



Research Paper

The Effect of Drought Stress on the Gas Exchange, Water Relations, and Photosynthetic Pigments in the Leaves of the Medicinal Plant (*Crataegus pentagyana* Waldst. & Kit. ex Willd.)

Seyed Pedram Elyasi¹, Masoud Tabari² and Mehdi Abedi³

- 1- M.Sc. Student, Department of Forestry, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran
2- Professor, Department of Forestry, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran, (Corresponding Author: mtabari@modares.ac.ir)
3- Associate Professor, Department of Rangeland Management, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran

Received: 05 July, 2025

Revised: 15 October, 2025

Accepted: 30 November, 2025

Extended Abstract

Background: Drought is one of the most important factors affecting plant survival that can have significant effects on their growth, development, and productivity, especially in arid and semi-arid regions where climate change has exacerbated this phenomenon. The black hawthorn (*Crataegus pentagyana* Waldst. & Kit. ex Willd.) is one of the valuable medicinal plants in the forests of northern Iran, which plays an important role in maintaining biodiversity and sustainability of forest ecosystems due to its ability to adapt to different habitats. Due to its high ecological values, including the protection of biodiversity and wildlife, this plant is also known as a pioneer and nurse species for the establishment of plants in the primary succession stage and is of particular importance in terms of its ability to control urban pollution; also, it is known not only as a valuable medicinal source, but also helps to strengthen the soil and restore degraded environments. In general, considering its importance in the protection and restoration of degraded forest areas in mountainous regions and arid to semi-arid valleys in the north of the country, and on the other hand, the emergence of drought and global warming phenomena in recent years, studying the responses of this plant to drought stress can provide a solution for protecting this species against climate change and also for managing water resources in seedling production nurseries and restoring degraded forests. In fact, the aim of this study is to investigate the effect of drought stress on the ecophysiological traits of the leaves of this species in order to identify the reactions related to gas exchange, water relations, and its photosynthetic pigments under conditions of long-term irrigation interruption and its consequences on seedling health and survival.

Methods: To conduct this study, in late winter 1401, 54 two-year-old and homogeneous potted seedlings of the medicinal plant *Crataegus pentagyana* (50 ± 5 cm in height and 2 ± 5 mm in diameter) were obtained from the Lajim Savadkouh Forest Seedling Production Nursery. After being transferred to the greenhouse, the seedlings were subjected to a drought stress experiment as withholding irrigation in six treatment levels and three four-fold replications in a completely randomized design. Then, the seedlings were measured on the third, seventh, fourteenth, twenty-first, twenty-eighth, and thirty-fifth days (following withholding irrigation) for gas exchange traits, water relations, and photosynthetic pigments. To measure photosynthesis and transpiration, the leaves of the upper one-fifth of the seedlings were used by Photosynthesis Meter under natural conditions of temperature, light, and relative humidity (from 9.5 to 11 am). Then, three of the most developed and mature leaves were selected from each seedling, and after undergoing the necessary processes and drying in an oven (70°C for 48 hours), the relative water content of the leaves was calculated using the determined formula. The electrolyte leakage content (used as an indicator of cell membrane damage) was also determined by preparing 1 cm^2 samples from the middle part of newly mature leaves, then measuring their initial electrical conductivity and placing them in a bain-marie bath (80°C) for 12 hours and measuring the total electrical conductivity, according to the relevant formula. To measure photosynthetic pigments, the leaves were frozen after extraction and centrifugation steps, and the absorbance of the supernatant solution was read at wavelengths of 470, 645 and 663 nm using a spectrophotometer. Thus, the content of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll and carotenoids was determined in mg/g fresh weight using the proposed equations. Data analysis was performed using SPSS 26 software



and graphs were drawn using Excel software. The Kolmogorov-Smirnov test was used to examine the normality of the data, one-way analysis of variance (one-way-ANOVA) was used to determine the significance of the data, and the Tukey test was used to compare the means (at 5% and 1% confidence levels).

Results: With increasing drought intensity, photosynthesis, transpiration, and relative water content decreased significantly. In other words, photosynthesis decreased by 62% and 90.5% on days 14 and 35 of withholding watering compared to day 3 of withholding watering. This decrease was 12.5% and 68% for transpiration, 19% and 60.6% for relative water content, and 22.7% and 68.2% for total chlorophyll, respectively. Meanwhile, electrolyte leakage increased by 8% and 14.4% on days 14 and 35 of withholding watering, respectively. The content of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, carotenoids, and the ratio of total chlorophyll/carotenoids decreased under the influence of drought, such that they decreased significantly in severe stresses (withholding watering on days 21, 28, and 35).

Conclusion: The present study shows that drought as one of the main stress factors has significant effects on the ecophysiological traits of *Crataegus pentagyana* seedlings, so that its severity can have a negative effect on the overall health of the plant. In fact, this research revealed that an imbalance in the photosynthetic system and disruption in chlorophyll production and synthesis, and in general, a significant vulnerability of *Crataegus pentagyana* seedlings to drought stress occurs when the seedlings are deprived of water for more than 14 days. Also, this study emphasizes the importance of water resource management in forest nurseries and urban and suburban green spaces and a better understanding of the response of seedlings of this plant to drought stress in order to improve their performance and also protect them against climate change.

Keywords: Black hawthorn, Carotenoids, Electrolyte leakage, Photosynthesis, Relative water content, Withholding watering

How to Cite This Article: Elyasi, S. P., Tabari, M., & Abedi, M. (2026). The Effect of Drought Stress on the Gas Exchange, Water Relations, and Photosynthetic Pigments in the Leaves of the Medicinal Plant (*Crataegus pentagyana* Waldst. & Kit. ex Willd.). *Ecol Iran For*, 14(1), 71-81. DOI: 10.61882/ifej.2026.596



مقاله پژوهشی

تأثیر تنش خشکی روی تبادلات گازی، روابط آبی و رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی برگ گیاه دارویی سیاه‌ولیک

سید پدram الیاسی^۱، مسعود طبری کوچکسرای^۲ ID و مهدی عابدی^۳

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد، گروه جنگل‌داری، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
 ۲- استاد، گروه جنگل‌داری، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران، (نویسنده مسول: mtabari@modares.ac.ir)
 ۳- دانشیار، گروه مرتع‌داری، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۸/۰۹

