مجلهٔ جنگل ایران، انجمن جنگلبانی ایران
سال چهاردهم، شمارهٔ ۲، تابستان ۱۴۰۱
ص ۱۹۹-۱۸۵
مقاله پژوهشی

شناسه دیجیتال (DOI): 10.22034/ijf.2022.310532.1806
شناسه دیجیتال (DOR): 20.1001.1.20086113.1401.14.2.6.4

تاثیر گرادیان دما و بارش بر رویش عرضی و ویژگی‌های آوندی چوب زبان‌گنجشک (*Fraxinus excelsior* L.) در جنگل‌های هیرکانی

رضا اولادی[1*]، زهرا لمترعلی[2] و کامبیز پورطهماسی[3]

[1] دانشیار گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکدهٔ منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج
[2] دانش‌آموختهٔ کارشناسی ارشد، گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکدهٔ منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج
[3] استاد گروه علوم و صنایع چوب و کاغذ، دانشکدهٔ منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۷/۲۳؛ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۰/۲۶)

چکیده

ویژگی‌های آوندی، کارامدی سامانهٔ هیدرولیک درختان پهن‌برگ را تعیین می‌کنند. در این پژوهش برای بررسی تأثیر ارتفاع از سطح دریا و طول جغرافیایی (گرادیان دمایی و رطوبتی) بر رویش عرضی و ویژگی‌های آوندی بافت چوبی زبان‌گنجشک (*Fraxinus excelsior*)، از درختان واقع در دو رویشگاه ۳۰۰ و ۱۳۰۰ متری در جنگل‌های دالخانی رامسر و یک رویشگاه ساری (ارتفاع ۱۲۶۰ متری) نمونه‌برداری شد. پهنای حلقهٔ رویش (TRW) و چوب‌آغاز و چوب‌پایان، میانگین اندازه (AVLA) و تعداد آوندهای چوب‌آغاز (VF)، تخلخل، هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی (RSC) و طول الیاف در ده حلقهٔ رویشی آخر در این درختان اندازه‌گیری و مقایسه شدند. براساس نتایج، تغییرات اندازهٔ آوندها مستقل از دیگر ویژگی‌ها و متأثر از مؤلفهٔ متفاوتی بود. در مقایسهٔ رویشگاه مرتفع و پستِ رامسر، TRW در ارتفاع پایین بیشتر ولی RSC، VF و تخلخل در این رویشگاه کمتر بود. برخلاف انتظار، با کاهش ارتفاع (افزایش دما)، اندازهٔ آوندها کوچک‌تر شد که این مسئله را می‌توان به اثر معکوس دمای بیشتر از حد آستانه بر فیزیولوژی درخت نسبت داد. علی‌رغم اختلاف در AVLA و VF در دو رویشگاهِ مرتفع رامسر و ساری، نحوهٔ ترکیبِ این دو در درختان این دو رویشگاه به‌گونه‌ای بود که تخلخل، RSC و TRW رویشگاه‌ها شبیه یکدیگر شد. به‌طور کلی می‌توان نتیجه گرفت که در منطقهٔ غربی و مرکزی هیرکانی، اثر ارتفاع از سطح دریا - که به‌شکل کاهش دما خود را نشان می‌دهد- بر رشد عرضی و سامانهٔ آوندی درختان زبان‌گنجشک بیش از گرادیان رطوبتی (طول جغرافیایی) است.

واژه‌های کلیدی: آناتومی چوب، بافت هادی، فیزیولوژی درخت، گرادیان ارتفاعی، ون.

مقدمه

در سال‌های اخیر، آناتومی کمّی چوب به‌طور گسترده‌ای برای درک اثر اقلیم بر درختان یا پویایی جنگل‌ها کاربرد یافته است. ویژگی‌های تشریحی بافت چوبی به‌طور مستقیم با عملکردهای کلیدی و فرایندهای فیزیولوژیکی درختان ارتباط دارند و از ویژگی‌های فنوتیپی انعطاف‌پذیر درختان برای سازگاری با تغییرات محیطی محسوب می‌شوند (Fonti et al., 2010). این ویژگی‌ها، اطلاعات محیطی را با وضوحی زیاد در خود ثبت می‌کنند که کلید درک بهتر فرایندهای فیزیولوژیکی و سازوکارهای کنترل رشد درختان است (Zhu et al., 2021). ویژگی‌های آوندی، به‌ویژه ویژگی‌های آوندهای چوب بهاره، متداول‌ترین پارامترهای دارای کاربرد در آناتومی کمّی چوب گونه‌های بخش روزنه‌ای هستند. معماری ساختار آوندی (برای مثال، اندازه و تعداد

* نویسندهٔ مسئول
شمارهٔ تماس: ۰۲۶۳۲۲۴۹۳۱۱
ایمیل: oladi@ut.ac.ir

آنها)، هدایت هیدرولیکیِ بالقوهٔ گونه‌های درختی را تعیین می‌کند (Fonti et al., 2010) و اثر مهمی در رشد و تحمل خشکسالی درختان پهن‌برگ دارد. با این‌حال چگونگی سازگاری این سامانهٔ هیدرولیک با اقلیم گرم و خشک هنوز به‌طور کامل درک نشده است (Zimmermann et al., 2021).

افزایش اندازهٔ آوندها از یک‌سو هدایت شیرهٔ خام را از ریشه به برگ‌های درخت به حداکثر می‌رساند و از سوی دیگر، حاشیهٔ امن برای جلوگیری از ایجاد حباب هوا در سامانهٔ آوندی و مختل شدن آن در شرایط تنش خشکی را کاهش می‌دهد (Tyree & Zimmermann, 2002). کاهش اندازهٔ آوندها، به‌طور معمول با افزایش تعداد آنها جبران می‌شود. پیکربندی سامانهٔ آوندی درخت، تعادلی است که بین کارامدی انتقال شیرهٔ خام (آوندهای درشت و کم‌تعداد) و ایمنی آن (آوندهای کوچک و فراوان) ایجاد می‌شود. این تعادل بسیار متأثر از عوامل اقلیمی و محیطی است؛ اما چگونگی واکنش یک گونهٔ جنگلی به عوامل محیطی و حد توان تطبیق‌پذیری سامانهٔ آوندی آن به تغییرات اقلیمی پیچیده است و هنوز درک کاملی از آن وجود ندارد. برای مثال باور عمومی بر این است که در مناطق معتدل و سرد، با افزایش ارتفاع از سطح دریا، به‌دلیل سردتر شدن هوا و افزایش خطر تولید حباب هوا در آوندها و انسداد آوندی، درختان به تولید آوندهای کوچک‌تر ولی به تعداد بیشتر تمایل دارند. این مسئله در مورد راش منطقهٔ هیرکانی (Pourtahmasi et al., 2011; Oladi et al., 2014)، راش جنوبی (*Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser) در کوه‌های آند (García-Cervigón et al., 2020)، گونه‌های بلوط در جنوب اسپانیا (Gea-Izquierdo et al., 2012) و ترکیه (Yilmaz et al., 2008) و گونه‌ای زبان‌گنجشک در شمال شرقی چین (Zhu et al., 2021) به‌طور تجربی به اثبات رسیده است. با این‌حال نتایج متناقضی نیز گزارش شده است. در پژوهشی ویژگی‌های آناتومی چوب چند گونه و زیرگونه از جنس زبان‌گنجشک در ترکیه بررسی شده و اعلام شد با اینکه بیشتر نمونه‌ها از این قانون کلی تبعیت می‌کردند، *Fraxinus ornus* L. رشدیافته در ارتفاعات، آوندهای درشت‌تری داشت (Erşen Bak & Merev, 2016). دربارهٔ ارتباط بارندگی با ویژگی‌های رویشی و آوندی نیز چنین گزاره‌هایی صادق‌اند. بارندگی بیشتر –به‌ویژه پیش از آغاز و در ابتدای فصل رویش- به‌معنای در دسترس بودن بیشتر آب و تولید سامانهٔ آوندی کارامد با آوندهای درشت‌تر در پهن‌برگان بخش روزنه‌ای است (Fonti & Garcia-Gonzalez, 2008)، ولی شدت ارتباط بارش با ویژگی‌های آناتومی کمّی بافت چوبی، به حد خشکی یا رطوبت رویشگاه و همچنین دما وابسته است (Gea-Izquierdo et al., 2012). از این‌رو برخی پژوهشگران، شاخص تبخیر و تعرق را که متأثر از هر دو عامل دما و بارندگی است معیار بهتری می‌دانند (Zimmermann et al., 2021). با این‌حال حتی این معیار نیز اختلاف یافته‌های پژوهشگران را به‌طور دقیق توضیح نمی‌دهد. از این‌رو درک راهبرد تطبیقی آوندهای درختان در شرایط مختلف ضروری است. پیش‌بینی پاسخ احتمالی به تغییرات آب‌وهوایی آینده نیز مهم است (Zhu et al., 2021).

