

جذب کربن و تبدلات گازی برگ درخت زبان گنجشک (*Fraxinus excelsior*) تحت تأثیر شدت‌های مختلف تابش فعال فتوسنتزی (مطالعه موردی: جنگل‌های اروپای مرکزی)

احمد صادقی پور^{۱*} و داود کرتولی نژاد^۱

۱. عضو هیئت علمی دانشکده کویرشناسی، دانشگاه سمنان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۳/۸ تاریخ تصویب: ۱۳۹۵/۹/۱۷)

چکیده

ساختارهای عظیم گیاهی بر پایه فرآیند فتوسنتز بنا نهاده شده است. در این پژوهش اثرات شدت‌های مختلف نور بر فتوسنتز برگ، تعرق، جذب و هدایت روزنه‌های CO₂ بررسی شد. اندازه‌گیری تبدلات گازی در یک جنگل دست کاشت زبان گنجشک اروپایی (*Fraxinus excelsior*) در اروپای مرکزی واقع در پارک ملی Hainich آلمان، صورت گرفت. نرخ خالص فتوسنتز (A)، نرخ تعرق (E)، هدایت روزنه‌های CO₂ (Gs)، غلظت CO₂ بین سلولی (Ci) و... برای برگ‌های شش پایه زبان گنجشک با استفاده از دستگاه LC-pro Plus اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که میزان حداکثر جذب خالص حدود ۶/۷ کیلوگرم CO₂ بر هکتار در ساعت بوده است. حداکثر شدت نور استفاده شده برای فتوسنتز در تحقیق حاضر ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه بود که با توجه به روند صعودی نرخ فتوسنتز به نظر می‌رسد حداکثر نرخ فتوسنتز در مقدار PPF کمی بیش از ۶۹۶ باشد. نرخ تعرق و هدایت روزنه‌های CO₂ نیز در تمام پایه‌های اندازه‌گیری شده با افزایش شدت نور به‌طور نمایی افزایش داشته است و حداکثر آن در بیشترین مقدار PPF تابش شده یعنی ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه بوده است. بر اساس نرخ فتوسنتز ثابت شد که گونه زبان گنجشک مورد بررسی، گونه‌ای نیمه نورپسند بوده (نقطه جبران نوری = ۱۰/۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) که می‌تواند نقش گونه‌ای سایه‌پسند را در جنگل‌های اروپای مرکزی (حداکثر شدت فتوسنتز = ۳/۵) ایفا نماید. گونه مزبور سهم زیادی نیز در جذب کربن در اکوسیستم جنگلی اروپای مرکزی دارد؛ به طوری که جذب کربن سالانه آن برابر با ۱۳۲۴ گرم بر مترمربع در هر سال است که حدود ۲/۵ برابر میانگین کل گونه‌های موجود در اکوسیستم نام برده است.

کلید واژگان: دی‌اکسید کربن، نرخ فتوسنتز، تثبیت کربن، تعرق، زبان گنجشک معمولی، سایه‌پسند

۱. مقدمه

محیط زیست جهانی به سرعت در حال تغییر است؛ به خصوص غلظت دمای هوا که سالانه در حال افزایش است (Archontoulis *et al.*, 2005). غلظت CO₂ اتمسفر زمین از ۲۸۰ ppm و در زمان آغاز انقلاب صنعتی افزایش یافته و به سطح فعلی خود در حدود ۳۷۰ ppm رسیده است. سالانه نیز همچنان حدود ۱/۸ ppm به مقدار این غلظت در جو افزوده می‌شود. با توجه به این افزایش سطح CO₂ انتظار می‌رود که درجه حرارت حداکثر، حداقل و میانگین جهانی نیز ۳ تا ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش یابد. این عوامل کلیدی، رشد و کارایی گیاه را که سرآغاز آن فتوسنتز است تحت تأثیر قرار داده و به این ترتیب مهم‌ترین فرآیند در عالم گیاهان و در نتیجه بقای تمام اشکال حیات بر روی کره زمین را تغییر می‌دهد. درجه حرارت به علت نقش فراگیری که در تنظیم نرخ واکنش‌های بیوشیمیایی، ریختزایی گیاهان و تبادل انرژی و گاز CO₂ میان گیاه و جو دارد، بر میزان فتوسنتز تأثیر می‌گذارد (Archontoulis *et al.*, 2005; da Silva *et al.*, 2013). گیاهان نیاز به محدوده مطلوبی از درجه حرارت برای فتوسنتز دارند که فراتر از این محدوده، جذب کربن، کاهش نشان می‌دهد. مثلاً برای گونه *Hibiscus cannabinus* ثابت شده است که این اتفاق زمانی می‌افتد که درجه حرارت برگ از ۲۶ به ۴۰ درجه افزایش یابد (Archontoulis *et al.*, 2005). سطح تابش نیز یکی دیگر از فاکتورهای مهم اکولوژیکی است که نرخ جذب دی‌اکسید کربن را تعیین می‌کند. در شدت نور بالا (photoinhibition) یا پایین، میزان انتشار CO₂ از هوا به روزنه، عامل اصلی جذب CO₂ است (Archontoulis *et al.*, 2005; Lambers *et al.*, 2008; Mengistu *et al.*, 2011; Taiz *et al.*, 2015). بخشی از نور خورشید که برای تشکیل ساختارهای عظیم گیاهی حائز اهمیت است، گستره طیفی وسیعی نداشته (۴۰۰ تا

۷۰۰ نانومتر) و در فیزیولوژی گیاهی، تحت عنوان تشعشع فعال فتوسنتزی^۱ یا PAR نامیده می‌شود. تشعشع فعال (W m⁻²) و یا کوانتوم (mol m⁻² s⁻¹) بیان شود. در واقع PAR، اندازه‌گیری نوعی از تابش است که معیار خوبی برای اندازه‌گیری نرخ فتوسنتز محسوب می‌شود (Lambers *et al.*, 2008; Taiz *et al.*, 2015; Nobel, 2009). در حقیقت، هنگامی که PAR بر اساس واحد کوانتومی خود بیان می‌شود، از اصطلاح Photosynthetic Photon Flux Density (PPFD) و یژه استفاده می‌شود. با این حال، پیشنهاد شده است که استفاده از واژه تراکم یا Density متوقف شود و تنها به ذکر PPF اکتفا شود؛ زیرا در سیستم استاندارد بین‌المللی واحدها (SI) تراکم می‌تواند برای سطح و یا حجم مورد استفاده قرار گیرد (Lambers *et al.*, 2008; Taiz *et al.*, 2015).

