



رابطه تبعیض ایزوتوپ‌های پایدار کربن با کارایی مصرف آب در درختان جنگلی

فروغ بهمنی^۱، مریم محمودی^۲، نسرین سیدی^۳، هادی بیگی^۴

۱ و ۲- دانش آموخته کارشناسی ارشد جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه ارومیه

۳- استادیار گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه ارومیه

۴- دانشجوی کارشناسی ارشد جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه ارومیه

Foroogh_bahmani@yahoo.com

خلاصه

بهبود کارایی مصرف آب زمانی به یک هدف به‌نژادی تبدیل گردید که معلوم شد این صفت با نسبت ایزوتوپ‌های پایدار کربن رابطه دارد و امروزه به طور گسترده‌ای برای ارزیابی کارایی مصرف آب در مقیاس‌های مختلف از برگ‌ها گرفته تا کل اکوسیستم‌ها استفاده می‌شود. هدف از این مطالعه نیز نحوه استفاده از تبعیض ایزوتوپ‌های کربن جهت بررسی کارایی مصرف آب و پاسخ گیاهان در تنش‌های مختلف است.

کلمات کلیدی: تبعیض ایزوتوپ کربن، کارایی مصرف آب، تنش

۱. مقدمه

کارایی مصرف آب (WUE) یکی از صفاتی است که بهبود آن به ویژه در محیط‌های کم آب، به عنوان یک صفت مطلوب محسوب می‌شود و هنگامی که منابع آب محدود است، بهبود کارایی مصرف آب می‌تواند به حفظ و یا حتی افزایش عملکرد کمک نماید. تنوع ژنتیکی در کارایی مصرف آب در گیاهان مختلف گزارش شده است، اما به علت مشکل بودن اندازه‌گیری مستقیم کارایی مصرف آب، تنوع موجود در این صفت تا مدت‌ها مورد بررسی قرار نگرفت؛ تا اینکه فارکوهار و ریچاردز (۱۹۸۴) دریافتند که کارایی مصرف آب با تبعیض ایزوتوپ‌های کربن ($\Delta^{13}C$) در گیاهان سه کربنه (C_3) رابطه منفی دارد. بالا بودن وراثت پذیری و پایین بودن اثر متقابل ژنوتیپ و محیط برای تبعیض ایزوتوپ‌های کربن (Wright, 1996; Ismail & Hall, 1993) نشان می‌دهد که می‌توان از این صفت به عنوان یک معیار گزینش برای افزایش کارایی مصرف آب در گونه‌های C_3 استفاده کرد (رجبی و همکاران، ۱۳۸۶). تبعیض ایزوتوپ کربن برگ نسبت غلظت CO_2 ورودی به خروجی (C_i/C_a) را در برگ منعکس می‌کند و بوسیله‌ی اندازه‌گیری‌های دراز مدت اثرات عوامل تأثیرگذار بر نفوذ CO_2 داخلی (رسانای برگ) و مصرف CO_2 (میزان فتوسنتز) مشخص می‌شود (Farquhar et al., 1989; Ehleringer et al., 1993). به عبارت دیگر مقدار تبعیض ایزوتوپ کربن معیاری از تبادل روزنه‌ای گیاه در طول حیاتش می‌باشد. راندمان مصرف آب نیز تابعی از میزان هدایت روزنه‌هاست که با دلتا ($\Delta^{13}C$) نسبت عکس دارد و معادل نسبت جذب دی اکسید کربن به آب مصرف شده برای تعرق می‌باشد. مقدار دلتا با هدایت روزنه‌ای در کل مدت زندگی گیاه رابطه مستقیم و با جذب دی اکسید کربن و راندمان مصرف آب در طول مدت حیات گیاه رابطه غیرمستقیم دارد (موحدی، ۱۳۸۸) و تحت شرایط محیطی کنترل شده یک رابطه خطی بین دلتا و راندمان مصرف آب وجود دارد. یعنی برای تثبیت کربن باید مقداری آب از



نخستین همایش ملی کاربرد ایزوتوپ‌های پایدار
۱۸ و ۱۹ اردیبهشت ۱۳۹۲، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد



دست رود که این مقدار در گونه‌ها و ژنوتیپ‌های مختلف، متفاوت است (Farquhar *et al.*, 1989b). دلنا به طور گسترده‌ای برای ارزیابی کارایی مصرف آب در مقیاس‌های مختلف از برگ‌ها گرفته تا کل اکوسیستم‌ها و حتی در مناطق پژوهشی مختلف استفاده می‌شود (Bonal *et al.*, 2000; Evans, 2001; Ponton *et al.*, 2006). همچنین از سایر عواملی که بر روی تفاوت‌های درون گونه‌ای و بین گونه‌ای در مقدار دلتای برگ مؤثرند، می‌توان به تنوع مربوط به پارامترهای تبادل گازی؛ شامل میزان هدایت برگ، هدایت آبی و ظرفیت فتوسنتز اشاره کرد (Woodward, 1986; Korner *et al.*, 1988; Farquhar *et al.*, 1989; Ehleriger *et al.*, 1993). هوا نیز اثرات معنی‌داری بر روی دلتای برگ دارند (Winter *et al.*, 1982; Madhavan *et al.*, 1991; Ehleringer *et al.*, 1993). تاکنون تحقیقات اندکی در زمینه کارایی مصرف آب و تبعیض ایزوتوپ کربن در مورد گونه‌های درختی جنگلی شده است (Zhang *et al.*, 1993). با این وجود تعدادی از محققان درباره رابطه میان دلنا و کارایی مصرف آب و اثرات برخی از عوامل در میان درختان جنگلی به تحقیق و تفحص پرداخته‌اند، که می‌توان به تحقیقات انجام گرفته بر روی گونه‌های دوگلاس فیر و لاریکس غربی توسط Zhang و همکاران در سال ۱۹۹۴ و Zhang & Marshall در سال ۱۹۹۴ اشاره کرد. همچنین Maguas و Werner در سال ۲۰۱۰ پتانسیل دلنا را در انعکاس اختلاف‌ها در میزان حساسیت به خشکی، فنولوژی، ساختار برگ و ویژگی‌های عملکردی در جوامع ماکی مورد ارزیابی قرار دادند. هدف از این مطالعه نیز نحوه استفاده از تبعیض ایزوتوپ‌های کربن جهت بررسی کارایی مصرف آب و پاسخ گیاهان در برابر تنش‌های مختلف است.

۲. روش اندازه‌گیری تبعیض ایزوتوپ کربن

دو روش برای اندازه‌گیری فاکتور تبعیض کربن (ΔC) وجود دارد:

در روش اول، نسبت $^{13}C/^{12}C$ در هوا (Ra) به همان نسبت در کربن آلی گیاه (Rp) تقسیم می‌شود و یک واحد از آن کسر می‌شود، یعنی $(\Delta = Ra/Rp - 1)$.

در روش دوم، میزان غنی‌شدگی کربن ^{13}C موجود در گیاه نسبت به میزان آن در استاندارد PDB که آن را با δ نشان می‌دهند، اندازه‌گیری می‌شود و سپس با استفاده از فرمول زیر Δ محاسبه می‌شود:

$$\Delta = \frac{\delta PDB_{air} - \delta PDB_{plant}}{1 + \delta PDB_{plant}} \quad (1)$$

کسر $^{13}C/^{12}C$ در هوا (Ra) و در گیاه (Rp) از رابطه ۲ محاسبه می‌گردد:

$$R = \frac{atom \%^{13}C \text{ from mass spectrometer}}{100 - atom \%^{13}C} = \frac{^{13}C}{^{12}C} \quad (2)$$

درصد اتمی ^{13}C در هوا (شرایط عادی) $1/108$ در نظر گرفته می‌شود. بنابراین در رابطه بالا $R = 0.01120414$ است. مقدار δPDB نیز از رابطه ۳ برآورد می‌گردد (اهلرینگر، ۱۹۹۱):

$$\delta PDB = \left((R \times 1000) - 11.2372 \right) \times \frac{1}{11.2372} \quad (3)$$

در اینجا $^{13}C/^{12}C$ ایزوتوپ $PDB = 11/2372$ و برای هوا $\delta PDB = -2/94$ هست (موحدی، ۱۳۸۸).

