

## پاسخ زنده‌مانی و رشد نهال‌های پده (*Populus euphratica olive*) به تنش

### غرقابی - شوری

صغری عزیزی<sup>۱</sup>، مسعود طبری کوچکسرای<sup>۲\*</sup>، سید احسان ساداتی<sup>۳</sup>

تاریخ دریافت: ۹۴/۳/۲۳

تاریخ پذیرش: ۹۴/۶/۳

#### چکیده

درخت پده (*Populus euphratica olive*) گونه‌ای است که به‌صورت طبیعی در حاشیه رودخانه‌های مناطق خشک و نیمه‌خشک رویش دارد که جایی که طغیان‌های فصلی و غرقابی خاک باعث پیشروی این درخت می‌شود. هدف از این تحقیق، بررسی زنده‌مانی، مشخصه‌های رویشی و تخصیص بیوماس نهال‌های پده تحت تنش ترکیبی غرقابی- شوری در ۵ سطح شاهد (بدون شوری- غرقابی)، غرقابی (۴ سانتی‌متر بالای سطح خاک) با غلظت شوری ۰، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl در قالب طرح کاملاً تصادفی به مدت ۱۲۰ روز در محیط گلخانه بود. در پایان دوره آزمایش، درصد زنده‌مانی نهال‌های غرقاب‌شده با غلظت ۰ و ۵۰ میلی‌مولار NaCl به ترتیب برابر با ۱۰۰ و ۸۸/۸۸ و با غلظت‌های ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl ۱۱/۱ و صفر بود. غرقابی با سطوح مختلف شوری باعث کاهش زنده‌مانی، مشخصه‌های رویشی و بیوماس نهال‌های پده نسبت به شاهد شد. این کاهش در سطح غرقابی با غلظت ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl بیشتر از دیگر سطوح بود. همچنین میزان بیوماس کل و تعداد ریشه نابجا در غرقابی با غلظت ۰ و ۵۰ میلی‌مولار بیشتر از سطح غرقابی با غلظت ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار بود. با توجه به نتایج این تحقیق می‌توان گفت این گونه، توانایی زنده ماندن و رشد در مناطق ساحلی، جلگه‌ای و حاشیه رودخانه‌های خشک و نیمه‌خشک کشور را که با آب‌های شیرین و شور تا ۵۰ میلی‌مولار NaCl غرقاب می‌شوند، دارد و می‌تواند برای احیای این مناطق مورد استفاده قرار گیرد. به‌منظور بررسی سازگاری کامل‌تر این گونه در محیط غرقابی- شوری، ادامه پژوهش توسط سایر محققان در دوره‌های طولانی‌تر و نیز در شوری بین ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار پیشنهاد می‌شود.

**کلمات کلیدی:** تنش غرقابی- شوری، زنده‌مانی، بیوماس ریشه، ریشه نابجا، رویش قطری.

۱. دانشجوی کارشناسی ارشد جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی نور، دانشگاه تربیت مدرس

۲. استاد گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی نور، دانشگاه تربیت مدرس / Email: mtabari@modares.ac.ir

۳. استادیار جنگلداری، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی مازندران

## مقدمه

شوری و غرقابی دو تنش غیرزیستی هستند که ترکیب این دو تنش، آثار بسیار مهمی بر رشد و توسعه گیاهان به‌ویژه در مناطق باتلاقی دارد. در اراضی با آب‌وهوای خشک و نیمه‌خشک، ماندابی شدن خاک عمدتاً باعث شوری خاک نیز خواهد شد. در مناطق ساحلی، مانداب‌ها، باتلاق‌ها، مرداب‌ها و حاشیه رودخانه‌ها، رشد گیاهان به دلیل وجود فاکتورهای غیرزیستی از جمله غرقابی با آب شور یا غیرشور تحت‌تأثیر قرار می‌گیرد و باعث به‌وجود آمدن نگرانی‌هایی بابت کاهش احتمالی پوشش گیاهی به دلیل سیلابی که از فرایندهای طبیعی و تغییرات هیدرولوژی تحمیلی حاصل می‌شود، می‌گردد (مارتین<sup>۱</sup> و همکاران ۲۰۱۱؛ آلن<sup>۲</sup> و همکاران، ۱۹۹۶). اثر نامطلوب شوری روی گیاهان عمدتاً به دلیل کاهش پتانسیل اسمزی محلول خاک و سمیت یون می‌باشد (مونس و تستر<sup>۳</sup>، ۲۰۰۸). پاسخ گیاهان به غرقابی بسته به زمان، دوره و عمق غرقابی و ژنوتیپ گیاه متفاوت است (فلور<sup>۴</sup>، ۲۰۰۸). کاهش اکسیژن خاک که ناشی از غرقابی می‌باشد، ممکن است باعث پوسیدگی ریشه، کاهش جذب آب و مواد غذایی شود که این امر منجر به کاهش عملکرد گیاه می‌شود (وانگ و جیانگ<sup>۵</sup>، ۲۰۰۷؛ لای<sup>۶</sup> و همکاران، ۲۰۱۱). بنابراین، بسیاری از گیاهان نمی‌توانند بدون اکسیژن آزاد برای بیش از چند ساعت یا چند روز زنده بمانند. ترکیب غرقابی و شوری می‌تواند منجر به کاهش رشد، زنده‌مانی، فتوسنتز، تعرق و همچنین کاهش انتقال کربوهیدرات‌ها و افزایش پیری برگ شود (گیو و پنینگس<sup>۷</sup>، ۲۰۱۲؛ جیمینو و همکاران<sup>۸</sup>، ۲۰۱۲؛ وانگ و جیانگ، جیانگ، ۲۰۰۷؛ بارت-لنارد<sup>۹</sup>، ۲۰۰۳) که میزان این کاهش بین بین گونه‌های مختلف متفاوت است.

ترکیب غرقابی- شوری می‌تواند باعث افزایش غلظت یون‌های  $Na^+$  و  $Cl^-$  در ساقه و برگ‌ها شود که ممکن است در

ابتدا باعث افزایش انتقال  $Na^+$  و  $Cl^-$  به ساقه شود و سپس رشد ساقه را کاهش دهد. پاسخ‌های سازگار به غرقابی و شوری ممکن است شامل تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی مانند تشکیل آثرانثیم، تولید ریشه‌های نابجا و املاح آلی مربوط و تنظیم جذب یون (کارتر<sup>۱۰</sup> و همکاران، ۲۰۰۵)، باز شدن مجدد روزنه‌ها و بهبود سریع هدایت برگ بعد از غرقابی خاک باشد (لای و همکاران، ۲۰۰۴). بنابراین برای احیا و توسعه حاشیه رودخانه‌ها، مناطق باتلاقی و تالاب‌ها به‌عنوان اکوسیستم‌های مهم طبیعی جهان، استفاده از پوشش گیاهی مناسب امری اجتناب‌ناپذیر است؛ طوری که در این راستا شناخت و معرفی گونه‌های سازگار و مقاوم، امری ضروری به‌نظر می‌رسد (اوساوا<sup>۱۱</sup> و همکاران، ۲۰۱۱؛ فرانسیس<sup>۱۲</sup> و همکاران، ۲۰۰۵).