در جنگل‌های هیرکانی ایران، از غرب به شرق، بارندگی کاهش و دما افزایش می‌یابد. به‌دلیل کوهستانی بودن این جنگل‌ها، ارتفاع از سطح دریا نیز در کنار این گرادیان رطوبتی/ دمایی، مهم‌ترین عوامل کنترل‌کنندهٔ ترکیب گیاهی و گسترش گونه‌های جنگلی در این منطقه محسوب می‌شوند (Moradi et al., 2016; Pourbabaei et al., 2021). زبان‌گنجشک (*Fraxinus excelsior* L.)، از گونه‌های مهم ولی نادر این جنگل‌ها محسوب می‌شود که در خاک‌های مرطوب این منطقه، از جلگه تا ارتفاع ۲۲۰۰ متری سطح دریا گسترش دارد (Sagheb-Talebi et al., 2014). این گونه که دارای سرشت نورپسند و نم‌پسند است و در ایران با نام «ون» نیز شناخته می‌شود

(Soleymanpour et al., 2021)، از بـاارزش‌تـرین پهن‌برگان تجاری اروپاست که در کل این قاره بـه‌جـز قسمت‌های شمالی پراکنده است. شوربختانه در اغلـب جنگل‌های میان‌بند شمال کشور، گونهٔ زبـان‌گنجشـک در حال نابودی است. به‌جز قطع بی‌رویه در دهـه‌هـای گذشته و آفات جنگلی، تغییرات آب‌وهوایی نیز ممکن است حیات این گونه را تهدید کند. بنابراین مهم‌تـرین هدف این پژوهش فهم تأثیر گرادیان رطوبتی و دمایی بر فیزیولوژی این گونه و تفسیر چگونگی تأثیر اقلیم بر ویژگی‌هـای رویشـی و آونـدی زبـان‌گنجشـک اسـت. بررسی و مقایسهٔ ویژگی‌های کمّـی آنـاتومی چـوب در درختان زبان‌گنجشکِ رشدیافته در مناطق جغرافیـایی مختلف، به فهـم نحـوهٔ پاسـخ آنهـا بـه موقعیـت‌هـای مختلف آب‌وهوایی کمک خواهد کرد و چشم‌انـدازی از آینـدهٔ کوتـاه‌مـدت و بلندمـدت ایـن درختـان در جنگل‌های شمال ایران ارائه خواهد کرد. همچنین، بـا آنکه پژوهش‌های متعددی تأثیر مستقل گرادیـان دمـا یا بارندگی را بر ویژگی‌های آونـدی گونـه‌هـای چـوبی بررسی کرده‌اند، پژوهش کنـونی از معـدود تحقیقـاتی است که هر دو عامل را با هم در نظر گرفته اسـت. بـر این اساس، فرضیه‌های این پژوهش به قرار زیرند: الف) با افزایش ارتفاع از سطح دریـا (کـاهش دمـا)، رویـش عرضی کاهش می‌یابد، آوندها کوچـک‌تـر مـی‌شـوند و تعداد آنها بیشتر می‌شود؛ ب) در رویشـگاه مرتفـع‌تـر، فیبرها کوتـاه‌ترنـد؛ ج) اثـر گرادیـانِ بارنـدگی (طـول جغرافیـایی) بـر ویژگـی‌هـای بافـت چـوبی بیشـتر از اختلاف ارتفاع از سطح دریا (اختلاف دما) اسـت. ایـن فرضیه‌ها با انتخاب سه رویشـگاه کـه دوبـه‌دو در یـک ویژگی آب‌وهوایی (دمای هوا یا بارنـدگی) مشـابه و در ویژگی دیگر متفاوت بودند محقق شد.

مواد و روش‌ها

منطقهٔ پژوهش

رویشگاه‌های تحت بررسی و نمونه‌برداری از درختان

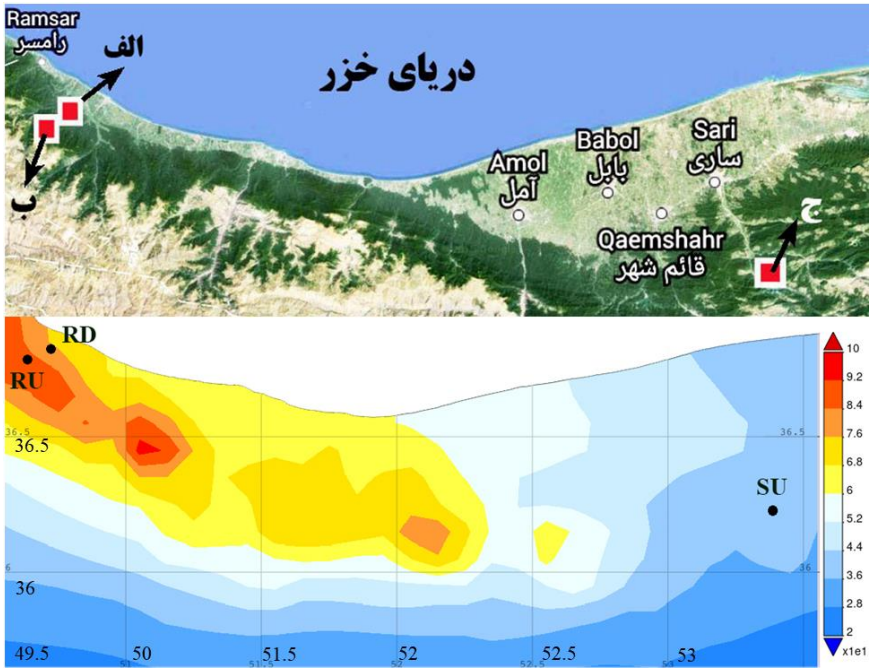
در این پژوهش دو رویشگاه در رامسر و یک رویشگاه در ساری برای بررسی انتخاب شـدند (شـکل ۱). جنگـل دالخانی در ۳۰ کیلومتری جنوب شرقی رامسر قـرار دارد و دارای آب‌وهوای نیمه‌کوهسـتانی اسـت. رویشـگاه‌هـای نمونه‌برداری‌شده در این جنگل در ارتفـاع ۳۰۰ متـری از سـطح دریـا (عـرض جغرافیـایی۳۶ درجـه و ۴۹ دقیقـهٔ شمالی و طول جغرافیایی ۵۰ درجه و ۴۲ دقیقهٔ شـرقی) و در ارتفاع ۱۳۰۰ متری از سطح دریا (عرض جغرافیـایی ۳۶ درجـه و ۴۷ دقیقـهٔ شـمالی و طـول جغرافیـایی ۵۰ درجه و ۳۷ درجهٔ شرقی) قـرار داشـتند. میـانگین دمـا و مجموع بارندگی سالیانه در رامسر، به‌ترتیب ۱۶/۹ درجـهٔ سانتی‌گراد و ۱۱۹۶ میلی‌متر است (ایسـتگاه هواشناسـی سینوپتیک شهرستان رامسر (ارتفاع ۲۰- متری از سـطح دریا)، دورهٔ ۲۰۱۴-۲۰۰۴ میلادی).

جنگل‌هـای پهـن‌بـرگ النـدان در ۶۵ کیلـومتری جنوب شهر ساری و ۲۰ کیلومتری کیاسر در روسـتای الندان بخش چهاردانگهٔ شهرستان ساری قرار دارد. در این رویشگاه نمونه‌ها از ارتفاع ۱۲۶۰ متـری از سـطح دریا (عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۱۳ دقیقهٔ شمالی و طول جغرافیایی ۵۳ درجه و ۲۵ دقیقهٔ شـرقی) تهیـه شدند. میـانگین دمـا و مجمـوع بارنـدگی سـالیانه در کیاسـر بـه‌ترتیـب ۱۲/۴ درجـهٔ سـانتی‌گـراد و ۵۳۹ میلـی‌متـر اسـت (ایسـتگاه هواشناسـی سـینوپتیک شهرستان کیاسر (ارتفاع ۱۲۹۴ متری از سطح دریـا)، دورهٔ ۲۰۱۴-۲۰۰۴ میلادی).

