

پاسخ‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان در توده‌های دچار زوال بلوط ایرانی

احمد حسینی

- استادیار پژوهش، بخش منابع طبیعی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی ایلام

پست الکترونیک: Ahmad.phd@gmail.com

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۵/۲۴ تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۰۲/۱۲

چکیده

به منظور بررسی چگونگی پاسخ‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان بلوط ایرانی، یکی از توده‌های جنگلی دچار خشکیدگی در منطقه ملهمیه در نیمه شمالی استان ایلام انتخاب شد. درختان بلوط بر اساس شدت خشکیدگی تاجی به چهار گروه با تعداد ۶ تکرار تقسیم شدند. نمونه‌گیری از برگ درختان طی دو سال متولی در فصول بهار و تابستان در جهت جنوبی تاج آن‌ها به طور تصادفی انجام و برای اندازه‌گیری سطح برگ، وزن تر و خشک برگ، LMA، رطوبت وزنی و RWC به آزمایشگاه منتقل شد. نتایج نشان داد که اثر متقابل فصل نمونه‌برداری و شدت خشکیدگی تاجی بر روی مقادیر صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک معنی‌دار نبود، اما تمامی صفات مزبور با تغییرات کاهشی یا افزایشی معنی‌دار همراه بودند. نتایج نشان داد که وزن خشک برگ درختان سرخشکیده در بهار ۹۳ بیشتر از درختان سالم بود. میانگین سطح برگ درختان سرخشکیده در بهار و ۹۲ در تابستان ۹۲ کمتر از درختان سالم بود. میانگین رطوبت وزنی برگ درختان سرخشکیده در بهار و تابستان ۹۲ و بهار ۹۳ کمتر از درختان سالم بود. میزان RWC برگ درختان سرخشکیده در فصول بهار و تابستان ۹۲ و بهار ۹۳ کمتر از درختان سالم بود. نتیجه‌گیری شد که خشکسالی تأثیر شدیدتری بر وضعیت مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان سرخشکیده بلوط ایرانی داشته و پاسخ‌های برخی صفات در درختان سرخشکیده در جهت تحمل یا مقاومت به شرایط خشکی و انجام فعالیت‌های حیاتی در حد ممکن است.

واژه‌های کلیدی: جنگل بلوط، خشکیدگی، مورفولوژی، فیزیولوژی، ایلام.

مقدمه

خشکی در نقاط مختلف آن با هم فرق کند. اثرات خشکی بر روی درخت به صورت پژمردگی و زرد شدن برگ، برگ ریزی زودتر از موعد، کاهش سطح برگ‌ها، کاهش تعداد برگ، کاهش میوه، ریزش زودتر از موعد میوه و کاهش ابعاد آن، کاهش رویش قطری و رشد ریشه‌ای بوده و با توجه به ضعف فیزیولوژیک درخت مستعد شدن آنها را به آفات و بیماری‌ها و به ویژه سوسک‌های خشکی به نبود بارندگی در یک مدت نسبتاً طولانی اطلاق شده است که در نتیجه آن آب خاک مصرف یا تمام شده و به گیاهان آسیب وارد می‌شود (Kramer, 1983). طبق این تعریف، خشکی در بیشتر جنگل‌های زاگرس از جمله جنگل‌های بلوط استان ایلام در چند سال اخیر اتفاق افتاده است؛ اگرچه ممکن است فراوانی و شدت

برقرار بود. از این دو همبستگی نتیجه‌گیری شد که تغییر در LMA عمدتاً پاسخگوی رابطه فتوسنتز و نیتروژن برگ است. در پژوهشی بر روی ۲۲ گونه علفی Meziane و Shipley (۲۰۰۱) نتیجه گرفتند که SLA متغیری است که مستقیماً بر مقدار نیتروژن برگ و نرخ فتوسنتز تأثیر می‌گذارد. همچنین میزان نیتروژن برگ در ابتدا به طور مستقیم بر نرخ فتوسنتز خالص و سپس بر هدایت روزنده‌ای به آب تأثیر می‌گذارد. در پژوهشی در کشور یونان Yannis و Kalliopi (۲۰۰۲) نتیجه گرفتند که بلوط نسبت به راش به خشکی بردبارتر است که تا حدودی به علت اهمیت فتوسنتز در پتانسیل آبی پایین است. در پژوهش دیگری Meszaros و همکاران (۲۰۰۸) دریافتند که خشکی به طور معنی‌داری رویش حجمی برگ بلوط سیسیل را در سال خشک ۲۰۰۳ کاهش داد که بازتاب آن به صورت جرم مخصوص برگ (SLM) در مقایسه با سال ۲۰۰۴ خیلی پایین‌تر بود.

اثرات خشکی بر درختان مختلف یک گونه نیز به یک اندازه نیست و درختان بسته به خصوصیات فیزیولوژیک خود، پاسخ‌های متفاوتی به تنش خشکی از سرخشکیدگی تا مرگ را نشان می‌دهند (Powers *et al.*, 1999). در پژوهشی در کشور اسپانیا بر روی گونه‌ای از بلوط (*Q. ilex*) و *Sala* (Tehunen, 1994) دریافتند که اثرات کمبود آب در طول مدت خشکی تابستان ۱۹۸۹ برای درختان ته دره شدیدتر از درختان روی یال بود. در طول دوره‌هایی که میزان تبخیر بیشتر بود، درختان روی یال استفاده بیشتری از آب حفاظتی نموده که در نتیجه موجب حفظ آنها از خشکیدگی بیشتر در اواخر تابستان شد. در پژوهشی در مجارستان Meszaros و همکاران (۲۰۰۷) نتیجه گرفتند که گونه *Q. petraea* حساسیت بیشتری به خشکی سال ۲۰۰۳ نسبت به گونه *Q. cerris* نشان داد. محتوای کاروفیلی برگ‌های *Q. petraea* تغییرات بین سالی بیشتری نسبت به گونه *Q. cerris* داشت. برگ‌های بالغ *Q. petraea* مقادیر SLM (وزن ویژه برگ) کمتری داشتند که مبنی خاصیت ارجاعی بیشتر دیواره سلولی آن‌ها است