تاریخ ویرایش: ۱۴۰۴/۰۷/۲۳
صفحه ۷۱ تا ۸۱

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۴/۱۴

چکیده مبسوط

مقدمه و هدف: خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر بقای گیاهان است که می‌تواند تأثیرات قابل توجهی بر رشد، توسعه و بهره‌وری آن‌ها داشته باشد، به‌خصوص در مناطق خشک و نیمه‌خشک که تغییرات اقلیمی منجر به تشدید این پدیده شده‌اند. گونه سیاه‌ولیک (*Crataegus pentagyna* Waldst. & Kit. ex Willd.) یکی از گیاهان دارویی ارزشمند در جنگل‌های شمال ایران است که به‌دلیل توانایی سازگاری با زیستگاه‌های مختلف، نقش مهمی در حفظ تنوع زیستی و پایداری اکوسیستم‌های جنگلی ایفا می‌کند. این گیاه به‌دلیل ارزش‌های اکولوژیکی بالا، از جمله حفاظت از تنوع زیستی و حیات وحش، به‌عنوان یک گونه پیش‌آهنگ و پرستار برای استقرار گیاهان در مرحله توالی اولیه نیز شناخته می‌شود و به لحاظ توانایی در کنترل آلودگی‌های شهری اهمیت ویژه‌ای دارد؛ همچنین، نه‌تنها به‌عنوان یک منبع دارویی ارزشمند شناخته می‌شود، بلکه به تقویت خاک و بازسازی محیط‌های تخریب‌شده کمک می‌کند. در مجموع، با توجه به اهمیت آن در حفاظت و بازسازی عرصه‌های جنگلی تخریب‌یافته مناطق کوهستانی و نیز دره‌های خشک تا نیمه‌خشک شمال کشور و از طرفی ظهور پدیده‌های خشک‌سالی و گرمایش جهانی در سال‌های اخیر، مطالعه پاسخ‌های این گیاه به تنش خشکی می‌تواند راهکاری را برای حفاظت آن در برابر تغییرات اقلیمی و نیز مدیریت منابع آب در نهالستان‌های تولید نهال و احیای جنگل‌های مخروبه ارائه دهد. در واقع، هدف از این پژوهش، بررسی تأثیر تنش خشکی بر صفات اکوفیزیولوژیکی برگ این گونه است تا واکنش‌های مربوط به تبادلات گازی، روابط آبی و رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی آن در شرایط قطع شدن طولانی‌مدت آبیاری و پیامدهای آن بر سلامت و بقای نهال مورد شناسایی قرار گیرد.

مواد و روش‌ها: برای انجام این تحقیق در اواخر زمستان ۱۴۰۱، تعداد ۵۴ اصله نهال گلدانی دوساله و همگن گیاه دارویی سیاه‌ولیک (به ارتفاع 50 ± 5 سانتی‌متر و قطر 2 ± 5 میلی‌متر)، از نهالستان تولید نهال جنگلی لاجیم سوادکوه تهیه شد. نهال‌ها پس از انتقال به گلخانه دانشکده منابع طبیعی نور (دانشگاه تربیت مدرس) به‌دنبال یک ماه آبیاری در شرایط رطوبت مزرعه در شش سطح تیمار و با سه تکرار چهارتایی به‌صورت طرح کاملاً تصادفی تحت آزمایش تنش خشکی قرار گرفتند. در واقع، نهال‌ها در معرض قطع آبیاری قرار گرفتند و با توجه به سطوح شش‌گانه تیمارها، در روزهای سوم، هفتم، چهاردهم، بیست و یکم، بیست و هشتم و سی و پنجم از نظر صفات تبادلات گازی، روابط آبی و رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی اندازه‌گیری شدند. برای اندازه‌گیری فتوسنتز و تعرق، از برگ‌های یک پنجم بالایی نهال به‌وسیله دستگاه فتوسنتز متر در شرایط طبیعی دما، نور و رطوبت نسبی هوا (در ساعات ۹/۵ تا ۱۱ صبح) استفاده شد. آنگاه، از هر نهال سه برگ از توسعه یافته‌ترین و بالغ‌ترین انتخاب شد و پس از طی فرایندهای لازم و خشک شدن در آون (دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت) با استفاده از فرمول تعیین شده محتوای نسبی آب برگ محاسبه شد. محتوای نشت الکترولیت (به‌عنوان شاخص آسیب غشای سلولی استفاده شد) نیز از طریق تهیه نمونه‌های یک سانتی‌متر مربعی از قسمت میانی برگ‌های تازه بالغ و سپس به‌دنبال اندازه‌گیری هدایت الکتریکی اولیه آنها و قرار گرفتن به‌مدت ۱۲ ساعت در حمام بن‌ماری (دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد) و اندازه‌گیری هدایت الکتریکی کل، مطابق فرمول مربوطه تعیین شد. برای اندازه‌گیری رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی، برگ‌های منجمد شده بعد از عصره‌گیری و مراحل سانتیفریوژ، مقدار جذب محلول رویی در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵ و ۶۶۳ با استفاده از دستگاه اسپکتوفتومتر قرائت شد. بدین ترتیب، محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر با استفاده از معادلات پیشنهاد شده تعیین گردید. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS26 و رسم نمودارها با نرم‌افزار Excel انجام شد. برای بررسی نرمال بودن داده‌ها از آزمون کولموگروف-اسمیرنوف، برای تعیین معنی‌داری داده‌ها از تجزیه واریانس یک‌طرفه (one-way-ANOVA) و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون Tukey (در سطوح اطمینان پنج درصد و یک درصد) استفاده شد.

یافته‌ها: با افزایش شدت خشکی، نرخ فتوسنتز، تعرق و محتوای نسبی آب برگ به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. به عبارتی، فتوسنتز در قطع آبیاری روزهای چهاردهم ۶۲ درصد و سی و پنجم ۹۰/۵ درصد نسبت به قطع آبیاری روز سوم کاهش نشان داد. این کاهش برای تعرق به ترتیب ۱۲/۵ و ۶۸ درصد، برای محتوای نسبی آب ۱۹ و ۶۰/۶ درصد و برای کلروفیل کل ۲۲/۷ و ۶۸/۲ درصد بود. این در حالی است که، نشت الکترولیت در قطع آبیاری روزهای چهاردهم و سی و پنجم به ترتیب ۸ و ۱۴/۴ درصد افزایش نشان داد. محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، کاروتنوئید، و نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید تحت تأثیر خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافتند، طوری که در تنش‌های شدید (قطع آبیاری روزهای بیست و یکم، بیست و هشتم و سی و پنجم) دچار افت قابل ملاحظه‌ای شدند.

نتیجه‌گیری: تحقیق حاضر نشان می‌دهد که خشکی به‌عنوان یکی از عوامل اصلی استرس‌زا، تأثیرات قابل توجهی بر صفات اکوفیزیولوژیکی نهال‌های گیاه دارویی سیاه‌ولیک دارد طوری که افزایش شدت آن می‌تواند تأثیر منفی بر سلامت کلی گیاه داشته باشد. در حقیقت، این تحقیق آشکار ساخت که عدم تعادل در سیستم فتوسنتزی و اختلال در تولید و سنتز کلروفیل و به‌طور کلی آسیب‌پذیری معنی‌دار نهال سیاه‌ولیک به تنش خشکی، موقعی که نهال آن بیش از ۱۴ روز از آب محروم شود، اتفاق می‌افتد. همچنین، این مطالعه اهمیت مدیریت منابع آب در نهالستان‌های جنگلی و فضاهای سبز شهری و برون‌شهری و درک بهتر واکنش نهال سیاه‌ولیک به تنش خشکی را در راستای بهبود عملکرد و نیز حفاظت از آن در برابر تغییرات اقلیمی تأکید می‌کند.

واژه‌های کلیدی: سیاه‌ولیک، فتوسنتز، قطع آبیاری، کاروتنوئید، محتوای نسبی آب، نشت الکترولیت

مقدمه

در مناطق خشک تأثیر می‌گذارد (Lal & Stewart, 2010). در تنش خشکی، فعالیت‌های فیزیولوژیکی گیاه به‌طور مستقیم یا غیر مستقیم دچار اختلال می‌گردند. گیاهان سازوکارهایی مانند

خشکی یکی از بحرانی‌ترین عوامل استرس‌زای محیطی است که بر رشد و بهره‌وری گیاهان در سرتاسر جهان به‌ویژه

ریشه و غلاف) و سرعت تعرق گیاه فراهم می‌شود (Hussain *et al.*, 2018; Safavi Bakhtiari *et al.*, 2025). در صورت بسته‌شدن طولانی‌مدت روزنه‌ها، کمبود CO₂ اتفاق می‌افتد که بر فتوسنتز تأثیر منفی می‌گذارد (Shahzad *et al.*, 2016). تحقیقات قبلی نیز نشان داده‌اند که تنش خشکی منجر به کاهش قابل توجه در محتوای کلروفیل می‌شود که به‌طور مستقیم با کاهش بازده فتوسنتزی مرتبط است. همچنین، در مطالعه‌ای که توسط هان و همکاران (Han *et al.*, 2022) با اعمال سطوح تنش خشکی ۳۰، ۴۵، ۶۰ و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی انجام شد، آشکار شد که هرچه سطح تنش خشکی بیشتر باشد محتوای کلروفیل و به‌عبارتی اندازه رنگدانه‌های فتوسنتزی کاهش می‌یابد.

