


Research Paper

The Photosynthetic Capacity and Gas Exchange Rate of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Across the Photosynthetically Active Radiation (PAR) Spectrum

Ahmad Sadeghipour¹  and Davoud Kartoolinejad²

1- Associate Professor, Department of Rangeland Management, Faculty of Desert Studies, Semnan University, Semnan, Iran, (Corresponding author: A.sadeghipour@semnan.ac.ir)

2- Associate Professor, Department of Forestry, Faculty of Desert Studies, Semnan University, Semnan, Iran

Received: 07 February, 2025

Revised: 28 April, 2025

Accepted: 02 June, 2025

Extended Abstract

Background: Forests play a crucial role in mitigating atmospheric carbon dioxide, the most important greenhouse gas that is a significant contributor to the ongoing climate changes on Earth. Through the photosynthesis process, forests absorb carbon dioxide and produce oxygen, thereby helping to reduce the concentration of greenhouse gases in the atmosphere. In this way, forests act as a natural buffer against climate change. Climate predictions indicate that atmospheric CO₂ concentrations will reach 700 μmol mol⁻¹ by 2100, which is expected to result in widespread and prolonged drought occurrences and temperature increases in Europe. The primary consequences of these climatic disruptions will disproportionately affect European forests, particularly European beech forests. Previous research has demonstrated that beech mortality is more significantly influenced by drought than by other factors. Consequently, recent studies have focused on the relationship between ecological factors, such as temperature and light, with photosynthesis rates, CO₂ uptake, transpiration, and other physiological aspects of European beech. This tree species is recognized as an indicator of the sensitivity of European broadleaf forests to the impacts of climate change. This study investigates the effects of varying light intensities on leaf photosynthesis rates, transpiration, intercellular carbon dioxide concentration, and stomatal conductance.

Methods: To study the physiology of photosynthesis and gas exchange rates in European beech trees (*Fagus sylvatica*) at the Hainich National Park in Germany, five young trees, each approximately 2.5 meters in height, were selected under the canopy of mature trees. From each tree, five healthy, mature leaves that had developed naturally were selected for analysis. Measurements were conducted using the LC Pro+ device at ten different light intensities ranging from 0 to 696 micromoles of photons m⁻² s⁻¹, with five replicates for each condition. The measurements were performed in a controlled temperature environment set to 21 °C ± 1. An area of 6.25 cm² of live beech leaves was placed in the measuring chamber. After the initial measurements, CO₂ and H₂O concentrations were introduced to both leaf surfaces within the chamber. The concentration of CO₂ in the air exiting the chamber, after being utilized in the photosynthesis process (which typically leads to a reduction), along with the concentration of H₂O (released following leaf photosynthesis), was re-measured and analyzed subsequently. The net assimilation rate (photosynthesis) and transpiration were continuously calculated from the differences between the input concentration (reference values) and the final concentration (analyzed values) of CO₂ and H₂O gases. Thereafter, light response curves were constructed based on the average data for the European beech species.

Results: The light compensation point, defined as the light intensity at which the rate of CO₂ assimilation equals the rate of CO₂ consumption in the photosynthesis process in plant leaves, was determined at 7.5 μmol photons m⁻² s⁻¹ for the European beech species. The dark respiration rate was measured at approximately -0.19 μmol of CO₂ m⁻² s⁻¹, based on the average of all tests conducted. The photosynthesis rate in European beech increased significantly with rising photosynthetically active radiation (PAR) from 0 to 174 μmol photons m⁻² s⁻¹, reaching its maximum at the radiation of 435 μmol photons m⁻² s⁻¹, with an average rate of 2.94±0.65 μmol of CO₂ m⁻² s⁻¹. As PAR increased, the European beech exhibited a strong tendency to rapidly consume CO₂, achieving the minimum light required on its leaf surfaces; specifically, with a slight increase in light intensity from 0 to 44 μmol m⁻² s⁻¹, the CO₂ concentration in the intercellular spaces of the mesophyll leaf significantly decreased to its minimum level (264 μmol of CO₂ per



mol of air). This reduction is attributed to the sudden influx of intercellular CO₂ into the chloroplasts to initiate the photosynthesis process at very low light intensities, which also results in a considerable reduction in stomatal conductance. Beyond a light intensity of 44 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, both stomatal conductance and transpiration showed a continuous increase with a gradual slope, reaching their maximum at 696 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Meanwhile, the intercellular CO₂ concentration (C_i) exhibited a much slower relative increase from a light intensity of 44 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to 696 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and never reached the maximum level observed in the dark or at zero light intensity. Taking into account the maximum photosynthesis rate for European beech saplings of 2.94 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the net CO₂ uptake is approximately 4.66 kg per hectare per hour at a radiation level of 435 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, corresponding to a carbon (C) uptake of 1113 g C m⁻² yr⁻¹.

Conclusion: The present study indicates that the European beech is a highly shade-tolerant species with a significant response to environmental changes, such as light, rendering it a very sensitive tree species to alterations in ecological conditions within European ecosystems.

Keywords: European beech, Photosynthetically active radiation, Photosynthesis rate, Shade tolerance, Stomatal conductance, Transpiration

How to Cite This Article: Sadeghipour, A., & Kartoolinejad, D. (2025). The Photosynthetic Capacity and Gas Exchange Rate of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Across the Photosynthetically Active Radiation (PAR) Spectrum. *Ecol Iran For*, 13(2), 62-73. DOI: 10.61882/ifej.2025.568



مقاله پژوهشی

توان فتوسنتزی و نرخ تبادلات گازی راش اروپایی (*Fagus sylvatica*) در طیف تابش فعال فتوسنتزی (PAR)احمد صادقی پور^۱ و داود کرتولی نژاد^۲

۱- دانشیار، گروه بیابان‌زدایی، دانشکده کوبرشناسی، دانشگاه سمنان، سمنان، ایران، (نویسنده مسوول: a.sadeghipour@semnan.ac.ir)

۲- دانشیار، گروه جنگلداری، دانشکده کوبرشناسی، دانشگاه سمنان، سمنان، ایران

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۳/۲۰

تاریخ ویرایش: ۱۴۰۴/۰۲/۰۸
صفحه ۶۲ تا ۷۳

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۱/۱۹

چکیده مبسوط

مقدمه و هدف: جنگل‌ها عامل مهمی برای فرونشاندن دی‌اکسیدکربن نیوار محسوب می‌شوند، مهم‌ترین گاز گلخانه‌ای که عامل مهم تغییرات مداوم اقلیمی کره زمین محسوب می‌شود. پیش‌بینی‌های اقلیمی حاکی از رسیدن غلظت دی‌اکسید کربن نیوار به ۷۰۰ میکرومول بر مول تا سال ۲۱۰۰ میلادی است که باعث وقوع رخداد خشک‌سالی و افزایش دما در اروپا با وسعت فراگیر و مدت زمان طولانی خواهد شد. بیشترین عواقب ناشی از این اختلالات اقلیمی دامن‌گیر جنگل‌های اروپا، به‌ویژه جنگل‌های راش اروپایی خواهد شد. پژوهش‌های پیشین نشان داده‌اند که مرگ و میر راش بیشتر تحت تاثیر خشک‌سالی است تا سایر عوامل، بنا بر این، طی سال‌های اخیر مطالعات زیادی بر ارتباط عوامل بوم‌شناختی نظیر دما و نور با نرخ فتوسنتز، جذب CO₂، تعرق و سایر عوامل فیزیولوژیک راش اروپایی متمرکز شده‌اند چرا که این گونه، شاخصی برای حساسیت جنگل‌های پهن برگ اروپا نسبت به اثرات تغییر اقلیم شناخته می‌شود. در این پژوهش، اثرات شدت‌های مختلف نور بر نرخ فتوسنتز برگ، تعرق، غلظت دی‌اکسیدکربن بین سلولی و هدایت روزنه‌ای بررسی شد.

مواد و روش‌ها: برای مطالعه فیزیولوژی نرخ فتوسنتز و تبادلات گازی درختان راش اروپایی در پارک ملی هاینیش آلمان، پنج درخت جوان که ارتفاع هر یک ۲/۵ متر بود زیر تاج درختان مادری انتخاب شدند. از هر درخت، پنج برگ بالغ و سالم که به‌طور طبیعی رشد کرده بودند جهت بررسی انتخاب شدند. اندازه‌گیری‌ها با استفاده از دستگاه LC Pro+ در ۱۰ شدت مختلف از طیف نور فعال فتوسنتزی از ۰ تا ۶۹۶ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه و در پنج تکرار، در دمای کنترل شده ۲۱±۱ °C انجام شدند. در ۶/۲۵ سانتی‌متر مربع از برگ زنده راش درون اتاقک اندازه‌گیری قرار گرفت. غلظت‌های CO₂ و H₂O پس از اندازه‌گیری اولیه به هر دو سطح برگ قرار داده شده درون اتاقک، هدایت شدند. غلظت CO₂ هوای تخلیه شده از اتاقک، پس از استفاده در فرایند فتوسنتز (که به‌طور طبیعی کاهش یافت) و غلظت H₂O (آزاد شده پس از انجام فتوسنتز برگ) مجدداً اندازه‌گیری و تجزیه شد. از تفاوت‌های میان غلظت ورودی (مقادیر مرجع) و غلظت نهایی (مقادیر تجزیه‌شده) گازهای CO₂ و H₂O، نرخ جذب (آسیمیلاسیون) و تعرق به‌صورت مداوم محاسبه شد. سپس، منحنی‌های پاسخ نوری بر اساس میانگین داده‌ها برای گونه راش اروپایی رسم شدند.