Mc Dowell *et al.*, 2008). چوب‌خوار و پوست‌خوار به دنبال دارد (

معمولًاً درختان در برابر تنش خشکی بسته به نوع گونه و خصوصیات فیزیولوژیکی خود مکانیسم‌های مقاومتی مختلفی دارند. گونه‌های گیاهی از نظر رفتار فیزیولوژیک در برابر تنش خشکی به دو دسته گونه‌های Isohydric و Tardieu & Simonneau, 1998 تقسیم می‌شوند (Anisohydric). گونه‌های ایزوهدیریک پتانسیل آب برگ خود را صرف نظر از متغیر بودن رطوبت خاک به طور نسبتاً پایداری حفظ می‌کنند. در این گیاهان مکانیسم بالقوه‌ای وجود دارد که برای جلوگیری از هدرافت آب، روزنده‌های برگ را می‌بندد که با این عمل زمینه برای ضعف و مرگ گیاه فراهم می‌شود، در نتیجه فقر کردن و حساس شدن گیاه نسبت به هجوم عوامل زنده را در پی خواهد داشت. در گونه‌های غیرایزوهدیریک از قبیل گونه‌های جنس بلوط به ویژه گونه‌های خشکی‌پسند آن با کاهش رطوبت خاک پتانسیل آب برگشان کاهش می‌یابد. در این گونه‌ها مرگ و میر بیشتر در اثر شکست هیدرولیکی یا توقف جریان آبی در آوندهای چوبی رخ می‌دهد (Mc Dowell *et al.*, 2008).

پژوهش‌های زیادی در ارتباط با نحوه عکس العمل مورفولوژیک و فیزیولوژیک گونه‌های درختی به تنش‌های گوناگون از قبیل خشکی، دما، آفات و بیماری‌ها، آلودگی هوای اسیدیته و غیره انجام شده است (Sala & Tenhunen, 1994; Thomas & Buttner, 1998; Yannis & Kalliopi, 2002; Poulos *et al.*, 2007; Meszaros *et al.*, 2008; Sardans *et al.*, 2008; Ozturk *et al.*, 2010). در پژوهشی Liu و همکاران (۱۹۹۷) به مقایسه وضعیت فیزیولوژیکی دو توده سالم و دچار خشکیدگی افراقدی (*Acer saccharum*) پرداخته و نتیجه گرفتند که در هر دو توده تنش آبی واضحی در برگ درختان مشاهده نشد. نرخ فتوسنتز در درختان توده دچار خشکیدگی کمتر بود. همبستگی خطی معنی‌داری بین فتوسنتز و وزن خشک در واحد سطح برگ (LMA) وجود داشت. همچنین همبستگی خطی معنی‌داری بین فتوسنتز و نیتروژن برگ

اکولوژیکی گونه بلوط در این جنگل‌ها ضرورت انجام این پژوهش مشخص می‌شود. بنابراین پژوهش حاضر در راستای رسیدن به اهداف زیر انجام شد:

- ۱- دستیابی به نتایج مقایسه خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک درختان سالم و سرخشکیده بلوط
- ۲- تعیین چگونگی تغییرات زمانی خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک درختان بلوط سالم و سرخشکیده.

مواد و روشها منطقه مورد مطالعه

این پژوهش در جنگل‌های مله سیاه واقع در ۳۰ کیلومتری غرب شهر ایلام، در نیمه شمالی استان ایلام انجام شد (شکل ۱). برای انجام این پژوهش محدوده‌ای جنگلی به مساحت تقریبی ۴۵ هکتار بر روی دامنه شمالی کوه مله سیاه که در شرایط یکسانی از نظر ارتفاع از سطح دریا و شبی دامنه قرار داشتند و به ظاهر دارای شدت بالایی از مرگ و میر درختی نسبت به مناطق جنگلی اطراف بود، انتخاب شد (شکل ۱).

روش تحقیق

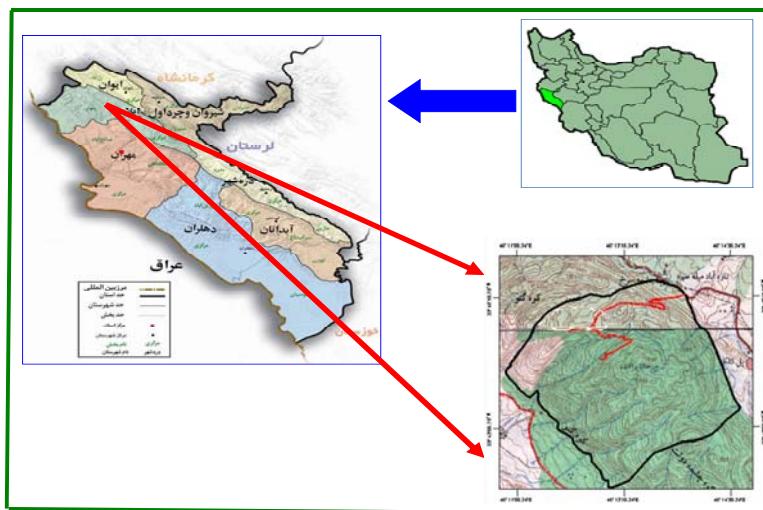
برای انجام این تحقیق ابتدا توده‌ای انتخاب شد که رویشگاه آن از نظر توپوگرافیک (شیب، جهت و ارتفاع از سطح دریا) دارای شرایط نسبتاً یکنواخت و یکسانی باشد. Kabrick *et al.*, (۲۰۰۸) چهار گروه درختی سالم (۵-۱۰٪ خشکیدگی تاجی)، خشکیدگی ملایم (۳۳-۵٪)، خشکیدگی متوسط (۶۶-۳۳٪) و خشکیدگی شدید (بیش از ۶۶٪ خشکیدگی تاجی) تعیین شد. از هر گروه یا تیمار ۶ درخت به عنوان تکرار انتخاب شد و در قالب طرح کاملاً تصادفی بررسی شدند. نمونه‌گیری از برگ درختان در جهت جنوبی تاج درخت و از شاخه‌های انتهایی در قسمت میانی تاج به طور تصادفی انجام شد. برای اندازه‌گیری صفات مورفولوژیک برگ (سطح برگ، وزن تر و خشک برگ) و صفات فیزیولوژیک برگ (رطوبت وزنی