به‌طور کلی، رشد و توسعه گیاهان حاصل چندین فرآیند فیزیولوژیکی است که به‌واسطه خصوصیات ژنتیکی و شرایط محیطی کنترل می‌شود و قابلیت دسترس به نور برای گیاهان یکی از مهم‌ترین عواملی است که رشد و توسعه گونه‌های موجود در جنگل را محدود می‌کند. نور قابل دسترس نیز به‌نوبه خود نرخ خالص فتوسنتز را تحت تأثیر قرار داده و این نرخ نیز تا اندازه زیادی بستگی به گونه گیاهی، دما، PPF و سایر شرایط محیطی دارد (Mehraj *et al.*, 2014; Taiz *et al.*, 2015).

زبان گنجشک معمولی یا اروپایی (common ash یا European ash) با نام علمی *Fraxinus excelsior* L. از خانواده Oleaceae بوده که در سراسر اروپا پراکنش دارد. در اروپا از شرق شبه‌جزیره ایبری تا بخش‌های مرکزی روسیه و از مناطق مدیترانه‌ای جنوب اروپا تا شمالی‌ترین حد حضور آن در نروژ (عرض جغرافیایی ۴۰' ۶۳°) پراکنش دارد (Wardle, 1961; Dobrowolska *et al.*, 2011).

^۱ Photosynthetically Active Radiation

هدف از پروژه حاضر اندازه‌گیری نرخ فتوسنتز، شدت تبخیر و تعرق برگ و هدایت روزنه‌ای دی‌اکسید کربن در شدت‌های مختلف نور تابیده شده بر سطح برگ درختان زبان گنجشک اروپایی تحت شرایط کنترل شده و استاندارد بوده است. *Fraxinus excelsior* یکی از گونه‌های ترکیب اصلی جنگل‌های اروپا است که گستره پراکنش آن به جنگل‌های هیرکانی شمال ایران نیز می‌رسد. در واقع تحقیق حاضر برای اولین بار به فیزیولوژی گونه مزبور پرداخته و جایگاه و ارزش آن را در فرآیند تثبیت CO₂ مشخص می‌نماید.

۲. مواد و روش‌ها

۱.۲. معرفی منطقه مورد مطالعه

منطقه مورد مطالعه در پارک ملی Hainich آلمان (Hainich National Park) در غرب Thuringia واقع شده است. موقعیت جغرافیایی منطقه مورد مطالعه واقع در عرض جغرافیایی ۳۳° ۵' ۵۱" شمالی و طول ۶° ۲۴' ۱۰" شرقی است. پارک ملی هاینیش متشکل از گونه‌های پهن‌برگ خزان کننده، در سال ۱۹۹۷ باهدف حفاظت از جنگل‌های راش اروپا، احداث شد. در این اکوسیستم جنگلی طبیعی، بیشترین فراوانی گونه‌های چوبی پس از راش اروپایی (*Fagus sylvatica*) مربوط به زبان گنجشک (*Fraxinus excelsior*)، ممرز (*Carpinus betulus*)، افرا (*Acer pseudoplatanus*) و نمدار (*Tilia cordata*) و (*T. platyphyllos*) است (Mölder et al., 2006; Rajmis et al., 2009).

۲.۲. روش کار

در این مطالعه ۶ درخت دست کاشت (۱۲ ساله) زبان گنجشک اروپایی (*Fraxinus excelsior*) به ارتفاع ۲ متر، در پارک ملی هاینیش انتخاب شد. از هر درخت، ۵ برگ بالغ و سالم به‌طور تصادفی انتخاب گردید برای ایجاد محیط استاندارد (Fukuzawa et al., 2012).

نیز در مناطق قفقاز و ایران (ناحیه رویشی هیرکانی) و بنا بر گزارش‌هایی در شمال آفریقا نیز، این گونه به‌طور بومی حضور دارد. ایران شرقی‌ترین حد پراکنش این گونه از زبان گنجشک محسوب می‌گردد. کمترین و بیشترین حد ارتفاعی رویش آن از ۴۵۰ متر از سطح دریا در مناطق پست بریتانیا تا ۱۶۵۰ متر در والیز واقع در جنوب سوئیس است. در حالی که در ایران تا ارتفاع ۲۲۰۰ متر از سطح دریا حضور می‌یابد (Fraxigen, 2005). از جمله ویژگی‌هایی که این گونه را جهت جنگل‌کاری در اروپا مورد توجه زیادی قرار داده سرعت رشد زیاد، تحمل شرایط استرس‌های آبی، سهولت استقرار نونهال و نهال، زنده‌مانی بالا در مراحل اولیه استقرار، خواص ویژه چوب و ارزش تجاری چوب آن است که کمتر گونه درختی چنین ویژگی‌هایی را به‌طور هم‌زمان ارائه می‌دهد. در بسیاری از کشورهای اروپا به‌صورت دست کاشت و در مقیاس وسیع کاشته می‌شود و در بریتانیا دومین درخت پهن‌برگی است که به‌وفور در جنگل‌کاری مورد استفاده قرار می‌گیرد (Kerr & Cahalan, 2004; Dobrowolska et al., 2011). آلمان، دانمارک، سوئد، فرانسه، اتریش، بلژیک، رومانی، چک، بلغارستان، اسلواکی و... از جمله کشورهای هستند که در جنگل‌کاری‌ها به این گونه توجه زیادی دارند (Dobrowolska et al., 2011)؛ چراکه استقرار پایه‌های جنگل‌کاری شده با آن بسیار راحت‌تر و سریع‌تر از راش و بلوط در اروپا است (Kerr & Cahalan, 2004). ریشه‌های زبان گنجشک عموماً به‌شدت میکوریزی است و همزیستی اندومیکوریزی با آربوسکولارها دارد. وی چندین مثال از میکوریزهای آربوسکولار که باعث افزایش رشد گونه‌های زبان گنجشک می‌شوند را ذکر نمود و اذعان کرد که استراتژی تلقیح ویژه‌ای برای افزایش کارایی نهال‌های زبان گنجشک در جنگل‌کاری وجود دارد که باعث موفقیت نهال‌کاری آن‌ها می‌گردد (Kerr & Cahalan, 2004). به هر جهت، گونه مزبور یک گونه post-pioneer بوده که پس از گونه‌های پیش‌گام به‌راحتی در جنگل‌های اروپا مستقر می‌گردد (Bacles et al., 2005).

