمان رخ می‌دهند و به طور چشمگیری در مکان‌های مختلف با یکدیگر در تعامل می‌باشند (Bond & Midgley, 2000). از آنجایی که سازگاری گونه‌های گیاهی، سابقه کاربری زمین‌ها و روندنوسان‌های اقلیمی به طور قابل توجهی در منطقه‌های زیست اقلیمی مختلف متفاوت می‌باشند و همچنین با توجه به مقیاس جهانی چیرگی گیاهان چوبی، دستیابی به تعمیم‌های قوی درباره عامل‌های بروز پدیده گسترش گیاهان چوبی، چالش برانگیز است.

در کشور ایران بررسی‌های زیادی درباره تاثیرهای انواع آشفته‌گی‌ها بر ویژگی‌های گیاهی صورت گرفته است. برای نمونه نتایج بسیاری از بررسی‌ها بیانگر این است که آتش‌سوزی بر ترکیب، تراکم و تنوع گونه‌ای تأثیر می‌گذارد و فرم‌های رویشی را تا حد زیادی تغییر می‌دهد و رویشگاه را برای استقرار گونه‌های جدید مساعد می‌کند (رضائی و همکاران، ۱۴۰۱). افزون بر این، بررسی‌های دیگری در ایران نشان دادند شدت چرا و نوع دام به همراه دیگر عامل‌های محیطی تأثیر معنی‌داری بر ترکیب پوشش گیاهی دارد که با افزایش دام و شدت چرا، گونه‌های گیاهی یک‌ساله و گونه‌های مهاجم بیشترین پراکنش را دارند و با کاهش شدت چرا، گیاهان پهن‌برگ علفی، درختچه‌ها و زمین‌رُست‌ها^۱ در ترکیب پوشش گیاهی غالب شده‌اند (خون‌سیاوشان و همکاران، ۱۴۰۰). بررسی سایر عامل‌ها در ارتباط با پدیده جهانی چیرگی گیاهان چوبی در شرایط کشور ایران گزارش نشده است.

با توجه به چیرگی پدیده گسترش گیاهان چوبی و تاثیرهای آن بررسی و شناخت عامل‌ها و زمینه‌های ایجاد این پدیده موضوعی مهم و زیربنایی است. با توجه به مشاهده‌های میدانی در بوم‌نظام جنگلی جنوب استان چهارمحال و بختیاری در منطقه‌های باز و حاشیه جنگلی درختان بلوط (به ویژه درختان شاخه‌زاد^۲) در حال گسترش می‌باشند و در منطقه‌های مرکزی گونه‌هایی مانند زالزالک^۳ و انجیر^۴ در حال گسترش و افزایش نسبی می‌باشند. در بوم‌نظام‌های مرتعی نیز حضور

گونه‌های گون^۱ و دافنه^۲ به فراوانی قابل مشاهده می‌باشد. به طوری که این مورد‌های بهره‌برداری از بوم‌نظام‌های مرتعی برای تامین علوفه را با دشواری رو به رو کرده است.

برنامه‌ریزی‌های مدیریتی و آمادگی بهره‌برداران محلی حاصل از چیرگی گیاهان چوبی برای سازگاری‌ها و بهره‌برداری از پتانسیل‌های ایجاد شده ضروری است که بررسی شوند. این پژوهش با مروری بر پژوهش‌های مرتبط با پدیده گسترش و چیرگی گیاهان چوبی در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها به بررسی و شناخت عامل‌ها و زمینه‌های مربوط به این پدیده می‌پردازد.

ویژگی‌های گیاهان چوبی

گیاهان چوبی، گیاهانی چندساله‌ای هستند که در طول فصل غیررویش با اندام‌های خفته روی سطح زمین و دارا بودن درصد بیشتری از لیگنین در ساختار دیواره یاخته‌ای شناسایی می‌شوند (Bettenfeld, 2019). گیاهان چوبی (گیاهان درختی، درختچه‌ای و بوته‌ای) در حال گسترش می‌توانند گونه‌های غیربومی باشند که بطور تصادفی یا برنامه‌ریزی شده وارد منطقه شده‌اند یا گونه‌های بومی که در محدوده تاریخی خود بسیار افزایش یافته‌اند یا محدوده جغرافیایی خود را گسترش داده‌اند (Archer *et al.*, 2017). اگرچه گیاهان چوبی مواد مغذی زیادی دارند، اما با روش‌های شیمیایی (برای نمونه، متابولیت‌های ثانویه گیاهی) و/یا فیزیکی (مانند خاردارشدن یا ریخت ظاهری) به خوبی از چرای دام محافظت می‌شوند. به طور معمول گونه‌های چوبی تا حدودی توسط دام مصرف می‌شوند، اما میزان مصرف این گونه‌ها، وابسته به گونه‌های گیاهی و جانوری و در دسترس بودن علوفه‌های جایگزین اغلب کم و ناسازگار است (Estell *et al.*, 2012). سیستم ریشه‌ای دوگانه (سطحی و عمقی) ویژگی دیگری است که به طور معمول گیاهان چوبی دارند که می‌توانند از گستره وسیعی از مواد غذایی و آب موجود در عمق خاک در فصل رشد بهره‌گیرند (Priyadarshini *et al.*, 2015). به طور معمول، گیاهان چوبی به دو روش بذری و رویشی افزایش می‌یابند (Devine *et al.*, 2017).

