تأثیر تنش خشکی بر تبادلات گازی در دو گونه بلوط ایرانی (*Quercus brantii*) و وی‌ول (*Quercus libani*)

مریم سی‌سخت نژاد [۱]، رقیه ذوالفقاری [۲،*]

[۱] دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشگاه یاسوج
[۲] دانشیار دانشکده کشاورزی و پژوهشکده منابع طبیعی و زیست‌محیطی دانشگاه یاسوج
[*] پست الکترونیک نویسنده مسئول: zolfaghari@yu.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۰۷/۲۹ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۱۰/۰۵)

چکیده

خشکی ازجمله تنش‌های محیطی مهم است که بر رشد و نمو گیاهان اثر منفی می‌گذارد و مطالعه تبادلات گازی در شرایط تنش خشکی می‌تواند به شناسایی فاکتورهای مؤثر در مقاومت به این تنش کمک کند. از آنجایی‌که جنگل‌های زاگرس با اقلیم مدیترانه‌ای جز جنگل‌های خشکی‌گرا هستند، بنابراین این تحقیق به‌منظور بررسی تأثیر تنش خشکی بر روی تبادلات گازی دو گونه بلوط ایرانی *Quercus brantii* و وی‌ول *Quercus libani* صورت گرفت. تیمارهای موردنظر شامل ۴ سطح (۱۰۰، ۷۰، ۵۰ و ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) بود که در شرایط گلخانه‌ای اعمال شد. نهال‌های درنظر گرفته‌شده برای تنش کمبود آب آبیاری نشدند تا به ظرفیت مزرعه‌ای موردنظر (۷۰، ۵۰ و ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) رسیدند، ولی نهال‌های کنترل هر روز آبیاری گردیدند تا محتوی آب خاک گلدان‌ها در حدود ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای نگه داشته شود. نتایج نشان داد که تیمار تنش کمبود آب سبب کاهش معنی‌داری در هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز، هدایت مزوفیلی و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای به محیطی و تعرق شد. همچنین گونه وی‌ول فتوسنتز، کارایی مصرف آب و تعرق بیشتری نسبت به بلوط ایرانی داشت. به‌طورکلی می‌توان نتیجه‌گیری کرد که در هر دو گونه محدودیت روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای باعث کاهش فتوسنتز گردید. همچنین گونه وی‌ول با داشتن کارایی مصرف آب بالاتر و کاهش کمتر درصد تغییرات پارامترهای گازی از مکانیسم تحمل به خشکی و گونه بلوط ایرانی از مکانیسم اجتناب از خشکی در زمان تنش بهره می‌جوید.

واژه‌های کلیدی: بلوط، تنش آب، زاگرس، فتوسنتز، محدودیت روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای

مقدمه

جنگل‌های زاگرس در غرب ایران واقع هستند که از ترکیه در شمال غرب ایران شروع‌شده و به‌موازات آن تا مرز عراق و به سمت پایین تا خلیج‌فارس و به سمت مرکز تا بیابان‌های مرکزی ایران گسترش دارند. این منطقه حدود ۱۵۰۰ کیلومتر طول و ۴۰۰ کیلومتر عرض دارد و مساحت آن حدود ۴۰۰ هزار کیلومترمربع می‌باشد. ۶۹ درصد فلور ایران را عناصر این ناحیه تشکیل می‌دهد (ثابتی، ۱۳۷۳). این منطقه را به دو بخش زاگرس شمالی و جنوبی تقسیم نموده‌اند، زاگرس شمالی رویشگاه ویژه Olivier *Quercus libani* است که البته در قسمت‌هایی از این حوزه با *Q. infectoria* Olivier یا *Q. brantii* lindl. یا با هر دو مخلوط می‌گردد؛ اما زاگرس جنوبی که دارای اقلیم خشک‌تری نسبت به زاگرس شمالی است، رویشگاه ویژه گونه *Q. brantii* است (مروی

مهاجر، ۱۳۸۵). جنگل‌های زاگرس به علت دارا بودن اقلیم مدیترانه‌ای دارای فصل خشک طولانی در طی دوره رویش گیاهی و پراکنش نامنظم بارندگی در طول سال بوده و درنتیجه مقدار آب در دسترس در این جنگل‌ها به‌عنوان یک فاکتور محدودکننده اولیه در تجدیدحیات گونه‌های این مناطق می‌باشد (ذوالفقاری، ۱۳۸۷). نقاط مختلفی از جهان در معرض تنش خشکی می‌باشند، به‌طوری‌که می‌توان اظهار کرد ۲۶٪ از مناطق قابل‌استفاده کره زمین، تحت تأثیر خشکی قرار دارند (Blume, 1986).

تنش خشکی به‌طور مستقیم و غیرمستقیم روی فرآیندهای متابولیکی ازجمله فتوسنتز و تنفس که اساس تولید گیاه می‌باشد، تأثیر می‌گذارد (Meszaros, 2007; Gessler *et al*., 2004)، زیرا پروتوپلاسم گیاه، آب خود را از دست داده و ظرفیت فتوسنتزی کم می‌شود. عوامل مؤثر بر فتوسنتز در طول دوره خشکی شامل محدودیت‌های روزنه‌ای و محدودیت‌های غیرروزنه‌ای یا مزوفیلی می‌باشند (Lawlor, 2002).

روزنه‌ها می‌توانند از طریق بسته‌شدن در دوره‌های کمبود آب، میزان اتلاف آب را کنترل نمایند و به مقاومت گیاه در مقابله با تنش خشکی کمک کنند (Schmidt, 1983). بسته شدن روزنه‌ها یکی از پاسخ‌های مهم جنس بلوط به تنش خشکی است که در گونه‌های مختلف، سطح حساسیت و میزان پاسخ متفاوت است (Acherar & Rambal, 1992). دانشمندان معتقدند که یکی از عوامل مهم در کاهش فتوسنتز بسته شدن روزنه‌ها در شرایط کمبود آب، می‌باشد که سبب کاهش هدایت روزنه‌ای شده و در نهایت کاهش میزان فتوسنتز را به همراه دارد. در واقع محدودیت روزنه‌ای سبب کاهش میزان فتوسنتز و غلظت دی‌اکسید کربن در فضای بین سلولی برگ می‌شود که به‌نوبه خود سبب جلوگیری از سوخت‌وساز گیاه می‌شود (Lawlor & Cornic, 2002). همچنین شواهد و مستندات بیانگر آن است که تنش رطوبتی تأثیر مستقیم بر بیوشیمی کلروپلاست نظیر کاهش فعالیت فتوسیستم I و II، بازدارندگی چرخه کالوین و کاهش فسفوریلاسیون نوری دارد (Lawlor, 1995). دانشمندان در بررسی که روی میزان فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در دو گونه *Q. ilex* و *Laurus nobilis* تحت شرایط خشکی انجام دادند، نتایج نشان داد که میزان فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در گونه *Q. ilex* نسبت به گونه *L. nobilis* بیشتر بود و به این نتیجه رسیدند که *Q. ilex* به خشکی مقاوم‌تر است (Arena *et al*., 2008).

