

## 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<sup>۱\*</sup> و داود کرتولی نژاد<sup>۱</sup>

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 روزنه‌ای CO<sub>2</sub> 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 روزنه‌ای CO<sub>2</sub> (Gs)، غلظت CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 روزنه‌ای CO<sub>2</sub> 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

۷۰۰ نانومتر) و در فیزیولوژی گیاهی، تحت عنوان تشعشع فعال فتو سنتزی<sup>۱</sup> یا PAR نامیده می شود. تشعشع فعال فتوسنتزی ممکن است از نظر انرژی ( $W m^{-2}$ ) و یا کوانتوم ( $mol m^{-2} s^{-1}$ ) بیان شود. در واقع PAR، اندازه گیری نوعی از تابش است که معیار خوبی برای اندازه گیری نرخ فتوسنتز محسوب می شود (Lambers et al., 2008; Taiz et al., 2015; Nobel, 2009). در حقیقت، هنگامی که PAR بر اساس واحد کوانتومی خود بیان می شود، از اصطلاح Photosynthetic Photon Flux Density (PPFD) و یژه استفاده می شود. 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 بین المللی واحدها (SI) تراکم می تواند برای سطح و یا حجم مورد استفاده قرار گیرد (Lambers et al., 2008; Taiz et al., 2015).

به طور کلی، رشد و توسعه گیاهان حاصل چندین فرآیند فیزیولوژیکی است که به واسطه خصوصیات ژنتیکی و شرایط محیطی کنترل می شود و قابلیت دسترس به نور برای گیاهان یکی از مهم ترین عواملی است که رشد و توسعه گونه های موجود در جنگل را محدود می کند. نور قابل دسترس نیز به نوبه 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 شبه جزیره ایبری تا بخش های مرکزی روسیه و از مناطق مدیترانه ای جنوب اروپا تا شمالی ترین حد حضور آن در نروژ (عرض جغرافیایی  $40^{\circ} 63'$ ) پراکنش دارد (Wardle, 1961; Dobrowolska et al., 2011).

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  $CO_2$  اتمسفر زمین از  $280 ppm$   $CO_2$  و در زمان آغاز انقلاب صنعتی افزایش یافته و به سطح فعلی خود در حدود  $370 ppm$  رسیده است. سالانه نیز همچنان حدود  $1/8 ppm$  به مقدار این غلظت در جو افزوده می شود. با توجه به این افزایش سطح  $CO_2$  انتظار می رود 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 مهم ترین فرآیند در عالم گیاهان و در نتیجه بقای تمام اشکال حیات بر روی کره زمین را تغییر می دهد. درجه حرارت به علت نقش فراگیری که در تنظیم نرخ واکنش های بیوشیمیایی، ریختزایی گیاهان و تبادل انرژی و گاز  $CO_2$  میان گیاه و جو دارد، بر میزان فتوسنتز تأثیر می گذارد (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 می دهد. مثلاً برای گونه *Hibiscus cannabinus* ثابت شده است که این اتفاق زمانی می افتد 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 دی اکسید کربن را تعیین می کند. در شدت نور بالا (photoinhibition) یا پایین، میزان انتشار  $CO_2$  از هوا به روزنه، عامل اصلی جذب  $CO_2$  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