سیاه‌ولیک یا زالزالک سیاه (*Crataegus pentagyana* Waldst. & Kit. ex Willd) یکی از گونه‌های مهم این جنس در جنگل‌های شمال ایران است که در مناطق مختلفی از دره چالوس و دشت نظیر و چلندر تا دره تالار (پل سفید تا ارتفاعات گدوک) و در گرگان (از رامیان تا مینودشت و رباط قزلق تا حوالی بجنورد) یافت می‌شود. این گیاه در ارتفاعات بین ۴۰۰ تا ۲۰۰۰ متر از سطح دریا رشد می‌کند و به‌دلیل سازگاری با انواع زیستگاه‌ها، از جمله جنگل‌ها و سواحل رودخانه‌ها، نقش مهمی را در حفظ تنوع زیستی گیاهی و حیات وحش ایفا می‌کند. این گیاه به‌دلیل ارزش‌های اکولوژیکی بالا، از جمله حفاظت از تنوع زیستی و حیات وحش، به‌عنوان یک گونه پیش‌آهنگ و پرستار برای استقرار گیاهان در مرحله توالی اولیه نیز شناخته می‌شود و به لحاظ توانایی در کنترل آلودگی‌های شهری اهمیت ویژه‌ای دارد (Sabti, 1994). این گونه نه‌تنها به‌عنوان یک منبع دارویی ارزشمند شناخته می‌شود، بلکه به تقویت خاک و بازسازی محیط‌های تخریب‌شده نیز کمک می‌کند (Nazhand *et al.*, 2020). با توجه به اهمیت آن در حفاظت و بازسازی عرصه‌های جنگلی تخریب‌یافته مناطق کوهستانی و نیز دره‌های خشک تا نیمه‌خشک شمال کشور و از طرفی ظهور پدیده‌های خشک‌سالی و گرمایش جهانی در سال‌های اخیر، مطالعه پاسخ‌های تبادلات گازی، روابط آبی و رنگدانه‌های فتوسنتزی این گیاه به تنش خشکی می‌تواند راهکاری را برای حفاظت این گونه در برابر تغییرات اقلیمی و نیز مدیریت منابع آب در نهالستان‌های تولید نهال و احیای جنگل‌های مخروطی با این گونه ارائه دهد (Emami *et al.*, 2018).

مواد و روش‌ها

برای انجام این تحقیق در اواخر زمستان ۱۴۰۱، ۵۴ اصله نهال گلدانی دوساله و همگن گیاه دارویی سیاه‌ولیک (به ارتفاع تقریبی 5 ± 5 سانتی‌متر و قطر حدود 2 ± 5 میلی‌متر)، از نهالستان تولید نهال جنگلی لاجیم سوادکوه تهیه شد. نهال‌ها پس از انتقال به گلخانه دانشکده منابع طبیعی نور (دانشگاه تربیت مدرس) به‌دنبال آبیاری در شرایط رطوبت مزرعه (به‌مدت یک‌ماه) در شش سطح تیمار و با سه تکرار چهارتایی به‌صورت طرح کاملاً تصادفی مورد آزمایش تنش خشکی قرار گرفتند. در حقیقت، نهال‌ها در معرض قطع آبیاری قرار گرفتند و با توجه به سطوح شش‌گانه تیمارها در روزهای سوم، هفتم، چهاردهم،

کاهش اتلاف آب را از طریق افزایش مقاومت انتشاری و برگ‌های کوچک‌تر نشان می‌دهند تا تلفات تعرق را به حداقل برسانند و در نتیجه محتوای آب را حفظ کنند (Chen *et al.*, 2018). این سازگاری‌ها با به حداکثر رساندن جذب آب و به‌حداقل رساندن اتلاف آب از اندام‌هایشان به گیاهان کمک می‌کنند تا تعادل آب را حفظ کنند و در شرایط خشکی زنده بمانند (Han *et al.*, 2022).

برای تحمل به خشکی، سازوکارهای متعدد مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی از قبیل تغییر در ساختار گیاه، کاهش رشد، کاهش پتانسیل اسمزی بافت‌های گیاهی، هدایت روزنه‌ای، تغییر در غلظت ABA و تغییر در نوع آنزیم‌ها به‌کار گرفته می‌شوند. در زمینه روابط آبی، تغییراتی نظیر بهبود کارایی جذب آب از خاک، افزایش ظرفیت ذخیره آب در سلول‌ها و کاهش اتلاف آب از طریق تعرق ایجاد می‌شوند (Pamungkas & Farid, 2022). نتایج به‌دست آمده توسط بابایی و همکاران (Babaei *et al.*, 2021)، نشان می‌دهند که سطوح مختلف تنش خشکی به‌طور قابل توجهی واکنش‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گیاه را محدود می‌کنند و با افزایش شدت خشکی، محتوای نسبی آب برگ، نرخ فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای، نرخ تعرق و غلظت دی‌اکسید کربن بین‌سلولی کاهش می‌یابند. عقیده بر این است که محتوای نسبی آب برگ برای ارزیابی وضعیت آبی گیاه می‌تواند اطلاعات مهمی را در مورد فتوسنتز، تعرق، نشت الکترولیت‌ها و کارایی مصرف آب ارائه دهد. این اطلاعات می‌توانند در مدیریت بهتر تنش‌های آبی و بهبود عملکرد گیاهان مؤثر باشند (Burllett *et al.*, 2025). در مجموع، تنش خشکی می‌تواند رشد، توسعه و عملکرد گیاهان را کاهش دهد و آن‌ها را در برابر بیماری‌ها و آفات آسیب‌پذیرتر کند. در موارد شدید، این تنش می‌تواند منجر به مرگ گیاه شود (Zaffaroni *et al.*, 2020; Barry *et al.*, 2024).

همچنین، تنش خشکی با تأثیر روی میزان فتوسنتز گیاه و کاهش رنگ‌ریزه‌های فتوسنتزی باعث کاهش عملکرد گیاه می‌شود (Jafarnia *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2025). میزان کلروفیل در گیاهان زنده یکی از فاکتورهای مهم حفظ ظرفیت فتوسنتزی است (Kaur & Kumar, 2020) و دوام فتوسنتز و حفظ کلروفیل برگ تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی مقاومت به تنش به حساب می‌آید. تنش خشکی باعث تولید گونه‌های اکسیژن فعال همراه با کاهش و تجزیه کلروفیل می‌شود طوری که در طی تنش، کلروفیل‌ها در کلروپلاست تجزیه می‌شوند و ساختار تیلاکوئید ناپدید می‌شود (Ahmadipour *et al.*, 2019).