در تحقیقی که بر روی سه گونه بلوط زاگرس انجام شد، مشخص نمود که در شرایط تنش خشکی، میزان فتوسنتز گونه‌های مختلف بلوط تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر داشتند و هم‌چنین با افزایش تنش خشکی میزان فتوسنتز کاهش معنی‌داری یافت (نظری، ۱۳۹۰). مطالعه‌ی دیگری که بر روی یک توده طبیعی از *Q. petrea* و *Q. robur* انجام شد، معلوم کرد که بعد از انجام تنش خشکی در این گونه‌ها میزان فتوسنتز کاهش نیافت، بنابراین مشخص شد که این گونه‌ها به خشکی مقاوم می‌باشند (Epron & Dreyer, 1993).

اما در ارتباط با محدودیت‌های غیرروزنه‌ای، صفت هدایت مزوفیلی (میزان فتوسنتز به غلظت CO_2 درون روزنه‌ای) مهم می‌باشد و کاهش هدایت مزوفیلی عامل اصلی محدودکننده فتوسنتز می‌باشد (Barutcular *et al*., 2000; Fischer *et al*., 1998).

بنابراین از آنجا که خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل تأثیرگذار در زنده‌مانی و پراکنش گونه‌های گیاهی اقلیم مدیترانه‌ای محسوب می‌شود (Quero *et al*., 2006). گونه وی‌ول فقط در زاگرس شمالی و گونه بلوط ایرانی در کل زاگرس پراکنش دارد، اما در دو گونه مورد برررسی نمی توان با قطعیت علت عدم حضور گونه وی‌ول را در مناطق مرکزی و جنوبی زاگرس به مقاومت به خشکی نسبت داد. از این‌رو در این تحقیق سازوکارهای مقاومت به خشکی در دو گونه وی‌ول و بلوط ایرانی به همراه توان مقاومت دو گونه مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش‌ها

با توجه به اینکه در منطقه رویشی زاگرس شمالی هر سه گونه بلوط پراکنش دارند، بنابراین با انجام جنگل گردشی در رویشگاه‌های بلوط در شهرستان بانه (استان کردستان)، بذور دو گونه بلوط ایرانی *Quercus brantii* و وی‌ول *Quercus libani* جمع‌آوری شدند. سپس بذور هر پایه درخت مادری در داخل گلدان پلاستیکی در فضای آزاد کاشته شدند (هر گلدان حاوی ۲-۱ بذر). جهت اعمال تنش نهال‌ها به فضای گلخانه (دانشگاه یاسوج) منتقل شدند، قبل از اعمال تنش، ابتدا نهال‌های سالم از هر گونه به ۴ دسته تیمار کنترل و تنش کمبود آب در سه سطح تقسیم شدند و برای هر تیمار حداقل ۵ تکرار در نظر گرفته شد. نهال‌ها در زمان شروع تنش خشکی هشت‌ماهه بودند. نهال‌های درنظر گرفته‌شده برای تنش کمبود آب آبیاری نشدند تا به درصد رطوبت به نسبت ظرفیت مزرعه‌ای (FC[1]) موردنظر (۷۰، ۵۰ و ۳۰ درصد رطوبت ظرفیت مزرعه‌ای) رسیدند، ولی نهال‌های کنترل هر روز آبیاری شدند تا محتوی آب خاک گلدان‌ها در حدود ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای نگه‌داشته شود. پس از اعمال تیمارهای موردنظر، تبادلات گازی گیاه با استفاده از دستگاه ADC (Bioscientific، انگلستان) اندازه‌گیری شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۰ تا ۱۲ صبح و بر روی توسعه‌یافته‌ترین برگ بالایی (آفتابی) انجام شد. تبادلات گازی در دو روز با فاصله زمانی پنج روزه انجام گرفت که در زمان اول میزان تشعشعات فعال فتوسنتزی (PAR) ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع در ثانیه و در زمان دوم با ۵۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه بود. سپس پارامترهای متعددی مانند نرخ فتوسنتز خالص (A) (میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (gs) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، تعرق (E) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، غلظت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (ci) (میلی‌مول)، نسبت دی‌اکسید کربن درون‌سلولی به محیطی (ci/cref) مستقیماً از دستگاه اندازه گیری تبادلات گازی مادون قرمز (*ADC Bioscientific*، انگلستان) جمع‌آوری شدند. برخی از پارامترها نیز مانند هدایت مزوفیلی (مول در مترمربع بر ثانیه) بر اساس رابطه ۱، کارایی مزوفیلی (میکرومول در مترمربع بر ثانیه / مول در میلی‌مول آب) بر اساس رابطه ۲، کارایی مصرف آب (WUE) (میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب) بر اساس رابطه ۳ (سی‌وسه مرده و همکاران، ۱۳۸۳) و کارایی مصرف آب برگ (WUEL) (میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌متر مربع / مترمربع بر ثانیه) بر اساس رابطه ۴ (سی‌وسه مرده و همکاران، ۱۳۸۳) به‌صورت غیرمستقیم و از طریق روابط تجربی تعیین گردیدند.

رابطه ۱ $$\text{هدایت مزوفیلی} = \frac{A}{C_i}$$

رابطه ۲ $$\text{کارآیی مزوفیلی} = \frac{C_i}{g_s}$$

رابطه ۳ $$\text{کارآیی مصرف آب} = \frac{A}{E}$$

رابطه ۴ $$\text{کارآیی مصرف آب برگ} = \frac{A}{g_s}$$

برای انجام تجزیه‌وتحلیل آماری نیز از نرم‌افزار آماری *SPSS*۱۹ استفاده شد. به‌منظور بررسی تأثیر گونه و زمان نهال‌های دو گونه بلوط موردنظر از روی مدل‌های خطی عمومی (GLM) و آنالیز واریانس (ANOVA) داده‌ها با استفاده از روش اندازه‌گیری-های تکراری (repeated measure) استفاده شد. به‌نحوی‌که اثرات ساده و متقابل به‌صورت درون‌گروهی و گونه و تنش نیز به‌صورت بین‌گروهی مورد تجزیه‌وتحلیل قرار گرفت. مقایسات چندگانه میانگین‌ها نیز با استفاده از آزمون دانکن و دوگانه با استفاده از آزمون t-test غیر جفتی با سطح اطمینان ۹۵ درصد انجام شد.