شیوهٔ اجرای پژوهش

براساس مدل‌سازی دما و بارندگی استان مازنـدران برگرفته از طرح پژوهشیِ اجراشـده در دانشـگاه علـوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری توسـط دکتـر مهـدی نادی، میانگین دمای سالیانهٔ هوا در سه رویشگاه پست رامسر، مرتفع رامسـر و مرتفـع سـاری در دورهٔ زمـانی ۲۰۱۴-۲۰۰۴ مـیلادی بـه‌ترتیـب ۱۶، ۱۱/۵ و ۱۲/۶ درجهٔ سانتی‌گراد و مجموع بارندگی سالیانه در همـین دوران به‌ترتیب ۱۱۲۱، ۱۱۴۸ و ۵۵۱ میلی‌متر اسـت. بدین ترتیب دو رویشگاه پست و مرتفع رامسر از نظـر

مقدار بارندگی کمابیش مشابه است، ولی رویشگاه مرتفع‌تر، سردتر است. همچنین دو رویشگاه مرتفع رامسر و ساری، دمای سالیانهٔ کمابیش مشابهی دارند، ولی رویشگاه ساری، کم‌بارش‌تر است (شکل ۱). در پاییز ۱۳۹۳ در هر رویشگاه ۱۰ درخت سالم با تنهٔ راست گزینش شد و به‌وسیلهٔ متهٔ رویش‌سنج از ارتفاع برابرسینهٔ هر درخت، دو مغزی به‌شکل عمود بر هم تهیه شد. افزون‌بر این، در جنگل دالخانی دو درخت زبان‌گنجشک سالم از ارتفاع بالا و پایین رامسر توسط ادارهٔ منابع طبیعی این شهرستان قطع و دیسک‌هایی به ضخامت ۱۰ سانتی‌متر از این درختان تهیه شد. مجموع نمونه‌های تهیه‌شده کدگذاری و به آزمایشگاه بیولوژی و آناتومی چوب دانشکدهٔ منابع طبیعی دانشگاه تهران انتقال داده شدند. تلاش شد تا درختان سالم، غالب و هم‌قطر انتخاب شوند. سن همهٔ درختان گزینش‌شده بین ۷۰ تا ۹۰ سال بود.

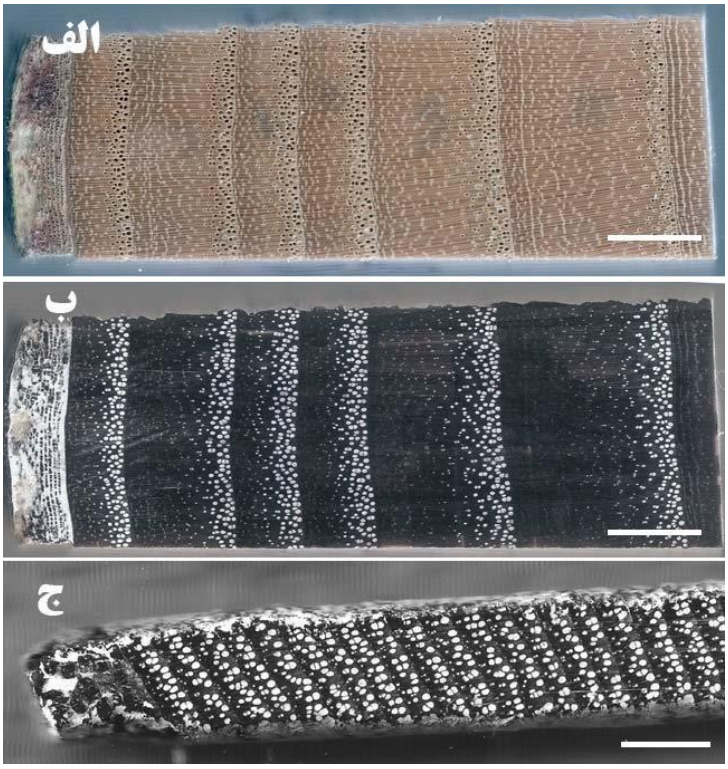


شکل ۱- موقعیت منطقهٔ پژوهش؛ رویشگاه پست (الف، RU) و مرتفع (ب، RU) دالخانی رامسر و رویشگاه مرتفع ساری (ج، SU). تصویر پایین، گرادیان میانگین مدل‌سازی‌شدهٔ بارش ماهیانه را در دورهٔ ۲۰۱۴-۲۰۰۴ میلادی در منطقه نشان می‌دهد

آماده‌سازی نمونه‌ها

در آزمایشگاه، سطح دیسک‌های تهیه‌شده از رویشگاه دالخانی رامسر به‌وسیلهٔ سنبادهٔ برقی و سپس سنبادهٔ دستی شماره‌های ۴۰۰، ۶۰۰ و ۱۰۰۰ صیقل داده شد و سپس برای خارج کردن خاک سنباده از داخل آوندها، پمپ هوای فشار قوی روی سطح دیسک‌ها اعمال شد. در هر دیسک دو راستای عمود بر هم انتخاب و بریده شد. این باریکه‌ها زیر استریومیکروسکوپ بررسی شدند تا حدود مرز حلقه‌های رویش در آنها مشخص شوند. سپس این باریکه‌ها توسط اسکالپر به قطعات متوالی با طولی بین ۳ تا ۵ سانتی‌متر تقسیم شدند. سپس برای صاف و یکنواخت شدن سطح نمونه‌ها، با استفاده از میکروتوم، مقطع عرضی آنها برش داده شد (شکل ۲ الف). پس از خشک شدن نمونه‌ها، شیوهٔ گچ سفید و ماژیک سیاه روی مقطع عرضی باریکه‌ها اعمال شدند. بدین ترتیب حفره‌های آوندها به رنگ سفید و بافت زمینه به رنگ سیاه درآمدند (Oladi et al., 2016). در نهایت مقطع عرضی این نمونه‌ها با قدرت تفکیک dpi ۴۸۰۰ اسکن شدند (شکل ۲ ب). روند مشابهی برای مغزی‌های تهیه‌شده از رویشگاه دالخانی رامسر و رویشگاه الندان ساری طی شد (شکل ۲ ج)؛ با این تفاوت که برای جلوگیری از پیچش یا تغییر شکل در

حین خشک شدن، مغزی‌ها پس از برش با میکروتوم و به‌موازات الیاف در نگهدارنده‌های مخصوص چوبی چند روز در دمای اتاق نگهداری شدند. اندازه‌گیری‌ها به‌کمک نرم‌افزار Image J انجام گرفت (Bayramzadeh & Safdari, 2019). شایان ذکر است که به‌دلیل ماهیت پژوهش، تطابق سال‌های رویشی[1] بین نمونه‌ها (مغزی و باریکه‌ها) در یک رویشگاه تنها به‌شکل چشمی و زیر استریومیکروسکوپ صورت پذیرفت.



شکل ۲- مراحل آماده‌سازی نمونه‌ها: الف) سطح باریکهٔ تهیه‌شده از دیسک پس از صاف شدن با میکروتوم؛ ب) همان نمونه پس از اعمال روش گچ و ماژیک؛ ج) یک مغزی آماده‌شده برای اندازه‌گیری ویژگی‌های آوندی. خط مقیاس برای «الف» و «ب» ۵ میلی‌متر و برای «ج» ۳ میلی‌متر است. نمونهٔ «الف» از رویشگاه پست و نمونهٔ «ج» از رویشگاه مرتفع رامسر تهیه شده است

اندازه‌گیری ویژگی‌های بررسی‌شده

برای تفکیک آوندهای چوب‌آغاز و چوب‌پایان، اندازهٔ همهٔ آوندهای چند حلقهٔ رویشی از نمونه‌های مختلف اندازه‌گیری شد و اندازهٔ کوچک‌ترین آوندهای چوب‌آغاز به‌دست آمد. بر این اساس، آوندهایی با مساحت بیشتر از ۷۰۰۰ میکرومتر مربع به‌منزلهٔ آوند چوب آغاز دسته‌بندی شدند. براساس شیوه‌های تشریح‌شده توسط Oladi (2014) و Bayramzadeh & Safdari (2019)، ویژگی‌های زیر در ده حلقهٔ رویشی آخر (۱۳۹۳-۱۳۸۴ خورشیدی) مغزی‌ها و باریکه‌های سه رویشگاه اندازه‌گیری یا محاسبه شدند:

پهنای حلقه رویشی (RW[2])، پهنای چوب‌آغاز (EW[3]) و چوب‌پایان (LW[4]) (mm)؛ میانگین اندازهٔ آوندها در چوب‌آغاز ($AVLA$[5]) (mm^2): تعداد آوند در واحد سطحِ چوب‌آغاز (VF[6]): تعداد آوند شمارش‌شده در محدودهٔ آنالیزشده / مساحت محدودهٔ آنالیزشده ($1 / mm^2$)؛ تخلخل حلقه در چوب‌آغاز (AF[7]): مجموع مساحت آوندها در محدودهٔ آنالیزشده / مساحت

1. Crossdating
2. Ring Width
3. Earlywood Width
4. Latewood Width
5. Average Vessel Lumen Area
6. Vessel Frequency
7. Area Fraction

محدودهٔ آنالیزشده (٪). همچنین با استفاده از گزینهٔ بیضی‌سازِ نرم‌افزار ImageJ[1]، میانگین قطر بزرگ و کوچک آوندها محاسبه و براساس آن، هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی (RSC[2]) برای هر حلقهٔ رویشی براساس شیوهٔ Oladi et al. (2014) محاسبه شد (Najafi Harsini et al., 2018). داده‌های دو مغزی هر درخت (یا دو باریکهٔ دیسک)، برای هر سال میانگین‌گیری و در محاسبات بعدی استفاده شد.