<sup>۱</sup> 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 CO<sub>2</sub> 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 ۵۱° ۵' ۳۳" شمالی و طول ۱۰° ۲۴' ۶" 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 CO<sub>2</sub> (Gs)، غلظت CO<sub>2</sub> بین سلولی (Ci)، درجه حرارت برگ (TI)، دمای اتاقک اندازه‌گیری (Tch)، تابش دریافتی در سطح برگ (Qleaf)، غلظت CO<sub>2</sub> اتمسفر (Cref)، غلظت H<sub>2</sub>O 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 (± انحراف معیار) پارامترهای فیزیولوژیکی\* اندازه گیری 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±۰/۰۲	۱/۷۰±۰/۶۲
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	۰/۸۳±۰/۰۲	۲/۷۷±۱/۲۶
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	۳/۲۷±۱/۶۴
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	۲/۶۷±۱/۴۷
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	۲/۲۰±۱/۸۰
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	۲/۷۸±۱/۱۹
میانگین	۱۲/۸۶±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	۲/۷۰±۱/۱۳
حد اقل	۱۰/۹۶	۳۶۴/۲	۱۶/۴۴	۱۶/۷۴	۲۰/۰/۴	۹۸۱/۰	۲۳۷/۶	۰/۳۱	۰/۰۳	۰/۰۷
حد اکثر	۱۴/۸۰	۳۸۹/۶	۲۱/۷۰	۲۲/۴۰	۲۰/۰/۷	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  $\text{CO}_2$  ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), Ci: غلظت  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  اتمسفر (vpm), eref: غلظت  $\text{H}_2\text{O}$  اتمسفر (mBar), P: فشار بارومتری (mBar).

جدول ۲. همبستگی پیرسون میان پارامترهای فیزیولوژیکی<sup>†</sup> اندازه‌گیری شده در درختان زبان گنجشک

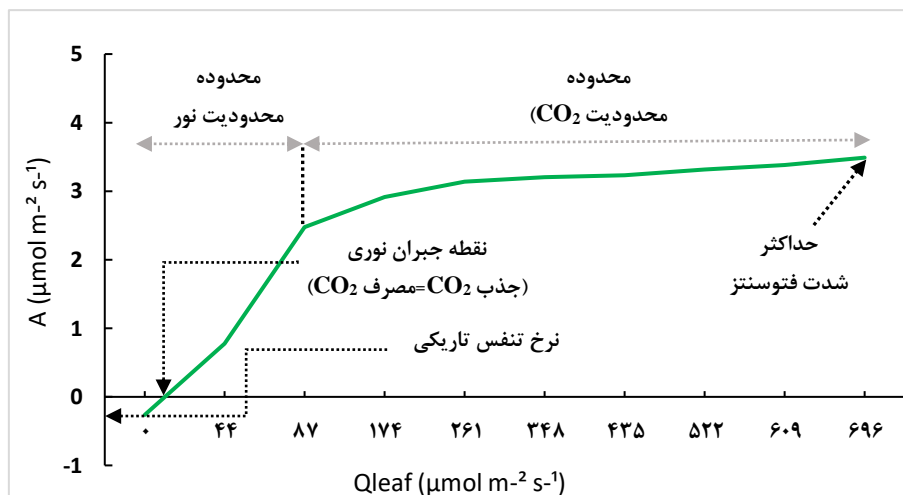
پارامترهای فیزیولوژیک	A	Gs	E	Ci	p	TI	Tch	Qleaf	Cref
eref	۰/۲۶۰ *	۰/۵۷۸ **	۰/۵۴۱ **	۰/۱۱۵ ns	۰/۴۶۴ **	۰/۵۸۶ **	۰/۵۶۸ **	۰/۲۷۳ *	۰/۷۱۳ **
Cref	۰/۰۴۵	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۳۸۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۳۵	۰/۰۰۰
Qleaf	۰/۶۶۴ **	۰/۶۸۳ **	۰/۶۱۴ **	۰/۳۴۵ **	۰/۱۰۹ ns	۰/۲۶۲ *	۰/۱۳۶ ns	۱	۰/۲۶۵ *
Tch	۰/۲۲۷ ns	۰/۲۴۳ ns	۰/۶۹۷ **	۰/۲۸۳ *	۰/۸۰۵ **	۰/۹۹۲ **	۱	۰/۲۹۹	۰/۸۱۶ *
TI	۰/۳۰۶ *	۰/۳۲۳ *	۰/۷۵۷ **	۰/۳۲۰ *	۰/۸۰۰ **	۱	۰/۹۹۲ **	۰/۲۶۲ *	۰/۸۲۸ **
P	۰/۲۳۲ ns	۰/۰۷۸ ns	۰/۳۳۴ **	۰/۴۳۹ **	۱	۰/۸۰۰ **	۰/۹۹۲ **	۰/۲۶۲ *	۰/۵۵۷ **
Ci	۰/۸۴۴ **	۰/۰۱۷ ns	۰/۱۶۳ ns	۱	۰/۴۳۹ **	۰/۰۱۳	۰/۲۸۳ *	۰/۲۶۲ *	۰/۳۳۳ **
E	۰/۴۷۲ **	۰/۸۱۶ **	۱	۰/۲۱۲	۰/۳۳۴ **	۰/۰۰۹	۰/۶۹۷ **	۰/۶۱۴ **	۰/۷۳۸ **
Gs	۰/۴۴۲ **	۱	۰/۸۱۶ **	۰/۰۱۷ ns	۰/۰۷۸ ns	۰/۵۵۴	۰/۲۴۳ ns	۰/۶۸۳ **	۰/۵۰۱ **
A	۱	۰/۴۴۲ **	۰/۴۷۲ **	۰/۸۴۴ **	۰/۲۳۲ ns	۰/۳۰۶ *	۰/۲۲۷ ns	۰/۶۶۴ **	۰/۳۷۹ **

