



"مقاله پژوهشی"

تبادلات گازی و تجمع محلول‌های سازگار در توده‌های دچار زوال بلوط ایرانی در استان ایلام (مطالعه موردی: منطقه جنگلی گچان و ششدار)

افسانه تنگو^۱، حمید جلیوند^۲، محمد حسینی نصر^۳ و حمیدرضا ناجی^۴

۱- دانشجوی دکتری، گروه علوم و مهندسی جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، (نویسنده مسوول: afsanehtongo93@gmail.com)

۲ و ۳- استاد و دانشیار، گروه علوم و مهندسی جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

۴- استادیار گروه علوم جنگل، دانشگاه ایلام

تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۷/۲۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱۲/۲۳

صفحه: ۲۲ تا ۳۱

چکیده مبسوط

مقدمه و هدف: مطالعه تبادلات گازی در شرایط تنش خشکی می‌تواند به شناسایی فاکتورهای مؤثر در مقاومت به این تنش کمک کند. به‌منظور بررسی تأثیر عوامل فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی فتوسنتزی و تجمع اسمولیت‌ها بر خشکیدگی درختان بلوط ایرانی (*Quercus brantii* Lindl.)، دو توده جنگلی گچان و ششدار استان ایلام برای مطالعه انتخاب شدند.

مواد و روش‌ها: درختان بلوط بر مبنای شدت خشکیدگی تاجی به چهار گروه (سالم، ۳۳-۵۰٪، ۶۶-۷۳٪ و بالای ۶۶٪ خشکیدگی) تقسیم شدند. فعالیت‌های فیزیولوژیکی مانند: فتوسنتز، تعرق، تنفس، غلظت دی‌اکسیدکربن داخل روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی، کارایی مصرف آب، دمای برگ، قندهای محلول و اسیدآمین‌های آزاد از برگ درختان در جهت شیب غالب منطقه از شاخه‌های انتهایی در قسمت میانی تاج به صورت تصادفی اندازه‌گیری شدند و پایه‌های منتخب در محدوده‌ی قطری ۳۰ تا ۴۰ سانتی‌متر انتخاب شد. برای تجزیه و تحلیل داده‌ها، از تجزیه واریانس یک طرفه و برای مقایسه تیمارهای مختلف از کمینه‌ی تفاوت معنی‌داری (LSD) استفاده شد و تمام محاسبات با نرم افزار SAS انجام شد.

یافته‌ها: در درختان با خشکیدگی شدید در منطقه گچان، نتایج این تحقیق نشان داد که میزان فتوسنتز (۱/۰۶ میکرومول CO₂ بر مترمربع بر ثانیه) با کاهش در هدایت مزوفیلی (۰/۰۲۱ مول در مترمربع بر ثانیه)، تعرق (۳/۸۲ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، کارایی مصرف آب (۰/۲۷ میکرومول CO₂ بر مول آب) و افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن زیرروزنه‌ای (۴۸۸/۱۵ میکرومول CO₂ بر مول) و دما (۳۶/۰۵ درجه سانتی‌گراد) همراه بود. نتایج آزمون همبستگی (در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱)، نقش عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای در کاهش فتوسنتز را نشان داد. همچنین، افزایش میزان قندهای محلول (۰/۰۰۹ میکروگرم بر گرم وزن تر برگ) و اسید آمینه‌های آزاد (۰/۱۲ میکروگرم بر گرم وزن تر برگ) به‌عنوان محلول‌های سازگار در تنظیم اسمزی مشاهده نشد. در منطقه ششدار پارامترهای فتوسنتزی بین تیمارهای مختلف خشکیدگی تفاوت معنی‌داری را نشان نداد، اما با افزایش تجمع قندهای محلول در درختان سرخشکیده بلوط ایرانی همراه شد. افزون‌براین، همبستگی معنی‌داری بین فتوسنتز با عوامل روزنه‌ای مشاهده نشد که بیانگر توانایی این گونه در باز نگه‌داشتن روزنه در شرایط تنش خشکی شدید است.

نتیجه‌گیری: بنابراین، نتایج تحقیق حاضر تفاوت در ظرفیت‌های فتوسنتز درختان سرخشکیده بلوط ایرانی و همچنین به‌کارگیری راه‌کارهای اجتناب و تحمل به خشکی در دو منطقه را نشان می‌دهد.

واژه‌های کلیدی: اجتناب از خشکی، ایلام، بلوط ایرانی، تنظیم اسمزی، خشکیدگی، ویژگی‌های فیزیولوژیکی

مقدمه

است که سرانجام به خشکیدگی و مرگ درختان منجر می‌شود (۵۹). افزون بر عوامل محیطی مؤثر بر خشکیدگی درختی، برخی سازوکارهای فیزیولوژیکی نیز در تغییرات درونی درختان در پاسخ به تغییرات بیرونی و تنش‌های زنده و غیر زنده و میزان حساسیت و سازگاری آنها به شرایط جدید دخیل‌اند (۳۲). گونه‌های درختی سرخشکیده پاسخ‌های متفاوتی به خشکی داده و به تناسب مقاومت و حساسیت‌شان، تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی متفاوتی پیدا می‌کنند (۳۷). بنابراین تلاش برای درک بهتر مکانسیم خشکیدگی و در نهایت مرگ و میر درختان منجر به مطالعه تغییرات فیزیولوژیکی درختان بالغ بلوط ایرانی در پاسخ به تنش خشکی می‌شود.

خشک‌سالی یکی از مهمترین عوامل محدود کننده بقاء و بهره‌وری درختان است (۴۰) که می‌تواند باعث تغییر در فرآیندهای زیست‌شیمیایی و فیزیولوژیکی از فتوسنتز تا سنتز پروتئین و تجمع املاح شود (۲۱). به‌عنوان مثال، در شرایط کمبود آب، تقلیل فرآیند فتوسنتز تحت تأثیر عوامل روزنه‌ای و همچنین عوامل غیرروزنه‌ای از طریق مهار فعالیت روبیسکو رخ می‌دهد (۲). در شرایط تنش خشکی، میزان دی‌اکسیدکربن قابل دسترس برای فتوسنتز به واسطه کاهش هدایت روزنه‌ای

جنگل‌های زاگرس به‌عنوان وسیع‌ترین منطقه جنگلی ایران با پنج میلیون هکتار حدود ۴۰٪ از کل جنگل‌های ایران را پوشش می‌دهد. یکی از گونه‌های غالب در این جنگل‌ها، بلوط ایرانی (*Quercus brantii* Lindl.) است (۲۵). در چند دهه اخیر، افزایش دما و خشک‌سالی ناشی از تغییر اقلیم منجر به خشکیدگی و مرگ و میر درختان در سطح وسیعی از جنگل‌های بلوط زاگرس و سراسر جهان شد (۱۷). بروز خشک‌سالی‌ها به همراه سایر تنش‌های زنده و غیرزنده محیطی، زمینه را برای ضعف فیزیولوژیکی درختان بلوط و در نتیجه طغیان قارچ‌ها و حشرات بیماری‌زا فراهم کرده است که خشکیدگی در جنگل‌های غرب یکی از پیامدهای آن است (۴). نشانه‌های ابتلای رویشگاه‌های زاگرس به پدیده خشکیدگی در سال ۱۳۸۷ در جنگل‌های استان ایلام مشاهده شد و به دنبال آن در استان‌های دیگر مانند فارس، لرستان، کرمانشاه، چهارمحال و بختیاری، کهگیلویه و بویر احمد و خوزستان گزارش شد (۳). در جنگل‌های ایلام ۱۲۴۸۴۷ هکتار خشکیدگی مشاهده شد (۲۴).