وابری و اندازه‌گیری طول الیاف

تراشه‌هایی به ضخامت ۳-۱ میلی‌متر و طول ۳-۲ سانتی‌متر از هر حلقه توسط اسکالپر تهیه شدند. تلاش شد که تراشه‌ها به‌طور تصادفی از نقاط مختلف یک حلقهٔ رویش انتخاب شوند. در مورد حلقه‌های رویشی بسیار باریک، از بیشتر حلقهٔ رویشی استفاده شد. سپس الیاف به روش Franklin (1945) وابری و طول فیبرها در ده حلقهٔ رویشی آخر درختان بررسی شد. از اسلایدهای تهیه‌شده در زیر میکروسکوپ نوری با بزرگنمایی ۴۰ و ۱۰۰ برابر، عکس تهیه و طول فیبرها در هر حلقه برای دست‌کم ۵۰ فیبر با نرم‌افزار ImageJ اندازه‌گیری شد.

روش تحلیل

محاسبات آماری

برای بررسی روابط درونی بین ویژگی‌های آناتومی در هر رویشگاه، شناسایی مؤلفه‌های اساسی تأثیرگذار و تبیین الگوی همبستگی بین متغیرهای اندازه‌گیری‌شده، آزمون تحلیل مؤلفه‌های اصلی (PCA) روی هشت ویژگی اندازه‌گیری‌شده هر حلقه- به تفکیک هر رویشگاه- اعمال شد. نرمال بودن پراکنش داده‌ها با استفاده از آزمون شاپیرو- ویلک و همگنی واریانس‌ها با آزمون لون بررسی شد. پس از حذف تعداد اندکی دادهٔ پرت، از آزمون تحلیل واریانس یکطرفه برای بررسی معنی‌دار بودن اثر مستقل «رویشگاه» بر ویژگی‌های اندازه‌گیری‌شده استفاده شد. در صورت معنی‌دار بودن اثر رویشگاه، گروه‌بندی سه رویشگاه توسط آزمون دانکن انجام گرفت. برای مقایسهٔ ظاهری میانگین‌ها، نمودار جعبه‌ای[3] برای هر ویژگی ترسیم شد. محاسبات آماری و رسم نمودارها با نرم‌افزار IBM SPSS نسخهٔ ۲۴ صورت پذیرفت.

نتایج

اثر رویشگاه بر رویش عرضی، ویژگی‌های آوندی و طول الیاف

اثر رویشگاه بر همهٔ ویژگی‌ها به‌جز طول الیاف در سطح اطمینان ۹۹ درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). بدین معنا که نوع رویشگاه همهٔ این ویژگی‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد، اما اثر معنی‌داری بر میانگین طول الیاف ندارد. میانهٔ هر ویژگی در نمودار جعبه‌ای و گروه‌بندی دانکن در مورد ویژگی‌هایی که اختلاف معنی‌دار بین رویشگاهی داشتند در شکل‌های ۳ و ۴ نمایش داده شده‌اند. بر این اساس، از نظر رشد عرضی، رویشگاه مرتفع رامسر و ساری در یک گروه قرار گرفتند و سایت پست رامسر که حلقه‌های پهن‌تری داشت در گروه دیگر دیده شد (شکل ۳ الف). این الگو در مورد پهنای چوب‌آغاز و چوب‌پایان نیز در مقایسهٔ سه رویشگاه تکرار شد (شکل ۳ ب، ج). طول الیاف درختان در سه رویشگاه اختلاف معنی داری با یکدیگر نداشتند (شکل ۳ د).

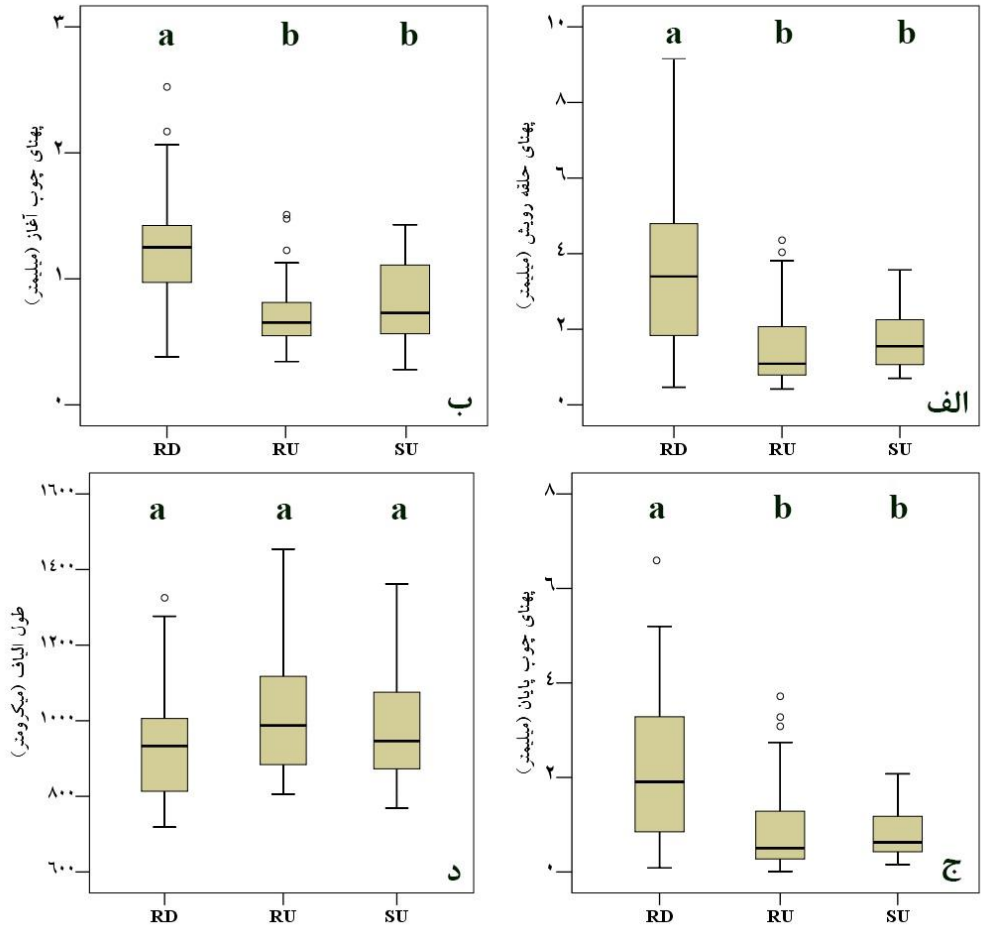
در مورد ویژگی‌های آوندی، از نظر اندازهٔ آوندها، رویشگاه‌های مرتفع و پست رامسر به‌ترتیب دارای بزرگ‌ترین و کوچک‌ترین آوندها بودند (شکل ۴ الف). نتایج آزمون دانکن برای ویژگی تعداد آوند در واحد سطح، رویشگاه‌ها را در سه گروه مجزا دسته‌بندی کرد. آوندهای درختان زبان‌گنجشک در رویشگاه‌های مرتفعِ ساری و پستِ رامسر به‌ترتیب بیشترین و کمترین تعداد را در حلقهٔ رویشی داشتند (شکل ۴ ب). تخلخل (شکل ۴ ج) و هدایت هیدرولیکی ویژهٔ