یافته‌ها: نقطه جبران نوری، که طبق تعریف شدت نوری است که نرخ جذب CO₂ با نرخ مصرف CO₂ در فرایند فتوسنتز در برگ گیاه برابر می‌شود، برای گونه راش اروپایی در شدت نور ۷/۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه به‌دست آمد. نرخ تنفس در تاریکی نیز به‌طور متوسط بر اساس میانگین کل آزمایشات انجام شده حدود ۰/۱۹- میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع در ثانیه اندازه‌گیری شد. نرخ فتوسنتز در راش اروپایی با افزایش شدت تابش فعال فتوسنتزی از ۰ تا ۱۷۴ با شیب زیادی افزایش یافت و بیشینه آن در تابش ۴۳۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه ایجاد شد که به‌طور متوسط ۲/۹۴±۰/۶۵ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع در ثانیه به‌دست آمد. با افزایش PAR، گونه راش اروپایی تمایل زیادی به مصرف فوری CO₂ با دریافت کمیته نور رسیده بر سطح برگ‌های خود را داشت؛ به‌طوری‌که با اندک افزایش در شدت نور و رسیدن نور از مقدار صفر تا ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ساعت، غلظت CO₂ موجود در فضای بین سلول‌های مزوفیل برگ، به‌شدت کاهش یافت و به کمیته مقدار خود (۲۶۴ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مول هوا) رسید. این کاهش به‌دلیل ورود ناگهانی دی‌اکسیدکربن بین سلولی به درون کلروپلاست‌ها جهت آغاز فرایند فتوسنتز در شدت‌های نور بسیار پایین است. این موضوع، کاهش شدید در مقدار هدایت روزنه‌ای را نیز موجب می‌شود. از شدت نور ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به بعد، هدایت روزنه‌ای و تعرق با شیب ملایمی افزایش مداوم داشتند تا این‌که در تابش ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به بیشینه مقدار خود رسیدند. با این‌حال، غلظت دی‌اکسیدکربن بین سلولی (Ci) از تابش ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه با شیب بسیار کمتری تا رسیدن به تابش ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه افزایش نسبی و ملایمی داشت و هیچ‌گاه به مقدار بیشینه خود که در تاریکی یا شدت نور صفر بود نرسید. با توجه به بیشینه نرخ فتوسنتز برای نهال‌های راش اروپایی که برابر با ۲/۹۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به‌دست آمد، جذب خالص دی‌اکسیدکربن آن حدود ۴/۶۶ کیلوگرم در هکتار در هر ساعت در تابش ۴۳۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه و یا جذب C (کربن) برابر با ۱۱۱۳ گرم بر مترمربع در هر سال (g C m⁻² yr⁻¹) را ایجاد خواهد نمود.

نتیجه‌گیری کلی: مطالعه حاضر نشان می‌دهد که گونه راش اروپایی گونه‌ای بسیار سایه‌پسند است و نسبت به تغییرات محیطی نظیر نور، واکنش زیادی نشان می‌دهد که باعث می‌شود راش اروپایی گونه درختی بسیار حساس نسبت به تغییر شرایط بوم‌شناختی در بوم‌سامانه‌های اروپا محسوب شود.

واژه‌های کلیدی: راش اروپایی، شدت فتوسنتز، تعرق، سایه‌پسند، تابش فعال فتوسنتزی، هدایت روزنه‌ای

مقدمه

جنگل‌ها عامل مهمی برای فرونشاندن دی‌اکسیدکربن نیوار محسوب می‌شوند؛ این گاز یکی از گازهای گلخانه‌ای است که عامل مهم تغییرات مداوم اقلیمی کره زمین به‌شمار می‌آید (Kartoolinejad et al., 2024). اندازه‌گیری نرخ کل جذب دی‌اکسیدکربن نیوار و نرخ تبادلات گازی توسط هر گونه درختی، برای محاسبه فتوسنتز تاج‌پوشش و تولید اولیه ناخالص (GPP)، اهمیت زیادی دارد (Stojanović et al., 2024).

فرکانس و ترکیب سطوح مختلف نور نیز از عوامل بسیار حیاتی برای انجام فرایندهای بوم‌شناختی نظیر رشد و افزایش زیست‌توده در درختان است که از طریق تأمین انرژی فتوسنتزی یا با تحریک فرایندهای ریخت‌زایی عمل می‌کند (Hatam et al., 2024). بنابراین، تابش خورشیدی نقش کلیدی در رشد و رقابت اکوسیستم‌های گیاهی دارد و با زیست‌توده از طریق تأمین فیتوالمنت‌ها ارتباط دارد و ورودی انرژی لازم برای فتوسنتز را با استفاده از فوتون‌های درون باند طیف موجی ۴۰۰

غربی) تا شرق رومانی (حدود ۲۸ درجه شرقی) پراکنش دارد. از ده گونه راش جهان به علاوه دو گونه که با صفات جزئی مجزا شده‌اند (Buonincontri et al., 2023)، *F. sylvatica* بیشترین پراکنش را در جهان دارد. گرچه گونه‌ی راش اروپایی تا حد زیادی به سمت شرق نواحی بری قاره اروپا نفوذ کرده است و ۳۳ درجه طول جغرافیایی را پوشش می‌دهد، اما به طور کلی این طور درک شده است که راش اروپایی به میزان کافی از رطوبت در فصل تابستان و به دماهای ملایم در فصل زمستان وابسته است (Leuschner, 2020; Buonincontri et al., 2023). گرم شدن اقلیم در ارتباط با افزایش نرخ تبخیر و کاهش بارندگی تابستانه در برخی مناطق اروپایی، ممکن است *F. sylvatica* را در معرض افزایش تنش خشکی قرار دهد. خشک‌سالی‌های شدید تابستانی مانند سال‌های ۱۹۷۶، ۲۰۰۳ و سال‌های ۲۰۱۸-۱۹ در مناطق مختلف جنگل‌های راش منجر به ریزش برگ‌های تاج، خشکیدگی شاخه‌ها و مرگ درختان راش شدند و نگرانی‌هایی را در مورد تحمل خشکی این گونه و نقش آینده جنگل‌داری آن در یک دنیای گرم‌تر و خشک‌تر ایجاد نمودند (Fang & Lechowicz, 2006; Leuschner, 2020). محدوده پراکنش طبیعی *F. sylvatica* به استثنای موارد مربوط به تاکسون مشابه آن یعنی *F. orientalis*، طیف نسبتاً وسیعی از درجه حرارت (میانگین دمای سالانه ۶/۶ - ۱۳/۵ و متوسط دمای گرم‌ترین ماه ۱۶/۹ - ۲۳ درجه سانتی‌گراد) و رطوبت هواشناسی (حدود ۴۷۰ - ۲۰۰۰ میلی‌متر بارش سالانه) را در بر می‌گیرد. از ده گونه راش، راش اروپایی همراه با *F. orientalis* بیشترین پیشروی را به سمت اقلیم خشک دارند. با این حال، مطالعات آزمایشگاهی، دستکاری‌های درون عرصه و مطالعات بازکاشت انجام‌شده نشان می‌دهند که رشد و حتی قابلیت زنده‌مانی *F. sylvatica* نسبت به کاهش رطوبت هوا کاملاً حساس است که ممکن است حضور آن را در قسمت‌های درون‌قاره‌ای و محدوده‌های جنوبی پراکنش آن، تنها به کمربند کوهستان‌های مه‌گیر و ابری محدود کند (Fang & Lechowicz, 2006; de Carcer et al., 2017; Khodaverdi et al., 2018; Rahmati et al., 2019; Leuschner, 2020).

تحت شرایط آب‌وهوایی فعلی اروپای مرکزی، درختان جنگلی به مکانیزم‌های دفاعی موثر یا راهکارهایی که اجازه بقاء در خشکسالی ناشی از تغییر اقلیم را بدون اثرات منفی بر فرایندهای فیزیولوژیکی، رشد و تولیدشان بدهد، مجهز نیستند (Priwitzer et al., 2014). تحقیقات مرتبط با تأثیر خشک‌سالی بر رژیم آبی و فرایندهای فتوسنتزی درخت راش نشان می‌دهند که با وجود داشتن چندین مکانیزم کنترل‌کننده نرخ کاهش آب، این درخت تحمل استرس خشک‌سالی را از خود نشان نمی‌دهد (Fotelli et al., 2009; Priwitzer et al., 2014). راش اروپایی به دلیل دامنه پراکنش وسیع در اروپا و حساسیت نسبت به خشک‌سالی، اخیراً توجه فراوانی را در رابطه با گرمایش جهانی به خود جلب کرده است. شرایط هوایی خشک و گرم در طول تابستان، به کاهش قابل ملاحظه‌ی تولید خالص اولیه جنگل‌های راش منجر می‌شود. رویدادهای آب‌وهوایی شدید (نظیر خشکسالی) ممکن است به سرعت شرایط فیزیولوژیکی جمعیت آن را ضعیف کنند و منجر به بروز

تا ۷۰۰ نانومتر که تابش فعال فتوسنتزی (PAR) نامیده می‌شود ایجاد می‌نماید (Ke et al., 2023; Thomas et al., 2023). این طیف از نور، محدوده مطلوبی برای انجام فعالیت‌های حیاتی درختان نظیر فتوسنتز و جذب کربن را فراهم می‌کند و در شدت‌های پایین‌تر و فراتر از این محدوده، نرخ جذب دی‌اکسیدکربن و شدت فتوسنتز درختان کاهش می‌یابد. همچنین، تابش سرخ‌هایی را برای فرایندهای رشد از طریق ترکیب طیف تشعشع ورودی ارائه می‌دهد که به عنوان کیفیت نور شناخته می‌شود. این اطلاعات برای تنظیم رشد با استفاده از جذب رنگدانه به‌ویژه در بخش UV، آبی و قرمز طیف خورشیدی استفاده می‌شود (Leuchner et al., 2011; Thomas et al., 2023). تشعشع فعال فتوسنتزی ممکن است برحسب واحد انرژی ($W m^{-2}$) و یا کوانتوم ($mol photon m^{-2} s^{-1}$) بیان شود. زمانی که PAR بر اساس واحد کوانتومی مورد استفاده قرار گیرد، از اصطلاح Photosynthetic Photon Flux Density و به اختصار PPF استفاده می‌شود که عمدتاً واژه تراکم یا Density نیز از این ترکیب نام حذف شده و تنها به صورت PPF بیان می‌شود زیرا در نظام استاندارد بین‌المللی واحدها (SI)، تراکم برای سطح و یا حجم مورد استفاده قرار می‌گیرد و نه شدت نور (Leuchner et al., 2011; Thomas et al., 2023; Ke et al., 2023).

