جنگل و فرآورده‌های چوب، مجله منابع طبیعی ایران
دوره ۶۷، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۳
ص۵۶۳-۵۷۱

تاریخ دریافت:۱۳۹۲/۰۵/۱۰
تاریخ پذیرش:۱۳۹۲/۱۰/۲۳

# آثار غرقابی طولانی‌مدت خاک بر تبادلات گازی برگ و رشد نهال‌های صنوبر دلتوئیدس و دارتالاب

❖ **احسان قنبری؛** کارشناس ارشد جنگلداری، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
❖ **مسعود طبری کوچکسرایی*؛** استادگروه جنگلداری، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران

## چکیده

در این پژوهش آثار غرقابی بر ویژگی‌های مورفولوژیکی و تبادلات گازی نهال‌های صنوبر دلتوئیدس کلن ۷۷/۵۱ و دارتالاب در یک دورهٔ ۴۵۰ روزه در منطقه‌ای با اقلیم خیلی مرطوب بررسی شد. نهال‌ها تحت شرایط غرقابی ۳ سانتی‌متر و ۱۵ سانتی‌متر بالای سطح خاک و تیمار شاهد (آبیاری بر اساس ظرفیت زراعی خاک) در یک آزمایش صحرایی بررسی شدند. در پایان دوره، زنده‌مانی و رویش ارتفاعی نهال‌های دارتالاب تحت تنش غرقابی تغییری نکرد (P<۰/۰۱)، اما در صنوبر در تیمار غرقابی عمقی کاهش یافت (P<۰/۰۱). تحت تأثیر غرقابی، رویش قطری در گونهٔ دارتالاب افزایش و در صنوبر کاهش یافت. سطح برگ، تجمع زی توده، و تبادلات گازی (فتوسنتز، هدایت روزنه، و تعرق) برگ در هر دو گونه در شرایط غرقابی کاهش یافت. به‌طور کلی، اگرچه در شرایط غرقابی در هر دو گونه در اغلبِ پارامترهای مورفو ـ فیزیولوژی میزانی افت مشاهده می‌شود، به‌علت رضایت‌بخش‌بودن برخی دیگر از پارامترها همانند زنده‌مانی، رویش ارتفاعی، و زی تودهٔ ساقه در دورهٔ ۴۵۰ روزه، می‌توان انتظار داشت که امکان رویش و ماندگاری هر دو گونه در شرایط غرقابی برای سال‌های آینده متصور باشد.

**واژگان کلیدی:** تعرق، زنده‌مانی، سطح برگ، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای.

* نویسندهٔ مسئول تلفن: ۰۹۱۱۲۲۴۶۲۵۰ فکس: ۰۱۱۴۴۵۵۳۴۹۹
Email: mtabari@modares.ac.ir

Archive of SID
www.SID.ir

**مقدمه**

تنش غرقابی از تنش‌های محیطی متداول برای بسیاری از اکوسیستم‌های طبیعی و مصنوعی در سراسر جهان است [۱]. طی این تنش، غلظت اکسیژن، دی‌اکسید کربن، و اتیلن فعال در سطح گیاه تغییر می‌کند [۲]. غرقابی فشار انتخابی[1] شدیدی بر گیاه وارد می‌کند که عمدتاً به‌سبب وجود آب اضافی در محیط اطراف گیاه است و می‌تواند آن را از برخی نیازهای اساسی مانند اکسیژن، دی‌اکسید کربن، و نور برای فتوسنتز محروم کند [۳]. همچنین باعث ظهور گروهی از گیاهان متمایز می‌شود که توانایی رشد، تکثیر، و رقابت بالایی در محیط‌های غرقابی دارند [۴].

درجهٔ مقاومت به غرقابی به‌طور محسوسی بین گونه‌های گیاهی متغیر است و به عوامل گوناگونی بستگی دارد که مهم‌ترین آن‌ها عمق و دورهٔ غرقابی است [۴]. این مسئله به‌وسیلهٔ پراکنش گونه‌ها در امتداد شیب‌های اکولوژیکی کنار کانال‌های رودخانه‌ای تأیید شده است، به‌طوری که گونه‌های مقاوم نزدیک به کانال و گونه‌های حساس دورتر از آن قرار گرفته‌اند [۵، ۶]. مرور منابع نشان می‌دهد که غرقابیِ دوره‌ای برای رشد درختان مفید است، در حالی که غرقابیِ طولانی‌مدت آثار زیان‌آوری دارد و فقط تعداد کمی از گونه‌های درختی می‌توانند برای مدت طولانی، تحت شرایط غرقابی دائمی زنده بمانند [۵]. بیشتر درختان می‌توانند دوره‌های کوتاه غرقابی را در فصل رشد تحمل کنند، اما اگر غرقابی طولانی‌تر باشد و حالت اشباع خاک حفظ شود، آسیب‌های وارده بیشتر می‌شود و ممکن است به مرگ گیاه منجر شود [۷]. غرقابیِ طولانی‌مدت از طریق حذف گونه‌های با مقاومت کمتر، موجب تغییر در ترکیب گونه‌های درختی به نفع گونه‌هایی با مقاومت به غرقابی بیشتر می‌شود [۸]. غرقابی بر بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیکی درختان اثرگذار است [۴، ۹]. از مهم‌ترین آن‌ها می‌توان به کاهش نرخ فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای، تعرق و هدایت هیدرولیکی، تجمع اتیلن، کاهش رشد، و تشکیل ریشه‌های نابه‌جا اشاره کرد [۱۰].