عامل‌ها و زمینه‌های چیرگی گیاهان چوبی

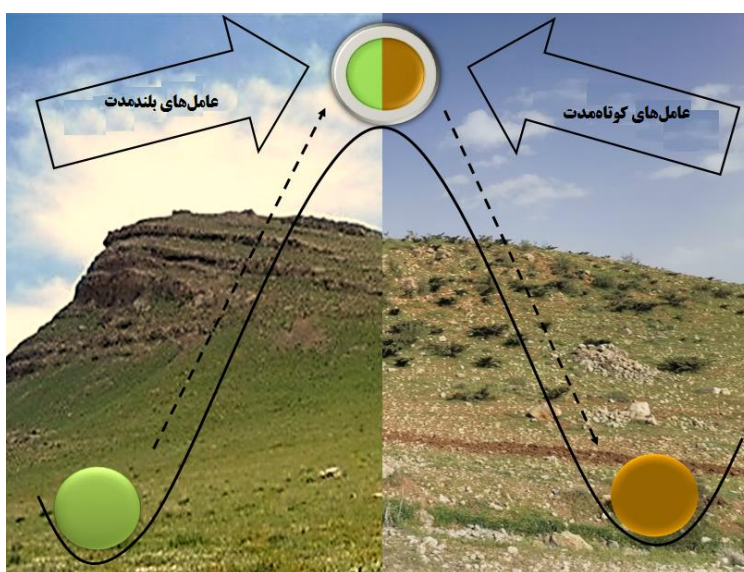
چندین عامل چیرگی گیاهان چوبی را تشدید می‌کنند. درک چیرگی گیاهان چوبی مستلزم در نظرگرفتن تعامل چندگانه بین عامل‌های محرک، محدودکننده و تغییرهای آن‌ها در طول زمان در یک مکان ویژه است (Archer *et al.*, 2017). میانگین بارندگی سالیانه از مؤثرترین عامل‌های محرک در چیرگی گیاهان چوبی است. افزون بر این، اگرچه به احتمال افزایش سطح گاز دی‌اکسیدکربن اتمسفر یک عامل محرک اصلی نیست، با این وجود، ممکن است موجب تحریک رشد اغلب گیاهان چوبی سه کربنه شود (Luvuno *et al.*, 2018). نوسان‌های اقلیمی و وضعیت اتمسفر (برای نمونه، افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن)، به عنوان عامل‌های تعیین‌کننده فراوانی گیاهان چوبی و علفی در مقیاس‌های گسترده و در دوره‌های زمانی طولانی به رسمیت شناخته شده‌اند (D'Odorico *et al.*, 2012).

چیرگی گیاهان چوبی همزمان با تشدید چرا (علفخواری) یا با کاهش وقوع آتش‌سوزی (کاهش فراوانی و شدت آتش‌سوزی) توسط پژوهشگران مختلف گزارش شده‌است (Luvuno *et al.*, 2018; Barger *et al.*, 2011). نبود آشفستگی‌های محلی (آتش‌سوزی و سرشاخه‌خواری^۳) و ویژگی‌های خاک (بافت و عمق خاک) از عامل‌های محدودکننده چیرگی گیاهان چوبی است (Wilcox *et al.*, 2018). نبود این عامل‌های محدودکننده، فصلی بودن بارش، تغییرهای بارش بین سال‌ها و شدت رویدادهای بارش، سرعت و دامنه چیرگی گیاهان چوبی را زیرتأثیر قرار می‌دهند (Archer *et al.*, 2017). توزیع آب و

مواد غذایی متأثر از عامل‌های زمین‌شناسی، خاک و پستی و بلندی‌ها تعیین‌کننده ترکیب پوشش گیاهی در مقیاس‌های محلی می‌باشد. افزون بر این، خاک و توپوگرافی، به نوبه خود، واکنش پوشش گیاهی به آشفته‌گی‌های مرتبط با خشکسالی، آتش‌سوزی، فشار چرا و کاربری زمین‌ها را زیر تأثیر قرار می‌دهند (D'Odorico *et al.*, 2012).

در هر مکانی، ممکن است تمایز بین شرایط «ضروری» و «کافی» برای بروز پدیده گسترش و غالبیت گیاهان چوبی دشوار باشد. برای نمونه، ممکن است تغییر یکی از شرایط محیطی که چیرگی گیاهان چوبی نسبت به گیاهان علفی را تعیین می‌کند، برای نمونه غلظت بالاتر گاز دی‌اکسیدکربن در اتمسفر شرط ضروری باشد، با این وجود، تغییر آن شرایط محیطی ممکن است به تنهایی برای تحریک چیرگی گیاهان چوبی کافی نباشد. گسترش گیاهان چوبی افزون بر این که بر اثر تغییرهای مشخص (برای نمونه، کاهش فراوانی‌های آتش‌سوزی و افزایش مقدار علفخواری) رخ می‌دهند، با این وجود اولویت‌بندی عامل‌های محرک قابلیت چیرگی گیاهان چوبی همچنان موضوع چالش برانگیزی است (Archer *et al.*, 2017).

به‌طور کلی، چیرگی گیاهان چوبی برگرفته از عامل‌های بلندمدت (اقلیم، خاک، دسترسی به مواد غذایی و مدیریت انسانی) و کوتاه‌مدت (رویدادهای اقلیمی و فعالیت‌های انسانی) است که بر پویایی پوشش گیاهان بوته‌ای و درختچه‌ای و ترکیب گونه‌ای هر منطقه اثرگذار است (شکل ۱) (Devine *et al.*, 2017; Martin *et al.*, 2017).



شکل ۱- عامل‌های بلندمدت (اقلیم، خاک و مدیریت انسانی) و کوتاه‌مدت (رویدادهای اقلیمی و فعالیت‌های انسانی) موثر بر پویایی پوشش چوبی و ترکیب گونه‌ای (Devine *et al.*, 2017; Martin *et al.*, 2017). شکل بازطراحی از چندین تصویر مشابه است.

عامل‌های بلندمدت

غلظت گاز دی‌اکسیدکربن - در طول سده اخیر، در دوره زمانی چیرگی گیاهان چوبی، غلظت گاز دی‌اکسیدکربن اتمسفر از حدود ۲۹۰ قسمت در میلیون در ابتدای قرن بیستم به حدود ۳۸۰ قسمت در میلیون در پایان این قرن افزایش یافته است. غلظت گاز دی‌اکسیدکربن بر رشد و عملکرد گیاهان تأثیر می‌گذارد. گیاهان چهارکربنه در دوره‌هایی که غلظت گاز دی‌اکسیدکربن اندک است، از کربن به طور موثرتری بهره‌برداری می‌کنند. گیاهان سه‌کربنه در دماهای زیاد و غلظت‌های