† P: ضریب همبستگی پیرسون، \* وجود اختلاف معنی‌دار آماری در سطح ۰/۰۵، \*\* وجود اختلاف معنی‌دار آماری در سطح ۰/۰۱، ns: عدم وجود اختلاف معنی‌دار آماری.

\* A: نرخ خالص فتو سنتز ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), E: نرخ تعرق ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), Gs: هدایت روزنه‌های  $\text{CO}_2$  ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), Ci: غلظت  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  اتمسفر (vpm), eref: غلظت  $\text{H}_2\text{O}$  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.

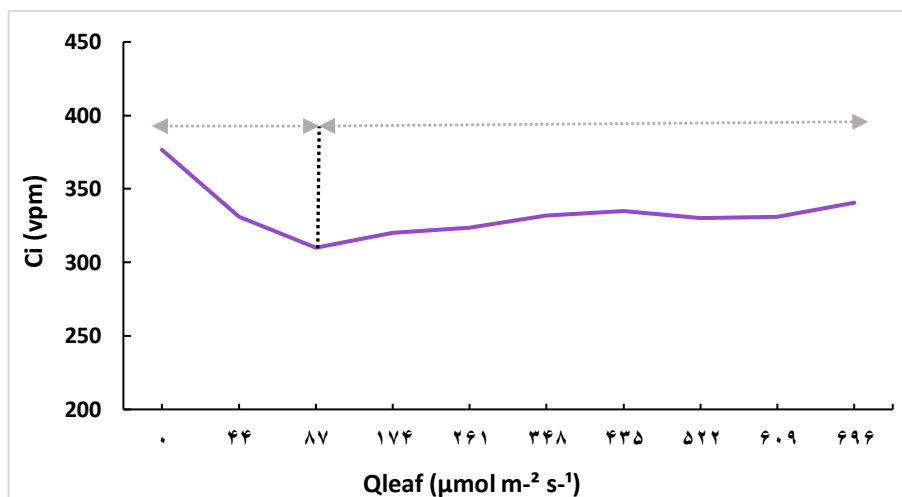
پس از آنالیز داده‌ها، منحنی‌های پاسخ نوری (Light response curves) برای گونه مورد مطالعه ترسیم



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

برگ نشان می‌دهد.