دانش و اطلاع از چگونگی سازگاری گیاهان به ترکیب تنش‌های چندگانه متوالی و همزمان، نقش کلیدی بسیار مهمی در شناخت و درک اثر تغییرات اقلیمی آینده روی پوشش گیاهی دارد و در همین ارتباط مطالعاتی در رابطه با اثر تنش ترکیبی غرقابی- شوری در دنیا روی گونه‌های مختلف انجام شده است. از جمله می‌توان به مطالعه روی گونه‌های درختی *Fraxinus pennsylvanica* (کونر<sup>۱۳</sup> و همکاران، ۱۹۹۷)، *Melaleuca cuticularis* و *Casuarina obesa* (کارتر و همکاران، ۲۰۰۵) و گونه‌های درختچه‌ای *Myrica cerifer* (نایمن<sup>۱۴</sup> و همکاران، ۲۰۰۸) مربوط به مناطق اقلیمی مرطوب و *Jatropha curcas* (جیمینو و همکاران، ۲۰۱۲) مربوط به منطقه حاره و نیمه‌حاره اشاره کرد. اما تا به حال هیچ‌گونه گزارشی در داخل کشور در ارتباط با استفاده از چنین تنشی روی گونه‌های درختی و درختچه‌ای منتشر نشده است.

درخت پده (*Populus euphratica olive.*) گونه‌ای است که به‌صورت طبیعی در حاشیه رودخانه‌های مناطق خشک و نیمه‌خشک رویش دارد که جایی که طغیان‌های فصلی و غرقابی خاک باعث پیشروی این درخت می‌گردد و به دلیل سازگاری‌هایی که به آن اجازه رشد و زنده‌مانی در مناطق

1. Martin
2. Allen
3. Munns and Tester
4. Flowers
5. Wang and Jiang
6. Li
7. Guo and Pennings
8. Gimeno
9. Barrett-Lennard

10. Carter
11. Osava
12. Francis
13. Conner
14. Naumann

شنی و هدایت الکتریکی حدود ۲۵۰ میکروزیمنس بر متر بود. وقتی نهال‌ها به ارتفاع ۶۰-۷۰ سانتی‌متر رسیدند، تعداد ۴۵ نهال یکنواخت از لحاظ اندازه و فرم با میانگین قطر ۳/۴ میلی‌متر و میانگین ارتفاع ۶۳/۷ سانتی‌متر انتخاب و در گلدان‌های بزرگ‌تر (۵ لیتری با ابعاد ۲۴ × ۲۳ سانتی‌متر) با کاشت شدند و سپس تیمار تنش غرقابی با آب شیرین و سطوح مختلف آب شور در قالب یک طرح کاملاً تصادفی در ۵ تیمار و ۳ تکرار و در گلخانه با میانگین دمای حداقل و حداکثر محیط به ترتیب ۲۰ و ۳۶ درجه سانتی‌گراد و میانگین رطوبت حداقل و حداکثر به ترتیب ۲۱ و ۷۴ درصد اعمال شد. تیمارهای مورد استفاده در ۵ سطح شامل شاهد (بدون غرقاب و بدون شوری)، غرقابی غرقابی با شوری ۰ میلی‌مولار، غرقابی با شوری ۵۰ میلی‌مولار (۵ دسی‌زیمنس بر متر)، غرقابی با شوری ۱۰۰ میلی‌مولار (۱۰ دسی‌زیمنس بر متر) و غرقابی با شوری ۱۵۰ میلی‌مولار (۱۵ دسی‌زیمنس بر متر) طی یک دوره چهارماهه (اوایل مرداد تا اوایل آذر) انجام شد. برای اعمال تنش شوری از نمک NaCl استفاده شد و سطح غرقابی ۴ سانتی‌متر بالای سطح خاک گلدان بود.

برای اعمال هریک از سطوح غرقابی، حوضچه‌هایی با استفاده از بلوک ساخته و سطوح داخلی آن‌ها با پلاستیک پوشانده شد. سپس نهال‌های گلدانی در آن قرار داده شد و سطح آب حوضچه‌ها تا ۴ سانتی‌متر بالای خاک گلدان حفظ شد. برای جلوگیری از وارد شدن شوک ناگهانی به نهال‌ها، محلول نمک به‌طور تدریجی افزوده شد، یعنی برای سطح ۵۰ میلی‌مولار، روز اول تنش ۱۷ میلی‌مولار، سپس روز هفتم ۱۷ میلی‌مولار دیگر افزوده شد تا به ۳۴ میلی‌مولار رسید و روز چهاردهم ۱۶ میلی‌مولار دیگر اضافه شد تا به ۵۰ میلی‌مولار رسید. برای سطوح ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار نیز به ترتیب به سه غلظت ۳۴ و ۵۰ میلی‌مولاری تقسیم شدند که در روز اول، هفتم و چهاردهم این سه غلظت اضافه شدند (پزشکی<sup>۴</sup> و همکاران، ۱۹۸۹). در صورت کاهش آب در اثر تعرق، از طریق اضافه کردن آب در دفعات مختلف، شرایط غرقابی (چه با آب شیرین و چه با غلظت‌های مختلف نمک) حفظ شد. در

غرقابی و شور حاشیه رودخانه‌ها را می‌دهد، می‌تواند برای احیای چنین مناطقی مورد استفاده قرار گیرد. ایران با ۲۰۰۰۰ هکتار پده‌زار، از جمله مناطق رویش این درخت است. دامنه پراکنش آن از مناطق گرم نظیر استان‌های خوزستان و سیستان تا مناطق سرد نظیر آذربایجان و زنجان است (ثابتی، ۲۰۰۶). از خصوصیات بارز این گونه، تحمل بالای آن به خشکی و شوری خاک است (شیجی<sup>۱</sup> و همکاران، ۱۹۹۶). این گونه pH خاک را تا ۹/۹ تحمل کرده و در خاک‌های شنی-لومی آبرفتی و لومی-رسی رشد می‌کند (ویارت<sup>۲</sup>، ۱۹۸۸). پده کاربرد زیادی در حفظ و تثبیت حاشیه رودخانه‌ها، حفظ اکوسیستم طبیعی و پناهگاه حیات وحش و اهداف اقتصادی دارد (دانشور و همکاران، ۲۰۰۷). البته گفتنی است که در ارتباط با تأثیر غلظت‌های مختلف نمک روی برخی مشخصه‌های رویشی پده گزارشی توسط دانشور و همکاران (۲۰۰۷) منتشر شده است، طوری که اپتیمم رشد آن در خاک با شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد. با وجود این، در ارتباط با تأثیر تنش‌های ترکیبی غرقابی-شوری روی نهال این گونه، اطلاعی در خارج و داخل کشور در دسترس نیست. لذا چنین مطالعه‌ای می‌تواند ارزش‌های تنوریک و کاربردی را به دنبال داشته باشد، طوری که ارزیابی پاسخ این گونه به تنش ترکیبی غرقابی-شوری و تعیین مقاومت آن به این تنش‌ها برای کاشت در مناطق تحت تنش می‌تواند از اهمیت بسیاری داشته باشد. به همین منظور، این مطالعه در صدد یافتن چگونگی تغییرات زنده‌مانی، رشد و صفات رویشی نهال‌های پده تحت تنش غرقابی با سطوح مختلف شوری در یک آزمایش گلخانه‌ای است.