نتایج

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که گونه‌های مختلف در میزان فتوسنتز، کارایی مصرف

[1] Field Capacity

آب و تعرق باهم تفاوت معنی‌دار دارند (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین‌ها نیز نشان داد که گونه وی‌ول فتوسنتز، کارایی مصرف آب و تعرق بیشتری نسبت به بلوط ایرانی دارد (جدول ۲). هم‌چنین نتایج حاصل از تجزیه واریانس در دو زمان مختلف با فاصله زمانی پنج روز برای هدایت روزنه‌ای و کارایی مصرف آب معنی‌دار بود، به‌طوری‌که هدایت روزنه‌ای در زمان دوم کاهش یافت، ولی کارایی مصرف آب در زمان دوم افزایش بیش از ۴۸ درصد را نشان داد (جدول ۳). نتایج حاصل از تجزیه واریانس تنش کمبود آب برای تمام پارامترهای مورد اندازه‌گیری به‌جز کارایی مزوفیلی، کارایی مصرف آب برگ و دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای معنی‌دار بود. نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که با کاهش محتوای آب خاک از ۱۰۰ به ۷۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای خاک، هدایت روزنه‌ای و به همراه آن نرخ تبخیر و تعرق افزایش یافت؛ اما این افزایش تأثیری در نرخ خالص فتوسنتز و سایر پارامترهای فتوسنتزی مورد اندازه‌گیری نداشت. زمانی که محتوای نسبی آب به ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای رسید، نرخ خالص فتوسنتز و هدایت مزوفیلی کاهش معنی‌داری نسبت به حالت کنترل یافت، در حالی‌که کارایی مصرف آب افزایش معنی‌داری را نسبت به تنش ملایم (۷۰ درصد) نشان داد، اما در سایر پارامترهای مورد اندازه‌گیری تغییر معنی‌داری مشاهده نشد. با کاهش بیشتر محتوای آب خاک تا ۳۰ درصد ظرفیت زراعی، علاوه بر فتوسنتز و هدایت مزوفیلی، پارامترهای دیگری مانند هدایت روزنه‌ای، نرخ تبخیر و تعرق و نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی، کاهش معنی‌داری را نسبت به شرایط کنترل نشان دادند (جدول ۴).

همچنین بررسی درصد تغییرات پارامترهای گازی تحت تنش شدید نسبت به کنترل نشان داد که فتوسنتز در گونه وی‌ول ۶۴ درصد و در بلوط ایرانی ۹۴ درصد کاهش، میزان هدایت روزنه‌ای وی‌ول ۸۵ درصد و بلوط ایرانی ۸۷ درصد کاهش، هدایت مزوفیلی در وی‌ول ۶۵ درصد و در بلوط ایرانی ۹۵ درصد کاهش و میزان تعرق نیز در وی‌ول ۵۷ درصد و در بلوط ایرانی ۷۹ درصد کاهش یافت.

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس (میانگین مربعات) صفات مورد بررسی

Table 1. Results of analysis of variance (mean squares) of traits

منبع تغییرات	هدایت روزنه‌ای	فتوسنتز	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب	کارایی مصرف آب داخلی برگ	تعرق	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی
Sources of Variation	(gs)	(A)	(A/Ci)	(Ci/gs)	WUE (A/E)	WUEL (A/gs)	(E)	(Ci)	(Ci/Cref)
Between groups									
Water stress	0.003^{**}	59.9^{**}	0.001^{**}	48.2^{ns}	48.2^{**}	94584.9^{ns}	2.6^{**}	1.98^{ns}	0.001^{**}
Species	0.001^{ns}	0.03^{*}	6.1×10^{-8ns}	62.3^{ns}	62.3^{*}	134550^{ns}	2.1^{*}	0.02^{ns}	1.36^{ns}
Species* Water stress	4.7×10^{-5ns}	5.4^{ns}	3.4×10^{-5ns}	17.5^{ns}	17.5^{ns}	2989.3^{ns}	0.57^{ns}	0.36^{ns}	0.0^{ns}
Error	0.001	3.5	2.4×10-5	18.15	12.65	7154.54	0.84	345.33	0.001
Within groups									
Time	0.002^{*}	4.4^{ns}	5.18^{ns}	1.59^{ns}	78.7^{*}	12692^{ns}	0.015^{ns}	533.6^{ns}	0.003^{ns}
Species* Time	0.001^{ns}	7.8^{ns}	7.14^{ns}	29.8^{ns}	29.8^{ns}	223712^{ns}	1.52^{ns}	61.20^{ns}	0.001^{ns}
Water stress * Time	0.001^{ns}	3.11^{ns}	3.13^{ns}	19.9^{ns}	19.9^{ns}	27685.8^{ns}	0.58^{ns}	355.12^{ns}	0.002^{ns}
Water stress * Species* Time	$\cdot0.001^{ns}$	7.14^{ns}	5.8^{ns}	23.7^{ns}	29.33^{ns}	20970.8^{ns}	0.83^{ns}	75.2^{ns}	0.001^{ns}
Error	0.001	5.1	3.7×10^{-5}	12.52	14.86	10159.24	1.75	229.23	0.001

** در سطح ۰/۰۱ معنی‌دار، * در سطح ۰/۰۵ معنی‌دار، ns معنی‌دار نمی‌باشد.

*, **, ns: significant at 5%, 1% level and not significant.

هدایت روزنه‌ای (gs) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه- فتوسنتز (A) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه- هدایت مزوفیلی (A/Ci) مول در مترمربع در ثانیه- کارایی مزوفیلی (Ci/gs) میکرومول در مترمربع در ثانیه / مول در میلی‌مول آب- کارایی مصرف آب (WUE) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب- کارایی مصرف آب داخلی برگ (WUEL) میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌مترمربع / مترمربع در ثانیه -نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (Ci) میلی‌مول- نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی (ci/cref) - تعرق (E) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه.

Stomatal conductance (gs) mmol H2O $m^{-2}s^{-1}$, Photosynthesis (A) µmol CO2 $m^{-2}s^{-1}$, Conductivity mesophilic (A/Ci) $molm^{2}s^{-1}$, mesophilic of Performance (Ci/gs) $\mu molm^{2}s^{-1}$, Internal leaf water use efficiency (WUE) $\mu molco_{2}mol\ H_{2}O^{-1}$, Internal water use efficiency of leaves (WUEL) µmol CO2 $cm^{2}/m^{2}s^{-1}$, The aperture ratio of carbon dioxide (Ci), mmol. The stomatal ratio of carbon dioxide to the environment (ci/cref), Transpiration (E) mmol $H_{2}O\ m^{-2}\ s^{-1}$).

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات مورد بررسی در گونه‌های مختلف

Table 2. Results of mean comparison of traits in different species

گونه	هدایت روزنه‌ای	فتوسنتز	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب	کارایی مصرف آب داخلی برگ	تعرق	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به
Species	(gs)	(A)	(A/Ci)	(Ci/gs)	WUE (A/E)	WUEL (A/gs)	(E)	(Ci)	(Ci/Cref)
Q. Libani	0.019±0.004a	5.2±0.75a	0.014±0.0012a	21343.3±3336.76a	5.7±1.04a	268.5±248.09a	2.1±0.2a	370±3.4a	0.9±0.004a
Q.Brantii	0.030±0.006a	4.8±0.73b	0.013±0.001a	1000.22±1389.76a	3.38±0.73b	158.59±23.09a	1.6±0.3b	370±4a	0.9±0.004a

حروف یکسان در هر ستون نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین گونه‌های مختلف می‌باشد. اعداد پس از ± اشتباه معیار می‌باشند.

