



دانشگاه گنبد کاووس
نشریه "حفاظت زیست بوم گیاهان"
دوره نهم، شماره هجدهم

<http://pec.gonbad.ac.ir>

علمی-پژوهشی

ریخت شناسی افرا کرکو (*Acer monspessulanum* L.) در برخی رویشگاه‌های ایران

وحیده پیام نور^{۱*}، علی ستاریان^۲، فرزانه مقبل اصفهانی^۳ و اکرم احمدی^۴

^۱ دانشیار، دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان

^۲ دانشیار، گروه زیست شناسی دانشکده علوم پایه دانشگاه گنبد کاووس

^۳ دانش آموخته کارشناسی ارشد، دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان

^۴ استادیار پژوهش، بخش تحقیقات منابع طبیعی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱۰/۳۰

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۱۱/۲۳

چکیده

با هدف بررسی تنوع ریخت شناسی افرا کرکو (*Acer monspessulanum* L.) در ایران، پنج جمعیت از رویشگاه‌های مختلف (مازندران، اصفهان، لرستان، کهکلوپه و بویراحمر و گلستان) مورد مطالعه قرار گرفت. صفات ریخت شناسی برگ (طول برگ، عرض در ۱/۲ طول برگ، ضخامت برگ، عرض در ۱/۴ طول برگ، عرض در ۳/۴ طول برگ، طول رگبرگ راست، طول رگبرگ میانی، طول رگبرگ چپ، طول لب راست، طول لب میانی، طول لب چپ، طول دمبرگ، سینوس، شکل قاعده برگ، شکل نوک برگ، شکل پهنک، طول نسبی دمبرگ)، روزنه (طول، عرض، مساحت، نسبت طول به عرض، محیط، تراکم) و کرک در مناطق ۵ گانه نامبرده مورد بررسی و مقایسه قرار گرفت. نتایج نشان داد نوع کرک در رویشگاه‌های مختلف تفاوتی نداشتند و همه از نوع چند سلولی ساده بودند. در خصوص روزنه، اختلافات کمی بین جمعیت‌های مختلف مشاهده شد و همه جمعیت‌ها دارای روزنه از نوع پاراسیتیک بودند. به نظر می‌رسد کرک و روزنه صفات تشخیصی مناسبی برای افرا کرکو نباشند. در بررسی صفات برگ پایه‌های نمونه‌گیری شده از ۵ جمعیت در ۴ خوشه جدا تفکیک شدند. جمعیت یاسوج و مازندران خویشاوندی نزدیک‌تری نسبت به یکدیگر در مقایسه با سایر جمعیت‌ها داشته و جمعیت گرگان بیشترین پراکندگی را داشتند. بطور کلی، با توجه به صفات مورد بررسی می‌توان نتیجه‌گیری کرد که

* نویسنده مسئول: mnoori56@gmail.com

صفات برگ از قبیل صفات سینوس برگ، ضخامت برگ، عرض در ۳/۴ طول برگ، شکل پهنک، طول دمبرگ و شکل قاعده برگ بدلیل تاثیر پذیری کمتر از محیط می‌توانند به عنوان صفات متمایز کننده در گونه افرا کرکو مورد استفاده قرار گیرند.

کلمات کلیدی: افرا کرکو، تنوع ریخت شناختی، روزنه، برگ

مقدمه

مطالعات ریخت شناسی ابزار کارآمدی در جهت شناسایی تنوع ژنتیکی درون و بین گونه‌ای در جمعیت‌های طبیعی گیاهان است (Vesque, 1889). اگر چه صفات ریخت شناسی تحت تاثیر شرایط اقلیمی متفاوت از خود تنوع نشان می‌دهند اما برخی از صفات کمتر تحت تاثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرند و اهمیت آنها در مطالعات رده‌بندی در سطح گونه و جنس مورد تاکید می‌باشد (Amini et al., 2016, Jones and Wilkins, 1971).

جنس افرا به تیره *Aceraceae* تعلق دارد و بادارا بودن ۱۴۸ گونه درختی و درختچه‌ای خزان کننده و به ندرت همیشه سبزیکی از جنس‌های متنوع گیاهی محسوب می‌شود و پراکنش وسیعی در مناطق معتدله، معتدله شمالی و حاره‌ای کره زمین دارد (Van gelderen et al., 1994). این جنس در ایران دارای ۱۲ گونه (ثابتی، ۱۳۷۳) و در برخی از منابع ۱۰ گونه (ریشنگر، ۱۹۸۲، قهرمان، ۱۳۷۳ و مظفریان ۱۳۸۳) می‌باشد که در جنگل‌های شمال تا ارتفاع ۲۰۰۰ متری و همچنین، در غرب و جنوب ایران پراکنش دارد (کریمی، ۱۳۸۷). گونه کیکم یا کرکو با نام علمی *Acer monspessulanum* L یکی از گونه‌های مهم خانواده افرا (*Aceraceae*) است (Amini et al., 2016). زیر گونه‌های آن شامل کیکم کردستانی (*Acer monspessulanum* subsp. *assyriacum*)، کیکم قفقازی (*Acer monspessulanum* subsp. *ibericum*) سیاه کرکو یا کیکم ترکمن (*Acer monspessulanum* subsp. *turcomanicum*)، کیکم شیرازی (*Acer monspessulanum* subsp. *cinerascens*) و کیکم ایرانی (*Acer monspessulanum* subsp. *persicum*) می‌باشد (ثابتی، ۱۳۷۳ و مظفریان، ۱۳۸۳). خواب دوگانه بذور این گونه از یک طرف و مشکلات ناشی از خشکسالی و قارچ‌های همراه بذور از طرف دیگر باعث شده تکثیر طبیعی آن دچار مشکل شده و جزو گونه‌های در معرض خطر انقراض (Amini et al., 2016) قرار گیرد. اکبریان و همکاران (Akbarian et al., 2011) اثر ارتفاع را بر ریخت‌شناسی برگ و روزنه (*Alnus subcordata* Mey) در جنگل‌های هیرکانی بررسی کردند و به این نتیجه رسیدند که تعداد دندان‌های برگ همبستگی مثبت و تیغه برگ، طول دمبرگ و طول روزنه همبستگی منفی با افزایش ارتفاع دارند. در این بررسی از تجزیه به مولفه اصلی برای تعیین

مهمترین صفات در تفکیک این مناطق استفاده کردند و به این نتیجه رسیدند که شکل پایه برگ صفت ارزشمندی در طبقه‌بندی جنس توسکا می‌باشد.

از جمله مطالعات ریخت‌شناسی انجام شده می‌توان به مطالعه والکاما و همکاران (Valkama et al., 2003) اشاره نمود که گونه‌های توس فلاند را از نظرساختار کرک برگ مورد مقایسه قرار دادند و در آخر به این نتیجه رسیدند که ساختار و تراکم توزیع کرک برگ نشانگرهای تاکسونومیک خوبی برای گونه‌های توس می‌باشد. هوندن و همکاران (Hovenden et al., 2004) تاثیر ژنوتیپ را در مورفولوژی برگ تایید کردند و عنوان کردند که ارتفاع در پراکنش گیاهان و همه متغیرهای ریخت‌شناسی آن به خصوص ضخامت و سطح برگ تاثیر بسزایی دارد.