که در داخل اتاقک این دستگاه قرار گرفته و در معرض شدت‌های نور واقع می‌شود، ۶/۲۵ سانتی مترمربع بود. نرخ خالص فتوسنتز (A)، نرخ تعرق (E)، هدایت روزنه‌ای CO₂ (Gs)، غلظت CO₂ بین سلولی (Ci)، درجه حرارت برگ (TI)، دمای اتاقک اندازه‌گیری (Tch)، تابش دریافتی در سطح برگ (Qleaf)، غلظت CO₂ اتمسفر (Cref)، غلظت H₂O اتمسفر (eref)، فشار بارومتری (P) برای هر خوانش از برگ، ثبت گردید. کلیه اندازه‌گیری‌ها در تاریخ ۱۵ شهریور ۱۳۹۰ (۶ سپتامبر ۲۰۱۱) صورت گرفت. شکل ۱ نحوه قرار دادن برگ در اتاقک اندازه‌گیری و شیوه اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژیکی برگ را با استفاده از دستگاه LC Pro+ نشان می‌دهد.

اندازه‌گیری، از دستگاه LC Pro+ یا Leaf Chamber Analysis System (Li-Cor, Lincoln, England) استفاده شد. اندازه‌گیری ویژگی‌های فیزیولوژیکی برگ‌های درختان زبان‌گنجشک در شدت‌های مختلف نور (PAR of leaf) و در شرایط محیط استاندارد کاملاً مشابه که توسط دستگاه مزبور ایجاد شده بود، صورت گرفت. کلیه پارامترهای فیزیولوژیکی موردبررسی با استفاده از این دستگاه در هر ۶۰ ثانیه یک بار و به مدت ۵ دقیقه (۵ مرتبه) در ۱۰ شدت نور مختلف اندازه‌گیری شد. این شدت نورهای کنترل‌شده به ترتیب عبارت بودند از: شدت ۰، ۴۴، ۸۷، ۱۷۴، ۲۶۱، ۳۴۸، ۴۳۵، ۵۲۲، ۶۰۹ و ۶۹۶ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. مساحت سطحی از هر برگ درخت



شکل ۱. الف) نحوه اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژیکی برگ با استفاده از دستگاه LC Pro+، ب) قرار دادن برگ در اتاقک اندازه‌گیری

۳. نتایج

موردبررسی به همراه مقادیر حداقل و حداکثر مشاهده‌شده را نشان می‌دهد. نتایج همبستگی پیرسون میان پارامترهای فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شده در درختان مزبور نیز در جدول ۲ ارائه شده است.

جدول ۱ نتایج میانگین (\pm انحراف معیار) پارامترهای فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شده در درختان زبان‌گنجشک

جدول ۱. میانگین (\pm انحراف معیار) پارامترهای فیزیولوژیکی* اندازه‌گیری شده در درختان زبان گنجشک مورد بررسی

شماره درخت	eref	Cref	Tch	TI	U	p	Ci	E	Gs	A
پایه ۱	۱۱/۷±۰/۵۶	۳۸۴/۸±۲/۷۱	۱۶/۸±۰/۳۷	۱۷/۱±۰/۳۷	۲۰/۵±۰/۰۴	۹۸۶/۸±۰/۳۱	۳۱۲/۵±۱۷/۵	۳۳۳/۰±۰/۰۹	۰/۴۳±۰/۰۹	۰/۰۶۶±۰/۰۲
پایه ۲	۱۳/۳±۰/۸۲	۳۷۷/۳±۶/۱۴	۱۷/۸±۰/۹۷	۱۸/۱±۱/۱۹	۲۰/۵±۰/۰۶	۹۸۵/۵±۱۰/۰۴	۳۱۰/۰±۳۰/۳	۳۱۰/۰±۳۰/۳	۰/۵۱±۰/۱۸	۰/۰۸۳±۰/۰۲
پایه ۳	۱۳/۴±۰/۳۰	۳۷۰/۴±۱/۳۳	۲۰/۴±۰/۴۹	۲۰/۷±۰/۷۳	۲۰/۵±۰/۰۷	۹۸۳/۹±۰/۰۸	۳۰۴/۹±۳۱/۶	۳۰۴/۹±۳۱/۶	۰/۸۷±۰/۱۸	۰/۰۲±۰/۰۱
پایه ۴	۱۲/۹±۰/۲۳	۳۶۹/۳±۱/۳۵	۲۰/۹±۰/۲۳	۲۱/۲±۰/۴۵	۲۰/۵±۰/۰۵	۹۸۳/۵±۰/۳۹	۳۰۲/۲±۳۴/۸	۳۰۲/۲±۳۴/۸	۰/۸۲±۰/۱۱	۰/۰۸۲±۰/۰۱
پایه ۵	۱۳/۲±۰/۰۸	۳۷۰/۴±۴/۴۳	۲۱/۳±۰/۲۸	۲۱/۶±۰/۵۰	۲۰/۵±۰/۰۷	۹۸۳/۱±۰/۱۴	۳۱۲/۷±۴۵/۷	۳۱۲/۷±۴۵/۷	۰/۸۰±۰/۲۱	۰/۰۷۹±۰/۰۲
پایه ۶	۱۲/۸±۰/۱۲	۳۷۶/۰±۳/۵۱	۲۰/۴±۰/۲۳	۲۰/۷±۰/۱۰	۲۰/۶±۰/۰۷	۹۸۱/۰±۰/۰۶	۲۷۷/۵±۳۸/۴	۲۷۷/۵±۳۸/۴	۰/۵۴±۰/۱۹	۰/۰۵۴±۰/۰۳
میانگین	۱۲/۸±۰/۷۲	۳۷۴/۷±۶/۵۳	۱۹/۶±۱/۷۵	۱۹/۹±۱/۷۹	۲۰/۵±۰/۰۶	۹۸۴/۰±۱/۸۸	۳۰۶/۷±۳۶/۷	۳۰۶/۷±۳۶/۷	۰/۶۶±۰/۲۴	۰/۰۷۸±۰/۰۲
حد اقل	۱۰/۹۶	۳۶۴/۲	۱۶/۴۴	۱۶/۷۴	۲۰/۰۴	۹۸۱/۰	۲۳۷/۶	۰/۳۱	۰/۰۳	۰/۰۷
حد اکثر	۱۴/۸۰	۳۸۹/۶	۲۱/۷۰	۲۲/۴۰	۲۰/۰۷	۹۸۷/۰	۴۱۷/۲	۱/۱۷	۰/۱۲	۴/۲۴

* A: نرخ خالص فتوسنتز ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), E: نرخ تعرق ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Gs: هدایت روزنه‌های CO_2 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Ci: غلظت CO_2 بین سلولی (vpm), TI: درجه حرارت برگ ($^{\circ}\text{C}$), Tch: دمای اتاقک اندازه‌گیری ($^{\circ}\text{C}$), Qleaf: تابش دریافتی در سطح برگ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Cref: غلظت CO_2 اتمسفر (vpm), eref: غلظت H_2O اتمسفر (mBar), P: فشار بارومتری (mBar).