## مواد و روش‌ها

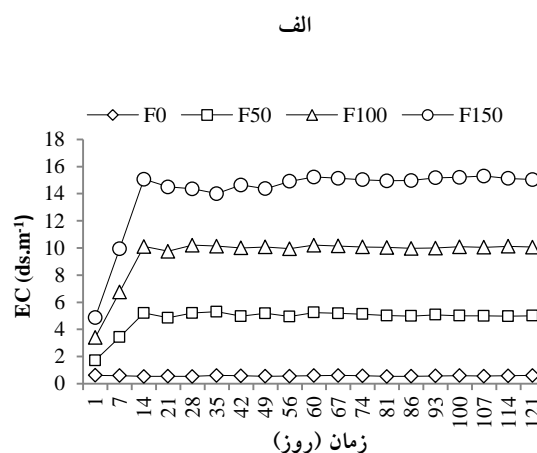
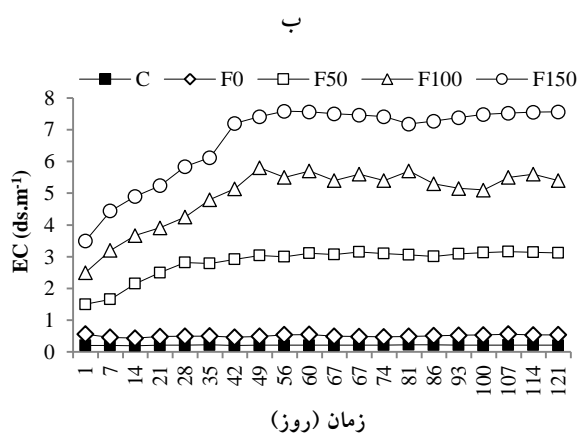
برای انجام این تحقیق قلمه‌های خشبی<sup>۳</sup> پده در فصل خزان (اواخر بهمن) تهیه و در گلدان‌های پلی اتیلنی ۲ لیتری کاشته شدند. خاک گلدان‌ها قبل از کاشت از نظر بافت و هدایت الکتریکی (EC) در سه تکرار آزمایش شد که دارای بافت لوم-

1. Shiji
2. Viart
3. Hardwood cutting

داشت و بعد از آن تا پایان دوره آزمایش تقریباً حالت ثابت داشت.

قطر نهال‌ها در ۵ سانتی متری بالای سطح خاک گلدان با دستگاه کولیس دیجیتالی اندازه‌گیری شد و با تفاضل از قطر اولیه (شروع آزمایش) به عنوان رویش قطری تعیین شد. ارتفاع نهال‌ها در پایان دوره آزمایش از سطح خاک گلدان تا محل جوانه انتهایی اندازه‌گیری شد و با تفاضل آن از ارتفاع نهال در شروع آزمایش، رویش طولی نهال برآورد گردید.

آب‌دهی برای تیمار شاهد سعی شد تا رطوبت خاک از ظرفیت زراعی تجاوز نکند و برای این کار گلدان‌ها هر ۲ روز به میزان ۱ لیتر آبیاری می‌شدند. به منظور شناخت روند تغییرات شوری آب و خاک، EC آب حوضچه‌ها و نیز خاک گلدان‌ها هفته‌ای یکبار آزمایش شد تا شوری مطابق مقدار در نظر گرفته شده برای هر تیمار تنظیم گردد و نتایج آن‌ها در طول دوره آزمایش در شکل (۱) (الف و ب) ترسیم شد. شایان ذکر است که هدایت الکتریکی خاک تا هفته ششم (روز ۴۲) روند افزایشی



شکل (۱): EC (هدایت الکتریکی) آب حوضچه‌ها (الف) و EC (هدایت الکتریکی) خاک گلدان‌ها. C = شاهد، F0 = غرقابی با صفر میلی مولار NaCl، F50 = غرقابی با ۵۰ میلی مولار NaCl، F100 = غرقابی با ۱۰۰ میلی مولار NaCl و F150 = غرقابی با ۱۵۰ میلی مولار NaCl.

برگ مشخص شد (یانگ<sup>۱</sup> و همکاران، ۲۰۰۷) و سپس سطح متوسط برگ، سطح ویژه برگ (سطح برگ روی وزن خشک برگ و وزن ویژه برگ (وزن خشک برگ روی سطح برگ) محاسبه گردید (یان و همکاران، ۲۰۰۹). شایان ذکر است که اندازه‌گیری پارامترهای فوق در انتهای ماه سوم انجام گرفت. برای اندازه‌گیری زنده‌مانی، شمارش نهال‌ها در هر ماه و نیز در پایان دوره (انتهای ماه چهارم) ثبت شد و بدین صورت عمل شد که نسبت تعداد نهال‌های باقی مانده در پایان آزمایش (S) به تعداد نهال‌های اولیه در زمان شروع آزمایش در هر تیمار (n) به صورت درصد به عنوان درصد زنده‌مانی (SP) منظور و مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت (رابطه ۱).

$$SP = \frac{S}{n} \times 100 \quad (1)$$

به منظور اندازه‌گیری بیوماس، از هر تکرار یک نهال از خاک خارج شد و پس از شست‌وشوی خاک اطراف ریشه و شمارش تعداد ریشه‌های نابجا، هریک از نهال‌ها به ۳ قسمت ریشه، ساقه و برگ تقسیم شد و در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک گردید (یان<sup>۱</sup> و همکاران، ۲۰۰۹)، سپس نهال‌ها با ترازوی دیجیتالی با دقت ۰/۰۰۰۱ گرم توزین شدند و بیوماس کل، بیوماس ریشه، ساقه و برگ آن‌ها تعیین شد و نسبت بیوماس ریشه به اندام هوایی (root/shoot)، نسبت بیوماس خشک ریشه به بیوماس کل و نسبت بیوماس خشک اندام‌های هوایی به کل محاسبه شد. همچنین تعداد ۴ برگ کاملاً توسعه‌یافته از بالاترین قسمت هر نهال از هر تکرار انتخاب و با استفاده از دستگاه Leaf Area Meter مساحت هر

تجزیه و تحلیل داده‌ها با نرم‌افزار SPSS نسخه ۱۷ و ترسیم نمودارها با نرم‌افزار Excel انجام گرفت. برای بررسی نرمال بودن داده‌ها از آزمون کولموگروف - اسمیرنوف و برای همگنی واریانس از آزمون لون استفاده شد. در صورت نرمال بودن داده‌ها از آزمون تجزیه واریانس و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون دانکن استفاده شد.