همچنین، کواکیک و همکاران (Kovacic and Nikolic, 2005) رابطه بین ریخت‌شناسی برگ و فاکتورهای محیطی در گونه توس در ۵ منطقه بررسی کردند و به این نتیجه رسیدند که ۲ جمعیت از لحاظ ریخت‌شناسی نزدیک‌تر به هم با شرایط محیطی متفاوت قرار دارند، که مطالعات ژنتیکی در تکمیل آن بیان کرد این دو جمعیت دارای قدمت بیشتری نسبت به سایر مناطق هستند.

در سال ۲۰۰۶ نیز، ستاریان به مطالعه جامع بیوسیستماتیک جنس داغداغان در آفریقا پرداخت. ایشان با استفاده از نشانگرهای مولکولی و بررسی صفات ریز ریخت‌شناسی دانه گرده، آندوکارپ میوه، روزنه و کرک برگ توانست تعداد ۸ گونه داغداغان شناخته شده را به ۱۲ گونه افزایش دهد و کلید شناسایی جدیدی برای این جنس گزارش شد و ۳ نوع دانه گرده از این جنس مورد تایید قرار گرفت. پروین و همکاران (Parveen et al., 2000)، به بررسی ریز ریخت‌شناسی برگ (روزنه‌ها) در ۶۹ گونه از ۶۴ جنس متفاوت از ۲۸ خانواده در فلور پاکستان پرداختند و به این نتیجه دست یافتند که ۶ نوع روزنه متفاوت در این گونه‌ها مشهود است که ۵۴ گونه دارای روزنه آنموستیک می‌باشند.

همچنین، اکبریان و همکاران (Akbarian et al., 2011) اثر ارتفاع را بر ریخت‌شناسی برگ و روزنه (*Alnus subcordata* Mey) در جنگل‌های هیرکانی بررسی کردند. در این بررسی، ۱۰ منطقه در امتداد یک گرادیان ارتفاعی و از هر ناحیه ۶ درخت مورد بررسی قرار گرفت و به این نتیجه رسیدند که تعداد دندان‌های برگ همبستگی مثبت با افزایش ارتفاع دارد ولی تیغه برگ طول دم‌برگ و طول روزنه همبستگی منفی با افزایش ارتفاع دارند. در این بررسی از تجزیه به مولفه اصلی برای تعیین مهم‌ترین صفات در تفکیک این مناطق استفاده کردند و در آخر به این نتیجه رسیدند که شکل پایه برگ صفت ارزشمندی در طبقه‌بندی جنس توسکا می‌باشد.

با وجود ارزش بالای افرا کرکو در ترکیب و تنوع عناصر رویشی جنگل‌های شمال و غرب کشور و با توجه به فراهم بودن زمینه‌های پژوهشی فراوان، فقدان مطالعات بنیادی در زمینه بررسی خصوصیات مورفولوژیکی این گونه، برای حفاظت اصولی از غنای ژنتیک گیاهی آن بسیار محسوس است.

مواد و روش‌ها

پنج رویشگاه طبیعی افرا کرکو از جنگل هیرکانی و غرب شناسایی و در هر یک از مناطق (جدول ۱)، ۵ الی ۱۵ پایه بالغ، با فواصل حداقل ۱۰۰ متر از یکدیگر (Miles et al., 1995) انتخاب شدند. در اوایل تیرماه (زمان تکمیل برگ)، از هر درخت تعداد ده عدد برگ از قسمت بیرونی تاج جمع‌آوری و ۱۷ صفت مطابق با روش آس و همکاران (Aas et al., 1994) (۱۹۹۴) ارزیابی شد (جدول ۲). موقعیت ۵ گانه بر روی نقشه ایران در شکل شماره (۱) نشان داده شده است.



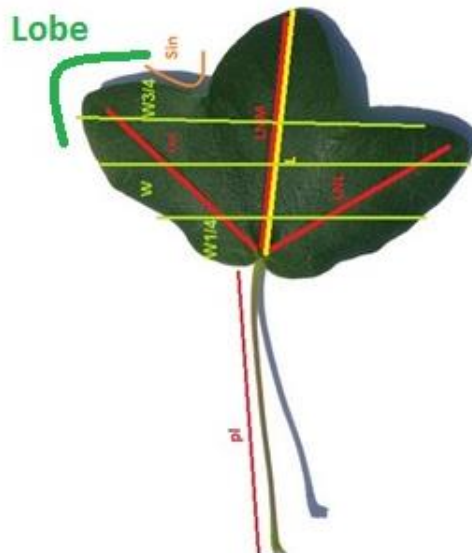
شکل ۱- موقعیت ۵ گانه رویشگاه طبیعی افرا کرکو بر روی نقشه ایران

جدول ۱- مشخصات نمونه‌های مورد مطالعه از افرا کرکو

جمعیت	استان	شهر	ارتفاع از سطح دریا	علامت اختصاری
۱	مازندران	چالوس	۱۲۰۰-۱۳۰۰	MAZ
۲	اصفهان	سمیرم	۸۰۰-۹۰۰	ES
۳	لرستان	درود	۱۰۰۰-۱۱۰۰	LO
۴	کهگیلویه و بویراحمد	یاسوج	۱۰۰۰-۱۲۰۰	YA
۵	گلستان	گرگان	۱۰۰۰-۱۱۰۰	G

جدول ۲- صفات مورد مطالعه در برگ افرا کرکو

شماره	صفت	مقیاس	علامت اختصاری
۱	طول برگ	میلی متر	LLa
۲	عرض در ۱/۲ طول برگ	میلی متر	LW
۳	ضخامت برگ	میلی متر	LT
۴	عرض در ۱/۴ طول برگ	میلی متر	W1/4
۵	عرض در ۴/۳ طول برگ	میلی متر	W3/4
۶	طول رگبرگ راست	میلی متر	LNR
۷	طول رگبرگ میانی	میلی متر	LNM
۸	طول رگبرگ چپ	میلی متر	LNL
۹	طول لب راست	میلی متر	LLR
۱۰	طول لب میانی	میلی متر	LLM
۱۱	طول لب چپ	میلی متر	LLL
۱۲	طول دمبرگ	میلی متر	PL
۱۳	سینوس لب میانی	میلی متر	DS
۱۴	شکل قاعده برگ	-	W1/4/W
۱۵	شکل نوک برگ	-	W3/4/W
۱۶	شکل پهنک	-	L/W
۱۷	طول نسبی دمبرگ	-	PL/L



شکل ۲- نحوه اندازه گیری صفات مورد مطالعه در برگ افرا کرکو

نحوه اندازه گیری صفات مورد مطالعه در برگ افرا کرکو در شکل ۲ آمده است. لازم به ذکر است که شکل برگ از تقسیم طول پهنک به حداکثر عرض پهنک و نیز شکل نوک برگ از رابطه عرض پهنک در ۰/۹ طول آن تقسیم بر حداکثر عرض پهنک محاسبه شد. جهت مطالعه روزنه برگ کرکو، برگ‌های خشک شده به مدت ۵ دقیقه در آب جوش قرار گرفتند و با استفاده از اسکالپل از سطح پشتی برگ‌ها برش‌های نازکی تهیه گردید. برش‌ها به مدت حدود ۵ دقیقه داخل آب ژاول قرار گرفتند. بعد از این زمان، نمونه‌ها با میکروسکوپ نوری عکس‌برداری شدند. صفات ریختی روزنه (جدول ۳) با استفاده از نرم افزار Image tools ver. 2.0 اندازه‌گیری گردید (یوسف زاده و همکاران، ۱۳۸۹).