Similar letters in each column indicate insignificant differences between species. Numbers after ± are the standard error.

هدایت روزنه‌ای (gs) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه- فتوسنتز (A) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه- هدایت مزوفیلی (A/Ci) مول در مترمربع در ثانیه- کارایی مزوفیلی (Ci/gs) میکرومول در مترمربع در ثانیه / مول در میلی‌مول آب- کارایی مصرف آب (WUE) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب- کارایی مصرف آب داخلی برگ (WUEL) میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌مترمربع / مترمربع در ثانیه -نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (Ci) میلی‌مول- نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی (ci/cref) - تعرق (E) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه.

Stomatal conductance (gs) mmol H2O $m^{-2}s^{-1}$, Photosynthesis (A) µmol CO2 $m^{-2}s^{-1}$, Conductivity mesophilic (A/Ci) $molm^2s^{-1}$, mesophilic of Performance (Ci/gs) $\mu molm^2s^{-1}$, Internal leaf water use efficiency (WUE) $\mu molco_2mol\ H_2O^{-1}$, Internal water use efficiency of leaves (WUEL) µmol CO2 cm^2/m^2s^{-1}, The aperture ratio of carbon dioxide (Ci), mmol. The stomatal ratio of carbon dioxide to the environment (ci/cref), Transpiration (E) mmol $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$).

جدول ۳- مقایسه میانگین صفات موردبررسی در زمان‌های مختلف

Table 3. Results of mean comparison of traits in different times

زمان	هدایت روزنه‌ای	فتوسنتز	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب	کارایی مصرف آب داخلی برگ	تعرق	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی
Time	(gs)	(A)	(A/Ci)	(Ci/gs)	WUE (A/E)	WUEL (A/gs)	(E)	(Ci)	(Ci/Cref)
1	0.03±0.005a	5.6±0.8a	0.01±0.002a	1404±2218.2a	3.1±0.4b	180.8±22. 9a	1.8±0.2a	364.5±3. 1a	0.9±0.004a
2	0.01±0.005b	4.3±0.5a	0.01±0.001a	18978±3675a	6.07±1.2a	191.1±66.6a	0.9±0.2a	374.7±4.5a	0.9±0.002a

حروف یکسان در هر ستون نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین تیمارهای مختلف می‌باشد. اعداد پس از ± اشتباه معیار می‌باشند.

Similar letters in each column indicate insignificant differences between times. Numbers after ± are the standard error.

هدایت روزنه‌ای (gs) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه- فتوسنتز (A) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه- هدایت مزوفیلی (A/Ci) مول در مترمربع در ثانیه- کارایی مزوفیلی (Ci/gs) میکرومول در مترمربع در ثانیه / مول در میلی‌مول آب- کارایی مصرف آب (WUE) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب- کارایی مصرف آب داخلی برگ (WUEL) میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌مترمربع / مترمربع در ثانیه -نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (Ci) میلی‌مول- نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی (ci/cref) - تعرق (E) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه.

Stomatal conductance (gs) mmol H2O $m^{-2}s^{-1}$, Photosynthesis (A) µmol CO2 $m^{-2}s^{-1}$, Conductivity mesophilic (A/Ci) $molm^2s^{-1}$, mesophilic of Performance (Ci/gs) $\mu molm^2s^{-1}$, Internal leaf water use efficiency (WUE) $\mu molco_2mol\ H_2O^{-1}$, Internal water use efficiency of leaves (WUEL) µmol CO2 cm^2/m^2s^{-1}, The aperture ratio of carbon dioxide (Ci), mmol. The stomatal ratio of carbon dioxide to the environment (ci/cref), Transpiration (E) mmol $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$).

جدول ۴- مقایسه میانگین صفات موردبررسی در تیمارهای مختلف وضعیت آب و خاک

Table 4. Mean Comparison of traits in different soil water status

تیمار	هدایت روزنه‌ای	فتوسنتز	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب	کارایی مصرف آب داخلی برگ	تعرق	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی
Treatment	(gs)	(A)	(A/Ci)	(Ci/gs)	WUE (A/E)	WUEL (A/gs)	(E)	(Ci)	(Ci/Cref)
%100 FC	0.03±0.007b	7.9±0.7a	0.02±0.002a	1863±4006.2a	2.2±0.6ab	300±5.2a	1.5±0.4b	365±3.1a	0.97±0.004a
%70 FC	0.05±0.006a	6.1±1.1ab	0.01±0.003ab	1599±1649.5a	2.2±0.5b	137±24.6a	2.7±0.4a	374±4.2a	0.96±0.001ab
%50 FC	0.01±0.004ab	4.5±0.6b	0.01±0.003b	2146±3676.4a	6.2±1.1 a	200±42.5a	0.9±0.2bc	370±3.4a	0.95±0.005ab
%30 FC	0.004±0.002c	1.6±0.4c	0.004±0.004c	1600±2748.3a	3.4±1.3ab	123±88.9a	0.4±0.1c	367±4.8a	0.94±0.002b

حروف یکسان در هر ستون نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین تیمارهای مختلف می‌باشد. اعداد پس از ± اشتباه معیار می‌باشند.

Similar letters in each column indicate insignificant differences between species. Numbers after ± are the standard error.

هدایت روزنه‌ای (gs) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه- فتوسنتز (A) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه- هدایت مزوفیلی (A/Ci) مول در مترمربع در ثانیه- کارایی مزوفیلی (Ci/gs) میکرومول در مترمربع در ثانیه / مول در میلی‌مول آب- کارایی مصرف آب (WUE) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب- کارایی مصرف آب داخلی برگ (WUEL) میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌مترمربع / مترمربع در ثانیه -نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (Ci) میلی‌مول- نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی (ci/cref) - تعرق (E) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه.

Stomatal conductance (gs) mmol H2O $m^{-2}s^{-1}$, Photosynthesis (A) µmol CO2 $m^{-2}s^{-1}$, Conductivity mesophilic (A/Ci) $molm^{2}s^{-1}$, mesophilic of Performance (Ci/gs) $\mu molm^{2}s^{-1}$, Internal leaf water use efficiency (WUE) $\mu molco_2 mol\ H_2O^{-1}$, Internal water use efficiency of leaves (WUEL) µmol CO2 cm^2/m^2s^{-1}, The aperture ratio of carbon dioxide (Ci), mmol. The stomatal ratio of carbon dioxide to the environment (ci/cref), Transpiration (E) mmol $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$).