## نتایج

نتایج آزمون تجزیه واریانس یک‌طرفه (one-way ANOVA) نشان داد که بین تمام متغیرهای اندازه‌گیری شده اختلاف معنی‌داری وجود دارد. فقط در بیوماس خشک ریشه نابجا، نسبت بیوماس ریشه به اندام‌های هوایی و نسبت بیوماس ریشه به بیوماس کل اختلاف معنی‌داری وجود ندارد (جدول ۱).

نتایج مربوط به زنده‌مانی نهال‌های پده در انتهای ماه اول و دوم، حاکی از زنده بودن همه نهال‌ها در سطوح مختلف تیمار بود؛ اما نتایج مربوط به تجزیه واریانس در ماه‌های سوم و چهارم حاکی از اختلاف معنی‌دار درصد زنده‌مانی در سطوح مختلف تیمار بود. در ماه سوم درصد زنده‌مانی در سطوح

شاهد و غرقابی با آب شیرین بیشترین مقدار (۱۰۰ درصد) و در سطح غرقابی با ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl کمترین مقدار (۳۳/۳ درصد) بود، زنده‌مانی غرقابی با ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl به ترتیب به ۸۸/۸۸ و ۵۵/۵ درصد رسید. در پایان ماه چهارم نیز زنده‌مانی در سطوح شاهد و غرقابی با آب شیرین بیشترین مقدار (۱۰۰ درصد) و در سطح غرقابی با ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl کمترین مقدار (صفر) بود، در پایان این ماه زنده‌مانی سطوح غرقابی با ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl برابر ۸۸/۸۸ و ۱۱/۱ و صفر بود (شکل ۲).

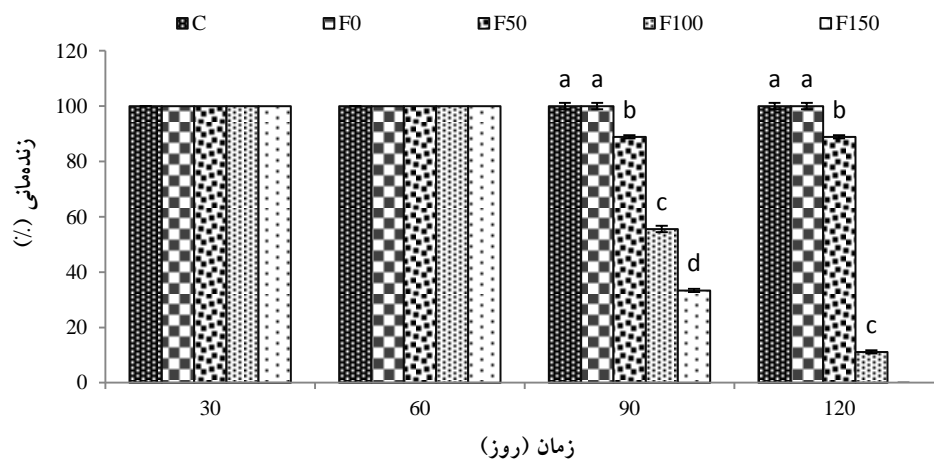
تنش غرقابی باعث کاهش رویش قطری نهال‌های پده شد (شکل ۳- A)؛ به طوری که مقدار رویش قطری در سطح شاهد بیشتر از سطوح دیگر بود و با افزایش سطح شوری رویش قطری کاهش یافت. اما بین سطوح غرقابی با ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. مقدار رویش ارتفاعی در سطح شاهد بیشترین مقدار بود و اختلاف زیادی با دیگر سطوح غرقابی داشت، ولی بین سطوح مختلف غرقابی تفاوتی وجود نداشت (شکل ۳- B).

جدول (۱): تجزیه واریانس یک‌طرفه (one-way ANOVA) صفات اندازه‌گیری شده نهال *Populus euphratica* در سطوح مختلف غرقابی در مدت ۹۰ روز

F-value	P-value	MS	d.f.	SS	صفات
۴/۴۳۰*	۰/۰۲۶	۱۳۵/۶۸۹	۴	۵۴۲/۷۵۷	رویش ارتفاعی
۱۲/۴۱۶*	۰/۰۰۱	۳/۱۳۰	۴	۱۲/۵۲۱	رویش قطری
۷/۲۳۶*	۰/۰۰۵	۱۳/۱۵۱	۴	۵۲/۶۰۵	سطح برگ
۴/۸۹۶*	۰/۰۱۹	۱۹۵/۱۴۶	۴	۷۸۰/۵۸۴	سطح مخصوص برگ
۵/۱۲۳*	۰/۰۱۷	۰/۰۰۰	۴	۰/۰۰۰	وزن مخصوص برگ
۱۶/۰۲۴*	۰/۰۰۰	۱/۰۴۳	۴	۴/۱۷۴	بیوماس خشک برگ
۲۳/۸۹۸*	۰/۰۰۰	۷۵/۶۵۸	۴	۳۰۲/۶۳۳	بیوماس خشک ساقه
۴/۸۷۰*	۰/۰۱۹	۲/۸۸۳	۴	۱۱/۵۳۴	بیوماس خشک ریشه اصلی
۳/۰۲۴ <sup>ns</sup>	۰/۰۷۱	۰/۰۱۰	۴	۰/۰۳۹	بیوماس خشک ریشه نابجا
۱/۶۴*	۰/۰۲۴	۲/۶۸۳	۴	۱۰/۷۳۱	بیوماس خشک ریشه کل
۱۹/۶۴۸*	۰/۰۰۰	۱۲۸/۹۸۱	۴	۵۱۵/۹۲۴	بیوماس خشک کل
۰/۲۲۲ <sup>ns</sup>	۰/۹۲۰	۰/۰۰۱	۴	۰/۰۰۲	نسبت بیوماس ریشه به اندام‌های هوایی
۰/۲۱۳ <sup>ns</sup>	۰/۹۲۵	۰/۰۰۰	۴	۰/۰۰۱	نسبت بیوماس ریشه به بیوماس کل
۸/۲۷۲*	۰/۰۰۳	۴۳/۵۶۷	۴	۱۷۴/۲۶۷	تعداد ریشه نابجا

\* و ns به ترتیب نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار و عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد است.