1. Fit ellipse
2. Relative specific conductivity
3. Boxplot

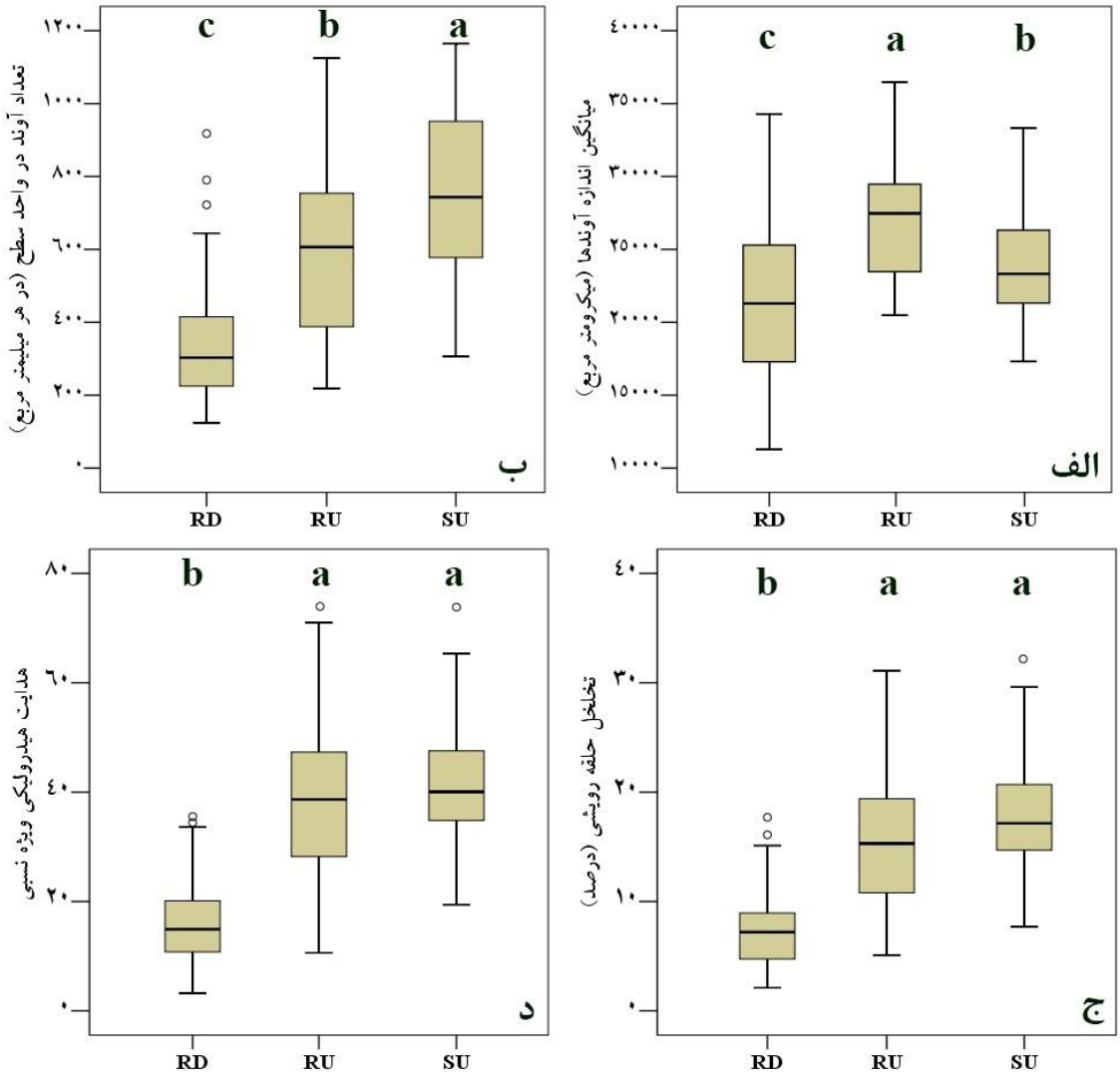
نسبی حلقهٔ رویشی (شکل ۴ د) در دو رویشگاه مرتفع رامسر و ساری مشابه هم بودند و در یک دسته قرار گرفتند، درحالی که مقدار هر دو ویژگی در درختان رویشگاه پست ساری کمتر بود.

جدول ۱- نتایج آزمون تجزیهٔ واریانس ویژگی‌های اندازه‌گیری‌شده در درختان زبان‌گنجشک در سه رویشگاه

متغیرها	F	درجهٔ آزادی	p
پهنای حلقه‌های رویش	۳۱/۲	۲	۰/۰۰۶
پهنای چوب‌آغاز	۴۷/۶	۲	۰/۰۰۰
پهنای چوب‌پایان	۲۲/۸	۲	۰/۰۰۰
میانگین اندازهٔ آوندهای چوب‌آغاز	۱۹/۵	۲	۰/۰۰۰
تعداد آوندهای چوب‌آغاز در واحد سطح	۵۳/۸	۲	۰/۰۰۰
تخلخل حلقهٔ رویشی	۶۸/۶	۲	۰/۰۰۰
هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی	۶۲/۱	۲	۰/۰۰۰
میانگین طول الیاف	۲/۸	۲	۰/۰۹۶



شکل ۳- نمودار جعبه‌ای پهنای حلقهٔ رویشی (الف)، پهنای چوب‌آغاز (ب) و چوب‌پایان (ج) و طول الیاف (د) در سه رویشگاه مرتفع رامسر (RU)، پست رامسر (RD) و مرتفع ساری (SU). حروف کوچک روی ستون‌ها معرف گروه‌بندی دانکن و دایره‌های کوچک نشان‌دهندهٔ دادهٔ دورافتاده هستند

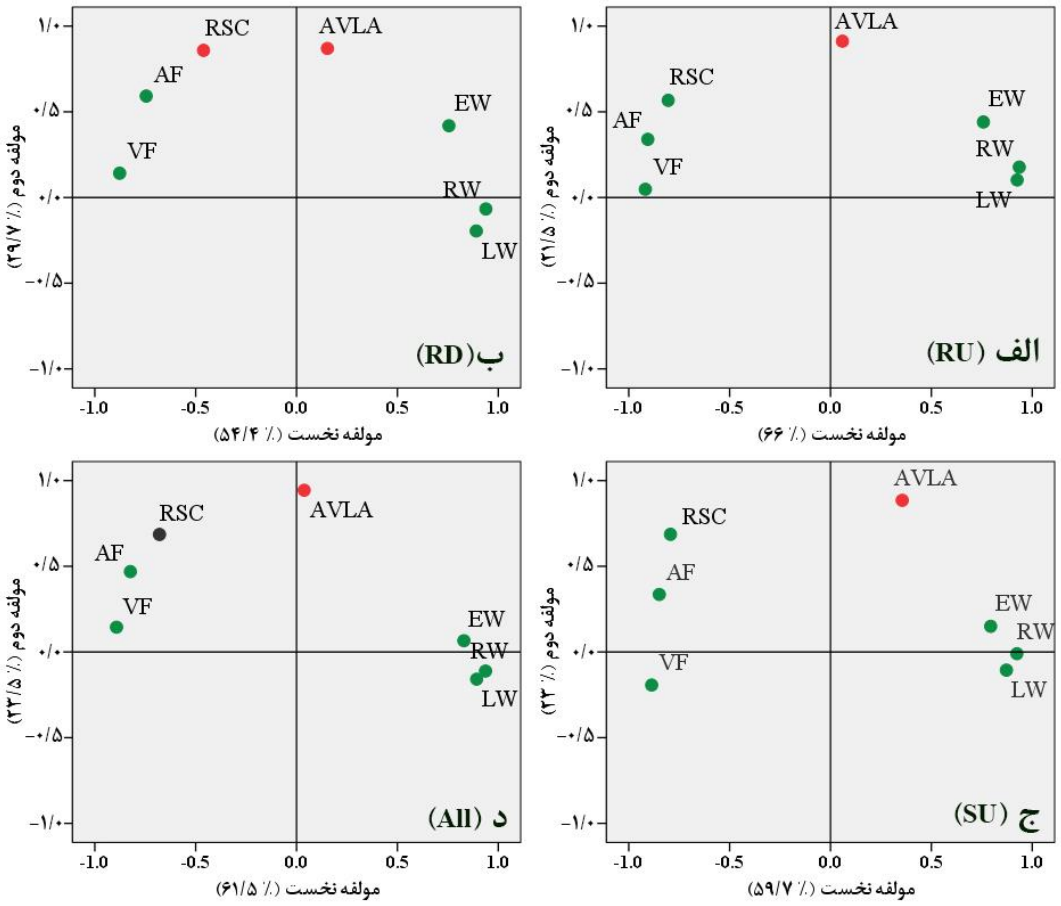


شکل ۴- نمودار جعبه‌ای میانگین اندازهٔ آوندها (الف)، تعداد آوند در واحد سطح (ب)، تخلخل حلقهٔ رویشی (ج) و هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی (د) چوب‌آغاز در سه رویشگاه مرتفع رامسر (RU)، پست رامسر (RD) و مرتفع ساری (SU). حروف کوچک روی ستون‌ها معرف گروه‌بندی دانکن و دایره‌های کوچک نشان‌دهندهٔ دادهٔ دورافتاده هستند. برای وضوح بیشتر، اعداد هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی در ۱۰۰ ضرب شده‌اند

آزمون تحلیل مؤلفه‌های اصلی

با اعمال آزمون مؤلفه‌های اصلی روی همهٔ متغیرها در رویشگاه مرتفع رامسر، مشخص شد که دو مؤلفهٔ اصلی بر آنها تأثیرگذار بودند که در مجموع ۸۷/۵ درصد کل تغییرات ویژگی‌های بررسی‌شده را تحت پوشش قرار دادند. میزان همبستگی یک مؤلفهٔ با ویژگی‌ها در نمودار دومحوری به تصویر کشیده شده است (شکل ۵ الف). همان‌گونه که از شکل ۵- الف برمی‌آید مؤلفهٔ نخست همبستگی زیادی با پهنای حلقهٔ رویش (RW)، پهنای چوب‌آغاز (EW)، پهنای چوب‌پایان (LW)، تعداد آوند در واحد سطح (VF) و درصد تخلخل (AF) دارد؛ درحالی که مؤلفهٔ دوم، همبستگی زیادی با میانگین اندازهٔ آوندها (AVLA) نشان می‌دهد. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت عواملی که تغییرات رویش عرضی و نسبت چوب‌آغاز به پایان، تعداد و درصد سطح آوندها را کنترل می‌کنند، متفاوت با عواملی‌اند که ابعاد آوندها را در کنترل دارند.