جدول ۳- صفات ریختی مورد مطالعه روزنه

شماره	صفت	مقیاس	علامت اختصاری
۱	طول روزنه	میکرومتر	L
۲	عرض روزنه	میکرومتر	W
۳	مساحت روزنه	میکرومتر مربع	A
۴	نسبت طول به عرض روزنه	-	R
۵	محیط روزنه	میکرومتر	P
۶	تراکم روزنه (تعداد در میلی‌متر مربع)	-	D

جهت بررسی وجود اختلاف بین جمعیت‌های مختلف از نظر ریخت‌شناسی با یکدیگر، برای داده‌های کمی از آزمون‌های پارامتریک و جهت آنالیز صفات در جمعیت‌های مختلف از آزمون ANOVA استفاده شد. جهت تعیین اهمیت نسبی متغیرها در تشکیل خوشه‌ها، آزمون تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (Principal component analysis) انجام (Jackson, 1991) و در نتیجه سهم متغیرها در ایجاد واریانس مشخص و مهمترین فاکتورهای ریختی برای بررسی‌های تنوع ژنتیکی تعیین گردید. از طریق آنالیز خوشه‌ای (به روش Ward) گروه‌بندی‌ها انجام و تنوع در بین و درون جمعیت‌ها بررسی شد. همچنین، جهت طبقه‌بندی مشاهده‌ها به گروه‌های مجزا (با اطمینان به تعلق برخی پایه‌ها به گونه مشخص) آزمون آنالیز تشخیص (Discriminant analysis) مورد استفاده قرار گرفت.

نتایج

نتایج نشان داد کل صفات مورد مطالعه در بین جمعیت‌ها تفاوت معنی‌داری با هم داشتند (جدول ۴) ($p \leq 0.05$). نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد طول برگ، عرض برگ، ضخامت برگ، طول لب راست، طول لب میانی، طول لب چپ، طول رگبرگ راست، طول رگبرگ میانی، طول رگبرگ چپ در جمعیت گرگان و لرستان نسبت به سایر جمعیت‌ها از میزان بیشتری برخوردار بود. همچنین، بیشترین میزان ضخامت برگ، عرض در $1/4$ طول برگ، عرض در $3/4$ طول برگ، شکل قاعده برگ و شکل نوک برگ مربوط به جمعیت لرستان بود. علاوه بر این، در جمعیت گرگان صفت سینوس برگ نسبت به سایر جمعیت‌ها از میزان بیشتری برخوردار بود.

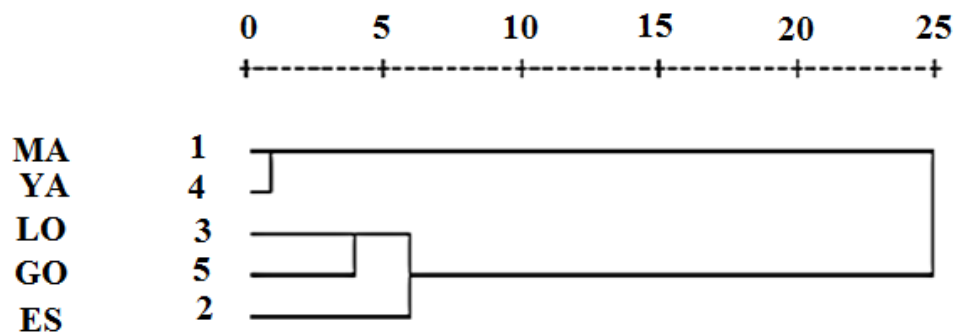
نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی حاکی از آن است که حدود $88/03$ درصد واریانس‌ها در ۳ مؤلفه اول توجیه شده بودند. به طوری که سهم مؤلفه اول $64/53$ درصد، مؤلفه دوم $17/00$ درصد و سهم مؤلفه سوم $6/47$ درصد بود. در رابطه با فاکتور اول صفاتی از قبیل طول برگ، عرض برگ، عرض در $1/4$ طول برگ، عرض در $3/4$ طول برگ، طول رگبرگ راست، طول رگبرگ چپ، طول رگبرگ میانی، طول لب راست، طول لب چپ، طول لب میانی، سینوس برگ دارای همبستگی و بیشترین سهم را در بین واریانس‌ها دارا بودند.

جدول ۴- آنالیز واریانس صفات مورد مطالعه برگ افرا کرکو در روبشگاه‌های مختلف (میانگین±انحراف معیار)

صفات	مازندران	اصفهان	لرستان	یاسوج	گلستان	سطح معنی داری
LL	16.87±2.86 ^c	25.40±3.96 ^b	36.0123±4.45 ^a	18.4843±2.830 ^c	35.51±8.94 ^a	0.00
LW	21.17±4.62 ^d	34.10±6.5 ^b	48.1367±8.75 ^a	26.4483±4.53 ^c	47.67±12.59 ^a	0.00
LT	0.20±.03569 ^c	0.10±0104 ^d	0.36±.07173 ^a	0.1070±.0141 ^d	23.90±075 ^b	0.00
W1/4	16.02±2.5 ^e	25.61±3.8 ^c	42.67±6.7 ^a	0.22.07±3.5 ^d	35.42±9.3 ^b	0.00
W3/4	7.53±2.15 ^e	13.14±2.09 ^c	22.70±3.53 ^a	10.1330±1.5 ^d	16.26±4.23 ^b	0.00
LLR	6.06±2.06 ^c	10.42±2.23 ^b	12.53±3.98 ^a	6.80±1.67 ^c	13.36±3.96 ^a	0.00
LLM	8.18±2.06 ^c	13.8713±2.50 ^b	17.88±3.64 ^a	8.6873±1.45 ^c	17.32±5.03 ^a	0.00
LLL	5.5±1.90 ^c	10.6±1.88 ^b	12.4±4.34 ^a	6.98±1.4 ^c	13.15±4.09 ^a	0.00
LNM	16.87±2.86 ^c	25.29±3.97 ^b	36.09±4.50 ^a	18.54±2.77 ^c	35.41±8.91 ^a	0.00
LNR	14.3±3.03 ^b	21.6±3.0 ^b	30.3±4.48 ^a	15.65±2.68 ^b	30.05±6.86 ^a	0.00
LNL	14.37±2.50 ^c	21.81±3.101 ^b	29.8±4.07 ^a	15.84±2.58 ^c	30.23±7.29 ^a	0.00
PL	7.61±2.61 ^d	30.64±12.54 ^b	19.02±5.75 ^c	9.36±2.14 ^d	44.94±11.08 ^a	0.00
W1.4/W	0.76±.092 ^c	0.76±.089 ^c	0.89±.083 ^a	0.83±.046 ^b	0.74±.062 ^c	0.00
DS	8.59±2.20 ^e	12.76±2.06 ^c	23.20±2.77 ^a	10.45±1.74 ^d	17.37±3.75 ^b	0.00
W3.4/W	0.36±.11 ^c	0.38±.04 ^b	0.47±06 ^a	0.38±.02 ^b	0.34±.03 ^c	0.00
L/W	0.81±.12 ^a	0.75±.07 ^b	0.75±.08 ^b	0.70±05 ^c	0.75±.06 ^b	0.00
PL/L	0.45±.152 ^b	1.17±.36 ^a	0.52±128 ^b	0.50±.061 ^b	1.24±.22 ^a	0.00