۳. تبعیض ایزوتوپ کربن به عنوان شاخصی جهت بررسی‌های فیزیولوژی

آب قابل دسترس اغلب باعث محدودیت رشد در مناطق معتدله جهان می‌شود (Goor & Barney, 1976) و همانطور که قبلاً هم ذکر شد، انتخاب درختان مناسب برای افزایش راندمان مصرف آب، باعث افزایش بهره‌وری می‌شود (Zhang *et al.*, 1994). لاریکس غربی نیز یک سوزنی برگ خزان‌کننده و بومی شمال غربی آمریکاست که اساساً راندمان مصرف آب این گونه نسبت به سایر گونه‌های همیشه سبز بومی پایین‌تر است (Gower &



(Richards, 1990). در مطالعات اخیر بر روی گونه های Douglas-fir (*Pseudotsuga menziensis* (Mirb.) Franco) و لاریکس غربی (*Larix occidentalis* Nutt.)، تفاوت های عمده ای در راندمان مصرف آب، در میان یک نمونه ی وسیع از جمعیت های موجود در منطقه مورد آزمایش پیدا شد. همبنطور رابطه ی قوی بین دلتا و راندمان مصرف آب مشاهده گردید (Zhang *et al.*, 1993; Zhang and Marshall, 1994). بنابراین در ادامه تحقیق، Zhang و همکاران (۱۹۹۴) فرضیه وجود تفاوت های ژنتیکی در میان خانواده های لاریکس غربی را از نظر خصوصیات فیزیولوژیکی از جمله میزان فتوسنتز، هدایت روزنه ای، دلتا و راندمان مصرف آب در درختان مشابه در طی ۱۲ سال مورد بررسی قرار دادند. که نتایج تحقیقات پس از ۱۲ فصل رویش، در میان ۵ خانواده لاریکس غربی از نظر میزان فتوسنتز تفاوت معنی داری را مشاهده نکردند. این نتایج با نتایج Matyssek و Schulze (1987a, 1987b) نیز در مطالعه ای بر روی درختان ۳۳ ساله ی *L. deciduas* × *L. leptolepis* , *L. deciduas* و *L. deciduas* Zhang *et al.* (1993)، که در حدود ۶۰٪ از تفاوت ها به دلیل اختلاف ارتفاع از سطح دریا در مبدأ بذرها ی مختلف بود. همچنین در مطالعه ای مجزا در یک باغ، بر روی درختان لاریکس غربی ۲ ساله، همبستگی مثبتی بین دلتا و ارتفاع مبدأ بذر از ۱۰۰۰ تا ۱۸۰۰ متر (Zhang and Marshall, 1994) یافت شد. مقایسه داده های مورد مطالعه با اندازه گیری تبعیض کربن در رویشگاه های طبیعی نشان داد که، تبعیض کربن یک درصد کمتر از همین درختان در توده های طبیعی است. در این مطالعه فرض شد که کمبود آب، تبعیض ایزوتوپ کربن را کاهش داده است. این فرضیه به وسیله مطالعه نهال های لاریکس غربی اثبات شد؛ به طوری که نهال هایی که تحت تنش خشکی قرار گرفته بودند، تبعیض ایزوتوپ کربن آنها دو درصد کمتر از نهال هایی بود که به خوبی آبیاری شده بودند. راندمان مصرف آب که توسط دلتا اندازه گیری شد، رابطه قوی تا متوسطی با رشد داشت، ولی بین میزان فتوسنتز و رشد رابطه ای وجود نداشت. این نتایج به چند دلیل ممکن است اتفاق بیافتد. اولاً میزان فتوسنتز بر روی زیر نمونه های کوچکی از برگ ها در یک دوره کوتاه اندازه گیری شد و ممکن است معرف یک درخت کامل و یا فصل رویش کامل نباشد. در مقابل، نسبت ایزوتوپ کربن بسیار جامع و کامل است زیرا تمام کربن در برگ، نمایان شده است. دوماً در شمال غربی آمریکا که تابستان هایی خشک دارد، توانایی انجام فتوسنتز در مقادیر بالا، اگر آب به میزان کافی برای انجام تبادلات گازی نباشد، احتمالاً کم است. تحت این شرایط، توانایی انجام فتوسنتز بیشتر در دراز مدت، با مقدار آب معین، نسبت به میزان فتوسنتز در کوتاه مدت تأثیر بیشتری بر روی تثبیت کربن کل خواهد داشت. کارایی مصرف آب و دیگر متغیرهای تبادل گازی در بین ۵ خانواده لاریکس غربی با تفاوت های موجود در میزان تولید مرتبط بوده، اما با میزان فتوسنتز رابطه ای نداشته اند. زیرا کارایی مصرف آب در میان خانواده ها یک متغیر قابل اثبات بوده و به آسانی از طریق تبعیض ایزوتوپ کربن تخمین زده می شود و بنظر می رسد استفاده از آن به عنوان معیار گزینش، تحقق وعده ای جهت پرورش درختان است.