جدول ۲. همبستگی پیرسون میان پارامترهای فیزیولوژیکی[†] اندازه‌گیری شده در درختان زبان گنجشک

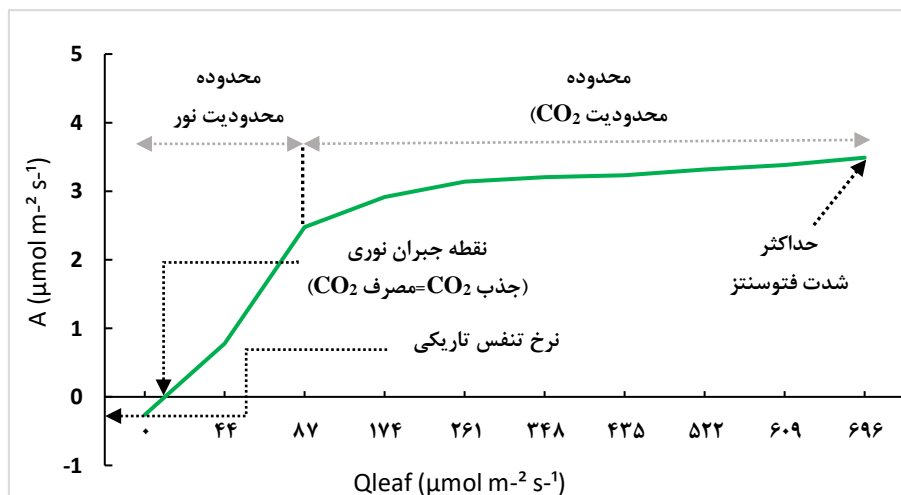
پارامترهای فیزیولوژیک	A	Gs	E	Ci	p	TI	Tch	Qleaf	Cref
eref	۰/۲۶۰ *	۰/۵۷۸ **	۰/۵۴۱ **	۰/۱۱۵ ns	۰/۴۶۴ **	۰/۵۸۶ **	۰/۵۶۸ **	۰/۲۷۳ *	۰/۷۱۳ **
	۰/۰۴۵	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۳۸۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۳۵	۰/۰۰۰
Cref	۰/۲۷۹ **	۰/۵۰۱ **	۰/۷۳۸ **	۰/۵۵۷ **	۰/۸۲۸ **	۰/۸۱۶ **	۰/۲۶۵ *	۱	۱
	۰/۰۰۳	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۹	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۴۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰
Qleaf	۰/۶۶۴ **	۰/۶۸۳ **	۰/۶۱۴ **	۰/۳۴۵ **	۰/۱۰۹ ns	۰/۲۶۲ *	۰/۱۳۶ ns	۱	۰/۲۶۵ *
	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۷	۰/۴۰۸	۰/۰۴۳	۰/۲۹۹	۰/۰۰۰	۰/۰۴۱
Tch	۰/۲۲۷ ns	۰/۲۴۳ ns	۰/۶۹۷ **	۰/۲۸۳ *	۰/۸۰۵ **	۰/۹۹۲ **	۱	۰/۱۳۶ ns	۰/۸۱۶ *
	۰/۰۸۱	۰/۰۶۲	۰/۰۰۰	۰/۰۲۹	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۲۹۹	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰
TI	۰/۳۰۶ *	۰/۳۲۳ *	۰/۷۵۷ **	۰/۳۲۰ *	۰/۸۰۰ **	۱	۰/۹۹۲ **	۰/۲۶۲ *	۰/۸۲۸ **
	۰/۰۱۷	۰/۰۱۲	۰/۰۰۰	۰/۰۱۳	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۴۳	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰
P	۰/۲۳۲ ns	۰/۰۷۸ ns	۰/۳۳۴ **	۰/۴۳۹ **	۱	۰/۸۰۰ **	۰/۸۰۵ **	۰/۱۰۹ ns	۰/۵۵۷ **
	۰/۰۷۵	۰/۵۵۴	۰/۰۰۹	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۴۰۸	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰
Ci	۰/۸۴۴ **	۰/۰۱۷ ns	۰/۱۶۳ ns	۱	۰/۴۳۹ **	۰/۳۲۰ *	۰/۲۸۳ *	۰/۳۴۵ **	۰/۲۳۳ **
	۰/۰۰۰	۰/۸۹۸	۰/۲۱۲	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۳	۰/۰۲۹	۰/۰۰۷	۰/۰۰۹
E	۰/۴۷۲ **	۰/۸۱۶ **	۱	۰/۱۶۳ ns	۰/۳۳۴ **	۰/۷۵۷ **	۰/۶۹۷ **	۰/۶۱۴ **	۰/۷۳۸ **
	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰
Gs	۰/۴۴۲ **	۱	۰/۸۱۶ **	۰/۰۱۷ ns	۰/۰۷۸ ns	۰/۳۲۳ *	۰/۲۴۳ ns	۰/۶۸۳ **	۰/۵۰۱ **
	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۸۹۸	۰/۵۵۴	۰/۰۱۲	۰/۰۶۲	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰
A	۱	۰/۴۴۲ **	۰/۴۷۲ **	۰/۸۴۴ **	۰/۲۳۲ ns	۰/۳۰۶ *	۰/۲۲۷ ns	۰/۶۶۴ **	۰/۳۷۹ **
	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۷۵	۰/۰۱۷	۰/۰۸۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۳

†P: آماره ضریب همبستگی پیرسون، * وجود اختلاف معنی‌دار آماری در سطح ۰/۰۵، ** وجود اختلاف معنی‌دار آماری در سطح ۰/۰۰۱، ns: عدم وجود اختلاف معنی‌دار آماری.

* A: نرخ خالص فتوسنتز ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), E: نرخ تعرق ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Gs: هدایت روزنه‌های CO_2 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Ci: غلظت CO_2 بین سلولی (vpm), TI: درجه حرارت برگ ($^{\circ}\text{C}$), Tch: دمای اتاقک اندازه‌گیری ($^{\circ}\text{C}$), Qleaf: تابش دریافتی در سطح برگ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Cref: غلظت CO_2 اتمسفر (vpm), eref: غلظت H_2O اتمسفر (mBar), P: فشار بارومتری (mBar).