یافته‌های اخیر پیشنهاد داد که خشک‌سالی و افزایش دما از عوامل اصلی تضعیف درختان در برابر تنش‌های زنده محیطی

تنش خشکی گزارش شد. با بررسی اثر تنش خشکی بر گونه *Ziziphus* و *Populus przewalskii* Maxim. (۲۹) و *mauritiana* Lam. (۱۹) افزایش میزان اسید آمینه‌های آزاد گزارش شد.

گرچه مطالعات قبلی بر رشد و پاسخ فیزیولوژیکی درختان بلوط به تنش خشکی متمرکز بود، اما دانش قابل توجهی درباره پاسخ درختان بالغ بلوط ایرانی در محیط طبیعی به تنش خشکی و خشکیدگی‌های طبیعی که منجر به بقاء یا مرگ درختان بلوط می‌شود، وجود ندارد. تنوع ژنتیکی می‌تواند نقش مهمی در راهکار بقاء یا مرگ درختان داشته باشد اما راهکارهای انتخابی گیاه در مواجهه با خشکی را به‌خوبی روشن نمی‌کند. گونه‌های بلوط در جنگل زاگرس باید راه‌کارهای و سازوکارها برای مقابله با دوره‌های طولانی مدت کمبود آب در خود توسعه داده باشند که اطلاعات ما در این زمینه بسیار محدود است.

بررسی پاسخ اکوفیزیولوژیکی درختان می‌تواند به تکمیل بخشی از دانش پایه در مورد علل زوال جنگل‌های زاگرس و درک بهتر این پدیده منجر شود. علی‌رغم مطالعات زیاد در زمینه خشکیدگی درختان بلوط، هنوز جنبه‌های دیگری از این تنش نیاز به مطالعه بیشتر دارد که چنین مطالعه‌ای بر روی درختان بالغ بلوط ایرانی با جزئیات دقیق تغییرات فیزیولوژیکی (تبادلات گازی و محلول‌های اسمزی) در زمان خشکی گزارش نشده است. از این رو، این مطالعه بر روی گونه بلوط ایرانی به‌عنوان گونه غالب جنگل‌های زاگرس، منحصر به فرد خواهد بود. بنابراین هدف از این مطالعه، مقایسه پاسخ‌های فیزیولوژی درختان سالم و سرخشکیده بلوط ایرانی از طریق بررسی تبادلات گازی و محلول‌های سازگار می‌باشد.

مواد و روش‌ها

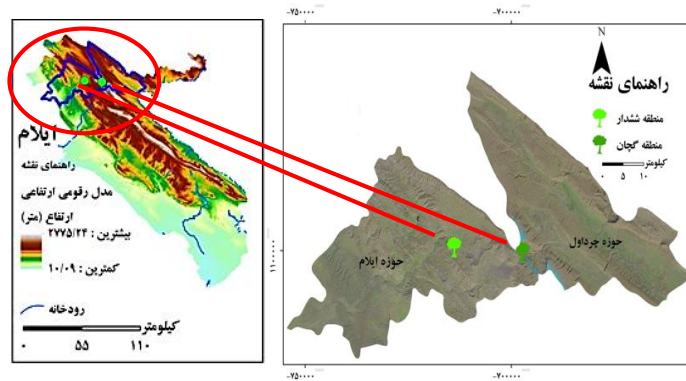
مناطق مورد مطالعه

به‌منظور درک بهتر پدیده خشکیدگی، مقایسه بین درختان سالم و خشکیده بلوط ایرانی (*Quercus brantii*) در دو منطقه جنگلی ششدار و گچان انجام شد. منطقه جنگلی گچان به مساحت ۴۱۷۰ هکتار در ابتدای جاده ایلام به سرابله (شیروان و چرداول) در هفت کیلومتری شهرستان ایلام واقع شده است. این منطقه در محدوده "۵۵° ۳۸' ۳۳" شمالی و "۳۷° ۳۰' ۴۶" شرقی واقع شده است. منطقه جنگلی ششدار به مساحت ۱۳ هکتار در شش کیلومتری شهر ایلام و در کنار کوه قلاقیران در مسیر جاده ایلام- کرمانشاه واقع شده است. این منطقه در مختصات جغرافیایی "۲۶° ۴۰' ۳۳" شمالی و "۳۲° ۱۷' ۴۶" شرقی واقع شده است (شکل ۱). در هر یک از این مناطق جنگلی یک محدوده جنگلی بر دامنه شمال شرقی که در شرایط نسبتاً یکنواخت (همگن) از نظر ارتفاع از سطح دریا و توپوگرافیک (شیب و جهت) قرار داشتند و دارای شدت مرگ و میر بالایی نسبت به مناطق جنگلی اطراف بودند، انتخاب شدند.

و مزوفیلی کاهش می‌یابد. هم‌چنین تنش خشکی سبب اختلال در وضعیت آبی گیاهان می‌شود و اثرات تنش را با سازوکارهای ساختاری و تغییرات فیزیولوژیکی تنظیم و جبران می‌کنند (۱۰). با این وجود، گونه‌های گیاهی مختلف و افراد یک گونه پاسخ‌های متفاوتی به تنش خشکی نشان می‌دهند (۵۷). به‌طور کلی، راه‌کارهای اجتناب از خشکی یا تحمل به خشکی مکانیسم‌های مختلفی برای پاسخ‌گویی و زنده‌مانی گیاه تحت شرایط خشکی است (۳۰). برای مثال، بلوط‌ها معمولاً نسبت به خشکی حساسیت کمتری دارند و این رفتار بوم‌شناختی تا حدی به توانایی آنها در حفظ نرخ بالاتر فتوسنتز نسبت به سایر گونه‌های درختی در شرایط خشکی مربوط می‌شود. حفظ فتوسنتز در دوره تنش آبی ممکن است نقش مهمی در سازگاری گیاه با محیط‌های خشکی داشته باشد و در گونه‌های متحمل به خشکی یافت شود (۱).

مطالعه تبادلات گازی در شرایط تنش خشکی می‌تواند به شناسایی عوامل مؤثر در مقاومت به این نوع تنش کمک کند. در مطالعه سیام و همکاران (۵۰) کاهش تبادل گازی در گونه‌های مختلف جنس بلوط مانند *Quercus. frainetto* Ten, *Q. pubescens* و *Q. ithaburensis* Decne. Willd. تحت شرایط رژیم‌های مختلف دسترسی به آب گزارش شده است. بوجویک و همکاران (۶) در بررسی پارامترهای تبادل گازی گونه بلوط قرمز (*Quercus robur* L.) تحت تنش خشکی دریافتند که میزان فتوسنتز، تعرق، هدایت روزنه‌ای، کارایی مصرف آب در تیمار خشکی کاهش می‌یابد؛ اما غلظت دی‌اکسیدکربن درون سلولی افزایش نشان می‌دهد. هم‌چنین، یک ارتباط منفی معنی‌دار بین کارایی مصرف آب و دمای برگ وجود دارد. در تحقیق پگورو-پینا و همکاران (۴۲) تنش خشکی شدید سبب کاهش میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی در گونه بلوط همیشه سبز (*Quercus ilex* L.) شد. لیو و همکاران (۳۱) نتیجه گرفتند که میزان فتوسنتز در درختان دچار خشکیدگی کمتر بود. اما، در مطالعه بر روی توده طبیعی *Q. robur* L. و *Q. petraea* Liebl. مشخص شد که در این گونه‌ها در شرایط کم آبی، میزان فتوسنتز برگ کاهش نیافته، بنابراین، این گونه‌ها مقاوم به خشکی هستند (۵۶، ۳۳).