Werner و Maguas (۲۰۱۰) نیز در تحقیقی به دنبال بررسی پتانسیل دلتا در نشان دادن اختلاف ها در میزان حساسیت به خشکی، فنولوژی، ساختار برگ و ویژگی های عملکردی و همچنین کاربرد آن به عنوان یک ردیاب اکولوژیکی در طبقه بندی تفاوت های موجود در بین گروه های عملکردی در اکوسیستم های ماکی بودند. مثالی بارز از جوامع گیاهی با تنوع وسیعی از عملکردها، اکوسیستم های مختلف مدیترانه ای هستند که با درختان و درختچه های متنوعی چیره شده اند (Diaz Barradas *et al.*, 1999; Garcia Novo *et al.*, 2004). در برگ های همیشه سبز در این اکوسیستم ها، واکنش دلتا به خشکی در طول زندگی برگ ممکن است پنهان شده باشد (Damesin *et al.*, 1998). جوامع گیاهی چوبی ماکی به ۳ گروه عملکردی متفاوت تقسیم شده اند: درختچه های Malacophyllous نیمه خزان کننده خشک، اسکروفیلی های همیشه سبز و بازدانگان. نتایج تحقیقات نشان داد که تبعیض ایزوتوپ کربن در ساختار، فنولوژی و فیزیولوژی برگ متفاوت است. بنابراین دلتا را می توان به عنوان یک ردیاب قوی در جدا کردن ۳ نوع گروه گیاهی در اکوسیستم های ماکی به مؤثر بود. گونه های نیمه خزان کننده، بازدانگان و اسکروفیلی همیشه سبز به طور واضح در PCA جدا شدند. گروه های عملکردی در هر دو روش؛ اجتناب از خشکی و پاسخ دهی فصلی؛ مقدار دلتا متفاوتی را در برابر تغییرات محیطی از خود نشان دادند. درختچه های نیمه خزان کننده Malacophyllous بیشترین مقدار فتوسنتز و تعرق را در بهار داشته و LMA (وزن برگ در واحد سطح) کمتری را (Correia *et al.*, 1987) در



نخستین همایش ملی کاربرد ایزوتوپ های پایدار
۱۸ و ۱۹ اردیبهشت ۱۳۹۲، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد



رابطه با بالاترین دلتا، در مقایسه با اسکروفیل های همیشه سبز نشان دادند. بعلاوه در این گونه ها، تغییرات فصلی بزرگ در میزان دلتا، با تغییرات در پتانسیل آب و فنولوژی رابطه داشت. مقادیر پایین دلتا در اسکروفیل های همیشه سبز در مقایسه با گونه های نیمه خزان کننده در بهار، با تنظیمات روزنه بزرگ از دست دادن آب و ظرفیت کمتر فتوسنتز، سازگار بود (Tenhunen *et al.*, 1987). PCA نشان داد که آنها نوعی از گروه هایی هستند که محدوده ی وسیعی از واکنشهای خاص گونه ها را در بر می گیرند، که مطابق با اولین بررسی ها در خصوص خشکی و تحمل تنش این گونه ها است (Werner *et al.*, 2002). PCA سومین نوع گیاهان عملکردی؛ ارس (*J. phoenicea*) را نیز مشخص می کند (Diaz Barradas *et al.*, 1999)، که مشابه دیگر ارس های مدیترانه ای دارای کمترین دلتا در بین همه گونه ها است (Valentini *et al.*, 1992؛ Penuelas *et al.*, 1999). این گروه مخصوصاً دارای LMA بالا و دلتا پایینی بوده، که به ساختار متراکم مزوفیل با موانع پخش قوی اشاره دارد (Alessio *et al.*, 2004)، که احتمالاً وابسته به هدایت روزنه ای کم و هدایت داخلی CO₂ هستند و نتیجه آن کاهش تبعیض کربن است. Marshall و Zhang (۱۹۹۴) نیز پایین ترین تبعیض و بالاترین جریان افت C_i-C_a را در گونه *Thuja plicata* که از نظر مورفولوژیکی مشابه است، یافتند. جداسازی در امتداد محور دوم PCA بالاترین تا کمترین میزان تحمل پتانسیل آب تحت شرایط خشکی را نشان داد، که در این میان کمترین مقدار همیشه در این رویشگاه ثبت شد (Werner *et al.*, 2002) و نشان می دهد که ارس ها گونه هایی گرمسند هستند و توانایی هدایت آبی را در پتانسیل آبی کم دارند (Sperry & Tyree, 1990؛ Martinez-Vilalta *et al.*, 2004).