رنگدانه‌های فتوسنتزی، عمدتاً کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها، نقش مهمی در جذب انرژی نوری و تسهیل فتوسنتز دارند (Simkin *et al.*, 2022). تنش خشکی باعث کاهش عملکردهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاه می‌شود که می‌تواند تأثیرات منفی بر عملکرد فتوسنتز، سنتز کلروفیل، متابولیسم مواد غذایی، جذب و جابجایی یون، تنفس و متابولیسم کربوهیدرات‌ها، و رشد گیاه داشته باشد که در این صورت، موجبات کاهش محتوای نسبی آب، پتانسیل آبی (برگ،

اندازه‌گیری رنگدانه‌های فتوسنتزی

برای اندازه‌گیری رنگدانه‌های فتوسنتزی، در آزمایشگاه ابتدا ۰/۱ گرم از برگ‌های منجمدشده در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد به‌همراه ۱ گرم کربنات کلسیم و ۴ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد در تاریکی عصاره‌گیری شد. عصاره حاصل در ۴۰۰۰ دور در دقیقه به‌مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۴ درجه سانتی‌فریوژ گردید. مقدار جذب محلول رویی در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵ و ۶۶۳ با استفاده از دستگاه اسپکتوفتومتر قرائت شد. به این ترتیب، محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر با استفاده از معادلات پیشنهاد شده توسط (Arnon *et al.*, 1949) تعیین گردید. نسبت کلروفیل a به b و نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید محاسبه شدند.

a غلظت کلروفیل = 00269/0-(A663) 0127/0 (A645)

b غلظت کلروفیل = 00468/0-(A645) 0229/0 (A663)

غلظت کلروفیل کل = a غلظت کلروفیل + b

(A645) (A470) 0144/0 (A663) 6308/0- = غلظت کاروتنوئید

تجزیه و تحلیل داده‌ها

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS 26 و رسم نمودارها با نرم‌افزار Excel انجام شد. برای بررسی نرمال بودن داده‌ها از آزمون کولموگوروف-اسمیرنوف، برای تعیین معنی‌داری داده‌ها از تجزیه واریانس یک‌طرفه (one-way-ANOVA) و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون Tukey (در سطوح اطمینان پنج درصد و یک درصد) استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج آنالیز واریانس یک‌طرفه نشان دادند که خشکی تأثیر معنی‌داری روی فتوسنتز، تعرق، نشت الکترولیت، محتوای نسبی آب برگ سیاه‌ولیک داشت (جدول ۱). به‌طوری‌که با شدت تنش خشکی، فعالیت‌های فتوسنتز، تعرق (شکل ۱، A و B)، و محتوای نسبی آب برگ به‌طور معنی‌داری کاهش و نشت الکترولیت افزایش یافتند (شکل ۲، A و B).

بیست و یکم، بیست و هشتم و سی و پنجم) از نظر صفات زیر اندازه‌گیری شدند.

اندازه‌گیری تبادلات گازی و روابط آبی

برای اندازه‌گیری فتوسنتز و تعرق، از برگ‌های یک پنجم بالایی نهال به‌وسیله دستگاه Photosynthesis Meter مدل LCP+ (ال سی پرو پلاس) تحت شرایط طبیعی دما، نور و رطوبت نسبی هوا در ساعات ۵/۹ تا ۱۱ صبح استفاده شد (Oguchi *et al.*, 2006; Gardiner & Krauss, 2001). برای تعیین محتوای نسبی آب برگ (RWC)، از هر نهال، سه برگ از توسعه‌یافته‌ترین و بالغ‌ترین برگ‌ها انتخاب شدند و پس از توزین (FW) به‌مدت ۲۴ ساعت در شرایط تاریکی در داخل آب مقطر قرار داده شدند تا به‌اندازه نیاز، آب جذب نمایند و به حالت آماس (SW) درآیند. آنگاه، برگ‌های آماس شده توزین گردیدند و در پایان، در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت قرار گرفتند تا خشک شوند. وزن برگ پس از خشک شدن نیز اندازه‌گیری (DW) و محتوای نسبی آب برگ (RWC) از رابطه (۱) محاسبه شد (Yang *et al.*, 2007).

$$\text{RWC} = \frac{FW - DW}{SW - DW} \times 100 \quad (1)$$

FW: وزن برگ تازه، SW: وزن آماس برگ (اشباع)، DW: وزن برگ پس از خشک شدن

برای محاسبه محتوای نشت الکترولیت (به‌عنوان شاخص آسیب‌گشای سلولی استفاده شد)، نمونه‌های یک سانتی‌متر مربعی از قسمت میانی برگ‌های تازه بالغ نهال‌ها، داخل لوله‌های دارای ۱۵ میلی‌لیتر آب دیونیزه قرار داده شدند. سپس نمونه‌ها به‌مدت ۲۴ ساعت در دمای آزمایشگاه قرار گرفتند و هدایت الکتریکی اولیه آن‌ها (EC1) توسط متر دیجیتالی اندازه‌گیری شد. آن‌گاه، نمونه‌ها به‌مدت ۱۲ ساعت در حمام پن‌ماری در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند تا به‌دنبال اندازه‌گیری هدایت الکتریکی کل (EC2)، درصد نشت الکترولیت (EL) مطابق رابطه (۱) تعیین شود (Campos *et al.*, 2003).

$$\text{EL} = \frac{EC1}{EC2} \times 100 \quad (2)$$

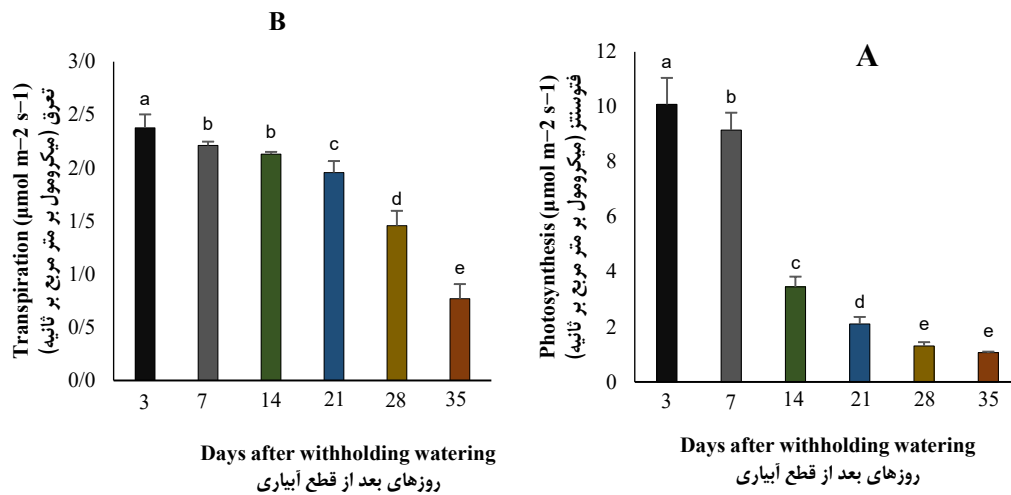
جدول ۱- تجزیه واریانس یک‌طرفه اثر تنش خشکی روی صفات فیزیولوژیک نهال‌های سیاه‌ولیک

Table 1. One-way analysis of variance for the effect of drought stress on the physiological traits of *Crataegus pentagyna* seedlings