بهره‌برداری‌های غیر اصولی و عدم تجدید حیات طبیعی در مناطق گوناگون جنگل‌های شمال کشور این اکوسیستم‌ها را در معرض تهدید قرار می‌دهد؛ بدین‌ترتیب می‌توان با انجام عملیات جنگل‌کاری[2] به احیای این اکوسیستم‌ها کمک کرد. مهم‌ترین اهداف فعالیت‌های جنگل‌کاری، افزایش تولید کمّی و کیفی در واحد سطح، افزایش تنوع محصولات، افزایش تنوع زیستی در جنگل‌های فعلی، و احیای اراضی مخروبه در جنگل‌هاست. از گونه‌های مورد استفاده برای جنگل‌کاری در اراضی جلگه‌ای شمال کشور صنوبر دلتوئیدس (*Populus deltoides*) و دارتالاب (*Taxodium distichum*) هستند که برای احیای اراضی تخریب‌یافته و تولید چوب استفاده می‌شوند. بنابراین مطالعهٔ مقاومت این گونه‌ها به تنش غرقابی ضرورت دارد. اگرچه تحقیقات متعددی در رابطه با بررسی مقاومت به غرقابی صنوبر دلتوئیدس و دارتالاب در دنیا صورت گرفته است [۱۱-۱۵]، مطالعات انجام‌یافته در داخل کشور بر جنس صنوبر (گونهٔ *Populus caspica*) نیز در طی یک دورهٔ کوتاه ۴ ماهه صورت گرفته است [۱۶]؛ به‌طوری که در طی این مدت اغلبِ پارامترهای اندازه‌گیری‌شده، نهال‌های تحت تنش غرقابی (ارتفاع ۳ سانتی‌متر بالای سطح خاک) نسبت به شاهد کاهش نشان داده بودند.

در این تحقیق مقاومت گونه‌های صنوبر دلتوئیدس و دارتالاب به تنش غرقابی طولانی‌مدت و طی دو فصل رویشی به مدت ۴۵۰ روز بررسی شده است. آگاهی از اینکه غرقابی طولانی‌مدت چه تأثیری

1. Selection Pressure

2. Reforestation

Archive of SID
www.SID.ir

بر زنده‌مانی، رشد، و تبادلات گازی برگ این گونه‌ها دارد و آیا این دو گونه پتانسیل مقاومت به غرقابی دائمی با آب ساکن را در طول دو فصل رویش دارند، از اهداف این تحقیق است.

## روش پژوهش

برای اجرای این پژوهش، نهال‌های بازکاشتی صنوبر دلتوئیدس (میانگین قطر و ارتفاع، به‌ترتیب ۷/۲۶ و ۸۴/۰۴ سانتی‌متر) و دارتالاب (میانگین قطر و ارتفاع، به‌ترتیب ۶/۷ و ۵۵/۴ سانتی‌متر) در قالب طرح آزمایش کاملاً تصادفی در سه سطح تیمار و چهار تکرار آزمایش شدند. محل آزمایش، دانشکدهٔ منابع طبیعی دانشگاه تربیت مدرس واقع در شهرستان نور با میانگین دمای سالیانه ۱۳/۴ درجهٔ سانتی‌گراد، میانگین حداکثر دمای سالیانه ۲۰/۵ درجهٔ سانتی‌گراد، و میانگین بارندگی سالیانه ۱۲۸۶ میلی‌متر است. اقلیم این منطقه از نظر شاخص دومارتون در کلاسهٔ خیلی مرطوب قرار می‌گیرد (شاخص دومارتون شهرستان نور ۵۴/۹).