کم گاز دی‌اکسیدکربن، تنفس نوری بیشتری دارند که موجب کاهش کارایی فتوسنتز می‌شود. در مقابل، گیاهان چهارکربنه کارایی تثبیت کربن خود را با اشباع آنزیم روبیسکو با گاز دی‌اکسید کربن افزایش می‌دهند. بنابراین، در غلظت اندک گاز دی‌اکسیدکربن شرایط برای گیاهان چهارکربنه مناسب است. در دوره‌هایی که غلظت گاز دی‌اکسیدکربن زیاد است، گیاهان چهارکربنه از سودمندی رقابتی کمتری نسبت به گیاهان سه کربنه برخوردارند که چیرگی گیاهان چوبی را توجیه می‌نماید (Devine *et al.*, 2017). اکنون این پرسش مطرح می‌شود که آیا با افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن، گیاهان چوبی سه کربنه جایگزین گیاهان علفی سه کربنه می‌شوند یا این که گیاهان علفی سه کربنه جایگزین گیاهان علفی چهارکربنه می‌شوند. پژوهش‌ها نشان داده است چیرگی گیاهان علفی چهارکربنه به جای گیاهان علفی سه کربنه تنها به دلیل مسیرهای مختلف فتوسنتزی نیست، بلکه گیاهان علفی چهارکربنه دارای ویژگی‌هایی مانند جوانه‌های محافظت‌شده، ذخیره بیشتر کربوهیدرات در اندام‌های زیرزمینی و سرعت جوانه‌زنی سریع می‌باشند که پس از گياه‌خواری می‌توانند چیرگی گیاهان علفی چهارکربنه را تسهیل کند و موجب چیرگی آن‌ها شوند. بنابراین، این ایده که گیاهان چهارکربنه با افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن از سودمندی رقابتی کمتری نسبت به سه کربنه برخوردارند، نوعی ساده‌انگاری است. گیاهان واکنش‌های فیزیولوژیک بسیار متفاوتی به غیر از پاسخ‌های ناشی از مسیرهای مختلف فتوسنتز را به افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن نشان می‌دهند که ممکن است به طور غیرمستقیم به چیرگی گیاهان چوبی بیانجامد (Devine *et al.*, 2017).

افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن، هدایت روزنه‌ای گیاهان را کاهش می‌دهد که تعرق کاهش یافته و به دنبال آن کارایی مصرف آب و دسترسی به رطوبت خاک افزایش می‌یابد و در نهایت به چیرگی گیاهان چوبی می‌انجامد. پژوهش‌های جدید تاکید کرده‌اند که افزایش رطوبت خاک رقابت گیاهان علفی نسبت به گیاهان چوبی را افزایش می‌دهد و چیرگی گیاهان چوبی را سرعت می‌بخشد. از سوی دیگر، با افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن رشد گیاهان علفی چهارکربنه افزایش می‌یابد و در نتیجه افزایش سطح برگ موجب محدودیت دسترسی گیاهان چوبی به نور و آب می‌شود که سرانجام به کاهش گیاهان چوبی می‌انجامد و سودمندی‌های حاصل از افزایش رطوبت ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای را بی‌اثر می‌کند. به طور کلی، پیش‌بینی اثرهای کلی افزایش رطوبت خاک ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای توسط واکنش‌های مختلف روزنه‌ای و عامل‌های برهمکنش نامناسب مانند ویژگی‌های گیاهی و اقلیمی (ترکیبی و محلی) چالش برانگیز است (Luvuno *et al.*, 2018).

افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن موجب افزایش ذخیره کربن به زیست‌توده زیرزمینی گیاه را به دنبال دارد و انرژی باقیمانده برای استفاده مجدد برای گیاهان چوبی را پس از عبور از یک آشفته‌گی مهیا می‌کند. از آنجایی که انرژی باقی مانده برای تکمیل ذخیره کربوهیدرات ریشه به کار می‌رود، بیشترین تأثیر در منطقه‌هایی روی می‌دهد که گیاهان چوبی رقابت کمتری برای دریافت منابع ضروری مانند آب و مواد غذایی دارند. افزون بر این، غلظت زیاد گاز دی‌اکسیدکربن رشد کلی گیاه را تحریک می‌کند. بنابراین، به نظر می‌رسد هرچند افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن رشد کلی گیاهان چوبی را افزایش می‌دهد، افزایش تخصیص کربن به زیست توده زیرزمینی گیاه تأثیر بیشتری بر چیرگی گیاهان چوبی در علفزارها و مرتع‌ها پس از عبور از آشفته‌گی دارد. از سوی دیگر، احتمال دارد گیاهان چوبی از راه افزایش تخصیص کربن به پایه‌ها (اندام‌های زیرین)، تمایل بیشتری به بازتولید رویشی از راه سیستم‌های ریشه‌ای داشته باشند که در پایان چیرگی گیاهان چوبی را سرعت می‌بخشد (Devine *et al.*, 2017).

در سطح کل گیاه، غلظت بالای گاز دی‌اکسیدکربن اتمسفر گستره وسیعی از پاسخ‌های رشد را براساس سایر عامل‌ها و شرایط محدودکننده مشترک از جمله عامل‌های محدودکننده منابع (نور، نیتروژن و آب)، شرایط تنش (گرما و یخبندان)،

تراکم و تفاوت‌های گونه‌ای، ایجاد می‌کند. بیان این نکته ضروری است که یک جامعه گیاهی ممکن است دارای گونه‌های زیادی باشد که به هیچ وجه به غلظت زیاد گاز دی‌اکسیدکربن واکنش نشان ندهند. بنابراین، پیش‌بینی اثرهای غنی‌سازی غلظت گاز دی‌اکسیدکربن بر گیاهان باید با احتیاط و در چارچوب سایر عامل‌های محرک و محدودکننده انجام شود (Luvuno *et al.*, 2018).

گرم شدن زمین - در دهه‌های اخیر، افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن و گرم شدن کره زمین اثرهای چشمگیری بر علفزارها و بوم‌نظام‌های مرتعی (از جمله ساختار، عملکرد، توزیع و زیست جامعه‌های گیاهی) داشته‌اند. بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارهای جهان با توجه به مقدار بارندگی، دمای سالیانه و تبخیر و تعرق موجود بین بوته‌زارهای بیابانی و جنگل‌ها قرار دارند. در آینده، اگر اقلیم گرم و خشک‌تر شود یا فراوانی، اندازه و مدت خشکسالی افزایش یابد، علفزارهای امروزی در برخی منطقه‌ها ممکن است به بوته‌زارهای بیابانی تبدیل شوند. در مقابل، جنگل‌ها نیز می‌توانند به علفزار تغییر یابند و افزایش پوشش گیاهان چوبی که در دهه‌های اخیر رخ داده است، ممکن است با فراوانی بیشتر خشکسالی‌های گرم، کاهش یابد (Bailey, 2014).

شبیه‌سازی‌های گرم شدن زمین (اقلیم) زیر تأثیر افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن اتمسفر تغییرهای آشکاری در راستای بوم‌نظام‌های زیر چیرگی گیاهان چوبی را پیش‌بینی می‌کند. روند تغییرهای فصل‌های خشک یا فصلی بودن بارندگی نیز بر تعادل بین گیاهان علفی و چوبی تأثیر می‌گذارد (Bailey, 2014). افزایش بارندگی مرتبط با گرم شدن زمین می‌تواند محرکی برای چیرگی گیاهان چوبی باشد. میانگین بارندگی سالانه^۱، پتانسیل «ظرفیت برد^۲» و بیشینه پوشش گیاهان چوبی را تعیین می‌کند.