شکل ۳ تغییرات غلظت  $\text{CO}_2$  موجود در فضاهای بین سلولی برگ را در شدت‌های مختلف نور تابشی بر سطح



شکل ۳. تغییرات غلظت  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  موجود در فضای بین سلول‌های اسفنجی

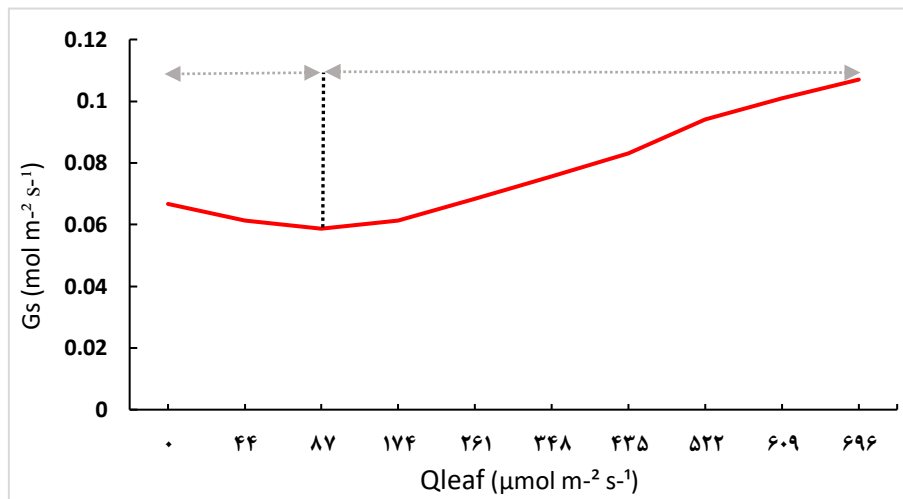
شکل ۴ تغییرات هدایت روزنه‌ای  $\text{CO}_2$  برگ را در شدت‌های مختلف نور تابیده شده بر سطح برگ نشان می‌دهد.

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<sub>2</sub> بین سلولی (شکل ۳) و همچنین هدایت روزنه‌ای (شکل ۴) مشاهده می‌گردد. با افزایش شدت نور تابیده شده بر سطح برگ، هدایت روزنه‌ای CO<sub>2</sub> 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.

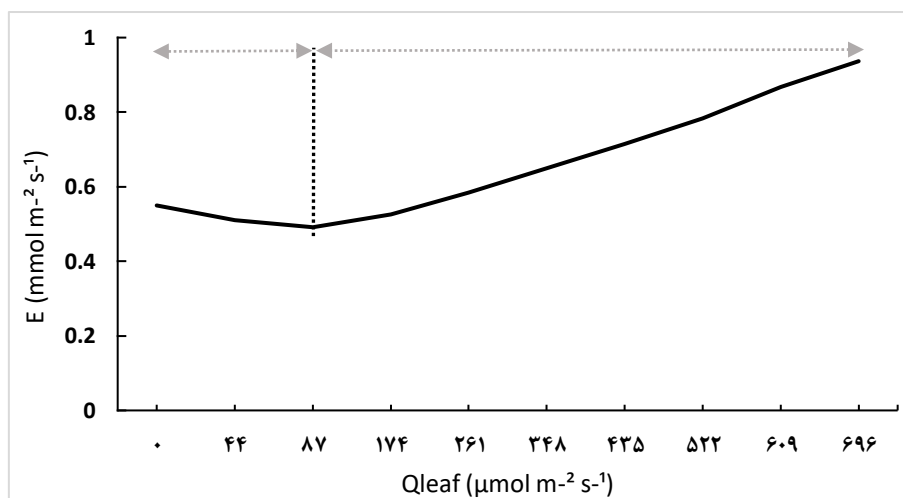
مزوفیل، وارد سلول‌ها و در نتیجه وارد پلاست‌های موجود در سلول‌ها می‌شود؛ بنابراین یک شیب کاهش غلظت CO<sub>2</sub> در فضای بین سلولی ایجاد می‌گردد (شکل ۳). به دنبال این شیب کاهشی، هدایت روزنه‌ای همگام با افزایش شدت نور از ۸۷ میکرومول بر مترمربع در ساعت به بالا، افزایش می‌یابد. در اثر این پدیده، مقدار بیشتری از CO<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> برگ در شدت‌های مختلف نور در سطح برگ

مختلف تابش نور بر سطح برگ را نشان می‌دهد.