خاک مورد استفاده در گلدان‌ها (عرض ۲۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۲۳ سانتی‌متر) دارای بافت لومی ـ شنی و pH ۸/۴ بوده است. تیمار غرقابی در سه سطح شاهد (آبیاری بر حسب ظرفیت زراعی نهال)، غرقابی سطحی (غرقابی با عمق ۳ سانتی‌متر بالای سطح خاک)، و غرقابی عمقی (غرقابی با عمق ۱۵ سانتی‌متر بالای سطح خاک) برای دو گونهٔ صنوبر دلتوئیدس و دارتالاب در یک دورهٔ ۴۵۰ روزه اجرا شد (شکل ۱). برای اعمال غرقابی به عمق ۱۵ سانتی‌متر یک حوضچه با استفاده از بلوک ساخته شد و سطوح داخلی آن با کیسهٔ پلاستیکی پوشانیده و نهال‌های گلدانی در آن‌ها قرار داده شد. برای حفظ غرقابی سطحی و عمقی، هر روز تا رسیدن به سطح مورد نظر آب‌دهی صورت گرفت و برای تیمار شاهد نیز رطوبت در حد ظرفیت زراعی خاک حفظ شد. زمان شروع آزمایش در اواخر خردادماه بود و تا پایان شهریورماه سال بعد ادامه داشت.

**شکل ۱. نمایی از طرح آزمایش: A غرقابی عمقی، B غرقابی سطحی، و C سطح شاهد**

## اندازه‌گیری رویش و صفات مورفولوژی

در ابتدای دورهٔ غرقابی، پارامترهای مورفولوژی نهال، از جمله قطر (با استفاده از کالیپر دیجیتالی) و ارتفاع (در یک سانتی‌متر بالای سطح خاک) اندازه‌گیری شد. در پایان دوره نیز پارامترهای یادشده و زنده‌مانی نهال‌ها ارزیابی شد. برای اندازه‌گیری سطح برگ، در

www.SID.ir

گونهٔ صنوبر از هر واحد آزمایشی، چهار برگ کاملاً توسعه‌یافته از سطوح بالاییِ نهال انتخاب شد و همچنین برای سطح برگ گونهٔ دارتالاب از هر واحد آزمایشی، دو گرم برگ خشک وزن شد [۱۷] و سطح برگ با استفاده از دستگاه Leaf Area Meter محاسبه شد. در پایان، از هر واحد آزمایشی یک نمونه از خاک خارج شد و پس از شست‌وشوی خاک اطراف ریشه، به سه بخش ریشه، ساقه، و برگ تقسیم شدند و در دمای ۷۰ درجهٔ سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت [۱۸] خشک شدند و بیوماس ریشه، ساقه، برگ، و نیز بیوماس کل تعیین شد.

## اندازه‌گیری تبادلات گازی برگ

در پایان دوره در هر نهال، ۳-۵ برگ بالغ و سالم از بخش‌های بالایی شاخه‌های اطراف تاج‌پوشش انتخاب شد و اندازه‌گیری میزان تبادلات گازی برگ (نرخ فتوسنتز، هدایت روزنه، و تعرق) در هوای آزاد و تحت شرایط طبیعی دما، نور، و رطوبت نسبی هوا با دستگاه قابل حمل اندازه‌گیری تبادلات گازی شرکت ADC انگلیس مدل LCP+ انجام پذیرفت. محفظهٔ برگ در هر اندازه‌گیری در جهتی قرار گرفت که حداکثر دریافت مستقیم نور خورشید را در شرایط مزرعه داشته باشد. قرائت پارامترها در یک روز آفتابی و از ساعت ۱۱ تا ۱۳ انجام شد [۱۰].

## تجزیه و تحلیل آماری

برای تست نرمال‌بودن داده‌ها از آزمون کولموگروف ـ اسمیرنوف و همگنی واریانس از آزمون لون استفاده شد. برای تعیین سطح معنی‌داری داده‌ها از آزمون تجزیهٔ واریانس یک‌طرفه و برای مقایسهٔ میانگین‌ها از آزمون دانت استفاده شد.

## نتایج و بحث

نتایج آزمون تجزیهٔ واریانس یک‌طرفه ( One-way ANOVA) نشان می‌دهد که بین اکثر پارامترهای مورد اندازه‌گیری در این آزمایش تحت تأثیر غرقابی تفاوت معنی‌داری وجود دارد (جدول ۱).