گیاهان برای کم کردن اثرات مضر تنش خشکی راه‌کارهای سازشی متفاوتی از خود بروز می‌دهند (۳۸). از جمله این راهکارها ذخیره کردن مواد تنظیم کننده اسمزی مانند کربوهیدرات‌ها و اسید آمینه‌های آزاد برای حفظ تورژسانس سلول‌ها است (۳۸). کربوهیدرات‌ها تولیدات مستقیم فرآیند فتوسنتز هستند که به‌عنوان یک منبع انرژی عمل کرده و کربن مورد نیاز برای تولید بافت‌ها یا مواد جدید را فراهم می‌سازند (۴۹). ضرورت تنظیم تغییرات فیزیولوژی معمولاً از ویژگی‌های گونه‌های متحمل به خشکی است (۲۸). افزایش قندهای محلول در برگ گونه‌های *Populus deltoides* Marsh. (۱۸)، *Quercus pubescences* Willd. (۲۲)، *Quercus cerri* L. و *Quercus robur* L. (۱۱) تحت تأثیر



شکل ۱- موقعیت رویشگاه مورد مطالعه در استان ایلام و شهرستان چرداول، غرب ایران
Figure 1. The location of study sites in Ilam province and Chardavol city, West of Iran

میزان قندهای محلول با استفاده از روش فنول سولفوریک اسید و استاندارد گلوکز تعیین شد (۹).

تجزیه و تحلیل داده‌ها

از آزمون‌های شاپیرو-ویلکس و لون به ترتیب برای ارزیابی نرمال بودن و همگنی واریانس استفاده شد. اگر داده‌ها در طی فرایند تجزیه و تحلیل نرمال نبودند، از روش جذری برای نرمال‌سازی داده‌ها استفاده شد. سپس، برای تجزیه و تحلیل داده‌ها و مقایسه تیمارهای مختلف، از آزمون آماری تجزیه واریانس یک طرفه و برای مقایسات گروهی میانگین‌ها از کمینه‌ی تفاوت معنی‌داری (LSD) در سطح معنی‌داری ۰/۰۵ استفاده شد. تمام محاسبات آماری در نرم‌افزار SAS (نسخه ۹،۰) انجام و شکل‌های تفاوت معنی‌دار در نرم‌افزار Excel رسم شد.

نتایج و بحث

تبادلات گازی

فرآیند فتوسنتز یکی از مهمترین فرآیندهای بیوشیمیایی است که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد (۳۶). نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که از بین پارامترهای فتوسنتزی، شدت خشکیدگی تنها بر میزان فتوسنتز، تعرق و دمای برگ معنی‌دار بود. از سوی دیگر، اثر متقابل منطقه و تیمارهای شدت خشکیدگی افزون بر میزان فتوسنتز و تعرق بر کارایی مصرف آب نیز معنی‌دار بود ولی بر صفات هدایت مزوفیلی و دمای برگ معنی‌دار نبود. اما، هدایت مزوفیلی و دمای برگ با تغییرات معنی‌دار افزایشی و کاهش‌ی همراه بود (جدول ۱). در منطقه گچان بیشترین میزان فتوسنتز، هدایت مزوفیلی، دی‌اکسیدکربن زیرروزنه‌ای، تعرق و کارایی مصرف آب در تیمار خشکیدگی متوسط (۳۳-۶۶٪) و کمترین میزان آن در خشکیدگی شدید تاجی بود، در حالی که در منطقه ششدار بین تیمارها از نظر این صفات اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد (جدول ۱).

روش تحقیق

در هر منطقه ابتدا با جنگل گردشی محدوده‌ای با شرایط نسبتاً یکنواخت (همگن) از نظر رویشگاه، ارتفاع از سطح دریا و توپوگرافی (شیب و جهت) انتخاب شد، سپس، براساس طبقه‌بندی خشکیدگی کاربریک و همکاران (۲۶)، چهار گروه درختی سالم (خشکیدگی تاجی تا ۵٪)، خشکیدگی ملایم (۳۳-۵۵٪)، خشکیدگی متوسط (۳۳-۶۶٪) و خشکیدگی شدید (بیش از ۶۶٪) تعیین شد. سپس از هر گروه چهار درخت که از نظر ظاهری مشابه بودند، به عنوان تکرار انتخاب شد. در این بررسی ۳۲ درخت (۱۶ درخت در هر منطقه با چهار درخت در هر طبقه خشکیدگی) با دامنه قطری ۳۰ تا ۴۰ سانتی‌متری به منظور اجتناب از مقایسه درختان با اندازه و سن متفاوت انتخاب شدند. ارزیابی شدت خشکیدگی تاجی به صورت چشمی انجام شد. نمونه‌گیری از برگ درختان در جهت شیب غالب و از شاخه‌های انتهایی در قسمت میانی تاج به طور تصادفی انجام گرفت. از هر درخت پنج تا هفت عدد برگ سالم، برای اندازه‌گیری صفات فتوسنتز خالص (A) (میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه)، تعرق (E) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، غلظت دی‌اکسیدکربن زیرروزنه‌ای (ci) (میکرومول CO₂ بر مول) و دمای برگ (T) انتخاب شدند. صفات مورد نظر با کمک دستگاه فتوسنتز متر (IRGA4 مدل LCA4) در ساعت 12 تا ۱۴ روز که زمان بیشینه‌ی تشعشع خورشیدی است، اندازه‌گیری شدند. برخی از پارامترها نیز مانند هدایت مزوفیلی (مول در مترمربع بر ثانیه) براساس رابطه ۱، کارایی مصرف آب (میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب) بر اساس رابطه ۲ به صورت غیرمستقیم و از طریق روابط تجربی تعیین شدند (۴۸). برای اندازه‌گیری قندهای محلول و اسید آمینه‌های آزاد از هر درخت ده عدد برگ بالغ جمع‌آوری و به آزمایشگاه منتقل شدند. استخراج و سنجش اسیدهای آمینه آزاد با استفاده از معرف نین هیدرین و به روش رنگ‌سنجی انجام شد (۲۰). سپس، از منحنی استاندارد گلیسین برای محاسبه میزان اسیدهای آمینه کل استفاده شد.

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس صفات فیزیولوژی درختان بلوط ایرانی در کلاسه‌های مختلف خشکیدگی
Table 1. Results of analysis of variance of physiological traits of Persian oak trees in different classes of dieback

منبع تغییرات	درجه آزادی	فتوستنتر	تعرق	دی‌اکسید کربن زیرروانه‌ای	هدایت مزوفیلی	کارایی مصرف آب	دمای برگ	قندهای محلول	اسید آمینه‌های آزاد
خشکیدگی	۳	۱/۸۱*	۰/۱۳*	۳۷۲۴/۳۶ ^{ns}	۰/۰۰۰ ^{ns}	۰/۰۷۸ ^{ns}	۳/۳۸**	۰/۰۰۳***	۰/۰۰۰ ^{ns}
منطقه×خشکیدگی	۳	۲/۷۹**	۰/۲۳**	۴۰۹۹/۸۱ ^{ns}	۰/۰۰۰ ^{ns}	۰/۱۱۱*	۰/۳۸ ^{ns}	۰/۰۰۹***	۰/۰۰۰ ^{ns}
خطا	۲۴	۰/۵۲	۰/۰۳۹	۳۲۹۴/۷۲	۰/۰۰۰	۰/۰۳۳	۰/۶۶	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰ ^{ns}

ns: *** و ** به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری و معنی‌داری در سطح احتمال ۰/۰۵، ۰/۰۱ و ۰/۰۰۱ است.