که موجب برقراری استراتژی مصرف آب در آن‌ها شد. در صورتی که مقادیر SLM بیشتر در گونه *Q. cerris* می‌باشد، استراتژی ذخیره آب در آن‌هاست. کارایی مصرف آب در گونه *Q. cerris* بالاتر از *Q. petraea* بود که ممکن است مزیتی برای این گونه در دوره‌های خشکی باشد. طی پژوهشی Pouls و همکاران (۲۰۰۷) به بررسی رابطه بین توزیع جغرافیایی گونه‌های بلوط *Q. laceyi* و *Q. siderixyla* پرداخته و نتیجه گرفته‌اند که رابطه نزدیکی بین توزیع ارتفاعی این گونه‌ها و سازگاری‌شان به تنش آبی وجود دارد. در پژوهشی Berninger و Susilvoto (۲۰۰۷) به بررسی اثرات متقابل بین پاسخ‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی درختان اکالیپتوس (*Eucalyptus micritheca*) به خشکی پرداختند. نتایج حاکی از این بود که با افزایش میزان تنش خشکی، میزان LA افزایش و میزان SLA کاهش یافت. در گونه مورد مطالعه رابطه مثبت بین SLA و غلاظت نیتروژن برگ وجود داشت. در تیمارهای خشکی میزان هدایت روزنده‌ای کاهش و میزان روابط آبی افزایش یافت. نتایج مشاهده شده در گونه مورد مطالعه در مقایسه با برخی دیگر از گونه‌های اکالیپتوس متفاوت بود که مبین تفاوت بین گونه‌ای در پاسخ به خشکی بود.

وقتی به پدیده خشکیدگی و مرگ و میر درختی در سطح توده نگریسته می‌شود، طبیعی است که میزان آن در شرایط رویشگاهی مختلف یکسان نیست، اما دیده شده است (مشاهدات نگارنده) که در شرایط تقریباً همگن رویشگاه از نظر توپوگرافی، خاک و ساختار توده، درختان همچوار از نظر میزان خشکیدگی تاجی شباهتی به هم نداشته و وضعیت آن‌ها با هم متفاوت است. به‌ویژه در جنگل‌های ایلام که همچون اکثر جنگل‌های زاگرس قریب به اتفاق درختان از گونه غالب بلوط ایرانی بوده و توده تقریباً یکدست است. در این موارد می‌توان گفت که جواب این تفاوت‌ها از طریق بررسی پارامترهای فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی درختان گرفته می‌شود. با توجه به گستردگی مرگ و میرهای درختی، به‌ویژه گونه بلوط، در جنگل‌های زاگرس و ارزش

مقایسه بین سال‌ها و نیز مقایسه‌های لازم بین تیمارها در هر فصل انجام شد. اثرات متقابل و مستقل شدت خشکیدگی تاجی و فصل نمونه‌برداری بر صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان بلوط بررسی شد.

برگ و RWC) از هر درخت ۵ عدد برگ بالغ جمع آوری و به آزمایشگاه منتقل شد. این نمونه‌های برداریها و اندازه‌گیریها طی دو سال در دو فصل بهار و تابستان انجام شد. پس از اندازه‌گیری صفات، مقایسه بین فصول در هر سال و نیز



شکل ۱- موقعیت جغرافیایی منطقه مورد مطالعه

۲۴ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد اندازه‌گیری شد. سایر صفات مورفولوژیک برگ از قبیل وزن خشک مخصوص برگ و سطح ویژه برگ با استفاده از رابطه‌های ۱ و ۲ محاسبه شدند (Cowling & Campbell, 1983).

برای اندازه‌گیری سطح برگ از دستگاه مساحت‌یاب، و برای اندازه‌گیری وزن‌های تر، اشباع و خشک برگ از ترازوی دیجیتال با دقیقیت ۰/۰۰۱ گرم استفاده شد. وزن خشک نمونه‌های برگ پس از گذاشتن آنها در آون به مدت

$$\text{سطح ویژه برگ (SLA)} = \frac{\text{نسبت سطح برگ}}{\text{وزن خشک برگ}}$$

رابطه ۱

$$\text{وزن خشک مخصوص برگ (LMA)} = \frac{\text{نسبت وزن خشک برگ}}{\text{سطح برگ}}$$

رابطه ۲

$$\text{RWC} = \frac{(\text{FW} - \text{DW})}{(\text{TW} - \text{DW})} \times 100$$

رابطه ۳

تجزیه و تحلیل داده‌ها

صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی برگ و شاخه دوساله درختان بلوط ایرانی سالم و سرخ‌شکیده در طبقه‌های شدت خشکیدگی تاجی در فصول نمونه‌برداری بهار و تابستان سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳ کمی شد. برای آزمون نرمال بودن داده‌ها از آزمون کولموگروف اسمیرونوف

برای اندازه‌گیری میزان آب بافت‌های برگ درختان، تفاضل وزن تر و خشک نمونه‌های برگ محاسبه شد و درصد وزنی آن برای هر نمونه به دست آمد (Cowling & Campbell, 1983). برای اندازه‌گیری RWC از رابطه ۳ استفاده شد (Barr & Weatherley, 1962).

نتایج

صفات مورفولوژیک برگ

تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل تیمارهای شدت خشکیدگی تاجی و فصل نمونه‌برداری بر تغییرات مقادیر صفات مورفولوژیک مورد مطالعه برگ معنی‌دار نبود (جدول ۱). اما مقادیر سطح برگ، وزن تر برگ، وزن خشک برگ، SLA و LMA با تغییرات معنی‌دار افزایشی یا کاهشی در بین فضول نمونه‌برداری همراه بودند (جدول ۱). نتایج نشان داد که مقدار وزن خشک برگ در تابستان ۹۲ و بهار ۹۳، مقدار سطح برگ در بهار و تابستان سالهای ۹۲ و ۹۳ و مقدار LMA در بهار و تابستان سالهای ۹۲ و ۹۳ در بین تیمارها اختلاف معنی‌دار داشت (جدول ۲). نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که مقادیر وزن خشک برگ درختان سرخ‌خشکیده در تابستان ۹۲ و بهار ۹۳ بیشتر از درختان سالم بود. مقادیر سطح برگ درختان سرخ‌خشکیده در فضول مذکور کمتر از درختان سالم بود. مقادیر LMA درختان سرخ‌خشکیده در فضول مذکور بیشتر از درختان سالم بود (جدول ۲).