در صورتی که میانگین بارندگی سالانه در حدود ۶۵۰ تا ۱۰۰۰ میلی‌متر باشد بر افزایش گیاهان علفی، تأثیر می‌گذارد و آشفستگی‌های محیطی تا حدی به حفظ پایداری آن‌ها در مقابل توسعه گیاهان چوبی کمک می‌کند. در حالی که چنانچه میانگین بارندگی سالانه به ۲۰۰۰ میلی‌متر برسد، به دلیل نبود تعادل بین پوشش گیاهی و اقلیم، افزایش بارندگی در منطقه‌های مرطوب آشفستگی‌های محیطی کمترین تأثیر را خواهد داشت. در منطقه‌هایی که میانگین بارندگی سالانه بیش از ۲۰۰۰ میلی‌متر باشد سیستم‌های جنگلی با پوشش گیاهان چوبی بدون توجه به رخدادهای آشفستگی، گسترش یافته و چیره می‌شوند (Devine *et al.*, 2017).

به طور کلی، اگرچه وجود بارندگی عامل تعیین‌کننده کلیدی پوشش گیاهان چوبی در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها است (Devine *et al.*, 2017)، باید به این نکته توجه داشت که بسیاری از منطقه‌ها که در حالت بسیار پایین‌تر از پتانسیل پوشش گیاهی چوبی خود قرار دارند به ظاهر زیر محدودیت‌هایی از جمله عامل‌های زمین‌ریخت‌شناسی، خاک، توپوگرافی، آشفستگی و تغییر کاربری زمین قرار می‌گیرند (Sankaran *et al.*, 2005). بنابراین، آگاهی از تعامل بین اقلیم و آشفستگی برای درک کامل سیستم‌های علفزار، مرتع و جنگل ضروری است. افزون بر این، تغییرهای دما بر کنش‌های بین بارندگی و پوشش گیاهان چوبی تأثیر می‌گذارد. افزایش دما موجب افزایش تبخیر و تعرق می‌شود و به طور موثری بر نقش بارندگی تأثیرگذار است. ضمن این‌که، رویدادهای خشکسالی شدید نیز موجب کاهش گیاهان چوبی می‌شود. تأثیر گرم شدن زمین

نیز می‌تواند در سطح گونه برای پدیدار شدن و بقای نهال گیاهان چوبی در سیستم‌های علفزار و مرتع‌ها به صورت منطقه‌ای متفاوت باشد و به ویژگی‌ها و ترکیب گونه‌های موجود در منطقه بستگی دارد (Devine *et al.*, 2017).

توپوگرافی و خاک - در مقیاس وسیع، ویژگی‌های خاک (به ویژه عمق و بافت خاک) متأثر از اقلیم و توپوگرافی است. گیاهان علفی و چوبی سازگاری‌های متفاوتی برای بهره‌برداری از این ویژگی‌های خاک دارند. میزان و حجم ریشه گیاهان به طور تصاعدی با افزایش عمق خاک کاهش می‌یابد، با این وجود، گیاهان چوبی به طور معمول ریشه‌های عمیق‌تری نسبت به گیاهان علفی دارند (Canadell *et al.*, 1996). گیاهان علفی دارای سیستم ریشه‌ای متراکم و فیبری با نفوذ عمقی محدود هستند که برای بهره‌برداری از منابع در ۲۰ تا ۳۰ سانتی‌متر عمق خاک، جایی که آب و مواد غذایی به بیشینه مقدار می‌رسند، وجود دارند. از این رو، به طور معمول در خاک‌های سطحی با بافت ریز و کم‌عمق که آب و مواد غذایی را در نزدیکی سطح نگه می‌دارند، گسترش پیدا می‌کنند. گیاهان چوبی در خاک‌های عمیق با بافت درشت که به راحتی ریشه‌های آن‌ها نفوذ و جذب مواد غذایی شسته‌شده از لایه‌های بالایی را آسان می‌سازد، گسترش بهتری دارند (Schenk & Jackson, 2002).

الگوهای ریشه‌دهی متضاد گیاهان علفی و چوبی زیربنایی برای «نظریه دولایه^۱» است که استفاده متفاوت از منابع خاک کم عمق و عمیق‌تر توسط گیاهان علفی و چوبی را تعیین می‌کنند. به نظر می‌رسد این نظریه به طور عمده در انواع بوم‌نظام‌های خشک و نیمه‌خشک کاربرد دارد، با این وجود، در منطقه‌های مرطوب با سطح آب کم عمق، جایی که گیاهان چوبی و علفی اغلب عمق ریشه‌زایی همسانی دارند و برای دستیابی به رطوبت در عمق یکسان خاک با هم رقابت می‌کنند، کاربرد کمتری دارد. تعامل‌ها میان ویژگی‌های توپوگرافی و ویژگی‌های گیاهان علفی و چوبی ممکن است به این موضوع که چرا برخی از علفزارها به چیرگی گیاهان چوبی مقاوم و برخی دیگر حساس هستند، پاسخ دهند (Knoop & Walker, 1985). بنابراین، گیاهان چوبی با سیستم ریشه‌ای دوگانه، می‌توانند از گستره وسیعی از آب و مواد غذایی موجود در عمق خاک در فصل رشد بهره‌گیرند (Priyadarshini *et al.*, 2015).

چیرگی گیاهان چوبی در خاک‌هایی با رطوبت بالا و غنی از مواد غذایی صورت می‌گیرد. با این حال، رشد گیاهان چوبی در خاک غنی از مواد غذایی ممکن است به جای اثر، علت را نشان دهد، زیرا وجود درختان موجب بهبود کیفیت خاک می‌شود که بیشتر از راه فرایندهای تثبیت نیتروژن و انباشت لاشبرگ است. در برخی از منطقه‌ها با وجود غنی بودن از مواد غذایی کاهش پوشش گیاهان چوبی مشاهده شده است که بیشتر در نتیجه رقابت گیاهان چوبی با گیاهان علفی است (مانند زمین‌های کشاورزی رهاشده). افزون بر این، دسترسی به مواد غذایی می‌تواند با عامل بارندگی در تعامل باشد تا بر پویایی گیاهان چوبی و علفی تاثیر گذارد. از سوی دیگر، دسترسی به مواد غذایی و ارتباط آن با ساختار زمین‌شناسی ممکن است بر جوامع پوشش گیاهی بوسیله فعل و انفعال‌های پیچیده با بروز آشفتنگی‌ها (از جمله گیاهخواری) تأثیر گذارد. بنابراین، به نظر می‌رسد اگرچه برهمکنش بین ویژگی‌های خاک و آشفتنگی‌ها نقش مهمی در تنظیم پوشش گیاهان چوبی دارد، اما این تاثیرها در منطقه‌های خشک به علت رقابت زیادت‌ر گیاهان چوبی و علفی، برجسته‌تر است (Devine *et al.*, 2017).