منطقه گچان

در شرایط تنش خشکی، کاهش میزان فتوستنتر می‌تواند ناشی از فاکتورهای روزنه‌ای (بستن روزنه) و غیرروزنه‌ای (اختلالات فرآیندهای متابولیک) باشد (۳۴). بسته شدن روزنه‌ها سبب کاهش دسترسی دی‌اکسید کربن (CO₂) به کلروپلاست‌های سلول مزوفیل شده و عامل اصلی محدودکننده فتوستنتر در پاسخ به کمبود آب است (۷). هدایت روزنه‌ای درجه باز بودن روزنه، میزان ورود دی‌اکسید کربن و خروج بخار آب از طریق روزنه را نشان می‌دهد (۴۷). در منطقه گچان، افزایش میزان فتوستنتر به موازات افزایش غلظت CO₂ و تعرق در تیمار خشکیدگی متوسط را می‌توان به هدایت روزنه‌ای بالا در درختان با این سطح خشکیدگی نسبت داد. در تیمار خشکیدگی شدید تاجی، کاهش میزان فتوستنتر با کاهش تعرق و افزایش دما می‌تواند به دلیل عوامل روزنه‌ای باشد (۴۴) (شکل ۲). همبستگی مثبت و معنی‌دار فتوستنتر با تعرق مؤید این مطلب است (جدول ۳). کاهش تبادل گازی در پاسخ به تنش خشکی در برخی از گونه‌های درختی از جمله *Quercus coccifer* L. (۵۶)، *Fagus sylvatica* L. (۵۳)، *Quercus stellata* Juniperus virginiana L. (۴۳) Wangen (۴۲)، *Quercus ilex* L. (۴۲)، *Quercus suber* L. (۷)، *Quercus brantii* Lindl. و *Quercus libani* Olivier. (۳۵) گزارش شده است.

مطالعات نشان داده است که در شرایط تنش خشکی شدید، فاکتورهای غیرروزنه‌ای (تغییر در میزان کلروفیل، با تأثیرگذاری بر اجزای کلروفیل و آسیب رساندن به دستگاه فتوستنتری) دلیل اصلی کاهش فتوستنتر با افزایش دی‌اکسید کربن زیرروانه‌ای هستند، (۲۳، ۴۱). در منطقه گچان در درختان با خشکیدگی شدید تاجی، کاهش فتوستنتر با افزایش دی‌اکسید کربن و کاهش هدایت مزوفیلی همراه شد. بنابراین در درختان با خشکیدگی شدید تاجی در منطقه گچان نقش محدودیت مزوفیلی قابل توجه است (شکل ۲). محدودیت مزوفیلی می‌تواند به اندازه محدودیت روزنه‌ای باعث کاهش میزان فتوستنتر در شرایط تنش خشکی شود (۱۴). مطابق با نتایج تحقیق اپرون و درایر (۱۲) برای گونه *Quercus petraea* Liebl. می‌توان اظهار داشت که کاهش فتوستنتر با افزایش دی‌اکسید کربن زیرروانه‌ای می‌تواند بیانگر محدودیت غیرروزنه‌ای فتوستنتر مانند هدایت مزوفیلی باشد. البته همبستگی مثبت و معنی‌دار بین فتوستنتر و هدایت مزوفیلی مؤید این مطلب است (جدول ۳) و حاکی از اثر محدودکنندگی

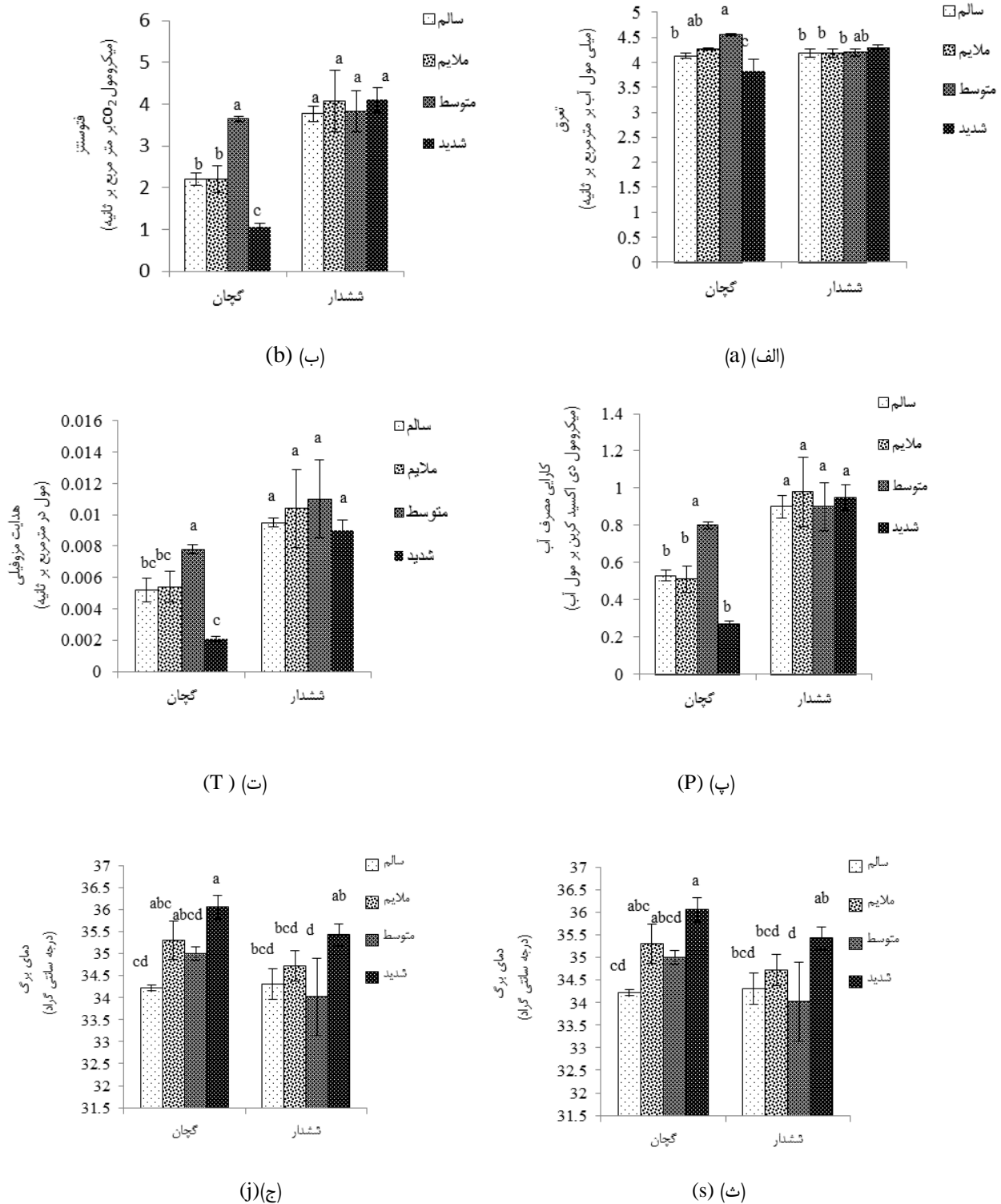
هدایت مزوفیلی و به عبارتی کارایی کمتر در استفاده از CO₂ وارد شده به فضای زیر روزنه‌ای به دلیل آسیب به دستگاه فتوستنتری می‌باشد. به طور کلی، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که کاهش فتوستنتر در درختان سرخشکیده بلوط تحت تأثیر هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی قرار دارد که در مطالعات مختلف بر گونه‌های بلوط از جمله *Quercus libani* Olivier، *Q. robur* L.، *Q. pubescens* Willd.، *brantii* Lindl گزارش شد (۵۱، ۵۲). در منطقه گچان هدایت مزوفیلی با کارایی مصرف آب همبستگی مثبت نشان داد (جدول ۲) که این ارتباط بیانگر اهمیت هدایت مزوفیلی در بهینه‌سازی استفاده از منابع آب تحت تنش خشکی می‌باشد (۲۷). بیشترین کارایی مصرف آب در درختان با خشکیدگی متوسط، ناشی از فتوستنتر بیشتر در مقایسه با سایر تیمارهای خشکیدگی بود که در درختان با خشکیدگی شدید کاهش یافت. در منطقه ششدار با توجه به اینکه داده‌های حاصله از میزان فتوستنتر و تعرق در بین تیمارهای خشکیدگی تفاوت معنی‌داری نداشتند، کارایی مصرف آب در بین کلاسه‌های خشکیدگی تفاوت معنی‌داری نشان نداد (شکل ۲). افزایش کارایی مصرف آب با افزایش خشکی بیانگر سازگاری گیاه به شرایط خشکی است که در مطالعات مختلف بر گونه بلوط گزارش شده است (۶، ۱۲).