در رابطه با مولفه دوم ضخامت برگ، شکل نوک برگ، شکل قاعده برگ، طول نسبی دمبرگ، طول دمبرگ دارای همبستگی و بیشترین سهم را در بین واریانس‌ها دارا بود. در تبیین مولفه سوم، صفت شکل پهنک بیشترین واریانس را داشت. همچنین نمودار پراکنش پایه‌های درختی در فضای محور مختصات بر اساس دو مولفه حاصل، تجزیه به مولفه‌های اصلی توانست پایه‌های درختی جمعیت لرستان را از سایر جمعیت‌ها جدا کند. در بین جمعیت‌ها جمعیت یاسوج و مازندران همپوشانی بسیار زیادی داشتند. این در حالی است که بیشترین پراکندگی در جمعیت گرگان مشاهده شد (شکل ۳).

نتایج تجزیه خوشه‌ای بر اساس صفات مطالعه شده نشان داد پایه‌های نمونه‌گیری شده از ۵ جمعیت در ۴ خوشه جدا تفکیک شدند. به طوری که در خوشه اول تنها ۲ پایه از جمعیت لرستان قرار گرفت و سایر پایه‌ها تشکیل خوشه دوم را دادند. پایه‌های جمعیت گرگان و اصفهان در خوشه اول و چهارم پراکنده شدند به طوری که ۸۰ درصد جمعیت گرگان در خوشه اول و ۲۰ درصد در خوشه سوم قرار گرفت. این درحالی است که جمعیت اصفهان در خوشه اول ۲۰ درصد و در خوشه سوم ۸۰ درصد قرار داشت. در خوشه چهارم ۱۰۰ درصد پایه‌های مازندران و یاسوج قرار گرفتند. همچنین، نتایج آنالیز خوشه‌ای بر اساس میانگین صفات مورد مطالعه در ۵ جمعیت حاکی از آن است که جمعیت یاسوج و مازندران خویشاوندی نزدیک‌تری نسبت به همدیگر نسبت به سایر جمعیت‌ها داشتند (شکل ۴).



شکل ۴- دندروگرام حاصل از آنالیز خوشه‌ای بر اساس میانگین صفات جمعیت‌های مختلف؛ MA مازندران، YA یاسوج، LO لرستان، GO گرگان و ES اصفهان

نتایج آنالیز تشخیصی نشان داد ۹۰ درصد پایه‌ها به درستی طبقه‌بندی شده‌اند به طوری که از نمونه‌های مورد مطالعه از رویشگاه مازندران، ۹۳/۳ درصد در رویشگاه مازندران و ۶/۷ درصد در رویشگاه یاسوج قرار گرفت. از نمونه‌های مطالعه شده در اصفهان ۸۳/۳ درصد مربوط به همین رویشگاه و ۱۶/۷ درصد در رویشگاه یاسوج قرار گرفت (جدول ۵).

ضرایب استاندارد آنالیز تشخیص نشان داد صفات سینوس برگ، ضخامت برگ، عرض در ۳/۴ طول برگ، طول دمبرگ، شکل پهنک و شکل قاعده برگ نقش موثرتری در تفکیک جمعیت‌ها داشتند. همچنین تابع اول و دوم ۸۵ درصد واریانس را به خود اختصاص داده است که سهم تابع اول ۵۸ درصد می‌باشد. در رابطه با تابع اول، صفات سینوس برگ و ضخامت برگ بیشترین سهم را در بین واریانس‌ها داشتند و دارای همبستگی با یکدیگر بودند که بیانگر اهمیت نسبی این صفات در تفکیک جمعیت‌ها می‌باشد (جدول ۶).

جدول ۵- نتایج تطابق طبقه‌بندی درختان مطالعه شده بر اساس آنالیز تشخیص (پیش بینی) به گروه‌های واقعی

	مجموع	گرگان	یاسوج	لرستان	اصفهان	مازندران	رویشگاه
	100.0	0.0	6.7	0.0	0.0	93.3	مازندران
	100.0	0.0	16.7	0.0	83.3	0.0	اصفهان
درصد واقعی	100.0	0.0	0.0	96.7	0.0	3.3	لرستان
	100.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	یاسوج
	100.0	80.0	0.0	3.3	16.7	0.0	گرگان