شد. شکل ۲ تغییرات نرخ خالص فتوسنتز برگ را در شدت‌های مختلف نور تابشی بر سطح برگ نشان می‌دهد.

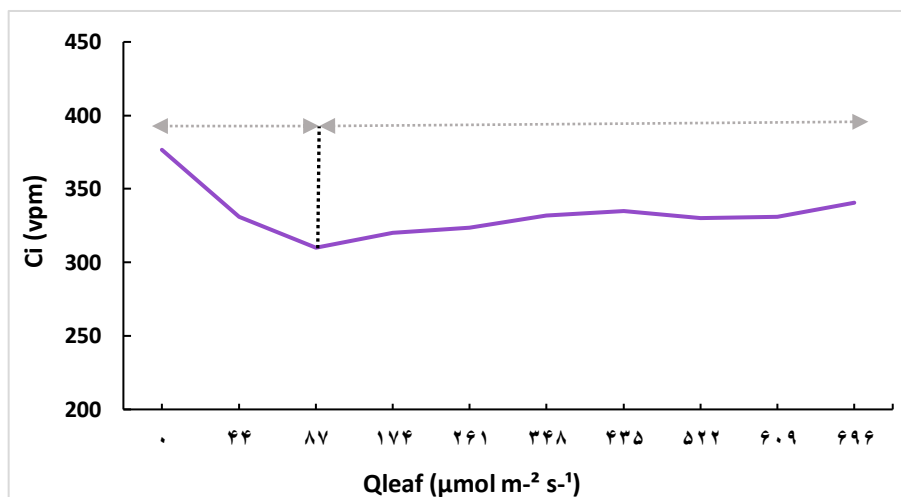
پس از آنالیز داده‌ها، منحنی‌های پاسخ نوری (Light response curves) برای گونه مورد مطالعه ترسیم



شکل ۲. تغییرات نرخ خالص فتوسنتز برگ در شدت‌های مختلف نور تابشی

برگ نشان می‌دهد.

شکل ۳ تغییرات غلظت CO_2 موجود در فضاهای بین سلولی برگ را در شدت‌های مختلف نور تابشی بر سطح



شکل ۳. تغییرات غلظت CO_2 بین سلولی در شدت‌های مختلف نور در سطح برگ

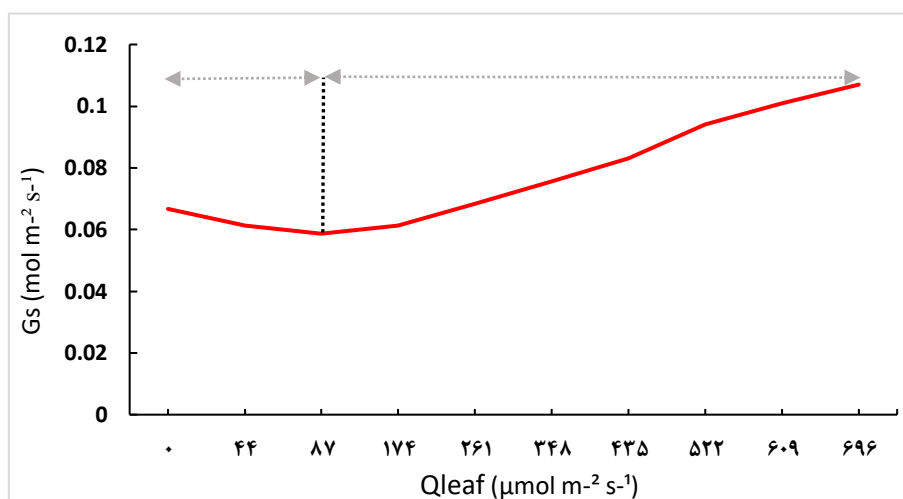
فتوسنتزی را با شیب تندی افزایش می‌دهد (شکل ۲). این بخش را تحت عنوان محدودیت نور می‌نامند. تا این شدت از نور، دی‌اکسید کربن موجود در فضای بین سلولی به دلیل افزایش فرآیند فتوسنتز، به شدت کاهش می‌یابد؛ چراکه CO_2 موجود در فضای بین سلول‌های اسفنجی

شکل ۴ تغییرات هدایت روزنه‌ای CO_2 برگ را در شدت‌های مختلف نور تابیده شده بر سطح برگ نشان می‌دهد.

چنانچه ملاحظه می‌گردد افزایش شدت نور از صفر تا ۸۷ میکرومول بر مترمربع در ساعت، شدت فرآیند

بنابراین از شدت تشعشع ۸۷ به بالاتر، شیب مثبت منحنی‌های تعرق گیاه (شکل ۵) به همراه غلظت CO_2 بین سلولی (شکل ۳) و همچنین هدایت روزنه‌ای (شکل ۴) مشاهده می‌گردد. با افزایش شدت نور تابیده شده بر سطح برگ، هدایت روزنه‌ای CO_2 برگ و نیز تبخیر و تعرق سطح برگ افزایش یافته به طوری که در شدت ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه مقدار دو خصوصیت فیزیولوژیکی مزبور به حداکثر می‌رسد؛ جایی که حداکثر نرخ فتوسنتز نیز مشاهده می‌گردد.

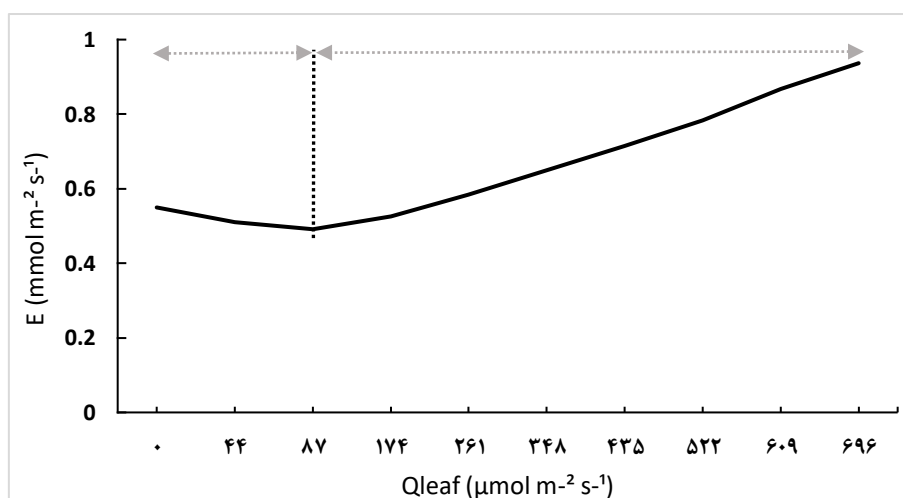
مزوفیل، وارد سلول‌ها و در نتیجه وارد پلاست‌های موجود در سلول‌ها می‌شود؛ بنابراین یک شیب کاهش غلظت CO_2 در فضای بین سلولی ایجاد می‌گردد (شکل ۳). به دنبال این شیب کاهشی، هدایت روزنه‌ای همگام با افزایش شدت نور از ۸۷ میکرومول بر مترمربع در ساعت به بالا، افزایش می‌یابد. در اثر این پدیده، مقدار بیشتری از CO_2 وارد فضای بین سلولی شده و از طرفی به دلیل افزایش شدت تشعشع اعمال شده، نیاز به خنک شدن و دفع بخار آب موجود در فضای بین سلولی، توسط گیاه احساس می‌گردد؛