تنش غرقابی- شوری باعث کاهش بیوماس خشک کل (که حاصل جمع بیوماس برگ (شکل ۳- C)، ساقه (شکل ۳- D)، ریشه اصلی (شکل ۳- E) و ریشه نابجا (شکل ۳- F) بود) در سطوح مختلف غرقابی نسبت به شاهد شد. میزان



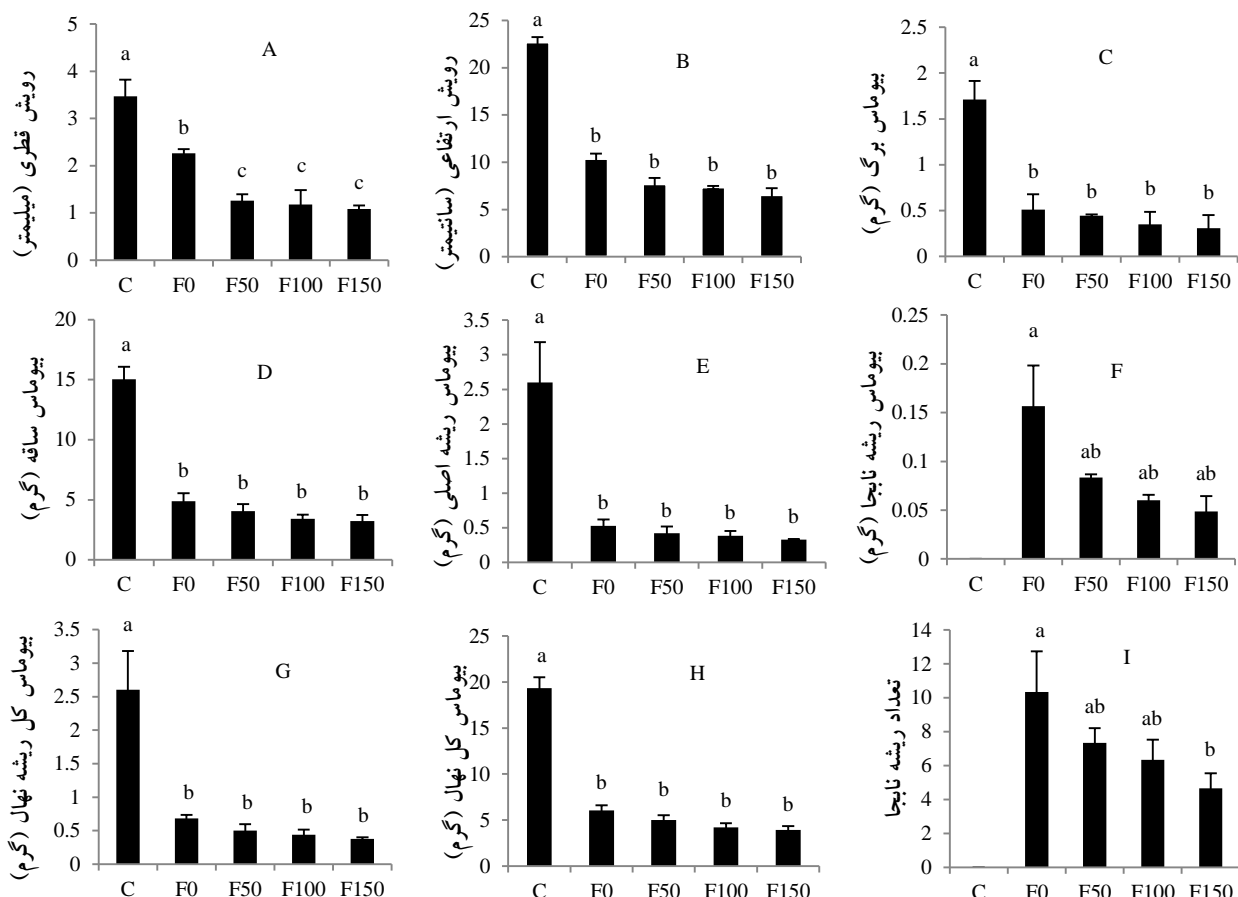
شکل (۲): درصد زنده‌مانی نهال‌های *Populus euphratica* در ماه‌های مختلف دوره آزمایش، تیمارهای C (شاهد)، F0 (غرقابی با صفر میلی مولار NaCl)، F50 (غرقابی با ۵۰ میلی مولار NaCl)، F100 (غرقابی با ۱۰۰ میلی مولار NaCl) و F150 (غرقابی با ۱۵۰ میلی مولار NaCl)

از طرف دیگر، غرقابی باعث ایجاد ریشه‌های نابجا شد که سطوح غرقابی با آب شیرین بیشترین بیوماس ریشه نابجا را داشت، این در حالی است که در سطوح مختلف غرقابی با آب شور میزان بیوماس خشک ریشه نابجا تغییری نکرد (شکل ۳- F). بیشترین تعداد ریشه‌های نابجا در سطح غرقابی با آب شیرین مشاهده شد و با افزایش سطح شوری از تعداد ریشه‌های نابجا کاسته شد (شکل ۳- I).

میانگین سطح برگ در سطح شاهد بیشترین مقدار بود، با این حال تفاوتی بین سطوح مختلف غرقابی وجود نداشت

(جدول ۲). سطح مخصوص برگ نیز در سطح شاهد بیشترین مقدار و در سطوح مختلف غرقابی تفاوتی نشان نداد. ترکیب تنش شوری و غرقابی باعث افزایش وزن مخصوص برگ شد (جدول ۲).

ترکیب غرقابی و شوری اثر معنی‌داری بر نسبت بیوماس ریشه به اندام‌های هوایی و نسبت بیوماس ریشه به بیوماس کل و تفاوتی نیز با شاهد نداشت (جدول ۲).



شکل (۳): مقایسه میانگین رویش قطری (A)، رویش ارتفاعی (B)، بیوماس برگ (C)، بیوماس ساقه (D)، بیوماس ریشه اصلی (E)، بیوماس ریشه نابجا (F)، بیوماس کل ریشه (G)، بیوماس کل نهال (H) و تعداد ریشه نابجا (I) نهال‌های *Populus euphratica* در سطوح مختلف تیمار در یک مدت ۹۰ روزه با استفاده از آزمون دانکن، تیمارهای C (شاهد)، F0 (غرقابی با صفر میلی مولار NaCl)، F50 (غرقابی با ۵۰ میلی مولار NaCl)، F100 (غرقابی با ۱۰۰ میلی مولار NaCl) و F150 (غرقابی با ۱۵۰ میلی مولار NaCl)

جدول (۲): مقایسه میانگین برخی صفات اندازه‌گیری شده نهال *Populus euphratica* در سطوح مختلف غرقابی با استفاده از آزمون دانکن با سطح اطمینان ۹۵ درصد. \* اعداد بعد از میانگین مقدار اشتباه معیار را نشان می‌دهد.