استفاده شد. در صورت نرمال نبودن داده‌ها، طی فرآیند تبدیل با روش‌های جذری یا لگاریتمی اقدام به نرمال کردن داده‌ها شد. برای بررسی اثر متقابل شدت خشکیدگی تاجی و فصل نمونه‌برداری بر تغییرات مقادیر کمی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان از رویة GLM در نرم افزار SPSS استفاده شد. با توجه به اینکه داده‌های مورد تجزیه و تحلیل اکثرا نرمال بوده و مابقی نیز با روش‌های فوق الذکر نرمال شده‌اند، لذا برای انجام تجزیه واریانس تیمارهای خشکیدگی تاجی در هر فصل نمونه‌برداری از تجزیه واریانس یک‌طرفه استفاده شد. همگنی واریانس‌ها با آزمون لون بررسی شد. به‌منظور مقایسه چندگانه میانگین‌ها در صورت همگن بودن داده‌ها از آزمون دانکن و در صورت ناهمگنی از آزمون دانت تی سه استفاده شد. برای بررسی تغییرات زمانی مقادیر کمی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ در بین چهار فصل نمونه‌برداری از تجزیه واریانس یک‌طرفه و برای مقایسه مقادیر کمی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ درختان تحت تیمار در بین فضول بهار و تابستان هر سال از آزمون تی جفتی استفاده شد.

جدول ۱- نتایج تجزیه و تحلیل تغییرات زمانی مقادیر صفات مورفولوژیک برگ درختان بلوط در منطقه مورد مطالعه

فصل × خشکیدگی تاجی <i>F value</i>	مقایسه میانگین‌ها						تجزیه واریانس <i>F</i>
	تابستان ۹۳	بهار ۹۳	تابستان ۹۲	بهار ۹۲			
۰/۵۲۶ ns	۱/۷۹۷ ^a	۱/۶۷۳ ^a	۱/۲۸۱ ^b	۱/۳۹۰ ^b	۶/۱۱۰**		سطح برگ
۰/۵۷۷ ns	۳/۱۴۱ ^a	۲/۸۰۹ ^{ab}	۲/۴۱۷ ^b	۲/۳۲۳ ^b	۵/۳۳۱**		وزن خشک برگ
۰/۶۵۰ ns	۶/۵۶۵ ^a	۵/۲۹۷ ^b	۳/۶۷۱ ^c	۴/۰۴۵ ^c	۲۱/۳۷۶**		وزن تر برگ
۰/۷۳۰ ns	۵/۶۹۷ ^{ab}	۵/۹۸۱ ^a	۵/۳۷۰ ^b	۶/۰۴۷ ^a	۶/۵۰۸**		SLA
۰/۵۳۳ ns	۰/۰۱۷ ^b	۰/۰۱۶ ^b	۰/۰۱۹ ^a	۰/۰۱۷ ^b	۸/۹۸۰**		LMA

**: معنی دار در سطح یک درصد احتمال، مقایسات به صورت ردیفی و بین فضول نمونه‌برداری است. اعدادی که حروف یکسان دارند، تفاوت معنی‌دار ندارند.

جدول ۲- نتایج تجزیه و تحلیل صفات مورفولوژیک برگ در کلاسه‌های خشکیدگی تاجی در منطقه مورد مطالعه

تجزیه واریانس مقایسه میانگین‌ها						آماره F
خشکیدگی %۶۶-۹۹	خشکیدگی %۳۳-۶۶	خشکیدگی %۵-۳۳	تیمار شاهد %۰-۵	معنی‌داری		
۲/۷۵	۳/۵۲	۴/۰۷	۴/۸۴	./.۰۷۰	۲/۷۴۴	وزن تر برگ (گرم)*
۲/۲۵	۲/۱۷	۲/۲۹	۲/۳۳	./.۰۵۵	۲/۹۹۸	وزن خشک برگ (گرم)
۱۲۱/۴۸ ^b	۱۲۳/۲۷ ^b	۱۲۴/۶۱ ^b	۱۴۹/۷۲ ^a	./.۰۴۵	۴/۶۱۷	سطح برگ (سانتی‌متر مربع) بهار ۹۲
۵۳/۳۰۹	۵۶/۸۷۳	۵۵/۱۶۹	۶۵/۲۲۸	./.۸۸۲	۰/۲۱۹	سطح ویژه برگ
./.۰۱۹ ^a	./.۰۱۸ ^{ab}	./.۰۱۷ ^{ab}	./.۰۱۵ ^b	./.۰۳۸	۴/۳۰۱	وزن در واحد سطح برگ
۳/۶۱	۳/۶۸	۴/۲۳	۴/۳۷	./.۵۶۹	۰/۶۸۹	وزن تر برگ (گرم)
۲/۷۲ ^a	۲/۴۱ ^b	۲/۳۳ ^b	۲/۴۰ ^b	./.۰۴۳	۴/۴۶۷	وزن خشک برگ (گرم)
۱۲۹/۷۵ ^b	۱۲۶/۷۳ ^b	۱۳۹/۳۵ ^{ab}	۱۶۳/۷۹ ^a	./.۰۳۵	۴/۸۴۵	سطح برگ (سانتی‌متر مربع) تابستان ۹۲
۴۹/۴۷۱	۵۳/۳۷۶	۵۹/۵۸	۶۸/۰۲۱	./.۸۰۱	۰/۳۳۴	سطح ویژه برگ
./.۰۲۱ ^a	./.۰۱۹ ^{ab}	./.۰۱۷ ^{ab}	./.۰۱۵ ^b	./.۰۴۰	۴/۱۹۹	وزن در واحد سطح برگ
۶/۱۴۰	۵/۰۸۹	۵/۰۸۷	۴/۴۱۷	./.۱۳۷	۲/۰۸۰	وزن تر برگ (گرم)
۳/۲۸۴ ^a	۳/۱۴۳ ^a	۲/۶۵۵ ^b	۲/۲۲۵ ^b	./.۰۴۶	۴/۵۱۳	وزن خشک برگ (گرم)
۱۷۴/۶۰۰ ^a	۱۶۶/۲۲۰ ^{ab}	۱۳۳/۷۹۹ ^b	۱۷۴/۹۳۸ ^a	./.۰۴۹	۴/۲۳۶	سطح برگ (سانتی‌متر مربع) بهار ۹۳
۵۳/۵۱	۵۴/۹۴	۵۳/۰۹	۷۷/۷۵	./.۱۶۲	۱/۹۱۱	سطح ویژه برگ
./.۰۱۹ ^a	./.۰۱۹ ^a	./.۰۲۰ ^a	./.۰۱۴ ^b	./.۰۳۶	۴/۹۸۶	وزن در واحد سطح برگ
۶/۹۳۶	۶/۷۰۷	۶/۵۲۲	۶/۱۵۸	./.۹۱۶	۰/۱۶۹	وزن تر برگ (گرم)
۳/۳۴۶	۳/۲۱۷	۳/۱۰۳	۲/۹۳۳	./.۹۳۰	۰/۱۴۷	وزن خشک برگ (گرم)
۱۷۹/۵۸۰ ^{ab}	۱۷۱/۳۰۲ ^{ab}	۱۵۹/۹۰۵ ^b	۱۸۵/۶۶۸ ^a	./.۰۵۰	۴/۲۰۰	سطح برگ (سانتی‌متر مربع) تابستان ۹۳
۵۳/۵	۵۳/۸۷	۵۳/۰۵	۶۴/۶۲	./.۵۹۰	۰/۶۵۴	سطح ویژه برگ
./.۰۱۹ ^a	./.۰۱۹ ^a	./.۰۱۹ ^a	./.۰۱۶ ^b	./.۰۴۹	۴/۲۵۶	وزن در واحد سطح برگ