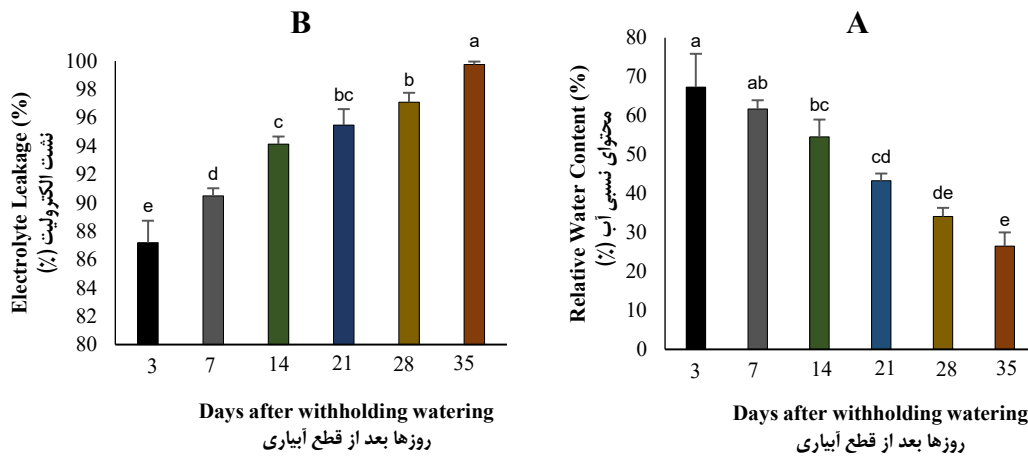
P _{sig}	F	d.f	MS	متغیر Variable
*0.000	570.98	5	147.10	فتوسنتز ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) Photosynthesis
*0.000	288.167	5	3.27	تعرق ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) Transpiration
*0.000	38.853	5	768.69	محتوای نسبی آب برگ (%) Relative Leaf Water Content
*0.000	79.015	5	62.21	نشت الکترولیت (%) Electrolyte leakage

*Indicates the significant effect of drought stress on the measured variable.

* نشانه معنی‌داری اثر خشکی روی متغیر اندازه‌گیری شده است.



شکل ۱- مقایسه میانگین \pm انحراف معیار اثر تنش خشکی بر روی صفات تبادلات گازی نهال‌های سیاه‌ولیک با استفاده از آزمون توکی
Figure 1. The comparison of the mean \pm standard deviation of the drought stress effect on the gas exchange of *C. pentagyna* seedlings using Tukey's test.



شکل ۲- مقایسه میانگین \pm انحراف معیار اثر تنش خشکی بر روی صفات روابط آبی نهال‌های سیاه‌ولیک با استفاده از آزمون توکی
Figure 2. The comparison of the mean \pm standard deviation of the drought stress effect on water relations of *C. pentagyna* seedlings using Tukey's test.

کلروفیل کل، کاروتنوئید، و نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید به‌طور معنی‌داری کاهش یافتند، به‌طوری که به‌دنبال قطع آبیاری، در روزهای بیست و یکم، بیست و هشتم، و سی و پنجم دچار کاهش شدیدی شدند.

مطابق تجزیه واریانس یک‌طرفه، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، کاروتنوئید و نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید تحت تأثیر رژیم آبیاری قرار گرفتند (جدول ۲). نتایج مقایسه میانگین‌ها (شکل ۳، A، B، C، D، E) آشکار کردند که با افزایش شدت تنش خشکی، محتوای کلروفیل a، کلروفیل b،

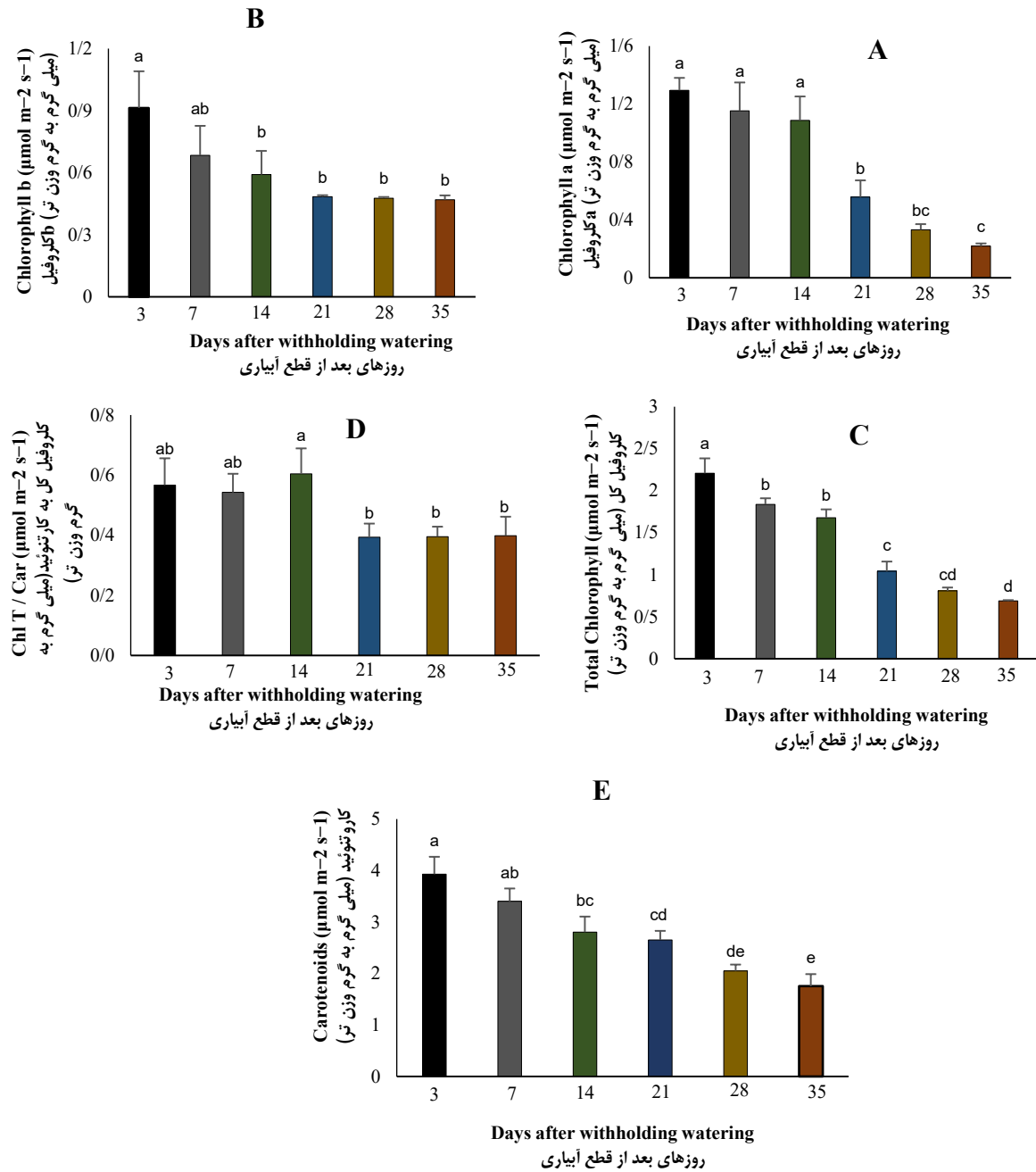
جدول ۲- تجزیه واریانس یک‌طرفه اثر تنش خشکی بر محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی نهال سیاه‌ولیک

Table 2. One-way analysis of variance (ANOVA) for the effect of drought stress on the content of photosynthetic pigments in *C. pentagyna* seedlings

P _{sig}	F	d.f	MS	متغیر (Variable)
*0.000	43.410	5	0.638	کلروفیل a (mg g ⁻¹ FW) Chl a
*0.001	8.338	5	0.091	کلروفیل b (mg g ⁻¹ FW) Chl b
*0.000	111.216	5	1.142	کلروفیل کل (mg g ⁻¹ FW) Chl T
*0.000	32.350	5	1.987	کاروتنوئید Car (mg g ⁻¹ FW)
*0.003	6.644	5	0.029	نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید Total Chl/Car (mg g ⁻¹ FW)

* نشاندهنده معنی‌داری اثر تنش خشکی روی متغیر اندازه‌گیری شده است.