منطقه ششدار

در منطقه ششدار حتی درختان با خشکیدگی شدید قادر به حفظ و تداوم فتوستنتر همراه با جذب بالای CO₂ و تعرق بودند (۵۵). بنابراین، می‌توان اظهار نمود که عوامل روزنه‌ای نقشی در محدودیت فتوستنتر ندارند و سیستم فتوستنتر بلوط ایرانی تحت تأثیر تنش خشکی قرار ندارد. این نتایج با یافته‌های یانیس و کالیویی (۵۶) مبنی بر توان بالای بلوط در انجام فتوستنتر در شرایط قابلیت آبی پایین برگ و حفظ فعالیت‌های فتوستنتری در شرایط بحرانی همخوانی دارد. بلوط‌ها به عنوان گونه‌های آن‌ایزوهیدریک تمایل به باز نگه داشتن روزنه‌ها و حفظ فتوستنتر به رغم کاهش نسبتاً زیاد پتانسیل آب دارند (۳۲). حفظ فعالیت فتوستنتر در پتانسیل پایین آب برگ در گونه‌های *Q. petraea* Liebl.، *Quercus robur* L.، *Q. acutissima* Carruth. گزارش شده است (۱۳، ۳۰). پاسخ‌های روزنه‌ای در بین گونه‌های مختلف متفاوت است. تفاوت‌ها تنها به تغییرات بین گونه‌ای محدود نمی‌شود بلکه می‌تواند در داخل افراد یک گونه تحت شرایط خشکی اتفاق افتد (۷). در منطقه ششدار همبستگی معنی‌داری بین عوامل روزنه‌ای محدودکننده (تعرق و دی‌اکسید کربن زیر روزنه) با

مقاومت بالای درختان بلوط ایرانی در مقابل کم آبی بر می‌گردد (شکل ۲).

فتوستنتز مشاهده نشد (جدول ۲) و درختان بلوط در شدت‌های مختلف خشکیدگی واکنش یکسانی از خود نشان دادند که به



شکل ۲- مقایسه میانگین‌های صفات (الف) فتوستنتز (ب) تعرق (پ) هدایت مزوفیلی (ت) کارایی مصرف آب (ث) دمای برگ و (ج) قندهای محلول در کلاسه‌های مختلف خشکیدگی تاجی در دو منطقه ششدار و گچان

Figure 2. Comparison of means of traits a) photosynthesis b) transpiration c) mesophilic conduct d) water use efficiency e) leaf temperature and f) soluble sugars in different classes of crown dieback in two sites of Sheshdar and Gachan

جدول ۲- مقایسه میانگین (\pm اشتباه معیار) برخی صفات فیزیولوژی درختان بلوط ایرانی در کلاسه‌های مختلف خشکیدگی تاجی
Table 2. Comparison of the mean of some physiological traits of Persian oak trees in different classes of crown dieback

مناطق/سطح خشکیدگی				
گچان				
صفات	سالم	۳۳-۵٪	۶۶-۲۳٪	< ۶۶٪
دی‌اکسیدکربن زیرروانه‌ای (میکرومول CO ₂ بر مول)	۴۳۲/۳±۳۲/۸۴ ^{ab}	۴۱۲/۷±۳۹/۲۱ ^b	۴۶۶/۰۱±۸/۴۲ ^{ab}	۴۸۸/۱۵±۲/۲۳ ^a
اسید آمینه‌های آزاد (میکروگرم بر گرم وزن تر برگ)	۰/۰۱۷±۰/۰۰ ^a	۰/۰۱۷±۰/۰۰ ^a	۰/۰۱۶±۰/۰۰ ^a	۰/۰۱۲±۰/۰۰ ^a
ششدار				
صفات	سالم	۳۳-۵٪	۶۶-۲۳٪	< ۶۶٪
دی‌اکسیدکربن زیرروانه‌ای (میکرومول CO ₂ بر مول)	۳۹۶/۱±۱۸/۳۱ ^a	۴۲۲/۷±۴۳/۹۹ ^a	۳۶۷/۳±۴۷/۸۹ ^a	۴۳۰/۴±۳/۹۵ ^a
اسید آمینه‌های آزاد (میکروگرم بر گرم وزن تر برگ)	۰/۰۱۵±۰/۰۰ ^a	۰/۰۱۷±۰/۰۰ ^a	۰/۰۱۱±۰/۰۰ ^a	۰/۰۱۶±۰/۰۰ ^a

حروف مشابه در ردیف‌ها نمایانگر عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح معنی‌داری ۰/۰۵

فعالیت‌های متابولیکی تحت شرایط نامناسب محیطی را قادر می‌سازد (۴۶). در منطقه گچان غلظت پایین قندهای محلول در تیمار خشکیدگی شدید ممکن است مربوط به میزان پایین نرخ فتوسنتز نسبت به تیمار خشکیدگی ملایم و متوسط باشد (۱۶). در مطالعه فراس و همکاران (۱۵) کاهش قندهای محلول تحت تنش خشکی گزارش شد که همسو با نتایج مطالعه حاضر می‌باشد. در منطقه ششدار میزان قندهای محلول با افزایش شدت خشکیدگی به طور معنی‌داری افزایش یافت. در هر دو منطقه میزان اسید آمینه‌های آزاد در تیمارهای مختلف خشکیدگی تفاوت معنی‌داری نشان نداد (شکل ۲). میزان اسیدهای آمینه آزاد اغلب تحت شرایط تنش‌زا افزایش می‌یابد (۱۶،۳۹). با وجود این، در نتایج ما تغییر معنی‌داری مشاهده نشد که با نتایج فراس و همکاران (۱۶) بر گونه *Pachira aquatica* Aubl. مطابقت دارد. به نظر می‌رسد که اسید آمینه‌های آزاد نشانگر سازگاری درختان بلوط ایرانی به کمبود آب نباشد. افزایش قندهای محلول می‌تواند به دلیل توانایی گونه‌های متحمل در بازنگه داشتن ریزه‌ها و ادامه فعالیت فتوسنتز تحت شرایط تنش خشکی باشد (۴۶). افزایش قندهای محلول با افزایش تنش خشکی در مطالعات دیگر بر گونه *Q. Willd.* و *Q. cerris* L. و *Q. robur* L. *pubescens* گزارش شده است (۲۲،۱۱).