**جدول ۱. تجزیهٔ واریانس یک‌طرفهٔ (One-way ANOVA) صفات مورفولوژیکی و تبادلات گازی در دو گونهٔ صنوبر دلتوئیدس و دارتالاب**

| صفات | صنوبر | | | دارتالاب | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | d.f. | F- value | P - value | d.f. | F- value | P - value |
| زنده‌مانی | ۳ | ۱ | ۰/۲۵۱$^{ns}$ | ۳ | ۱ | ۰/۳۸۱$^{ns}$ |
| رویش قطری | ۳ | ۱۴/۱۸ | ۰/۰۰۵$^{**}$ | ۳ | ۰/۳۷۵ | ۰/۷۰۲$^{ns}$ |
| رویش ارتفاعی | ۳ | ۱۷/۲۴ | ۰/۰۰۳$^{**}$ | ۳ | ۷/۰۷ | ۰/۰۲۲$^{*}$ |
| سطح برگ | ۳ | ۱۰/۸۲ | ۰/۰۱۰$^{*}$ | ۳ | ۶/۱۱ | ۰/۰۳۶$^{*}$ |
| زی تودهٔ برگ | ۳ | ۱۳/۶۳ | ۰/۰۰۶$^{**}$ | ۳ | ۷/۴۲ | ۰/۰۲۴$^{*}$ |
| زی تودهٔ ساقه | ۳ | ۱۸/۰۹ | ۰/۰۰۳$^{**}$ | ۳ | ۰/۶۸ | ۰/۵۳۸$^{ns}$ |
| زی تودهٔ ریشه | ۳ | ۵۲۵/۴۹ | ۰/۰۰۰$^{**}$ | ۳ | ۷/۷۹ | ۰/۰۲۱$^{*}$ |
| زی تودهٔ کل | ۳ | ۲۴۱/۲۲ | ۰/۰۰۰$^{**}$ | ۳ | ۵/۷۱ | ۰/۰۴۱$^{*}$ |
| نرخ فتوسنتز | ۳ | ۱۴/۷۹ | ۰/۰۰۵$^{**}$ | ۳ | ۲۳/۱۱ | ۰/۰۰۲$^{**}$ |
| هدایت روزنه‌ای | ۳ | ۹/۱۰ | ۰/۰۱۵$^{*}$ | ۳ | ۹/۵۷ | ۰/۰۱۴$^{*}$ |
| تعرق | ۳ | ۲۹/۱۴ | ۰/۰۰۱$^{**}$ | ۳ | ۸/۸۵ | ۰/۰۱۶$^{*}$ |

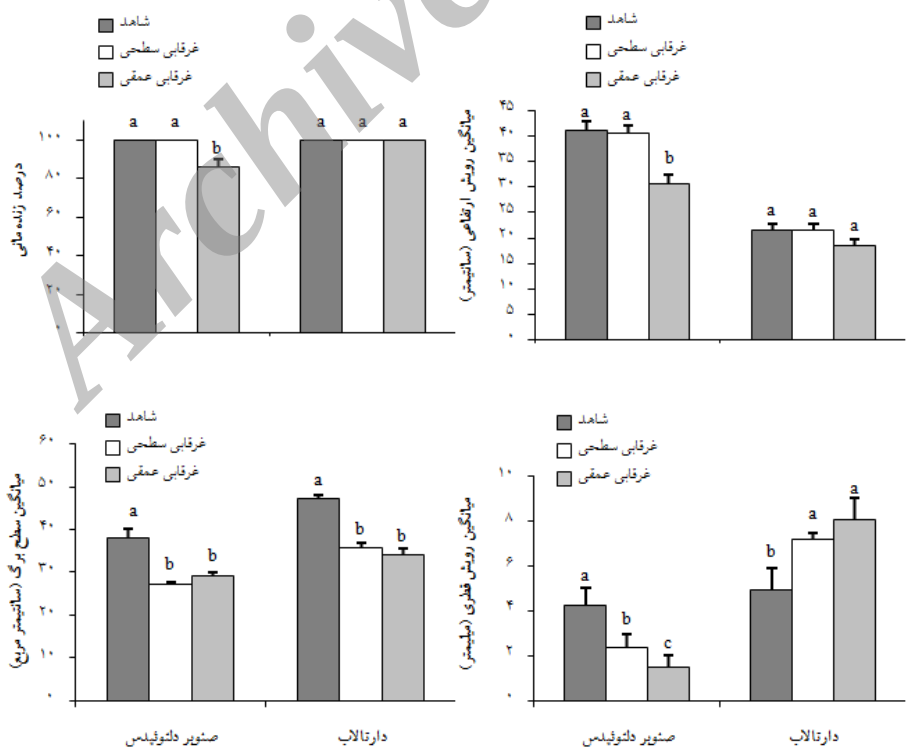
**: معنی‌داری در سطح ۰/۰۱؛ *: معنی‌داری در سطح ۰/۰۵؛ ns: عدم تفاوت معنی‌دار