عامل‌های کوتاه‌مدت

گیاه‌خواری - تفسیر اثر چرای علف‌خواران بر چیرگی گیاهان چوبی با مقیاس مکانی و زمانی متفاوت است. چرای سنگین علف‌خواران از نظر تاریخی موجب کاهش پوشش گیاهی زمین و تسریع فرسایش بادی در منطقه‌های بادگیر شده است. رسوب‌های بادی با حذف گیاهان علفی (از راه مدفون کردن)، جایگزینی گیاهان چوبی را سرعت می‌بخشد تا از این راه تبدیل علفزار به گیاهان چوبی در منطقه بادگیر که پوشش گیاهی آن به وسیله چرای علف‌خواران حذف شده است را تسریع بخشند (Peters et al., 2006). این نمونه نشان می‌دهد در بررسی اثرهای چرای علف‌خواران باید با توجه به ویژگی‌های گیاهان علفی و چوبی، شرایط منطقه و تاریخچه کاربری زمین‌ها ارزیابی شود (Devine et al., 2017).

تأثیر چرای علف‌خواران بر مقدار چیرگی گیاهان چوبی، به دلیل تفاوت در ویژگی‌های منطقه‌ها یا شدت، مدت یا زمان چرا (درجه گیاه‌خواری) می‌تواند متغیر باشد. با توجه به بررسی‌های صورت گرفته درباره مقدار تأثیر چرای علف‌خواران بر چیرگی گیاهان چوبی مرتع‌ها، چرای علف‌خواران موجب کاهش پوشش گیاهان علفی می‌شود که این موضوع میزان رقابت برای دستیابی به آب را به نفع گیاهان چوبی کاهش می‌دهد و این موضوع موجب افزایش نسبی گیاهان چوبی در مرتع‌ها می‌شود. چرای دام در منطقه‌های خشک ترکیب گیاهان علفی را از گونه‌های چندساله به گونه‌های یکساله تغییر می‌دهد که می‌تواند رطوبت خاک را زیر تأثیر قرار دهد. چرای دام نه تنها محیط رقابتی را برای پوشش گیاهان چوبی مناسب می‌کند، بلکه فراوانی آتش‌سوزی‌های طبیعی را کاهش می‌دهد و شدت آتش‌سوزی‌ها را به دلیل کمبود منابع سوخت پایین می‌آورد که موجب چیرگی گیاهان چوبی می‌شود (Devine et al., 2017). افزون بر این، گیاه‌خواری ممکن است بر مقدار پوشش نسبی گیاهان چوبی اثری نداشته باشد. به عبارت دیگر، سرشاخه‌خواری دام‌های اهلی و وحشی چیرگی گیاهان چوبی را با سرشاخه‌خواری از گیاهان چوبی مستقرشده در برخی از بوم‌نظام‌های طبیعی محدود یا آهسته می‌سازد (Batista et al., 2014). استفاده ترجیحی از گیاهان چوبی توسط سرشاخه‌خواران وحشی یا مصرف بذره‌های این گیاهان توسط شکارچیان بذر ممکن است به حفظ جامعه‌های علفزار کمک کند. فعالیت‌های سرشاخه‌خواران وحشی می‌تواند از حضور گیاهان بوته‌ای، درختچه‌ای و درختی جلوگیری کند و مانع از چیرگی گیاهان چوبی شود و گیاهان چوبی را در ارتفافی آسیب‌پذیر در برابر آتش نگه دارد.

فراوانی سرشاخه‌خواران وحشی از نظر مکانی و زمانی متفاوت است و این موضوع اثرهای بسیار متغیر بر چیرگی گیاهان چوبی دارد. درک سازوکارهایی که به چیرگی گیاهان چوبی کمک می‌کنند به ویژه در منطقه‌هایی که چرای علف‌خواران اهلی همراه با سرشاخه‌خواران حیات وحش که فعالیت آن‌ها بر ترکیب و فراوانی گیاه نیز تأثیر می‌گذارد، دشوار است. در برخی از موردها، جمعیت سرشاخه‌خواران وحشی ممکن است توسط جانوران دیگر کاهش یابد یا اگر به عنوان رقیب در استفاده از علوفه با علف‌خواران اهلی در نظر گرفته شوند، توسط مدیران و بهره‌برداران حذف شوند. در این موردها، اثرهای چرای علف‌خواران اهلی، با حذف سرشاخه‌خواران وحشی تقویت می‌شود. حفظ جمعیت سرشاخه‌خواران وحشی در سیستم‌هایی که برای چرای علف‌خواران اهلی مدیریت می‌شوند، ممکن است به کنترل جمعیت‌های گیاهان چوبی کمک کند و همزمان موجب افزایش تنوع زیستی شود و فرصت‌هایی را برای کسب درآمد از راه شکار و گردشگری مهیا کند (Steven et al., 2017).

آتش‌سوزی - در دوره‌های تاریخی، آتش‌سوزی در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها به صورت طبیعی رخ داده است، اگرچه در حال حاضر بیشتر آتش‌سوزی‌ها توسط انسان ایجاد می‌شود و در برخی از موردها به عنوان ابزار مدیریتی برای کاهش

گیاهان چوبی و دستیابی به نتایج بوم‌شناختی ویژه از آن استفاده می‌شود. آتش با سرکوب استقرار نهال گیاهان چوبی (نرسیدن به مرحله بازتولید) و کاهش فراوانی پوشش گیاهان چوبی، زیست‌توده گیاهان چوبی را کاهش می‌دهد و منطقه را برای آتش‌سوزی بعدی حساس می‌کند و به حفظ آن به عنوان بوم‌نظام‌های باز (چیرگی گیاهان علفی) کمک می‌کند. تغییرها در فراوانی، فصلی بودن (یا تغییر در شدت) و بزرگی حجم آتش اثرهای متفاوتی را بر گیاهان چوبی می‌گذارد. این موضوع با تعیین درجه‌های مختلف تحمل آتش توسط گونه‌های گیاهی پیچیده‌تر می‌شود و در پایان ترکیب و فراوانی گونه‌ها را زیر تاثیر قرار می‌دهد (Devine *et al.*, 2017).