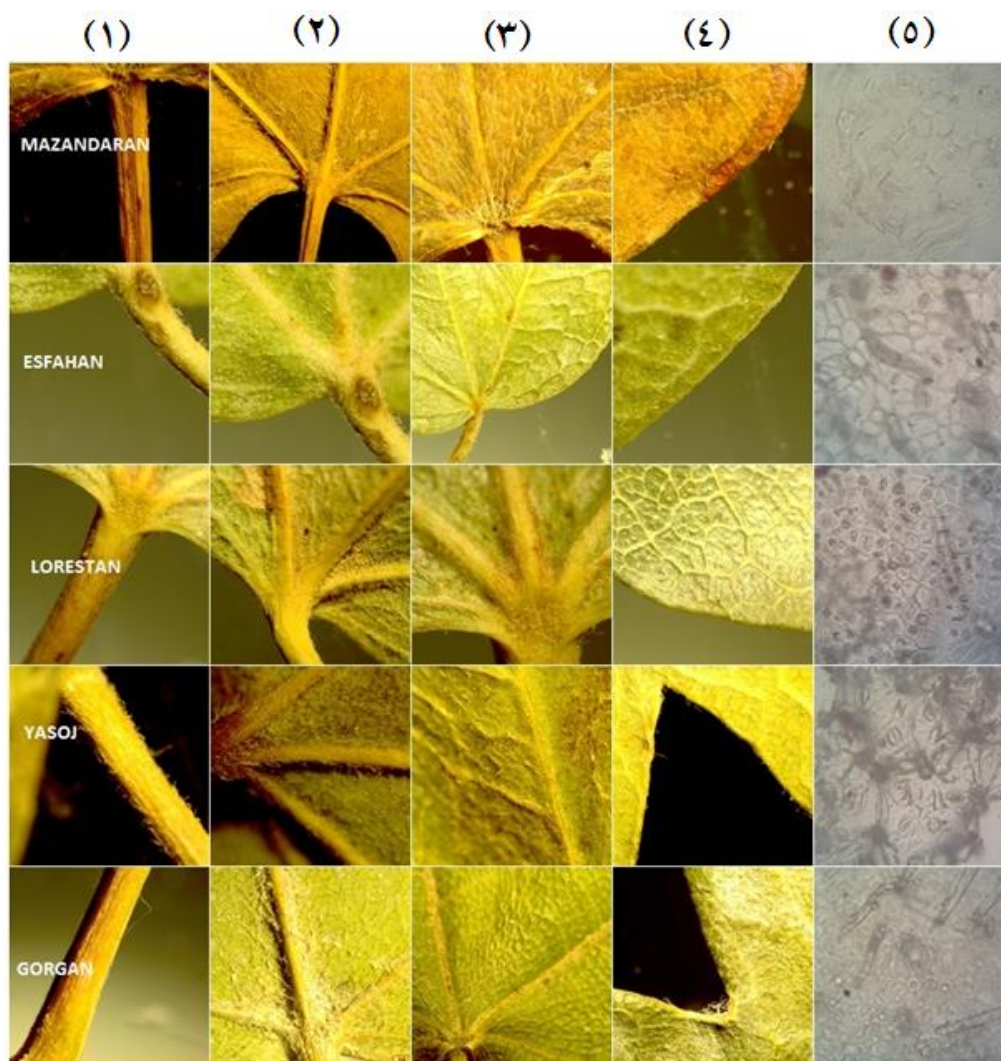
جدول ۶- ضرایب استاندارد شده تابع تشخیص

صفات	تابع			
	1	2	3	4
LT	0.574*	-0.068	-0.731	0.032
W3.4	0.305	0.097	0.835*	0.599
PL	-0.801	0.537	-0.766	-1.303*
DS	0.792*	0.034	-0.035	-0.138
L.W	0.071	0.200	-0.278	0.781*
PL.LL	0.324	0.547	0.619	1.106*
W1.4.W	-0.105	0.058	0.647*	-0.484
مقدار ویژه	7.627	3.634	1.552	.335
واریانس توجیهی	58.0	27.6	11.8	2.5
واریانس تجمعی	58.0	85.7	97.5	۱۰۰

*بزرگترین همبستگی مطلق بین هر متغیر و هر یک از توابع تشخیص

مطالعه صفت کرک در میان جمعیت‌های مختلف افرا کرکو نشان داد جمعیت یاسوج بیشترین میزان کرک را در سطح برگ دارد. بیشترین تراکم کرک دمبرگ مربوط به جمعیت اصفهان بود. این در حالی است که سطح پستی برگ‌های جمعیت‌های مختلف بجز جمعیت مازندران دارای کرک می‌باشد و وجود

کرک در سطح پشتی جمعیت مازندران فقط در محل اتصال رگبرگ‌های اصلی است. همچنین، وجود کرک در حاشیه برگ در تمام جمعیت‌ها بجز جمعیت لرستان و اصفهان دیده شد. تشخیص نوع کرک‌ها توسط میکروسکوپ نوری (مدل Olympus RFCAL-BH2) نشان داد که در تمام جمعیت‌ها کرک‌ها از نوع چند سلولی ساده بودند (شکل ۵).



شکل ۵- بخش‌های مختلف برگ در میان جمعیت‌های مختلف افرا کرکو: (۱) دم‌برگ، (۲) پشت برگ، (۳) سطح برگ، (۴) حاشیه برگ و (۵) روزنه.

صفات کمی روزنه

نتایج حاصل از مطالعه روزنه بر اساس آزمون واریانس یک طرفه حاکی از آن است که در تمام صفتهای مطالعه شده به غیر از صفت نسبت طول روزنه به عرض روزنه در بین جمعیت‌های مختلف تفاوت معنی‌دار مشاهده شد. مساحت روزنه در جمعیت‌های اصفهان، لرستان و یاسوج نسبت به دو جمعیت دیگر بیشتر بود؛ این در حالی است که تراکم روزنه در اصفهان نسبت به سایر جمعیت‌ها از میزان کمتری برخوردار بود (جدول ۷).

نتایج تجزیه خوشه‌ای بر اساس صفات روزنه حاکی از تقسیم جمعیت‌های مورد مطالعه به ۲ خوشه بود. به طوری که بیشتر پایه‌های جمعیت گرگان و مازندران تشکیل یک خوشه و سایر جمعیت‌ها یک خوشه را تشکیل دادند (شکل ۶).

جدول ۷- نتایج آنالیز واریانس مطالعه روزنه در جمعیت‌های مختلف (انحراف معیار ± میانگین)

معنی‌داری	سطح	گرگان	یاسوج	لرستان	اصفهان	مازندران	
0.00		351.21±48.6 ^b	428.66±69.7 ^a	425.6±47.8 ^a	452.62±67.8 ^a	339.89±57.20 ^b	A
0.00		69.03±4.38 ^b	75.78±6.71 ^a	76.43±3.33 ^a	79.26±4.40 ^a	68.10±5.08 ^b	P
0.00		23.53±1.76 ^c	26.47±2.24 ^{ab}	26.78±1.73 ^a	28.26±2.13 ^a	24.79±2.3 ^{bc}	L
0.01		20.18±1.81 ^{bc}	21.34±2.14 ^{ab}	21.57±1.44 ^a	22.17±1.69 ^a	18.76±1.59 ^c	W
0.57 ^{NS}		0.92±.02 ^a	0.93±.021 ^a	0.91±.04 ^a	0.90±.06 ^a	0.91±.04 ^a	R
0.00		39.1±1.6 ^a	38.80±1.85 ^a	39.70±1.61 ^a	29.70±1.63 ^b	38.00±1.63 ^a	D

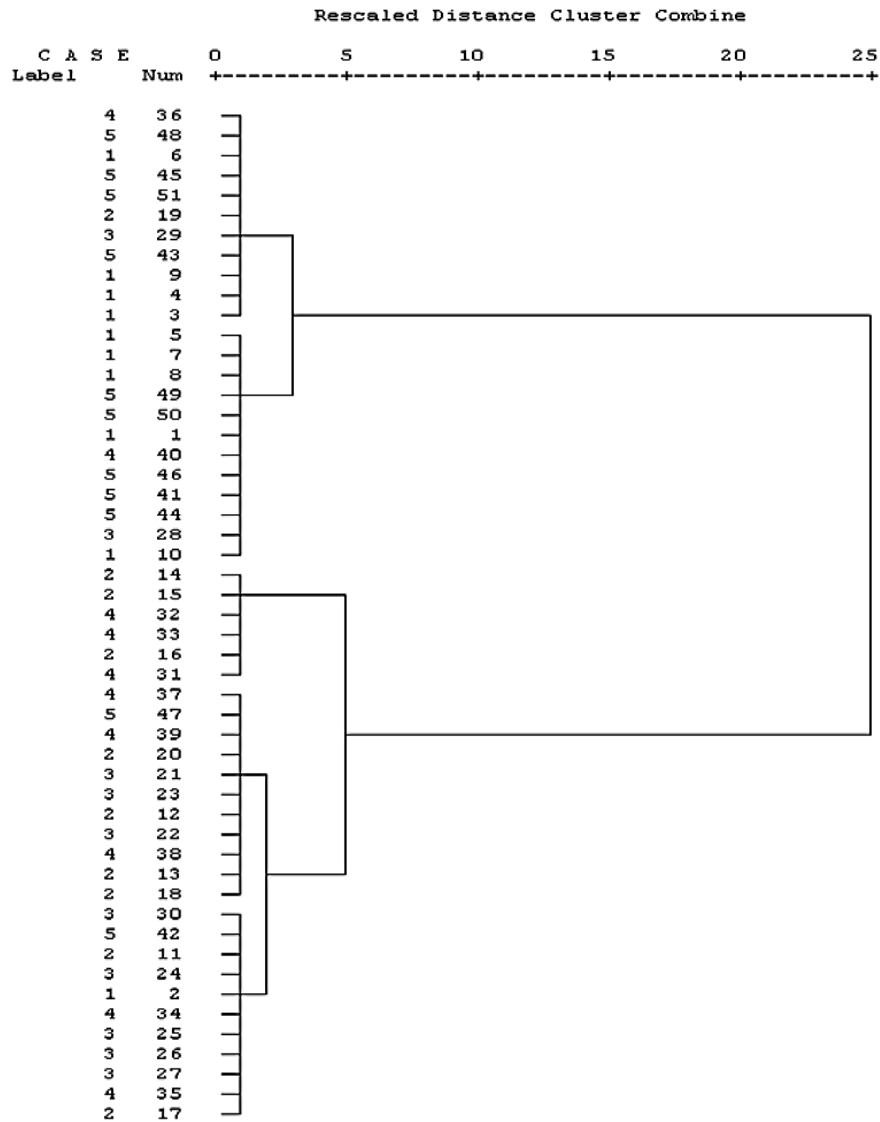
A: مساحت روزنه (میکرومتر مربع)، P: محیط روزنه (میکرومتر)، L: طول روزنه (میکرومتر)، W: عرض روزنه