این گزاره‌ها در مورد رویشگاه پست رامسر (شکل ۵ ب)، مرتفع ساری (شکل ۵ ج) و همچنین با در نظر گرفتن کل درختان سه رویشگاه نیز صادق‌اند. در هر دو رویشگاه و همچنین در حالت کلی، AVLA نسبت به بقیهٔ ویژگی‌های مذکور، متفاوت است و در گروه دیگری قرار می‌گیرد. با این‌حال، ارتباط هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی (RSC) با دو مؤلفهٔ اصلی در رویشگاه‌های مختلف یکسان نبود. در رویشگاه‌های مرتفع رامسر و ساری، این ویژگی بیشتر متأثر از مؤلفهٔ نخست بود، درحالی که در رویشگاه پست رامسر، در ارتباط با مؤلفهٔ دوم و اندازهٔ آوندها قرار گرفت. این تفاوت سبب شد که در حالت کلی، RSC با هیچ‌کدام از دو مؤلفهٔ اصلی همبستگی مستحکمی نشان ندهد.



شکل ۵- تحلیل مؤلفه‌های اصلی روی ویژگی‌های آوندی و رویش عرضی درختان زبان‌گنجشک به تفکیک رویشگاه‌های مرتفع رامسر (RU، الف)، پست رامسر (RD، ب)، مرتفع ساری (SU، ج) و با در نظر گرفتن درختان همهٔ رویشگاه‌ها با هم (All، د). میانگین اندازهٔ آوندها: AVLA، تعداد آوند در واحد سطح: VF، تخلخل حلقه: AF، هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی: RSC، پهنای حلقهٔ رویش: RW، پهنای چوب‌آغاز: EW، پهنای چوب‌پایان: LW. رنگ‌های سبز و قرمز نشان‌دهندهٔ ضریب همبستگیِ بیشتر از ۰/۷۵ یک ویژگی به‌ترتیب با مؤلفه‌های اول و دوم است

بحث

نتایج این پژوهش نشان داد که نحوهٔ گروه‌بندی متغیرهای آناتومی بافت چوبی (ویژگی‌های آوندی و رویش عرضی) و الگوی ارتباط آنها با یکدیگر در سه رویشگاه مشابه هم بود. چنین یافته‌ای به‌تازگی در گونه‌های مختلف زبان‌گنجشک در آلمان و چین (Zimmermann et al., 2021; Zhu et al., 2021) و پیشتر در مورد دیگر پهن‌برگان مانند راش (Oladi et

al., 2014) و توسکا (Oladi et al., 2016) نیز نشان داده شده بود؛ به این معنا که ارتباط درونی بین ویژگی‌های آناتومی در مورد گونه‌های پهن‌برگ متأثر از سن، ابعاد درخت و رویشگاه نیست و تحت تأثیر عوامل درونی (ژنتیکی) کنترل می‌شود. در بین ویژگی‌های بافت چوبی، تغییرات اندازهٔ آوندها در زبان‌گنجشک مستقل از تغییرات دیگر ویژگی‌های آناتومی و متأثر از مؤلفهٔ متفاوتی است. در پژوهش‌هایی که با روش‌های خوشه‌بندی یا تحلیل مؤلفهٔ اصلی به بررسی ارتباط ویژگی‌های آناتومی بافت چوبی پهن‌برگان پرداخته‌اند، اغلب اندازه یا قطر آوندها در دستهٔ جداگانه و مستقلی از دیگر ویژگی‌ها قرار گرفته است؛ درحالی که پهنای حلقهٔ رویش و تعداد آوندها ارتباط بسیار نزدیک ولی معکوسی با یکدیگر نشان داده و در کنار تخلخل حلقه، در گروهی دیگر دسته‌بندی شده‌اند (Oladi et al., 2014; Islam et al., 2019; Zimmermann et al., 2021). با بررسی روند تغییرات اندازه آوندها به‌طور معمول سیگنال‌های محیطی‌ای را می‌توان استخراج کرد که در تغییرات پهنای حلقهٔ رویش یا دیگر ویژگی‌های آوندی دیده نمی‌شود (Fonti et al., 2009; Bayramzadeh et al., 2008). با این‌حال، در مورد عامل اصلی محیطی اندازهٔ آوندها اتفاق نظر وجود ندارد. دمای هوا در اشکال مختلف آن (دمای میانگین، کمینه یا بیشینه) و دسترسی به منابع آب (بارندگی، رطوبت نسبی هوا و خاک)، دو عامل اصلی تأثیرگذار بر ویژگی‌های آناتومی بافت چوبی درختان جنگلی شناخته می‌شوند. با این‌حال، نحوهٔ ارتباط این دو عامل با رویش عرضی و ویژگی‌ها آوندی، در بین گونه‌های مختلف (Matisons et al., 2015; Nola et al., 2020) و رویشگاه‌های مختلف (Gea-Izquierdo et al., 2013; Castagneri et al., 2017) اختلافات فراوانی دارد. حتی آن‌گونه که با پژوهشی در گونه‌ای زبان‌گنجشک (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) نشان داده شده، در یک رویشگاه و در گذر چند دهه، ممکن است نحوهٔ پاسخ متغیرهای رویشی و آوندی یک گونه به عوامل اقلیمی تغییر کند (Zhu et al., 2021).

باور عمومی بر این است که در مناطق معتدله و سرد، افزایش آب در دسترس (بارندگی یا رطوبت نسبی هوا و خاک) و دما تأثیر مثبتی بر پهنای حلقهٔ رویشی و اندازهٔ آوندها دارد و برعکس سبب کاهش تعداد آوندهای تولیدی می‌شود (Martínez-Sancho et al., 2017). افزایش دما در این مناطق، به‌معنای آغاز زودتر فصل رویش و طولانی‌تر شدن آن است که خود به افزایش پهنای حلقهٔ شکل‌گرفته می‌انجامد. همچنین افزایش دما تولید جوانه‌ها (منبع هورمون اکسین) و بیان ژن‌های دخیل در انتقال اکسین را افزایش می‌دهد و در نهایت سبب ایجاد آوندهای درشت‌تری می‌شود (Schrader et al., 2003). ازآنجا که توان هدایت آب در آوندها با قطر آنها رابطهٔ مستقیم به توان ۴ دارد (Oladi et al., 2014)، با افزایش اندازهٔ آوندها، هدایت جریان شیرهٔ خام به‌شدت افزایش و نیاز به تعداد فراوان آوند کاهش می‌یابد و در نتیجه از تعداد آوندها کاسته می‌شود. وقتی آب در دسترس درخت افزایش یابد، خطر تنش خشکی و انسداد آوندی[1] کاهش می‌یابد و در نتیجه درخت برای افزایش کارایی انتقال سیال، آوندهای درشت‌تری تولید می‌کند. به‌عبارت دیگر در شرایط بهینه، درختان پهن‌برگ و به‌ویژه پهن‌برگان بخش‌روزنه‌ای چون زبان‌گنجشک، به تولید آوندهای بزرگ‌تر و کمتر تمایل دارند (Zhu et al., 2021). این گزاره‌ها در مقایسهٔ درختان دو رویشگاه مرتفع رامسر و ساری صادق است: دمای هوا در این دو رویشگاه مشابه است، ولی رویشگاه ساری خشک‌تر است؛ در نتیجه درختان این رویشگاه برای مقابله با تنش‌های آبی، آوندهای کوچک‌تر و بیشتری تولید می‌کنند (Tyree & Zimmerman, 2002). با این‌حال، نحوهٔ ترکیب اندازه و تعداد آوندها در درختان این دو رویشگاه به‌گونه‌ای است که تخلخل کلی حلقهٔ رویشی و هدایت هیدرولیکی ویژهٔ نسبی در آن دو شبیه یکدیگر شدند.