*: مقایسات به صورت ردیفی و بین طبقه‌های خشکیدگی تاجی است. اعدادی که حروف یکسان دارند، تفاوت معنی‌دار ندارند.

برگ در بهار و تابستان ۹۲، میزان رطوبت وزنی برگ در بهار و تابستان ۹۲ و بهار ۹۳ و میزان RWC برگ در بهار و تابستان ۹۲ و بهار ۹۳ در بین تیمارها اختلاف معنی‌دار داشت (جدول ۴). نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که میزان آب برگ، میزان رطوبت وزنی برگ و میزان RWC برگ درختان سرخشکیده در فصول مذکور کمتر از درختان سالم بود (جدول ۴).

صفات فیزیولوژیک برگ

تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل تیمارهای شدت خشکیدگی تاجی و فصل نمونه‌برداری بر تغییرات مقادیر صفات فیزیولوژیک مورد مطالعه برگ معنی‌دار نیست (جدول ۳). اما میزان آب برگ، درصد رطوبت برگ و میزان RWC با تغییرات معنی‌دار افزایشی یا کاهشی از بهار تا تابستان همراه بودند (جدول ۳). نتایج نشان داد که میزان آب

جدول ۳- نتایج تجزیه و تحلیل تغییرات زمانی مقادیر صفات فیزیولوژیک برگ درختان بلوط در منطقه مورد مطالعه

فصل × خشکیدگی تاجی F value	تجزیه واریانس مقایسه میانگین‌ها					
	تابستان ۹۳	بهار ۹۳	تابستان ۹۲	بهار ۹۲	F	
۰/۷۴۸ns	۲/۴۲۴ ^a	۲/۴۸۸ ^b	۱/۲۵۲ ^d	۱/۷۲۲ ^c	۵۹/۳۰۰**	میزان آب برگ
۰/۴۳۹ns	۱/۱۲۹ ^d	۸/۹۲۴ ^a	۵/۰۸۳ ^c	۷/۴۵۴ ^b	۱۴۰/۳۲۷**	درصد رطوبت برگ
۰/۰۸۹ns	۹۹/۶۲۲ ^a	۸۲/۹۶۱ ^b	۷۷/۶۹۱ ^{bc}	۷۰/۳۰۶ ^c	۴۰/۷۷۵**	RWC

**: معنی دار در سطح یک درصد احتمال، مقایسات به صورت ردیفی و بین فضول نمونه‌برداری است. اعدادی که حروف یکسان دارند، تفاوت معنی دار ندارند.

جدول ۴- نتایج تجزیه و تحلیل متغیرهای جذب نسبی آب در طبقه‌های خشکیدگی تاجی در منطقه مورد مطالعه

خشکیدگی ٪۶۶-۹۹	خشکیدگی ٪۳۳-۶۶	خشکیدگی ٪۵-۳۳	تیمار شاهد	معنی‌داری	آماره F	تجزیه واریانس مقایسه میانگین‌ها	
						تابستان ۹۲	بهار ۹۲
۱/۵۵ ^{ab}	۱/۴۱ ^b	۱/۶۷ ^{ab}	۲/۵۰ ^a	۰/۰۴۹	۳/۸۱۴	میزان آب برگ	بهار
۶۹/۱۱ ^b	۶۷/۶۷ ^b	۷۱/۶۳ ^{ab}	۹۵/۷۵ ^a	۰/۰۴۰	۴/۶۴۴	رطوبت برگ (درصد)	
۶۴/۴۹ ^b	۶۸/۰۱ ^{ab}	۶۷/۷۳ ^{ab}	۷۹/۹۹ ^a	۰/۰۴۵	۴/۳۷۹	محتوای رطوبت نسبی برگ	
۰/۹۴ ^b	۱/۲۶ ^{ab}	۱/۸۵ ^{ab}	۲/۰۵ ^a	۰/۰۴۳	۴/۵۵۰	میزان آب برگ	تابستان ۹۲
۳۶/۸۱ ^b	۵۲/۹۶ ^{ab}	۷۹/۷۵ ^a	۸۴/۷۸ ^a	۰/۰۴۷	۴/۰۲۰	رطوبت برگ (درصد)	
۶۰/۴۹ ^b	۶۵/۰۱ ^{ab}	۶۴/۷۳ ^{ab}	۷۶/۹۹ ^a	۰/۰۴۱	۴/۵۰۴	محتوای رطوبت نسبی برگ	
۲/۸۵۶	۱/۹۴۶	۲/۴۳۲	۲/۱۸۲	۰/۱۵۰	۱/۹۹۰	میزان آب برگ	بهار ۹۳
۸۵/۸۷۲ ^{ab}	۶۲/۳۹۳ ^b	۸۹/۶۶۲ ^{ab}	۹۷/۱۰۰ ^a	۰/۰۳۹	۴/۸۲۳	رطوبت برگ (درصد)	
۷۷/۸۰۶ ^{ab}	۶۶/۵۶۷ ^b	۸۰/۲۲۵ ^{ab}	۸۸/۸۲۲ ^a	۰/۰۴۹	۳/۹۱۴	محتوای رطوبت نسبی برگ	
۳/۵۹۰	۳/۴۹۰	۳/۴۱۸	۳/۲۲۵	۰/۸۹۷	۰/۱۹۷	میزان آب برگ	تابستان ۹۳
۱۰۶/۷۲۶	۱۰۸/۳۸۷	۱۰۸/۹۲۸	۱۰۹/۴۵۰	۰/۹۴۲	۰/۱۲۹	رطوبت برگ (درصد)	
۷۶/۸۶۷	۷۳/۹۱۴	۸۰/۸۷۴	۸۳/۳۶۹	۰/۲۰۹	۱/۶۶۲	محتوای رطوبت نسبی برگ	