Archive of SID

www.SID.ir

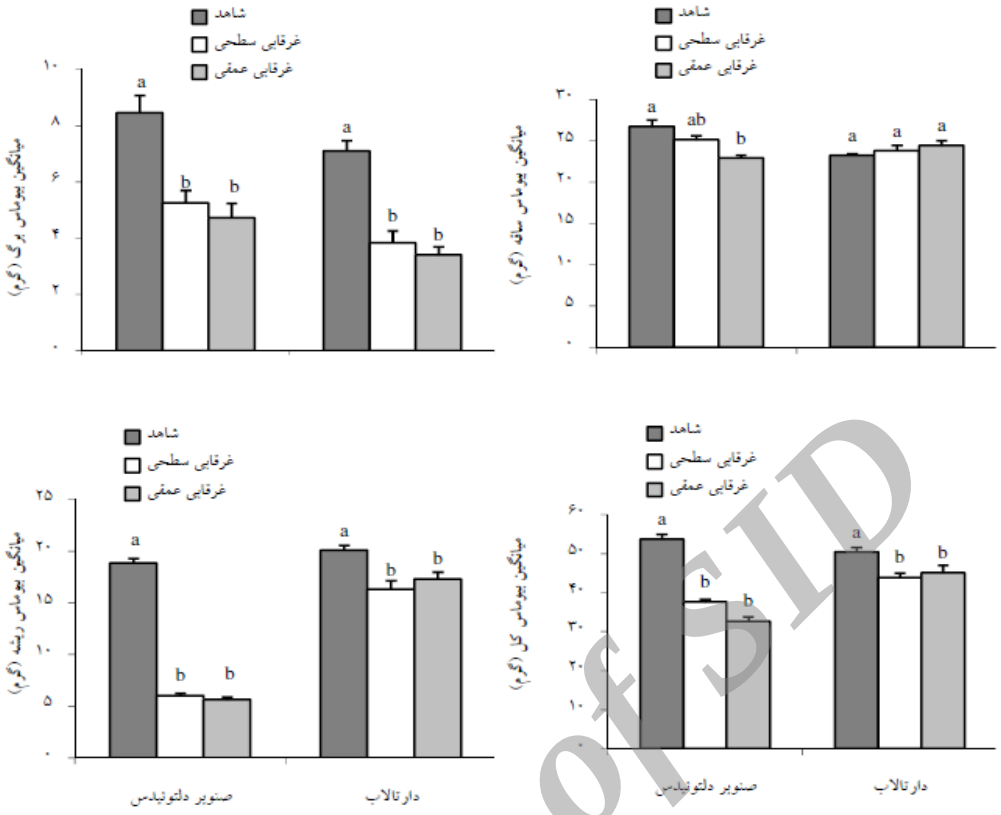
در پایان دورهٔ آزمایش، میزان زنده‌مانی نهال‌های صنوبر دلتوئیدس در سطح غرقابی عمقی به‌طور معنی‌داری از سطوح شاهد و غرقابی سطحی کمتر بود (P<۰/۰۱)؛ به‌طوری که این میزان در غرقابی عمقی ۸۶ درصد و در دو سطح دیگر ۱۰۰ درصد بود و درصد زنده‌مانی دارتالاب در تمام سطوح ۱۰۰ درصد بود (شکل ۲). با توجه به زنده‌مانی ۱۰۰ درصد دارتالاب در تمامی سطوح تیمار طی دورهٔ آزمایش می‌توان این گونه را مقاوم به غرقابی دانست. همچنین گونهٔ صنوبر دلتوئیدس نیز با زنده‌مانی بالای ۸۶ درصد مقاومت خوبی به غرقابی نشان داد. رویش ارتفاعی نهال‌های دارتالاب تحت تنش غرقابی تغییری نکرد، اما در صنوبر در سطح غرقابی عمقی کاهش یافت (شکل ۲).

رویش قطری در دو گونه به‌صورت کاملاً متفاوتی تغییر کرد؛ به‌طوری که در شرایط غرقابی در صنوبر کاهش و در دارتالاب افزایش یافته بود. افزایش رویش قطری اغلب در گونه‌های مقاوم به غرقابی مشاهده می‌شود؛ به‌طوری که این گیاهان در شرایط غرقابی با تولید بافت‌های آئرانشیم امکان انتقال اکسیژن از اندام‌های هوایی به ریشه‌ها را فراهم می‌کنند که به زنده‌مانی و رویش گیاه کمک می‌شود [۱۹-۲۱]. در واقع تشکیل بافت آئرانشیم از ویژگی‌های مهم گیاهان مقاوم به غرقابی برای سازگاری در شرایط بی‌هوازی است [۲]. در این تحقیق همانند یافته‌های سایر محققان [۱۱، ۱۳، ۲۲]، تنش غرقابی موجب کاهش در سطح برگ، میزان زی تودهٔ برگ، زی تودهٔ ریشه، و زی تودهٔ کل نهال‌های غرقابی در هر دو گونهٔ مورد مطالعه شد (شکل ۳). میزان زی تودهٔ ساقهٔ نهال گونهٔ صنوبر دلتوئیدس در سطح شاهد بیشترین، و در سطح غرقابی عمقی کمترین مقدار بود، اما در گونهٔ دارتالاب تفاوتی بین سطوح گوناگون تیمار وجود نداشت (P<۰/۰۱) (شکل ۳).