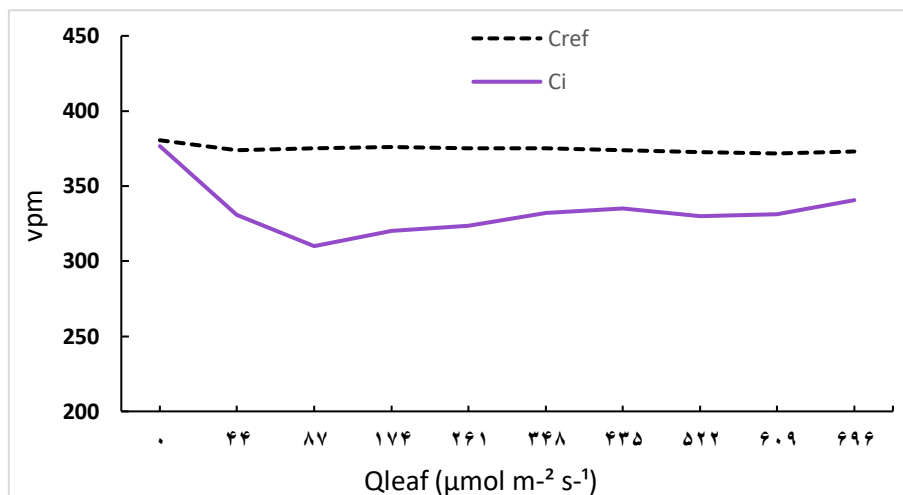
شکل ۵ تغییرات نرخ تعرق برگ در شدت‌های



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

اطراف برگ در شدت‌های مختلف نور نشان می‌دهد.

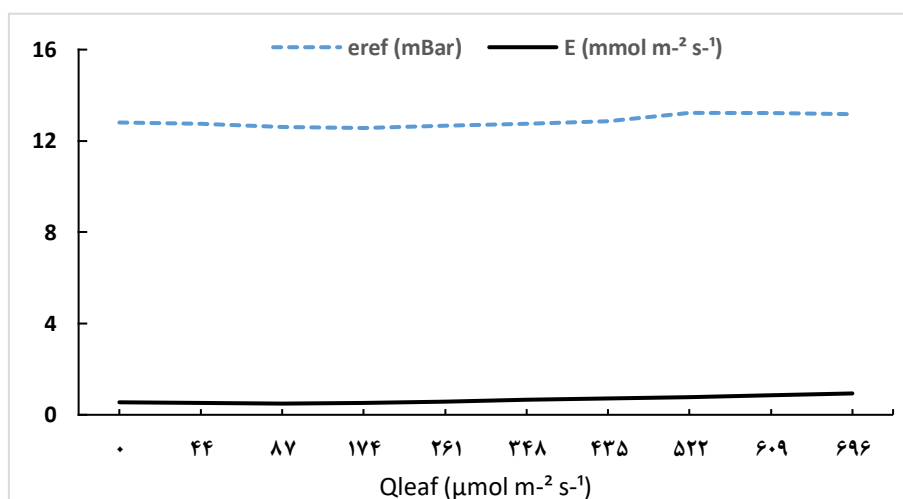
شکل ۶ تغییرات غلظت  $CO_2$  موجود در فضاها بین سلولی برگ را نسبت به سطح  $CO_2$  موجود در فضای



شکل ۶. تغییرات غلظت  $CO_2$  موجود در فضاها 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

گونه‌ی 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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  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 ۱۰/۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه به دست آمد. نرخ تنفس تاریکی برای گونه مزبور نیز ۰/۲۹ 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  $1324$  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 CO<sub>2</sub> 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*. 2<sup>nd</sup> 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, 4<sup>th</sup> 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*. 6<sup>th</sup> Edition, Sinauer Associates publisher, 761 pp.

Taiz, L., Zeiger, E., 2010. *Photosynthesis: The carbon reactions*. *Plant Physiology*, 5<sup>th</sup> edition. Sunderland: Sinauer Assoc, Inc., 782 pp.

Wardle, P., 1961. *Fraxinus Excelsior* L. *Journal of Ecology*, 49(3), 739–751.