از مهم‌ترین عامل‌های منطقه‌ای محرک و تسهیل‌کننده چیرگی گیاهان چوبی، کاهش دوره‌های بروز آتش‌سوزی است که گونه‌های چوبی را توانا می‌سازد سریع‌تر از آن‌چه بهره‌برداران و مدیران بتوانند آن‌ها را با موفقیت مدیریت و حذف کنند، استقرار یابند (Luvuno *et al.*, 2018). یکی از عامل‌های کاهش آتش‌سوزی‌ها، کاهش گونه‌های علفی و یکساله‌ها می‌باشد که به عنوان منبع آتش و مواد آتشگیر عمل می‌کنند. کاهش منبع اشتعال بر اثر چرای بیش از حد علفخواران و یا به علت خشکسالی‌های اخیر رخ می‌دهد که این موضوع به طور غیرمستقیم چیرگی گیاهان چوبی را به دنبال دارد. رخ ندادن آتش‌سوزی‌های دوره‌ای، استقرار گیاهان چوبی را آسان می‌کند و چیرگی آن‌ها در بوم‌نظام‌های مرتعی را نسبت به گیاهان علفی به دنبال دارد. البته، با توجه به بررسی‌های صورت گرفته این آتش‌سوزی‌ها تا حدودی توانایی جلوگیری از چیرگی گیاهان چوبی را دارند ولی پس از مدتی این پتانسیل کاهش می‌یابد (Wilcox *et al.*, 2018).

ارائه مدل مفهومی فرایند انتخاب گونه در چیرگی گیاهان چوبی

سازوکارهای متنوعی برای تشخیص پدیده چیرگی گیاهان چوبی مربوط به بسیاری از گونه‌های گیاهی چوبی که در هر منطقه جغرافیایی مشاهده می‌شود، وجود دارند. آشنایی با گیاهان چوبی به‌عنوان یک گروه عملکردی بوم‌نظامی، شایسته بررسی برای یک پدیده جهانی (چیرگی گیاهان چوبی) است. با این وجود، جنبه مهم دیگری که نادیده گرفته می‌شود این است که شمار بسیار اندکی از گونه‌های چوبی موجود در گیاهان یک منطقه، به عنوان گیاهان چوبی جایگزین شده در فرایند گسترش و غالبیت گیاهان چوبی چیرگی پیدا کرده‌اند. با این حال، گونه‌های چوبی زیادی با شکل‌های رویشی مختلف وجود دارند که از تغییرهای عامل‌های محرک بهره می‌برند، اما گياه‌افزایی نشده و گسترش پیدا نکرده‌اند (Barger *et al.*, 2011).

گزینش گیاهان چوبی به منظور چیرگی آن‌ها در جامعه‌های گیاهی نشان می‌دهد که ممکن است عامل‌های مختلفی بر این پدیده تأثیرگذار باشند. افزون بر ویژگی‌های متفاوت گیاهان چوبی، ممکن است این موضوع متأثر از اهمیت نسبی عامل‌های محرک مختلف باشد. چرای علفخواران، مهار آتش، افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن، نوسان‌های اقلیم و موردهای مشابه اثرهای مثبت غیرگزینشی بر بسیاری از گونه‌های گیاهی چوبی در گیاهان موجود در یک منطقه دارند. با این حال، تنها شمار اندکی از گونه‌های چوبی می‌توانند یک جمعیت زنده در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها ایجاد نمایند (Stiven *et al.*, 2016).

در یک منطقه، سیمای سرزمین و فراوانی گونه‌ها از میان دنباله‌ای از مانع‌های^۱ محیطی و ویژگی‌های گیاهی عبور می‌کند، به عبارتی گونه‌هایی با ترکیب و ویژگی‌های ناهمگن و متفاوت می‌توانند در یک منطقه استقرار یابند. یک یا چند مورد از این مانع‌ها ممکن است با ایجاد تغییرهایی که عامل‌های محرک چیرگی گیاهان چوبی را ایجاد می‌کنند، به تدریج موجب عبور از این مانع‌ها شده و ورود گیاهان چوبی به جامعه علفزار را آسان کنند. فرایند توالی می‌تواند مانع‌هایی برای چیرگی گیاهان بوته‌ای، درختچه‌ای و درختی برای ورود و گیاه‌افزایی در جامعه علفزار، ایجاد نماید (شکل ۲). افزون بر این،

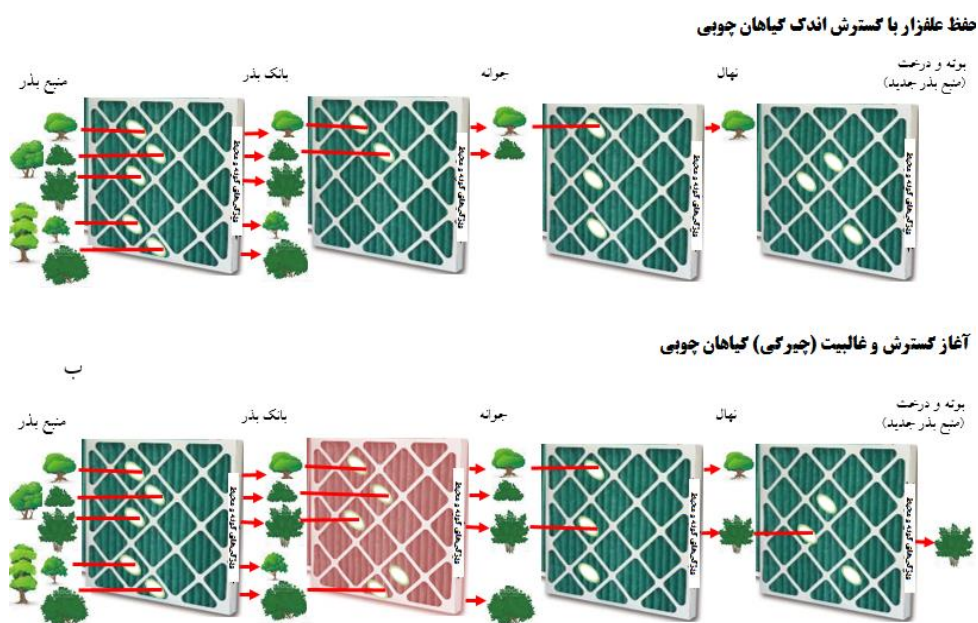
حذف گونه‌های چوبی در عبور از این مانع‌ها به احتمال زیاد در مرحله‌های آسیب‌پذیرتر رشد جمعیت آن‌ها از جمله زنده‌مانی بذر، پراکنش بذر، جوانه‌زنی بذر و استقرار نهال اتفاق می‌افتد. هر یک از این مانع‌ها، بر فرایندها و مرحله‌های پدیده چیرگی گیاهان چوبی تاثیر می‌گذارند و هر کدام ممکن است یک گلوگاه مستعد برای چیرگی گیاهان چوبی باشد (Stiven *et al.*, 2016).