**شکل ۲. مقایسهٔ میانگین رویش ارتفاعی و قطری، سطح برگ، و درصد زنده‌مانی در سطوح گوناگون تیمار با استفاده از آزمون دانت در گونه‌های دارتالاب و صنوبر دلتوئیدس (حروف کوچک میزان معنی‌داری بین سطوح را نشان می‌دهد.)**

Archive of SID
www.SID.ir



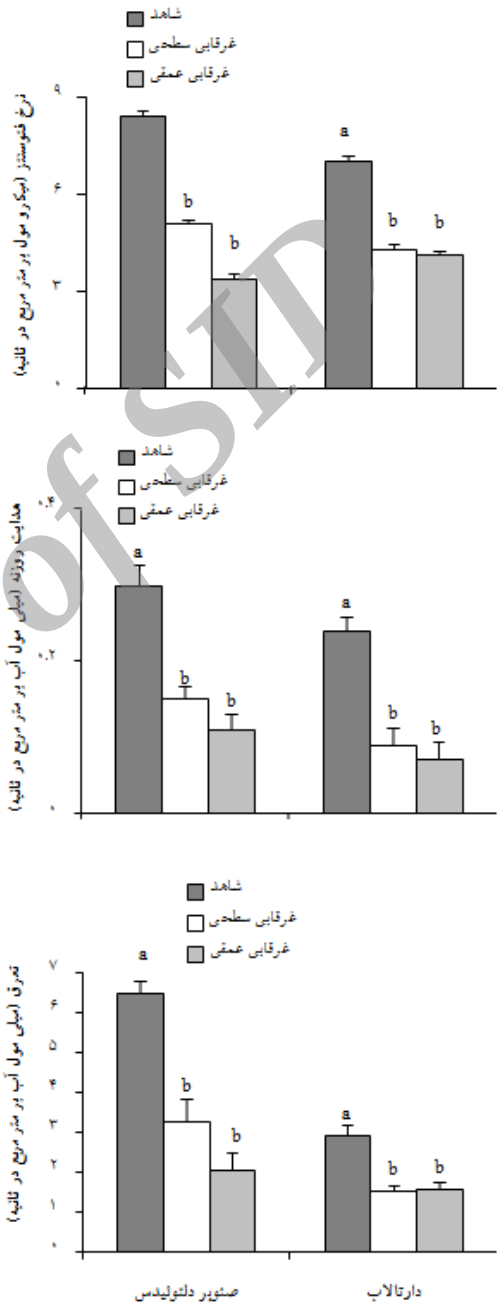

**شکل ۳. مقایسهٔ میانگین زی تودهٔ اندام‌های متفاوت نهال در سطوح گوناگون تیمار با استفاده از آزمون دانت در گونه‌های دارتالاب و صنوبر دلتوئیدس (حروف کوچک میزان معنی‌داری بین سطوح را نشان می‌دهد.)**

بسیاری از گونه‌ها تحت تأثیر غرقابی میزان تخصیص زی تودهٔ خود را بین اندام‌های گوناگون تغییر می‌دهند [۱۸، ۲۳]. در واقع تغییر اختصاصات زی توده بین اندام‌ها (از جمله برگ، ساقه، و ریشه) یک استراتژی برای مقابله با تنش‌های محیطی محسوب می‌شود [۱۸]. در این تحقیق، در هر دو گونه، میزان زی توده در اندام‌های گوناگون تحت تأثیر غرقابی کاهش یافت؛ اگرچه میزان زی تودهٔ ساقه چندان تحت تأثیر غرقابی قرار نگرفت. مطالعات پیشین نیز کاهش تجمع زی توده در گونهٔ دارتالاب و صنوبر دلتوئیدس را تحت تأثیر غرقابی نشان داده‌اند [۱۳، ۲۲]. در هر دو گونه، میزان فتوسنتز، هدایت روزنه، و تعرق در نهال‌های شاهد در مقایسه با نهال‌های غرقابی بیشتر بود و بین دو سطح غرقابی اختلاف معنی‌داری دیده نشد ($P<0/01$) (شکل ۴).