مقایسات به صورت ردیفی و بین طبقه‌های خشکیدگی تاجی است. اعدادی که حروف یکسان دارند، تفاوت معنی دار ندارند.

بحث

Penuelas و Ogaya (۲۰۰۶) همخوانی داشت. به این

ترتیب که کاهش سطح برگ با کاهش قابلیت جذب آب و بروز اختلالات روابط آبی خاک - گیاه همراه بود. کاهش سطح برگ می‌تواند به دلیل کاهش انساط سلولی ناشی از خشکی در طی رشد برگ و نیز کاهش فتوسنتر باشد (Ogaya & Penuelas, 2006).

نتایج بررسی‌های مورفولوژیک نشان داد که سطح برگ درختان مورد بررسی با هم تفاوت معنی دار داشت. به طوری که بیشترین میزان آن در تیمار شاهد و کمترین میزان در تیمار خشکیدگی شدید تاجی بود. این نتایج با یافته‌های Martinez-Villata و همکاران (۲۰۰۲) و نیز

بالای LMA اغلب با توانایی مقابله با قابلیت جذب آب کم ارتباط دارد (Ogaya & Penuelas, 2006). توانایی مقابله با تنفس آب در برگ‌های با LMA زیاد ناشی از کوتیکول Witkowsky ضخیم و محتوای بالای دیواره سلولی است (Lamont, 1991 & Ogaya & Penuelas, 2006) که موجب افزایش در جرم برگ می‌شود (Carter *et al.*, 1997). بسیاری از گونه‌های معتدله تجربه افزایش LMA را در زمان کاهش قابلیت جذب آب دارند (Reich *et al.*, 1999). شیب افزایش LMA از جنگل‌های معتدله تا جنگل‌های مدیترانه گزارش شده است (Niinemets, 2001). افزایش LMA در شرایط کاهش آب قابل دسترس گیاه (Reich *et al.*, 1999)، توأم با کاهش نرخ فتوسنتز (Ogaya & Penuelas, 2006) هرچند کاهش مقادیر LMA در یک گردابیان از جنگل‌های مدیترانه‌ای تا رستنیهای خشک‌تر نیز گزارش شده است (Kyparissis & Manetas, 1993; Werner *et al.*, 1999) (Werner *et al.*, 1999). البته نتایج مطالعات Ogaya & Penuelas (2006) در خصوص میزان LMA برگ گونه‌های *Phillyrea latifolia* و *Quercus ilex* در جنگل‌های مدیترانه‌ای اسپانیا با نتایج این پژوهش همخوانی نداشت. ایشان نتیجه گرفتند که مقدار LMA در درختان تحت تنفس خشکی کمتر از درختان شاهد بوده است.

روابط آبی و میزان جذب آبی درخت یکی از فاکتورهای نشان‌دهنده میزان سلامت درخت است. به عنوان مثال در جنگل‌های بلوط در آلمان محتوای نسبی آب کمتر در برگ درختان آسیب دیده بلوط (*Quercus ruber*) نسبت به درختان سالم آن حتی با وجود بارندگی کافی حکایت از ریسک بالاتر تنفس خشکی در سال‌های خشک دارد (Thomas & Hartmann, 1996). همچنین در جنگل‌های بلوط در کشور آلمان تفاوت معنی‌دار محتوای نسبی آب برگ درختان آسیب دیده و سالم در گونه بلوط (*Quercus ruber*) دیده شد، ولی در گونه بلوط سیسیل (*Quercus petraea*) مشاهده نشد. نتیجه گیری شد که اثر تنفس خشکی بر درختان *Quercus ruber* شدیدتر و واقعی‌تر بوده و منجر