سطوح تیمار					صفات
F150	F100	F50	F0	C	
۲/۶۲±۰/۶۶ <sup>b</sup>	۳/۵۰±۰/۴۳ <sup>b</sup>	۳/۷۹±۰/۳۵ <sup>b</sup>	۴/۴۷±۰/۵۵ <sup>b</sup>	۸/۰۳±۱/۴ <sup>a</sup>	میانگین سطح برگ
۷۱/۳±۳/۰۱ <sup>b</sup>	۷۵/۶±۳/۲ <sup>b</sup>	۷۹/۸±۲/۹ <sup>b</sup>	۸۳/۱۸±۱/۹ <sup>ab</sup>	۹۲/۵±۲/۸ <sup>a</sup>	سطح مخصوص برگ (سانتی متر مربع بر گرم)
۰/۰۱۴±۰/۰۰ <sup>a</sup>	۰/۰۱۳±۰/۰۰ <sup>ab</sup>	۰/۰۱۲±۰/۰۰ <sup>ab</sup>	۰/۰۱۲±۰/۰۰ <sup>bc</sup>	۰/۰۱۰±۰/۰۰ <sup>c</sup>	وزن مخصوص برگ (گرم بر سانتی متر مربع)
۰/۱۱±۰/۰۲	۰/۱۲±۰/۰۲	۰/۱۲±۰/۰۳	۰/۱۳±۰/۰۱	۰/۱۴±۰/۰۳	نسبت بیوماس ریشه به اندام‌های هوایی
۰/۰۹±۰/۰۱	۰/۱۰±۰/۰۱	۰/۱۰±۰/۰۲	۰/۱۱±۰/۰۱	۰/۱۲±۰/۰۲	نسبت بیوماس ریشه به بیوماس کل

## بحث و نتیجه گیری

در تحقیق حاضر، گونه پده به مدت ۱۲۰ روز تحت تأثیر ترکیب تنش غرقابی - شوری قرار گرفت. نتایج حاصل از زنده‌مانی این پژوهش نشان داد که نهال‌های پده در پایان دوره در سطوح شاهد، غرقابی بدون شوری و غرقابی با ۵۰ میلی‌مولار NaCl از درصد زنده‌مانی بالایی برخوردار بودند (به ترتیب ۱۰۰، ۱۰۰ و ۸۸/۸۸ درصد). این در حالی بود که درصد زنده‌مانی نهال‌های سطوح غرقابی با ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl به ۱۱/۱ و صفر رسید. با توجه به نتایج حاصل از زنده‌مانی نهال‌های پده به تنش ترکیبی غرقابی-شوری می‌توان استنباط کرد که این گونه مقاوم به شرایط غرقابی بدون شوری و غرقابی با ۵۰ میلی‌مولار NaCl می‌باشد، اما در سطوح شوری خیلی بالا (۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl) از اواخر ماه سوم برگ‌های پده در این تیمارها شروع به ریزش کردند و بعد از ریزش، تعدادی برگ جدید ایجاد شد، اما در پایان ماه چهارم، توانایی مقابله با تنش ایجاد شده را نداشتند و از بین رفتند. به نظر می‌رسد در سطوح شوری خیلی بالا به دلیل اثر سمی یون‌های  $Na^+$  و  $Cl^-$  و همچنین به هم خوردن تعادل عناصر غذایی ناشی از این یونها رشد گیاه کاهش و مرگ گیاه اتفاق افتاده است (همایی، ۲۰۰۳).

ترکیب تنش غرقابی با آب شور باعث کاهش رشد در بیشتر صفات رویشی نهال‌های پده شد، طوری که نهال‌های پده با کاهش رویش قطری و ارتفاعی، سطح برگ، سطح مخصوص برگ، تولید ریشه‌های نابجا و افزایش زرد شدن برگ‌ها مواجه شدند، این در حالی بود که نهال‌ها در سطح شاهد از سطح برگ، میزان بیوماس خشک، رشد قطری و ارتفاعی مناسبی برخوردار بودند.

کاهش رویش قطری و ارتفاعی نهال‌های پده در شرایط غرقابی بدون شوری می‌تواند به علت مواجه شدن نهال با شرایط بی‌هوای خاک باشد که با نتایج شانکلین و کوزلوسکی<sup>۱</sup> (۱۹۸۵) روی گونه *Taxodium distichum* مطابقت دارد. در این تحقیق در محیط غرقابی - شوری نسبت به محیط غرقابی (با آب شیرین)، رویش قطری و ارتفاعی

بیشتر کاهش یافت. وان در موئزل<sup>۲</sup> و همکاران (۱۹۸۸) نیز نشان دادند که نرخ رشد نسبی ارتفاع نهال‌های غرقاب‌شده *Casuarina obesa* با افزایش سطح شوری کاهش می‌یابد. در میان عواملی که منجر به کاهش رشد تحت شرایط شوری می‌شوند، می‌توان به کمبود آب ریشه ناشی از کاهش پتانسیل اسمزی، سمیت یون‌های  $Na^+$  و  $Cl^-$  و عدم تعادل تنظیم‌کننده‌های رشد اشاره کرد (مونس و ترمات، ۱۹۸۶).

در این تحقیق، با افزایش سطح شوری تحت شرایط غرقابی بیوماس ریشه اصلی، بیوماس برگ، بیوماس ساقه، بیوماس ریشه به اندام هوایی، بیوماس ریشه به کل و همچنین بیوماس کل کاهش یافت. نتایج سایر مطالعات نیز حاکی از کاهش بیوماس برگ و بیوماس کل (پزشکی، ۱۹۹۲) بیوماس ساقه، بیوماس ریشه (جیمینو و همکاران، ۲۰۱۲)، بیوماس ریشه به اندام هوایی (پزشکی و همکاران، ۱۹۸۹) تحت تنش شوری به همراه غرقابی می‌باشد. گیاهانی که تحت تنش ترکیبی غرقابی - شوری رشد می‌کنند، یون‌های  $Na^+$  و  $Cl^-$  را از طریق جریان آوند چوبی انتقال می‌دهند که به نظر می‌رسد بیشترین تجمع این یونها در بافت ساقه باشد (بارت-لنارد و همکاران، ۱۹۹۹) طوری که در شرایط شوری بالا، غلظت زیاد یون‌های  $Na^+$  و  $Cl^-$  در ساقه می‌تواند باعث سمیت و عدم تعادل یونی شده (ماتویس و آتمان<sup>۳</sup>، ۱۹۹۹؛ مونس و تستر، ۲۰۰۸) و در نهایت منجر به کاهش رشد و مرگ گیاه گردد.

به طور کلی شرایط غرقابی باعث کاهش بیوماس خشک سیستم ریشه‌ای نهال‌ها می‌شود، حتی اگر ریشه‌های نابجا تشکیل شده باشند (یاماموتو<sup>۴</sup> و همکاران، ۱۹۹۵). تولید ریشه‌های نابجا یکی از سازگاری‌های مورفولوژیکی گیاهانی است که در شرایط غرقابی قرار دارند. زمانی که سیستم ریشه‌ای اصلی از بین رفته باشد، ریشه‌های نابجا عمل جذب آب، مواد معدنی و نقش تنفس را در شرایط کمبود اکسیژن به عهده دارند (کوزلوسکی، ۱۹۹۷، کائو و کونر<sup>۵</sup>، ۱۹۹۹؛ کوزلوسکی و پالاردی<sup>۶</sup>، ۲۰۰۲). ایجاد ریشه‌های نابجا تحت

2. Van Der Moezel

3. Maathuis and Amtmann

4. Yamamoto

5. Cao and Conner

6. Pallardy

1. Shanklin and Kozlowski



بی‌هوازی ریشه و اختلال در انتقال متابولیت‌های ریشه می‌باشد (کوزلوسکی، ۱۹۹۷؛ پزشکی، ۲۰۰۱).