در سیستم ماکی، تفاوت فنولوژی برگ ها در بین گروه های عملکردی بعنوان فاکتور اصلی در تفکیک گروه ها بود، به طوری که طول دوره ی فصل رویش ۷۶ درصد از تفاوت های موجود در دلتا را شامل می شود. تفاوت دلتا، در برگ های رشد یافته در زمستان و تابستان نیز قابل رویت است و کاهش تبعیض کربن با خشکی فقط در تابستان اتفاق می افتد. داده ها به روشنی نشان می دهد که فنولوژی برگ باید مورد توجه قرار گیرد، به خصوص زمانی که ارزیابی الگوهای دلتا در جامعه ای متشکل از گونه هایی با استراتژی های رویشی مختلف مدنظر است؛ به دلیل اینکه طول دوره ی فصل رویش عامل تعیین کننده دلتا است.

رابطه بین دلتا و پتانسیل آب به عنوان شاخصی برای تنش خشکی، در اسکروفیل های همیشه سبز ضعیف است و دلتای حجم برگ را بعنوان شاخص تغییرات فصلی در روابط آبی یا در کارایی مصرف آب محدود می کند. Warrne و Admas (۲۰۰۶) اعلام کردند که هدایت داخلی (g_i) و در نتیجه آن جریان افت CO₂ از سلول های داخلی به محل کربوکسیلاسیون (C_i-C_a) به میزان قابل توجهی بین گونه ها تغییر می کند و رابطه خطی با میزان فتوسنتز یا هدایت روزنه ای ندارد. که این نشان دهنده وجود تفاوت بیشتری در مقایسه ی دلتا در میان گونه های مختلف و گروه های عملکردی است. همچنین مدارک زیادی وجود دارد که g_i به علت تنظیم سریع فیزیولوژیکی تغییر می کند (Flexas *et al.*, 2007). بنابراین تغییر g_i بین گونه های مختلف بر دلتا مؤثر بوده (Hanba *et al.*, 1999, 2003)، و در مقایسه گونه هایی با اشکال زیستی مختلف، برای بررسی کارایی مصرف آب از طریق دلتا حائز اهمیت است (Cernusak *et al.*, 2007). بعلاوه، تفاوت های درون گونه ای در ترکیب شیمیایی برگ (بعنوان مثال لیپید، رزین یا موم) می تواند تفاوت های ایزوتوپی معنی داری در میان گونه ها یا گروه های عملکردی ایجاد کند (Hobbie & Werner, 2004؛ Bai *et al.*, 2008).

۴. نتیجه گیری

تغییرات آب و هوایی باعث تغییرات مشخصی در عملکرد اکوسیستم ها می شود. به طوری که چنین تغییراتی احتمالاً اثرات متفاوتی بر روی عملکرد گروه های گیاهی متفاوت خواهند داشت (مانند گونه های گیاهی C₃ و C₄)؛ بنابراین تغییرات آب و هوایی کلید محرکی برای ترکیب گونه ای در آینده می باشد (Cerling *et al.*, 1998). برای ارزیابی اثرات احتمالی واکنش گروه های گیاهی بر روی کربن اکوسیستم و همچنین روابط آبی؛ عملکرد این گروه ها باید توسط ویژگی های فیزیولوژیکی که بر این فرآیندها تأثیرگذار هستند، مشخص گردد (Foster & Brooks, 2005). ردیاب های اکولوژیکی که