در منابع آمده است که به دنبال غرقاب‌شدن خاک، کاهش سریعی در نرخ فتوسنتز اتفاق می‌افتد [۴، ۵]، که این حالت به‌سبب کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش جذب دی‌اکسید کربن توسط برگ‌هاست [۷، ۲۴]. با این حال، در دوره‌های نسبتاً طولانی، کاهش فتوسنتز ممکن است به‌دلیل عواملی غیر از هدایت روزنه‌ای [۲۵] مانند تغییرات در کربوکسیل‌دارشدن آنزیم‌ها، تخریب رنگدانه [۴، ۲۳]، و کاهش میزان جذب کربن باشد [۲۶]. برخی محققان بسته‌شدن روزنه‌ها در گیاهان غرقابی را به کاهش‌یافتن هدایت هیدرولیکی [۲۷، ۲۸] یا کاهش پتانسیل آبی نسبت می‌دهند [۲۹]. علاوه بر این، این فرضیه نیز وجود دارد که بسته‌شدن روزنه‌ها موجب

Archive of SID
www.SID.ir

پایین‌آمدن میزان تعرق و در نتیجه جلوگیری از آب‌زدایی برگ [۳۰، ۳۱] و کاهش جذب کربن در بسیاری از گیاهان چوبی می‌شود [۲۴].




**شکل ۴. مقایسهٔ میانگین تبادلات گازی در سطوح گوناگون تیمار با استفاده از آزمون دانت در گونه‌های دارتالاب و صنوبر دلتوئیدس (حروف کوچک میزان معنی‌داری بین سطوح را نشان می‌دهد.)**

## نتیجه‌گیری

به‌طور کلی، نتایج این تحقیق نشان داد که غرقابی باعث تغییر در برخی خصوصیات مورفو ـ فیزیولوژیکی نهال‌های دو گونه شد و با تغییر در این صفات و ایجاد سازگاری‌های جدید امکان زیست آن‌ها در این شرایط رویشی فراهم شده بود. در واقع گونه‌های مورد مطالعه با کاهش اختصاصات رشد و زی توده، و کاهش نرخ تبادلات گازی میزان انرژی خود را حفظ کرده و پتانسیل زنده‌مانی را در شرایط کمبود اکسیژن ناشی از تنش غرقابی تحمل کردند؛ به‌طوری که در طول ۴۵۰ روز مقاومت و زنده‌مانی نسبتاً خوبی را در مقابل غرقابی به‌نمایش گذاشتند. به‌طور کلی، اگرچه در شرایط غرقابی، در هر دو گونه اغلبِ پارامترهای مورفو ـ فیزیولوژی دچار کاهش شدند، به‌سبب قابل قبول بودن برخی دیگر از پارامترها، نظیر زنده‌مانی، رویش ارتفاعی، و زی تودهٔ ساقه در طول دورهٔ مطالعه، می‌توان پیش‌بینی کرد که زیست و استقرار هر دو گونه در شرایط غرقابی برای آینده نیز ممکن باشد. از طرف دیگر، می‌توان انتظار داشت در مناطقی از طبیعت که سطح سفرهٔ آب بالا بوده و شرایط غرقابی حادث شده است، این دو گونه، به‌ویژه دارتالاب، توانایی رشد و زنده‌مانی در این شرایط را داشته باشند. همچنین در حاشیهٔ رودخانه‌ها و دشت‌های سیلابی که به‌طور اتفاقی یا فصلی غرقاب می‌شوند، امکان رویش مناسب صنوبر دلتوئیدس نیز متصور است. البته، با انجام مطالعات پیوسته در دوره‌های طولانی‌تر در طبیعت و رویشگاه‌های مشابه با شرایط محیطی این آزمایش، تصمیم‌گیری دقیق‌تر انتخاب این گونه‌ها برای کاشت و توسعهٔ نهال‌کاری میسر خواهد شد.

Archive of SID

www.SID.ir

# References

[1]. Bailey-Serres, J., and Voesenek, L.A.(2008).Flooding stress: acclimations and genetic diversity.Annual Reviewof Plant Biology, 59: 313-39.

[2]. Perata, P., Armstrong, W., and Voesenek, L.A.C.J. (2011). Plants and flooding stress.New Phytologist, 190: 269-273.

[3].Jackson, M. B., Ishizawa, K., and Ito, O. (2009). Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. Annals of Botany, 103: 137-142.

[4]. Kozlowski, T.T. (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology, 1: 1-29.

[5].Kozlowski, T.T. (2002). Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. Wetlands, 22: 550-561.

[6]Rosales, J., Petts, G., and Knab-Visto, C. (2001). Ecological gradients within the riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. Plant Ecology, 152: 101-118.