(میکرومتر)، R: نسبت طول به عرض روزنه، D: تراکم روزنه (تعداد در میلی‌متر مربع)

شکل ۶- نتایج تجزیه خوشه‌ای بر اساس صفات روزنه

***** H I E R A R C H I C A L C L U S T E R

Dendrogram using Ward Method



نتایج آنالیزت تشخیص نشان داد که ۷۶ درصد پایه‌ها به درستی طبقه‌بندی شده‌اند. به طوری که از بین پایه‌های مورد مطالعه از رویشگاه مازندران ۷۰ درصد پایه‌ها در رویشگاه مازندران قرار گرفت. همچنین، از نمونه‌های مطالعه شده در اصفهان، ۷۰ درصد نمونه‌ها مربوط به همین رویشگاه و ۳۰ درصد در رویشگاه لرستان قرار گرفت. علاوه بر این، از پایه‌های مورد مطالعه در رویشگاه لرستان، ۸۰ درصد پایه‌ها داخل رویشگاه قرار گرفت (جدول ۸). همچنین، گروه‌بندی بر اساس دو مولفه اول تابع تشخیص جمعیت‌های مختلف را به دو گروه مجزا از لحاظ صفات روزنه تقسیم کرد (شکل ۷).

جدول ۸- نتیجه طبقه‌بندی نمونه‌ها از لحاظ صفات روزنه در رویشگاه‌های مختلف

کل	گرگان	یاسوج	لرستان	اصفهان	مازندران	رویشگاه	درصد واقعی
100.0	20.0	10.0	0.0	0.0	70.0	مازندران	درصد واقعی
100.0	0.0	0.0	30.0	70.0	0.0	اصفهان	
100.0	0.0	0.0	80.0	20.0	0.0	لرستان	
100.0	10.0	70.0	0.0	0.0	20.0	یاسوج	
100.0	63.6	9.1	0.0	0.0	27.3	گرگان	

همانطور که در جدول (۱۰) مشاهده می‌شود، ضرایب استاندارد آنالیز تشخیص نشان داد صفات تراکم روزنه و محیط روزنه نقش موثرتری در تفکیک جمعیت‌ها داشتند. همچنین تابع اول و دوم $96/7$ درصد واریانس را به خود اختصاص داده است که سهم تابع اول $87/8$ درصد می‌باشد. در رابطه با تابع اول، صفت تراکم روزنه و در رابطه دوم محیط روزنه بیشترین سهم را در بین واریانس‌ها داشتند و دارای همبستگی با یکدیگر بودند که بیانگر اهمیت نسبی این صفات در تفکیک جمعیت‌ها می‌باشد.

جدول ۱۰- ضرایب استاندارد شده تابع تشخیص

صفات	تابع			
	1	2	3	4
A	-1.775	-5.367*	0.102	-5.248
P	2.191	7.415*	-0.499	1.896
W	-0	-1.656*	1.441	1.859
L	-0.423	-0.521	-0.479*	1.916
R	0.743	2.054	-0.178	0.177*
D	0.969*	0.093	0.220	0.201
مقدار ویژه	7.421	0.752	1.552	0.335
واریانس توجیهی	87.8	8.9	2.4	1.0
واریانس تجمعی	87.8	96.7	99.0	100.0

*: داشتن اهمیت نسبی بیشتر صفت در تفکیک جمعیت‌ها

بحث

در تحقیق حاضر ریخت شناسی افرا کرکو (*Acer monspessulanum* L.) در پنج رویشگاه مورد بررسی قرار گرفت که با بررسی عوامل ایجاد کننده تنوع، مشخص شد که سهم بالایی از تنوع مشاهده شده مربوط به تفاوت بین پایه‌های درختی در داخل یک جمعیت بوده است. اگر چه وجود تنوع ریختی در داخل جمعیت‌های مختلف یک گونه به سبب حضور آن در شرایط محیطی مختلف، جهت سازگاری و استمرار حیات آن قابل انتظار است، اما زمانی که این تغییرات در داخل افراد یک جمعیت به حدی باشد که به راحتی از یکدیگر قابل تشخیص باشند، می‌توان از آنها به عنوان گونه‌های مجزا نام برد (Mayer and Eshlok, 1991). هر چند که صفات مورفولوژیک در شرایط اقلیمی متفاوت دچار تنوع می‌شوند (Jones and Wilkins, 1971; Oyeleke et al., 2004; Obiremi and Oladele, 2001).

اما برخی از صفات کمتر تحت تاثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرند و چنین صفاتی در رده بندی زیستی گیاهان و تفکیک گونه‌های مختلف از یکدیگر مورد استفاده قرار می‌گیرند. علاوه بر این، محققان بخشی از تنوع صفات مورفولوژیک برگ را ناشی از شرایط اقلیمی متفاوت و همچنین، تحت تاثیر خاک رویشگاه (رطوبت و دمای سالیانه)، طول فصل خشک و میزان حاصلخیزی خاک (Schimedt and Levin, 2003) و از طرفی بخشی دیگر را بدلیل وجود تنوع ژنتیکی بین جمعیت‌ها می‌دانند. بر اساس میانگین صفات برگ در ۵ جمعیت مشخص شد جمعیت یاسوج و مازندران نسبت به سایر جمعیت‌ها خویشاوندی نزدیک‌تری نسبت به یکدیگر دارند. بیشترین پراکندگی