پیش‌بینی‌های اقلیمی حاکی از افزایش قابل توجه در رخداد خشک‌سالی و افزایش دما در اروپا هستند که وسعت و مدت زمان فراگیری از مشخصه‌های آن است. بیشترین عواقب ناشی از این اختلالات آب‌وهوایی دامن‌گیر جنگل‌های اروپا، به‌ویژه جنگل‌های راش اروپایی خواهد شد. پژوهش‌های پیشین نشان می‌دهند که مرگ و میر راش بیشتر تحت تأثیر خشک‌سالی است تا سایر عوامل، بنابراین طی سال‌های اخیر مطالعات زیادی بر ارتباط عوامل بوم‌شناختی با نرخ فتوسنتز، جذب دی‌اکسیدکربن، تعرق و سایر عوامل فیزیولوژیکی راش اروپایی متمرکز شده‌اند چرا که این گونه، به‌عنوان شاخصی برای حساسیت جنگل‌های پهن‌برگ اروپا نسبت به اثرات تغییر اقلیم شناخته می‌شود (Leuschner, 2020; Buonincontri et al., 2023).

راش اروپایی (*Fagus sylvatica* L.) گونه درختی غالب جنگل‌های طبیعی اروپای مرکزی و یکی از مهم‌ترین گونه‌های چوبی این قاره است. این درخت یکی از مهم‌ترین و نمادین‌ترین گونه‌های درختان پهن‌برگ قاره اروپا است که توده‌های تک‌گونه‌ای را در شرایط بهینه رشد تشکیل می‌دهد و در زمان افزایش سن به سنین پیروی، از سایر گونه‌های درختی همراه که از طریق سایه‌اندازی با آن در رقابت بودند سبقت می‌گیرد (Leuschner & Ellenberg, 2017; Leuschner, 2020). در بسیاری از کشورهای اروپای مرکزی، از گونه‌های الواری بسیار مهم محسوب می‌شود و تنها درختان سوزنی‌برگ دست‌کاشتی همچون نوتل نروژی و کاج اسکاتلندی از این نظر از آن پیشی می‌گیرند. گستره طبیعی آن بیش از ۹۱۰۰۰۰ کیلومتر مربع عمدتاً نواحی معتدله را پوشش می‌دهد و از سیسیل در جنوب ایتالیا (حدود ۳۸ درجه شمالی) تا برکن در جنوب نروژ (حدود ۶۰ درجه شمالی)، و از شمال اسپانیا (حدود ۵ درجه

فتوستنتزی این گیاه اهمیت فراوانی دارد. بنابراین، هدف از پژوهش حاضر، تعیین پاسخ و شناخت عملکرد متغیرهای وابسته به هدایت روزنه‌ای، غلظت دی‌اکسیدکربن بین سلولی، تعرق و فتوستنتز در شدت‌های مختلف تابش فعال فتوستنتزی (PAR) برای گونه راش اروپایی است.

مواد و روش‌ها

منطقه مورد بررسی دارای طول جغرافیایی $36^{\circ} 24' 10''$ شرقی و عرض جغرافیایی $51^{\circ} 52' 33''$ شمالی، در پارک ملی هاینیش آلمان در غرب Thuringia واقع شده است. ارتفاع منطقه مورد مطالعه ۲۹۰ متر از سطح دریا و میانگین درجه حرارت و بارندگی سالانه به ترتیب $7/5^{\circ}C$ و ۶۶۹ mm هستند. این پارک ملی در سال ۱۹۹۷ برای حفاظت از جنگل‌های راش اروپا تأسیس شد و دارای گونه‌هایی از جنس درختان پهن‌برگ خزان‌کننده موجود در ترکیب اصلی جنگل‌های طبیعی قاره اروپا است. بیشترین فراوانی درختان در این پارک جنگلی مربوط به راش اروپایی (*Fagus sylvatica*) است که با ۲۵٪ از پایه‌های زبان گنجشک (*Fraxinus excelsior*)، ۷٪ گونه‌های جنس افرا (عمدتاً *Acer pseudoplatanus*) و سپس گونه‌های دیگری چون مرمر (*Carpinus betulus*) و نمدار (*Tilia cordata* و *Hölscher*) همراه است (Mölder et al., 2006).

برای مطالعه شدت فتوستنتز و نرخ تبادل گاز در درختان راش اروپایی در پارک ملی هاینیش آلمان، پنج درخت جوان که ارتفاع آن‌ها ۲/۵ متر بود انتخاب گردیدند. از هر درخت، پنج برگ بالغ و سالم که به‌طور طبیعی در زیر تاج درختان مادری رشد کرده بودند برای اندازه‌گیری انتخاب شدند. اندازه‌گیری‌ها با استفاده از دستگاه Leaf Chamber Analysis System (LC Pro+) تولید شرکت Lincoln انگلستان در شرایط محیط استاندارد و در شدت‌های مختلف تابش فعال فتوستنتزی (Photosynthetically Active Radiation) انجام شدند. دستگاه LCpro+ با قابلیت حمل و برای استفاده در محیط‌های باز طبیعی طراحی شده است. این دستگاه دارای یک اتاقک کوچک با محیط کاملاً کنترل شده است که ۶/۲۵ سانتی‌متر مربع از برگ درون آن قرار می‌گیرد. این دستگاه محیط اطراف برگ موجود در داخل اتاقک را اندازه‌گیری و کنترل می‌کند و فعالیت فتوستنتزی برگ را با کنترل دما و نور قابل تنظیم، محاسبه می‌نماید (Kartoolinejad & Sahebalam, 2024). کسول اصلی دستگاه، هوا را با غلظت‌های قابل کنترل CO_2 و H_2O و با مقدار اندازه‌گیری شده به محفظه برگ تأمین می‌کند. غلظت‌های CO_2 و H_2O اندازه‌گیری و از طریق جریان هوا به هر دو سطح برگ قرار داده شده درون اتاقک، هدایت می‌شوند. هوای تخلیه‌شده پس از استفاده برگ، از اتاقک تخلیه می‌شود و غلظت CO_2 (که به‌طور طبیعی در طی فرآیند فتوستنتز کاهش می‌یابد) و غلظت H_2O (که پس از انجام فتوستنتز برگ مزبور افزایش می‌یابد) مجدداً اندازه‌گیری و آنالیز می‌شوند. از تفاوت‌های میان غلظت اولیه و غلظت نهایی (پس از مصرف) گازهای CO_2 و H_2O تجزیه‌شده در اتاقک و نیز نرخ جریان هوا، نرخ جذب (آسیمیلاسیون) و تعرق به‌صورت مداوم محاسبه می‌شود.

بیماری‌ها و طغیان آفات و حشرات حتی در مناطقی که به‌طور کلی برای این گونه مناسب هستند گردند. به‌طور کلی، روزنه‌ها زمانی که کمبود فشار بخار آب موجود در هوا بیشتر شود بسته می‌شوند. بسته‌شدن روزنه‌ها یکی از نخستین پاسخ‌های هر گیاهی به خشک‌سالی است و یک محدودیت غالب فتوستنتزی در رویدادهای خشک‌سالی خفیف تا متوسط است. نقصان فعالیت هیدرولیکی درخت از طریق بسته‌شدن روزنه‌ها که منجر به گرسنگی کربن (carbon starvation) و زنجیره‌ای از اثرات ناگوار بعدی می‌شود، از مکانیزم‌های اصلی تضعیف قدرت زیست این درخت محسوب می‌شود (Priwitzer et al., 2014; Buonincontri et al., 2023).

عملکرد تبادلات گازی سه گونه بلوط بومی زاگرس توسط نظری و همکاران (Nazari et al., 2011) مقایسه شد. نتایج نشان دادند که گونه برودار نرخ فتوستنتز در واحد سطح بالاتر اما میزان بیوماس، تعداد برگ و سطح مخصوص برگ کمتری نسبت به دو گونه دیگر داشت. این نتایج حاکی از بردباری بیشتر گونه برودار در شرایط خشکی نسبت به دو گونه دیگر بودند. صادقی‌پور و کرتولی‌نژاد (Sadeghipour & Kartoolinejad, 2017) اثرات شدت‌های مختلف نور بر فتوستنتز، تعرق، جذب و هدایت روزنه‌ای CO_2 را در یک جنگل دست‌کاشت زبان گنجشک *Fraxinus excelsior* بررسی کردند. بیشینه جذب خالص حدود ۶/۷ کیلوگرم CO_2 بر هکتار و بیشینه نرخ فتوستنتز در مقدار ۶۹۶ PPF میکرومول بر مترمربع بر ثانیه در ساعت به‌دست آمدند. براساس نرخ فتوستنتز، ثابت شد که گونه زبان گنجشک موردبررسی، گونه‌ای نیمه‌نورپسند بود (نقطه جبران نوری = $10/6$ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) که می‌تواند نقش گونه‌ای سایه‌پسند (حداکثر شدت فتوستنتز = $3/5$) را در جنگل ایفا نماید. جذب کربن سالانه آن 1324 گرم بر مترمربع در هر سال به‌دست آمد.