[7]. Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I., and Kienast, F. (2006). Flooding tolerance of central European tree and shrub species. Forest Ecology and Management, 235: 1-13.

[8].King, S.L. (1995). Effects of flooding regimes on two impounded bottomland hardwood stands. Wetlands, 15: 172-284.

[9].Pezeshki, S.R. (1994). Response of bald cypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5- bisphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. Photosynthetica, 28: 423-430.

[10]. Domingo, R., Pérez-Pastor, A., and Ruiz-Sánchez, M.C. (2002). Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. Journal of Plant Physiology, 159: 725-732.

[11].Shanklin, J., and Kozlowski, T.T. (1985). Effect of flooding of soil on growth and subsequent responses of *Taxodium distichum* seedlings to $SO_2$. Environmental Pollution, 38: 199-212.

[12]. Gladwin, D.N., and James Roelle, E. (1998). Survival of plains cottonwood (*Populusdeltoides* sub sp. *Monilifera*) and saltcedar (*Tamarix ramosissima*) seedlings in response to flooding. Wetlands, 18: 669-674.

[13].Cao, F.L., and Conner, W. (1999). Selection of flood-tolerant *Populusdeltoides* clones for reforestation projects in China. Forest Ecology and Management, 117: 211-220.

[14].Vanna, C.D., and Megonigal. J.P. (2006). Productivity responses of *Acerrubrum* and *Taxodium distichum* seedlings to elevated $CO_2$ and flooding. Environmental Pollution, 116: 531-536.

[15]. Gong, J.R., Zhang, X.S., Huang, Y.M., and Zhang. C. L. (2007). The effects of flooding on several hybrid poplar clones in Northern China. Agroforestry Systems, 69: 77-88.

[16]. Sadati, S.A., Tabari, M., Assareh, M.H., HeydariSharifabad, H., and Fayyaz, P. (2010). Response of *PopuluscaspicaBornm*. to flooding stress. Iranian Forest & Popular Researches, 19 (3): 339-354.

[17]. Yang, Y., Liu, Q., Han, C., Qiao, Y.Z., Yao, X.Q., and Yin, H.J. (2007). Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Piceaasperata* seedlings.Photosynthetica, 45: 613-619.

[18]. Yin, Ch., Pang, X., and Chen, K. (2009). The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species. Environmental and Experimental Botany, 67: 196-203.

[19]. Yamamoto, F. (1992). Effects of depth of flooding on growth and anatomy of stems and roots of *Taxodium distichum*. IAWA Bulletin, 13: 93-104.

Archive of SID

www.SID.ir

[20]. Li, S., Pezeshki, S.R., and Shields, F.D. (2006). Partial flooding enhances aeration in adventitious roots of black willow (*Salix nigra*) cuttings. Plant Physiology, 163: 619-628.

[21].Shiono, K.H., Takahashi, T.D., and Nakazono, M. (2008). Role of ethylene in acclimations to promote oxygen transport in roots of plants in waterlogged soils. Plant Science, 175: 52-58.

[22].Anderson, P.H., and Pezeshki, S.R. (1999). The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. Photosynthetica, 37: 543-552.

[23]. Pezeshki, S.R. (2001). Wetland plant responses to soil flooding. Environmental and Experimental Botany, 46: 299-312.

[24]. Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., and DeLaune, R.D. (1996). Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. Tree Physiology, 16: 453-458.

[25]. Herrera, A., Tezara, W., Marín, O., and Rengifo, E. (2008). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. Physiologia Plantarum, 134: 41-48.

[26].Mielke, M.S., and Schaffer, B. (2010). Photosynthetic and growth responses of Eugenia uniflora L. seedlings to soil flooding and light intensity. Environmental and Experimental Botany, 68: 113-121.

[27]. Andersen, P.C., Lombard, P.B., and Westwood, M.N. (1984). Effect of root anaerobiosis on the water relations of several Pyrus species. Physiologia Plantarum, 62: 245-252.

[28].Davies, F.S., and Flore, J.A. (1986). Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. Physiologia Plantarum, 67: 545-551.

[29]. Liao, C.T., and Lin, C.H. (1994). Effect of flooding stress on photosynthetic activities of Momordicacharantia. Plant Physiology and Biochemistry, 32: 1-5.

[30]. Irfan, M., Hayat, S., Hayat, Q., Afroz, S., and Ahmad, A. (2010). Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. Protoplasma, 241: 3-17.

[31].Parad, Gh.A.,Zarafshar, M., Striker, G.G., and Sattarian, A. (2013). Some physiological and morphological responses of *Pyrus boissieriana* to flooding. Trees, 27:1387–1393.

Archive of SID

www.SID.ir