نتایج همبستگی تبادلات گازی

نتایج حاصل از تجزیه همبستگی بین پارامترهای تبادلات گازی در هر دو گونه وی‌ول و بلوط ایرانی نشان داد که فتوسنتز با هدایت روزنه‌ای، مزوفیلی و تعرق همبستگی مثبت و معنی دارد و این همبستگی بین پارامترهای فتوسنتز با هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و تعرق در گونه وی‌ول بالا ولی در بلوط ایرانی متوسط بود (جدول ۵ و ۶). همچنین تنها در گونه وی‌ول فتوسنتز با کارایی مصرف آب برگ و نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی همبستگی منفی و معنی‌دار نشان داد؛ اما همبستگی مثبت و معنی‌دار بالایی بین پارامترهای هدایت روزنه‌ای با تعرق و هدایت مزوفیلی در هر دو گونه مشاهده شد (جداول ۵ و ۶).

جدول ۵- همبستگی پارامترهای گازی در گونه وی‌ول

Table 5. Correlation of gas exchange parameters in *Q. libani*

پارامترهای مورد مطالعه	هدایت روزنه‌ای	فتوسنتز	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب	کارایی مصرف آب داخلی برگ	تعرق	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی
Characteristics of study	(gs)	(A)	(A/Ci)	(Ci/gs)	WUE (A/E)	WUEL (A/gs)	(E)	(Ci)	(Ci/Cref)
A	1								
gs	0.767^{**}	1							
A/Ci	0.995^{**}	0.787^{*}	1						
Ci/gs	0.382^{ns}	-0.860^{**}	0.130^{ns}	1					
WUE (A/E)	0.095^{ns}	0.442^{ns}	0.075^{ns}	0.015^{ns}	1				
WUEL (A/gs)	-0.433^{*}	-0.352^{ns}	0.405^{ns}	0.851^{**}	0.085^{ns}	1			
E	0.764^{**}	0.970^{**}	0.783^{**}	-0.065^{ns}	-0.395^{ns}	-0.344^{ns}	1		
Ci	-0.500^{*}	-0.630^{**}	-0.540^{*}	0.173^{ns}	0.213^{ns}	0.315^{ns}	0.334^{ns}	1	
Ci/cref	-0.817^{**}	-0.624^{**}	-0.820^{**}	0.003^{ns}	0.051^{ns}	0.184^{ns}	-0.304^{ns}	0.400^{ns}	1

** در سطح ۰/۰۱ معنی‌دار، * در سطح ۰/۰۵ معنی‌دار، ns معنی‌دار نمی‌باشد.

*, **, ns: significant at 5%, 1% level and not significant respectively.

هدایت روزنه‌ای (gs) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه- فتوسنتز (A) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه- هدایت مزوفیلی (A/Ci) مول در مترمربع در ثانیه- کارایی مزوفیلی (Ci/gs) میکرومول در مترمربع در ثانیه / مول در میلی‌مول آب- کارایی مصرف آب (WUE) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب- کارایی مصرف آب داخلی برگ (WUEL) میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌مترمربع / مترمربع در ثانیه -نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (Ci) میلی‌مول- نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی (ci/cref) - تعرق (E) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه.

Stomatal conductance (gs) mmol H2O $m^{-2}s^{-1}$, Photosynthesis (A) µmol CO2 $m^{-2}s^{-1}$, Conductivity mesophilic (A/Ci) $molm^{2}s^{-1}$, mesophilic of Performance (Ci/gs) $\mu molm^{2}s^{-1}$, Internal leaf water use efficiency (WUE) $\mu molco_2 mol\ H_2O^{-1}$, Internal water use efficiency of leaves (WUEL) µmol CO2 cm^2/m^2s^{-1}, The aperture ratio of carbon dioxide (Ci), mmol. The stomatal ratio of carbon dioxide to the environment (ci/cref), Transpiration (E) mmol $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$).

جدول ۶- همبستگی پارامترهای تبادلات گازی در گونه بلوط ایرانی

Table 6. Correlation of gas exchange parameters in *Q. brantii*

پارامترهای مورد مطالعه	هدایت روزنه‌ای	فتوسنتز	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب	کارایی مصرف آب داخلی برگ	تعرق	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای	نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی
Characteristics of study	(gs)	(A)	(A/Ci)	(Ci/gs)	WUE (A/E)	WUEL (A/gs)	(E)	(Ci)	(Ci/Cref)
A	1								
gs	0.576^{*}	1							
A/Ci	0.988^{**}	0.609^{**}	1						
Ci/gs	-0.381^{ns}	0.111^{ns}	0.152^{ns}	1					
WUE (A/E)	0.384^{ns}	-0.345^{ns}	0.335^{ns}	-0.088^{ns}	1				
WUEL (A/gs)	0.461^{ns}	0.258^{ns}	0.452^{ns}	0.756^{**}	0.056^{ns}	1			
E	0.574^{*}	0.979^{**}	0.588^{*}	-0.048^{ns}	-0.311^{ns}	-0.469^{ns}	1		
Ci	-0.171^{ns}	-0.265^{ns}	-0.274^{ns}	-0.054^{ns}	-0.180^{ns}	-0.493^{ns}	-0.386^{ns}	1	
Ci/cref	-0.241^{ns}	-0.500^{*}	-0.344^{ns}	-0.062^{ns}	-0.085^{ns}	-0.587^{*}	-0.595^{*}	0.714^{**}	1

** در سطح ۰/۰۱ معنی‌دار، * در سطح ۰/۰۵ معنی‌دار، ns معنی‌دار نمی‌باشد.

*, **, ns: significant at 5%, 1% level and not significant respectively.

هدایت روزنه‌ای (gs) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه- فتوسنتز (A) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه- هدایت مزوفیلی (A/Ci) مول در مترمربع در ثانیه- کارایی مزوفیلی (Ci/gs) میکرومول در مترمربع در ثانیه / مول در میلی‌مول آب- کارایی مصرف آب (WUE) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب- کارایی مصرف آب داخلی برگ (WUEL) میکرومول دی‌اکسید کربن در سانتی‌مترمربع / مترمربع در ثانیه -نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای (Ci) میلی‌مول- نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی (ci/cref) - تعرق (E) میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه.

Stomatal conductance (gs) mmol H2O $m^{-2}s^{-1}$, Photosynthesis (A) µmol CO2 $m^{-2}s^{-1}$, Conductivity mesophilic (A/Ci) $molm^{2}s^{-1}$, mesophilic of Performance (Ci/gs) $\mu molm^{2}s^{-1}$, Internal leaf water use efficiency (WUE) $\mu molco_2 mol\ H_2O^{-1}$, internal water use efficiency of leaves (WUEL) µmol CO2 cm^2/m^2s^{-1}, the aperture ratio of carbon dioxide (Ci), mmol. The stomatal ratio of carbon dioxide to the environment (ci/cref), Transpiration (E) mmol $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$).