1. Embolism

میانگین رویش عرضی درختان در این دو رویشگاه نیز تفاوت چندانی نداشت. می‌توان خلاصه کرد که ویژگی‌های رویشی و کارایی سیستم آوندی درختان در این دو رویشگاه که در یک گرادیان رطوبتی ولی در ارتفاع و دمای یکسان رشد کرده‌اند یکسان‌اند.

در مقایسهٔ رویشگاه‌های پست و مرتفع رامسر، با افزایش ارتفاع، دما در رویشگاه مرتفع کاهش و بارندگی افزایش می‌یابد. با توجه به اینکه در هر دو رویشگاه، مجموع بارندگی سالیانه بیش از ۱۱۰۰ میلی‌متر است، هر دو رویشگاه‌های مرطوبی محسوب می‌شوند و رطوبت، عامل محدودکننده‌ای نیست. ولی اختلاف دما بین دو رویشگاه بیشتر است و از این‌رو اختلافات مشاهده‌شده بین رویش عرضی و ویژگی‌های آوندی درختان از این منظر تفسیر می‌شود. گرم‌تر بودن هوا در ارتفاع کم، سبب افزایش طول دورهٔ رویش و نرخ رشد عرضی درختان می‌شود (Oladi et al., 2011) و بدین‌سان پهنای حلقه‌های سالیانه افزایش می‌یابد. همان‌گونه که پیشتر نشان داده شد، تعداد آوندها و تخلخل حلقهٔ رویشی، متغیرهای همبسته با پهنای حلقه رویشی است که با آن ارتباط معکوسی دارند. از این‌رو این دو ویژگی نیز در رویشگاهِ پست رامسر، کمتر از رویشگاه مرتفع دیده شد. با در نظر گرفتن اصل کلی تأثیر مثبت دما بر اندازهٔ آوندها، انتظار بر این بود که درختان رویشگاه پست، آوندهای درشت‌تری داشته باشند. با این‌حال کوچک‌ترین آوندها در این رویشگاه دیده شد. برای تفسیر این تناقض باید دو نکته را مدنظر قرار داد: نخست اینکه اندازهٔ آوندها در مقایسه با ویژگی‌هایی همچون تعداد آوندها و پهنای حلقهٔ رویش، ثبات بیشتری دارد و کمتر متأثر از عوامل محیطی است (Oladi et al., 2014; Gea-Izquierdo et al., 2013;). از این‌رو ممکن است اندازهٔ آوندها تحت تأثیر عواملی درونی مانند تفاوت‌های ژنوتیپی درختان این رویشگاه با دیگر رویشگاه‌های بررسی‌شده بوده باشد که در این پژوهش در نظر گرفته نشده‌اند. نکتهٔ مهم‌تر این است که اثر افزایشی دمای محیط بر اندازهٔ آوندهای پهن‌برگان بخش‌روزنه‌ای، در رویشگاه‌هایی گزارش شده که همگی در عرض‌های جغرافیایی بالاتر و اقلیم‌های به‌مراتب سردتری قرار داشتند. برای نمونه میانگین دمای سالیانه در ۱۴ رویشگاهی که درختان زبان‌گنجشک آنها توسط Zhu et al. (2021) بررسی شد، بین ۳ تا ۷ درجهٔ سانتی‌گراد بود. دمای هوا و به‌ویژه دمای بیشینه اگر از حد آستانه‌ای گذر کند، اثر معکوس بر فیزیولوژی درخت خواهد داشت (Oladi et al., 2017). اگر اواخر زمستان یا در بهار، دمای بیشینهٔ روزانه از حدی بهینه که برای هر گونه متفاوت است (Way & Oren, 2010)، عبور کند، درخت برای پیشگیری از احتمال ایجاد حباب هوا در سامانهٔ آوندی و از کار افتادن آن، شیوهٔ محتاطانه‌تری را در پیش می‌گیرد و آوندهای کوچک‌تری تولید می‌کند. رویشگاه پست، رویشگاه گرمی است و از این‌رو، احتمال اعمال اثر منفی دما در این رویشگاه بیشتر است، درحالی که در رویشگاه مرتفع، دمای هوا کمتر از حد بهینه است و از این‌رو اثر مثبت دمای بیشتر، بهتر دیده می‌شود (Way & Oren, 2010).

میانگین اندازهٔ فیبرها در سه رویشگاه، اختلاف معنی‌داری نداشت. این نتیجه برخلاف یافتهٔ Nazari et al. (2020) است که ارتفاع از سطح دریا و دما را عامل تأثیرگذاری بر طول فیبرهای بلوط ایرانی در جنگل‌های زاگرس گزارش کرده‌اند. افزایش ارتفاع اغلب موجب کوتاه‌تر شدن طول الیاف می‌شود (Erşen Bak & Merev, 2016). با این‌حال تأثیر رویشگاه و شرایط آب‌وهوایی بر بیومتری فیبرهای برخی پهن‌برگان، به وضوحِ تأثیراتشان بر ویژگی‌های آوندی و رویشی نیست و ارتباط آلومتری بین اندازهٔ درخت و طول فیبر، ممکن است تأثیر مهم‌تری داشته باشد (Aguilar-Rodríguez et al., 2006).

نتیجه‌گیری

درمجموع می‌توان نتیجه گرفت که تنها بخشی از فرضیهٔ نخست پژوهش مبنی بر کاهش رویش عرضی

و افزایش تعداد آوندها با افزایش ارتفاع از سطح دریا (کاهش دما)، تأیید می‌شود و بخش دیگر آن (کوچک‌تر شدن اندازهٔ آوندها با افزایش ارتفاع) را نمی‌توان تأیید کرد. فرضیهٔ دوم مبنی بر کوتاه‌تر بودن فیبرها در رویشگاه مرتفع‌تر نیز رد می‌شود، زیرا اختلافی بین طول الیاف در هر سه رویشگاه از نظر آماری مشاهده نشد و فرضیهٔ سوم دال بر اثر مهم‌تر گرادیان بارندگی (طول جغرافیایی) بر ویژگی‌های بافت چوبی در مقایسه با اختلاف ارتفاع از سطح دریا (اختلاف دما) نیز نادرست بوده است. به‌طورکلی، در منطقهٔ غربی و مرکزی هیرکانی، اثر ارتفاع از سطح دریا که به‌شکل کاهش دما خود را نشان می‌دهد بر رشد عرضی و سامانهٔ آوندی درختان زبان‌گنجشک بیش از گرادیان رطوبتی (طول جغرافیایی) است. پیشتر نشان داده شده بود که اگر اقلیم منطقه، خشک یا نیمه‌خشک نباشد، دما عامل مهم‌تری در تعیین پهنای حلقهٔ رویش و ویژگی‌های آوندی چوب‌آغاز زبان‌گنجشک است (Zhu et al., 2021). با آنکه در حال حاضر رشد عرضی درختان در رویشگاه پست بهتر است، در سناریوهای اقلیمی که افزایش دما را در سال‌های آینده پیش‌بینی کرده‌اند، گرم‌تر شدن هوا تأثیر نامطلوبی بر عملکرد سیستم آوندی و هدایت هیدرولیکی درختان جلگه‌ای خواهد گذاشت و قدرت رقابت آنها را کاهش خواهد داد.

سپاسگزاری

از ادارهٔ منابع طبیعی و آبخیزداری شهرستان رامسر بابت همکاری در تهیهٔ نمونه‌ها، از آقای دکتر مهدی نادی عضو هیأت علمی گروه مهندسی آب دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری بابت در اختیار قرار دادن داده‌های آب‌وهوایی و از آقای مهندس احسان خدیو بابت کمک در تهیهٔ نمونه‌های رویشگاه ساری سپاسگزاری می‌شود.

References

Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T., & López-Mata, L. (2006). Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. *Trees*, *20*(2), 253.

Bayramzadeh, V., Funada, R., & Kubo, T. (2008). Relationships between vessel element anatomy and physiological as well as morphological traits of leaves in *Fagus crenata* seedlings originating from different provenances. *Trees*, *22*(2), 217-224.

Bayramzadeh, V., & Safdari, V.R. (2019). *Application of ImageJ software in agricultural sciences and natural resources*. Tehran, Iranian Student Book Agency Publication.

Castagneri, D., Regev, L., Boaretto, E., & Carrer, M. (2017). Xylem anatomical traits reveal different strategies of two Mediterranean oaks to cope with drought and warming. *Environmental and Experimental Botany*, *133*, 128-138.