شکل ۴. تغییرات هدایت روزنه‌ای CO_2 برگ در شدت‌های مختلف نور در سطح برگ

مختلف تابش نور بر سطح برگ را نشان می‌دهد.

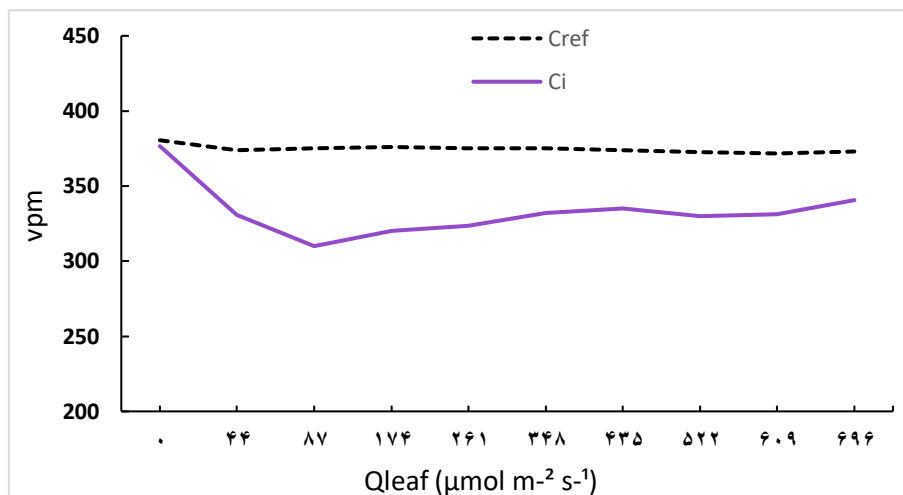
شکل ۵ تغییرات نرخ تعرق برگ در شدت‌های



شکل ۵. تغییرات تعرق در شدت‌های مختلف تابش نور بر سطح برگ

اطراف برگ در شدت‌های مختلف نور نشان می‌دهد.

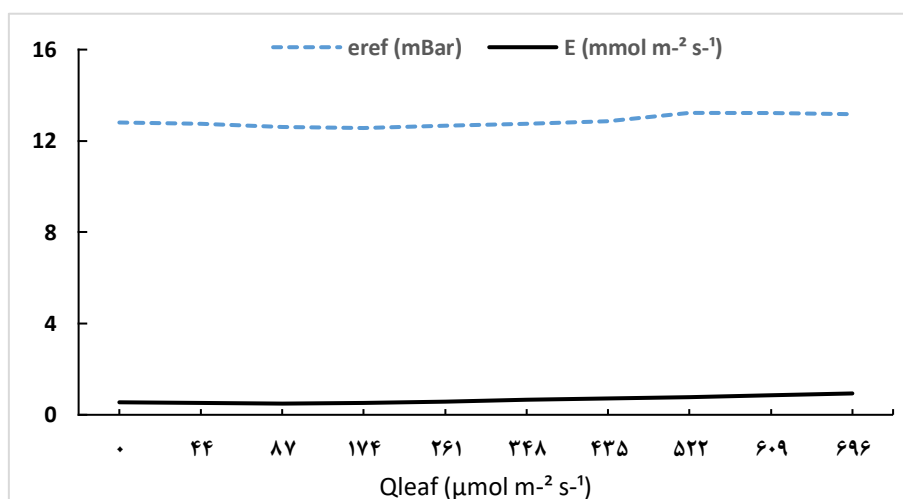
شکل ۶ تغییرات غلظت CO_2 موجود در فضاهای بین سلولی برگ را نسبت به سطح CO_2 موجود در فضای



شکل ۶. تغییرات غلظت CO_2 موجود در فضاهای بین سلولی برگ نسبت به سطح CO_2 موجود در فضای اطراف برگ در شدت‌های مختلف نور

تابش نور نشان می‌دهد.

شکل ۷ تغییرات نرخ تعرق نسبت به سطح H_2O موجود در فضای اطراف برگ را در شدت‌های مختلف



شکل ۷. تغییرات نرخ تعرق نسبت به سطح H_2O موجود در فضای اطراف برگ در شدت‌های مختلف تابش نور

تولید می‌کند، سالانه در سطح جنگل‌های اروپا، برای جنگل کاری بسیار مورد توجه قرار دارد. این گونه، در جنگل‌های نیوزلند، آمریکا و کانادا نیز کاشته شده است

۴. بحث و نتیجه‌گیری

گونهٔ زبان گنجشک اروپایی که یکی از گونه‌های اصلی جنگل‌های هیرکانی محسوب شده و چوب با ارزشی نیز