* Indicates the significant effect of drought stress on the measured variable.



شکل ۳- مقایسه میانگین \pm انحراف معیار اثر تنش خشکی بر روی رنگدانه‌های فتوسنتزی نهال‌های سیاه‌ولیک با استفاده از آزمون توکی Figure 3. The comparison of the mean \pm standard deviation of the drought stress effect on photosynthetic pigments in *C. pentagyna* seedlings using Tukey's test

است که مصرف دی‌اکسید کربن لازم برای فتوسنتز را محدود می‌کند (Jia *et al.*, 2020; Safavi Bakhtiari *et al.*, 2025). در تحقیق حاضر، همانند یافته‌های سی‌سخت نژاد و همکاران (Sisakht Nejad *et al.*, 2015) و ذوالفقاری و کریمی (Zolfaghari & Karimi, 2022b)، نرخ تعرق (مشابه فتوسنتز) در نهال سیاه‌ولیک با شدت تنش خشکی کاهش یافت. این کاهش در حقیقت، واکنش تطبیقی گیاه برای حفظ رطوبت برگ است، اما می‌تواند منجر به افزایش دمای برگ و تنش بیشتر روی گیاه شود (Siddique *et al.*, 2016). به‌طور کلی، تعرق یک فرآیند حیاتی برای گیاهان است که نه تنها

همانند نتایج سیدیکو و همکاران (Siddique *et al.*, 2016) و یی و همکاران (Yi *et al.*, 2021)، در تحقیق حاضر مشخص شد که با افزایش شدت خشکی، نرخ خالص فتوسنتز در نهال سیاه‌ولیک به‌طور قابل توجهی کاهش یافت. فتوسنتز یک فرآیند بیولوژیکی است که از طریق آن گیاهان سبز، جلبک‌ها و باکتری‌های خاص، انرژی نوری را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کنند که عمدتاً در کلروپلاست سلول‌های گیاهی اتفاق می‌افتد (Whitmarsh & Govindjee, 1999). هنگامی که گیاهان در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند با کاهش فعالیت فتوسنتزی مواجه می‌شوند. این اغلب، به دلیل بسته شدن روزنه

به دلیل اختلال در سنتز کاروتنوئیدها یا تجزیه آن‌ها تحت شرایط استرس باشد. کاروتنوئیدها گروهی از رنگدانه‌های طبیعی هستند که در گیاهان، جلبک‌ها و برخی باکتری‌ها یافت می‌شوند. این ترکیبات به رنگ‌های زرد، نارنجی و قرمز شناخته شده‌اند، نقش مهمی در فرآیند فتوسنتز دارند (Solymosi & Mysliwa-Kurdzziel, 2017)، به عنوان آنتی‌اکسیدان‌ها عمل می‌کنند و از گیاهان در برابر تنش‌های اکسیداتیو محافظت می‌کنند (Danaeipour & Haddad, 2020).

مشابه با یافته‌های کباس و همکاران (Kebbas *et al.*, 2018)، در تحقیق حاضر نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید در شدت‌های زیاد خشکی (از روز بیست یکم به بعد) کاهش یافت. کاهش نسبت کاروتنوئید به کلروفیل کل در نهال‌های سیاه‌ولیک قرارگرفته در شرایط تنش خشکی می‌تواند نشانه‌ای از آسیب‌های جدی به سیستم فتوسنتزی، بروز علائم بیماری، پیروی زودرس برگ‌ها و کاهش سلامت کلی گیاه و در نتیجه نیاز به مدیریت بهتر منابع آب باشد. نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید یکی از شاخص‌های مهم در ارزیابی وضعیت فیزیولوژیکی گیاهان و کارایی فتوسنتزی آن‌ها است. همچنین، این نسبت تعادل بین دو نوع رنگدانه فتوسنتزی، یعنی کاروتنوئیدها و کلروفیل‌ها را نشان می‌دهد (Singh *et al.*, 2017). این نسبت می‌تواند تحت تأثیر تنش‌های محیطی، به ویژه تنش خشکی، تغییر کند. در شرایطی که گیاهان با کمبود آب مواجه می‌شوند، معمولاً محتوای کلروفیل کل کاهش می‌یابد در حالی که سطح کاروتنوئیدها ممکن است به عنوان یک سازگاری برای مقابله با استرس اکسیداتیو افزایش یابد (Arabshahi *et al.*, 2017).

نتیجه‌گیری کلی

تحقیق حاضر نشان می‌دهد که تنش خشکی به عنوان یکی از عوامل اصلی استرس‌زا، تأثیرات قابل توجهی بر صفات اکوفیزیولوژیک نهال‌های گیاه دارویی سیاه‌ولیک دارد. با افزایش شدت تنش خشکی نرخ فتوسنتز، تعرق و محتوای نسبی آب برگ به طور قابل توجهی کاهش یافتند؛ در عوض، نسبت کلروفیل دچار افزایش شد. همچنین، محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به طور معنی‌داری کاهش یافت. این کاهش در رنگدانه‌ها، که نقش حیاتی در فرآیند فتوسنتز ایفا می‌کنند، منجر به کاهش کارایی فتوسنتز و در نتیجه کاهش عملکرد گیاه می‌شود؛ به علاوه، تأثیر منفی بر سلامت کلی گیاه و توانایی آن برای تبدیل انرژی نوری به انرژی شیمیایی خواهد داشت. این موضوع می‌تواند نشان‌دهنده مکانیسم‌های سازگاری گیاه به شرایط تنش باشد. در مجموع، از یافته‌های این پژوهش می‌توان دریافت که عدم تعادل در سیستم فتوسنتزی و اختلال در تولید و سنتز کلروفیل و به طور کلی آسیب‌پذیری معنی‌دار نهال سیاه‌ولیک به تنش خشکی هنگامی رخ می‌دهند که نهال آن بیش از ۱۴ روز از آب محروم شود. در نهایت، این مطالعه می‌تواند اهمیت درک واکنش‌های اکوفیزیولوژیکی و حفاظتی این گونه در برابر تغییرات اقلیمی را برجسته نماید و نیاز به مدیریت منابع آب و توسعه روش‌های

انتقال آب و مواد مغذی را تسهیل می‌کند، بلکه نقش مهمی در تنظیم حرارت و حفظ سلامت کلی گیاه دارد (Maurel *et al.*, 2016).

نتایج به دست آمده نرخ نشت الکتروولیت در نهال سیاه‌ولیک، همانند یافته‌های (Karimi *et al.*, 2022b) و (Jafarnia *et al.*, 2018)، نشان‌دهنده افزایش نرخ آن با افزایش شدت خشکی هستند. نشت الکتروولیت در حقیقت به فرآیندی اطلاق می‌شود که طی آن الکتروولیت‌ها (مانند سدیم، پتاسیم، کلسیم و کلرید) از سلول‌های گیاهی به خارج نشت می‌کنند و سطوح بالای نشت، نشان‌دهنده از دست دادن یکپارچگی غشای سلولی و افزایش آسیب سلولی است. همچنین، نشت الکتروولیت به عنوان شاخصی از سلامت گیاهان شناخته می‌شود (Paull, 1981) و افزایش آن اغلب نشانگر آسیب سلولی و کاهش توانایی گیاهان برای زنده ماندن در شرایط تنش خشکی است (Demidchik *et al.*, 2014).