به‌طور کلی، تفاوت در برخی از صفات فیزیولوژیکی بین مناطق مختلف رویشی را می‌توان با عوامل غیر اقلیمی از جمله ویژگی‌های پایه‌های درختی مانند تراکم، رقابت، خاک و ویژگی‌های منحصر به فردی درخت توضیح داد.

توانایی درخت در حفظ بالا و پایدار هدایت مزوفیلی در هنگام خشکسالی یک استراتژی مهم برای تحمل به تنش‌های محیطی می‌باشد. هدایت مزوفیلی بالا تحت تنش خشکی برای گونه‌های *Populus* و *Eucalyptus dumosa* Oxley. *balsamifera* L. گزارش شده است (۵۰،۶). هدایت مزوفیلی بالا باعث کاهش کمتر CO₂ بین فضای بین سلولی و کلروپلاست می‌شود (۵). بنابراین، هدایت مزوفیلی بالا میزان فتوسنتز بیشتر در نرخ پایین تلفات آب را فراهم می‌سازد و منجر به کارایی بالاتر مصرف آب می‌شود (۵۸). با این وجود، در منطقه ششدار هدایت مزوفیلی در بین کلاسه‌های خشکیدگی تفاوت معنی‌داری نشان نداد و بیانگر این است که خشکی بر عملکرد دستگاه فتوسنتز تأثیر منفی نداشته است (شکل ۲) که با یافته‌های ریواس و همکاران (۴۵) مطابقت دارد.

محلول‌های سازگار

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که خشکیدگی و اثر متقابل خشکیدگی و منطقه بر میزان قندهای محلول معنی‌دار بود اما بر میزان اسیدآمینه‌های آزاد معنی‌دار نبود (جدول ۱). در منطقه گچان میزان قند محلول به طور معنی‌داری در تیمار خشکیدگی ملایم و متوسط بیشترین و در درختان سالم و خشکیدگی شدید پایین‌ترین میزان بود. در منطقه ششدار میزان قندهای محلول با افزایش شدت خشکیدگی به طور معنی‌داری افزایش یافت (شکل ۲).

تحت شرایط تنش خشکی، سنتز و تجمع محلول‌های سازگار از جمله قندهای محلول و اسید آمینه‌های آزاد با تحمل به خشکی در گونه‌های گیاهی همراه است. تنظیم اسمزی ادامه

جدول ۳- نتایج همبستگی پارامترهای فتوسنتز درختان بلوط ایرانی در کلاسه‌های مختلف خشکیدگی تاجی (تعداد درختان = ۳۲)
 Table 3. Correlation results of photosynthetic parameters of Persian oak trees in different classes of crown dieback
 (The number of tree=32)

منطقه	صفات مورد مطالعه	فتوسنتز ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	هدایت مزوفیلی ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	کارایی مصرف آب ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ cm}^{-2}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	تعرق ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	دی اکسید کربن زیرروانه‌ای (mmol)
گجان	هدایت مزوفیلی	0.977^*	0.993^{**}	0.954^*		
	کارایی مصرف آب	0.949^{ns}	0.981^*	0.451^{ns}	0.309^{ns}	
	تعرق	0.974^*	0.369^{ns}	0.451^{ns}	0.452^{ns}	0.576^{ns}
ششدار	دی اکسید کربن زیرروانه‌ای دمای برگ	0.165^{ns}	0.610^{ns}	0.696^{ns}		
	هدایت مزوفیلی	0.301^{ns}	0.900^{ns}	0.888^{ns}		
	کارایی مصرف آب	0.937^{ns}	0.514^{ns}	0.788^{ns}	0.483^{ns}	0.911^{ns}
	تعرق	0.426^{ns}	0.670^{ns}	0.788^{ns}	0.787^{ns}	
	دی اکسید کربن زیرروانه‌ای دمای برگ	0.904^{ns}	0.620^{ns}	0.643^{ns}		
		0.865^{ns}				

ns: * ** به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری و معنی‌داری در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱ است.

نتیجه‌گیری کلی

دستگاه فتوسنتز و تجمع قندهای محلول، با شرایط خشکی به خوبی سازگار شده‌اند. بنابراین، می‌توان گفت که تغییرات فیزیولوژی در داخل و بین جمعیت‌های بلوط ایرانی در پاسخ به خشکی متفاوت است و این گونه می‌تواند از سازوکارهای اجتناب و تحمل برای مقابله با خشکی استفاده کند. با این حال پیشنهاد می‌شود مطالعاتی برای بررسی کارایی فتوسنتز دو و یک‌پارچگی آن با استفاده از روش فلورسانس کلروفیل با تعداد درختان بیشتر در دیگر مناطق جنگل‌های زاگرس انجام شود.

درختان سرخشکیده بلوط ایرانی در دو منطقه، پاسخ‌های متفاوتی برای تحمل به خشکی از خود نشان دادند. در منطقه گجان، در پایه‌های با خشکیدگی شدید عوامل روزه‌ای و غیر روزه‌ای نقش محدودکننده‌ای در کاهش فتوسنتز و سایر پارامترهای تبادل گازی داشتند. همچنین، تنظیم اسمزی با تجمع محلول‌های سازگار در این گونه مشاهده نشد، بنابراین به نظر می‌رسد که در شرایط خشکی شدید این گونه درختی از سازوکارهای اجتناب از خشکی استفاده می‌کند. اما، در منطقه ششدار درختان سرخشکیده بلوط ایرانی با حفظ عملکرد