بحث و نتیجه‌گیری

مطالعه تغییرات فتوسنتز در شرایط تنش خشکی می‌تواند به شناسایی فاکتورهای مؤثر در مقاومت به این تنش کمک کند (سی‌وسه مرده و همکاران، ۱۳۸۳). با توجه به نتایج به‌دست آمده از این مطالعه،

آنالیز واریانس نشان داد که هیچ اثر متقابلی بین سه عامل گونه، زمان و تیمار تنش کمبود آب وجود ندارد، یعنی عکس‌العمل این دو گونه نسبت به تنش خشکی ازنظر کلیه پارامترها در هر دو زمان مورد اندازه‌گیری مشابه است؛ اما مقایسه گونه‌ها نشان داد که گونه بلوط ایرانی در مقایسه با وی‌ول از نرخ تبخیر و تعرق و نرخ خالص فتوسنتز و کارایی مصرف آب کمتری برخوردار است. کاهش تعرق منجر به کاهش فتوسنتز و کارایی مصرف آب می‌شود (Cornic & Massacci, 1996). از طرف دیگر در بررسی که روی

میزان فتوسنتز در دو گونه *Q. ilex* و *Laurus nobilis* تحت شرایط خشکی انجام شد، مشاهده شد که تحت شرایط خشکی مساوی، میزان فتوسنتز در گونه *Q. ilex* نسبت به گونه L. *nobilis* بیشتر بود و در نتیجه به خشکی مقاوم‌تر است (Arena *et al*., 2008). همچنین در مطالعه‌ای که بر روی سه گونه *Q. petraea*، *Q. pubescens* و *Q. ilex* صورت گرفت نیز نشان داد که میزان کارایی مصرف آب گونه *Q. ilex* که یک گونه سازگار به خشکی می‌باشد، بالاتر بود (Epron & Dreyer, 1993)؛ بنابراین به نظر می‌رسد که گونه وی‌ول به‌طورکلی دارای بازدهی و مقاومت بیشتر به خشکی نسبت به گونه بلوط ایرانی است. از طرف دیگر نتایج نشان داد که در طی تنش خشکی با کاهش نور در زمان اندازه‌گیری دوم، هدایت روزنه‌ای کاهش، اما کارایی مصرف آب افزایش یافت. مطالعه بر روی چهار گونه نیز بلوط نشان داد که تأثیر خشکی بر عملکرد گیاه بستگی به میزان نور محیط دارد (Quero *et al*., 2006). همچنین مطالعه بر روی *Quercus suber* تحت تنش خشکی در میزان نور بالا و کم نشان داد که در نور کم چه در حالت کنترل و چه در حالت تنش خشکی میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و کارایی مصرف آب نسبت به نور زیاد کمتر بود. در واقع گیاهان در معرض نور کم و تنش کمبود آب بیشتر تحت تنش بودند (Aranda *et al*., 2005). در این حالت بیشترین میزان ظرفیت فتوسنتزی در نهال‌هایی بود که در نور زیاد رشد کرده بودند و سبب تجمع اسمولیت‌ها از جمله قندهای محلول شد (Ellsworth & Reich, 1999)؛ بنابراین مکانیسم‌هایی مانند تنظیم اسمزی می‌تواند توسط ظرفیت فتوسنتزی بالاتر در محیط‌های با میزان نور بیشتر تنظیم شود (Abrams, 1988; Kloeppel *et al*., 1993; Mendes *et al*., 2001).

از طرف دیگر نتایج نشان داد که تنش کمبود آب باعث کاهش فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی، کارایی مصرف آب، دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی و تعرق شد. میزان فتوسنتز تا حد زیادی درگرو رفتار روزنه‌ها می‌باشد، به‌خصوص در تنش‌های خشکی شدید که هدایت روزنه‌ای به‌شدت کاهش می‌یابد (Wong *et al*., 1979). کاهش محتوی نسبی آب برگ موجب بسته شدن روزنه‌ها و درنتیجه کاهش هدایت روزنه‌ای می‌شود (Chartzoulakis *et al*., 2002; Pinheiro *et al*., 2004). بررسی‌های صورت‌گرفته در این تحقیق نیز حاکی از همبستگی مثبت و معنی‌داری بین فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق در هر دو گونه بود. همچنین در شرایط تنش خشکی، میزان دی‌اکسید کربن قابل‌دسترس برای فتوسنتز به‌واسطه کاهش هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی کاهش می‌یابد (مهرجردی و همکاران، ۱۳۹۱). از طرف دیگر کاهش نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به دی‌اکسید کربن محیطی (Ci/Cref) در طی تنش خشکی در این آزمایش می‌تواند باعث حفظ آب شود (Hajiboland & Amirzad, 2010). در این مطالعه تنها در گونه وی‌ول فتوسنتز با کارایی مصرف آب برگ و نسبت دی‌اکسید کربن زیر روزنه به محیطی ارتباط منفی و معنی‌داری را نشان داد. این نشان‌دهنده این است که در گونه وی‌ول با وجود میزان فتوسنتز بیشتر، میزان تعرق و کارایی مصرف آب نیز افزایش معنی‌داری داشتند و این در حالی است که میزان دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای افزایش‌داشته که این امر می‌تواند به دلیل تخریب آنزیم کربوکسیلاز باشد که از دی‌اکسید کربن تجمع یافته در گیاه به‌خوبی استفاده نمی‌شود که در نهایت سبب تخریب چرخه روبیسکو می‌گردد (سی‌وسه مرده و همکاران، ۱۳۸۳). همچنین در این تحقیق همبستگی مثبت و معنی‌دار بین فتوسنتز و هدایت مزوفیلی در هر دو گونه مشاهده شد. هدایت مزوفیلی پایین‌تر نشان‌دهنده سرعت فتوسنتز کمتر است که خود بیانگر ورود CO_2 کمتر به فضای زیر روزنه‌ها می‌باشد. همچنین گزارش شده است که درصورتی‌که کاهش فتوسنتز با افزایش یا ثبات غلظت CO2 درون روزنه‌ای همراه باشد، می‌توان گفت که عوامل غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز هستند (سی‌وسه مرده و همکاران، ۱۳۸۳)؛ بنابراین می‌توان بیان نمود که محدودیت غیرروزنه‌ای در دو

گونه در تنش خشکی باعث کاهش فتوسنتز گردید. در واقع کاهش فتوسنتز می‌تواند به عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای نسبت داده شود (Del Blanco *et al*., 2000)؛ اما کاهش هماهنگ فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای به‌واسطه محدودیت روزنه‌ای در فتوسنتز است (Austin, 1989). کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش شدید در این مطالعه به علت بسته شدن روزنه‌ها می‌باشد، همچنین وجود تشعشع تحت این شرایط موجبات صدمه هرچه بیشتر اکسیداسیون نوری به کلروپلاست، افزایش دمای برگ (Halder & Burrage, 2003) و کاهش جذب آب و مواد غذایی از ریشه‌ها را فراهم می‌کند که در نهایت سبب کاهش تعرق گردید (Verona & Calcagno, 1991).