مانع‌های رشد، به محدود شدن استقرار و پیشرفت گونه‌های چوبی از یک مرحله به مرحله بعدی می‌انجامد (شکل ۲). هر مانع ممکن است از چندین چالش مستقل و تعاملی برای رشد و بقای گونه‌های چوبی تشکیل شده باشد (مانند پراکنش، شکار، کمبود مواد غذایی، آشفستگی). در این نمونه فرضی، یک یا چند مانع از نفوذ هر یک از گونه‌های چوبی موجود در گیاهان علفزار جلوگیری می‌کند (شکل ۲، الف). تغییر کاربری زمین‌ها موجب می‌شود که بر یک مانع چیره شود و به دو گونه دیگر اجازه می‌دهد تا به مرحله نهال برسند (شکل ۲، ب، از سمت چپ مانع دوم). با این حال، رشد و استقرار یکی از این گونه‌ها توسط مانع مرحله بعدی محدود می‌شود؛ درحالی‌که گونه دیگر از آن مانع عبور می‌کند (Stiven *et al.*, 2016).

بحث و نتیجه‌گیری

پدیده جهانی چیرگی گیاهان چوبی بیانگر افزایش فراوانی، گسترش و توزیع گیاهان چوبی در جامعه‌های گیاهی بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارهای سراسر جهان است. این موضوع در دو سده اخیر با شدت زیادی در حال رخداد است و در همه اقلیم‌ها از جمله اقلیم‌های خشک، نیمه‌خشک، نیمه‌مرطوب، گرمسیری، نیمه‌گرمسیری، معتدل و قطبی گزارش شده است. دلیل‌های چیرگی گیاهان چوبی هنوز چیزی شبیه یک جورچین^۱ است و ممکن است چندین محرک با هم در تعامل باشند. درباره تعیین میزان اهمیت این محرک‌ها و درک مقدار تعامل آن‌ها با یکدیگر هم‌رایی وجود ندارد، اما در مقابل نبود تعامل‌ها قطعیت‌های زیادی وجود دارد.

عامل‌های بلندمدت مانند نوسان‌های اقلیم و غلظت گاز دی‌اکسیدکربن ممکن است چیرگی گیاهان چوبی را افزایش دهند. از سوی دیگر، مدیریت آتش و گیاه‌خواری (سرشاخه‌خواری) ابزارهایی به منظور کاهش چیرگی گیاهان چوبی هستند. عامل‌هایی مانند تغییرها در نوع و میزان بارش، گیاه‌خواری، تناوب آتش‌سوزی و ویژگی‌های خاک احتمال و میزان پوشش گیاهان چوبی و دامنه گستره آن را در منطقه‌های مختلف در سطح محلی تغییر می‌دهند. با این وجود، تاکنون توضیحی برای بروز این پدیده در سطح جهانی گزارش نشده است. باید به این نکته توجه داشت که سازوکارهای پدیده چیرگی گیاهان چوبی در منطقه‌های مرطوب یا خشک با یکدیگر متفاوت هستند. عامل‌ها و زمینه‌های مستعد چیرگی گیاهان چوبی به راحتی در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها کارایی ندارند و زمینه منطقه‌ای^۲، کلید و عامل موثری به منظور تفسیر این روندها می‌باشد. بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها زیر سلطه تیره‌های مختلف گیاهی با مجموعه‌های مختلف از ویژگی‌های زیستی هستند که بر حساسیت یک منطقه بر چیرگی گیاهان چوبی تاثیر می‌گذارد.



شکل ۲- مدل مفهومی فرایند انتخاب گونه در پدیده چیرگی گیاهان چوبی در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارها (برگرفته از Steven *et al.* 2016).

امروزه مشخص شده است که گیاهان چوبی نقش مهمی در حفظ فرآیندهای بوم‌نظام در بوم‌نظام‌های مرتعی و علفزارهای تخریب‌شده دارند. در نتیجه، گیاه‌افزایی آن‌ها در حال حاضر بیشتر به عنوان نشانه -نه علت- تخریب مورد توجه قرار گرفته است. از سوی دیگر، چیرگی گیاهان چوبی روند سبز شدن جهان را تایید می‌کند و در نتیجه نظریه‌های معمول در مورد کاهش تعادل کربن خشکی و گسترش بیابان‌ها را زیر پرسش می‌برد.

بیشتر بررسی‌ها درباره چیرگی گیاهان چوبی، بر علفزارها متمرکز شده است که تولید علوفه مورد استفاده برای دامداری سنتی را تامین می‌کنند. با این حال، افزایش درختچه‌ها و گیاهان بوته‌ای پدیده‌ای پیچیده و چندوجهی است و درک پیامدهای بوم‌شناختی مربوط به آن، نیازمند دیدگاه جامع‌تری است. در این راستا، ضروری است شمار جانوران و فرآیندها و خدمات‌های بوم‌نظامی که بر آن تأثیر می‌گذارند، مورد توجه قرار گیرند. افزون بر این، به منظور درک بیشتر، گستره کاملی از تأثیرهای بوم‌شناختی چیرگی گیاهان چوبی باید بررسی شوند که فرضیه تأثیر شرایط محیطی در جایگزینی گونه‌ها را تقویت می‌کند.