برای ارزیابی سریع سازگاری فیزیولوژیکی و پاسخ گیاهان به اختلالات اقلیمی و زیست‌محیطی، استفاده از اندازه‌گیری‌های غیر مخرب پارامترهای تبادل گاز گیاهی، کارایی و قابلیت اطمینان زیادی را نشان داده است. اندازه‌گیری پارامترهایی همچون جذب دی‌اکسیدکربن و تبادل بخار آب، نرخ فتوستنتز، کارایی مصرف آب و ... دیدگاه‌های ارزشمندی را در مورد نوسانات خاص در متابولیسم و زنده‌مانی گیاهان ارائه می‌دهند؛ در نتیجه، به‌عنوان شاخص‌های حساس در زمان بروز عوامل محدودکننده نامساعد محیطی و خارجی مختلف عمل می‌کنند (Borišev et al., 2024). داشتن درک بهتر از پاسخ‌های فیزیولوژیکی و مکانیسم‌های فتوستنتز، جذب کربن و تعرق در جنس راش می‌تواند به‌عنوان الگویی در برنامه‌ریزی پروژه‌های جنگل‌داری و مدیریت جنگل در آینده بسیار مهم باشد چراکه دنیا در حال پیشروی روزافزون به‌سمت تجربه درجه حرارت‌های بالاتر و چالش‌های جدی‌تر اقلیمی است که می‌تواند به تغییرات زیادی در ترکیب گونه‌های درختی و تیپ‌های جنگلی و در نتیجه تغییر روش‌ها و برنامه‌های جنگل‌کاری، احیا و توسعه مناطق جنگلی منجر شوند. تعیین توان فتوستنتزی راش اروپایی و تعیین سهم عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای در کاهش فتوستنتز برای شناسایی ویژگی‌های

دی اکسید کربن توسط یک آنالیزگر گازی فروسرخ (IRGA) اندازه گیری و جریان هوا درون دستگاه توسط یک فن تضمین می شود. H₂O توسط دو سنسور رطوبت با کیفیت بالا اندازه گیری می شود. همچنین، دمای سطح برگ، دمای هوای داخل اتاقک برگ، PAR (پرتو نوری فعال فتوسنتزی) و فشار جوی را اندازه گیری می کند. مقدار PAR تاییده شده بر سطح برگ و تعادل انرژی تابشی برگ محاسبه می شوند. اندازه گیری ها بر اساس حالت گاز ورودی (مقادیر 'مرجع') و بعد از گذر از سطح نمونه برگ (مقادیر آنالیز شده) صورت می گیرند. یک چرخه آنالیز کامل گازها تقریباً ۱۶ تا ۲۰ ثانیه زمان می برد شده اند:

جدول ۱- روابط مربوط به محاسبه نرخ فتوسنتز و تبادلات گازی برگ راش اروپایی

Table 1. Equations related to calculating the photosynthesis and gas exchanges rates in European beech leaves

$A = u_s \times \Delta c$	A: نرخ فتوسنتز بر حسب میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه
$E = \frac{\Delta e \times u_s}{p}$	A: Photosynthesis rate in micromoles of carbon dioxide m ⁻² s ⁻¹
$G_s = \frac{1}{r_s}$	E: نرخ تعرق بر حسب مول بخار آب بر مترمربع در ثانیه
$C_i = \frac{((g_c - \frac{E}{2})c'_{an}) - A}{g_c + \frac{E}{2}}$	E: Transpiration rate in moles of water vapor m ⁻² s ⁻¹
$g_c = \frac{1}{1.6r_s + 1.37r_b}$	Gs: هدایت روزنه ای بخار آب بر حسب مول بخار آب بر مترمربع در ثانیه
	Gs: Stomatal conductance of water vapor in moles of water vapor m ⁻² s ⁻¹
	Ci: غلظت CO ₂ موجود در فضای بین سلول های مزوفیل برگ
	Ci: CO ₂ concentration in the space between the mesophyll cells of the leaf

u_s : میزان جریان جرم هوای ورودی اتاقک برگ در هر مترمربع از سطح برگ بر حسب مول بر مترمربع در ثانیه

Δc : اختلاف در غلظت CO₂ درون اتاقک قبل و بعد از اندازه گیری بر حسب میکرومول بر مول

Δe : اختلاف غلظت بخار آب درون اتاقک قبل و بعد از اندازه گیری بر حسب میلی بار

Δc : اختلاف غلظت بخار آب درون اتاقک قبل و بعد از اندازه گیری بر حسب میلی بار

p : فشار جوی بر حسب میلی بار

Atmospheric pressure in millibars p:

c'_{an} : Carbon dioxide released from leaf chamber in $\mu\text{mol/mol}$

c'_{an} : دی اکسید کربن بیرون آمده از اتاقک برگ بر حسب میکرومول بر مول

r_b : Boundary layer resistance to water vapor in m⁻² s⁻¹ per mole

r_b : مقاومت لایه مرزی نسبت به بخار آب بر حسب متر مربع در ثانیه بر مول

r_s : The stomat resistance to water vapor in m⁻² s⁻¹ per mole

r_s : مقاومت روزنه نسبت به بخار آب بر حسب متر مربع در ثانیه بر مول

تابش فعال فتوسنتزی، دما هنگام اندازه گیری نباید تغییرات زیادی داشته باشد.

شکل ۱ همچنین تغییرات نرخ خالص فتوسنتز برگ را در شدت های مختلف نور تابشی (PAR) بر سطح برگ گونه راش اروپایی نشان می دهد.

نقطه جبران نوری که طبق تعریف نرخ جذب CO₂ با نرخ مصرف CO₂ در فرایند فتوسنتز در برگ گیاه برابر می شود (جایی که A = -Rd (< 0) است؛ Rd میزان تنفس در نور یا تنفس نوری است) در شدت نور ۷/۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه به دست آمد (شکل ۱). نرخ تنفس تاریکی نیز به طور متوسط بر اساس میانگین کل آزمایشات انجام شده برای گونه راش اروپایی حدود ۰/۱۹- میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه اندازه گیری شد. بیشینه نرخ فتوسنتز در تابش ۴۳۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه بود که به طور متوسط ۲/۹۴ میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه اندازه گیری شد.

تغییرات غلظت CO₂ بین سلولی (Ci)، هدایت روزنه ای CO₂ (Gs) و نرخ تعرق (E) برگ راش اروپایی در شدت های مختلف تابش فعال فتوسنتزی به ترتیب در شکل ۱ ارائه شده اند. با توجه به نتایج، نرخ فتوسنتز با افزایش شدت تابش فعال فتوسنتزی از ۰ تا ۱۷۴ با شیب زیادی افزایش می یابد.

کلیه عوامل فیزیولوژیکی در ۱۰ شدت مختلف از طیف تابش فعال فتوسنتزی از ۰ تا ۶۹۶ یعنی، ۴۴، ۸۷، ۱۷۴، ۲۶۱، ۳۴۸، ۴۳۵، ۵۲۲، ۶۰۹ و ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه، هر یک در ۱۰ تکرار مختلف، (Sadeghipour & Kartoolinejad, 2017) و در دمای کنترل شده ۲۱±۱ °C (Water Use) اندازه گیری شدند. در نهایت، کارایی مصرف آب (Efficiency) آنی (نسبت A/E) و ذاتی (نسبت A/gs) برگ نیز محاسبه شد (Ninou *et al.*, 2013). پس از انجام اندازه گیری ها، منحنی های پاسخ نوری (Light response curves) بر اساس میانگین برگ ها و پنج پایه اندازه گیری شده گونه راش اروپایی رسم شدند.

نتایج و بحث

شکل ۱ تغییرات دمای سطح برگ و دمای اتاقک برگ را در زمان اندازه گیری ها نشان می دهد. با توجه به این که دستگاه LC pro در هنگام اندازه گیری متغیرهای تنفس، فتوسنتز و نرخ تبادلات گازی بخار آب و دی اکسید کربن دما را ثابت نگه می دارد، شکل ۱ عدم نوسان و یا نوسانات بسیار اندک دمای محفظه و سطح برگ را نشان می دهد. با توجه به این که نرخ فتوسنتز و راندمان تولید گیاهان وابستگی زیادی به دمای اطراف برگ دارد، برای بررسی تاثیر طول موج های مختلف