فاکتورهای مهمی برای ثبت تغییرات در ویژگی های پوشش گیاهی هستند؛ خصوصیات عملکرد انواع گیاهان را نشان داده و به آسانی اجازه ارزیابی نمونه‌ها در مقیاس وسیع را می‌دهند. تبعیض ایزوتوپ کربن برگ‌ها ($\Delta^{13}\text{C}$) نیز دسته‌ای از این ردیاب‌ها هستند که مشخصه‌های فیزیولوژیکی و ساختاری گیاهان را تلفیق می‌کنند (Werner & Maguas, 2010). اندازه‌گیری راندمان مصرف آب در دهه‌های گذشته با پیشرفت متدها و تئوری‌های مربوط به ترکیب ایزوتوپ کربن با کارایی مصرف آب ساده شده و به راحتی دلالتا برای گزینش غیر مستقیم بالاترین کارایی مصرف آب به کار برده می‌شود (Zhang et al., 1993).

۵. مراجع

- رجبی، الف، گریفیتس، ه، اوپر، الف، ۱۳۸۶. رابطه ایزوتوپ های پایدار کربن با کارایی مصرف آب در چغندر قند در شرایط تنش و بدون تنش خشکی. چغندر قند، ۲۳(۱): ۱-۱۲.
- موحدی، م، ۱۳۸۸. بررسی تبعیض ایزوتوپ های کربن (^{12}C و ^{13}C) برای برآورد تنش رطوبتی ذرت. مجله پژوهش های تولید گیاهی، ۱۶ (۳): ۱۸۵-۱۷۵.
- Alessio, G.A., De Lillis, M., Brugnoli, E., Lauteri, M., 2004. Water sources and water-use efficiency in Mediterranean coastal dune vegetation. *Plant Biology*, 6: 350-357.
- Bai, E., Boutton, T.W., Liu, F., Wu X.B., Archer, S.R., 2008. Variation in woody plant $\delta^{13}\text{C}$ along a topoedaphic gradient in a subtropical savanna parkland. *Oecologia*, 159: 479-489.
- Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D., Guehl, J.M., 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia*, 124: 454-458.
- Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., Harris, J.M., 1998. Carbon dioxide starvation, the development of C4 ecosystems, and mammalian evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B 353: 159-171.
- Cernusak, L.A., Aranda, j., Marshall, J.D., Winter, K., 2007. Large variation in whole-plant water use efficiency among tropical tree species. *New Phytologist*, 173: 294-305.
- Correia, O., Catarino, F., Tenhunen, J.D., Lange, O.L., 1987. Regulation of water use by four species of Cistus in the scrub vegetation of the Serra de Arrabida, Portugal. In *Plant response to stress*, pp. 247-258.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R., 1998. Seasonal and annual changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ in two co-occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. *Functional Ecology*, 12: 778-785.
- Diaz Baradas, M.C., Zunzunegui, M., Tirado, R., Ain-Lhot, F., Garcia Novo, F., 1999. Plant functional types and ecosystem function in mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 10: 709-716.
- Ehleringer, J.R. 1991. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ pfravtionation and its utility in terrestrial plant studies. In: *Carbon Isotope Techniques*, Coleman, D.C., and Fry, B. (Eds), Academic press, inc. (Harcourt brace Jovanovich, publishers), U.S.A., Pp: 187-200.
- Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D., 1993. *Stable isotopes and plant carbon/water relations*. Academic Press, San Diego.



نخستین همایش ملی کاربرد ایزوتوپ های پایدار
۱۸ و ۱۹ اردیبهشت ۱۳۹۲، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد



- Evans, R.D., 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Ecology & Evolution*, 6: 12-126.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubik, K.T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40: 503-537.
- Flexas, J., Dias-Espejo, A., Galmes, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., 2007. Rapid variations in mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30: 1284-1298.
- Foster TE, Brooks JR (2005) Functional groups based on leaf physiology: are they spatially and temporally robust? *Oecologia* 144: 337-352.
- Garcia Novo, F., Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Garcia Mora, R., Gallego, Fernandez, J.B., 2004. Plant functional types in coastal dune habitats. In Coastal dunes, ecology and conservation in ecological studies 171, pp. 155-169.
- Goor, A.Y., Barney, C.W., 1976. Forest tree planting in arid zones. 2nd Edn. The Ronald Press Company, New York, 504 p.
- Gower, S.T., Richards, J.H., 1990. Larches: deciduous conifers in an evergreen world. *BioScience*, 40: 818- 826.
- Hanba, Y.T., Miyazawa, S-H., Terashima, I., 1999. The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperature forest. *Functional Ecology*, 13: 632-639.
- Hanba, Y.T., Kogami, H., Terashima, I., 2003. The effect of internal CO₂ conductance on leaf carbon isotope ratio. *Isotope in Environmental and Health Studies*, 39: 5-13.
- Hobbie, E.A., Werner, R.A., 2004. Intramolecular, compound-species, and bulk carbon isotope patterns in C₃ and C₄ plants: a review and synthesis. *New Phytologist*, 161: 372-385.
- Ismail, A.M., Hall AE 1993. Inheritance of carbon isotope discrimination and water use efficiency in cowpea. *Crop Sci*, (33): 498-503.
- Korner, C., Farquhar, G.D., Roksandic, Z., 1988. Aglobal survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 74: 623-632.
- Madhavan, S., Treichel, I., O'leary, M.H., 1991. Effects of relative humidity on carbon isotope fractionation in plants. *Bot Acta*, 104: 292-294.
- Martinez-Vilalta, j., Sala, A., Pinol, J., 2004. The hydraulic architecture of Pinaceae – a review. *Plant Ecology*, 171: 3-13.
- Matyssek, R., Schulze, E.D., 1987. Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* × *leptolepis*) I. The role of leaf characteristics. *Tress*, 1: 219-224.



- Penuelas, J., Filella, I., Terradas, J., 1999. Variability of plant nitrogen and water use in a 100-m transect of a subdesertic depression of the Ebro valley (Spain) characterized by leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Acta Oecologica*, 20: 119-123.
- Ponton, S., Flanagan, L.B., Alstad, K.P., Johnson, B.G., Morgenstern, K., Kljun, N., Black, T.A., Barr, A.G., 2006. Comparison of ecosystem water-use efficiency among Douglas-fir forest, aspen forest and grassland using eddy covariance and carbon isotope techniques. *Global Change Biology*, 12: 294-310.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell & Environment*, 13: 427-436.
- Tenhunen, J.D., Beyschlag, W., Lange, O.L., Harley, P.C., 1987. Changes during summer drought in leaf CO_2 uptake rates of macchia shrubs growing in Portugal: Limitations due to photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and stomatal conductance. In *Plant responses to stress*, pp. 305-327.
- Valentini, R., Scarascia Mugnozza, G.E., Ehleringer, J.R., 1992. Hydrogen and carbon isotope ratio of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology*, 6: 627-631.
- Warren, C.R., Adams, M.A., 2006. Internal conductance does not scale with photosynthetic capacity: implications for carbon isotope discrimination and the economics of water and nitrogen use in photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 29: 192-201.
- Werner, C., Correia, O., Beyschlag, W., 2002. Characteristic patterns of chronic and dynamic photoinhibition of different functional groups in a Mediterranean ecosystem. *Functional Plant Biology*, 29: 999-1011.
- Werner, C.H., Maguas, C.R., 2010. Carbon isotope discrimination as a tracer of functional traits in a mediterranean macchia plant community. *Functional Plant Biology* 37: 1-11.
- Winter, K., Holtum, J.A.M., Edwards, G.E., Oleary, M.H., 1982. Effect of low relative humidity on $\delta^{13}\text{C}$ value in two C_3 grasses and in *Panicum milioides*, a C_3 - C_4 intermediate species. *J Exp Bot*, 33: 88-91.
- Woodward, F.I., 1986. Ecophysiological studies of shrub *Vaccinium myrtillus* taken from a wide altitudinal ranges. *Oecologia*, 70: 580-586.
- Wright, G.C., 1996. Selection for water use efficiency in grain legume species, Proceedings of the 8th Australian Agronomy Conference, Oowoomba, Australia.
- Zhang, J.W., Marshall, J.D., Jaquish, B.C., 1993. Genetic differentiation in carbon isotope discrimination and gas exchange in *Pseudotsuga menziesii*: a common garden experiment. *Oecologia*, 93: 80-87.
- Zhang, J.W., Fins, L., Marshall, J.D., 1994. Stable carbon isotope discrimination, photosynthetic gas exchange, and growth differences among western larch families. *Tree Physiology*, 14: 531-539.
- Zhang, J.W., Mashall, J.D., 1994. Population differences in water-use efficiency of well-watered and water stressed western larch seedlings. *Can. J. For. Res. In press*.