منابع

خون‌سیاوشان، سیران؛ شاکری، زاهد؛ محمدی سمانی، کیومرث؛ معروفی، حسین. (۱۴۰۰). تأثیر نوع دام و شدت چرا بر ترکیب و تنوع پوشش گیاهی در جنگل‌های آرمده شهرستان بانه. *فصلنامه علمی پژوهش و توسعه جنگل*، ۷ (۲)،

۲۱۳-۲۳۴

- رضائی، روح‌اله؛ احمدی، عباس؛ عبدی، نوراله؛ ترنج‌زر، حمید. (۱۴۰۱). تاثیر آتش سوزی بر ترکیب، تراکم و تنوع پوشش گیاهی و بانک بذر خاک (مطالعه موردی: مراتع کنگاور) مرتع، ۱۶(۴)، ۷۲۹-۷۴۴.
- Acharya, B., Kharel, G., Zou, C., Wilcox, B., & Halihan, T. (2018). Woody plant encroachment impacts on groundwater recharge: A review. *Water*, 10, 1466. <https://doi.org/10.3390/w10101466>
- Archer SR, Anderson EM, Predick KI, Schwinning S, Steidl RJ, Woods SR (2017). Woody plant encroachment: causes and consequences. In *Rangeland Systems: Processes, Management, Challenges*. Edited by Briske DD. *Springer*;25-84.
- Bailey, R.G. (2014). *Ecoregions: The ecosystem geography of the oceans and continents*. New York: Springer.
- Barger NN, S. Archer, J. Campbell, C. Huang, J. Morton, & A.K. Knapp. (2011). Woody plant proliferation in North American drylands: A synthesis of impacts on ecosystem carbon balance. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 116:G00K07. doi: 10.1029/2010JG001506.
- Batista, W.B., A.G. Rolhauser, F. Biganzoli, S.E. Burkart, L. Goveto, A. Maranta, A.G. Pignataro, N.S. Morandeira, & M. Rabadán. (2014). Savanna plant community types at El Palmar National Park (Argentina). *Darwiniana, Nueva Serie* 2: 5–38.
- Bettenfeld P., Fontaine F., Trouvelot S., Fernandez O. & Courty P.E. (2019). Woody Plant Declines. What's Wrong with the Microbiome?. *Trends in Plant Science*. TRPLSC 1916 No. of Pages 14
- Bond, W.J., & G.F. Midgley. (2000). A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology* 6: 865–869.
- Canadell, J., R.B. Jackson, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala, & E.D. Schulze. (1996). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583–595.
- D'Odorico, P., G.S. Okin, & B.T. Bestelmeyer. (2012). A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology* 5: 520–530.
- Devine. A. P, Robbie A. McDonald T. Q. Ilya M. D. Maclean. (2017). Determinants of woody encroachment and cover in African savannas. *Oecologia* 183:939–951
- Eldridge, D.J. & Soliveres, S. (2015). Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany* 62: 594–608.
- Eldridge, D.J., M.A. Bowker, F.T. Maestre, E. Roger, J.F. Reynolds, & W.G. Whitford. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14: 709–722.
- Knoop, W.T., & B.H. Walker. (1985). Interactions of woody and herbaceous vegetation in southern African savanna. *Journal of Ecology* 73: 235–253.
- Luvuno, L., R. Biggs, N. Stevens, & K. Esler. (2018). Woody encroachment as a social-ecological regime shift. *Sustainability* 10(7):2221. <https://doi.org/10.3390/su10072221>
- Maestre Fernando T, David J. Eldridge & Santiago Soliveres. (2016). A multifaceted view on the impacts of shrub encroachment. *Applied Vegetation Science* 19: 369–370
- Peters, D.P.C., B.T. Bestelmeyer, J.E. Herrick, E.L. Fredrickson, H.C. Monger, & K.M. Havstad. (2006). Disentangling complex landscapes: New insights into arid and semiarid system dynamics. *Bioscience* 56: 491–501.
- Priyadarshini, K., H.H. Prins, S. de Bie, I.M. Heitknig, S. Woodborne, G. Gort, K. Kirkman, F. Ludwig, T.E. Dawson, & H. de Kroon. (2015). Seasonality of hydraulic redistribution by trees to grasses and changes in their water-source use that change tree–grass interactions. *Ecohydrology*. doi:10.1002/eco.1624.
- Rango, A., Huenneke, L., Buonopane, M., Herrick, J.E. & Havstad, K.M. (2005). Using historic data to assess effectiveness of shrub removal in southern NewMexico. *Journal of Arid Environments* 62: 75–91.
- Sankaran, M., N.P. Hanan, R.J. Scholes, J. Ratnam, D.J. Augustine, B.S. Cade, J. Gignoux, S.I. Higgins, X. Le Roux, F. Ludwig, & J. Ardo. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846–849.

- Schenk, H.J., & R.B. Jackson. (2002). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/ above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90: 480–494.
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M., Quero, J.L., Bowker, M.A. & Gallardo, A. (2014). Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1408–1416.
- Stevens, N., C.E.R. Lehmann, B.P. Murphy, & G. Durigan. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*. doi:10.1111/gcb.13409.
- Wilcox Bradford P, Andrew Birt, Samuel D Fuhlendorf & Steven R Archer. (2018). Emerging frameworks for understanding and mitigating woody plant encroachment in grassy biomes. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2018, 32:46–52
- Wilcox, B.P., M.K. Owens, R.W. Knight, & R.K. Lyons. (2005). Do woody plants affect streamflow on semiarid karst rangelands? *Ecological Applications* 15: 127–136.

Driving Factors and Key Contexts for Emergence of Woody Plant Encroachment in Rangeland Ecosystem

Ghehsareh Ardestani, E., Mansori, S.,¹ and Khedrigharibvand, H.²

The phenomenon of woody plant encroachment (WPE) has been recognized as a global example of the transition and change in vegetation composition, which occurs in grasslands and rangeland ecosystems around the world. Considering the scope of this phenomenon and its impacts on the ecological services and the livelihood of millions of local people, it is necessary to investigate the factors and contexts of the phenomenon emergence. By reviewing related studies of the phenomenon in natural ecosystems, this paper examines and recognizes the factors and effective areas and contexts of its emergence. In general, the summary of the research showed that long-term factors such as climate, soil and human management and short-term factors including climate fluctuations and human activities affect WPE, the dynamics of woody plants and the species composition of each region. In addition, at the local level, changes in the amount and type of precipitation, herbivory, types of fires, and soil characteristics affect the probability of the abundance of woody plants and the WPE phenomenon. This research suggests that future research should examine and identify a combination of traits of woody plants needed to cross all obstacles and stages of WPE, this will help to explain the WPE phenomenon in the past and its prediction in the future.

Keywords: Characteristics of woody plants, Grasslands, Long-term and short-term factors, Rangeland ecosystems, Woody plant encroachment.

1. Corresponding author, Email: shahrammansoori@gmail.com

2. Assistant Professor, Ph.D. Student and Assistant Professor of Shahrekord University, Shahrekord, respectively.