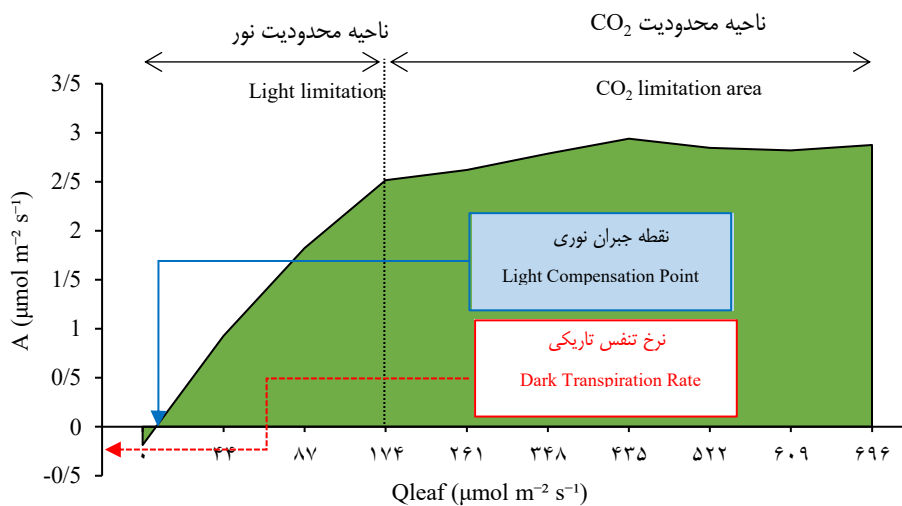
کمتری تا رسیدن به تابش ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه افزایش نسبی و ملایمی دارد و هیچ گاه به مقدار بیشینه خود که در تاریکی یا شدت نور صفر بود نمی‌رسد (شکل ۱). به نظر می‌رسد که با آغاز رسیدن نور به سطح برگ و افزایش شدت نور، جریانی از دی‌اکسیدکربن وارد اتاقک زیر روزه شده، از آن‌جا عبور از فضای بین سلول‌های مزوفیل برگ، وارد پلاست‌ها می‌شود. با افزایش تابش فعال فتوسنتزی، این غلظت به مقدار بسیار کمی افزایش می‌یابد. اما با توقف تابش نور، مجدداً غلظت دی‌اکسیدکربن به دلیل تجمع CO_2 در فضای بین سلولی (مانند عملکرد شب‌هنگام) به حداکثر مقدار خود در این سیکل اندازه‌گیری شده می‌رسد.

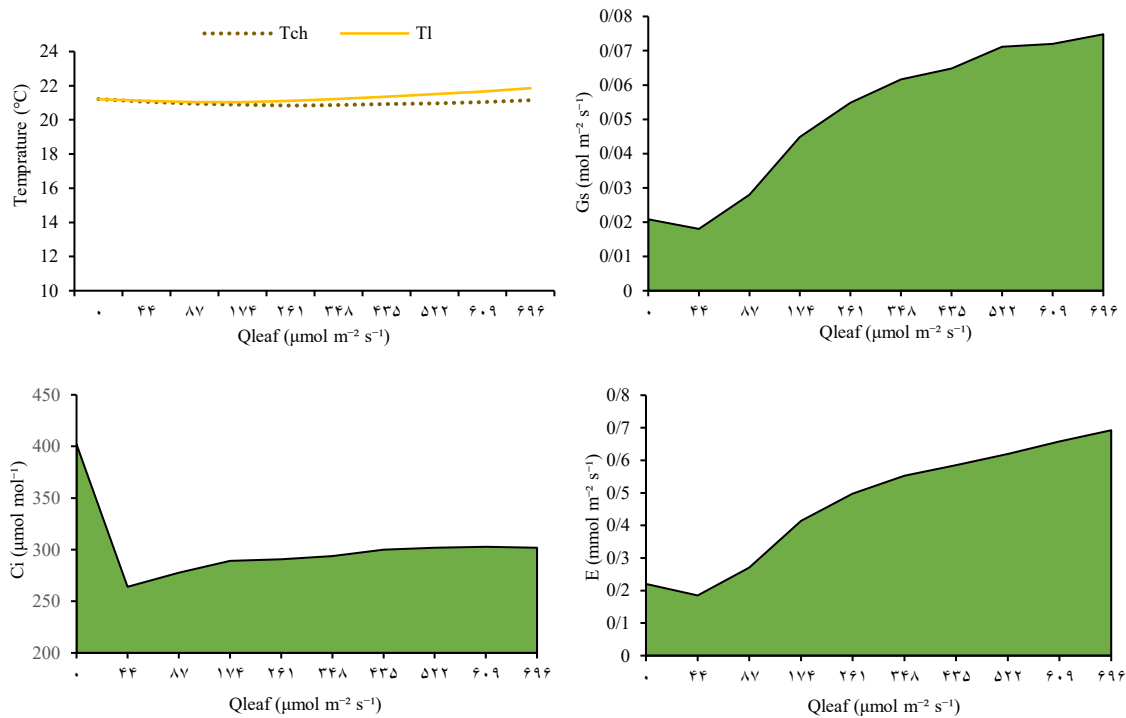
تغییرات در مورد نرخ تعرق آب (E) نیز دقیقاً به همین منوال بودند (شکل ۱). تعرق در تابش ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به کمترین مقدار خود رسیده، پس از آن همزمان با افزایش نرخ فتوسنتز و هدایت روزه‌ای، به‌طور پیوسته با شیب متوسط افزایش می‌یابد تا در شدت نور ۶۹۶ میکرومول بر متر مربع در ثانیه حداکثر مقدار اندازه‌گیری شده را نشان می‌دهد. از طرفی، با افزایش شدت نور تابشی، دفع بخار آبی (H_2O) که طی فرایند فتوسنتز ایجاد شده است و در فضای بین سلولی تجمع می‌یابد، از طریق سلول‌های محافظ روزه مداوم افزایش می‌یابد و به این ترتیب افزایش نرخ تعرق در برگ گیاه ثبت می‌گردد. به‌همین دلیل، از شدت تشعشع ۸۷ به بالاتر، شیب مثبت منحنی‌های تعرق گیاه همزمان با افزایش نرخ فتوسنتز، غلظت CO_2 بین سلولی و هدایت روزه‌ای مشاهده می‌گردد.

این بخش را تحت‌عنوان ناحیه محدودیت نور می‌نامند. سپس، همزمان با افزایش هدایت روزه‌ای، در شدت تابش ۴۳۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه به حداکثر مقدار خود می‌رسد. پس از این شدت، با افزایش مقدار نور، شدت فتوسنتز کمی کاهش نشان می‌دهد و سپس در ۶۹۶ مجدداً کمی افزایش می‌یابد.

با افزایش شدت تابش موثر در فتوسنتز (PAR) بر سطح برگ‌ها، گونه راش اروپایی تمایل زیادی به مصرف فوری CO_2 با دریافت حداقل نور رسیده بر سطح برگ‌های خود دارد (شکل ۱)؛ به‌طوری که با اندک افزایش شدت نور و رسیدن نور از مقدار صفر تا ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ساعت، غلظت CO_2 موجود در فضای بین سلول‌های مزوفیل برگ، به‌شدت کاهش می‌یابد و به حداقل مقدار خود می‌رسد. این کاهش به دلیل ورود ناگهانی دی‌اکسیدکربن بین سلولی به درون کلروپلاست‌ها جهت آغاز فرایند فتوسنتز در شدت‌های نور بسیار پایین است؛ بنا بر این، یک شیب ناگهانی کاهش غلظت CO_2 در فضای بین سلولی را موجب می‌گردد. این موضوع کاهش شدید در مقدار هدایت روزه‌ای را نیز موجب می‌شود (شکل ۱)؛ بنا بر این، حداقل مقدار هدایت روزه‌ای نیز در همین شدت نور مشاهده می‌گردد.

از شدت نور ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به بعد، هدایت روزه‌ای با یک شیب ملایمی افزایش مداوم دارد تا اینکه در تابش ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به حداکثر مقدار خود می‌رسد. در حالی که غلظت CO_2 بین سلولی (Ci) از تابش ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه با شیب بسیار





شکل ۱- تغییرات نرخ خالص فتوسنتز (A)، دمای سطح برگ (Tl) و دمای اتاقک برگ (Tch)، هدایت روزنه‌ای بخار آب (Gs)، غلظت CO₂ بین‌سلولی (Ci) و نرخ تعرق (E) برگ راش اروپایی در شدت‌های مختلف تابش فعال فتوسنتزی

Figure 1. Changes in the net photosynthesis rate (A), leaf surface (Tl) and leaf chamber temperature (Tch), stomatal conductance of water vapor (Gs), intercellular CO₂ concentration (Ci), and transpiration rate (E) of European beech leaves in different intensities of photosynthetically active radiation (PAR)

جدول ۲- میانگین (± اشتباه معیار) پارامترهای فیزیولوژیکی[†] اندازه‌گیری شده در درختان راش اروپایی

Table 2. Mean (± standard error) of physiological parameters[†] measured in European beech trees