نیز در جمعیت گرگان مشاهده شد. با توجه به شرایط آب و هوایی مشابه برای درختان واقع در یک جمعیت، عدم قرار گرفتن آنها در خوشه‌های مشابه، حاکی از تنوع بالا برای گونه افرا کرکو در سطح جمعیت و حتی می‌تواند فرضیه حضور زیرگونه‌های دیگر از کرکو علاوه بر زیرگونه های کیکم آشوری (یا کیکم کردستانی)، کیکم شیرازی (یا کیکم دشت ارژنی)، سیاه کرکو (یا کیکم قفقازی)، کیکم ایرانی (یا کیکم کرمانی) و کیکم ترکمنی (مظفریان، ۱۳۸۳) در ایران را تقویت نماید. در تحقیق حاضر، صفات اصلی متمایز کننده گروه‌ها شامل صفات سینوس برگ، ضخامت برگ، عرض در $3/4$ طول برگ، طول دمبرگ، شکل پهنک و شکل قاعده برگ می‌باشد. معمولاً تنوع و اختلاف در ابعاد برگ در ارتباط با رویشگاه‌ها و شرایط اکولوژیک حاکم بر آنها می‌باشد به طوری که سبب تفاوت معنی‌دار بین شرایط اکولوژیک و صفات ریختی برگ می‌شود (Linhart and Grant, 1996). با توجه به نتایج تحقیق، می‌توان به وجود تنوع به ویژه تنوع درون جمعیتی در صفات مورفولوژیک پی برد (Sattarian, 2006). لذا صفاتی همچون طول دمبرگ و شکل قاعده برگ که تاثیر پذیری کمتری از محیط دارند (زرافشار و همکاران، ۱۳۸۸)، می‌توانند به عنوان صفات متمایز کننده در تفکیک زیرگونه در گونه افرا مورد استفاده قرار گیرند چرا که صفاتی که دخیل در اندازه برگ هستند ممکن است متأثر از محیط و شرایط رویشگاه باشد.

کرک‌ها از جمله اجزای مهم در برابر تنش‌های محیطی، از قبیل خشکی و تابش اشعه‌های مضر هستند و ساختار و نوع آنها در مطالعات تاکسونومی کاربرد دارد (Agrawal and Fishbein, 2006). نوع کرک برگ‌ها در جمعیت‌های مورد مطالعه یکسان و از نوع چند سلولی ساده تشخیص داده شد. نوع کرک در برخی گونه‌ها (یوسف زاده ۱۳۹۰) از صفات مهم تاکسونومیک در شناسایی گونه‌ها محسوب شده و در برخی دیگر (چاپلاق پریدری و همکاران، ۱۳۹۱) نمی‌تواند صفت تفکیک کننده باشد. نوع کرک یک صفت تاکسونومیک است که ممکن است در برخی از گونه‌ها مانند نمدار صفت تفکیک کننده باشد (یوسف زاده ۱۳۹۰) و یا در برخی دیگر از گونه‌ها مانند ممرز صفت تفکیک کننده محسوب نگردد (چاپلاق پریدری و همکاران، ۱۳۹۱). با توجه به نتایج این تحقیق، تفاوتی در نوع کرک در رویشگاه‌های مختلف مشاهده نشد و در تمام جمعیت‌ها، نوع کرک از نوع چند سلولی ساده بودند. همچنین، در میان جمعیت‌های مختلف افرا کرکو، بیشترین تراکم کرک دمبرگ مربوط به جمعیت اصفهان بود که احتمالاً بدلیل خشکی منطقه می‌باشد بطوری که هرچه خشکی منطقه افزایش یابد برای مقابله با خشکی، میزان کرک‌ها افزایش می‌یابد. اقدام سطح پستی برگ‌های جمعیت‌های مختلف باستانی جمعیت مازندران، همه کرک دار بوده و وجود کرک در سطح پستی جمعیت مازندران فقط در محل اتصال رگبرگ‌های اصلی دیده شد. حاشیه برگ در سه جمعیت گرگان، یاسوج و مازندران کرک‌دار و در جمعیت لرستان و اصفهان فاقد کرک بود. بیشترین میزان کرک در سطح برگ مربوط به

جمعیت یاسوج بود. به نظر می‌رسد تنوع مشاهده شده در کرک در رویشگاه‌های مختلف گونه افرا کرکو در جهت سازگاری به شرایط محیطی است که مطابق با نظرات ژانگ و مارشال (Zhang and Marshall, 1995) است. لذا، می‌توان بیان کرد که این پارامتر معیار صحیحی در بررسی تنوع گونه در افرا کرکو نمی‌باشد.

روزنه از جمله صفات مهم دیگر در رده‌بندی گیاهان هستند که در میزان و کارایی گیاه در مصرف آب نقش مهمی را ایفا می‌کنند. تعداد و تراکم روزنه به علت ارتباط تنگاتنگ با خصوصیات رویشگاه در سطح گونه، جنس و واریته‌ها متفاوت هستند (Luo and Zhou, 2001). علاوه بر این، تیپ روزنه در برگ بالغ، نه تنها می‌تواند به عنوان یک صفت تشخیصی مد نظر قرار گیرد، بلکه در بسیاری موارد می‌تواند به عنوان شاخصی برای قرابت تاکسونومیک گونه‌های گیاهی نیز استفاده شود (Van Cotthem, 1970). در پژوهش حاضر تنها یک نوع روزنه برای جمعیت‌های مختلف کرکو، گزارش شد که نوع پاراسیتیک است که به عنوان ابتدایی‌ترین نوع روزنه برای گیاهان گلدار بویژه دو لپه‌ای‌ها می‌باشد (Baranova, 1972, 1992) و در آن، سلولهای همراه در امتداد محور طولی سلول‌های محافظ قرار دارند (Dilcher, 1974). علیرغم یکسان بودن تیپ روزنه در این رویشگاه‌ها تفاوت قابل توجهی از نظر داده‌های کمی در تمامی رویشگاه‌ها مشاهده شد. به طوری که اندازه روزنه در رویشگاه گرگان و لرستان نسبت به سایر رویشگاه‌ها بزرگتر بود که می‌تواند به دلیل شرایط خاص اکولوژیکی در منطقه باشد. ابعاد روزنه در ارتباط مستقیم با شرایط اکولوژیک منطقه است (Schoettle and Rochelle, 2000). همچنین، تراکم روزنه در اصفهان کمتر از سایر رویشگاه‌ها بود که احتمالاً به دلیل شرایط خاص اکولوژیکی منطقه از نظر میزان تبخیر و تعرق می‌تواند باشد. در این تحقیق، صفات تراکم روزنه و محیط روزنه نقش موثرتری در تفکیک جمعیت‌ها داشتند. بطوری که جمعیت‌های مختلف از لحاظ صفات روزنه به دو گروه مجزا تقسیم شدند. به نظر می‌رسد به لحاظ تاثیرپذیری زیاد روزنه نسبت به شرایط محیطی نمی‌توان از آنها به عنوان پارامتر متاثر از ژنتیک نام برد و بیشتر تحت تاثیر محیط می‌باشد.

نتیجه‌گیری

روزنه و کرک کارایی لازم را در رده‌بندی گونه افرا کرکو ندارد و لذا، نمی‌توان از آنها در مطالعات تاکسونومیک استفاده نمود. اما برخی از صفات برگ از قبیل صفات سینوس برگ، ضخامت برگ، عرض در ۳/۴ طول برگ، شکل پهنک، طول دم‌برگ و شکل قاعده برگ بدلیل تاثیر پذیری کمتر از محیط می‌توانند به عنوان صفات متمایز کننده در زیر گونه‌های افرا کرکو مورد استفاده قرار گیرند. با این حال، با توجه به اهمیت این گونه پیشنهاد می‌شود، به منظور تفکیک دقیق‌تر، ریخت‌شناسی و ریخت

شناسی بذر و همچنین، مطالعات تکمیلی به ویژه مطالعات مولکولی برای گونه افرا کرکو در رویشگاه‌های مختلف ایران انجام گیرد.