درختان بلوط در مقابل خشک‌سالی از طریق هر دو مکانیسم اجتناب از خشکی و تحمل به خشکی استفاده می‌کنند (Epron & Dreyer, 1993). ارقام حساس به خشکی عمدتاً از مکانیزم اجتناب از خشکی بهره‌مند هستند، به‌طوری‌که در شرایط تنش با بستن روزنه‌ها، فتوسنتز، نرخ تبخیر و تعرق کاهش می‌یابد و این درحالی است که ارقام نیمه‌مقاوم و مقاوم به خشکی عمدتاً متکی بر مکانیسم تحمل به خشکی می‌باشند (خزاعی و کافی، ۱۳۸۱). دانشمندان بیان کردند که تغییرات فیزیولوژیکی سریع مانند افزایش مقاومت روزنه‌ای و کاهش فتوسنتز و نرخ تبخیر و تعرق جزء مکانیسم‌های اجتناب از تنش خشکی می‌باشند (Machado & Paulsen, 2001)؛ بنابراین گونه وی‌ول با حفظ کارایی مصرف آب برگ بالاتر و همچنین وجود همبستگی منفی و معنی‌داری که فتوسنتز با نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای و نسبت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای به محیطی داشت یک گونه متحمل در برابر خشکی می‌باشد؛ اما این در حالی است که گونه بلوط ایرانی در مقایسه با گونه وی‌ول از نرخ تبخیر و تعرق، فتوسنتز و کارایی مصرف آب برگ کمتر برخوردار بود و کاهش درصد تغییرات پارامترهای تبادلات گازی تحت تنش شدید نسبت به کنترل در گونه بلوط ایرانی بیشتر بود؛ بنابراین به نظر می‌رسد که گونه بلوط ایرانی نسبت به گونه وی‌ول بیشتر از مکانیسم اجتناب از خشکی استفاده می‌کند اما گونه وی‌ول در شرایط تنش خشکی همچنان به فتوسنتز خود ادامه می‌دهد. از نتایج این تحقیق می‌توان استنباط نمود که اگرچه گونه وی‌ول می‌تواند فتوسنتز خود را تحت تنش خشکی بهتر حفظ کند، اما در شرایط بلندمدت مانند شرایط زاگرس که دارای فصل خشک طولانی هستند، ممکن است باعث کاهش زنده‌مانی آن گردد. مطالعه بر روی نهال‌های سه گونه بلوط زاگرس در عرصه هم نشان داد که نهال‌های گونه بلوط ایرانی نسبت به دو گونه دیگر از زنده‌مانی بالاتری برخوردار هستند (کریمی، ۱۳۹۰). همچنین با توجه به مطالب گفته‌شده و معنی‌دار شدن زمان که تحت تأثیر میزان نور بود و از طرف دیگر از آنجا که نور در کنار دما و رطوبت به‌عنوان مهم‌ترین عوامل محیطی تأثیرگذار در رشد گیاهان محسوب می‌شود (Quero *et al*., 2006).

می‌توان پیشنهاد داد که آزمایش‌هایی برای پی بردن به بهترین شدت نور یا میزان تاج پوشش برای احیاء گونه‌های مختلف بلوط در زاگرس انجام شود.

منابع

ثابتی، ح. ۱۳۷۳. جنگل‌ها، درختان و درختچه‌های ایران. انتشارات دانشگاه یزد، ۸۷۵ ص.

خزاعی، ح. و م. کافی. ۱۳۸۱. بررسی نقش مقدار نسبی آب (RWC) و مقاومت روزنه‌ای در مقاومت به خشکی در گندم و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه در شرایط مزرعه و گلخانه. مجله علوم و صنایع کشاورزی، ۱۶(۲): ۱۲۵- ۱۱۵.

ذوالفقاری، ر. ۱۳۸۷. بررسی مقاومت به خشکی نهال‌های بلوط ایرانی با استفاده از نشانگرهای مرفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی. پایان‌نامه دوره دکتری جنگلداری، دانشگاه تربیت مدرس، ۱۷۱ ص.

سی‌وسه مرده، ع.، احمدی، ع.، پوستینی، ک. و ابراهیم‌زاده، ح. ۱۳۸۳. عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای کنترل‌کننده فتوسنتز و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران، ۳۵(۱): ۱۰۶- ۹۳.

کریمی، خ. ۱۳۹۰. بررسی وراثت‌پذیری برخی صفات کمی و کیفی نهال‌های گونه بلوط ایرانی *Q. brantii* سه پروونانس، بانه، خرم‌آباد و یاسوج. پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه یاسوج، ۱۸۱ ص.

مروی مهاجر، م. ر. ۱۳۸۵. جنگل‌شناسی و پرورش جنگل، چاپ دوم. انتشارات دانشگاه تهران، ۳۸۷ ص.

مهرجردی، م.، باقری، ع.، بهرامی، آ.، نباتی، ج. و معصومی، ع. ۱۳۹۱. تأثیر تنش خشکی بر خصوصیات فتوسنتزی، ترکیبات فنلی و ظرفیت مهار رادیکال‌های فعال ژنو تیپ‌های مختلف نخود (*Cicer arietinum* L.) در محیط آبکشت. علوم و فنون کشت گلخانه‌ای، ۳(۱۲): ۷۷-۵۹.

نظری، م. ۱۳۹۰. بررسی عکس‌العمل‌های مرفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی نهال‌های *Quercus brantii*، *Quercus infectoria* و *Quercus libani* نسبت به تنش خشکی. پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه یاسوج، ۱۳۸ ص.

Abrams, M.D., 1988. Comparative water relations of three successional hardwood species in central Wisconsin. Tree Physiology, 4(3): 263- 273.

Austin, R. B., 1989. Genetic variation in photosynthesis. The Journal of Agricultural Science, 112(03): 287-294.

Arena, C., Vitale, L. & Virzo de Santo, A. 2008. Photosynthesis and photoprotective strategies in *Laurus nobilis* L. and *Quercus ilex* L. Under summer drought and winter cold'. Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology, 142(3): 472 - 479.

Acherar, M. & Rambal, S. 1992. Comparative water relations of four Mediterranean oak species. In *Quercus ilex* L. ecosystems: function, dynamics and management. Springer Netherlands, Pp: 177-184.

Aranda, I., Gil, L. & Pardos, J. 2005. Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. Forest Ecology and Management, 2(10): 117–129.

Barutcular, C., Genc, I. & Koc, M. 2000. Photosynthetic water use efficiency of old and modern durum wheat genotypes from southeastern Turkey. In Proc. Seminar on durum wheat improvement in the Mediterranean region: New challenges. Series A, Pp: 233-238.

Blume, A. 1986. Breeding crop varieties for stress environment. Critical Reviews in Plant Sciences, 2: 199-238.

Chartzoulakis, K., Patakasb, A., Kofidisc, G., Bosabalidisc, A. & Nastoub. A. 2002. Water stress affects on leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. Scientia Horticulturae, 95(1):39-50.