منابع

- Abrams, M.D. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology*, 7(4): 227-238.
- Ali, Q. and M. Ashraf. 2011. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 197(4): 258-271.
- Afaridan, M., S. Kalbi, A. Fallah, J. Oladi and H. Jalilvand. 2014. Identify the factors affecting the degradation and drying *Quercus* forests of the Zagros. 1st National Conference of Oak Forests (NCOF2014), Yasuj, Iran, 1-4 pp (In Persian).
- Amir Ahmadi, B., R. Zolfaghari and M. Reza Mirzaei. 2015. Relation between Dieback of *Quercus brantii* Lindl. Trees with Ecological and Sylvicultural Factors, (Study Area: Dena Protected Area). *Ecology of Iranian Forests*, 3(6): 19-27.
- Barbour, M.M., C.R. Warren, G.D. Farquhar, G. Forrester and H. Brown. 2010. Variability in mesophyll conductance between barley genotypes, and effects on transpiration efficiency and carbon isotope discrimination. *Plant, Cell Environ*, 33: 1176-85.
- Bojovic, M., N. Nolic, M. Borisev, S. Pajevic, M. Zupunski, R. Horak, A. Pilipovic, S. Orlovic and S. Stojnic. 2017. The diurnal time course of leaf gas exchange parameters of pedunculate Oak seedlings subjected to experimental drought conditions. *Baltic Forestry*, 23(3): 584-594.
- Baraket, M., S. Fkiri, T. Ibtissam, S. Sai Kachout, A. Ennajah, A. Khaldi and Z. Nasr. 2020. Effect of Water Deficit on Gas Exchange Responses to Intercellular CO₂ Concentration Increase of *Quercus suber* L. Seedlings. *Journal of Agricultural Science*, 12(1): 73-83.
- Cano, F.J., R. Lopez and C.R. Warren. 2014. Implications of the mesophyll conductance to CO₂ for photosynthesis and water-use efficiency during longterm water stress and recovery in two contrasting *Eucalyptus* species. *Plant Cell Environ*, 37(11): 2470-90.
- Dubois, M., K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Reders and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28(3): 350-356.
- Demirevska, K., L. Simova-Stoilova, I. Fedina, K. Georgieva and K. Kunert. 2010. Response of oryzacystatin I transformed tobacco plants to drought, heat and light stress. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 196(2): 90-99.
- Deligoz, A. and E. Bayar. 2018. Drought stress responses of seedlings of two oak species (*Quercus cerris* and *Quercus robur*). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 42: 1-10.

12. Epron, D. and E. Dreyer. 1990. Stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Annales des Sciences Forestieres*, 47(5): 435-450.
13. Epron, D. and E. Dreyer. 1993. Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) in a natural stand. *New Phytologist*, 125: 381-389.
14. Flexas, J., M.M. Barbour, O. Brendel, H.M. Cabrera and et al. 2012. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: an unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 193-194: 70-84.
15. Froisi, G., M.T. Oliveira, J. Almeida-Cortez and M.G. Santos. 2013. Ecophysiological performance of *Calotropis procera*: an exotic and evergreen species in Caatinga, Brazilian semi-arid. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35: 335-344.
16. Froisi, G., W. Harand, M.T. Oliveira, S. Pereira, S. Pereira Cabral, A. Montenegro and M.G. Santos. 2017. Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. *Acta Botanica Brasilica*, 31(2): 153-160.
17. Fallah, A. and M. Haidari. 2018. Investigating the Oak Decline in different Crown-Dimensions in Middle Zagros Forests (Case Study: Ilam). *Ecology of Iranian Forests*, 6(12): 9-17 (In Persian).
18. Gebre, M.G., M.R. Kuhns and J.R. Brandle. 1994. Organic solute accumulation and dehydration tolerance in three water stress *Populus deltoides* clones. *Tree Physiology*, 14(6): 575-587.
19. Godara, A. and K. Shashi Kala. 2011. Effect of moisture stress on leaf total proteins, proline and free amino acid content in commercial cultivars of *Ziziphus Mauritiana*. *Journal of Scientific Research Banaras Hindu University, Varanasi*, 55: 65-69.
20. Hwang, M.N. and G.M. Ederer. 1975. Rapid hippurate hydrolysis method for presumptive identification of group B streptococci. *Journal of Clinical Microbiology*, 1(1): 114-115.
21. Hu, Y. and U. Schmidhalter. 1998. Spatial distributions of inorganic ions and carbohydrates contributing to osmotic adjustment in the elongating wheat leaf under saline conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25(5): 591-597.
22. Holland, V., S. Koller, S. Lukas and W. Bruggemann. 2016. Drought-and frost-induced accumulation of soluble carbohydrates during accelerated senescence in *Quercus pubescences*. *Trees*, 30: 215-226.
23. Iturbe-Ormaetxe, I., P.R. Escuredo, C. Arrese-Igor and M. Becana. 1998. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. *Plant Physiology*, 116(1): 173-181.
24. Jafari, M., J. Hosseinzadeh and M. Pourhashemi. 2015. Detection and zoning of oak Decline by using RS and GIS in Ilam province. Final Report of Research Project, Published by Research Institute of Forest and Rangelands, Tehran, 48 pp (In Persian).
25. Jafarnia, S.H.M., B. Akbarinia, A.M. Hosseinpour and A. Modarres Sanavi. 2017. Salami. Effect of drought stress on some growth, morphological, physiological, and biochemical parameters of two different populations of *Quercus brantii*. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 11(2): 212-20.
26. Kabrick, J.M., D.C. Dey, R.G. Jensen and M. Wallendorf. 2008. The role of environmental factors in oak decline and mortality in the Ozark Highlands. *Forest Ecology and Management*, 255(5): 1409-1417.
27. Klamkowski, K. and W. Treder. 2008. Response to drought stress of three strawberry cultivars grown under greenhouse conditions. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 16(16): 179-188.
28. Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, Radiation, Salt and Other Stresses. Academic Press, New York, 365 pp.
29. Lei, Y., Ch. Yin and Ch. Li. 2006. Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. *Physiologia Plantarum*, 127: 182-191.
30. Lim, H., W.K. Jun, S. Lee, H. Lee and W. Young Lee. 2017. Growth and Physiological Responses of *Quercus acutissima* Seedling under Drought Stress. *Plant Breeding and Biotechnology*, 5(4): 363-370.
31. Liu, B., J. Liang, G. Tang, X. Wang, F. Liu and D. Zhao. 2019. Drought stress effects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks. *Scientia Horticulturae*, 250: 230-235.
32. McDowell, N., W.T. Pockman, C.D. Allen, D.D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D.G. Williams and E.A. Yezzer. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4): 719-739.
33. Meszaros, I., S. Veres, E. Szollosi, P. Koncz, P. Kanalas and V. Olah. 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.
34. Mafakheri, A., A. Siosemardeh, B. Bahramnejad, P.C. Struik and E. Sohrab. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science*, 4(8): 580-585.
35. Nazarii, M. 2011. Investigation of morphological, physiological and biochemical reactions of *Quercus brantii*, *Quercus infectoria* and *Quercus libani* seedlings to drought stress. Master Thesis, Yasuj University, 213 pp (In Persian).