خطی و شیبی تند است)، مقدار فتوسنتز به نرخ انتقال الکترون محدود می‌شود که به نوبه خود به مقدار نور قابل دسترس محدود می‌گردد. با افزایش بیشتر نور، فتوسنتز محدود به CO_2 می‌شود تا جایی که منحنی به یک نقطه اشباع نوری می‌رسد که در آن نرخ فتوسنتز (A) به افزایش بیشتر سطح PPF پا سخی نمی‌دهد و به ظرفیت کربوکسیله شدن رابیسکو (carboxylation capacity of Rubisco) یا سوخت و ساز تریوز فسفات (triose phosphate metabolism) محدود می‌شود (Taiz & Zeiger, 2010; Taiz et al., 2015). برای گونه مورد مطالعه، با افزایش شدت نور از صفر تا ۸۷ میکرومول بر مترمربع در ساعت، شدت فتوسنتز با شیب تندی افزایش می‌یابد (در بخش محدودیت نور). تا این شدت نور، دی‌اکسید کربن موجود در فضای بین سلولی روبه کاهش است؛ چراکه CO_2 موجود، وارد سلول‌ها و در نتیجه پلاست‌های موجود در سلول‌ها می‌شود؛ بنابراین یک شیب کاهش غلظت CO_2 در فضای بین سلولی ایجاد می‌گردد. به دنبال این شیب کاهش، هدایت روزنه‌ای همگام با افزایش شدت نور از ۸۷ میکرومول بر مترمربع در ساعت به بالا، افزایش می‌یابد. در اثر این پدیده، مقدار بیشتری از CO_2 وارد فضای بین سلولی شده و از طرفی به دلیل افزایش شدت تشعشع اعمال شده، نیاز به خنک شدن و دفع بخار آب موجود در فضای بین سلولی، توسط گیاه احساس می‌گردد؛ بنابراین از شدت تشعشع ۸۷ به بالاتر، شیب مثبت منحنی‌های تعرق گیاه به همراه غلظت CO_2 بین سلولی و همچنین هدایت روزنه‌ای مشاهده می‌گردد. با افزایش شدت نور تابیده شده بر سطح برگ، هدایت روزنه‌ای CO_2 برگ و نیز تبخیر و تعرق سطح برگ افزایش یافته به طوری که در شدت ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه مقدار دو پارامتر مزبور به حداکثر می‌رسد؛ جایی که حداکثر نرخ فتوسنتز نیز مشاهده می‌گردد.

برگ‌های تاج درخت زبان گنجشک و نهال‌های مسن‌تر، از برگ‌های جوان نونهال‌ها، نهال‌های جوان و شاخه‌های

(Kerr & Cahalan, 2004)؛ این در حالی است که در ایران جهت احیای جنگل‌های مخروطی شمال کشور بیشتر از پلت، توسکا و بلوط استفاده می‌شود و کمتر توجهی به این گونه ارزشمند می‌شود.

تأثیر نور بر رشد درخت زبان گنجشک اروپایی پیچیده است و بستگی به فاکتورهای مختلفی از جمله سن درخت و دسرسی به آب دارد. نیاز نوری زبان گنجشک متفاوت بوده و وابستگی زیادی به مرحله رویشی آن است. به طوری که نهال‌ها و پایه‌های جوان مقاوم به سایه هستند اما با افزایش سن، به تدریج نورپسند می‌شوند (Dobrowolska et al., 2011). علاوه بر این زبان گنجشک اروپایی در رویشگاه‌های با شدت نور بیشتر نیز پراکنش دارد. به عنوان مثال در جنوب اروپا و در منطقه مدیترانه با جوامع دو گونه نورپسند از زبان گنجشک موجود در اروپا یعنی *F. ornus* L. و *F. angustifolia* Vahl همراه می‌گردد که این موضوع دامنه زیاد نیاز نوری زبان گنجشک اروپایی را نشان می‌دهد (Dobrowolska et al., 2011).

ارتباط میان جذب کربن و هدایت روزنه‌ای معمولاً برای تخمین نسبت بهره‌وری کربن به هدر رفت آب بکار می‌رود و به واسطه آن کارایی مصرف آب واقعی گیاهان ارزیابی می‌گردد.

با افزایش تشعشع فعال فتوسنتزی (PAR)، محافظ استروما، قلیایی‌تر می‌شود که به فعال شدن آنزیم رابیسکو و افزایش تولید NADPH و ATP، منجر می‌گردد (Taiz & Zeiger 2010)؛ بنابراین فتوسنتز و جذب CO_2 نیز افزایش خواهد داشت. در رابطه جذب CO_2 فتوسنتزی و نور، ابتدا یک افزایش خطی به چشم می‌خورد. سپس به نقطه جبران نوری در یک سطح خاصی از PPF می‌رسد که در آن جذب CO_2 و تنفس (جذب CO_2 = تغییر شکل CO_2) به تعادل می‌رسد. شیب بخش خطی نمودار، کارایی حداکثر نوری فتوسنتز را (معمولاً بین ۰/۰۶-۰/۰۴ مول گاز CO_2 بر مول فوتون) نشان می‌دهد (Taiz & Zeiger, 2010; Taiz et al., 2015). در این بخش از منحنی پاسخ (بخش ابتدایی نمودار که دارای رابطه

گیاهان سایه‌پسند، علاوه بر برخورداری از نقطه جبران نوری کمتر، حداکثر نرخ فتوسنتز پایین‌تری در مقایسه با گیاهان نورپسند دارند. به‌عنوان مثال در پژوهش انجام‌شده توسط Harvey (۱۹۷۹) در PPF حدود ۶۹۹ برای گونه سایه‌پسند *Asarum caudatum* (نوعی زنجبیل وحشی) حدود ۱۰ و برای گونه نورپسند *Atriplex triangularis* در حدود $24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ بوده است؛ این در حالی است که حداکثر شدت فتوسنتز ثبت شده برای گونه زبان‌گنجشک مورد مطالعه در شدت ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه بوده که در حدود ۴/۲۴ میکرومول بر مترمربع در ثانیه است (متوسط کل نمونه‌ها=۳/۵). بر اساس مطالعه Fukuzawa و همکاران (۲۰۱۲) در چنین شدتی از نور، نرخ فتوسنتز گونه *Jatropha curcas* حدود ۱۹ میکرومول بر مترمربع در ثانیه است. نتایج تحقیق Mengistu و همکاران (۲۰۱۱) *Boswellia papyrifera* گونه درختی درختی در شدت ۶۹۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه در دو دامنه ارتفاع از سطح دریای کم (۸۱۰ تا ۹۹۰ متر) و زیاد (۱۴۰۰ تا ۱۶۵۰ متر) به ترتیب حدود ۱۱ و ۱۹ میکرومول بر مترمربع در ثانیه را نشان می‌دهد.

حداکثر شدت فتوسنتز برای گونه زبان‌گنجشک مورد مطالعه در PPF ۶۹۹ به‌طور متوسط برابر با ۳/۵ میکرومول بر مترمربع در ثانیه بوده که معادل جذب خالص حدود ۶/۷ کیلوگرم CO_2 در هکتار در هر ساعت و یا جذب C (کربن) برابر با ۱۳۲۴ گرم بر مترمربع در هر سال ($\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) است. طی مطالعه انجام شده توسط Knohl و همکاران در پارک ملی هاینیش در سال ۲۰۰۳، متوسط جذب خالص کربن گونه‌های موجود در این اکوسیستم جنگلی برابر با ۴۸۰ تا $580 \text{ g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ بوده است که گونه مزبور حدود ۲/۵ برابر میزان میانگین کل گونه‌های موجود در این پارک در جذب کربن مشارکت دارد.