Erşen Bak, F., & Merev, N. (2016). Ecological wood anatomy of *Fraxinus* L. in Turkey (Oleaceae): Intraspecific and interspecific variation. *Turkish Journal of Botany*, *40*, 356-372.

Fonti, P., & García-González, I. (2008). Earlywood vessel size of oak as a potential proxy for spring precipitation in mesic sites. *Journal of Biogeography*, *35*(12), 2249-2257.

Fonti, P., Treydte, K., Osenstetter, S., Frank, D., & Esper J. (2009). Frequency-dependent signals in multi-centennial oak vessel data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *275*, 92–99.

Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., & Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, *185*(1), 42-53.

Franklin, G.L. (1945). Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, *155*(3924), 51-51.

García-Cervigón, A.I., Fajardo, A., Caetano-Sánchez, C., Camarero, J.J., & Olano, J.M. (2020). Xylem anatomy needs to change, so that conductivity can stay the same: xylem adjustments across elevation and latitude in *Nothofagus pumilio*. *Annals of botany*, *120.*

5(7), 1101-1112.

Gea-Izquierdo, G., Fonti, P., Cherubini, P., Martín-Benito, D., Chaar, H., & Cañellas, I. (2012). Xylem hydraulic adjustment and growth response of *Quercus canariensis* Willd. to climatic variability. *Tree Physiology*, *32*(4), 401-413.

Gea-Izquierdo, G., Battipaglia, G., Gärtner, H., & Cherubini, P. (2013). Xylem adjustment in *Erica arborea* to temperature and moisture availability in contrasting climates. *IAWA Journal*, *34*(2), 109-126.

Islam, M., Rahman, M., & Bräuning, A. (2019). Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, *265*, 412-423.

Martínez-Sancho, E., Dorado-Liñán, I., Heinrich, I., Helle, G., & Menzel, A. (2017). Xylem adjustment of sessile oak at its southern distribution limits. *Tree physiology*, *37*(7), 903-914.

Matisons, R., Jansons, J., Katrevičs, J., & Jansons, Ā. (2015). Relation of tree-ring width and earlywood vessel size of alien *Quercus rubra* L. with climatic factors in Latvia. *Silva Fennica*, *49*(4), 1-14.

Moradi, H., Naqinezhad, A., Siadati, S., Yousefi, Y., Attar, F., Etemad, V., & Reif, A. (2016). Elevational gradient and vegetation-environmental relationships in the central Hyrcanian forests of northern Iran. *Nordic Journal of Botany*, *34*(1), 1-14.

Najafi Harsini, F., Oladi, R., & Pourtahmasi, K. (2018). The mutual relationship between earlywood vessel features of persian oak (Quercus brantii Lindl.) and tree mortality. *Iranian Journal of Forest*, *10*(2), 167-179.

Nazari, N., Bahmani, M., Kahyani, S., Humar, M., & Koch, G. (2020). Geographic variations of the wood density and fiber dimensions of the Persian oak wood. *Forests*, *11*(9), 1003.

Nola, P., Bracco, F., Assini, S., von Arx, G., & Castagneri, D. (2020). Xylem anatomy of *Robinia pseudoacacia* L. and *Quercus robur* L. is differently affected by climate in a temperate alluvial forest. *Annals of Forest Science*, *77*(1), 1-16.

Oladi, R. (2014). Application of "ImageJ" for measuring vessel features of wood. *Proceedings of the second national conference on new technologies in the wood and paper industries*, 1-8.

Oladi, R., Pourtahmasi, K., Eckstein, D., & Bräuning, A. (2011). Seasonal dynamics of wood formation in Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forest, Iran. *Trees*, *25*(3), 425-433.

Oladi, R., Bräuning, A., & Pourtahmasi, K. (2014). "Plastic" and "static" behavior of vessel-anatomical features in Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in view of xylem hydraulic conductivity. *Trees*, *28*(2), 493-502.

Oladi, R., Nasiriani, S., Danekar, A., & Pourtahmasi, K. (2016). Inter-relations between tree-ring width and vessel features in black alder (*Alnus glutinosa*). *Iranian Journal of Wood and Paper Science*, *30*(2), 278-288.

Oladi, R., Elzami, E., Pourtahmasi, K., & Bräuning, A. (2017). Weather factors controlling growth of Oriental beech are on the turn over the growing season. *European Journal of Forest Research*, *136*(2), 345-356.

Pourbabaei, H., Salehi, A., Sadat Ebrahimi, S., & Khodaparast, F. (2021). The effects of altitude and the most important soil components on vegetation characteristics, Asalem watershed. *Iranian Journal of Forest*, *13*(3), 285-304.

Pourtahmasi, K., Lotfiomran, N., Bräuning, A., & Parsapajouh, D. (2011). Tree-ring width and vessel characteristics of oriental beech (*Fagus orientalis*) along an altitudinal gradient in the Caspian forests, northern Iran. *IAWA Journal*, *32*(4), 461-473.

Sagheb-Talebi, K., Pourhashemi, M., & Sajedi, T. (2014). *Forests of Iran: a treasure from the past, a hope for the future*. New York, London: Springer.

Schrader, J., Baba, K., May, S.T., Palme, K., Bennett, M., Bhalerao, R.P., & Sandberg, G. (2003). Polar auxin transport in the wood-forming tissues of hybrid aspen is under simultaneous control of developmental and environmental signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(17), 10096-10101.

Soleymanpour, M., Tabari Kouchaksaraei, M., & Kian, S. (2021). Germination, growth and seedling quality index of common ash in immature and mature seed. *Iranian Journal of Forest*, *13*(1), 1-13.

Tyree, M.T., & Zimmermann, M.H. (2002). *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Germany: Springer.

Way, D.A., & Oren, R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree physiology*, *30*(6), 669-688.

Yilmaz, M., Serdar, B., Altun, L., & Usta, A. (2008). Relationships between environmental variables and wood anatomy of *Quercus pontica* C. Koch (Fagaceae). *Fresenius Environmental Bulletin*, *17*(7), 902-910.

Zhu, L., Liu, S., Arzac, A., Cooper, D.J., Jin, Y., Yuan, D., & Wang, X. (2021). Different response of earlywood vessel features of *Fraxinus mandshurica* to rapid warming in warm-dry and cold-wet areas. *Agricultural and Forest Meteorology*, *307*, 108523.

Zimmermann, J., Link, R.M., Hauck, M., Leuschner, C., & Schuldt, B. (2021). 60-year record of stem xylem anatomy and related hydraulic modification under increased summer drought in ring-and diffuse-porous temperate broad-leaved tree species. *Trees*, 35(3), 919-937.

Iranian Journal of Forest
Vol. 14, No. 2, Summer 2022
pp. 185-199

Research Article

The effects of temperature and precipitation gradient on radial growth and vascular characteristics of *Fraxinus excelsior* L. in Hyrcanian forests

R. Oladi[1*], Z. Lamtarali[2], and K. Pourtahmasi[3]

[1] Associate Prof., Dept. of Wood Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
[2] M.Sc. Graduate of Wood Biology and Anatomy, Department of Wood Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
[3] Prof., Dept. of Wood Science and Technology, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

(Received: 15 October 2021; Accepted: 16 January 2022)

Abstract

Vascular characteristics of the xylem determine the efficiency of the hydraulic system in broadleaved trees. To investigate the effects of elevation and longitude (temperature and precipitation gradient) on radial growth and vascular properties of common ash (*Fraxinus excelsior*) xylem, samples were taken from trees located in two wet sites in Ramsar (300 and 1300 m.a.s.l) and a semi-dry site in Sari (1260 m.a.s.l) of Hyrcanian forests. Tree-ring width (TRW), as well as early- and latewood width, average size (AVLA) and the number of vessels per area (VF), tree-ring porosity, relative specific hydraulic conductivity (RSC), and fiber length were measured and compared in the last ten growth rings of selected trees. According to the results, variations in vessel size were independent of other features and were affected by a different component. Compared with the highland of Ramsar, trees at low altitudes had wider annual rings while having lower RSC, VF, and porosity. Surprisingly, with a decrease in altitude (increasing temperature), the size of vessels shrank, which can be attributed to the inverse effect of over-threshold temperature on tree physiology. Despite the differences in AVLA and VF in the two highland sites of Ramsar and Sari, the combination of two features was in a way that the porosity, RSC, and TRW of trees in the two sites became comparable. In general, it can be concluded that in the western and central Hyrcanian forests, the effect of altitude – manifested in a decrease in temperature - on the radial growth and vascular system of ash trees is more pronounced than the effect of precipitation gradient (longitude).

Keywords: Elevational gradient, wood anatomy, tree physiology, xylem conducting tissue, ash.

∗ Corresponding author Tel: +2632249311 Email: oladi@ut.ac.ir