همسو با یافته‌های بابایی و همکاران (Babaei *et al.*, 2021) و سان و همکاران (Sun *et al.*, 2008)، در تحقیق پیش رو، محتوای نسبی آب برگ نهال سیاه‌ولیک با شدت کم آبی کاهش یافت. به طور کلی، رطوبت نسبی برگ در گیاهان به درصد بخار آب موجود در هوا نسبت به حداکثر بخار آبی که هوا می‌تواند در دمای خاصی نگه‌دارد، اشاره دارد (Lambers *et al.*, 2025; Burlett *et al.*, 2019). در حقیقت، شرایط خشکی می‌تواند بر مقدار محتوای نسبی آب برگ گیاه تأثیر بگذارد و کاهش تعرق باعث کاهش رطوبت در اطراف برگ‌ها می‌شود که می‌تواند از دست دادن آب و تنش خشکی را تشدید کند و حتی منجر به مرگ گیاه شود (Xing *et al.*, 2024; Barry *et al.*, 2024).

در راستای یافته‌های کرد رستمی و همکاران (Kordrostami *et al.*, 2017)، در تحقیق حاضر مقدار کلروفیل کل (مشابه کلروفیل a و b) با افزایش شدت خشکی کاهش یافت. به طور کلی، کلروفیل کل به مجموع تمام انواع کلروفیل‌های موجود در برگ‌ها اشاره دارد که به طور عمده شامل دو نوع اصلی کلروفیل a و کلروفیل b است (Senge *et al.*, 2014). این ترکیبات سبز رنگ در کلروپلاست‌های سلول‌های برگ قرار دارند و نقش حیاتی را در فرآیند فتوسنتز ایفا می‌کنند. این در حالی است که تنش خشکی باعث ایجاد شرایط اکسیداتیو در سلول‌های گیاهی می‌شود که می‌تواند منجر به تخریب کلروفیل‌ها شود (Solymosi & Mysliwa-Kurdzziel, 2017). به عبارتی، کاهش محتوای کلروفیل کل مستقیماً بر توانایی گیاهان در جذب نور و انجام فتوسنتز تأثیر می‌گذارد؛ در نتیجه، گیاهان با بستن روزنه‌های خود، از تبخیر آب جلوگیری می‌کنند (Maurel *et al.*, 2016) و این اقدام می‌تواند منجر به کاهش جذب دی‌اکسید کربن و در نتیجه کاهش سنتز کلروفیل و عملکرد فتوسنتز شود (Solymosi & Mysliwa-Kurdzziel, 2017).

همانند محتوای کلروفیل‌های a و b، با افزایش تنش خشکی مقدار کاروتنوئید در تحقیق حاضر کاهش یافت که با نتایج کریمی و همکاران (Karimi *et al.*, 2022a) و لیو و همکاران (Liu *et al.*, 2019) همسو است. این کاهش ممکن است

تشکر و قدردانی

نویسندگان از دانشگاه تربیت مدرس به دلیل حمایت‌های علمی و فراهم‌سازی امکانات لازم برای انجام این پژوهش قدردانی می‌نمایند.

تحمل آن را در نهالستان‌ها و فضا‌های سبز شهری و برون‌شهری مناطق خشک و نیمه‌خشک تأکید کند.

References

- Ahmadipour, S., Arji, E., Abbasi, A., & Abdousi, V. (2019). Morphological, physiological, and biochemical changes in young plants of three olive cultivars (*Olea europaea* L.) under drought stress conditions. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 50(2), 275-286. <https://doi.org/10.22059/ijhs.2017.242485.1326> [In Persian]
- Arabshahi, M., & Mobasser, H. R. (2017). Effect of drought stress on carotenoid and chlorophyll contents and osmolyte accumulation. *Chemistry Research Journal*, 2(3), 193-197. <https://doi.org/10.22077/jdcr.2024.7645.1069>
- Babaei, L., Sharifani, M. M., Darvishzadeh, R., Abbaspour, N., & Henareh, M. (2021). Impact of drought stress on photosynthetic response of some pear species. *International Journal of Horticultural Science and Technology*, 8(4), 353-369. <https://doi.org/10.22059/ijhst.2020.309629.394>
- Barry, A. M., Bein, B., Zhang, Y., & Wason, J. W. (2024). Linking physiological drought resistance traits to growth and mortality of three northeastern tree species. *Tree Physiology*, 44(9). <https://doi.org/10.1093/treephys/tpae095>
- Burlett, R., Santiago Trueba, S., Torres-Ruiz, J. M., Paul Bouteiller, X. P., Nicolas, K., Martin-StPaul, N. K., Forget, G., Camille Parise, C., Cochard, H., & Delzon, S. (2025). Minimum leaf conductance during drought: unravelling its variability and impact on plant survival. *New Phytologist*, 246(3), 1001-1014.
- Campos, P. S., Quartin, V., Ramalho, J. C., & Nunes, M. A. (2003). Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. *Plants. Journal of Plant Physiology*, 160(3), 283-292. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00833>
- Chen, D., Wang, S., Yin, L., & Deng, X. (2018). How does silicon mediate plant water uptake and loss under water deficiency? *Frontiers in Plant Science*, 9, 340168. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00281>
- Danaeipour, Z., & Haddad, R. (2020). Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes in plants. *Iranian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 9(1), 114-129. <https://doi.org/10.30479/ijgpb.2020.13794.1278>
- Arnon, D. I. (1949). Copper Enzymes in Isolated Chloroplasts. *Polyphenoloxidase in Beta Vulgaris*, *Plant Physiology*, 24(1), 1-15. <https://doi.org/10.1104/pp.24.1.1>
- Demidchik, V., Straltsova, D., Medvedev, S. S., Pozhvanov, G. A., Sokolik, A., & Yurin, V. (2014). Stress-induced electrolyte leakage: the role of K⁺-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. *Journal of Experimental Botany*, 65(5), 1259-1270. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru004>
- Emami, A., Shabaniyan, N., Rahmani, M. S., Khadivi, A., & Mohammad-Panah, N. (2018). Genetic characterization of the *Crataegus* genus: Implications for *in situ* conservation. *Scientia Horticulturae*, 231, 56-65. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.014>
- Gardiner, E.S., & Krauss, K.W. (2001). Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology*, 21(15), 1103-1111. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.15.1103>
- Han, C., Chen, J., Liu, Z., Chen, H., Yu, F., & Yu, W. (2022). Morphological and physiological responses of *Melia azedarach* seedlings of different provenances to drought stress. *Agronomy*, 12(6), 1461. <https://doi.org/10.3390/agronomy12061461>
- Hussain, H. A., Hussain, S., Khaliq, A., Ashraf, U., Anjum, S. A., Men, S., & Wang, L. (2018). Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in Plant Science*, 9, 348835. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00393>
- Jafarnia, S., Akbarinia, M., Hosseinpour, B., Modarres Sanavi, S. A. M., & Salami, S. A. (2018). Effect of drought stress on some growth, morphological, physiological, and biochemical parameters of two different populations of *Quercus brantii*. *Forest-Biogeosciences and Forestry*, 11(2), 212. <https://doi.org/10.3832/for2496-010> [In Persian]
- Jia, Y., Xiao, W., Ye, Y., Wang, X., Liu, X., Wang, G., Li, G., & Wang, Y. (2020). Response of photosynthetic performance to drought duration and re-watering in maize. *Agronomy*, 10(4), 533. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040533>
- Karimi, A., Tabari, M., Javanmard, Z., & Bader, M. K. F. (2022a). Drought effects on morpho-physiological and biochemical traits in Persian oak and black poplar seedlings. *Forests* 13(3), 399. <https://doi.org/10.3390/f13030399>
- Karimi, A., Tabari, M., Javanmard, Z., & Neiryneck, J. (2022b). Drought stress tolerance in seedlings of four deciduous species, common in nurseries of semi-arid region of Iran. *Ecopersia*, 10(2), 165-172. <https://dor.isc.ac/dor/20.1001.1.23222700.2022.10.2.6.1>
- Kaur, S., & Kumar, P. (2020). Morpho-physiological and biochemical response of plants under drought stress. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 9(4), 352-357.