بر اساس داده‌های این تحقیق، شرایط محیطی مطلوب برای گونه مورد مطالعه عبارت بود از PPF حدود $700 \sim$

جوانه حاصل از جست حتی هنگامی که در نور کامل رشد کرده باشند قابل تمایز هستند. در شاخه‌های بالغ، تنها برگ‌های رویش یافته در نور، توسعه می‌یابند درحالی‌که در شاخه‌های جوان هم برگ‌های رشد کرده در نور (sun leaves) و هم رشد کرده در سایه (shade leaves) موجود می‌باشند. تفاوت آناتومی این دو نوع برگ در عدم حضور پارانشیم نرده‌ای مزوفیل برگ، در دسته دوم از برگ‌های نام‌برده است؛ درحالی‌که در دسته اول، دو ردیف از این پارانشیم‌ها، در برگ حضور دارند. توانایی زغال‌های جوان برای تولید برگ‌های مقاوم به سایه، آن‌ها را قادر می‌سازد تا در زیر تاج درختان سرور به مدت سالیان دراز زنده باقی بمانند (Kerr & Cahalan, 2004). داشتن چنین ویژگی‌ای در درختان زبان‌گنجشک اروپایی آن‌ها را تبدیل به گونه سایه‌پسندی کرده که می‌تواند خصوصیات درختان نورپسند را نیز از خود بروز دهد.

نقطه جبران نوری برای برگ 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 PPF معادل ۸ تا ۱۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه و برای گیاهان C_4 نیز در ۴ تا ۱۴ میکرومول بر مترمربع 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). قابل‌ذکر است که PPF نور کامل خورشید برای گیاهان نورپسند ۲۰۰۰ میکرومول بر مترمربع در ساعت است. برگ‌هایی که در بخش‌های فوقانی تاج گیاهان قرار دارند می‌توانند در روزهای ابری و یا هنگام غروب آفتاب به نقطه جبران نوری خود برسند. نقطه جبران نوری برای گونه زبان‌گنجشک مورد مطالعه $10/6$ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به دست آمد. نرخ تنفس تاریکی برای گونه مزبور نیز $0/29$ میکرومول بر مترمربع در ثانیه است.

مترمربع در هرسال است.

۵. تقدیر و تشکر

نویسندگان بر خود لازم می‌دانند که از مسئولین محترم دپارتمان گیاه شناسی جنگل و فیزیولوژی درختی دانشگاه گوتینگن که دستگاه LC Pro+ را جهت انجام این پروژه در اختیار نویسندگان قرار دادند، صمیمانه تشکر نمایند.

۲۰۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه، درجه حرارت مطلوب بین ۱۷ تا ۲۲ درجه سانتی‌گراد در فشار بارومتریک حدود ۹۸۳ میلی بار. همچنین بر اساس نرخ فتوسنتزی ثابت شد که گونه زبان گنجشک مزبور، گونه‌ای نیمه نورپسند بوده (نقطه جبران نوری = $10/6$ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) که می‌تواند نقش گونه‌ای سایه‌پسند (Shade plant) را (حداکثر شدت فتوسنتز = $3/5$) در جنگل‌های اروپای مرکزی ایفا نماید. گونه مزبور نقش مهمی در جذب کربن (Carbon uptake) در اکوسیستم جنگلی مزبور دارد به طوری که جذب کربن سالانه آن برابر با ۱۳۲۴ گرم بر

References

- Archontoulis, S.V., Struik, P.C., Danalatos, N.G., 2005. Leaf photosynthesis of kenaf (cv. Everglades 41) as affected by different light intensity and temperature regimes. In Proceedings of the 14th European biomass conference, Paris, pp. 17–21.
- Bacles, C.F., Burczyk, J., Lowe, A.J., Ennos, R.A., 2005. Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. *Evolution*, 59(5), 979–990.
- da Silva, J.B., Ferreira, P.A., Pires, L.C., Pereira, E.G., Carneiro, J.E., 2013. Influences of two CO₂ concentrations and water availability on bean crop. *Engenharia Agrícola*, 33(4), 730–738.
- Dobrowolska, D., Hein, S., Oosterbaan, A., Wagner, S., Clark, J., Skovsgaard, J.P., 2011. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. *Forestry*, 84(2), 133–148.
- Fraxigen, 2005. Ash Species in Europe: Biological Characteristics and Practical Guidelines for Sustainable Use. University of Oxford, Oxford 128 p.
- Fukuzawa, Y., Tominaga, J., Akashi, K., Yabuta, S., Ueno, M., Kawamitsu, Y., 2012. Photosynthetic gas exchange characteristics in *Jatropha curcas* L. *Plant Biotechnology*, 29(2), 155–162.
- Harvey, G.W., 1979. Photosynthetic performance of isolated leaf cells from sun and shade plants. *Carnegie Inst. Washington Yearbook*, 79, 161–164.
- Kerr, G., Cahalan, C., 2004. A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Forest Ecology and Management*, 188(1), 225–234.
- Knohl, A., Schulze, E.D., Kolle, O., Buchmann, N., 2003. Large carbon uptake by an unmanaged old deciduous forest in central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118, 151–167.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. 2nd Edition, Springer-Verlag New York, 605 pp.
- Mehraj, H., Chanda, T., Billah, A.M., Jahan, F., Uddin, A.J., 2014. Green Global Foundation. *International Journal of Sustainable Crop Production*, 9(3), 35–40.
- Mengistu, T., Sterck, F.J., Fetene, M., Tadesse, W., Bongers, F., 2011. Leaf gas exchange in the frankincense tree (*Boswellia papyrifera*) of African dry woodlands. *Tree physiology*, 31(7), 740–750.
- 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*, 3, 83–99.

- Nobel, P.S., 2009. Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Fourth Edition. Academic Press, 4th Edition, 540 pp.
- Rajmis, S., Barkmann, J., Marggraf, R., 2009. User community preferences for climate change mitigation and adaptation measures around Hainich National Park, Germany. *Climate Research*, 40(1), 61–73.
- Taiz L., Zeiger E., Møller I.M., Murphy, A., 2015. *Plant Physiology and Development*. 6th Edition, Sinauer Associates publisher, 761 pp.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2010. *Photosynthesis: The carbon reactions*. *Plant Physiology*, 5th edition. Sunderland: Sinauer Assoc, Inc., 782 pp.
- Wardle, P., 1961. *Fraxinus Excelsior* L. *Journal of Ecology*, 49(3), 739–751.