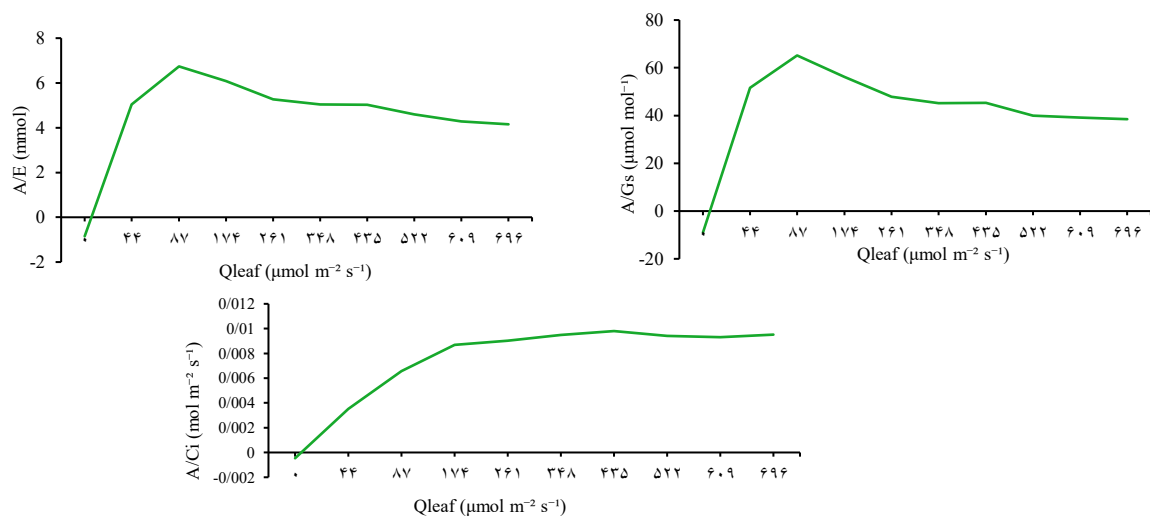
شماره درخت Individual number	eref	Cref	Tch	Tl	u	p	Ci	E	Gs	A
1	13.02±0.05	372.7±0.73	21.37±0.03	21.67±0.08	200.6±0.03	982.7±0.13	280.6±15	0.496±0.06	0.0424±0.00	2.27±0.39
2	12.77±0.06	373.2±1.23	21.14±0.03	21.48±0.09	200.5±0.02	982.0±0.00	282.2±8	0.516±0.06	0.0462±0.00	2.17±0.27
3	12.81±0.06	372.9±1.68	20.89±0.03	21.20±0.08	200.5±0.02	982.0±0.00	280.1±11	0.657±0.09	0.0630±0.00	3.06±0.45
4	17.40±0.21	413.8±4.06	20.70±0.08	21.02±0.09	200.5±0.02	984.0±0.04	334.7±16	0.296±0.04	0.0468±0.00	1.95±0.31
5	17.30±0.17	383.6±2.31	20.87±0.07	21.19±0.13	200.5±0.03	985.0±0.00	334.1±7	0.383±0.04	0.0570±0.00	1.53±0.25
میانگین Mean	14.66±0.32	383.2±2.47	20.99±0.04	21.31±0.05	200.5±0.02	983.2±0.17	302.3±6	0.469±0.03	0.0511±0.00	2.20±0.16
حد اقل Minimum	12.60	369.40	20.40	20.70	200.38	982.00	243.6	0.09	0.01	-0.52
حد اکثر Maximum	18.64	431.60	21.60	22.10	200.70	985.00	472.0	0.99	0.10	4.14

† A: نرخ خالص فتوسنتز ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), E: نرخ تعرق ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Gs: هدایت روزنه‌ای CO₂ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Ci: غلظت CO₂ بین سلولی (vpm), Tl: درجه حرارت برگ (°C), Tch: دمای اتاقک اندازه‌گیری (°C), Qleaf: تابش فوتون دریافتی در سطح برگ ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Cref: غلظت CO₂ اتمسفر (vpm), eref: غلظت H₂O اتمسفر (mBar), P: فشار بارومتري (mBar).

† A: Net photosynthesis rate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), E: transpiration rate ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Gs: CO₂ stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Ci: intercellular CO₂ concentration (vpm), Tl: leaf temperature (°C), Tch: measured chamber temperature (°C), Qleaf: received radiation on the leaf surface ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Cref: atmospheric CO₂ concentration (vpm), eref: atmospheric H₂O concentration (mBar), P: barometric pressure (mBar).

پایان محدوده نور مورد آزمایش کاهش می‌یابند. تغییرات نرخ فتوسنتز به غلظت دی‌اکسیدکربن بین سلولی (نسبت A/Ci) برگ راش اروپایی در شدت‌های مختلف تابش فعال فتوسنتزی در شکل ۲ نشان داده شده‌اند.

کارایی مصرف آب آنی (نسبت A/E) و ذاتی (نسبت A/Gs) برگ راش اروپایی نیز به‌طور مشابهی تغییر می‌یابند (شکل ۲). هر دو فاکتور با افزایش نور به‌طور ناگهانی با شیب زیادی افزایش می‌یابند و در شدت نور ۸۷ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه به بیشینه می‌رسند. سپس با شیب ملایمی تا



شکل ۲- تغییرات کارایی مصرف آب ذاتی (نسبت A/Gs) و آبی (نسبت A/E) برگ راش اروپایی در شدت‌های مختلف تابش فعال فتوسنتزی
Figure 2. Changes in the intrinsic (A/E ratio) and instantaneous water use efficiency of European beech leaves in different intensities of photosynthetically active radiation

پایین‌تری در مقایسه با گیاهان نورپسند دارند. طبق نتایج این تحقیق، نرخ فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌های نهال‌های ۲/۵ متری راش اروپایی به‌دلیل این‌که زیر تاج پوشش درختان مادری قرار گرفته بودند، بسیار پایین بودند. برگ‌هایی که تحت تابش زیاد رشد می‌کنند سطح ویژه برگ (SLA) کمتر، محتوای نیتروژن بیشتر در واحد سطح برگ و نرخ فتوسنتز بالاتر از آن‌هایی که تحت تابش نور کم هستند دارند. در یک گونه درختی مشخص، تفاوت‌هایی از نظر ویژگی‌ها و ظرفیت‌های فتوسنتزی در برگ درختان بالغ و نهال نیز وجود دارند. برگ‌های نهال‌ها اساساً همان محیط نور کمی که معمولاً برای زادآوری طبیعی در زیراشکوب جنگل وجود دارد را تجربه می‌کنند. درختان بالغ برگ‌های سازگار با شدت نور بالا در بالای تاج پوشش خود تولید می‌کنند و ممکن است برگ‌هایی را ایجاد کنند که با شدت نور کم در لایه‌های تاج پوشش پایین‌تر سازگار باشند (Hölscher, 2004).

تفاوت‌های زیادی در نرخ جذب خالص در نقطه اشباع نوری (A_{max}) و سایر پارامترهای فتوسنتزی در گونه‌های درختی موجود در جنگل‌های معتدله آمریکای شمالی و ژاپن وجود داشتند. در آپالچی، A_{max} ۱۲ گونه درختی در بالای تاج پوشش از ۳.۹ تا ۱۰/۳ میکرومول بر متر مربع در ثانیه، و در بین ۱۰ گونه درختی در ماساچوست بین ۷ و ۲۳ میکرومول بر متر مربع در ثانیه متفاوت بود. در شمال ژاپن نیز، نرخ فتوسنتز بیشینه برگ‌های توسعه‌یافته در آفتاب مربوط به هفت گونه درختی از ۳.۱ تا ۱۴/۸ میکرومول بر متر مربع در ثانیه متغیر بود (Koike *et al.* 2001; Hölscher 2004).

مطالعه‌ای توسط Hölscher (2004) در منطقه مورد مطالعه (پارک ملی هاینیش) بر روی نهال‌ها و درختان بالغ ۸۰ تا ۱۰۰ ساله چهار گونه اصلی انجام شد. حداکثر نرخ فتوسنتز (A_{max}) در نهال‌های گونه‌های *Acer pseudoplatanus*، *Tilia* و *Fraxinus excelsior*، *Carpinus betulus* *platyphyllos* به‌ترتیب ۶/۴ (در شدت نور اشباع ۳۴۲)، ۵/۷ (در شدت نور اشباع ۲۵۴) و ۵ (در شدت نور اشباع ۳۳۸) و ۵/۷

حداکثر شدت فتوسنتز برای نهال‌های ۲/۵ متری راش اروپایی مورد مطالعه در نقطه اشباع نوری (A_{max}) ۴۳۵ میکرومول بر متر مربع در ثانیه به‌طور متوسط برابر با ۲/۹۴ میکرومول بر متر مربع در ثانیه بدست آمد که معادل جذب خالص حدود ۴/۶۶ کیلوگرم دی‌اکسیدکربن در هکتار در هر ساعت و یا جذب C (کربن) برابر با ۱۱۱۳ گرم بر متر مربع در هر سال ($g C m^{-2} yr^{-1}$) است.

در بسیاری از مناطق اروپا، شرایط رشد درخت راش اروپایی می‌تواند به‌شدت تحت تأثیر تغییرات اقلیمی قرار بگیرند. رشد، زنده‌مانی و توانایی رقابتی درخت راش اروپایی ممکن است شدیداً تحت تأثیر وقوع خشکی در طول فصل رشد قرار گیرند. تأثیر تغییرات پیش‌بینی‌شده بر فراوانی و شدت وقوع رویدادهای اقلیمی شدید (extreme) ممکن است در آینده به‌مراتب عمیق‌تر از تغییرات ایجادشده در مقادیر میانگین دما و بارش باشد (Priwitzer *et al.*, 2014).

پاسخ نوری گونه‌های پهن‌برگ خزان‌کننده از اهمیت خاصی برخوردار است زیرا زادآوری طبیعی و یا مصنوعی آن‌ها تحت تأثیر دامنه تحمل آن‌ها نسبت به سایه و یا شدت تابش آفتاب است (Catoni *et al.*, 2015).