برگ درختان سرخ‌شکنیده بلوط ایرانی در اثر مشکلات دریافت آب توسط درخت، سطح خود را کاهش داده تا بتوانند مانند گذشته فتوسنتز خود را در حد نرمال نگه دارند. با وجود کاهش سطح برگ در تیمار خشکیدگی شدید، وزن خشک برگ آنها کاهش معنی‌دار نداشت و این نشان‌دهنده افزایش ضخامت برگ و افزایش LMA بود. سطح برگ با وزن خشک آن رابطه مشخصی دارد. در شرایط طبیعی با افزایش سطح برگ تا حدی بر وزن آن هم افزوده می‌شود که این به دلیل انجام فعالیت‌های متابولیکی و انساط سلولی است. البته در درختان رطوبت‌پسند که شرایط رویشگاهی کاملاً مساعد است، پهنه‌ای برگ بیش از حد معمول است. بر عکس در درختان خشکی‌زی که شرایط رویشگاهی نامطلوب بوده و رطوبت هوا کم است، سطح برگ کمتر بوده و بر ضخامت برگ افزوده می‌شود. در یک شرایط رویشگاهی معین هم وقتی خشکسالی روی دهد، درختان به تناسب وضعیت فیزیولوژیکی خود به تنفس خشکی پاسخ داده و برای جبران کمبود رطوبت هوا و خاک و جلوگیری از هدر رفت آب برگ، سطح برگ خود را کاهش می‌دهند و یا بر ضخامت برگ می‌افزایند. نتایج تجزیه و تحلیل واریانس LMA در بین تیمارها مطلب فوق را تأیید کرد. نتایج نشان داد که میزان LMA در تیمار شاهد کمتر از سایر تیمارها بود. این نتایج بیانگر این نکته است که با کاهش سطح برگ در تیمار خشکیدگی شدید، به ضخامت برگ‌ها افزوده شده است. LMA به‌وسیله ضخامت برگ، جرم (وزن) برگ و یا هردو توصیف می‌شود (Wilson *et al.*, 1999). مطالعات نشان داده است همبستگی قوی Wilison *et al.*, 1999) بین LMA و ضخامت برگ وجود دارد (Ogaya & Penuelas, 2006)، اما ارتباط آن با وزن (جرم) برگ ضعیف است (Thomas & Hartmann, 1996). بنابراین می‌توان گفت که برگ درختان سرخ‌شکنیده بلوط ایرانی در عوض رشد سطحی، افزایش ضخامت داشته است که احتمالاً به صورت ضخیم شدن لایه‌های کوتیکولی آن است. البته برگ درختان بلوط ایرانی اسکلروفیلی است و این یکی از مکانیسم‌های سازگاری آنها به شرایط اکولوژیکی منطقه است. میزان

منجر به کاهش سطح برگ و کاهش تاج درختان بلوط سبز شده است (Martinez-Villata *et al.*, 2002). در این رابطه مشخص شده است که زمانی که سطح برگ درخت در شرایط بحرانی به زیر ۵٪ سطح اولیه‌اش کاهش یابد، مرگ و میر درختی روی می‌دهد (Breda *et al.*, 2006). هر چند درختان تحت تیمار با شرایط مکانی یکسانی در سطح واحد همگن منتخب انتخاب شدند، اما شاید بتوان گفت که یکی از دلایل کاهش جذب نسبی درختان سرخشکیده ضعف رقابتی آنها نسبت به درختان شاهد است. به عبارت دیگر وجود درختان رقیب قوی و ایجاد محیط رقابتی شدیدتر برای برخی درختان در کاهش جذب رطوبت توسط آنها تأثیر سوء گذاشته و بر فعالیت‌های حیاتی و صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک درخت اثر منفی می‌گذارد.

به طور کلی می‌توان نتیجه‌گیری کرد که میزان رطوبت و محتوای نسبی رطوبت برگ درختان سرخشکیده بلوط ایرانی کاهش یافته و برگ این درختان برای افزایش توانایی مقابله با قابلیت جذب آب کم، کم سطح تر و در عین حال ضخیم‌تر شده است که گواه آن افزایش میزان LMA بود. این تغییرات احتمالاً نوعی سازگاری مقابله با هدررفت آب می‌باشد که این امر می‌تواند میبن تحمل درخت به تنفس کمبود آب باشد.

منابع مورد استفاده

- Alizadeh, A., 2004. Relationship of Soil, Water and Plant, 4th Publication, Imam Reza University, Mashhad, Iran, 470 p.
- Barr, H.D. and Weatherley, P.E., 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. Aust. J. Biol. Sci., 15:413-428.
- Breda, N., Huc, R., Granier, A. and Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences, Ann. For. Sci., 63: 625-644.
- Carter, E.B., Theodorou, M.K. and Morris, P., 1997. Responses of *Lotus corniculatus* to environmental change. - New Phytol. 136: 245-253.
- Cowling, R.M. and Campbell, B.M., 1983. The definition of leaf consistence categories in the

به خشکیدگی تاجی شدید و مرگ درخت می‌شود، ولی در گونه *Quercus petraea* اثر خشکی ضعیف بوده و کاهش تاج ممکن است شکلی موقتی از سازگاری به کمبود آب بوده و متفاوت از کاهش درختان بلوط به شکل حقیقی اش باشد (Thomas & Hartmann, 1996). در پژوهش حاضر نتایج نشان داد که میزان رطوبت برگ درختان در بین تیمارها متفاوت بود. علت این امر احتمالاً به این نکته برمی‌گردد که فرایندهای فیزیولوژیکی کنترل‌کننده رشد گیاه مستقیماً با تنفس آب گیاه ارتباط دارند (Alizadeh, 2004). لذا بهتر دیده شد که وضعیت سرخشکیدگی درختان در ارتباط با شاخص‌های تعیین‌کننده تنفس آب گیاه مورد بررسی قرار گیرد. در این راستا از شاخص محتوای رطوبت نسبی برگ (RWC) استفاده شد. نتایج این بررسی مشخص کرد که میزان جذب نسبی آب در درختان شاهد بیشتر از سایرین و در تیمار خشکیدگی شدید کمترین بود. این نتایج بیانگر این نکته است که رطوبت خاک توسط درختان سالم‌تر به خوبی جذب شده و درختان سرخشکیده احتمالاً به علت تقصیان در سیستم آبرسانی ریشه‌ها یا آوندها در مسیر انتقال از ریشه تا برگ و یا به علل دیگری که کنترل‌کننده تعرق و کاهنده اختلاف پتانسیل آب بین اندام‌های درخت و نیز بین ریشه درخت و خاک هستند، مثل تأثیر کاهش سطح برگ، جذب آبی کمتری داشتند که در نهایت بر انجام فعالیت‌های حیاتی و زنده‌مانی آنها اثر سوء داشت. بلوط‌ها در دسته گیاهان Anisohydric قرار می‌گیرند و گیاهان این دسته در شرایط تنفس خشکی شدید دچار شکست هیدرولیکی می‌شوند (McDowell *et al.*, 2008). به عبارت دیگر گونه‌های بلوط در شرایط خشکی شدید اغلب به اختلالات آبی دچار شده و عامل اصلی فیزیولوژیکی خشکیدگی آنها شکست هیدرولیکی است (McDowell *et al.*, 2008). بنابراین طبیعی است که میزان جذب نسبی آب در درختان سرخشکیده بلوط ایرانی کاهش یابد. در جنگل‌های بلوط سبز در اسپانیا طی خشکی سال ۱۹۹۴ تاج برخی از درختان بلوط سبز تا ۸۰٪ خشکید. نتایج پژوهش‌ها نشان داد که اختلالات روابط آبی خاک گیاه