شوری به همراه غرقابی دو تنش غیرزیستی هستند که احتمال وقوع این تنش‌ها در مناطق نیمه‌خشک دارای کشاورزی آبیاری شده (اسمدما و شیاتی<sup>۶</sup>، ۲۰۰۲)، مناطق با سفره‌های آب شور بالا (هاتون و همکاران<sup>۷</sup>، ۲۰۰۳)، و محیط‌های ساحلی متأثر از نفوذ آب دریا (ویلیامز<sup>۸</sup> و همکاران، همکاران، ۱۹۹۹) بیشتر است و باعث آسیب به گیاهان این مناطق می‌شود، لذا حفظ و احیای این مناطق امری ضروری و اجتناب‌ناپذیر است. با توجه به نتایج این تحقیق که حاکی از درصد زنده‌مانی بالاتر، رشد مناسب‌تر و تعداد بیشتر ریشه‌های نابجا و منافذ هیپرتروفی نهال‌های پده در سطوح غرقابی بدون شوری و غرقابی با ۵۰ میلی‌مولار NaCl نسبت به سطوح غرقابی با ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl می‌باشد و با توجه به دامنه پراکنش وسیع درخت پده در ایران، می‌توان اظهار داشت که این گونه می‌تواند برای احیای مناطق ساحلی، جلگه‌ای و حاشیه رودخانه‌های مناطق خشک و نیمه‌خشک ایران که با آب‌های شیرین یا شور که تا ۵۰ میلی‌مولار NaCl غرقاب می‌شوند، یکی از گونه‌های مناسب باشد. به‌منظور بررسی کامل‌تر در ارتباط با سازگاری این گیاه در محیط‌های غرقاب - شور در تحقیقات آتی پیشنهاد می‌شود، شوری بین ۵۰ تا ۱۰۰ میلی‌مولار نیز توسط پژوهشگران مورد بررسی قرار گیرد.

تنش ترکیبی غرقابی - شوری برای بسیاری از گونه‌ها از جمله *Taxodium distichum* و *Eucalyptus camaldulensis* گزارش شده است (وان در موئزل و همکاران، ۱۹۸۸؛ کراوسس<sup>۱</sup> و همکاران، ۱۹۹۹). در داخل کشور نیز محققانی چون ساداتی و همکاران (۲۰۱۱)، قنبری و همکاران (۲۰۱۱) و پاراد<sup>۲</sup> و همکاران (۲۰۱۳a) ایجاد ریشه‌های نابجا را به ترتیب در گونه‌های *Populus caspica* و *Populus deltooides* و *Fraxinus excelsior* تحت تنش غرقابی بدون شوری گزارش کرده‌اند. در تحقیق حاضر، حدود ۱۰ روز پس از غرقابی، ریشه‌های نابجا در تمامی سطوح غرقابی به‌وجود آمدند، طوری که با افزایش سطح شوری از تعداد و میزان بیوماس ریشه نابجا کاسته شد که مشابه نتایج مک کارون<sup>۳</sup> و همکاران (۱۹۹۸) روی گونه *Cephalanthus occidentalis* که مختص جنگل‌های ساحلی باتلاقی است، می‌باشد. در واقع تنش غرقابی به همراه شوری باعث سیاه شدن و از بین رفتن ریشه‌های اصلی، متوقف شدن تولید ریشه‌های جدید و تولید ریشه‌های نابجا گردید. تعداد و مقادیر کم بیوماس ریشه نابجا احتمالاً به‌علت وجود نمک تحت شرایط غرقابی است. تعداد کم ریشه‌های نابجا در سطوح شوری بالایی می‌تواند نشان‌دهنده توانایی کم گیاهان برای سازگاری به شرایط غرقابی در شوری با غلظت‌های بالا باشد (مک کارون و همکاران، ۱۹۹۸).

در این تحقیق، تنش غرقابی - شوری باعث کاهش سطح برگ نهال‌های پده شد. کاهش سطح برگ و تعداد برگ از پاسخ‌های متداول به تنش غرقابی هستند که برای بسیاری از گونه‌های درختی از جمله گونه‌های *Alnus maritime* (اسچراد<sup>۴</sup> و همکاران، ۲۰۰۵)، *Salix* و *Populus nigra* (فرانسیس و همکاران، ۲۰۰۵)، *Pyrus boissieriana* (پاراد و همکاران، ۲۰۱۳b)، *Alnus subcordata* (قنبری<sup>۵</sup> و همکاران، ۲۰۱۲)، *Quercus castaneifolia* (پاراد و همکاران، ۲۰۱۵) گزارش شده است. کاهش سطح برگ تحت شرایط غرقابی به علت تغییر فاکتورهایی مانند تنفس