نقطه جبران نوری برای برگ اکثر گیاهان C_3 و C_4 تقریباً برابر است. در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد و غلظت CO_2 حدود ۳۷۰ میکرومول بر مول، نقطه جبران نوری برای گیاهان C_3 معمولاً در PAR معادل ۸ تا ۱۶ میکرومول بر متر مربع در ثانیه و برای گیاهان C_4 نیز در ۴ تا ۱۴ میکرومول بر متر مربع در ثانیه اتفاق می‌افتد. حد پایینی این دامنه برای گیاهان سایه‌پسند و یا برگ‌های قرارگرفته در سایه است و حد بالایی نیز برای گیاهان نورپسند و یا برگ‌های قرارگرفته در نور مستقیم است (Nobel, 2009). این مقدار برای گونه راش اروپایی حدود ۷/۵ میکرومول بر متر مربع در ثانیه بود که بیانگر این است که گونه مورد مطالعه بسیار سایه‌پسند است. گیاهان سایه‌پسند، علاوه بر برخورداری از نقطه جبران نوری کمتر، حداکثر نرخ فتوسنتز

(در شدت نور اشباع ۳۶۷) میکرومول بر مترمربع در ثانیه بود. این مقادیر برای برگ‌های درختان بالغ که در بالای تاج رشد کرده بودند به ترتیب ۱۲/۵ (در شدت نور اشباع ۴۹۹)، ۱۰/۵ (در شدت نور اشباع ۶۴۴)، ۱۶/۳ (در شدت نور اشباع ۷۷۰) و ۱۱/۵ (در شدت نور اشباع ۶۵۵) میکرومول بر مترمربع در ثانیه به دست آمدند. مقادیر مربوط به برگ‌های پایین تاج درختان بالغ به ترتیب عبارت بودند از: ۵/۱ (در شدت نور اشباع ۲۹۹)، ۵ (در شدت نور اشباع ۲۷۰)، ۱۲ (در شدت نور اشباع ۵۳۵) و ۵/۶ (در شدت نور اشباع ۳۹۰) میکرومول بر مترمربع در ثانیه.

در پژوهش دیگری که توسط آریورا و همکاران (Ariura *et al.*, 2023) بر روی گونه *Fagus crenata* انجام شد، در شدت‌های نور کم و زیاد (به ترتیب ۵۰ و ۱۰۰۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) به ترتیب حداکثر نرخ فتوستتزی ۲/۷۱ و ۱۰/۷۵ میکرومول بر مترمربع در ثانیه و هدایت روزنه‌ای ۰/۱۲ و ۰/۲۳ مول بر مترمربع در ثانیه به دست آمد.

بر اساس مطالعه سوبوج (Sobuj *et al.*, 2014)، نرخ تعرق اندازه‌گیری شده برای ۱۲ ژنوتیپ *Populus tremula* L. از ۳ تا ۵/۵ میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه در ماه آگوست و ژولای در نوسان بود. هدایت روزنه‌ای از ۰/۳۵ تا ۰/۸۲ مول بر مترمربع در ثانیه در این دو ماه متغیر بود. غلظت دی‌اکسیدکربن بین سلولی از ۱۷۵ تا ۲۳۰ VPM و نرخ فتوستتزی نیز از ۲۰ تا ۳۵ میکرومول بر مترمربع در ثانیه در بین ژنوتیپ‌های مختلف در طی این دو ماه ثبت شدند.

پتريک و همکاران (Petrik *et al.*, 2022) تحقیقی را در مورد واکنش‌های فصلی جنگل‌های راش اروپایی در رابطه با تبخیر و تعرق و نسبت‌های تعرق در جمهوری چک انجام دادند. یافته‌های آن‌ها نشان دادند که درخت راش ویژگی‌هایی را بروز می‌دهد که بیانگر رفتار ناهمسانی است که در آن نسبت تبخیر و تعرق به تعرق متناسب با تغییرات در عرضه آب تنظیم می‌شود و یک رابطه منسجم بین دو فرآیند حفظ می‌شود. این نشان می‌دهد که در دوره‌های خشکسالی، بسته‌شدن روزنه‌ها به سرعت یا در تعداد قابل توجهی از روزنه‌های برگ رخ نمی‌دهد که منجر به سطوح پایدار تعرق می‌شود که به دلیل افزایش آفت فشار بخار در محیط است (ویژگی گونه‌های آنیزوهیدریک). در مقابل، گونه‌های ایزوهیدریک معمولاً پاسخ سریع‌تری را در بستن روزنه‌ها نشان می‌دهند که منجر به کاهش سریع نرخ تعرق می‌شود، حتی زمانی که تبخیر و تعرق در سطح نسبتاً بالایی در جریان باشد. استراتژی آنیزوهیدریک مبتنی بر باقی نگه‌داشتن سطوحی از تعرق، در حالی که جذب کربن را به حداکثر می‌رساند، خطرات کاهش و یا توقف فشار هیدرولیک را نیز به همراه دارد.

طی تحقیقی که توسط بوریسو و همکاران (Borišev *et al.*, 2024) بر روی راش اروپایی ۸۵ ساله در سه ارتفاع مختلف در استونی انجام شد نرخ فتوستتزی، تعرق و هدایت روزنه‌ای کمترین مقدار را در ارتفاعات بالا و در ماه خشک و کم‌باران جولای داشتند. نرخ فتوستتزی ۲/۱ میکرومول بر مترمربع در ثانیه، تعرق ۰/۴ میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه و هدایت

روزنه‌ای (۰/۳ مول بر مترمربع در ثانیه) در ماه جولای در ارتفاعات بالا کمترین مقادیر و در ماه‌های ژوئن، آگوست و سپتامبر در ارتفاعات پایین بیشترین مقادیر را نشان دادند (به ترتیب فتوستتزی ۲/۱ میکرومول بر مترمربع در ثانیه، تعرق ۱/۲۵ میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه و هدایت روزنه‌ای ۰/۱۳ مول بر مترمربع در ثانیه). دی‌اکسیدکربن موجود در فضای بین سلولی شرایط و تغییراتی مشابه به تحقیق حاضر داشت و عموماً بین ۲۵۰ تا ۳۰۰ VPM در نوسان بود. در طی ماه خشک و کم‌باران جولای، میزان هدایت روزنه‌ای درخت راش اروپایی به‌طور قابل توجهی کاهش نشان داد که بیانگر بسته‌شدن روزنه‌های برگ بود و همین موضوع منجر به کاهش چشمگیر نرخ تعرق شد. این پاسخ نشان‌دهنده فاصله گرفتن از رفتار آنیزوهیدریک پیش‌بینی‌شده در پژوهش قبلی پتريک و همکاران، (Petrik *et al.*, 2022) برای گونه راش در جنگل‌های راش کشور چک است که به نظر می‌رسد خشک‌سالی ملایم در زمان مطالعه آنان تجربه شد.

گونه‌های مقاوم در برابر سایه، نرخ فتوستتزی کمتری چه در برگ‌های قرارگرفته در آفتاب و چه در سایه در مقایسه با گونه‌های نورپسند دارند. قابل ذکر است که PPF نور کامل خورشید برای گیاهان نورپسند ۲۰۰۰ میکرومول بر مترمربع در ساعت است (Catoni *et al.*, 2015).

هدایت روزنه‌ای به‌نوبه خود تعرق را کنترل می‌کند و در نتیجه غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه و جذب کربن فتوستتزی را تنظیم می‌کند (Sobuj, 2014). هدایت روزنه‌ای (Gs) یک رسانایی انتشار دی‌اکسیدکربن از حفره‌های زیر روزنه تا محل کربوکسیله شدن در داخل کلروپلاست است و تعیین‌کننده غلظت CO₂ کلروپلاستی (Cc) است که در فرآیند فتوستتزی مورد استفاده قرار می‌گیرد (Kitao *et al.*, 2021). هدایت روزنه‌ای عامل محدودکننده فتوستتزی و در واقع عامل تعیین‌کننده در تفاوت شدت فتوستتزی در گونه‌های مختلف است. علاوه بر این، افزایش Gs بهره‌وری مصرف آب و نیتروژن را از طریق افزایش سرعت فتوستتزی، بدون افزایش همزمان تعرق روزنه‌ها، بهبود می‌بخشد. بهبود راندمان مصرف آب و دی‌اکسیدکربن، پتانسیل افزایش قابل توجه در رشد و در نتیجه تولید زیست‌توده درختان جنگلی را در پی دارد (Kitao *et al.*, 2021). یکی از اثرات شناخته‌شده جهانی تغییر اقلیم، اختلال در الگوهای بارش است که منجر به افزایش روزافزون دوره‌های خشک‌سالی غیر قابل پیش‌بینی و مکرر در دوره‌های خاص در نقاط مختلف جهان می‌شود. بنا بر این، افزایش نرخ مرگ و میر راش اروپایی، به‌ویژه در حاشیه‌های جنوبی محدوده پراکنش این گونه پیش‌بینی می‌شود. تحقیقات نشان می‌دهند که تقریباً ۹۰ درصد از جنگل‌های راش در جنوب شرقی اروپا ممکن است به مرزهای تحمل خشکی نزدیک شوند که از نظر تئوری عمدتاً به دلیل افزایش فراوانی رخداد‌های خشک‌سالی تا سال ۲۱۰۰ گونه مزبور نیاز به تغییری فراتر از آشیان بوم‌شناختی فعلی خود خواهد داشت (Stojanović *et al.*, 2024).