- coccifera* L.) plant species to drought in the east Mediterranean ecosystem, 31: 233-245.
- Poulos, H.M., Goodale, U.M. and Berlyn, G.P., 2007. Drought response of two Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxyla* (Fagaceae), in relation to elevational position, American Journal of Botany, 94: 809-818.
 - Powers, J.S., Sollins, P., Harmon, M.E. and Jones, J.A., 1999. Plant-pest interactions in time and space: a Douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. Landscape Ecology, 14: 105.
 - Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C. and Bowman, W.D., 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. Ecology, 80: 1955-1969.
 - Sala, A. and Tenhunen, J.D., 1994. Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. Tree Physiology, 14: 601-617.
 - Sardans, J., Penuelas, J. and Ogaya, R., 2008. Drought-induced changes in c and n stoichiometry in a *Quercus ilex* Mediterranean forest. Forest Science, 54: 513-522.
 - Tardieu, F. and Simonneau, T., 1998. Variability of species among stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. Journal of Experimental Botany, 49: 419-432.
 - Thomas, F.M. and Hartmann, G., 1996. Soil and tree water relations in mature oak stands of northern Germany differing in the degree of decline, Annals of Science Forest, 53: 697-720.
 - Thomas, F. M. and Buttner, G., 1998. Nutrient relations in healthy and damaged stands of mature oaks on clay soils: two case studies in northwestern Germany. Forest Ecology Management, 108: 301-319.
 - Werner, C., Correia, O. and Beyschlag, W., 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. Acta Oecology, 20: 15-23.
 - Wilson, P.J., Thompson, K. and Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytology, 143: 155-162.
 - Witkowsky, E.T.F. and Lamont, B.B., 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. Oecologia, 88: 486-493.
 - Yannis, R.Y. and Kalliopi, R., 2002. Physiological responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. Oxford Journals, Life Sciences, Annals of Botany, 89: 723-730.
 - fynbos biome and their distribution along an altitudinal gradient in the South Eastern Cape. S. Afr. J. Bot., 49: 87-101.
 - Kabrick, J. M., Dey, D. C., Jensen, R. G. and Wallendorf, M., 2008. The role of environmental factors in oak decline and mortality in the Ozark Highlands, Forest Ecology and Management, 255: 1409-1417.
 - Kramer, P.J., 1983. Water Relations of Plants. New York: Academic Press, 489 pp.
 - Kyparissis, A. and Manetas, Y., 1993. Seasonal leaf dimorphism in a semi-deciduous Mediterranean shrub: ecophysiological comparisons between winter and summer leaves. Acta Oecology, 14: 23-32.
 - Liu, X., Ellsworth, D. S. and Tyree, M. T., 1997. Leaf nutrition and photosynthetic performance of sugar maple (*Acer saccharum*) in stands with contrasting health conditions. Tree Physiology, 17: 169-178.
 - Martinez-Vilalta, J., Pinol, J. and Beven, K., 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean, Ecol. Model., 155: 127-147.
 - McDowell, N.G., Pockman, W.T. and Allen, C.D., 2008. Tansley Review: mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, 178: 719-739.
 - Meszaros, I., Veres, S., Kanalas, P., Olah, V. , Szollosi, E., Sarvazi, E., Levai, L. and Lakatos, G., 2007. Leaf growth and photosynthetic performance of two co-existing oak species in contrasting growing seasons, Acta Silv. Lign. Hung., 3: 7-20.
 - Meszaros, I., Veres, S., Szollosi1, E., Koncz, P., Kanalas, P. and Olah, V., 2008. Responses of some ecophysiological traits of sessile oak (*Quercus petraea*) to drought stress and heat wave in growing season. Acta Biologica Szegediensis, 52:107-109.
 - Meziane, D. and Shipley, B., 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply, Annals of Botany, 88: 915-927.
 - Niinemets, U., 2001. Global-Scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. Ecology, 82: 453-469.
 - Ogaya, R. and Penuelas, J., 2006. Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. Biologia Plantarum, 50: 373-382.
 - Ozturk, M., Dogan, Y., Sakcali, M.S., Doulis, A. and Karam, F., 2010. Ecophysiological responses of some maquis (*Ceratonia siliqua* L., *Olea oleaster* Hoffm. & Link, *Pistacia lentiscus* and *Quercus*

Leaf morphological and physiological responses of Persian oak trees in oak decline affected stands

H. Hosseini

- Assist. Prof., Agriculture and Natural Resource Research and Education Center, Ilam, I.R. Iran
E-Mail: Ahmad.phd@gmail.com

Received: 02.05.2015 Accepted: 15.08.2015

Abstract

In order to study morphological and physiological responses of Persian oak trees leaves, one of the dieback affected stands in Melah-Siah region in the northern half of the Ilam province was selected. Oak trees were divided into 4 groups with 6 replicates based on the severity of crown dieback. Leaf samples were randomly taken in South directions of trees crown in spring and summer during two consecutive years and were transferred to the laboratory for analyzing of some morphological and physiological traits including leaf area, wet and dry leaf weight, SLA, LMA and RWC. Results showed that the interaction effect of season and crown dieback degrees on morphological and physiological traits was not significant. But all of the studied traits had significantly ascending or descending temporal variations. Results showed that the dry leaf weight of dieback trees in spring 2014 was more than that of healthy trees. The leaf area of dieback trees in spring 2013 and in spring and summer 2014 was less than those of healthy trees. The amount of leaf water of dieback trees in spring and summer 2013 was less than that of healthy trees. The leaf moisture weight of dieback trees in spring and summer 2013 and spring 2014 was less than that of healthy trees. The RWC amount of dieback trees in spring and summer 2013 and spring 2014 was less than those of healthy trees. It was concluded that drought has more severe impact on the morphological and physiological status of Persian oak dieback trees leaves and responses of some traits in the dieback trees is for resistance to drought condition and possibly performance of vital activities.

Keywords: Oak Forest, dieback, morphology, physiology, Ilam.