Cornic, G. & Massacci, A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker, N.R. (Ed.). Photosynthesis and environment. Kluwer Academic Publisher, Pp. 347-366.

Del Blanco, I. A., Rajaram, S., Kronstad, W. E. & Reynolds, M. P. 2000. Physiological performance of synthetic hexaploid wheat–drived populations. Crop Science, 40(5): 1257-1263.

Epron. D. & Dreyer, E. 1993. Long-term effect of drought on photosynthesis of adult oak trees (*Quercus petraea* Liebl and *Quercus robur* L.) in a natural stand. New Phytologist, 125(2): 381-389.

Ellsworth, D.S., Reich, P.B. 1992. Water relations and gas exchange of Acer saccharum seedlings in contrasting natural light and water regimes. Tree Physiology, 10(1): 1–20.

Fischer, R.A., Rees, D., Sayre, K.D., Lu, Z.M., Candon, A.G. & Saavedra, A.L. 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. Crop Science, 38(6): 1467-1475.

Gessler, A., Keitel, C., Nahm, M. & Rennenberg, H. 2004. Water shortage affects Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. Plant Biology, 6: 289-298.

Halder, K.P., & Burrage, S.W. 2003. Drought stress effects on water relations of rice grown in nutrition film technique. Pakistan Journal of Biological Science, 6: 441-444.

Hajiboland, R. & Amirazad, H. 2010. Drought tolerance in Zn-deficient red cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata f. rubra*). Horticultural Science, 37(3): 88–98.

Kloeppel, B.D., Abrams, M.D. & Kubiske, M.E. 1993. Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus understory environments. Canadian Journal of Forest Research, 23(2): 181–189.

Lawlor, D.W. & Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell & Environment, 25(2): 275–294.

Lawlor, D.W. 1995. The effect of water deficit on photosynthesis. Pp: 129-160. In: Smirnof, N. (ed.). Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation. BIOS Scientific Publisher. London.

Machado, S. & Paulsen. G.M. 2001. Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. Plant and Soil, 233(2): 179-187.

Mendes, M.M., Gazarini, L.C. & Rodrı´guez, M.L. 2001. Acclimation of Myrtus communis to contrasting Mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. Environmental and Experimental Botany, 45(2): 165–178.

Meszaros, I. 2007. Responses of some ecophysiological traits of sessile oak (*Quercus petraea*) to drought stress and heat wave in growing season of 2003. Acta Biologica Szegediensis, 52(1): 107-109.

Pinheiro, C., Passarinhoa J.A. & Ricardo. C.P. 2004. Effect of drought and reatering on the merabolism of *pinus albus* organs. Journal of Plant Physiology, 161: 1203-1210.

Quero, J.L., Villar, R., Maranon T. & Zamora. R. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus species*: physiological and structural leaf responses. New Phytologist, 170(4): 819-834.

Schmidt, J.W.1983. Drought resistance and wheat breeding. Agricultural water management, 7(1):181-194

Verona, C. & Calcagno, F. 1991. Study of stomatal parameters for selection of drought resistant varieties in Triticum durum DESF. Euphytica, 57(3): 275-283.

Wong, S.C., Cowan, I.R. & Farquhar, G.D. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. Nature, 282: 424-426.

The Effect of Water Stress on Gas Exchange in *Quercus brantii* and *Quercus libani*

Maryam Sisakht Nejad [1], Roghayeh Zolfaghari [2, *]

[1] *MSc, student of Yasouj University, Yasouj, Iran*
[2] *Associate Professor, Department of forestry & Natural Resources and Environment Institute, Yasouj University, Yasouj, Iran*
[*] Corresponding author, E-mail address: zolfaghari@yu.ac.ir

(Received: 2014.10.21 Accepted: 2014.12.26)

Abstract

Drought is the major environmental stresses that it can have a negative impact on plant growth. The study of gas exchange under drought stress can help to identify factors affecting stress resistant. Due to this fact that Zagros forests has Mediterranean and dry climate, with the aim of this study was to assess the impact of drought on leaf gas exchange in two oak species (*Quercus brantii* and *Quercus libani*). Water stress consisted of four levels of water stress (100%, 70%, 50% and 30% FC) in the greenhouse situations. Those seedlings were intended for water stress weren't irrigated to reach to the desired field capacity (70%, 50% and 30% of field capacity), but control seedlings were irrigated every day in order to soil water content at field capacity shall be kept 100%. Results showed that water stress treatment has a significant reduction of stomatal conductance, photosynthesis, conduct mesophilic, carbon dioxide emission, and transpiration. Also *Quercus libani* showed higher level of photosynthesis, water use efficiency and transpiration than *Quercus branti*. Overall, results in both species, showed stomatal and non-stomatal limitation would cause of photosynthesis reduction. Also, due to higher water efficiency and lower gas parameter variations, *Quercus libani* would gain better mechanism of waster stress and *Quercus brantii* would gain the use drought avoidance mechanism.

Keywords: Oak, Water deficit stress, Zagros forests, Photosynthesis, Stomatal and non-stomatal limitation

Translated References

Karimi, k. 2011. Examine the heritability of quantitative and qualitative traits of seedlings of oak species *Q. brantii* Tuesday Prvvnans, Bane, Khorramabad and Yasooj. Master Thesis, University Yasooj. 181 p. (In Persian with English Abstract).

Khazzaei, h., Kaffe, M. 2002. Examine the role of relative water content (RWC) and stomatal resistance in drought resistance in wheat and their relationship to grain yield in greenhouse and field conditions. Journal of Agricultural Science and Technology, 16(2): 115-125. (In Persian with English Abstract).

Mehrjerdi, M., Bagheri, A., Bahrmi, A., Nabati, j. & Masomi, A. 1991. Effects of water stress on photosynthetic characteristics, phenolic compounds and radical scavenging capacity on different genotypes of chickpea (*Cicer arietinum* L.) grown in a hydroponic greenhouse Science and Technology, 3(12). (In Persian with English Abstract).

Mohajer, M. 2005. Forest Biology and silviculture. Tehran University Publishing, 387 P. (In Persian).

Nazari, M. 2011. Survey responses morphological, physiological and biochemical seedlings of *Quercus brantii*, *Quercus infectoria* and *Quercus libani* drought tolerance. Master Thesis, University Yasooj. 138 P. (In Persian with English Abstract).

Sabeti, h. 1994. Forests, Trees and shrubs of Iran. University of Yazd, 875 P. (In Persian).

Siosemardeh, A., Ahmadi, A. & Poustini, K., 2005. Stomatal and non-stomatal factors controlling photosynthesis and its relation to drought resistance in wheat *cultivars*. Iranian Journal of Agricultural Science, 35: 93-106. (In Persian with English Abstract).

Zolfaghari, R. 2008. Oak seedlings to drought resistance markers using morphological, physiological, biochemical and molecular. PhD, Thesis, forestry. University of Tarbiat Modarres. 171 P. (In Persian with English Abstract).