نتیجه‌گیری کلی

نتایج این تحقیق حاکی از آن هستند که فعالیت‌های سوخت و ساز نظیر فتوسنتز، تعرق و ... در گونه راش اروپایی به شدت تحت تأثیر شدت نور قرار دارند. نقطه جبران نوری برای این گونه در حدود ۷/۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه تعیین شد. نرخ تنفس در تاریکی برابر با ۰/۱۹- میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع در ثانیه به ثبت رسید که نشان‌دهنده فعالیت متابولیک این گیاه در شرایط بدون نور است. با افزایش شدت تابش فعال فتوسنتزی، نرخ فتوسنتز به طرز چشم‌گیری تا ۱۷۴ افزایش یافت و در ۴۳۵ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه به حداکثر خود رسید. همچنین، نتایج نشان می‌دهند که راش اروپایی دارای تمایل زیاد به مصرف سریع دی‌اکسیدکربن در شرایط نوری پایین است، که منجر به کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن در فضای بین سلولی می‌شود. این عملکرد، همزمان با کاهش هدایت روزنه‌ای به وقوع می‌پیوندد. به‌طور کلی، از شدت نور ۴۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به بالا، هدایت روزنه‌ای و تعرق در این گونه افزایش مداومی دارند و در شدت ۶۹۶ میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه به اوج خود می‌رسند. جذب خالص دی‌اکسیدکربن این گونه در شرایط

بهینه به میزان ۴/۶۶ کیلوگرم در هکتار در هر ساعت و جذب کربن به ۱۱۱۳ گرم بر مترمربع در سال به‌دست آمدند. بنا بر این، گونه راش اروپایی به‌عنوان یک درخت سایه‌پسند و حساس به تغییرات محیطی، به‌خصوص در پاسخ به شدت نور، شناخته می‌شود. این ویژگی‌ها اهمیت این گونه را در مواجهه با تغییرات بوم‌شناختی بیشتر نمایان می‌سازد که می‌تواند الگویی برای جنگل‌های راش هیرکانی محسوب شود.

تشکر و قدردانی

مقاله حاضر حاصل از بخشی از مطالعات انجام‌شده توسط نویسنده اول است که استخراج داده‌های اولیه آن در قالب فرصت مطالعاتی در دانشگاه گوتینگن و در پارک جنگلی هاینیش آلمان انجام شد و توسط نویسنده دوم نگارش شد. بنابراین، به این وسیله نویسندگان این مقاله از همکاری مسئولین محترم گروه جنگلداری دانشگاه گوتینگن به‌خاطر در اختیار قرار دادن دستگاه LC PRO+ برای انجام این پژوهش صمیمانه تشکر و قدردانی به‌عمل می‌آورند. قابل ذکر است که هیچ‌گونه تعارض منافی میان نویسندگان با سایرین وجود ندارد.

References

- Borišev, M., Župunski, M., Arsenov, D., Nikolič, N., Tarčak, S., & Pajević, S. (2024). Understanding beech (*Fagus sylvatica* L.) photosynthetic responses to microhabitat water deficit: a site-specific investigation. *European Journal of Forest Research*, 1-15.
- Buonincontri, M. P., Bosso, L., Smeraldo, S., Chiusano, M. L., Pasta, S., & Di Pasquale, G. (2023). Shedding light on the effects of climate and anthropogenic pressures on the disappearance of *Fagus sylvatica* in the Italian lowlands: Evidence from archaeo-anthracology and spatial analyses. *Science of the Total Environment*, 877, 162893.
- Catoni, R., Gratani, L., Sartori, F., Varone, L., & Granata, M. U. (2015). Carbon gain optimization in five broadleaf deciduous trees in response to light variation within the crown: correlations among morphological, anatomical and physiological leaf traits. *Acta Botanica Croatica*, 74(1), 71-94.
- Fang, J., & Lechowicz, M. J. (2006). Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1804-1819.
- Flexas, J., Cano, F. J., Carriqui, M., Coopman, R. E., Mizokami, Y., Tholen, D., & Xiong, D. (2018). CO₂ diffusion inside photosynthetic organs. *The Leaf: a Platform for Performing Photosynthesis*, 163-208.
- Fotelli, M. N., Nahm, M., Radoglou, K., Rennenberg, H., Halyvopoulos, G., & Matzarakis, A. (2009). Seasonal and interannual ecophysiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) at its south-eastern distribution limit in Europe. *Forest Ecology and Management*, 257(3), 1157-1164.
- Gerosa, G., Marzuoli, R., Bussotti, F., Pancrazi, M., & Ballarin-Denti, A. (2003). Ozone sensitivity of *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* young trees in relation to leaf structure and foliar ozone uptake. *Environmental Pollution*, 125(1), 91-98.
- Hatam, J., Tabari, M., Bahramifar, N., & Fallah Nosratabad, A. R. (2023). Growth and physiological responses of *Populus nigra* L. male and female seedlings under cadmium stress. *Ecology of Iranian Forest*, 11(22), 93-100. [In Persian]
- Hölscher, D. (2004). Leaf traits and photosynthetic parameters of saplings and adult trees of co-existing species in a temperate broad-leaved forest. *Basic and Applied Ecology*, 5(2), 163-172.
- Janová, J., Kubásek, J., Grams, T. E. E., Zeisler-Diehl, V., Schreiber, L., & Šantrůček, J. (2024). Effect of light-induced changes in leaf anatomy on intercellular and cellular components of mesophyll resistance for CO₂ in *Fagus sylvatica*. *Plant Biology*, 26(5), 842-854.
- Kartoolinejad, D., & Sahebalam, I. (2024). Effect of Humic Acid and Cattle Manure on Stomatal Conductance, Photosynthesis, and Growth Variables of White Mulberry Seedlings in the Nursery Condition. *Ecology of Iranian Forest*, 12(2), 130-143. [In Persian]
- Kartoolinejad, D., Shayanmehr, F., & Moshki, A. (2024). Investigation of the Leaf and Pollen Micromorphology of Maples (*Acer* L.) of Iran. *Ecology of Iranian Forest*, 12(1), 124-137. [In Persian]
- Ke, X., Yoshida, H., Hikosaka, S., & Goto, E. (2023). Photosynthetic photon flux density affects fruit biomass radiation-use efficiency of dwarf tomatoes under LED light at the reproductive growth stage. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1076423.

- Khodaverdi, S., Amiri, M., Kartoolinejad, D., & Mohammadi, J. (2018). Characteristics of canopy gap in a broad-leaved mixed forest (Case study: District No. 2, Shast-Kalateh Forest, Golestan province). *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 26(1), 24-35. [In Persian]
- Kitao, M., Agathokleous, E., Harayama, H., Yazaki, K., & Tobita, H. (2021). Constant ratio of C_c to C_i under various CO_2 concentrations and light intensities, and during progressive drought, in seedlings of Japanese white birch. *Photosynthesis Research*, 147, 27-37.
- Koike, T., Kitao, M., Maruyama, Y., Mori, S., & Lei, T. T. (2001). Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiology*, 21(12-13), 951-958.
- Leuchner, M., Hertel, C., & Menzel, A. (2011). Spatial variability of photosynthetically active radiation in European beech and Norway spruce. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(9), 1226-1232.
- Leuschner, C., & Ellenberg, H. (2017). *Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats: vegetation ecology of Central Europe, Volume II* (Vol. 2). Springer.
- Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M., & Schmidt, W. (2006). Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): first results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. *Waldökologie online: AFSV-Berichte der Arbeitsgemeinschaft Forstliche Standorts-und Vegetationskunde*, (3), 83-99.
- Nazari, M., Zolfaghari, R., & Faiiaz, P. (2011). Comparative Performance of Gas Exchanges in Seedlings of Three Native Oak Species of Zagros. National Conference on Central Zagros Forests. Khorram Abad, Iran. [In Persian]
- Ninou, E., Tsialtas, J. T., Dordas, C. A., & Papakosta, D. K. (2013). Effect of irrigation on the relationships between leaf gas exchange related traits and yield in dwarf dry bean grown under Mediterranean conditions. *Agricultural Water Management*, 116, 235-241.
- Petrík, P., Zavadilová, I., Šigut, L., Kowalska, N., Petek-Petrík, A., Szatniewska, J., ... & Pavelka, M. (2022). Impact of environmental conditions and seasonality on ecosystem transpiration and evapotranspiration partitioning (T/ET ratio) of pure European beech forest. *Water*, 14(19), 3015.
- Petrítan, A. M., Von Lüpke, B., & Petrítan, I. C. (2007). Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry*, 80(4), 397-412.
- Priwitzer, T., Kurjak, D., Kmeť, J., Sitková, Z., & Leštianska, A. (2014). Photosynthetic response of European beech to atmospheric and soil drought. *Central European Forestry Journal*, 60(1), 32-38.
- Rahmati, Y., Nourmohammadi, K., Naghdi, R., & Kartoolinejad, D. (2019). Effect of fungal degradation on physicochemical properties of exploited stumps of oriental beech over a 25-year felling period and the obtained Kraft pulp properties. *Journal of Forest Science*, 65(3), 96-105.
- Sadeghipour, A., & Kartoolinejad, D. (2017). Carbon uptake and leaf gas exchange of ash tree (*Fraxinus excelsior*) affected by different intensities of photosynthetically active radiation (Case study: Central Europe forests). *Journal of Natural Environment*, 70(2), 373-384. [In Persian]
- Sanginés de Cárcer, P., Vitasse, Y., Peñuelas, J., Jasse, V. E., Buttler, A., & Signarbieux, C. (2018). Vapor-pressure deficit and extreme climatic variables limit tree growth. *Global Change Biology*, 24(3), 1108-1122.
- Sobuj, N. A. (2014). Performance of European aspen (*Populus tremula* L.) under the combined effect of elevated temperature and UV radiation (Master's thesis, Itä-Suomen yliopisto).
- Stojanović, M., Jocher, G., Kowalska, N., Szatniewska, J., Zavadilová, I., Urban, O., ... & Marshall, J. D. (2024). Disaggregation of canopy photosynthesis among tree species in a mixed broadleaf forest. *Tree Physiology*, 44(7), tpae064.
- Thomas, C., Wandji Nyamsi, W., Arola, A., Pfeifroth, U., Trentmann, J., Dorling, S., ... & Aculinin, A. (2023). Smart Approaches for Evaluating Photosynthetically Active Radiation at Various Stations Based on MSG Prime Satellite Imagery. *Atmosphere*, 14(8), 1259.