- تأثیر تنش خشکی روی تبدلات گازی، روابط آبی و رنگدانه‌های فتوسنتزی ۸۰
- Kebbas, S., Benseddik, T., Makhlof, H., & AID, F. (2018). Physiological and biochemical behaviour of *Gleditsia triacanthos* L. young seedlings under drought stress conditions. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 46(2), 585–592. <https://doi.org/10.15835/nbha46211064>
- Kordrostami, F., Shirvany, A., Attarod, P., & Khoshnevis, M. (2017). Physiological responses of *Robinia pseudoacacia* seedlings to drought stress. *Forest and Wood Products*, 70(3), 393-400. <https://doi.org/10.22059/jfwp.2017.47657.436>
- Lal, R., & Stewart, B. A. (Eds.). (2010). *Food Security and Soil Quality*. CRC Press.
- Lambers, H., Oliveira, R.S. (2019). Plant Water Relations. In: *Plant Physiological Ecology*, Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1_5
- Liu, B., Liang, J., Tang, G., Wang, X., Liu, F., & Zhao, D. 2019. Drought stress effects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks. *Scientia Horticulturae*, 250, 230-235. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.02.056>
- Liu, Q., Xu, X., Liang, J., Zhang, S., Wang, G., & Liu, Y. (2025). Physiological mechanisms and drought resistance assessment of four dominant species on the Loess Plateau under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 177(3), e70261. <https://doi.org/10.1111/ppl.70261>
- Maurel, C., Verdoucq, L., & Rodrigues, O. (2016). Aquaporins and plant transpiration. *Plant, Cell & Environment*, 39(11), 2580–2587. <https://doi.org/10.1111/pce.12814>
- Nazhand, A., Lucarini, M., Durazzo, A., Zaccardelli, M., Cristarella, S., Souto, S. B., Silva, A. M., Severino, P., Souto, E. B., & Santini, A. (2020). Hawthorn (*Crataegus* spp.): An updated overview on its beneficial properties. *Forests*, 11(5), 564. <https://doi.org/10.3390/f11050564>
- Oguchi, R., Hikosaka, K., & Hiura, T. (2006). Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia*, 149, 571–582. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0485-1>
- Pamungkas, S. S. T., & Farid, N. (2022). Drought stress: Responses and mechanism in plants. *Reviews in Agricultural Science*, 10(0), 168–185. https://doi.org/10.7831/ras.10.0_168
- Paull, R. E. (1981). Temperature-Induced Leakage from chilling-sensitive and chilling-resistant plants. *Plant Physiology*, 68(1), 149–153. <https://doi.org/10.1104/pp.68.1.149>
- Safavi Bakhtiari, E., Mousavi, A., Yadegari, M., Haghghiati, B., & Martínez-García, P.J. (2025). Physiological and biochemical responses of almond (*Prunus dulcis*) cultivars to drought stress in semi-arid conditions in Iran. *Plants*, 14(5), 734. <https://doi.org/10.3390/plants14050734>
- Senge, M. O., Ryan, A. A., Letchford, K. A., MacGowan, S. A., & Mielke, T. (2014). Chlorophylls, symmetry, chirality, and photosynthesis. *Symmetry*, 6(3), 781-843. <https://doi.org/10.3390/sym6030781>
- Shahzad, M. A., Jan, S. U., Afzal, F., Khalid, M., Gul, A., Sharma, I., ... & Ahmad, P. (2016). Drought stress and morphophysiological responses in plants. *Water Stress and Crop Plants: A sustainable approach*, 2, 452-467. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch27>
- Siddique, Z., Jan, S., Imadi, S. R., Gul, A., & Ahmad, P. (2016). Drought stress and photosynthesis in plants. *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach*, 1, 1-11. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch1>
- Simkin, A. J., Kapoor, L., Doss, C. G. P., Hofmann, T. A., Lawson, T., & Ramamoorthy, S. (2022). The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. *Photosynthesis Research*, 152(1), 23–42. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00892-6>
- Singh, S. K., Reddy, V. R., Fleisher, D. H., & Timlin, D. J. (2017). Relationship between photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence in soybean under varying phosphorus nutrition at ambient and elevated CO₂. *Photosynthetica*, 55(3), 421-433. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0657-0>
- Sisakht Nejad, M., & Zolfaghari, R. (2015). The Effect of water stress on gas exchange in two Iranian oak species (*Quercus brantii*) and *Vyvl* (*Quercus libani*). *Journal of Zagros Forests Research*, 1(2), 15-31. <http://yujs.yu.ac.ir/jzfr/article-1-38-en.html> [In Persian]
- Solymosi, K., & Mysliwa-Kurziel, B. (2017). Chlorophylls and their Derivatives Used in Food Industry and Medicine. *Mini Reviews in Medicinal Chemistry*, 17(13), 1194–1222. <https://doi.org/10.2174/1389557516666161004161411>
- Sun, P., Grignetti, A., Liu, S., Casacchia, R., Salvatori, R., Pietrini, F., Loreto, F., Centritto, M. (2008) Associated changes in physiological parameters and spectral reflectance indices in olive (*Olea europaea* L.) leaves in response to different levels of water stress. *International Journal of Remote Sensing*, 29(6). doi:10.1080/01431160701373754
- Sabti, H. (1994). *Forests, Trees, and Shrubs of Iran*. Yazd University Press, 286 p. [In Persian]
- Whitmarsh, J., & Govindjee. (1999). The Photosynthetic Process. In: Singhal, G. S., Renger, G., Sopory, S. K., Irrgang, K. D., Govindjee (eds). (1999). *Concepts in Photobiology*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4832-0_2
- Xing, D., Zhang, Q., Wu, Y., Zhao, K., Wang, J., Yan, S., & Li, Z. (2024). Use of transpiration water and leaf intracellular retained water in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants subjected to different water supply strategies. *Scientia Horticulturae*, 337, 113520. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113520>

- Yang, Y., Liu, Q., Han, C., Qiao, Y.Z., Yao, X.Q., & Yin, H.J. (2007). Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings. *Photosynthetica*, 45(4), 613–619. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0106-1>
- Yi, L., Li, B., Korpelainen, H., Yu, F., Wu, L., & Liu, M. (2021). Mechanisms of drought response in *Populus*. *Southern Forests: A Journal of Forest Science*, 82(4), 359–366. <https://www.ajol.info/index.php/sfjfs/article/view/203524>
- Zaffaroni, M., Cunniffe, N. J., & Bevacqua, D. (2020). An ecophysiological model of plant-pest interactions: the role of nutrient and water availability. *Journal of the Royal Society, Interface*, 17(172), 20200356. <https://doi.org/10.1098/rsif.2020.0356>