منابع

- ثابتی، ح. ۱۳۷۳. درختان و درختچه‌های ایران. انتشارات دانشگاه یزد. ۸۱۰ صفحه.
- چاپلاق پریدری، ا.، جلالی، س.غ.، سنبلی، ع.، زرافشار، م. ۱۳۹۱. ریخت شناسی برگ، روزنه و کرک در گونه های جنس ممرز (*Carpinus L.*). تاکسونومی و بیوسیستماتیک. ۱۰: ۱۱-۲۶.
- زرافشار، م.، اکبری نیا، م.، یوسف زاده، ح.، ستاریان، ع. ۱۳۸۸. بررسی تنوع در خصوصیات مورفولوژیک برگ و میوه گونه داغداغان در شرایط جغرافیایی مختلف. مجله دو فصلنامه علمی - پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۹۹-۸۸: ۱-۱۷.
- قهرمان، ا. ۱۳۸۷. کورموفیت‌های ایران (سیستماتیک گیاهی). مرکز نشر دانشگاهی. ۷۷۰ صفحه.
- کریمی، ز. ۱۳۸۸. تحلیل خوشه‌ای ریخت‌شناسی برخی گونه‌های سرده. *Acer* در ایران. مجله علوم کشاورزی و منابع طبیعی. جلد ۱۶. شماره ۱: ۱۶۶-۱۷۶.
- مظفریان، و. ۱۳۸۳. درختان و درختچه‌های ایران. مؤسسه انتشارات و نشر دانشگاه تهران. تهران. ۹۹۱ صفحه.
- یوسف‌زاده، ح.، طبری، م.، حسین زاده کلاگر، ا.، اسدی، م.، ستاریان، ع.، زارع، ح. ۱۳۸۹. تنوع ریختی برگ نمدار (*Tilia spp.*) در جنگل‌های هیرکانی. مجله تاکسونومی و بیوسیستماتیک. ۲(۳): ۲۴-۱۱.
- یوسف زاده، ح. ۱۳۹۰. بیوسیستماتیک جنس نمدار در ایران. رساله دکتری، دانشگاه تربیت مدرس، تهران.
- یوسف‌زاده، ح. ۱۳۹۰. بیوسیستماتیک جنس نمدار در ایران. رساله دکتری. دانشگاه تربیت مدرس، تهران. ۱۶۸ صفحه.
- Agrawal, A.A., Fishbein, M. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87: 132-149.
- Akbarian, M.R., Tabari, M., Akbarinia, M., Zarafshar, M., Meave, J.A., Yosefzadeh, H., Satarian, A. 2011. Effect of elevation gradient on leaf and stomata morphology of Caucasian alder (*Alnus subcordata*) in Hyrcanian forests (Iran). *Journal of Folia oecologica*, 38(1):1-7.
- Amini, T., Zare, H., Alizadeh, B. 2016. A revision of *acer monspessulanum* l. in iran; a new subspecies report. *IRAN. J. BOT.*, 22 (2): 121-124.

- Aas, G., Aier, J., Baltisberger, M. and Matzger, S., 1994. Morphology, isozyme variation, cytology, and reproduction of hybrids between *Sorbus aria* (L) Crantz and *S. torminalis* (L). Crantz. Helv, 104: 195-214.
- Baranova, M. 1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants. Botanical Review, 58(1): 49-99.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Botanical Review, 40: 1-157.
- Hovenden, M.J., Vander Schoor, J.K. 2004. Nature versus nurture in the leaf morphology of southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). New Phytologist. 161: 585-594.
- Jones, D., Wilkins, D. 1971. Variation and adaptation in plant species, London, Heinemann, 184p.
- Johnson, R.A. and Wichern, D.W. 2002 Applied multivariate statistical analysis, 5th ed. Prentice Hall Inc., New Jersey.
- Kovacic, S., Nikolic T. 2005. relations between *betula pendula* roth. (betulaceae) leaf morphology and environmental factors in five regions of Croatia. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 47/2: 7-13.
- Linhart, Y.B., Grant, M.C. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. Annual Review of Ecology and Systematic, 27: 237-277.
- Luo, Y., Zhou, Z.K. 2001. Cuticle of *Quercus* sugen. *Cyclobalanopsis* (Oerst.) chneid. (Fagaceae). Acta Phytotax Sinica, 39: 489-501.
- Mayer, E., Eshlok, P. 1991. Principles of Systematic Zoology. 511p
- Miles, L.M., Jeanne, A.M., Robert, D.W. 1995. Provenance and progeny variation in growth and frost tolerance of *Casuarina Cunninghiana* in California, USA. Forest Ecology and Management 79:161-171.
- Obiremi, E.O., Oladele, F.A. 2001. Water-conserving stomatal systems in selected Citrus species. South African Journal of Botany, 67: 258-260.
- Oyeleke, M.O., Abdul Rahaman, A.A., Oladele, F.A. 2004. Stomatal anatomy and transpiration rate in some afforestation tree species. Nigerian Society for Experimental Biology Journal (NISEB), 4: 83-90.
- Parveen, N.S., Murthy, K.S.R., Pullaiah, T. 2000. Leaf epidermal characters in *Crotalaria* species (Papilionoidea) from Eastern Ghats. Phytomorphology 50: 205-212.
- Rechinger, K.H. 1982. Editor, Flora Iranica vol. Akademische Druck- undVerlagsanstalt, Graz, 150: 354-396.
- Sattarian, A. 2006. Contribution to the Biosystematics of *Celtis* L. (*Celtidaceae*) with special emphasis on the African species. Ph.D. Thesis Wageningen University, Wageningen, 142p.

- Schmidt, K.P., Levin, D.A. 1985. The comparative of reciprocally sown populations of *Phlox drummondii* Hook. I. Survivorships, fecundities and finite rates of increase. *Journal of Plant Evolution*, 39: 396-404.
- Schoettle, A.W., Rochelle, S.G. 2000. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations. *American Journal of Botany*. 87: 1797-806. *Society*. 63: 235-246.
- Valkama, E., Salminen, J., Koricheva, J., Pihlaja, K. 2003. Comparative Analysis of Leaf Trichome Structure and Composition of Epicuticular Flavonoids in Finnish Birch Species. *Annals of Botany*, 91(6): 643-55
- Van Cotthem, W.R.J. 1970. A classification of stomatal types. *Botanical Journal of the Linnean*.
- Van gelderen, D.M., De jong, P.C., Oterdoom, H.J. 1994. *Maples of the World*. Timber Press, Portlan.
- Vesque, I. 1889. De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. *Bulletin de la Société Botanique*, 36: 41-77.
- Yoo, K. O., Wen, J. 2002. Phylogeny and biogeography of *carpinus* and subfamily *Coryloideae* (Betulaceae). *International Journal of Plant sciences*. 163: 641-650.
- Yuan-Yuan Chuang, Y.Y., Liu, H.H. 2003. Leaf Epidermal Morphology and Its Systematic Implications in Taiwan *Pteridaceae*. *Taiwania*, 48(1): 60-71.
- Zhang, J.W., Marshall, J.D. 1995. Variation in carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange among populations of *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* in different environments. *Functional Ecology*, 9: 402-412.