1. Krauss
2. Parad
3. McCarron
4. Schrader
5. Ghanbary

6. Smedema and Shiati
7. Hatton
8. Williams

## منابع

- Allen, J.A., Pezeshki, S.R. و Chambers, J.L., 1996. Interaction of flooding and salinity stress on baldcypress (*Taxodium distichum*). *Tree Physiol* 16, 307-313.
- Barrett-Lennard, E.G., 2003. The interaction between waterlogging and salinity in higher plants: causes, consequences and implications. *Plant Soil* 253, 35-54.
- Barrett-Lennard, E.G., Ratingen Van, P., Mathie, M.H., 1999. The developing pattern of damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) due to the combined stresses of salinity and hypoxia: experiments under controlled conditions suggest a methodology for plant selection. *Aust J Agr Res* 50, 129-136.
- Cao, F.L., Conner, W., 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. *Forest Ecology and Management* 117, 211-220.
- Carter, J.L., Colmer, T.D., Veneklaas, E.J., 2005. Variable tolerance of wetland tree species to combined salinity and waterlogging is related to regulation of ion uptake and production of organic solutes. *New Phytol* 169, 123-134.
- Colmer, T.D., Conner, W.H., Gosselink, J.G., Parrondo, R.T., 1981. Comparison of the vegetation of three Louisiana swamp sites with different flooding regimes. *Am. J. Bot* 68, 320-331.
- Conner, W.H., McLeod, K.W., and McCarron, J.K., 1997. Flooding and salinity effects on growth and survival of four common forested wetland species. *Wetlands Ecology and Management* 5, 99-109.
- Daneshvar, H.D., Modirrahmati, A.R., Kiani, B., 2007. Effect of different levels of NaCl and CaCl<sub>2</sub> on growth and leaf, branch and root elements of *Populus euphratica* cutting. *Iranian Journal of Forest & Poplar Research* 14, 20-28.
- Flowers, T.J., 2008. Flooding tolerance in halophytes. *New Phytol* 179, 964-974.
- Francis, R.A., Gurnell, A.M., Petts, G.E., Edwards, P.J., 2005. Survival and growth responses of *Populus nigra*, *Salix elaeagnos* and *Alnus incana* cuttings to varying levels of hydric stress. *Forest Ecology and Management*, 210: 291-301.
- Ghanbary, E., Tabari, M., Sadati, S.E., 2011. Growth Characteristics of *Populus deltoides* seedlings under flood stress. *Journal of Plant Biology* 10, 47-58.
- Ghanbary, E., Tabari, M., González, E., Zarafshar, M., 2012. Morphophysiological responses of *Alnus subcordata* (L.) seedlings to permanent flooding and partial submersion. *International Journal Of Environmental Sciences* 2, 0976- 4402.
- Gimeno, V., Syvertsen, J. P., Simón, I., Nieves, M., Díaz-López, L., Martínez, V., García-Sánchez, F., 2012. Physiological and morphological responses to flooding with fresh or saline water in *Jatropha curcas*. *Environmental and Experimental Botany* 78, 47-55.
- Guo, H., Pennings, S.C., 2012. Mechanisms mediating plant distributions across estuarine landscapes in a low-latitude tidal estuary. *Ecology* 93, 90-100.
- Hatton, T.J., Ruprecht, J., George, R.J., 2003. Pre-clearing hydrology of the Western Australian wheatbelt: target for the future? *Plant and Soil* 257, 341-356.
- Homaei, M., 2003. Plant response to salinity, Iranian National Committee on Irrigation and Drainage, first edition, No. 58, Iran, Tehran, pp. 97.
- Kozłowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol Monogr* 1, 1-29.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical* 68, 270-334.
- Krauss, K.W., Chambers, J.L., Allen, J.A., Luse, B.P., DeBosier, A.S., 1999. Root and shoot responses of *Taxodium distichum* seedlings subjected to saline flooding. *Environmental and Experimental Botany* 41, 15-23.
- Li, S., Pesezki, S.R., Goodwin, S., Shields, F.D.J., 2004. Physiological responses of black willow (*Salix nigra*) cuttings to a range of soil moisture regimes. *Photosynthetica* 42, 585-590.
- Li, F., Li, Y.Z., Qin, H.Y., Xie, Y.H., 2011. Plant distribution can be reflected by the different growth and morphological responses to water level and shade in two emergent macrophyte seedlings in the Sanjiang Plain. *Aquat Ecol* 45, 89-97.

22. Maathuis, F.J.M., Amtmann, A., 1999. K<sup>+</sup> nutrition and Na<sup>+</sup> toxicity: the basis of cellular K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratios. *Ann Bot* 84, 123–133.
23. Martin, J., Fackler, P.L., Nichols, J.D., Lubow, B.C., Eaton, M.J., 2011. Structured decision making as a proactive approach to dealing with sea level rise in Florida. *Clim Chang* 107, 185–202.
24. McCarron, J.K., McLeod, K.W., Conner, W.H., 1998. Flooding and salinity stress of wetland woody species, buttonbush (*Cephalanthus occidentalis*) and swamp tupelo (*Nyssa sylvatica* VAIL. Bilfron). *The Society of Wetland Scientists* 18, 165–175.
25. Munns, R., Termaat, A., 1986. Whole plant response to salinity. *Aust J Plant Physiol* 13, 143–160.
26. Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanisms of saline tolerance. *Annu Rev Plant Biol* 59, 651–681.
27. Naumann, J.C., Young, D.R., Anderson, J.E., 2008. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological response to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*. *Environ. Exp. Bot* 63, 402–409.
28. Osava, T., Mitsuhashi, H., Niva, H., Ushimaru, A., 2011. The role of river confluences and meanderings in preserving local hot spots for threatened plant species in riparian ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21, 358–363.
29. Parad, G.A., Tabari, M., Sadati, S.E., 2013a. The response of survival, growth and biomass allocation of *Fraxinus Excelsior* L. seedlings to flooding stress. *Journal of Applied Biology* 26, 9–20.
30. Parad, G.A., Zarafshar, M., Striker, G.G., Sattarian, A., 2013b. Some physiological and morphological responses of *Pyrus boissieriana* to flooding. *Trees* 27, 1387–1393.
31. Parad, G.A., Tabari, M., Striker, G.G., Sadati, S.E., Nourmohamadi, K., 2015. Growth, morphology and gas exchange responses of two-year-old *Quercus castaneifolia* saplings to flooding stress. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 10.1080/02827581.2015.1072240, 1–10.
32. Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., Jr, W.H.P., 1989. Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas exchange and biomass partitioning. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 869–874.
33. Pezeshki, S., 1992. Response of *Pinus taeda* L. to soil flooding and salinity. *Ann Sci For* 49, 149–159.
34. Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plants responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 46, 299–312.
35. Sabeti, H., 2006. *Iran Forests, Trees and Shrubs*. Published by Yazd University, 806pp.
36. Sadati, S.E., Tabari, M., Assareh, M.H., Heidari Sharifabad, H., Fayaz, P., 2011. Response of *Populus caspica* Bornm. seedlings to flooding. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research* 19, 340–355.
37. Schrader, J.A., Gardner, S.J., Graves, W.R., 2005. resistance to water stress of *Alnus maritima*: intraspecific variation and comparisons to other alders. *Environmental and Experimental Botany* 53, 281–298.
38. Shanklin, J., Kozlowski, T.T., 1985. Effect of flooding of soil on growth and subsequent responses of *Taxodium distichum* seedlings to SO<sub>2</sub>. *Environ. Pollut* 38, 199–212.
39. Shiji, W., Binghao, C., Hugun, L., 1996. Euphrates poplar forest. *China Environmental Science Press*, 117p.
40. Smedema, L.K., Shiati, K., 2002. Irrigation and salinity: a perspective review of the salinity hazards of irrigation development in the arid zone. *Irrigation and Drainage Systems* 16, 161–174.
41. Van Der Moezel, P.G., Watson, L.E., Pearce-Pinto, G.V.N., Bell, D.T., 1988. The Response of Six Eucalyptus Species and *Casuarina obesa* to the Combined Effect of Salinity and Waterlogging. *Aust. J. Plant Physiol* 15, 465–74.
42. Viart, M., 1988. Mini monograph on *Populus euphratica*. *International Poplar Commission*, 110: 13p.
43. Wang, K., Jiang, Y., 2007. Waterlogging tolerance of kentucky bluegrass cultivars. *Hortscience* 42, 386–390.
44. Williams, K., Ewel, K.C., Stumpf, R.P., Putz, F.E., Workman, T.W., 1999. Sea-level rise and coastal forest retreat on the west coast of Florida, USA. *Ecology* 80, 2045–63.
45. Yang, Y., Liu, Q., Han, C., Qiao, Y.Z., Yao, X. Q., Yin, H.J., 2007. Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings. *Photosynthetica* 45, 613–619.
46. Yamamoto, F., Sakata, T., Terazawa, K., 1995. Physiological, morphological and anatomical

responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiology* 15, 713-719.

47. Yin, C., Pang, X., 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.