36. Najihah T.S., M.H. Ibrahim, A. Razak, R. Nulit and P.E.M. Wahab. 2019. Effects of water stress on the growth, physiology and biochemical properties of oil palm seedlings. *Agriculture and Food*, 4(4): 854-868.
37. Powers, J.S., P. Sollins, M.E. Harmon and J.A. Jones. 1999. Plant-pest interactions in time and space: a Douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. *Landscape Ecology*, 14: 105-120.
38. Palva, T.E., S. Thtiharju, I. Tamminen, T. Puhakainen, R. Laitinen, J. Svensson, D. Prochazkova, R.K. Sairam, G.C. Srivastava and D.V. Singh. 2001. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Science*, 161(4): 765-771.
39. Pinheiro, C., J.A. Passarinho and C.P. Ricardo. 2004. Effect of drought and rewatering on the metabolism of *Lupinus albus* organs. *Journal of Plant Physiology*, 161(11): 1203-10.
40. Peng, C.H., Z.H. Ma, X.D. Lei, Q. Zhu, H. Chen, W.F. Wang, S.R. Liu, W.Z. Li, X.Q. Fang, X.L. Zhou. 2011. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9): 467-471.
41. Perez-Lopez, U., A. Robredo, M. Lacuesta, A. Mena-Petite and A. Munoz-Rueda. 2012. Elevated CO₂ reduces stomatal and metabolic limitations on photosynthesis caused by salinity in *Hordeum vulgare*. *Photosynthesis Research*, 111(3): 269-283.
42. Peguero-Pina, J.J., O.M. Herrero, E.G. Pelegrin and D.S. Knapik. 2018. Cavitation Limits the Recovery of Gas Exchange after Severe Drought Stress in Holm Oak (*Quercus ilex* L.). *Forests*, 9(8): 1-13.
43. Patricia, R.T., Ch.B. Zou, A. Adhikari, H.D. Adams and R.E. Will. 2020. Drought Tolerance and Competition in Eastern Redcedar (*Juniperus virginiana*) Encroachment of the Oak-Dominated Cross Timbers. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1-12.
44. Ritchie, S.W., H.T. Nguyen and A.S. Haloday. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science*, 30(1): 105-111.
45. Rivas, R., G. Froisi, D.G. Ramos, S. Pereira, A.M. Benko-Iseppon and M.G. Santos. 2017. Photosynthetic limitation and mechanisms of photoprotection under drought and recovery of *Calotropis procera*, an evergreen C₃ from arid regions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118: 5895-599.
46. Rivas, R., V. Barros, H. Falcao, G. Froisi, E. Arruda and M. Santos. 2020. Ecophysiological Traits of Invasive C₃ Species *Calotropis procera* to Maintain High Photosynthetic Performance under High VPD and Low Soil Water Balance in Semi-Arid and Seacoast Zones. *Frontiers in Plant Science*, 11 (717): 1-16.
47. Srivastava, L.M. 2002. Abscisic Acid and Stress Tolerance in Plants. San Diego: Academic Press, 381-412.
48. Sysseh Mardeh, A., A. Ahmadi, K. Pustini and H. Ebrahimzadeh. 2004. Stomatal and non-stomatal factors controlling photosynthesis and its relationship with drought resistance in wheat cultivars. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 35(1): 93-106 (In Persian).
49. Sivaci, A. 2006. Seasonal changes of total carbohydrate contents in three varieties of apple (*Malus..sylvestris* Miller.) Stem cuttings. *Scientia Horticulture*, 109: 234-237.
50. Siam, A.M.J., K.M. Radoglou, B. Noitsakis and P. Smiris. 2008. Physiological and growth responses of three Mediterranean oak species to different water availability regimes. *Journal of arid environments*, 72(5): 583-592.
51. Sisakht Nejad, M. and R. Zolfaghari. 2014. The Effect of Water Stress on Gas Exchange in Two Iranian Oak Species (*Quercus brantii*) and V yvl (*Quercus libani*). *Journal of Zagros Forests Researche*, 1(2): 1-16.
52. Shuangxi, Z., M. Belinda, S. Santiago, S. Dominik and I. Colin Prentice. 2014. Short-term water stress impacts on stomatal, mesophyll and biochemical limitations to photosynthesis differ consistently among tree species from contrasting climates. *Tree Physiology*, 34(10): 1035-1046.
53. Tenhunen, J.D., O.L. Lange and M. Braun. 1982. Midday stomatal closure in Mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an environmental chamber: I. Comparison of the behaviour of various European Mediterranean species. *Flora*, 172(6): 563-579.
54. Theroux-rancourt, G., G. Ethier and S. Pepin. 2015. Greater efficiency of water use in poplar clones having a delayed response of mesophyll conductance to drought. *Tree Physiology*, 35(2): 172-84.
55. Vannoppen, A., K. Treydte, P. Boeckx, V. Kint, Q. Ponette, K. Verheyen and B. Muys. 2020. Tree species diversity improves beech growth and alters its physiological response to drought. *Trees*, 34: 1059-1073.
56. Yannis, R.Y. and R. Kalliopi. 2002. Physiological Responses of Beech and Sessile Oak in a Natural Mixed Stand during a Dry Summer. *Annals of Botany*, 89(6): 723-730.
57. Yildiz-Aktas, L., S. Dagnon, A. Gurel, E. Gesheva and A. Edreva. 2009. Drought tolerance in cotton: involvement of nonenzymatic ROS-scavenging compounds. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(4): 247-253.
58. Zait, Y. and A. Schwartz. 2018. Climate-Related Limitations on Photosynthesis and Drought-Resistance Strategies of *Ziziphus spina-christi*. *Frontiers in Forests and Global, Change* 1: 3.
59. Zafirov, N. and G. Kostov. 2019. Main stress factors in Coppice Oak forests in western Bulgaria. *Silva Balcanica*, 20(1): 37-52.

Gas Exchanges and Accumulation of Osmolites in Declined Persian Oak Stands in Ilam Province (Case study: Gchan and Sheshdar Forest Area)

Afsaneh Tongo¹, Hamid Jalilvand², Mohammad Hosseininasr³ and Hamid Reza Naji⁴

1- Ph.D. Student, Department of Forest Sciences and Engineering, College of Natural Resources, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Mazandaran, Iran,

(Correspondence Author: afsanehtongo93@gmail.com)

2 and 3- Professor and Associate Professor, Department of Sciences and Forest Engineering, College of Natural Resources, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Mazandaran, Iran

4- Assistant Professor, Department of Forest Sciences, Ilam University, Ilam, Iran

Received: 18 October, 2020 Accepted: 12 March, 2021

Extended Abstract

Introduction and Objective: To investigate the effect of physiological factors of photosynthetic properties and accumulation of smolites on declined Persian oak trees (*Quercus brantii* Lindl.), two forest stands were selected in Gachan and Sheshdar from Ilam province, Iran.

Material and Methods: The trees were classified into 4 groups in 4 replicates based on the severity of crown dieback (healthy, weak = 5–33%; moderate = 34–66%, and severe > 66%). The physiological activities such as photosynthesis, transpiration, respiration, concentration of carbon dioxide in the stomata, mesophilic conduction, water use efficiency, leaf temperature, soluble sugars and free amino acids were measured from leaves in the middle and outer part of the crown. The random sampling was carried out in the dominant slope of the site. The tree DBH ranged from 30-40 cm. One-way ANOVA and LSD tests were used to compare the different treatments and all statistical calculations were prepared in SAS software.

Result: In severe dieback trees from Gachan, the photosynthesis rate ($1.06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) was associated with a decrease in mesophilic conduction ($0.0021 \text{ molm}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiration ($3.82 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), water use efficiency ($0.27 \mu\text{mol CO}_2 \text{ molH}_2\text{O}^{-1}$) and an increase in intercellular carbon dioxide concentration ($488.15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}$) and leaf temperature (36.05 C°). The results of correlation test indicated the significant role of stomatal and non-stomatal factors to reduce photosynthesis rate. Furthermore, no increases were detected in soluble sugars ($0.009 \mu\text{g gr}^{-1}\text{FW}$) and free amino acids ($0.012 \mu\text{g gr}^{-1}\text{FW}$) as compatible solutions to osmotic regulation. In site Sheshdar, photosynthetic parameters did not show significant differences between different crown dieback severities, while they were associated with increased accumulation of soluble sugars in diebacked oak trees. In addition, no significant correlation was observed between photosynthesis and stomatal factors indicating the ability of this species to keep open stomata under severe drought stress.

Conclusion: In general, our results show the variation in photosynthetic capacities of diebacked oak trees to resist the drought stress and/or to escape it in the two sites.

Keywords: Crown dieback, Gas exchange, Ilam, Osmotic regulation, Persian oak, Physiological properties